

Universidad de Almería

EFECTO DE LA ESTRUCTURA DE LA COPA EN LA PARTICIÓN DE LLUVIA DE TRES ESPECIES ARBUSTIVAS EN CLIMA SEMIÁRIDO

Tesis Doctoral



Escorrentía cortical en Eucaliptus sp.

Eva M. García Ortiz Marzo 2006



DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA

UNIVERSIDAD DE ALMERÍA

Efecto de la estructura de la copa en la partición de lluvia de tres especies arbustivas en clima semiárido

Tesis Doctoral presentada por la Licenciada Eva María García Ortiz para optar al grado de Doctora por la Universidad de Almería, dirigida por:

Dr. Juan Puigdefábregas Tomás,

Profesor de Investigación de la Estación Experimental de Zonas Áridas Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

Dr. Francisco Domingo Poveda,

Científico Titular de la Estación Experimental de Zonas Áridas, Consejo Superior de Investigaciones Científicas; Profesor Asociado del Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Escuela Politécnica Superior, Universidad de Almería.

CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

ESTACIÓN EXPERIMENTAL DE ZONAS ÁRIDAS

Almería, marzo del 2006



El trabajo de investigación que se expone en la presente memoria titulada '**Efecto de la** estructura de la copa en la partición de lluvia de tres especies arbustivas en clima semiárido', presentada por Eva María García Ortiz para aspirar al grado de Doctora en Ciencias Biológicas, ha sido realizado en el grupo de Desertificación y Geoecología de la Estación Experimental de Zonas Áridas de Almería (CSIC) bajo la dirección de:

V° B° del Director

Juan Puigdefábregas Tomás

V° B° del Director

Francisco Domingo Poveda

La Doctoranda

Eva M^a García Ortiz

A mi familia...

...y otros animales

(especialmente a mi hija,

a mi madre,

a Fips y a Nudos)

Dedicatoria a los que ya no están

También me gustaría dedicar esta Tesis a la memoria de aquellos que fui perdiendo en el camino y que tanto sigo echando en falta:

A Thomas Johann Strommer, con el que compartí diez años de mi vida y por tanto, gran parte de las alegrías y sin sabores de esta Tesis. En algún periodo llegó a ser el soporte económico que me permitió continuar con ella. Gracias Fips.

A Gerardo Barrionuevo, motor impulsor de este proyecto, al que tantas veces imploré su ayuda desde el cielo.

A mi abuela Lala por hacerme un hueco en su casa cuando necesité un lugar en Madrid para encontrarme con Luna. Por Tiedra.

A Rowland Burden, mi vecino ingles siempre wonderful y tan educado, con una vitalidad y alegría contagiosas que superaban la mía pese a sus casi 80 años.

A Francisco Medina, del que aprendí a tener cuidado: la honradez, el compromiso y la valentía no siempre salen victoriosos y en ello puede uno perder hasta la vida.

También quisiera dedicarle esta tesis a Fernando González Bernáldez, cuyas lecciones de Ecología y dibujos en la pizarra no olvidaré nunca. Por su compromiso con el medio natural. A él le debo una parte importante de lo que soy profesionalmente.

Y a Margalef, al que solo pude conocer a través de sus libros.

Finalmente, se la dedico también:

A Tapsi, a Ainda y a Simba.

Y a las 37 plantas que me permitieron realizar este estudio y perdieron la vida en pro de la ciencia. Una pena, porque algunos eran ejemplares magníficos.

Agradecimientos

Esta Tesis ha requerido un periodo bastante prolongado hasta su finalización, por eso son muchas las personas que se han implicado de una forma u otra y los agradecimientos largos. Empezaré mostrando mi agradecimiento a los Proyectos e Instituciones que han financiado este estudio, para después expresar mi gratitud, en orden más o menos cronológico, a las personas que me han ayudado, a veces incluso sin darse cuenta.

Quiero agradecer a la Estación Experimental de Zonas Áridas (C.S.I.C.) que me facilitara la estancia y los equipamientos del Instituto para realizar esta Tesis. A la Fundación para la Investigación Agraria de la Provincia de Almería (F.I.A.P.A.) la concesión de la beca que me permitió iniciar este estudio al proyecto '*Procesos hidrológicos de cabeceras frágiles y degradadas*' PROHIDRADE. Agradecer también las becas recibidas asociadas a los proyectos '*Mediterranean Desertification and Land Use*' MEDALUS III, '*Interacction between migration, land use and water manegement and sources explotation in the oases o The Maghreb*' IMARRON y '*Pan-European Soil Erosion Risk Assesment*' PESERA. Y agradecer el contrato del convenio CSIC-INEM, así como los procedentes de los proyectos '*Modelización del balance de energía en áreas espacialmente heterogéneas de clima semiárido*' y '*Land degradation assesment in Mediterranean Europe*' LADAMER. Al Centro de Estudios Medioambientales (UFZ) de Leipzig (Alemania) agradecerle la invitación y soporte económico recibos el último año.

Quiero agradecer a todos los profesores del Dpto. de Ecología de la Universidad Autónoma de Madrid el habernos transmitido las herramientas necesarias para poder desarrollar esta apasionante profesión con rigor y profesionalidad. Estoy especialmente agradecida a Fernando González Bernáldez por descubrirnos las maravillas de la Ecología hasta el fin de sus días, por sus clases magistrales que seguíamos con autentica devoción, admiración y profundo respeto. También a Carlos Montes del Olmo, a Helios Sainz, a Antonio Pou, Begoña Peco, Vicenta de la Fuente, Catherin Laevoisiere, a Juan Oñate y a Juan Malo, a los de Zoología, a los de Microbiología, Genética....en definitiva: a todos mis profesores de la Autónoma y a los que no llegaron a serlo, pero también participaron en mi formación, como Quico (Francisco Suárez), mi más profundo agradecimiento.

Esta Tesis se ha realizado en el grupo de Desertificación y Geoecología de la Estación Experimental de Zonas Áridas, bajo la dirección de Juan Puigdefábregas y Francisco Domingo.

Agradezco a Juan Puigdefábregas, la confianza depositada en mí y el tiempo que me dedicó, sobre todo al principio, cuando examinando resultados en su ordenador me llevaba a un grado de concentración que nunca antes había compartido con nadie. Quiero agradecerle la precaución con la que se enfrentó a los resultados inesperados, mientras yo (como auténtica novata) daba botes de alegría imaginándome una investigadora famosa que había descubierto algo nuevo trascendental (la histéresis en la partición de lluvia). Agradecerle también que me introdujera en el mundo de la modelización y en el manejo del VENSIM. Que me animara a aprender yo sola y el gran estímulo que es capaz de ejercer en mi trabajo. Agradecerle la libertad que disfrute bajo su dirección, libre de horarios preestablecidos, y su apoyo en los momentos difíciles en los que veía desaparecer mi mesa, mi ordenador nuevo, mi sitio... En definitiva quiero agradecerle su dirección, apoyo y estímulo. Sin él esta Tesis ni hubiera sido lo que es, ni hubiera llegado hasta el final porque probablemente yo me habría dado por vencida.

A Francisco Domingo agradecerle que me introdujera en el complejo mundo de la evaporación. Que pudiera contar con él para resolver los innumerables problemas e incertidumbres que continuamente me surgían, permitiéndome plantearle todas mis dudas, incluso las de "párvulos". Le agradezco que sobre todo al final se colocara en primera línea de batalla, así como que tratara de tirar de mis pies hacia el suelo, cuando yo volaba demasiado alto tratando de seguir a Juan por el cielo. Le agradezco sinceramente que arrimara su hombro cuando Juan desaparecía, y se alejase cuando todos los flancos estaban cubiertos. Gracias Paco, por apoyarme, soportarme estoicamente y animarme en los momentos clave.

A Gerardo Sánchez quiero agradecerle su enorme paciencia y dedicación cuando a mí al principio todo me sonaba a chino. Por el diseño experimental y por su inestimable ayuda. Por aferrarse a sus principios, que le obligaron a renunciar a contratos en el C.S.I.C. por no haber cumplido con sus "obligaciones" en el Servicio Militar. A Pepa, (M° José Moro) por ayudarme a obtener los resultados de Biomasa y LAI y contestar siempre a mis e-mails. Por sus valiosas correcciones en el resumen de mi primer congreso, cuando los demás andaban perdidos en combate.

Muchas gracias a los cuatro por acompañarme en el camino y resistir hasta el final, a pesar de todo el tiempo que ha llevado.

Quiero agradecerle a Albert Solé, su fructífera dirección durante la construcción del simulador de lluvia, que consiguió que Torment<u>@</u> (alias Gotilio) se convirtiera en realidad. También su ayuda en la recta final facilitándome sin gruñirme todas las figuras e información que le pedía. Y su apoyo en mis reivindicaciones extracientíficas.

También quiero darle las gracias a Julia por lo bien que me recibió siempre cuando llegaba al despacho de Juan. Por tenderme un puente hacia él y crear un clima más cálido cuando al principio, y mucho más tarde también, él me imponía tantísimo respeto y me costaba tanto acercarme. Gracias por sus breves pinceladas de un Juan de carne y hueso y por las flip.

Quiero expresar mi más profundo agradecimiento a todos los compañeros de la Estación Experimental de Zonas Áridas y especialmente a su anterior directora Mar Cano, y gerente Olga Delgado, por permitir que Nudos fuera un habitante más de la Casa, ahorrándole a él años de soledad y a mi una hora y 20 km diarios si hubiera tenido que volver a casa para sacarlo a medio día. A todos los habitantes de Administración (y especialmente a Olga, Andrés y Mari Carmen) mil gracias por la paciencia con que sacaron adelante mi colección de becas y contratos. A Olga Delgado por su disposición a ayudar a los demás cuando estaba en Gerencia, resolviendo siempre nuestros problemas como si fuesen los suyos propios, incluso cuando la comprometían. Por su valentía y su sentido de la justicia. Por confirmarme que el amor por los animales no tiene edad.

Quiero dar las gracias a todos los miembros de mi grupo por su apoyo constante:

Alfredo Durán fue imprescindible en la construcción del simulador de lluvia. Sin su curso avanzado de introducción a la fontanería, su habilidad para manejar todo tipo de herramientas y su gran valor a la hora de levantar la torre del simulador, de 8 m de altura, me habría sido imposible diseñar y construir a Torment<u>@</u>.

A Gabriel del Barrio agradecerle su inestimable ayuda con la estadística (ANOVAs, transformaciones Box Cox, bimodalidad, lo que se terciara). Su amabilidad y reconocimiento me hicieron sentir parte del grupo y a mi encontrarme otro granito de la Autónoma me reconfortaba. A Marieta Sanjuán por retocarme la foto de la portada, por su calidez, amistad y acercarse a mí cuando más lo necesité. A ambos por su apoyo y por despertar mi interés hacia los barcos.

A Montse Guerrero por su ayuda en el laboratorio durante la etapa en la que me dediqué a descuartizar, literalmente, a las plantas objeto de este estudio para caracterizar la estructura de su copa.

A Leonardo Gutiérrez por dedicarme el tiempo que fuera necesario cuando tuve que hacerle alguna consulta, por su serenidad y su rigor, por las excursiones tan preciosas que planificaba. A Roberto Lázaro por su ayuda cuando me sentí desorientada, por su apoyo incondicional y su amistad, por introducirme en las curiosidades del Chumbo. A Leo y Roberto por permitirme compartir con ellos mi pasión por la Botánica.

A Matthias Boer por hacerme ver que yo no era un bicho tan raro, por descubrirme el más allá, confirmarme mis impresiones fuera y a la vuelta, reconocer mi actitud reflejada en la suya. A Yolanda Cantón, por animarme siempre a seguir adelante. Por las discusiones sobre el *splash*.

A Pascual Nogueras por transmitirme su perspectiva de geólogo y hacerme ejercitar la practica de la diplomacia (que tanta falta me hace) en los días en que me sentía morir de frío en nuestro despacho, cuando el ponía el aire acondicionado a tope, o la calefacción al mínimo. A María Luque por hacerme comprender que mis temores, no eran solo míos (¿valdré yo para esto?). Y a Pascual, María, Gerardo y Julia: gracias por sembrar la semilla que me llevó a dejar de fumar.

A Luís Villagarcía por hacer de mí un ser sociable y hacerme ver que me las podían colar dobladas. A Ana Were por sus consejos en la etapa final de la Tesis. A Mónica García, Sergio Contreras y Ashraf Afana por su apoyo y ánimos constantes. A Ana Rey porque de un plumazo supo transmitirme un montón de correcciones de formato para mi absolutamente desconocidas. A Emiliano Pegoraro y Ana Were por enseñarme cómo insertar automáticamente las citas con el Reference Manager ¡Que maravilla! A Alberto Ruiz por su inestimable ayuda durante la edición de la Tesis. A Leonardo Gomina por animarme a irme a Alemania y ayudarme a dirigir mis primeros contactos allí. A Kahrsten por descubrirme Trier y el programa Stella.

Ramón Ordiales me ayudó durante el ajuste de los datos brutos. Las funciones utilizadas y la metodología empleada en esta etapa fueron idea suya. Pero además me ayudó siempre en la resolución de la maraña de problemas informáticos. Gracias

Ramón. A Sebastián Vidal por velar permanentemente por el buen funcionamiento informático de la Casa, por tenernos siempre a la última (tanto, tanto, que a veces somos incompatibles con el resto del mundo), pero sobre todo por ayudarme a reducir mis lagunas de informática y física. Ya fueran las 5 de la mañana, pleno domingo o vacaciones, siempre me encontraba a Sebas en el Messenger dispuesto a echarme una mano. A Héctor Magán agradecerle su ayuda en la búsqueda de la función que mejor describiera los flujos de partición de lluvia, él me transmitió la idea de la resistencia variable durante el secado de la copa. Por su apoyo y amistad.

A Cristina Armas quiero agradecerle su apoyo y ayuda constante en la resolución de mis cientos de dudas en los tratamientos estadísticos y en el manejo de diferentes programas. A Reyes por las orientaciones iniciales con las ANOVAS. A Juan Soler y a Jordi Moya por ayudarme a resolver mis dudas con las ANOVAS factoriales fraccionadas. A Fernando (el de Isabel) por su ayuda durante la búsqueda del mejor modelo y por introducirme en el ORIGIN. A Teresa Abaigar por su actitud positiva y animarse a seguir con las clases de alemán siempre que estaba a punto de dejarlas. A Jesús Mellado por su amistad y espíritu crítico.

A Isabel Jiménez y a Paquita Mingo por su paciencia frente a mis numerosas solicitudes de bibliografía, por dejar que me llevara el super-diccionario de inglés a mi mesa durante la redacción de mi primer artículo y prestarme los altavoces del ordenador que aderezaron con música clásica las tardes de trabajo.

A Ángeles y Paquita darles las gracias por lo bien que se han portado siempre conmigo (excepto cuando no paraban de incordiarme con el teléfono, claro). A Paqui por tomarse tan en serio su trabajo y tenerlo todo limpio.

Pero no todo fue trabajo. A Cristina Armas quiero agradecerle su apoyo incondicional y que permaneciera siempre cerca aunque invisible. Por ser mi familia durante todos los años en los que la verdadera se encontraba lejos. A ella y a Olga Delgado por preocuparse tanto de mí y cuidarme cuando la moto que me atropelló me impidió valerme por mi misma.

A Cristina Armas, Paco Pugnaire, Ramón Ordiales y Jordi Moya por los días del espectador, cine club universitario, teatro y conciertos. Por las clases de hípica, la natación, las noches de tapeo y demás actividades de ocio compartidas estos años que contribuyeron a poner una nota de color en mis momentos de ocio.

A todos vosotros (y a quien se me haya quedado en el tintero) muchísimas gracias.

También quiero mostrar mi profunda gratitud a Nicole Archer que, a pesar de estar desbordada de trabajo, aceptó preparar el informe que le permitiría a esta Tesis conseguir la mención Europea. Y agradecer al Dpto. de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Almería (UAL) y especialmente a Miguel Cueto, la tutoría de esta Tesis. A Ignacio Jesús Martínez López, estadístico del Dpto. de Estadística y Matemática Aplicada de la UAL, darle las gracias por aceptar resolver mis innumerables dudas de estadística tan amablemente.

A Juan López por tenderme su mano para ayudarme a levantar en el momento justo en que yo ya no podía más.

Entonces llegó Leipzig (Alemania), la ciudad-bosque de gente risueña y música clásica, la ciudad de Bach, en donde ardillas, garduñas, zorros y conejos cruzaban las calles delante de mi bici. En donde los tomates podían ser amarillos, las lentejas rojas, las fresas blancas o las lechugas negras. En donde los investigadores andaban en zapatillas de andar por casa y los becarios descalzos, siempre con una taza de buen café o te en la mano. En donde por delante del individuo, estaba el grupo.

Al Umwelt Forschung Zentrum (UFZ) de Leipzig (Alemania) expresarle mi más profundo agradecimiento por su invitación y la financiación recibida durante el año de mi estancia allí.

A todos los compañeros del Departamento Ökologische Systemanalyse (OESA) quiero agradecerles sinceramente haberme hecho sentir tan bien entre ellos. Por la atmósfera del grupo y hacerme ver la importancia que tiene la comunicación y compartir actividades para estrechar los vínculos entre sus miembros. Por todo lo que he aprendido entre ellos, ¡han sido tantas cosas!, no solo modelización. Por los excelentes seminarios del KUBUS y del Departamento. A Herrn Christian Wissel darle las gracias por su apoyo y su entusiasmo durante mi seminario. El fue crucial para que recuperara la autoestima y regresara a Almería con las heridas curadas. A Karin Frank por su permanente apoyo incondicional. A Volker Grimm por su curso de Scientific writting, que significó para mí un gran estímulo: en él se gestó la orientación definitiva de esta Tesis. A Hans-Hermann Thulke por su ayuda con la estadística. A Néstor Fernández por introducirme en el mundo de los Generalize Linear Models, pese a mis prejuicios, mis críticas y mi actitud recelosa. Por ayudarme en mis primeros pinitos con el SAS, Table Curve y SigmaPlot. Por nuestras encontradas discusiones en defensa y en contra de "la nueva y la vieja estadística" y por el índice de Akaike. A Jürgen Groeneveld por orientarme en el análisis de sensibilidad que convirtió en análisis de elasticidad. A Alex Singer por ayudarme a repasar los cálculos y a confirmar que el supuesto error que andaba buscando desesperada, sencillamente no existía: el R² era negativa. A Frank Schurr por ayudarme a entender por qué los R² eran negativos, por su ayuda con las ANOVAS. Frank fue para mí una muy valiosa ayuda para reconocer la fauna y flora que me saltaba a los pies en mi nuevo entorno. A Birgit Müller por ayudarme a resolver los líos que me montaba Thorsten con sus logaritmos. A Nuria Selva que, con su alegría, vivacidad y entusiasmo, hizo que mi llegada a Leipzig y al grupo fuera verdaderamente alegre y agradable. A Gabriele Nagel por su simpatía y ayudarme a entender como funcionaban las cosas. A Heike Reichelt por facilitarme la bibliografía y a los informáticos Michael Müller, Michael Ecker, Rosemarie Wallach y Andreas Thiele por su ayuda durante mis innumerables problemas con el portátil nuevo. A Frank von Walter por animarse siempre a lo que se terciara: la opera, el Gewandhaus, las cantatas en la Thomas Kirche, el mercado de Navidad, el cine, Austellungen, patinar, etc. A Nadja, Alex, Birgit, Frank V., Ute, Sandro, Frank S., María, Winnie, Simone, Jula, Maja, Nana, Tamara, Michael, Finn, Sten, Martin, y a todos los demás, mil gracias por integrarme y contar siempre conmigo. Gracias por el cumpleaños de la casa de Nadja (¡mi primera fiesta alemana!), por las continuas fiestas y las barbacoas en el Rosental o en el Klara-Zeting Park, por los baños en los lagos y las tarde de domingo de patinar sobre hielo, por los Feurezangenbowle, los Pfankuchen, los Plätzchen y los villancicos. Pero sobre todo a Birgit gracias por su comida de hierbas, hojas y flores del bosque. Y a Alex y a Jenny por contar conmigo en mis Navidades alemanas no permitiendo que las pasara sola. A todos darles las gracias por el enorme apoyo que recibí del grupo cuando me robaron el coche nuevo en Praga. Especialmente a Karin Frank que removió lo indecible para que recibiera ayuda, muchas gracias también a Herrn Christian Wissel por su apoyo entonces, y por el grupo tan estupendo que encabeza. La libertad, supervisión y el apoyo recibidos allí, así como la infraestructura puesta a mi disposición fueron esenciales para resolver este estudio ¡Esta Tesis va por todos vosotros también!

Pero sobre todo, quiero expresarle mi más profundo agradecimiento a la persona que hizo que esta Tesis viera, por fin, la luz: a Thorsten Wiegand. Quiero agradecer a Thorsten que me invitara a su grupo un año entero, apostando por mí sin conocerme. Por enseñarme a investigar, a organizar el trabajo para ser productivo, por la lata que me daba con las copias de seguridad al final de la jornada (¡diarias!). Por colocarse desde el principio en primera línea de batalla. Por mostrarme como abordar los problemas que van surgiendo y a manejar los datos en las tardes de reunión en las que comentábamos resultados o dudas y al final, no podía resistirse a hacerse con el control de mi portátil (imposible de recuperar ya por mi parte) y empezar a hacer pruebas y más pruebas. Bajo su supervisión yo me convertí en esponja, y llegó un punto en el que los ensayos que hacía él en sus arrebatos de "okupa" del portátil, los había realizado yo previamente ¡Hasta tal extremo supo transmitirme como investigar! Y sobre todo, gracias por ese sexto sentido que tiene para identificar los caminos con salida. Gracias por animarme a explorar y explotar la vía de las razones de partición a pesar de mi terca resistencia porque pensaba que los totales no iban a ser del interés de "Los Chicos de Almería". Gracias a sus logaritmos, sus matemáticas y el índice de Akaike. Por introducirme en el manejo del MATHEMATICA cuando descifrábamos el significado de los parámetros de la logística. Por el puente que tendió entre los dos creando el clima adecuado y la confianza necesaria para formar un buen equipo. Por el gran respeto y reconocimiento que mostró hacia mi en todo momento. Por estar disponible inmediatamente cuando le pedía reunirme con el ¡incluso antes de que yo misma lo estuviese!, agilizando el trabajo sobremanera. Por lo bien que me acogió cuando llegué a Leipzig. Por su humor y su picardía. Por los Leipzigerlerchen y animarme continuamente a disfrutar de Leipzig todo lo que pudiera. Muchísimas gracias por todo Thorsten.

Ya de vuelta a Almería, no me olvido de mis antiguos vecinos de La Habana (Adra), de los días de descanso y fuegos en la playa compartidos con ellos. Gracias a Fips, a Rosa, a Walter, a Primi, a Alain y Sheila, a Peter, a Ricardo, a Antonio, a Dolores, Mari y Regina, a Esteban y a todos los demás.

También quisiera dar las gracias a aquellos vecinos de Espejo del Mar que me han tratado con cariño durante todo este tiempo. Ellos representaron mis breves contactos con la vida real durante los años que tuve que trabajar en casa completamente aislada, en los que olvidaba hasta hablar. Gracias a Rowland y James Burden, a Margaret y a Tony Micallef, a Heidi y Manfred Bush, a Aurora Loro, a Daisy Smith, a Jose Manuel Ochoa, a Bill Moultrie y a Paul Yates entre otros. Pero sobre todo quiero dar las gracias a Esaú Marragán cuya amistad en el momento oportuno alivió la soledad de trabajar en casa y me abrió los ojos. Por introducirme en el sorprendente mundo del caballo, transmitiéndome un montón de conocimientos y prestándome un montón de libros para que pudiera cuidar bien y montar a su caballo Ter.

Finalmente, quiero agradecer a mi familia su apoyo durante todos estos años. A mi hija Luna agradecerle que de pequeña comprendiera que tenía que irme a trabajar. Ya de adolescente sabría encontrarle el lado positivo ⁽ⁱⁱⁱ⁾. A mi madre que aceptara y me

perdonara las escasas visitas y prologadas ausencias. Que estuviera siempre cerca, llamando siempre y más frecuentemente cuanto más lejos me encontraba. A ellas y a Fips gracias por exigirme obstinadamente que terminara de una vez. Y a Nudos agradecerle su gran paciencia conmigo en estos últimos años en los que no me despegaba del ordenador, que me arrancara de la silla y me sacara a dar una vuelta cuando tocaba paseo, y por querer estar siempre a mi lado.

Índice

Índice	i
Resumen	1
Abstract	

Capítulo 1.

Introducción general

1.1. Nociones básicas: terminología	19
1.2. Restricciones ecológicas del clima semiárido: organización del paisaje	20
1.3. Planteamiento de las cuestiones e hipótesis de partida	22
1.4. Antecedentes y justificación del estudio	26
1.5. Objetivos	27
1.6. Organización de la Tesis	

Capítulo 2.

Presentación de la zona de campo y de las especies

2.1. Introducción	1
2.2. Entorno del que proceden las especies estudiadas	1
2.3. Presentación de las especies	5
2.3.1. Retama sphaerocarpa	5
2.3.2. Anthyllis cytisoides	7
2.3.3. Stipa tenacissima	8
2.4. Ecología comparada de las especies	0
2.4.1. Sistema radicular y aprovechamiento de los recursos hídricos40	0
2.4.2. Biomasa, productividad y LAI42	2
2.4.3. Fenología	3
2.4.4. Ecofisiología	4
2.4.5. Integración de la información anterior4	5
2.5. La estructura y la partición de lluvia	6

Capítulo 3.

Caracterización de la estructura de la copa

3.1. Introducción	49
3.2. Selección de las variables estructurales de interés	50
3.3. Metodología para la caracterización de la estructura de la planta	52
3.3.1. Metodología para obtener las variables directas	54
3.3.2. Metodología para obtener las variables angulares y las relacionadas	
con las dimensiones de las ramas	55
3.3.3. Metodología para la obtención de las variables indirectas	58
3.3.4. Variables estructurales hidrológicas	62
3.3.5. Análisis de la información	62
3.4. Resultado	64
3.4.1. Variaciones en las propiedades generales de la copa	65
3.4.2. Variaciones en las distintas fracciones de la planta asociadas a la edad	
y al estado	76
3.4.3. Relaciones entre las variables estructurales generales	84
3.4.4. Relaciones encontradas entre la biomasa y la superficie de las	
diferentes fracciones	88
3.5. Discusión y conclusiones	88

Capítulo 4.

Análisis experimental de la partición de lluvia

4.1. Introducción	. 91
4.2. El simulador de lluvia	. 92
4.2.1. Introducción	. 92
4.2.2. Descripción del simulador de lluvia	. 96
4.2.3. Calibración del simulador de lluvia	100
4.3. Marco teórico de la partición de lluvia: el balance de agua	118
4.4. Instrumentación empleada para la monitorización de la partición de lluvia	120
4.4.1. Monitorización de la partición de lluvia	120
4.4.2. Monitorización de las variables micrometeorológicas	123
4.5. El experimento: las simulaciones de lluvia y viento	123

4.6. La preparación de los datos	124
4.6.1. Ajuste del almacén en precipitación y secado	126
4.6.2. Ajuste de la escorrentía cortical durante la precipitación	128
4.6.3. Ajuste de la escorrentía cortical y del goteo durante el secado	130
4.7. Metodología para la caracterización de la partición de lluvia	130
4.7.1. Caracterización del periodo de secado	130
4.7.2. Caracterización del periodo de precipitación	135
4.7.3. Correcciones en la escorrentía cortical y la trascolación	141

Capítulo 5.

La partición de lluvia final:

Influencia de la especie, la edad y el estado de la planta.

Características de la copa implicadas

5.1. Introducción
5.2. Los volúmenes finales de partición de lluvia149
5.2.1. Metodología
5.2.2. Resultados: volúmenes finales de partición151
5.3. La partición de lluvia en relación al área que recibe cada flujo: las razones
de partición162
5.3.1. Metodología para obtener las razones de partición162
5.3.2. Resultados
5.4. Características de la copa relacionadas con la partición de lluvia171
5.4.1. Metodología
5.4.2. Resultados
5.4.3. Conclusiones
5.5. Análisis de los volúmenes totales de partición separando los periodos de
lluvia y secado
5.5.1. Análisis de la contribución de cada componente de la partición de
lluvia en cada etapa de la misma178
5.5.2. Importancia de cada componente de la partición en su producción final 181
5.5.3. Relación entre los volúmenes finales de partición182

5.6. Discusión y conclusiones 1	.85
5.6.1. Los volúmenes finales de partición y la estructura de la copa 1	.85
5.6.2. Comparación con otros resultados1	.90
5.6.3. Relación entre las vías preferentes de partición y el sistema radicular 1	.93
5.6.4. La influencia de la edad en la partición de lluvia 1	.94
5.6.5. El efecto de la senescencia en la partición de la lluvia 1	.98
5.6.6. La partición de lluvia por unidad de copa proyectada o en forma de	
razón2	200
5.6.7. El peso de cada periodo en los volúmenes finales de partición 2	204
5.6.8. Relaciones entre los componentes de la partición 2	205

Capítulo 6.

La dinámica de la partición de lluvia: caracterización

6.1. Introducción	207
6.2. La dinámica de la partición de lluvia	209
6.2.1. Introducción	209
6.2.2. Metodología	209
6.2.3. Resultados	210
6.3. Los flujos respecto al agua almacenada en la copa	220
6.3.1. Introducción	220
6.3.2. Resultados	220
6.4. El efecto de la intensidad de la precipitación en la partición de lluvia	223
6.4.1. Metodología	223
6.4.2. Resultados	223
6.5. La influencia del viento en la conductancia aerodinámica	226
6.6. Discusión	228
6.6.1. La evolución de los flujos en el tiempo	228
6.6.2. Evolución de los flujos respecto al agua almacenada en la copa	234
6.6.3. El efecto de la intensidad de la lluvia	235
6.6.4. La conductancia aerodinámica y el viento	238

Capítulo 7.

La dinámica de la partición de lluvia: modelización
7.1. Introducción
7.2. Evolución de los modelos de partición242
7.3. Descripción del modelo251
7.3.1. Funcionamiento del modelo254
7.4. Formalización y parametrización de la escorrentía cortical y el goteo: etapa
de lluvia255
7.4.1. Metodología
7.4.2. Resultados
7.5. Formalización y parametrización de la escorrentía cortical y el goteo: etapa
de secado264
7.5.1. Metodología
7.5.2. Resultados: parametrización del secado266
7.5.3. Conclusiones a la formalización y parametrización de los flujos de
escorrentía cortical y goteo268
7.6. Introducción de los flujos de escorrentía cortical y goteo en el modelo269
7.7. Recapitulación: el modelo final270
7.8. Curvas patrón de las tasas de goteo y escorrentía cortical en lluvia y secado 271
7.9. Relaciones entre los parámetros de escorrentía cortical y goteo274
7.9.1. Metodología
7.9.2. Resultados
7.9.3. Conclusiones del análisis de correlación entre los parámetros de
drenaje en lluvia y secado278
7.10. Valoración de los errores o desviaciones cometidas por el modelo
dinámico
7.10.1. Introducción
7.10.2. Metodología279
7.10.3. Resultados de las desviaciones cometidas por el modelo propuesto281
7.11. Discusión y conclusiones
7.11.1. Comparación de los datos empíricos y las predicciones del modelo
considerando y sin considerar la histéresis en las tasas de lluvia y
secado

7.11.2. Parametrización de la función logística	288
7.11.3. Ventajas, inconvenientes y alternativas al modelo propuesto	292
7.11.4. Errores	293

Capítulo 8.

La dinámica de partición: análisis de sensibilidad.

Efecto de la estructura de la planta

8.1. Introducción	9
8.2. El análisis de sensibilidad	0
8.2.1. Introducción	0
8.2.2. Metodología	0
8.2.3. Resultados	3
8.3. El efecto de la estructura de la copa en la dinámica de partición	8
8.3.1. Introducción	8
8.3.2. Metodología	2
8.3.3. Resultados	6
8.3.4. Conclusiones: relaciones encontradas entre los parámetros del modelo	
y las características de la copa	3
8.4. Discusión y conclusiones	4
8.4.1. El análisis de sensibilidad	4
8.4.2. El efecto de la estructura de la copa en la dinámica de partición	4
8.4.3. Otras consideraciones	2
8.4.4. Aplicación predictiva	3
8.4.5. Integración de la sensibilidad del modelo y del efecto de la estructura	
de la copa en la dinámica de partición	4

Capítulo 9.

Conclusiones generales

I. Volúmenes finales de partición de lluvia	347
II. La dinámica de la partición de lluvia	352
III. Líneas futuras de trabajo	355

Chapter 9.

General Conclusions

I. Final volumes of rainfall partition	57
II. Rainfall partition dynamics	61
III. Future lines of work	64

Bibliografía .	
----------------	--

ANEXO 1. Abreviaturas y símbolos	.387
ANEXO 4.1. Esquema del simulador de lluvia	.391
ANEXO 5.1. Volúmenes finales de partición en cada planta	.393
ANEXO 6.1. Parámetros relacionados con el comienzo de la escorrentía cortical	
y del goteo en cada planta	.395
ANEXO 6.2. Parámetros relacionados con el almacén en la copa en cada planta	.397
ANEXO 6.3. La conductancia aerodinámica y sus parámetros en cada planta	. 399
ANEXO 7.1. Parámetros de la función logística en cada planta	.401
ANEXO 7.2. Justificación de los R ² negativos	.403

Resumen

Efecto de la estructura de la copa en la partición de lluvia de tres especies arbustivas en clima semiárido

La vegetación ejerce una marcada influencia en el patrón de la lluvia que alcanza el suelo. La partición de lluvia es el proceso por el cual la lluvia puede modificar su trayectoria al ser interceptada por la copa de una planta (intercepción). Una vez interceptada se acumula en la copa (almacén) pudiendo seguir tres vías: evaporarse (evaporación o pérdidas por intercepción), gotear desde la copa (goteo), o circular por las ramas hasta la base del tallo o tronco (escorrentía cortical). La lluvia también puede atravesar la copa sin entrar en contacto con ella, es la denominada trascolación libre, y junto con el goteo constituye la trascolación.

La evaporación supone una pérdida de agua para la planta. La trascolación libre y el goteo permanecen un las capas superiores del suelo. En cambio, la escorrentía cortical se infiltra por la interfase raíz-suelo hasta estratos más profundos del suelo, en donde queda a salvo de la evaporación y almacenado en el entorno de las raíces (Pressland, 1976; Nulsen *et al.*, 1986; Martínez-Mesa & Whitford, 1996). De esta manera queda directamente accesible para la planta. La partición de lluvia produce una redistribución de la lluvia bajo la copa que puede ser de gran importancia para la supervivencia de la planta en condiciones de estrés hídrico.

En zonas de clima semiárido el agua es el principal factor limitante. Por ese motivo la vegetación se contrae, reduciendo su tamaño y adoptando un patrón de distribución espacial disperso, en donde manchas de vegetación (islas) aparecen rodeadas de suelo desnudo o plantas efímeras (claros o calvas). Las islas de vegetación forman una unidad funcional con los claros adyacentes, en donde éstos actúan como fuentes de agua y las islas de vegetación como sumideros (Puigdefábregas, 2005).

A escala de isla de vegetación, la estructura de la copa es el compromiso que adopta la planta para dar solución a sus múltiples necesidades: fotosíntesis, reproducción, protección frente a las pérdidas por evapotranspiración, viento, herbivoría, radiación solar, etc. Como el agua es uno de los principales factores limitantes en las zonas de clima semiárido, la estructura de la copa podría jugar un papel importante en el aprovechamiento de los escasos eventos lluviosos, favoreciendo la redistribución de la lluvia por la vía que mejor pueda ser aprovechada por el sistema radicular de la planta. En este sentido, la primera cuestión que se plantea la presente Tesis Doctoral es: **¿redistribuyen el agua de lluvia las plantas de clima semiárido de acuerdo con el tipo de sistema radicular que poseen**?

Pero la estructura de la copa es dinámica: cambia a lo largo de la vida de la planta, lo que sugiere que la partición de lluvia también debe cambiar. Las plantas jóvenes son más vulnerables a la escasez de precipitaciones porque tienen un sistema radicular menos desarrollado y concentrado en la base de la planta. Para superar esta limitación podrían potenciar el aprovisionamiento de agua en el entorno de las raíces, favoreciendo la redistribución de la lluvia vía escorrentía cortical. La segunda cuestión que aborda este estudio es: **;son las plantas jóvenes más efectivas colectando la lluvia vía escorrentía cortical?**

Las zonas áridas se caracterizan por una alta variabilidad interanual en la cantidad y distribución de las precipitaciones. Si después de una serie de años húmedos las plantas leñosas se han desarrollado demasiado, durante los periodos más secos algunos individuos o partes de ellos morirán para ajustar su biomasa transpirante al agua disponible (Walter, 1977). Desde la óptica de la partición de lluvia, esta biomasa muerta aumentará la evaporación del agua de lluvia interceptada, disminuyendo el suministro de agua. Sin embargo, en algunas especies como *Anthyllis cytisoides* o *Stipa tenacissima* las ramas muertas o la hojarasca respectivamente, permanecen largo tiempo en la copa sin desprenderse. Este hecho sugiere que la biomasa muerta debe estar aportando algún beneficio a la planta: **¿podría actuar la biomasa muerta que permanece en la copa como una superficie suplementaria de recolección de lluvia?**

El conocimiento de los procesos hidrológicos que operan a escala de planta es crucial para comprender el funcionamiento de los heterogéneos paisajes de zonas semiáridas (Domingo *et al.*, 1998). Sin embargo, se conoce poco como es la dinámica de la partición de

lluvia. ¿Cómo ocurre este proceso durante el mojado y el secado de la planta?, ¿cuánto debe llover para que se inicien los flujos?, ¿qué efecto tiene la existencia de viento?, ¿qué características de la copa están implicadas en el reparto? Para responder a estas preguntas, por un lado, se tendrá presente que los factores claves que determinan la partición de lluvia son i) la estructura de la copa, ii) la intensidad y duración de la precipitación y iii) las variables micrometeorológicas. Y por otro, se hará un seguimiento minucioso de la dinámica del proceso y emplearán técnicas de modelización.

A pesar de su importancia para la supervivencia de la planta en climas semiáridos, los procesos de partición de lluvia se han estudiado principalmente en formaciones arbóreas relativamente homogéneas, de cubierta continua y en muchos casos monoespecíficas de zonas templadas y tropicales, (Horton, 1919; Kittredge *et al.*, 1948; Law, 1956; Rutter, 1963; Zinke, 1967; Herwitz, 1985; Crockford *et al.*, 2000; Levia, 2004). En cambio, se ha prestado poca atención a otros tipos de vegetación, como arbustos y herbáceas, debido a la dificultad que supone medir en ellos los flujos de partición de lluvia (Belmonte & Romero, 1994), especialmente si se desea separar el goteo y la escorrentía cortical.

Con el ánimo de contribuir a superar estas deficiencias, los objetivos que se plantea esta tesis son investigar i) cómo varía la partición de lluvia en función de la especie, la edad o el estado de la planta y ii) qué propiedades de la copa determinan el proceso. Concentraremos nuestra atención principalmente en la escorrentía cortical y el goteo. De forma secundaria se explorará como afectan algunas variables ambientales como la intensidad y duración de la precipitación, o el viento. Estos objetivos contribuirán a mejorar el conocimiento del proceso de partición a escala de evento y su variación a lo largo del ciclo vital de la planta. Para ello, se caracteriza la estructura de la copa de individuos de diferente edad (tamaño) y estado (vigorosa/senescente) pertenecientes a las tres especies estudiadas (Retama sphaerocarpa, Anthyllis cytisoides y Stipa tenacissima). En estos mismos individuos, se realiza un seguimiento minucioso de todos los componentes de la partición durante los periodos de lluvia y secado utilizando lluvia simulada. Las propiedades de la copa implicadas en el reparto se identifican, desde dos perspectivas: i) las propiedades de la copa relacionadas con los volúmenes finales de partición, y ii) las propiedades de la copa relacionadas con la dinámica de la partición, sirviéndonos en este último caso de un modelo dinámico que parte del de Rutter (1971).

Resumen

La Tesis consta de tres partes. En la primera se introducen las cuestiones que se quieren resolver (Parte I: Capítulo 1). En la segunda parte, se presentan las especies en las que se desarrolla el estudio y se analiza cómo varía la estructura de su copa en función de la especie, del tamaño y del estado de la planta (Parte II: Capítulos 2-3). La tercera parte se centra en el estudio de la partición de lluvia. Comienza introduciendo la metodología que permitió obtener los volúmenes finales y flujos de partición (Parte III: Capítulo 4). A continuación, se analiza cómo afectan la especie, el tamaño (como subrogado de la edad) o el estado de la planta a los volúmenes finales de partición, y se identifican las propiedades de la copa implicadas (Parte III: Capítulo 5). Por último se caracteriza la dinámica de la partición a escala de evento, para proponer un modelo dinámico. Este modelo nos permitirá encontrar las características de la copa de la planta implicadas en la dinámica de partición (Parte III: Capítulos 6-8).

En el **Capítulo 1** se establece el marco conceptual y se plantean las cuestiones centrales de la Tesis, los antecedentes y los objetivos (ya introducidos al principio de este resumen). En el **Capítulo 2** se presentan las especies arbustivas en las que se desarrolla el estudio y el entorno del que proceden. Las tres especies (*Retama sphaerocarpa, Anthyllis cytisoides* y *Stipa tenacissima*) fueron seleccionadas por tener una estructura de copa y del sistema radicular muy diferente. Además, en el sudeste semiárido peninsular forman comunidades muy extendidas sobre suelos de micaesquistos. Las plantas se recogieron en el Área Experimental de Rambla Honda, atendiendo a su tamaño (pequeña, mediana o grande) y su estado (vigorosa, senescente) y fueron un total de 6, 15 y 15 respectivamente.

En el **Capítulo 3** se analiza la estructura de las plantas. Se tomaron medidas tanto descriptivas (proyección de la copa, altura, área basal del tallo, diámetros, ángulos o longitudes de las ramas, tallos u hojas) como destructivas (biomasa, LAI, índices de área proyectada o superficial, peso específico de las diferentes fracciones). Los cambios que se producen en la estructura de la copa asociados al efecto de la especie, el tamaño y el estado de la planta se estudiaron tanto a nivel de las características generales de la copa, como de las diferentes fracciones que la constituyen (flores, hojas, ramas, materia muerta). Todos ellos fueron identificados mediante exploración gráfica y análisis de la varianza. Las <u>características generales</u> más afectadas por el aumento del tamaño de la planta fueron las directas (relacionadas con las dimensiones de la planta) y las relacionadas con su biomasa y la superficie. Todas ellas aumentaron con el tamaño. Las características generales de la copa se

4

vieron afectadas en menor grado por la senescencia que por el tamaño. La senescencia afectó más también a las variables directas (dimensiones), que disminuyeron con la senescencia. Al contrario de lo que ocurre con las variables generales, las propiedades de las <u>fracciones</u>, se vieron afectadas más significativamente por la senescencia que por el aumento de tamaño de la planta. El crecimiento de la planta significó, un aumento de la importancia relativa de la parte leñosa, en detrimento de la importancia relativa de la parte verde. Como es lógico, con la senescencia la biomasa de la fracción muerta es la que aumenta más significativamente. En *Stipa tenacissima* con la senescencia disminuyo la biomasa de todas las fracciones (tanto las relacionadas con los tallos, como con las espigas). También *Anthyllis citysoides* disminuyó significativamente la biomasa de la parte verde y la de madera, sin embargo la superficie de la última aumentó.

En el Capítulo 4 se presenta la metodología desarrollada para obtener los flujos y volúmenes finales de partición. Estos fueron medidos utilizando lluvia simulada. La evaporación se estimó utilizando durante la lluvia la ecuación del gradiente de concentraciones de vapor, y en secado por diferencia a partir del balance de agua en la copa. Se utilizó un simulador de lluvia construido y calibrado en la Estación Experimental de Zonas Áridas, capaz de simular intensidades de 25 mm h^{-1} , 40 mm h^{-1} y 100 mm h^{-1} (la última no se usó) sobre un área de 2 m x 2 m. La homogeneidad de la lluvia, la distribución de tamaños de gota, su velocidad terminal y energía cinética fueron testados antes de los experimentos. En el simulador se instalo un conjunto de 8 células de carga calibradas que permitirían medir cada segundo los volúmenes acumulados de los componentes de la partición durante y después de las simulaciones de lluvia. Además se instaló la instrumentación micrometeorológica necesaria para monitorizar la velocidad del viento, la radiación neta, el déficit de presión de vapor, y la temperatura del aire y de la copa de la planta, conectada a un almacenador automático de datos. El experimento consistió en colgar de un par de células de carga a plantas individuales de Retama sphaerocarpa, Anthyllis cytisoides y Stipa tenacissima y someterlas a la lluvia simulada hasta que la copa estuviera saturada. Entonces se cortaba la lluvia y se dejaba drenar a la copa. Simultáneamente, las variables micrometeorológicas, el peso de la planta y de los volumen de escorrentía cortical y trascolación acumulados se registraban y almacenaban cada segundo. Para analizar la influencia del viento en la conductancia aerodinámica se realizaron simulaciones de viento. Partiendo de copa saturada la planta se sometía a de cinco minutos de viento simulado de 2,2; 3,7 y 4,8 m s⁻¹. Paralelamente se recogían los mismos datos que en las simulaciones de lluvia. Para eliminar el ruido en las curvas de los volúmenes acumulados de partición, fue necesario ajustar una función doble exponencial a los datos.

Los Capítulos 5-8 muestran los resultados relacionados con la partición de lluvia. En el **Capítulo 5** se analiza como varían los volúmenes finales de partición de acuerdo con la especie, la edad (tamaño) y el estado de la planta mediante análisis de la varianza. También se estudia si existe relación entre las vías presentes de partición y el tipo de sistema radicular de la especie. Finalmente se identifican las propiedades de la copa implicadas en el reparto. Estos aspectos se analizan expresando los volúmenes finales de dos formas diferentes: i) respecto de la <u>superficie que recibe la lluvia</u>: es la forma estándar y en este caso los volúmenes de partición se expresan en base a la proyección de la copa (mm) y en porcentaje de la precipitación total (%P). ii) Respecto a la <u>superficie del suelo receptora del volumen de partición</u> respectivo. Se denominan razones de partición y son adimensionales. Las razones de partición expresan el volumen (l) generado de un componente de la partición en relación al volumen de lluvia (l) que habría llegado a la superficie del suelo que recibe ese componente en ausencia de la planta.

Los resultados expresados respecto de la superficie que recibe la lluvia y en porcentaje de la precipitación mostraron que la partición de lluvia resultó ser significativamente diferente en las tres especies en cuanto al volumen de goteo y trascolación libre (%P) generados. Además, en las tres especies se ha encontrado una correspondencia entre las vías preferentes de partición y el tipo de sistema radicular que presenta la planta: las especies con sistema radicular desarrollado en profundidad fueron más eficaces reconduciendo la lluvia vía escorrentía cortical (Retama sphaerocarpa y Anthyllis cytisoides). Las especies con sistema radicular superficial redistribuyen la lluvia preferentemente vía goteo (Stipa tenacissima). El efecto de la edad depende de cómo se expresen los volúmenes finales de partición. Expresados de la forma estándar (%P) el crecimiento de la planta no produjo variaciones significativas en el balance final de partición de lluvia (es decir, en el reparto entre los cuatro componentes considerándolos simultáneamente) en Anthyllis cytisoides y Retama sphaerocarpa, pero sí en Stipa tenacissima. Si los volúmenes finales se expresan respecto de la superficie que los recibe (razones de partición) encontramos que en las tres especies, el efecto embudo fue más fuerte en los estadios iniciales del desarrollo; las razones de escorrentía cortical decrecieron significativamente con el desarrollo de la planta. En cuanto al efecto del estado de la planta (vigorosa/senescente), si los volúmenes finales de partición se

expresan de la forma estándar (%P), la permanencia de biomasa muerta en la copa por efecto de la senescencia no mejoró, pero tampoco disminuyó, el abastecimiento de agua en *Stipa tenacissima*. En cambio, en *Anthyllis cytisoides*, se observa un incremento significativo de la escorrentía cortical colectada por los individuos senescentes, que duplicó a la de los vigorosos. Por tanto, parece que las ramas muertas en la copa que permanecen en la copa de esta especie actúan como superficies suplementarias colectoras de escorrentía cortical. Si los volúmenes de partición se expresan como razones de partición, en *Anthyllis cytisoides* la senescencia dio lugar a una disminución significativa del efecto embudo en los tamaños medianos, pero apenas afectó al de las grandes. Lo mismo ocurre en *Stipa tenacissima* con la razón de goteo. Las propiedades de la copa que resultaron estar más relacionadas con los volúmenes de partición fueron la porosidad de la copa p, el cociente (proy / (AB*h)) y el número de ramas exteriores.

En el **Capítulo 6** empieza el estudio de la dinámica de la partición de lluvia. En este capítulo, se presentan las curvas empíricas que muestran la evolución de las tasas de escorrentía cortical, goteo, trascolación libre, evaporación y almacén en la copa a lo largo del tiempo, a una resolución temporal de un segundo, desde el inicio de la lluvia hasta el secado de la copa. Estas tasas expresan la cantidad de un determinado componente de la partición que se produce por unidad de tiempo (mm h⁻¹). Se evalúa la relación funcional de las tasas de escorrentía cortical y goteo con el agua almacenada en la copa. Finalmente, se explora de forma somera el efecto de la intensidad de la lluvia en la dinámica de partición y el efecto del viento en la conductancia aerodinámica. Los resultados mostraron que los flujos de goteo y escorrentía cortical se inician muy pronto tras comenzar a llover. Además, tanto la rapidez con la que se alcanza el equilibrio en el balance de agua en la copa, como las tasas máximas alcanzadas, son específicos de la especie. En cuanto a la hipótesis de partida, cuando se examinan las tasas de escorrentía cortical y goteo respecto al agua almacenada en la copa, se observa un proceso de histéresis: para un almacén en la copa dado las tasas de escorrentía cortical y goteo son más rápidas durante la lluvia que en secado. Estas tasas no son solo función del agua almacenada en la copa, como se hipotetizaba, siendo determinante la presencia de lluvia. Respecto a la intensidad de la lluvia, se alcanzó un almacén máximo en la copa mayor durante las simulaciones de lluvia de intensidad más alta (40 mm h⁻¹). También las tasas máximas de escorrentía cortical y goteo fueran más altas durante la lluvia de mayor intensidad. Finalmente, la conductancia aerodinámica aumentó de forma exponencial con el viento.

Resumen

En el **Capítulo 7** se propone un modelo de partición de lluvia que partiendo del de Rutter (1971) introduce el efecto del viento en las pérdidas por intercepción y separa los dos componentes del drenaje (escorrentía cortical y goteo). El capítulo comienza con un repaso a la evolución de los modelos de partición de lluvia más relevantes hasta la fecha. A continuación, se propone un <u>modelo dinámico</u> que opera a escala de evento a una resolución temporal de un segundo. Es capaz de simular los principales flujos de partición (almacén en la copa, trascolación libre, escorrentía cortical, goteo y evaporación). El modelo establece un balance en la copa entre entradas y salidas de agua. El almacén en la copa es la parte central del modelo y aumenta con la lluvia interceptada y disminuye por escorrentía cortical, goteo y evaporación. A su vez las tasas de los tres últimos componentes son función del agua almacenada en la copa, de manera que el modelo esta diseñado para correr un balance de agua en el tiempo entre la precipitación, la trascolación libre, la escorrentía cortical, el goteo, la evaporación y los cambios en el agua almacenada en la copa. Como innovación respecto del modelo de Rutter, se introduce la <u>función logística</u> para dirigir las tasas de escorrentía cortical y goteo.

La función logística ha resultado adecuada para reproducir el comportamiento de las tasas de goteo y escorrentía cortical en función del agua almacenada en la copa: por una parte ha reproducido el patrón encontrado en el comportamiento de los flujos, y por otra, el valor de sus parámetros reproduce las diferencias empíricas observadas entre las especies. Los valores promedios de los parámetros de cada especie permitieron proponer las curvas patrón de cada especie. Estas curvas mostraron que R. sphaerocarpa es la especie que menos agua almacena en la copa y A. cytisoides la que más. En la primera, el balance de agua en la copa se estabiliza más rápido y para almacenes en la copa más bajos. La tasa de escorrentía cortical tarda más en estabilizarse en S. tenacissima y la de goteo en A. cytisoides. Las tasas máximas de escorrentía cortical son más altas en A. cytisoides que en S. tenacissima, tanto en lluvia como en secado. Las de goteo son más altas en lluvia para S. tenacissima, pero más bajas en secado. Finalmente, se valoraron los errores cometidos por el modelo dinámico que incorpora i) la función logística para dirigir los flujos de escorrentía cortical y goteo, y ii) la función del gradiente de concentraciones de vapor para estimar la evaporación y iii) la función que relaciona la conductancia aerodinámica con el viento. Se verifica que en las tres especies las estimaciones del modelo, tanto de la dinámica de los flujos como de los volúmenes finales, son muy buenas excepto en el caso de la evaporación.

En el **Capítulo 8** se realiza un análisis de sensibilidad que permite identificar cuáles son los parámetros del modelo que más afectan a las estimaciones del mismo, y por tanto aquellos que necesitan ser estimados con mayor precisión. Estos fueron la porosidad de la copa p, la tasa máxima de goteo en lluvia bGp y la conductancia aerodinámica en ausencia de viento aga. A continuación, se identificaron las características estructurales de la copa implicadas en la dinámica de partición de lluvia, a través de las relaciones obtenidas entre los parámetros del modelo dinámico y las propiedades de la copa. Para ello se emplearon técnicas de regresión simple y múltiple. Los resultados mostraron que las variables estructurales más relacionadas con la dinámica de partición pertenecen al grupo de las variables hidrológicas. Así, la rapidez con la que los flujos de escorrentía cortical o goteo alcanzan la estabilización en lluvia, o pasan de disminuir rápida a lentamente en secado (parámetro a) está determinada por el almacén máximo Cmax, o por el agua transitoria Cmax-Cmin, según llueva o no, respectivamente, y no tanto por la estructura de la copa en sentido estricto. El almacén en la copa cuando las tasas de escorrentía cortical o goteo pasan de un crecimiento rápido a lento (parámetro c) mostró una estrecha relación con el almacén máximo Cmax. Fue más difícil explicar el comportamiento de las tasas máximas de goteo y escorrentía cortical (parámetros b), ya que intervinieron varias propiedades de la copa y además parecen implicadas otras variables relacionadas con la precipitación (intensidad y duración de la lluvia).

Por último en el **Capítulo 9** se resumen las conclusiones más relevantes y se perfilan las principales cuestiones que han quedado pendientes de investigar. Éstas son básicamente i) incorporar el papel de la intensidad de la lluvia como una variable directriz externa, lo que permitiría correr el modelo en eventos lluviosos complejos naturales o simulados, y ii) proporcionar pruebas experimentales sobre la importancia que tiene la escorrentía cortical para la supervivencia de la planta en climas áridos o semiáridos.

Abstract

Effect of canopy structure on rainfall partitioning of three shrub species in semiarid climate

Vegetation exerts a marked influence on the pattern of rainfall reaching the ground. Rainfall partitioning is the process by which rain can change its trajectory when impacting in plant canopy (interception). Once intercepted, water is accumulated in the canopy (canopy storage) and from there, it could either be evaporated (evaporation or interception loss), drip from the canopy (canopy drip) or channelled along the branches to the base of the stem or trunk (stemflow). Rain can also go through the canopy without any contact with the plant. This is known as free throughfall, and together with canopy drip it builds up the throughfall.

Evaporation involves a loss of water for the plant. Free throughfall and canopy drip remain in the upper soil layers. Whereas stemflow infiltrates along soil-root interface arriving to deep layers of soil, safe from the evaporation and accumulates in the roots surroundings (Pressland, 1976; Nulsen *et al.*, 1986; Martínez-Mesa & Whitford, 1996). By this way it becomes directly accessible to the plant. Rainfall partitioning produces redistribution of water beneath the canopy, which can be of importance for plant survival under water stress conditions (Tromble, 1987; De Soyza, 2002).

In semi-arid climates water availability is one of the main limiting factors. For that reason, there is a contraction in vegetations, which both reduce canopy size and adopts a patchy spatial pattern of vegetated clumps surrounded by open areas of bare soil or ephemeral plants. Vegetated patched and bare areas constitute a functional unity, with bare ground acting as source of water and vegetated patches acting as sinks (Puigdefábregas, 2005).

At the patch scale, the architecture of the canopy is a trade off among the different requirements of the plant: photosynthesis, reproduction, protections against transpiration, wind, herbivore, solar radiation, etc. Taking into account, that water availability is one of the mayor requirements of plants under semiarid climates, the structure of the canopy should play an important role in taking advantage from the scarce rainfall events. Moreover, plant canopy should influence soil water redistribution as to improve water availability in accordance to the particular root system of the species. In this sense, the first question raises by the PhD. thesis is: **Do plants under semiarid climates redistribute rainfall in accordance to the particular root system type of the species**?

But plant canopy structure is dynamic: it changes along plant life, suggesting that rainfall partitioning should also change. Younger plants are more affected by water scarcity because its still poorly developed root system concentrates at the stem basal area. To overcome this vulnerability, they could improve its effectiveness to collect water in root environment, improving rain redistribution via stemflow. The second question this study deals with is: **Are younger plants more effective harvesting rainfall via stemflow?**

Arid lands are characterised by a high temporal variability in the inter-annual quantity and distribution of rainfall. If after a series of good years woody plants have developed too much, during the subsequent dry years some individuals or parts of them may die to adjust its above ground biomass to water availability (Walter, 1977). From the perspective of rainfall partitioning, standing dead biomass should increase interception loss, and therefore decrease water supply. However, in some species, like in *Anthyllis cytisoides* or *Stipa tenacissima* dead branches or leaves respectively remain in the canopy many years without falling. This behaviour suggests that dead material could provide some benefit to the plant: **might standing dead biomass act as a supplementary water collecting surface to harvest rainfall?**

The knowledge of hydrological processes operating at plant-scale can be crucial to understand the functioning of the heterogeneous landscapes of semiarid areas (Domingo *et al.*, 1998). Nonetheless, rainfall partitioning dynamics is still not well known. **How does it take place during wetting and drying of the plant? How much should it rain to start the fluxes? Which is the effect of wind? Which canopy properties are related to the partitioning of rainfall?. To answer these questions, on the one hand, we take into account that i) canopy structure, ii) rainfall properties (intensity and duration), and iii) micrometeorological conditions (wind, temperature, relative humid) are the key factors**
determining rainfall partitioning. On the other hand, a meticulous monitoring of the dynamic process has been performed and modelling techniques were used.

In spite of its importance for plant survival under semiarid climates, rainfall partitioning has been mostly studied in homogeneous, frequently monoespecific, tropical or temperate forests (Horton, 1919; Kittredge *et al.*, 1948; Law, 1956; Rutter, 1963; Zinke, 1967; Gash & Morton, 1978; Calder *et al.*, 1986; Crockford *et al.*, 2000; Levia, 2004). The scarce attention paid to small shrubs and herbaceous plants, is related to the difficulty in measuring water flows derived from the process of interception (Belmonte & Romero, 1994), particularly if separation of canopy drip and stemflow is desired.

In order to fill these gaps, the aims of this study are to investigate i) how rainfall partitioning varies among plants of different species, age and condition (vigorous or senescent), and ii) which canopy properties determine the process. Main attention is paid to stemflow and canopy drip. In addition, the influence of some environmental variables, like rainfall duration or intensity and wind, on rainfall partitioning will be explored. These objectives will contribute to improve the knowledge of how the process of rainfall partitioning occurs at event scale and its variations along the plant life. To achieve these objectives, canopy structure of individuals of different age (size) and condition or state (vigorous / senescence) was characterised in the three studied species (*Retama sphaerocarpa, Anthyllis cytisoides* and *Stipa tenacissima*) and a detailed monitoring of water partitioning in the canopy was carried out during rain and drying periods using simulated rainfall. Canopy properties related to rainfall partitioning will be identified from two perspectives: i) Those that are associated to final partitioning volumes and ii) those related to the partitioning dynamic. For the latter a dynamic model based on Rutter (1971) has been developed.

This thesis consists of three parts. In the first one the topics to be dealt in the Thesis are introduced (Part I: Chapter1). In the second part, the species to be studied are presented and the patterns of change of canopy structure are analyzed as function of species, plant size and plant condition (Part II: Chapters 2-3). The third part focuses on the rainfall partitioning study. It begins introducing the methodology employed to obtain the final volumes and fluxes (Part III: Chapter 4). Next, the influence of species, size (as surrogate of age) and condition of the plant on the final partitioning volumes are studied, and the related canopy properties are identified (Part III: Chapter 5). Finally, the rainfall partitioning dynamics was characterized at

event scale using a dynamic model, which allows finding the canopy properties involved in the partitioning process (Part III: Chapter 6-8).

Chapter 1 sets the conceptual frame and raises the main questions, the state of the art and the objectives. In **Chapter 2** the study species and their environment are presented. Three species (*Retama sphaerocarpa, Anthyllis cytisoides* and *Stipa tenacissima*) were selected because of their different canopy structure and root system. In southeast Spain, they build widespread communities in soils developed on micaschists. Sample plants were collected in the Rambla Honda Field site according to size (small, medium, large), and condition (vigorous, senescent). Number of sampled plants was 6, 15 and 15 for each species, respectively

Chapter 3 looks at the canopy structure in terms of descriptive (canopy projection, height, stem basal area, angle and lenght of branches) and destructive measurements (biomass, LAI, both projected and surface index, specific weight of different fractions of the canopy). The effect of species, plant size and plant condition on the canopy structure was studied in terms of both global canopy properties and canopy fractions (flowers, leaves, branches, dead material). The changes were identified using analysis of variance and plotting procedures. The global properties more affected by plant size were the direct properties (those related to plant dimensions) and those related to biomass and surface. In all cases they increased with size and were affected by senescence at lesser extend. Direct properties were again the most influenced and decreased with senescence. In opposition to general properties, canopy fractions were affected more significantly by senescence than by plant size. Plant growth (size) leads to increases of the relative importance of the woody fraction at the expenses of green fraction. As expected, the increase of dead fraction is the one most signify effect associated to senescence. In Stipa tenacissima biomass of all fractions, either related to stems or to spikes, decreased with senescence. In Anthyllis citisoides, green and woody biomass decreased with senescence, although surface of the later increased.

Chapter 4 describes the methodology to obtain rainfall partitioning fluxes and final volumes (yields). Yields were measured under simulated rainfalls. Interception loss was estimated during rain using the gradient equation of water vapour concentrations and during drying as a difference from the water balance. A portable <u>rainfall simulator</u> constructed and calibrated in the Estación Experimental de Zonas Áridas (Consejo Superior de Investigaciones

Científicas) was used in order to simulate intensities of 25 mm h⁻¹, 40 mm h⁻¹ and 100 mm h⁻¹ (the latter was not used in this study) in an area of 2 x 2 m. Rainfall homogeneity, drop size distribution, terminal velocity and kinetic energy were tested before the experiments. A set of load cells were calibrated and installed to measure, each second, the accumulated water volumes of rainfall partitioning components during and after the simulations. Micrometeorological instrumentation to monitor wind speed, net radiation, water pressure deficit and air and canopy temperature were also installed at the simulator tower and connected to a logger-multiplexer. The experiment consisted in hanging a plant from two load-cells and simulating rainfall on it until saturated canopy. After rainfall was stopped, plants were allowed to drain and further to dry. Simultaneously, micrometeorological variables, plant weight and weight of the stemflow and throughfall accumulated were registered and stored each second. To analyse wind influence on the aerodynamic conductance, wind experiments were carried out. Starting from saturated canopy the plant was undergone to 5 minutes-period of simulate winds velocities of 2,2; 3,7 and 4,8 m s⁻¹. At the same time, the same data collected during rainfall simulations were registered. To eliminate the noise in the obtained curves of rainfall partitioning accumulated volumes, they were adjusted to a double exponential function.

Chapters 5-8 show the results related to rainfall partitioning. In **Chapter 5** the influence of plant species, plant age (size) and plant condition on rainfall partitioning yields were worked out using analysis of variance. The evidence of any relationship between the main rain partitioning pathways and the type of root system was also explored. Finally, the relation between canopy properties and partitioning yields were determined. These aspects are analyzed by expressing final yields in two different ways: i) related to the <u>surface receiving the rain:</u> is the standard way and in this case final volumes are expressed at canopy projection basis (mm) and in percentage of total precipitation (%P). ii) Related to the <u>soil surface which received the respective partitioning component</u>. They are called partitioning ratios and they are dimensionless. These ratios relate the final volume of a partitioning component to the rain that would have fallen into the surface which would receive the partitioning component in absence of the plant.

Results expressed at the projected area basin and as percentage of total rainfall revealed significant differences between <u>species</u> in canopy drip and free throughfall volumes (%P).

Furthermore, in the three species, a correspondence between main partitioning pathways and the root system type of the species was identified: species with a deep root system where more efficient redistributing rain via stemflow (Retama sphaerocarpa and Anthyllis *cytisoides*). Whereas species with shallow root system redistribute rain meanly as canopy drip (Stipa tenacissima). The effect of plant size (age) on rainfall partitioning depends on how the final volumes are expressed. When partitioning components were expressed in the standard way (%P), plant size did not produce significant variation in the overall balance of rainfall partitioning (that is, in the distribution of the four components, taking them all together) in Anthyllis cytisoides or Retama sphaerocarpa, although it did in Stipa tenacissima. Therefore, the youngest individuals do not seem to be more efficient collecting rainfall as stemflow. Nonetheless, when rainfall partitioning is expressed in regard to the precipitation which would reach the ground receiving the partitioning component in absence of the plant (partitioning ratios), we find that, in all three species, the funnel effect is strongest in small plants. Funnelling ratios decrease with plant development. In relation to plant condition or state (vigour/senescence), when the partitioning components are expressed in the standard way (%P), the large amount of dry leaves that accumulates in the Stipa tenacissima canopy does not contribute any particular benefit, but neither does it hurt senescent plants insofar as redistribution of water from rainfall. Whereas in Anthyllis cytisoides there is a significant variation in stemflow amount, for which the average in senescent plants doubled that of vigorous plants. Therefore, dead branches remaining for long periods in the canopy of Anthyllis cytisoides seem to act as supplementary collecting surfaces for stemflow. If the effect of senescence is studied by expressing partitioning volumes as partitioning ratios, senescence of Anthyllis gave rise to a significant decrease of the funnel effect in medium sizes, but hardly affected the large ones. The same was true for the drip rate in Stipa *tenacissima*. As to the canopy properties, several of them were slightly correlated with rainfall partitioning volumes: canopy porosity p, the quotient (projection/(height*basal area)) and the number of external branches.

Chapter 6 starts with the study of rainfall partitioning dynamics. The empiric curves showing the time evolution of stemflow, canopy drip, free throughfall and evaporation fluxes (rates) are presented. These rates express the amount of a particular component of rainfall partitioning produced per unit time (mm h⁻¹). The functional relationships between stemflow and canopy drip, and canopy storage is evaluated. The effect of rainfall intensity on the partitioning dynamics and that of wind on the aerodynamic conductance are also explored.

Results showed that, stemflow and canopy drip begin very early, shortly after it starts to rain. Moreover, both the time to achieve the equilibrium state for water balance in the canopy, and also the maximum rates reached, are species-specific. When stemflow and canopy drip rates are examined in relation with canopy storage, a hysteresis process is detected: for a certain amount of water stored in the canopy, both stemflow and canopy drip flows are faster while it is raining than when dry. Therefore, these fluxes do not depend only on water accumulating in the canopy, as hypothesized, but also on whether it rains or not. Concerning rainfall intensity, higher canopy storage was reached during the highest intensity of simulated rainfall (40 mm h^{-1}). Maximum stemflow and canopy drip rates reached were also higher for this intensity. Finally, aerodynamic conductance increases exponentially with wind speed.

In **Chapter 7** a rainfall partitioning model is proposed, which starting from that of Rutter (1971), introduces wind influence and discriminates both components of drainage (stemflow and canopy drip). The Chapter begins with an updated revision of the more relevant models. Next, a dynamic model is proposed, which runs at one-second time resolution during the rainfall event and drying. The model is able to simulate the main partitioning fluxes (canopy storage, free throughfall, stemflow, canopy drip and interception loss). It sets a water balance in the canopy between incomes and outcomes of water. Central to the model is the storage of water in the canopy. This storage is added to by intercepted rainfall and depleted by evaporation, stemflow and canopy drip. Since the rates of the latter three fluxes vary with the amount of water on the canopy, the model calculates a running balance through time in terms of rainfall free throughfall, evaporation, stemflow, canopy drip and changes in canopy storage. As an innovation to the Rutter's model, the logistic function is introduced to drive rates of both stemflow and canopy drip.

The logistic function shows a good performance in reproducing stemflow and canopy drip rates in relation to canopy storage. On the one hand it reproduces the observed pattern in the behaviour of the rates; on the other hand, their adjusted parameter values were in accordance to the empirical differences between species. These curves show that *Retama sphaerocarpa* is the species with the lowest canopy storage, while *Anthyllis cytisoides* has the highest. In the former, water balance achieves earlier the steady state (equilibrium) and this occurs at lower canopy storage. Stemflow rates take the longest time to achieve steady state in *Stipa tenacissima*, and the shortest in *Anthyllis cytisoides*. Maximum stemflow rates are higher in the latter species than in the former, both during rain and drying. Maximum rate of

canopy drip are higher in *Stipa tenacissima* during rain, but lower during drying. Finally, an evaluation of the <u>errors</u> involved in the dynamic model which incorporates i) the logistic function to estimate stemflow and canopy drip rates, and ii) the equation of water vapour gradient to estimate evaporation and iii) the function that relates the aerodynamic conductance with wind. For all three species, model estimations, both for rates and final volumes, are fairly good except in case of evaporation.

In Chapter 8 a sensibility analysis has been carried out to identify the parameters with more influence in the model estimations, and hence those that need to be more accurately estimated. Results showed greatest sensitivity for parameters related to canopy porosity p, maximum canopy drip rate during rainfall bGp and aerodynamic conductance in absence of wind *aga*. Next, the canopy properties involved in rainfall partitioning dynamics are identified throughout the observed relationships between the parameters of the dynamic model and canopy properties. Simple and multiple regression techniques were employed. Results showed that canopy properties related to rainfall partitioning dynamic include the group of hydrological variables. Thus, the speed at which stemflow or canopy drip become stable during rainfall, or slow down from fast to slow when drying (Parameter a) is associated to the maximum storage Cmax, or to the transient water Cmax-Cmin, depending on whether it is raining or not, respectively. Canopy storage when stemflow or canopy drip rates change from fast to slow (Parameter c) shows a close relationship to maximum storage Cmax. It was more difficult to explain the behaviour of the maximum canopy drip and stemflow rates (Parameters b) since several canopy properties are involved as well as other variables related to precipitation (intensity and duration).

Finally **Chapter 9** summarizes the main conclusions and outlines the main issues left for future research. The latter basically include i) incorporating the role of rainfall intensity in the model as an external driver, which would allow for running the model in real or simulated complex rainfall events, and ii) providing experimental evidence about the significance of stemflow for plant survival in arid or semi-arid climates.

Capítulo 1.

Introducción general

1.1. Nociones básicas: terminología

La partición de lluvia es el proceso por el cual la lluvia puede modificar su trayectoria al encontrarse con la copa de una planta. La **precipitación incidente o total** es la lluvia que cae sobre la proyección de la copa. Una parte atravesará la copa sin entrar en contacto con ella (**trascolación libre**), el resto será interceptada por la planta. La lluvia interceptada (**intercepción**) se va almacenando en la copa (**almacén**) y a partir de ahí puede seguir tres vías: evaporarse (**evaporación o pérdidas por intercepción**), gotear desde la copa (**goteo**), o circular por las ramas hasta la base del tallo o tronco (**escorrentía cortical**). La fracción que alcanza el suelo en forma de gota (trascolación libre y goteo) se denomina **trascolación**. El goteo y la escorrentía cortical juntos constituyen el **drenaje**.

Al final del proceso de partición el agua de lluvia que no se ha evaporado queda potencialmente disponible para la planta, es la **precipitación neta o efectiva** (diferencia entre la precipitación incidente y las pérdidas por intercepción).

Existe bastante confusión en cuanto a la terminología que se utiliza para designar algunos componentes de la partición de lluvia. Esta confusión afecta principalmente a la evaporación y a la trascolación. Algunos autores para referirse a la evaporación emplean el término intercepción. En el presente trabajo se reserva el termino intercepción para el agua interceptada o "capturada" por la copa de la planta, que puede evaporarse o no. Para referirnos a la evaporación utilizaremos exclusivamente los términos evaporación o pérdidas por intercepción. En el caso de la trascolación, a veces se confunde con la trascolación libre, y el goteo con el drenaje. En el presente estudio cada término hace referencia a componentes del reparto diferentes, como se ha aclarado en el primer párrafo.

1.2. Restricciones ecológicas del clima semiárido: organización del paisaje

Los paisajes de clima semiárido se caracterizan por una contracción de la vegetación: la vegetación reduce su tamaño y disminuye su cobertura adoptando un patrón de distribución espacial disperso. La baja cobertura vegetal parece estar asociada a un ajuste de la superficie transpirante de la vegetación a la precipitación. Se han encontrado relaciones lineales entre precipitación y superficie transpirante válidas para una gran variedad de formaciones vegetales y climas (para precipitaciones entre 100 y 1.500 mm a⁻¹), de las que se puede deducir que el abastecimiento de agua por unidad de superficie transpirante permanecen igual en áreas áridas y húmedas (Walter, 1977). Para mantener el abastecimiento de agua las plantas de clima semiárido necesitan explorar un volumen mayor de suelo. Por ello, no solo reducen su superficie transpirante y crecen separadas unas de otras, además desarrollan más su sistema radicular, lo que les permite explorar volúmenes de suelo superiores.

Bajo clima semiárido la vegetación presenta una distribución espacial dispersa, en donde las plantas crecen aisladas o agregadas en forma de islas, separadas entre sí por áreas de suelo desnudo o plantas efímeras (llamadas calvas o claros). Las islas o plantas aisladas forman una unidad funcional con los claros adyacentes, ya que las zonas de suelo desnudo actúan como áreas suplementarias de aprovisionamiento de agua. Las plantas pueden obtener agua de los claros adyacentes, bien explorándolos con sus raíces, bien capturando la escorrentía que se genera en ellos (Puigdefábregas *et al.*, 1999). La primera estrategia ha sido observada en matorrales dispersos de *Retama sphaerocarpa* (Haase *et al.*, 1996) y la segunda en *Stipa tenacissima* (Puigdefábregas & Sánchez, 1996). Ambas son dos de las especies objeto del presente estudio. Así pues, las zonas de suelo desnudo actúan como fuentes de agua y las islas de vegetación como sumideros (Puigdefábregas, 2005).

Centrando nuestra atención en las islas de vegetación, la partición de lluvia produce una redistribución de la precipitación en el suelo. Las cubiertas vegetales actúan como un filtro que modifica significativamente la distribución espacial de la lluvia incidente que alcanza la superficie del suelo, como consecuencia de ello, se producen variaciones espaciales de la humedad y de las propiedades físicas y químicas de los suelos (Durocher, 1990). En el proceso de partición de lluvia, la evaporación supone una pérdida de agua para la planta,

aunque también contribuye a rebajar las pérdidas por transpiración. Cuando el agua interceptada por la copa está presente en el follaje, la transpiración se reduce debido a que la energía disponible evaporará preferentemente el agua sobre la superficie de la hoja, en lugar de la que hay en su interior (Stewart, 1977). Además, contribuye a aumentar el contenido en vapor de agua de la capa límite (Monteith & Unsworth, 1976).

La trascolación libre y el goteo, como sucede con la lluvia, se almacenan en las capas superficiales del suelo, en donde se evaporará o será absorbida por la planta. No obstante, la disminución de la energía cinética del goteo desde la copa favorece la infiltración de la fracción goteo (Whitford, 2002).

La escorrentía cortical concentra la precipitación en una superficie muy pequeña (Tanaka et al. 1990), y se infiltra por la interfase suelo-raíz alcanzando capas más profundas del suelo, a salvo de la evaporación que ocurre en los estratos superiores, y acumulándose en el ámbito de las raíces (Pressland, 1976; Nulsen et al. 1986; Martínez-Mesa, 1996; Dunkerley, 1999). Como queda almacenada en el entorno de las raíces, y por tanto directamente accesible para la planta, puede suponer un recurso de agua importante en condiciones de estrés hídrico (Glover et al., 1962; Tromble, 1987; de Soyza, 2002). Esta redistribución del agua de lluvia puede tener gran importancia para las plantas de clima semiárido (Specht, 1957; Nulsen et al., 1986; Carlyle-Moses, 2004). Algunos autores han manifestado que las plantas actuarían como embudos captando el agua de lluvia y concentrándola en la base del tallo o tronco (Glover et al., 1962). La mayoría sostienen que este efecto embudo disminuye la escorrentía superficial del suelo al dirigir la lluvia hacia capas profundas del mismo (Glover & Gwynne, 1962). Otros en cambio han encontrado que la escorrentía cortical contribuye a incrementar la escorrentía superficial del suelo debido a que la concentración de agua alrededor del tallo provoca la saturación del suelo (Herwitz, 1986). Ambos comportamientos no son excluyentes y el que predomine uno u otro depende de la intensidad de la lluvia y de la permeabilidad del suelo (Puigdefábregas, com. pers., 2005). Si el flujo de escorrentía cortical excede la tasa de infiltración local en el suelo contribuirá a generar escorrentía superficial, si no, no (De Ploey, 1982).

El proceso de partición de lluvia también modifica las propiedades físicas y químicas de la precipitación. Únicamente la trascolación libre mantiene las mismas propiedades de la lluvia. Sin embargo, las gotas de lluvia que acaben evaporadas o dirigidas vía escorrentía cortical no impactarán en el suelo, eliminándose su efecto erosivo. Las gotas originadas por el goteo de la copa en arbustos y vegetación de poca altura, aunque suelen tener un tamaño mayor y más constante que las de la lluvia (Chapman, 1948; Zinke, 1967), tienen menor energía cinética (Brandt, 1989; Wainwright *et al.*, 1999), lo cual disminuye su poder erosivo y favorece su infiltración (Whitford, 2002). Además, la trascolación atenua los picos de intensidad de la lluvia y retrasa el final de la precipitación (Ward & Robinson, 1990).

Por tanto, las cubiertas vegetales actúan como agentes protectores frente a la erosión del suelo provocada por la lluvia (Bochet *et al.*, 2002). La disminución en la energía cinética de las gotas bajo la planta produce también un *splash* o salpicadura diferencial: la salpicadura en la periferia de la planta da lugar a una acumulación de material fino bajo la copa, material que después no puede salir, porque la salpicadura bajo aquella es menor y menos intensa (Parsons *et al.*, 1994; Wainwright *et al.*, 1995; Wainwright *et al.*, 1999; Puigdefábregas, 2005). Por otra parte, durante su tránsito por la copa, el agua interceptada se carga de minerales, especialmente en climas semiáridos donde la escasez de precipitaciones, la existencia de suelo desnudo y el viento, favorecen la retención de polvo en la copa. Este enriquecimiento cambia la química del agua y constituye un aporte de minerales al suelo (Domingo *et al.*, 1994).

1.3. Planteamiento de las cuestiones e hipótesis de partida

En las zonas semiáridas la disponibilidad de agua es el principal factor limitante. La aridez obliga a las plantas a adoptar adaptaciones morfológicas o fisiológicas que les permitan crecer en condiciones climáticas de gran escasez e irregularidad en las precipitaciones (Suárez *et al.*, 1991). Para enfrentarse a estas condiciones las plantas pueden adoptar dos soluciones: reducir las pérdidas de agua por evaporación y transpiración, o bien, aumentar el abastecimiento de agua. Para reducir las pérdidas de agua las plantas reducen la superficie transpirante, la densidad de estomas y aíslan la epidermis foliar. Para incrementar el abastecimiento de agua, la planta desarrolla soluciones adaptativas (desarrollo del sistema radical en profundidad o superficie, acumulación de agua en los tejidos, aumento de la concentración del jugo celular) o estructurales (distanciamiento, concentración en depresiones con mayor humedad) (Suárez *et al.*, 1991). En el presente trabajo se propone la posible existencia de una solución adaptativa adicional: la organización de la copa de manera que se

maximice la recolección de lluvia. La arquitectura de la copa es el compromiso adoptado por la planta para dar solución a sus diferentes necesidades: fotosíntesis, reproducción, fotoprotección, resistencia frente al viento, protección frente a las pérdidas de agua, contra la herbivoría, etc. Teniendo en cuenta que el abastecimiento de agua es uno de los principales requerimientos de la planta en zonas de clima semiárido, la estructura de la copa debe jugar un papel importante en el aprovechamiento de los escasos eventos lluviosos. Algunos estudios han demostrado que las copas de ciertas especies capturan la escorrentía superficial que se genera en los claros, actuando éstos como áreas fuente de agua y sedimentos y las islas de vegetación como sumideros (Puigdefábregas & Sánchez, 1996). De la misma forma que la parte aérea de la planta es capaz de "capturar" la escorrentía superficial generada en los claros, podría "gestionar" la lluvia que cae en la propia isla o planta, dirigiendo la lluvia por la vía que mejor pueda ser aprovechada en función de la organización del sistema radicular.

La primera cuestión que se plantea es: **¿redistribuyen el agua de lluvia las plantas de clima semiárido por la vía que mejor pueda ser aprovechada por el tipo de sistema radicular que posean?** Se parte de la hipótesis de que las especies con sistema radicular profundo actuarían como embudos concentrando la lluvia en la base del tallo vía escorrentía cortical, mientras que las especies con sistemas radiculares superficiales favorecerían el goteo.

Ahora bien, la estructura de la copa no permanece invariable a lo largo de la vida de la planta: es dinámica, cambia con la edad y su estado (vigoroso/senescente). Estos cambios en la organización de la copa sugieren que la partición de lluvia debe cambiar también a lo largo del ciclo vital de la planta. En las plantas jóvenes, la estructura de la copa es más sencilla y lineal y su sistema radicular está menos desarrollado que los adultos y más concentrado bajo el tallo, ésto unido a que son más sensibles al estrés hídrico, hace suponer que deberían ser más eficaces colectando escorrentía cortical, que quedaría a salvo de la evaporación y en el entorno de las raíces. A medida que la planta crece, el sistema radicular se desarrolla mejor siendo capaz de explorar mayor volumen de suelo. En general, el conjunto de mecanismos dirigidos a un mejor aprovechamiento del agua mejora con el desarrollo, permitiendo a la planta soportar periodos cada vez más prolongados de sequía y hacerse más independiente de las precipitaciones, desacoplarse de ellas. Superada la fase de establecimiento, otras necesidades comienzan a cobrar mayor importancia, como la protección frente a la herbivoría, fotoprotección, o la reproducción. Para satisfacer las nuevas necesidades la estructura de la copa se complica, probablemente a expensas de disminuir su eficacia como colectora de

lluvia. Este aumento de la complejidad estructural de la copa, debe aumentar el goteo y disminuir la habilidad para conducir la escorrentía cortical.

La siguiente pregunta que se nos plantea es: **¿son las plantas jóvenes más efectivas colectando lluvia vía escorrentía cortical?** Para responderla, se partirá de la hipótesis de que el efecto embudo, o habilidad de la planta para concentrar la lluvia en la base del tallo vía escorrentía cortical, es más acusado en los estadios iniciales del desarrollo y se iría perdiendo a medida que la estructura de la copa se complica y el sistema radicular se desarrolla mejor.

Las zonas áridas se caracterizan también por una alta irregularidad en la distribución interanual de las precipitaciones. Si tras una serie de años lluviosos las plantas leñosas se han desarrollado demasiado, no pueden mantener su biomasa durante las condiciones secas. Durante los años secos algunos miembros de la especie o parte de sus copas morirán para reducir la superficie transpirante. La masa de las especies perennes está determinada por las precipitaciones de los años secos (Walter, 1977). Por este motivo, es tan frecuente encontrar ramas muertas en los arbustos de los sistemas semiáridos. Desde la óptica de la partición de lluvia, la biomasa muerta que permanece en las copas debe aumentar la evaporación y por tanto, disminuir el aporte de agua. Sin embargo, en algunas especies, como Anthyllis cytisoides, la tercera de nuestras especies de estudio, las ramas secas permanecen muchos años en la copa sin desprenderse. Este comportamiento parece indicar que la materia muerta aporta algún beneficio a la planta que compense el incremento en evaporación. En el caso de Stipa tenacissima, el elevado porcentaje de materia muerta que permanece en el entramado de la copa parece estar relacionado con una función estructural (de soporte de los tallos o *tillers*) y fotoprotectora (generación de sombra) (Valladares et al., 2003). Sin embargo, en el caso de Anthyllis cytisoides se desconoce los beneficios que puede aportar a la planta la prolongada permanencia de las ramas muertas. ¿Podrían estar actuando estas ramas muertas como superficies suplementarias de recolección de lluvia capaces de incrementar los aportes de agua?

La tercera cuestión que se abordará es: ¿actúa la biomasa muerta que permanece largo tiempo en las copas de *Anthyllis cytisoides* y de *Stipa tenacissima* como un instrumento para recolectar lluvia? Partiremos de la hipótesis de que las ramas muertas en la primera especie y la hojarasca de la segunda, están actuando como superficies colectoras de lluvia capaces de aumentar la cosecha de escorrentía cortical en *Anthyllis cytisoides* y de goteo en *Stipa tenacissima*.

El conocimiento de los procesos hidrológicos que operan a escala de planta es crucial para comprender el funcionamiento de los heterogéneos paisajes de zonas semiáridas (Domingo *et al.*, 1998). Sin embargo, se conoce poco como es la dinámica de la partición de lluvia. **¿Cómo ocurre el proceso de partición de lluvia durante el mojado y el secado de la planta?, ¿cuánto debe llover para que se inicien los flujos?, ¿qué efecto tiene la existencia de viento?, ¿qué características de la copa están implicadas en el reparto? Para responder a estas preguntas, por un lado, se tendrá presente que los factores claves que determinan la partición de lluvia son la estructura de la copa, la intensidad y duración de la precipitación y las variables micrometeorológicas. Y por otro, se hará un seguimiento minucioso de la dinámica del proceso y emplearán técnicas de modelización.**

Para abordar el estudio de la dinámica de la partición de lluvia y resolver las preguntas planteadas en el párrafo anterior, partiremos de la hipótesis de que las tasas de los diferentes componentes de la partición de lluvia están determinadas por el agua almacenada en la copa, de manera que, cuanto más agua haya almacenada en la copa, más rápidos serán los flujos de evaporación, goteo o escorrentía cortical.

Son numerosas las estrategias desarrolladas por las especies vegetales que crecen en ambientes semiáridos para aprovechar al máximo las escasas precipitaciones que reciben. La eficacia con la que sean capaces de evitar las perdidas de agua, de recolectar la lluvia y de absorberla tendrá importantes consecuencias, no solo en su establecimiento y supervivencia, sino también en su vigor, éxito reproductivo y por tanto, en la perpetuación de la especie. A lo largo de la evolución, las estrategias que favorezcan una mayor disponibilidad hídrica habrán sido seleccionadas de forma natural en las zonas semiáridas. Por ello, las estructuras de copa más eficaces en el aprovisionamiento de lluvia deben aumentar la probabilidad de ser el genotipo que se transmita a la descendencia y que prevalezca en el pool genético de las especies.

1.4. Antecedentes y justificación del estudio

Los procesos de partición de lluvia han sido ampliamente estudiados en formaciones arbóreas relativamente homogéneas, de cubierta continua y en muchos casos monoespecíficas de zonas templadas y tropicales, (Horton, 1919; Rutter, 1963; Zinke, 1967; (Herwitz, 1985; Crockford *et al.*, 2000; Chappell *et al.*, 2001; Levia, 2004). Por lo que la mayoría de las aproximaciones empíricas y modelos de los que se dispone han sido calibrados para este tipo de situaciones (Rutter *et al.*, 1971; Gash, 1979, Watanabe, 1996; Jetten, 1996). Sin embargo, se ha prestado poca atención a otros tipos de vegetación, como arbustos y herbáceas, debido a la dificultad que supone medir en ellos los flujos de partición de lluvia (Belmonte *et al.*, 1994). Esto ha contribuido a que exista un interés creciente en caracterizar y modelar los procesos de partición de lluvia en vegetación dispersa. Sin embargo, excepto en raras ocasiones (Návar, 1994; Sánchez *et al.*, 1996; Domingo *et al.*, 1998) las aproximaciones se han realizado en vegetación homogéneamente distribuida, tales como plantaciones de baja densidad o sistemas agrícolas (Teklehaimanot & Jarvis, 1991; Gash, 1995), que no son estrictamente comparables con las formaciones naturales semiáridas de cubierta dispersa.

La mayoría de los estudios se han centrado en el estudio de las perdidas por (Valente, 1997; Liu, 1997, Zeng, 2000) y en el trasporte de nutrientes intercepción almacenados en la copa (Bouten, 1996). Son pocos los estudios que analizan cada flujo de la partición de lluvia por separado, y más escasos aún los que separan el drenaje en sus dos componentes (goteo y escorrentía cortical), o los que aíslan los dos componentes de la trascolación (trascolación libre y goteo). No obstante, en los últimos años se ha hecho un gran esfuerzo en este sentido y por modelizar la partición de lluvia. Sin embargo, debido a las dificultades de muestreo que aparecen durante el periodo de lluvia, los parámetros que alimentan estos modelos, se obtienen durante el periodo de secado de la planta (Rutter, 1971; Aston, 1979; Calder, 1990). Por otra parte, aunque se sabe que la estructura de la copa es uno de los factores clave que determina el reparto de la lluvia, se conoce poco cómo influye y qué atributos están implicados. Los estudios que analizan su influencia son escasos y suelen considerar unos pocos atributos morfológicos (Ford & Deans, 1978; de Ploey, 1982; Van Elewijck, 1989; Gómez, 2001). En este sentido, el presente trabajo de investigación considera un amplio abanico de ellos y hace un seguimiento minucioso del proceso de partición, por lo que pretende contribuir a mejorar su conocimiento tanto durante la lluvia, como en secado. Así mismo, se centra en el estudio del drenaje y especialmente en la separación y parametrización de sus dos componentes: escorrentía cortical y goteo durante la lluvia y el secado, aspecto poco estudiado hasta la fecha.

El paisaje semiárido está configurado por una distribución dispersa de la vegetación. Esta distribución espacial es la respuesta al aprovechamiento de los escasos recursos hídricos. El conocimiento de los factores que determinan el proceso de partición de lluvia a escala de planta, permitirá conocer mejor las diferentes estrategias de supervivencia, la dinámica de las poblaciones y como funcionan estos heterogéneos paisajes. También contribuirá a mejorar modelos hidrológicos de carácter más general con vistas a su aplicación en la gestión de los recursos hídricos de estas zonas.

1.5. Objetivos

Para comprobar las hipótesis planteadas, la Tesis tiene como objetivo general evaluar el efecto que tienen sobre la partición de lluvia i) la arquitectura de la copa, la edad y el estado de la planta, ii) las variables ambientales, fundamentalmente la precipitación y el viento, e iii) identificar las características de la copa implicadas en el proceso de partición. Este objetivo se aborda desde dos perspectivas: cómo afecta la arquitectura de la planta i) a los volúmenes finales de cada componente de la partición (totales de partición) y ii) a la dinámica de los flujos de partición (tasas de partición). La integración de ambas perspectivas permitirá interpretar las consecuencias que distintas arquitecturas de copa y regímenes de precipitación (lluvias continuas *versus* lluvias con interrupciones) o viento tienen en la redistribución de la lluvia. Para ello:

- Se caracterizará la estructura de la copa mediante índices apropiados medidos en los mismos individuos en los que después se seguirá el proceso de partición de lluvia.

- Se separarán y cuantificarán los volúmenes totales y flujos de todos los componentes de la partición de lluvia (trascolación libre, goteo, escorrentía cortical y pérdidas por intercepción) durante los periodos de lluvia y secado de la planta, utilizando lluvia simulada de intensidad constante (lluvia rectangular).

- Para determinar el efecto del viento en la conductancia aerodinámica y en la evaporación, se realizarán simulaciones con tres intensidades de viento generadas por un ventilador.

- Se desarrollará un modelo dinámico con base física que, operando a escala de evento, simule los flujos principales de partición de lluvia.

- Se analizará la sensibilidad del modelo a los parámetros del mismo y estudiarán las relaciones existentes entre estos parámetros y las características de la copa.

Este modelo ayudará a comprender el papel que desempeñan los atributos de la copa, la intensidad de la precipitación y las variables micrometeorológicas. Hubiera sido deseable, un análisis más profundo del efecto de la intensidad de la precipitación en el reparto. De hecho durante los experimentos se realizaron dos simulaciones de lluvia consecutivas de 24 mm h⁻¹ y 40 mm h⁻¹ cada una. Pero, debido a que los resultados que se fueron obteniendo duplicaron el trabajo, la segunda intensidad de lluvia ha sido analizada de modo meramente exploratorio en un par de individuos de cada especie.

Inicialmente, el objetivo era desarrollar un modelo universal que estimara las tasas y totales de partición en cualquier planta, en función de las características de su copa. Sin embargo, el modelo solo será de válida aplicación en las tres especies de estudio. Esto es debido a: i) los resultados encontrados en cuanto a los atributos de la copa que determinan la partición, ii) que el estudio del papel de la intensidad de la lluvia ha quedado reducido a una mera exploración, iii) las dificultades encontradas para la validación del modelo.

1.6. Organización de la Tesis

La estructura de la Tesis Doctoral es la siguiente:

En el Capítulo 1, este que nos ocupa, se introduce al lector en la ecología de ambientes semiáridos mediante un recorrido que parte de la organización del paisaje, desciende a la de

las islas y los claros y finaliza a escala de planta. También se introducen las cuestiones básicas que se plantean, las hipótesis de partida, el estado de la cuestión y los objetivos de la tesis.

Los Capítulos 2 y 3 giran en torno a las especies de estudio. En el Capítulo 2 se presenta la información ya publicada sobre la zona de campo y las tres especies con las que se trabaja. Y en el Capítulo 3 se aborda el estudio de la estructura de la copa en los ejemplares que después serán sometidos a las simulaciones de lluvia; se explica la metodología empleada; y se comparan los resultados obtenidos en las tres especies.

A continuación viene un bloque dedicado al estudio de la partición de lluvia, que comprende los Capítulos 4, 5, 6, 7 y 8, en los que se estima, caracteriza y modeliza la partición de lluvia. El Capítulo 4 es metodológico, en él se explica detalladamente como se han tomado los datos de partición. Comprende la descripción del simulador de lluvia, de los dispositivos de recogida de la partición, la obtención de las curvas de drenaje y el soporte teórico que permite caracterizar los periodos de lluvia y secado. En los Capítulos 5, 6, 7 y 8 se presentan los resultados principales. En el 5 se analizan los resultados obtenidos desde el punto de vista de los volúmenes finales o totales de partición de lluvia y como varían a lo largo de la vida de la planta y con su estado de vigor. El Capítulo 6 se centra en el análisis de la dinámica de las tasas o flujos de partición. Esta información permitirá proponer en el Capítulo 7 un modelo dinámico de partición de lluvia. Este modelo servirá de punto de partida para analizar, en el Capítulo 8, el efecto de la estructura de la copa en la dinámica de partición, a través de las propiedades de la copa relacionadas con los parámetros del modelo dinámico. Previamente, se realiza un análisis de sensibilidad que permite identificar qué parámetros afectan más a las estimaciones del modelo y por tanto para cuáles es necesaria una mayor precisión en la selección de la mejor función de la estructura de la copa.

Finalmente en el Capítulo 9 se sintetizan los principales resultados y formalizan las conclusiones finales.

De forma arbitraria a lo largo de la Tesis las posiciones decimales se muestran con comas y las unidades de millar con puntos.

Capítulo 2.

Presentación de la zona de campo y de las especies

2.1. Introducción

La partición de lluvia se ha estudiado en tres especies de amplia distribución en el sudeste semiárido peninsular: retama (*Retama sphaerocarpa*), albaida (*Anthyllis cytisoides*) y esparto (*Stipa tenacissima*). Estas especies fueron seleccionadas porque en esta zona forman comunidades muy extendidas y características sobre suelos de micaesquistos. Además tienen una estructura de copa y un sistema radicular muy diferente entre ellas, lo que nos permitirá estudiar como varía la partición de lluvia en función de la estructura de la planta y de su estrategia adaptativa. Como son las principales especies perennes que crecen en la estación de campo de Rambla Honda, hay disponible una gran cantidad de información sobre ellas (biomasa, productividad, ecofisiología, fenología, sistema radicular, partición de lluvia, etc) que ha sido recogida por el grupo de Desertificación y Geoecología de la Estación Experimental de Zonas Áridas en el contexto de diferentes proyectos de investigación tanto nacionales como europeos.

2.2. Entorno del que proceden las especies estudiadas

Las plantas en las que se realiza el presente estudio se seleccionaron en Rambla Honda (Tabernas, Almería, España). Como todas las ramblas, Rambla Honda es un río efímero, seco la mayor parte del año y solo operativo tras eventos lluviosos importantes. Drena un área de 30,6 km² en la vertiente sur de la Sierra de los Filabres (Puigdefábregas *et al.*, 1999), a unos 40 km al norte de la ciudad de Almería (Fig 2.1).



Fig 2.1. Localización de la zona de estudio. Modificado de Puigdefábregas et al. (1996).

Las plantas se recogieron en el sector bajo de la cuenca de Rambla Honda (UTM 30S-WG-5509), en una ladera orientada hacia el este que comprende desde la divisoria de aguas a 800 m de altitud, hasta la parte inferior del valle, a 630 m (Puigdefábregas *et al.*, 1996). Una descripción completa se puede encontrar en Puigdefábregas *et al.* (1996). El clima es mediterráneo semiárido, con una evapotranspiración potencial de unos 1.200 mm (Brandt & Thornes, 1996) y una precipitación total de entre 300 y 350 mm anuales (Puigdefábregas *et al.*, 1996). Hay una gran variabilidad inter e intraanual en el régimen de las precipitaciones (Fig 2.2). En Tabernas, las lluvias se reparten en una media de 36 días al año (Lázaro *et al.*, 2001), por lo que caen en numerosos episodios débiles y alguna lluvia torrencial ocasional. El periodo lluvioso coincide con la época fría (Fig 2.3) y la estación seca con el verano, en ella es muy raro que llueva y las temperaturas son muy elevadas. Al agua procedente de las lluvias hay que añadir el de las nieblas de primavera y otoño y el de las precipitaciones transversales (rocío), muy frecuentes durante las noches de invierno.

Los días de viento son numerosos. Hay un promedio de 27 días al año con una velocidad media por encima de 4 m s⁻¹ (Fig 2.4). Proceden principalmente del N, NW y SE, siguiendo el alineamiento del valle de Rambla Honda. Además, es frecuente que tras finalizar una lluvia comiencen vientos fuertes que se prolongan por uno o dos días, haciendo aumentar mucho la evaporación. La temperatura media anual es de 16 °C y la radiación solar alcanza un

máximo de 1000 Wm⁻² en verano y alrededor de 500 Wm⁻² en invierno (Puigdefábregas *et al.*, 1996).



Fig 2.2. Variabilidad inter- e intraanual de las precipitaciones. Reproducido de Puigdefábregas et al.,(1996).



Fig 2.3. Diagrama ombroclimático de Rambla Honda, de acuerdo con Walter (1973). Elaboración personal de R. Lázaro a partir de la base de datos meteorológicos de Rambla Honda.



Fig 2.4. Distribución de frecuencias de la velocidad del viento (m s⁻¹) en Rambla Honda durante el periodo 1991-1992. Reproducido de Puigdefábregas *et al.* (1996).

En la rambla no se ha encontrado un flujo permanente de agua freática. Solo en dos ocasiones (primavera y otoño de 1992) se registraron niveles efímeros de agua subsuperficial. Ambas ocasiones estuvieron precedidas por una serie de eventos lluviosos encadenados (Puigdefábregas *et al.*, 1993).

El área se caracteriza por una catena de suelo y vegetación (Fig 2.5). La parte alta de la ladera, con pendientes más pronunciadas y suelos esqueléticos desarrollados a partir de la roca madre de micaesquistos, está colonizada por el esparto (*Stipa tenacissima*). Su desarrollo fue favorecido por el hombre para obtener pasta de papel y diferentes herramientas entretejidas (cestería, cuerdas, calzado, vestimenta, etc). A media ladera, aparece un depósito sedimentario de material aluvial que permite el desarrollo de plantas con un sistema radicular más profundo. Estos abanicos aluviales fueron cultivados con cereales, hasta que su cultivo, como ocurrió con la recolección del esparto, se abandonó a mediados de los sesenta. El lecho de la rambla no se cultivaba y estaba colonizado por la retama (Retama sphaerocarpa) que era aprovechada para obtener leña, ya que rebrota fácilmente. Tras el abandono de los usos tradicionales, el espartal volvió a desarrollarse de forma natural, y los cultivos abandonados fueron colonizados por la albaida (Anthyllis cytisoides) en la parte superior del abanico, y por la retama en la parte inferior. La retama sigue predominando en el valle fluvial. La pendiente media de la ladera es de 22°. El pH del suelo oscila desde ligeramente ácido (pH = 6,5) a moderadamente alcalino (pH = 8). El pastoreo se ha excluido del Área Experimental desde septiembre de 1991 (Puigdefábregas et al., 1999).



Fig 2.5. Catena del Área Experimental de Rambla Honda en la que se muestra el suelo y la distribución de la vegetación. Modificado de Puigdefábregas *et al.* (1996).

Como ya se ha dicho, estas tres especies perennes, predominantes en el Área Experimental de Rambla Honda, se han elegido para el estudio de la partición de lluvia porque presentan una estructura de su parte aérea y de su sistema radicular muy diferente entre ellas. Pasemos a conocerlas mejor una a una, y después a comparar con más detalle aquellos aspectos relacionados con su particular estrategia de captación y aprovechamiento del agua (sistema radicular, biomasa, fenología, ecofisiología y partición de lluvia).

2.3. Presentación de las especies

2.3.1. Retama sphaerocarpa

La retama (*Retama sphaerocarpa*) (*Leguminosae*) se distribuye únicamente por la Península Ibérica y N de África (N de Argelia, N de Túnez, C y E de Marruecos). Es muy frecuente en toda la Península excepto en Pirineos, Cornisa Cantábrica, Galicia y buena parte de Portugal (Talavera, 1999). Es planta de gran amplitud ecológica que solo requiere un clima mediterráneo no excesivamente frío, ni húmedo (López, 1988). Crece en lugares secos y abiertos, como laderas soleadas, claros de encinares u otros bosques mediterráneos, o en sus

matorrales de degradación, sobre pizarras, margas o calizas, rara vez en granitos; entre los 0-1.400 m de altitud, en zonas interiores de la Península (López, 1988). Bajo su copa se desarrollan gran cantidad de plantas anuales, hasta tal extremo que un dicho popular dice que "debajo de una retama crece una oveja". Fue también muy utilizada para obtención de leña.

La retama (Fig 2.6), a la que de aquí en adelante llamaremos *Retama*, es un arbusto leguminoso leñoso, de hojas efímeras y tallos cilíndricos fotosintéticos (cladodios), que puede alcanzar más de 4 m de altura y hasta 6 m de diámetro. La copa tiene forma de cono invertido y presenta una estructura muy abierta, que permanece similar a medida que la planta crece. La mayor parte de su biomasa aérea está representada por ramas leñosas, siendo la proporción de materia muerta despreciable respecto a la de albaida o esparto. Su sistema radicular está muy desarrollado y es doble: un sistema radicular superficial le permite captar el agua procedente de las lluvias poco intensas y otro que se desarrolla en profundidad puede extraer agua a profundidades superiores a los 25 m (Haase *et al.*, 1996b). Se ha calculado que su biomasa subterránea es 23 veces superior a la biomasa aérea (Puigdefábregas *et al.*, 1996). Estos autores atribuyen esta gran diferencia a que las raíces son mucho más viejas que la parte aérea, que suele ser aprovechada para leña.



Fig 2.6. Foto de Retama sphaerocarpa

Su periodo principal de crecimiento (Fig 2.10) va desde mediados de Marzo hasta finales de Mayo. La floración -que no ocurre todos los años, y que no se produjo el año en que se realizó el experimento- tiene lugar desde principios de Mayo hasta principios de Junio y la fructificación desde principios de Junio hasta mediados de Octubre. Pierde las hojas desde mediados de Junio hasta mediados de Octubre (Puigdefábregas *et al.*, 1996), coincidiendo con el periodo seco.

2.3.2. Anthyllis cytisoides

La albaida (*Anthyllis cytisoides*) (*Leguminosae*) es endémica de la región Mediterránea occidental (de Bolós & Vigo, 1984). Se distribuye desde el S de Francia (Provenza), por el E (escasa en Cataluña) y S (excepto el Algarve) de la Península Ibérica y en Baleares, hasta el N de África (Marruecos y Argelia). Aparece preferentemente sobre suelos calcáreos, pero también en yesos, siendo más ocasional en esquistos y arenales costeros. Crece en matorrales termófilos abiertos, a veces en taludes y es particularmente abundante en lugares alterados: campos abandonados, tras incendios, a lo largo de las carreteras (Haase *et al.*, 1996a). Se la puede encontrar entre los 0 y 1.300 m de altitud, aunque no soporta bien las heladas. Es considerada buena planta melífera (Talavera, 1999) y hace años era muy apreciada como combustible, porque podía formarse con ellas haces de muy poco peso fáciles de transportar (López, 1988).

La albaida (Fig 2.7), a la que en adelante llamaremos *Anthyllis*, es una leguminosa de menores dimensiones que *Retama*, de hasta 1,5 m de altura y 1 m de diámetro. Su copa es muy densa y ramificada, y cambia de forma con la edad: tiene aspecto de embudo en los ejemplares jóvenes tendiendo a hacerse hemisférica a medida que crece (Fig 2.7). Es una planta malacófila, pierde la hoja durante el periodo seco. Sus ramas jóvenes son verdes y permanecen activas fotosintéticamente durante la estación seca cuando la planta carece de hojas (Haase *et al.*, 1997). La densidad de su biomasa aérea –representada principalmente por ramas- es elevada, pero menor que la del esparto. El porcentaje de materia muerta aumenta con la edad, pudiendo llegar a ser muy elevada en los individuos senescentes, que mantienen sus ramas secas en la copa sin desprenderse de ellas. Su sistema radicular se desarrolla principalmente hasta los 2,5 m de profundidad, por lo que no tanto como el de *Retama*. No obstante, pueden llegar a alcanzar hasta 5 m de profundidad en las grietas de rocas alteradas o

en aluviones (Domingo *et al.*, 1991). Se ha estimado que su biomasa subterránea es cinco veces superior a la biomasa aérea (Puigdefábregas *et al.*, 1996).



Fig 2.7. Foto de Anthyllis cytisoides

El periodo principal de crecimiento está comprendido entre Enero y Marzo. La floración tiene lugar desde mediados de Marzo hasta mediados de Mayo y la fructificación desde mediados de Mayo hasta mediados de Agosto. Pierde las hojas desde mediados de Mayo hasta mediados de Octubre (Puigdefábregas *et al.*, 1996) (Fig 2.10).

2.3.3. Stipa tenacissima

El esparto (*Stipa tenacissima*) (*Poaceae*, tribu *Stipeae*) crece de forma natural en el Mediterráneo Occidental: en el centro y S de la Península Ibérica (Maire, 1952) y NO de Africa (N de Libia, Túnez, Argelia y Marruecos) (Djebaili, 1988; Lacoste, 1955; Maire, 1952). En la Península Ibérica predomina en el cuadrante sudoriental (Albacete, Almería, Granada y Murcia) (Servicio del Esparto, 1950). Se encuentra en casi todo tipo de suelos, siendo muy frecuente sobre suelos esqueléticos, pedregosos o rocosos (Braun-Blanquet, 1964). Asciende hasta los 1000 m, como subclimax en claros de coscojales y espinales (Pallares, 1994). Vive en un rango de precipitaciones que va desde los 100 mm hasta los 400 mm, límite a partir del cual escasea (Costa *et al.*, 1988; Braun-Blanquet, 1964). Pero el límite

superior de distribución está más determinado por su escasa capacidad competitiva (Sánchez, 1995), que concentra a sus formaciones en suelos pobres, con escasa precipitación. Es muy abundante en toda la provincia murciano-almeriense, donde ha sido objeto de plantaciones y aprovechamientos, que favorecían su crecimiento mediante el uso del fuego, ya que rebrota profusamente después de un incendio (Kunkel, 1993). Del esparto se obtenía pasta de papel de gran calidad y diferentes objetos entretejidos.

El esparto es una gramínea (Fig 2.8). En adelante le denominaremos *Stipa*. La parte aérea de la macolla está formada por unos tallos muy pequeños y cortos de los que parten 2 o 3 hojas largas, cilíndricas, delgadas y siempre verdes. Cuando mueren se acumulan en la base de la mata formando una maraña persistente de hojas, que pueden necesitar 6 años para descomponerse (Puigdefábregas *et al.*, 1996). Esto implica que, a medida que la planta va creciendo, aumenta considerablemente la cantidad de hojarasca en la copa, provocando un gran incremento de masa por unidad de área. La parte aérea de la macolla tiene forma de esferoide. Es la de mayor biomasa aérea de las tres especies, compuesta principalmente por hojarasca (Gutiérrez, 2000). Tiene un sistema radicular fasciculado, muy denso y superficial, permitiendo un rápido acceso al agua procedente de las precipitaciones.



Fig 2.8. Foto de Stipa tenacissima

En cuanto a su fenología, el periodo principal de crecimiento comienza en otoño (octubre) y se prolonga hasta la primavera (abril) (Fig 2.10). En él tiene lugar la producción de nuevos tallos y hojas, y el crecimiento de las últimas. Las espigas se forman a partir de los tallos entre abril y mayo y la fructificación se produce entre mayo y junio. Durante el verano ocurre una gran mortalidad de los tallos y hojas más viejas, originada al principio por la mortalidad de las espigas (Sánchez, 1995).

2.4. Ecología comparada de las especies

Si comparamos con más detalle las relaciones de estas tres especies con su entorno encontramos que, pese a estar sometidas a un área de distribución y clima similares, presentan síndromes adaptativos muy diferentes, que se traducen en diferencias importantes en cuanto al uso que hacen de los recursos hídricos, y por tanto, en cuanto a su biomasa aérea y productividad, su fenología y ecofisiología. Veámoslo con más detalle:

2.4.1. Sistema radicular y aprovechamiento de los recursos hídricos

Las tres especies muestran estrategias diferentes en cuanto a la obtención de agua. Si analizamos el uso que hacen del agua en el suelo, a través del estudio de la distribución espacial de las raíces finas ($\phi < 5$ mm) en el perfil del suelo entre los 10 y 100 cm de profundidad (Puigdefábregas *et al.*, 1999) encontramos que, en el caso de *Retama*, la biomasa de raíces bajo mata no difiere de la de los claros, confirmando una ocupación uniforme de las raíces en el área (Fig 2.9). La obtención de agua en *Retama* no depende tan estrictamente de las precipitaciones y de su partición, ya que también se abastece de los claros y además, puede extraer agua a profundidades superiores a los 25 m (Haase *et al., 1996b*).

En el otro extremo, las raíces de *Stipa* se concentran bajo la macolla y no explotan los claros entre ellas. La estrategia de obtención de agua de *Stipa* debe estar más ligada a la partición de lluvia puesto que obtiene el agua principalmente de la que se acumula bajo su copa. No obstante, ésta procede también de la cosecha de la escorrentía generada en los claros (Puigdefábregas & Sánchez, 1996).

Anthyllis muestra un patrón intermedio. Las raíces finas desarrolladas en las capas más superficiales del suelo se extienden hacia los claros, mientras que por debajo de los 20 cm de profundidad las raíces finas se concentran debajo de la copa (Puigdefábregas *et al.*, 1999).



Fig 2.9. Distribución de la biomasa de raíces finas en el perfil del suelo, bajo mata y en las calvas adyacentes. Reproducido de Puigdefábregas *et al.* (1999).

Así pues, la estructura del sistema radicular y las estrategias de captación de los recursos hídricos son muy diferentes en las especies de estudio pese a estar sometidas al mismo clima. Probablemente está muy determinado por las restricciones impuestas por el sustrato en el que se asientan (suelos esqueléticos y finos en *Stipa* y profundos y pedregosos bajo *Anthyllis* y *Retama*).

2.4.2. Biomasa, productividad y LAI

La biomasa viva aérea por m² de suelo en la comunidad de *Stipa* es entre dos y tres veces superior a la de las otras dos comunidades (Tabla 2.1). La biomasa muerta en la copa de esta especie es también la mayor y unas 23 veces superior a la viva.

Tabla 2.1. Valores de biomasa y necromasa por m² de suelo registrados en las tres comunidades de Rambla Honda. Reproducido de Gutiérrez (2000).

	1.1	RETAMA		ANTHYLLIS		STIPA	
		Media	S.E.	Media	S.E.	Media	S.E.
Cobertura	Perennes	14.83	1.33	31.17	1.85	34.91	2.33
Fitomasa	Bmasa total	111.71	29.38	128.54	18.26	340.84	43.72
	Bmasa madera	74.32	21.95	109.99	14.27	252.64	29.56
	Necromasa	39.91	4.42	153.81	32.68	2262.82	236.78
Raíces	Zoca	87.48	21.55	17.12	6.20	and Contra	they lits
	Gruesas	2154.51	942.29	180.05	45.33	Henry and The	-
	Finas	326.46	0.83	524.46	2.35	1143.62	40.12
	Total	2568.45	963.53	721.62	53.45	1143.62	40.12
Mantillo	Total	232.97	36.48	217.92	18.72	2343.41	234.91

El incremento anual de biomasa oscila entre 131 g m⁻² para *Anthyllis* y -70 g m⁻² para *Stipa*. Estos datos deben considerarse con precaución debido a que el periodo de estudio fue corto y a la variabilidad anual de la biomasa muerta (Puigdefábregas *et al.*, 1996). Por otra parte el índice de área foliar (LAI) es mayor en *Stipa* (0,98 m² m⁻²), intermedio en *Anthyllis* (0,44 m² m⁻²) y más bajo en *Retama* (0,19 m² m⁻²), como era de esperar dada la copa tan abierta y poco densa de esta última especie.

Esta información indica que la comunidad de *Stipa* de las laderas se encuentra en un estado estable, mientras que las de *Anthyllis* y *Retama* en el sector de los abanicos son formaciones inestables que están creciendo tras ocupar los cultivos abandonados. Los incrementos en la biomasa de *Anthyllis* son particularmente elevados probablemente debido a la supresión de la actividad ganadera (Puigdefábregas *et al.*, 1999).

En cuanto a la biomasa subterránea *Retama* presenta la mayor, *Stipa* intermedia y *Anthyllis* la menor (Tabla 2.1). Sin embargo, si atendemos solo a la biomasa de raíces finas, es *Stipa* la que presenta una biomasa mayor. La elevada biomasa total de raíces de *Retama* parece deberse a que la parte aérea es removida periódicamente durante el arado de los

campos o para la obtención de leña. Por otra parte, la elevada biomasa de raíces finas de *Stipa* debe estar relacionada con la textura más fina del suelo, su capacidad más elevada de retención de agua y a adaptaciones genéticas de *Stipa* para emplear el agua de lluvias poco copiosas en cualquier época del año (Puigdefábregas *et al.*, 1996).

2.4.3. Fenología

En las tres especies el crecimiento vegetativo coincide con la época lluviosa, mientras que en verano predomina la etapa reproductiva y la caída de las hojas (Fig 2.10). Si las lluvias de primavera ocurren temprano, soportarán la etapa más importante de crecimiento, mientras que si ocurren demasiado tarde darán lugar a un crecimiento extra de corta duración e inútil para la planta (Puigdefábregas, 1996). *Stipa* presenta la etapa de crecimiento más larga, sin embargo las de floración, fructificación y dispersión son las más cortas. *Anthyllis* es la que más adelanta su floración y fructificación.



Fig 2.10. Eventos fenológicos de las tres especies en Rambla Honda durante 1992. Rs = *Retama sphaerocarpa*, Ac = *Anthyllis cytisoides*, St =*Stipa tenacissima*. Modificado de Puigdefábregas *et al.* (1996).

2.4.4. Ecofisiología

Los estudios sobre la fisiología de las tres especies desarrollados en el marco del proyecto MEDALUS I y proyectos nacionales mostraron que su fisiología es también diferente. Todos los datos que se presentan a continuación se han obtenido de Puigdefábregas *et al.* (1996).

Las relaciones entre el potencial hídrico y el contenido relativo de agua fueron significativamente diferentes entre las especies (Fig 2.11.a). El potencial hídrico ψ de las hojas y brotes de *Retama* es el mayor y el de *Stipa* el menor, con las diferencias haciéndose mayores desde febrero a septiembre. *Anthyllis* y *Stipa* presentan una elevada variación del potencial hídrico, mientras que en *Retama* es bastante estable. Se encontraron diferencias significativas en los potenciales hídricos de algunas réplicas de plantas sugiriendo una heterogeneidad genética o en la humedad del suelo del entorno del sistema radicular. En cuanto al contenido relativo de agua *Anthyllis* presentó siempre los valores más bajos y fluctuantes, mientras que fueron altos en *Retama* y *Stipa*. Además, se encontraron cambios significativos en el estado hídrico durante las condiciones más secas, indicando que la dormancia estival es parcial. Ninguna de las tres especies recupera el turgor al amanecer lo que sugiere una alta resistencia de la planta y/o el suelo al movimiento del agua en la zona de las raíces.

Las conductancias estomáticas máximas de *Retama* y *Anthyllis* son altas (0,5 mol m⁻² s⁻¹), pero para *Stipa* (0,1 mol m⁻² s⁻¹) son las típicas de cualquier especie en un habitat similar. La conductancia estomática en *Stipa* es baja y uniforme durante el día, mientras que en *Anthyllis* y *Retama* es alta al inicio de la mañana y decrece rápidamente a mediada que avanza el día (Fig 2.11.b). Por tanto, los estomas de *Retama* y *Anthyllis* responden rápidamente a incrementos diurnos del déficit de presión de vapor (DPV) disminuyendo su conductancia estomática a valores más propios de estos ambientes. Sin embargo, en *Stipa* apenas se produce respuesta a incrementos en DPV probablemente porque tiene los estomas protegidos en el interior de sus hojas enrolladas. En el caso de la tasa neta fotosintética (P_n) *Retama* presentó los valores más altos, mientras que *Stipa* y *Anthyllis* mostraron tasas similares y bajas.



Fig 2.11. Algunas características ecofisiológicas de las tres especies de estudio en Rambla Honda y sus cambios diurnos: a) relación entre el potencial hídrico de las hojas y el contenido relativo de agua en *Retama* (\Box), *Anthyllis* (Δ) y *Stipa* (O). Las líneas muestran las regresiones lineales ajustadas. b) Cambios diurnos en la conductancia estomática en Junio de 1992, las barras de error representan el error estándar. c) Tasa de fluorescencia. Reproducido de Puigdefábregas *et al.* (1996).

2.4.5. Integración de la información anterior

La integración de la información disponible sobre la estructura y el funcionamiento de nuestras especies permite concluir que: en *Retama* el potencial hídrico de las hojas y brotes y su contenido relativo de agua, son más elevados y están sometidos a menores variaciones. Esto indica un permanente abastecimiento de agua, proporcionado por su sistema radicular muy desarrollado y profundo, que explora un volumen de suelo mayor y a la presencia en el suelo de bandas húmedas en la zona radicular (Puigdefábregas *et al*, 1993). El estrés hídrico es menos severo en *Retama* y el aprovisionamiento de agua no está tan estrechamente vinculado al régimen de precipitaciones y a su partición. Este hecho, unido a que cierra sus estomas rápidamente en respuesta a incrementos en el DPV, permiten a *Retama* fotosintetizar hasta casi la entrada del verano, cuando las altas temperaturas se vuelven un factor limitante. Las temperaturas extremas son superadas gracias a su copa de estructura abierta y estrechos cladodios, que favorecen las pérdidas de calor. *Retama* evita la sequía por medio del hábitat y las altas temperaturas mediante adaptaciones morfológicas.

En *Anthyllis* el contenido relativo de agua varía mucho, reflejando una mayor dependencia hacia las precipitaciones, consecuencia de un sistema radicular menos desarrollado. No obstante, es una especie muy efectiva en aprovechar el agua cuando la hay, como demuestra su elevada eficiencia fotosintética. Pero es sensible al DPV, por lo que presenta altas tasas fotosintéticas por la mañana, aunque un periodo de asimilación corto a lo

largo del día. Su dependencia hacia las precipitaciones, y por tanto hacia la partición de lluvia, hace que sea la especie que más adelanta y antes finaliza su periodo de crecimiento y floración. Pero su eficiencia fotosintética tiene un coste: sus hojas son poco efectivas ahorrando agua. Para evitar las perdidas por transpiración y el calor durante la estación seca, se desprende de las hojas, presenta tallos verdes fotosintéticos y un tomento blanco. Por tanto, *Anthyllis* evita la sequía por medio de adaptaciones morfológicas (estructura que favorece la escorrentía cortical, pérdida estival de las hojas) y fisiológicas (ajustando su biología a las precipitaciones).

Stipa mantiene un contenido relativo de agua alto y constante, como consecuencia, no del agua disponible, sino de su baja tasa de transpiración. Su potencial hídrico varía mucho porque se ve muy rápidamente afectado por las precipitaciones al tener acceso directo a las mismas a través de su sistema radicular superficial. Así, los ψ cambian en *Stipa* siempre más rápidamente indicando una diferencia genética (Puigdefábregas *et al*, 1996). *Stipa* presenta tasas fotosintéticas y pérdidas de agua bajas, debido a su bajo intercambio gaseoso favorecido por la existencia de hojas esclerófilas enrolladas, que dejan los estomas hacia el interior minimizando las pérdidas por transpiración. Esta adaptación frente a las pérdidas de agua le permite compensar las bajas tasas fotosintéticas, y continuar creciendo incluso bajo condiciones desfavorables. Es la especie con un periodo de crecimiento más largo, de unos 6 meses, frente a los 2 meses y medio de las anteriores. Además, su forma pulvinular evita las pérdidas por transpiración y protege frente al viento y la radiación solar durante la estación seca, en la cual además parece ser capaz de perder de forma reversible la capacidad fotosintética (Balaguer, 1994). *Stipa* es, por tanto, una planta resistente a la sequía y a las altas temperaturas (Puigdefábregas *et al.*, 1996).

2.5. La estructura y la partición de lluvia

De las conclusiones anteriores se puede extraer que la arquitectura de la copa es parte del síndrome adaptativo de la especie que intenta superar las restricciones impuestas por el ambiente. Estas adaptaciones afectan también al reparto de la lluvia. En plantas de clima árido entre un 20 y un 40% de la precipitación puede ser conducido vía escorrentía cortical (Martínez-Meza & Whitford, 1996; Mauchamp & Janeau, 1993; Pressland, 1973; Pressland,

1979; Slatyer, 1965). Este porcentaje es bastante elevado si se compara con el que suele recogerse en formaciones arbóreas (10%). El manejo de la partición de lluvia permite a la planta un cierto control del agua almacenada y de su disponibilidad (Puigdefábregas & Pugnaire, 1999).

En nuestro caso, debido a que las precipitaciones tienen lugar durante la estación fría, *Anthyllis* se beneficiaría más de la cosecha de escorrentía cortical que *Retama*. *Retama* es capaz de extraer agua de las capas profundas del suelo, luego probablemente depende más de movimientos laterales de agua a escala de ladera, capaces de rellenar el almacén de agua profunda (Puigdefábregas & Pugnaire, 1999). *Anthyllis*, con un sistema radicular menos profundo, depende íntegramente de las precipitaciones para abastecerse de agua, por lo que su habilidad para colectar escorrentía cortical debe jugar un papel importante. *Stipa* posee un sistema radicular fasciculado que estaría también muy afectado por la partición de lluvia. Pero, como además se abastece de la escorrentía que se genera en los claros, la importancia de la partición de lluvia podría quedar parcialmente enmascarada.

Las cubiertas vegetales actúan como un filtro que modifica la distribución de la lluvia en el suelo. Como resultado se produce una heterogeneidad espacial de la humedad del suelo, que puede ser de gran importancia para la supervivencia de la planta en condiciones de estrés hídrico (Glover *et al.* 1962; Tromble, 1987; De Soyza, 2002). Sin embargo, la información y los modelos disponibles todavía no están lo suficientemente maduros como para explorar valores adaptativos de la arquitectura de la copa que incrementen la escorrentía cortical a costa del goteo (Puigdefábregas & Pugnaire, 1999). Tampoco se conoce cómo se ve afectada la redistribución de la lluvia a lo largo de la vida de la planta, ni con la senescencia, objetivo de la presente Tesis Doctoral. Para responder a estas incógnitas, en el próximo capítulo analizaremos en detalle, en los ejemplares en los que se realiza el presente estudio, la estructura de la copa y cómo varía en función de la edad y el estado de la planta. En los siguientes capítulos, analizaremos el efecto que esas variaciones en el diseño de la planta tienen en el reparto de la lluvia.
Capítulo 3.

Caracterización de la estructura de la copa

3.1. Introducción

Es bien conocido que la estructura de la copa es uno de los factores clave que determinan la partición de lluvia (Armstrong & Mitchell, 1988; Puigdefábregas, 2005). La mayoría de los estudios que tratan de identificar las relaciones entre la estructura de la planta y la partición de lluvia se han desarrollado sobre formaciones arbóreas (Delfs, 1967; Pressland, 1979; Crockford & Richardson, 1990; Hanchi & Rapp, 1997; Tobón Marin *et al.*, 2000; Crockford & Richardson, 2000; Fleischbein *et al.*, 2005). Pocos, en cambio, se han realizado en arbustos (Mauchamp & Janeau, 1993; Návar, 1993; de Soyza *et al.*, 2002) o herbáceas (Glover *et al.*, 1962; Van Elewijck, 1989), tratándose la mayoría de especies agrícolas (Glover & Gwynne, 1962).

Algunos estudios han encontrado correlaciones positivas entre la escorrentía cortical y el área basal (Crockford & Richardson, 1990; Crockford & Richardson, 2000), o con la proyección de la copa (Ford & Deans, 1978; Mauchamp & Janeau, 1993), con la edad del árbol (Delfs, 1967), con el número de ramas y su posición en la copa (Návar, 1993) o con la longitud de las ramas (Martínez-Meza & Whitford, 1996). El volumen de escorrentía cortical se ha expresado como una función de la proyección de la copa y el ángulo de las ramas (De Ploey, 1982), o se ha relacionado con el ángulo de las ramas (De Ploey, 1982), o se ha relacionado con el ángulo de las ramas (De Ploey, 1982), o se ha relacionado con el ángulo de las ramas (De Ploey, 1982; Van Elewijck, 1989; Martínez-Meza & Whitford, 1996); con el tipo y posición de las hojas, el tipo de corteza, el número y el ángulo de las ramas (Návar & Bryan, 1990); con los huecos en la copa o la obstrucción de las vías de conducción (Crockford & Richardson, 2000) o con el producto de la precipitación y el área basal (Carlyle-Moses, 2004). Por el contrario, el área total de ramas pareció influir poco en la producción de escorrentía cortical en tres especies semiáridas (Návar, 1993). Parece ser que, al aumentar la edad y la rugosidad de la copa la producción de escorrentía cortical disminuye (Helvey & Patric, 1965). Aunque otros autores han encontrado

que la proyección de la copa y la textura de la corteza influyen poco en la producción de escorrentía cortical (Tobón Marin *et al.*, 2000).

En el presente capítulo, en primer lugar se identifican las características de la copa que determinan el reparto de la lluvia a partir de los estudios previos desarrollados por otros autores (expuestos arriba) y mediante una aproximación lógica. A continuación, se presentan los atributos de la copa medidos y la metodología empleada. A esta parte metodológica le sigue la exposición de los resultados. En éstos, por una parte se analizan las variaciones que se producen en las características generales de la copa como consecuencia de la especie de que se trate, la edad o el estado de la planta. Y por otra, se identifican los cambios asociados al crecimiento de la planta y a la senescencia que tienen lugar dentro de la copa, en las diferentes fracciones de la misma (flores, hojas, ramas, materia muerta). En el último bloque de resultados se analizan las relaciones que existen entre los distintos atributos de la copa. Finalmente, en las conclusiones se resumen las tendencias fundamentales observadas en las variables estructurales que conforman el síndrome o *suit* de la especie, la edad o el estado del que se trate.

3.2. Selección de las variables estructurales de interés

Los atributos de la copa que nos interesa conocer son aquellos que puedan estar determinando el proceso de partición de lluvia. La proporción de lluvia que alcanza el suelo como escorrentía cortical depende de ciertas características de la vegetación, el tipo de lluvia y el clima (Crockford & Richardson, 1990). Las propiedades de la planta que *a priori* podrían estar relacionadas con la producción de escorrentía cortical estarán relacionadas, por una parte, con la capacidad de la planta para captar el agua de lluvia, y por otra, con su habilidad para conducirla por las ramas hacia la base del tallo. La capacidad para captar y almacenar la lluvia debe estar directamente relacionada con la intensidad de la lluvia que alcanza la copa: cuánto más agua llegue hasta la planta por unidad de copa proyectada y tiempo, más agua se almacenará y habrá disponible para ser conducida vía escorrentía cortical. La intensidad de la lluvia que alcanza la copa tiene dos componentes, uno relacionado directamente con la intensidad de la lluvia y el segundo relacionado con la laxitud (porosidad) de la copa. La relación entre el porcentaje de escorrentía cortical y la intensidad de la lluvia no es lineal, sino

asintótica (Slatyer, 1965; Pressland, 1979): existe un umbral de intensidad de lluvia que alcanza la copa a partir del cual el sistema no es capaz de drenar más agua vía escorrentía cortical y colapsa, dirigiendo el excedente de agua hacia goteo. Por otra parte, la habilidad para conducir escorrentía cortical debe estar relacionada con **propiedades de las ramas** (su **ángulo, diámetro y longitud**), con el **área basal** del tallo y probablemente también con la **rugosidad** de las ramas y el tallo.

La trascolación varía espacialmente y depende de la estructura de la copa y de la tasa de lluvia (Llorens et al., 1997). El goteo estará determinado por la estructura de la copa para intensidades de lluvia bajas, mientras que para intensidades altas, estará más relacionado con la intensidad de la lluvia. Superado un umbral de intensidad, la estructura de la copa no será capaz de almacenar más agua, ni de conducirla vía escorrentía cortical, así que una vez estabilizada la tasa de evaporación, todo el excedente de agua será evacuado como goteo. Por tanto, el goteo aumentará de forma directa con la intensidad de la lluvia, pero inversamente con la habilidad de la planta para conducirla vía escorrentía cortical. Las propiedades de la copa relacionadas con el goteo serían: la porosidad de la copa y la altura. Ambas se relacionarían de forma inversa con la producción de goteo ya que, cuanto más agua pase por los agujeros de la copa (trascolación libre), menos será almacenada y susceptible de gotear. Además, cuánto más alta sea la planta mayor será la probabilidad, para una gota que desciende, de ser interceptada de nuevo por las partes inferiores de la copa durante su trayectoria hacia el suelo. Por otra parte, una mayor densidad de hojas o LAI, así como ramas más tumbadas (ángulos), favorecerían un aumento del goteo. Aboal et al. (2000) encontraron que la trascolación se correlacionaba significativamente con el área basal y con el LAI.

En cuanto a los factores que determinan las pérdidas por intercepción, estos pueden agruparse en dos: unos dependientes de las condiciones atmosféricas durante y tras el evento lluvioso y otros dependientes de las propiedades de las copas que interceptan la precipitación (Rutter *et al.*, 1971; Gash, 1979; Gash *et al.*, 1995). Así, la tasa de evaporación dependerá de i) el agua disponible en la superficie de la planta y ii) la tasa de difusión del vapor de agua desde la superficie (Leonard, 1967). Interpretando estos dos aspectos desde la óptica de la estructura de la copa, el agua disponible en la superficie será una función de la **superficie total de la planta**, mientras que la tasa de difusión del vapor de agua estará relacionada con la **densidad de la copa** (con lo laxa o densa que sea su estructura) y el **tamaño de las hojas.**

Fleischbein *et al.* (2005) encontraron que las pérdidas por intercepción están significativamente correlacionadas e inversamente con la porosidad de la copa y de forma directa con el LAI. Por otra parte, las hojas pequeñas tienden a tener mayores conductancias aerodinámicas que aumentaran la transferencia de calor sensible desde la parte superior de la copa a la superficie mojada de las hojas y por tanto aumentará la tasa de evaporación en esas hojas (Carlyle-Moses, 2004). Además, la evaporación es una función inversa de la intensidad de la lluvia, siendo las precipitaciones menos intensas y más largas las que favorecen una evaporación mayor (Horton, 1919; Rutter, 1963).

Por tanto, al menos nos interesa conocer estos atributos de la copa y aquellos que han dado buenos resultados en las investigaciones desarrolladas por otros autores. No obstante, la estructura de la copa se describirá usando algunos atributos más (volumen, densidad del follaje, índice de superficie, diferentes razones, etc) por si, en contra de las anteriores hipótesis de partida, pudieran estar influyendo en el proceso de partición. Además, podrían ser de utilidad a la hora de pasar de la escala de planta a la de parcela o ladera en investigaciones futuras.

3.3. Metodología para la caracterización de la estructura de la planta

Para caracterizar la estructura de las plantas se seleccionaron varios individuos de cada especie atendiendo a su tamaño (pequeño, mediano, grande) como subrogado de la edad, y a la cantidad de materia muerta acumulada en la copa (vigoroso, senescente) como subrogado del estado de la planta. Estas mismas plantas serían sometidas después a las simulaciones de lluvia que permitirían conocer la partición de lluvia. En la Tabla 3.1 se muestra el nº de individuos seleccionados de cada especie para cada tamaño y estado. No se escogieron individuos pequeños y senescentes de ninguna especie, ni senescentes de *Retama*, porque no es habitual encontrarlos en el campo. Tampoco se trabajó con *Retamas* grandes porque excederían los 2 m x 2 m de lluvia homogénea producida por el simulador de lluvia.

	RETAMA	ANTHYLLIS	STIPA
PEQUEÑAS	3 vigorosas	3 vigorosas	3 vigorosas
MEDIANAS	3 vigorosas	3 vigorosas	3 vigorosas
		3 senescentes	3 senescentes
GRANDES		3 vigorosas	3 vigorosas
		3 senescentes	3 senescentes
TOTAL	6 plantas	15 plantas	15 plantas

Tabla 3.1. Número de individuos de cada especie según su tamaño y estado, utilizados en las simulaciones de lluvia y para caracterizar la estructura de la copa.

Las plantas fueron seleccionadas en el campo en mayo de 1997. Los atributos de la copa se midieron entre junio y julio en *Anthyllis*, en julio en *Retama* y entre septiembre y noviembre en *Stipa*, coincidiendo con los meses en los que se desarrollaron los experimentos de partición de lluvia.

El conjunto de características de la copa medidas se obtuvieron por método descriptivo y método destructivo, y pueden agruparse en cuatro grupos:

<u>Variables directas</u>: están relacionadas con las dimensiones absolutas (tamaño) de la planta y son fáciles de medir por métodos no destructivos.

<u>Variables angulares y relacionadas con las dimensiones de las ramas</u> (obtenidas por método descriptivo en *Anthyllis* y *Retama*, y destructivo en *Stipa*): están relacionadas con el ángulo o longitud de diferentes fracciones de la copa.

<u>Variables indirectas</u>: están relacionadas con la biomasa o superficie de la planta. Su medición es más costosa y requiere métodos destructivos.

<u>Propiedades hidrológicas</u>: describen la porosidad, capacidad, almacén máximo y mínimo en la copa. Se obtienen por método destructivo.

A continuación, se describe cómo se han obtenido las variables estructurales pertenecientes a cada grupo.

3.3.1. Metodología para obtener las variables directas

Las variables directas son interesantes porque, a pesar de no existir una relación lógica tan clara con la partición de lluvia, en el caso de que la hubiere, permitirían estimar el reparto a partir de variables de fácil adquisición, que además no dañan a la planta. Incluyen: diámetro, proyección, altura y volumen de la copa, así como área basal del tallo y diferentes razones entre las propiedades anteriores. Se obtuvieron por el siguiente procedimiento:

Diámetro medio de la copa (diamet) (m)

Sobre dos fotografías de la planta tomadas de forma lateral y perpendicularmente entre si, se midió con un calibre digital el diámetro máximo de la copa y calculó el promedio de ambas medidas.

Proyección de la copa (proy) (m²)

La proyección de la copa en el suelo se estimó utilizando en las tres especies la ecuación del área de una elipse, $Area = \pi * r1 * r2$.

Altura total (h) (m)

Sobre las dos fotografías laterales se midió con el calibre digital la altura de la planta desde la parte más alta de la copa hasta la base. No se consideraron las espigas en *Stipa*.

Volumen de la copa (Vol) (m³)

En *Retama* se estimó a partir de la ecuación del volumen de un cono, $Vol = 1/3 * (\pi * r1 * r2 * h)$. En *Anthyllis* y *Stipa* se utilizó la ecuación del volumen de medio elipsoide $Vol = 1/2 * [(4/3) * \pi * r1 * r2 * h]$, en donde r1 y r2 son los radios y h la altura.

Área basal del tallo (AB) (m²)

Promedio de los 2 diámetros basales del tallo tomados perpendicularmente con el calibre digital en campo en el caso de *Anthyllis*, en el laboratorio en *Stipa* y sobre las fotos en *Retama*. Para estimar el área basal se utilizó la ecuación de una elipse.

3.3.2. Metodología para obtener las variables angulares y las relacionadas con las dimensiones de las ramas

Este grupo incluye atributos relacionados con el número, diámetro o longitud de las ramas, así como el ángulo de diferentes fracciones de la copa (ramas, hojas, etc). Las variables que incluye y la forma de obtenerlas se describe a continuación:

Número de ramas que parten de la base y número de ramas leñosas periféricas

En *Retama* y *Anthyllis* se contaron las ramas que partían de la base. Y en *Retama* además el número de ramas exteriores. En *Stipa* el número de ramas en la base (tallos en realidad) incluyó solo los que estaban vivos y se obtuvo por método destructivo.

Diámetros basales de las ramas primarias (m²)

Fueron medidos con el calibre digital en la parte inferior de las ramas basales o primarias en *Anthyllis y Retama*.

Longitud total de las ramas y longitud hasta el comienzo de los cladodios (solo en *Retama*) (m)

La longitud total de las ramas se midió en campo y con cinta métrica desde la base de las ramas primarias hasta su extremo más distal o hasta el comienzo de los cladodios respectivamente.

Ángulos de las diferentes fracciones de la copa (α) (°)

Para medir los ángulos de las distintas fracciones se utilizó un medidor de ángulos modificado: de la mitad del lateral recto del medidor de ángulos se colgó un hilo con un peso en su extremo. Al colocar el medidor de ángulos (con su lado recto en posición vertical) superpuesto a la rama u hoja cuyo ángulo se quiere medir, el hilo permite identificar la posición 0° en la vertical cuando, dejando el peso colgar, se hace coincidir el hilo con la posición 180°.

Los datos de ángulos fueron analizados mediante métodos estadísticos específicos para distribuciones circulares. Los métodos convencionales de análisis de datos lineales no son recomendables no solo por razones teóricas, sino también por razones empíricas resultantes de la arbitrariedad del punto cero en la escala circular (Zar, 1984). Con datos circulares convencionalmente se usa el eje vertical, en lugar del horizontal, como eje de las X, de manera que **los 0° se encuentran en el extremo superior de la vertical X** (Zar, 1984). Como la contribución a la partición de lluvia de una rama que forme un ángulo de 45° respecto de la vertical, será la misma que la de otra rama que forme un ángulo de 315°, los ángulos se expresaron comprendidos entre 0° y 180 ° (Fig 3.1).



Fig 3.1. Representación de la escala circular que se utilizó para medir los ángulos α , con los 0° en la vertical superior y los 180° en la inferior. Los cosenos (Cos) son positivos en los cuadrantes superiores, negativos en los inferiores y valen 0 en los 90°. Los senos (Sen) son positivos entre 0° y 180° (por lo tanto positivos en los 4 cuadrantes), y valen cero para 0° y 180°.

El seno del ángulo (componente horizontal) representa la influencia de la gravedad, y el coseno (componente vertical) estaría relacionado con la velocidad y cantidad de agua conducida hacia la base del tallo. Las estructuras de la copa con ángulos comprendidos entre 0° y 90° contribuirán a generar escorrentía cortical y goteo, mientras que los que formen un ángulo comprendido entre 90° y 180° solo producirán goteo. El coseno del ángulo es útil para reflejar la contribución de un elemento de la copa a la generación de escorrentía cortical, ya que su valor es positivo y varía entre 1 y 0 para ángulos α comprendidos entre 0° < α < 90° respectivamente, y negativos entre 0 y -1 para los comprendidos entre 90° < α < 180°. Por

otra parte los senos de 0° y 180° son cero, y positivos para los ángulos comprendidos en ese intervalo, por lo que no son tan adecuados para expresar la contribución de un elemento de la copa a la partición de lluvia.

El análisis de los datos angulares utilizando los métodos estadísticos desarrollados para distribuciones circulares permitió estimar: el ángulo medio, el promedio de los cosenos y de los senos, así como el rango y la mediana de los ángulos de la fracción correspondiente. Estos estimadores permitieron describir en las tres especies: i) los ángulos de las ramas primarias o de los tallos en el caso de *Stipa* y ii) los ángulos que forman otras estructuras de la copa que dependieron de las particularidades de la especie, cuya forma de obtención se describe a continuación especie por especie:

Ángulos en Retama

En *Retama* solo se midieron los ángulos de las <u>ramas primarias</u>. Las ramas primarias son las ramas principales, aquellas en las que se bifurca el tallo principal (también en *Anthyllis*). El ángulo se midió directamente sobre la planta utilizando el medidor de ángulos modificado.

Ángulos en Anthyllis

En *Anthyllis* se midieron los ángulos de las ramas primarias, de los tallos verdes y de las hojas. Los ángulos de las <u>ramas primarias</u> se obtuvieron, al igual que en *Retama*, directamente sobre la planta con el medidor de ángulos modificado.

Los ángulos de los <u>tallos verdes</u> se midieron a lo largo del diámetro mayor de la planta con orientación N-S. Para medirlos se utilizó en cada planta un cartón con forma rectangular encajado verticalmente en la copa. En la parte inferior del cartón se practicaba un agujero semicircular de dimensiones algo inferiores a las de la planta que permitiera encajar el cartón en la copa haciendo coincidir la longitud mayor del cartón con el diámetro mayor de la copa en sentido N-S. Una vez encajado en la copa, comenzando por un extremo del cartón y hasta llegar al opuesto, se dibujaron todos los tallos verdes que contactaban con el cartón mediante

líneas que reproducían la posición e inclinación de cada tallo. En el cartón quedaban impresas las posiciones y direcciones de todos los tallos interceptados, cuyo ángulo respecto de la vertical se medía después en el laboratorio.

Los ángulos de las <u>hojas</u> se midieron respecto del tallo (y no respecto de la vertical) en campo directamente sobre la planta según un muestreo estratificado al azar en cada sector (flanco 1, 2 y centro). Se calculó el ángulo medio de cada sector, y el de la planta promediando los tres anteriores.

Ángulos en Stipa

En *Stipa* se midieron los ángulos de las fracciones: <u>tallos, hojas verdes, hojas amarillas,</u> <u>espigas y hojarasca</u>. Como los ángulos de las diferentes fracciones varían del centro de la mata hacia la periferia se realizó un muestreo estratificado al azar que recogiera este gradiente. Para ello, con una sierra se dividió la mata por la mitad tratando de afectar al mínimo su estructura (método destructivo). En la cara interior (la del corte) de una de las mitades de la planta se midió el diámetro total de la planta y dividió en 10 columnas verticales imaginarias cuya anchura se correspondía con la décima parte del diámetro. En cada columna imaginaria se midió el ángulo de tres: tallos, hojas verdes, hojas amarillas y tallos de las espigas, elegidos al azar.

No se estimó la rugosidad de la corteza porque es un parámetro difícil de caracterizar (Návar, 1993).

3.3.3. Metodología para la obtención de las variables indirectas

Estas variables están relacionadas con la biomasa y la superficie o el área proyectada de las diferentes fracciones o del total de la planta. Son: biomasa, densidad de hojas, área foliar proyectada (AP), superficie total (Sup), índice de área foliar (LAI), índice de área proyectada (PAI), índice de superficie (SupI) de la planta y peso específico (SDW) de las diferentes fracciones. Se tomaban en el laboratorio por método destructivo una vez realizadas las simulaciones de lluvia.

El peso seco y el área foliar se han estimado realizando en la copa de la planta un muestreo estratificado: se tomaron muestras aleatorias de cada fracción (o la totalidad si era escasa) y midieron las variables de interés (peso fresco, peso seco y área). Además se obtuvo el peso fresco total de cada fracción. Las fracciones consideradas en cada especie son las siguientes (Tabla 3.2):

En la parte aérea de *Stipa* se han distinguido: 1) la unidad tallos, 2) la unidad espigas y 3) la fracción hojarasca. La unidad tallos incluye las fracciones: hojas verdes, hojas amarillas y "tallos", (esta última comprende a su vez a las fracciones tallo real y vainas). La unidad espigas se compone de las fracciones hojas amarillas, vainas, tallos y flores.

La parte aérea de *Anthyllis* puede dividirse en 1) parte verde, 2) madera y 3) fracción muerta. La parte verde incluye tres fracciones: tallos verdes, hojas y flores. La madera o componente leñoso comprende otras tres fracciones atendiendo a su diámetro: madera fina, madera media y madera gruesa.

En *Retama* se diferenciaron: 1) la parte verde, compuesta de las fracciones tallos verdes y cladodios, 2) la parte leñosa o madera, que incluye las fracciones: madera fina, media y gruesa y 3) la fracción muerta.

Biomasa (g)

La biomasa total de la planta se obtuvo mediante un muestreo estratificado al azar, sumando el peso seco de todas las fracciones que la constituyen. El peso seco de cada fracción se estimó a partir de la relación entre el peso seco y el fresco promedio de tres o cuatro muestras (según la fracción de que se tratara) obtenidas al azar y extrapolando al peso fresco total de la fracción correspondiente.



Tabla 3.2. Resumen de las unidades, fracciones y elementos en los que se ha subdividido la copa de la planta en cada especie.

Superficie de cada fracción y del total de la planta (Sup)(m²)

La superficie total de la planta se obtiene sumando las superficies de todas las fracciones de la parte aérea de la misma. La superficie de cada fracción se estimó a partir del peso específico (SDW) o relación entre la superficie y el peso seco de las muestras, extrapolándolo a la biomasa total de la fracción correspondiente.

Una planta esta constituida básicamente por estructuras cilíndricas y planas. Para estimar la superficie de las fracciones con forma cilíndrica en *Stipa*, se medían con un calibre digital tres diámetros (proximal, medio y distal) y la longitud de las muestras correspondientes y aplicaba la fórmula del área lateral de un tronco cono. En *Anthyllis* y *Retama* se midieron dos diámetros (distal y proximal) y la longitud, por lo que la superficie se estimó utilizando la ecuación del área lateral de un cilindro. Para las fracciones con forma plana (hojas y flores de *Anthyllis*; vainas y flores de las espigas y hojarasca de *Stipa*) se utilizó un medidor de áreas de proyección mediante foco luminoso (*Area-meter \Delta-device*). Como superficie de las estructuras planas se consideraron ambas caras. En *Retama* todas las estructuras son cilíndricas.

Área proyectada de las fracciones y del total de la planta (AP)(m²)

Para estimar el área proyectada de las estructuras cilíndricas se emplearon los diámetros y longitudes tomados en las muestras cilíndricas del apartado anterior, pero se aplicó la formula de un rectángulo. El área proyectada de las formas planas coincide con la del apartado anterior, pero en este caso se consideró 1 sola cara. Como no se tuvo en cuenta el ángulo que formaban las diferentes estructuras respecto de la vertical, el área proyectada no se refiere a la sombra proyectada por cada fracción, sino a la suma de las proyecciones de los componentes de la planta, si todos se colocaran horizontalmente en el suelo.

A partir de la relación entre al área proyectada de las muestras de cada fracción y su correspondiente biomasa, se obtuvo el área proyectada de toda la fracción. El área proyectada total de la planta incluye la suma de las áreas proyectadas de todas las fracciones de la planta y considera una única cara de las fracciones planas.

Densidad del follaje (Dens. hojas) (m² m⁻³)

Se estimó como el cociente entre el área proyectada de las hojas y el volumen de la copa.

Índice de Área Foliar (LAI) (m² m⁻²)

El LAI expresa el área foliar de las hojas por unidad de copa proyectada. Se obtuvo como el cociente entre el área foliar proyectada de la fracción fotosintética incluyendo una

sola cara, y la proyección de la copa. Como fracción fotosintética se han considerado las hojas en *Anthyllis*, los cladodios en *Retama* y las hojas verdes y amarillas de la unidad tallos en *Stipa*.

Índices de área proyectada o de superficie (PAI o SupI) (m² m⁻²)

A diferencia del LAI, estos índices consideran todas las fracciones de la copa y no solo la de hojas. Se han obtenido dos estimadores:

Índice de Área Proyectada (PAI): cociente entre el área proyectada total y la proyección de la copa.

Índice de Superficie (SupI): cociente entre la superficie total de la planta y la proyección de la copa.

Peso específico de las diferentes fracciones (SDW) (mg cm⁻²)

Se estima para cada fracción a partir del cociente entre la biomasa y el área foliar proyectada de la fracción correspondiente.

3.3.4. Variables estructurales hidrológicas

A diferencia de las medidas anteriores, estas propiedades no proceden de medidas directas sobre la copa de la planta, sino del análisis de los datos de partición de lluvia. Se tomaron por método destructivo y están relacionadas con la capacidad de la copa para almacenar el agua o dejarla pasar sin interceptarla. Son: capacidad en la copa *s*, almacén máximo *Cmax*, almacén mínimo *Cmin*, la diferencia entre ambos *Cmax-Cmin* y la porosidad de la copa *p*. La forma en que fueron obtenidas se explica en el Capítulo 4, ya que son necesarios algunos conocimientos previos sobre los flujos de partición de lluvia.

3.3.5. Análisis de la información

El efecto de la especie, la edad y el estado de la planta en la estructura de la copa se analizó, por una parte, en las características generales de la copa y por otra, en las fracciones.

Para testar el efecto de la especie, el tamaño y el estado de la planta en la estructura de la copa se realizó un análisis de varianza factorial incluyendo todos los individuos de las tres especies. El análisis factorial permite conocer los cambios asociados a un factor con independencia de los cambios que se produzcan en los otros factores. Los factores analizados fueron tres: especie (*Anthyllis, Stipa y Retama*), tamaño (pequeño, mediano y grande) y estado (vigoroso y senescente). No están representadas todas las posibles combinaciones de los factores (no hay individuos pequeños y senescentes, ni senescentes de Retama), por lo que el análisis factorial fue fraccionado. Los diseños experimentales factoriales fraccionados son muy eficientes evaluando un número alto de factores a partir de un número razonablemente pequeño de muestras. Como contrapartida los efectos de los factores se confunden con las interacciones de orden mayor. Sin embargo, si como es de esperar, las interacciones de orden mayor son pequeñas, este tipo de diseños producen excelentes resultados sobre los efectos de las factores, identificando los más importantes (Berthouex & Brown, 2002). El número de individuos analizados fue 36: 15 *Anthyllis*, 15 *Stipa* y 6 *Retama*.

Las variaciones en la estructura de la copa asociadas al crecimiento y al estado se analizaron de forma individual en cada especie. Para analizar el efecto de la edad se realizó un ANOVA de un solo factor (tamaño) en cada especie incluyendo sólo los individuos vigorosos.

El efecto de la senescencia en la estructura de la copa se estudio solo en *Stipa* y *Anthyllis* (no tenemos individuos senescentes de *Retama*, ya que no son habituales en campo). En este caso, se realizó un ANOVA de dos factores (tamaño y estado) incluyendo solo las plantas de tamaño mediano y grande (no tenemos plantas pequeñas y senescentes, porque no son frecuentes en campo).

Estos análisis se realizaron con el programa STATISTICA 6.0 (Statsoft Inc., 2001). Para realizar el análisis factorial fraccionado se utilizó la opción *Experimental Design* (DOE) incluida en el módulo *Industrial Statistic & Six Sigma* de este programa.

Para cumplir los requisitos del análisis de la varianza los datos se transformaron según el modelo de transformaciones potenciales desarrollado por Box y Cox (1964), que persiguen al mismo tiempo normalización de los datos y homogeneidad de las varianzas. Estas transformaciones permiten estimar empíricamente cual es la transformación potencial más adecuada para nuestros datos, cuando no hay una razón *a priori* para elegir una transformación (Legendre & Legendre, 1983). Las transformaciones Box Cox dependen de un parámetro λ por determinar. Para estimar λ se utiliza el método de máxima verosimilitud. La transformación correspondiente al valor de λ que arroja la varianza menor será la más adecuada para conseguir normalidad y homocedasticidad en los datos.

Para encontrar la transformación más adecuada se realizan las transformaciones Box Cox de los datos originales (ecuación 4.1) para diferentes valores de λ (normalmente $\lambda = -1$, -1/2, 0, 1/2 y 1) y se comparan las varianzas de los datos transformados. El valor transformado (Y_i^{λ}) de la variable original y_i es:

$$Y_i^{\lambda} = \frac{y_i^{\lambda} - 1}{\lambda \overline{y}_g^{-\lambda - 1}} \tag{4.1}$$

En donde \overline{y}_g es la media geométrica de la serie de datos originales y λ expresa la potencia de la transformación. El denominador de la transformación Box Cox es un factor de normalización para hacer comparables las varianzas a lo largo de los valores de λ . Se representa el valor de λ frente a la varianza, la transformación más adecuada será la correspondiente al valor λ que proporcione la varianza menor (Berthouex, P.M. & Brown, L.C.). Si $\lambda = 1$, no hace falta transformar, si $\lambda = 0$ la transformación más adecuada será logarítmica, si $\lambda = -1$ la transformación será recíproca, para $\lambda = 1/2$ la transformación raíz cuadrada y para $\lambda = -1/2$ el inverso de la raíz cuadrada.

Por otra parte, se explora la relación que existe entre las variables estructurales medidas, realizando un análisis de correlación paramétrico (Test de Pearson). Se utilizaron los mismos datos transformados del análisis de la varianza.

3.4. Resultados

Los resultados del análisis del efecto de la especie, la edad y el estado de la planta en la estructura de la copa se presentan en dos bloques, el primero hace referencia a las características generales de la copa de la planta, mientras que el segundo incluye los resultados encontrados para las diferentes fracciones de la copa.

3.4.1. Variaciones en las propiedades generales de la copa

3.4.1.1. Asociadas a la especie

Las características estructurales generales de las plantas considerando todos los individuos de cada especie (tanto senescentes como vigorosos) se muestran en la Tabla 3.3.

Tabla 3.3. Propiedades generales de la copa. Se muestra la media y desviación estándar de las características de la copa registradas en las tres especies incluyendo todas las edades y estados (n = 15, 15 y 6 respectivamente).

Abreviación	Variable (propiedades de la copa)	Anthyllis	Stipa	Retama
Proy	Proyección de la copa (m ²)	$0,5\pm0,4$	$0,7\pm0,5$	$1,6 \pm 0,5$
Diamet	Diámetro medio de la copa (m)	$0,8 \pm 0,3$	$0,9\pm0,3$	$1,4 \pm 0,2$
h	Altura de la planta (m)	$0,6 \pm 0,2$	$0,6\pm0,1$	$1,5 \pm 0,5$
Vol	Volumen de la copa (m^3)	$0,2 \pm 0,2$	$0,3\pm0,3$	$0,9\pm0,5$
AB	Área basal del tallo (m ²)	$0,002 \pm 0,002$	$0,\!04\pm0,\!03$	$0,003 \pm 0,002$
Proy / AB	Cociente entre la proyección de la copa y el área basal del tallo (m ² m ⁻²)	853 ± 1052	26 ± 15	601 ± 225
Proy*h	Interacción entre la proyección y la altura de la copa (m ² m)	$0,3 \pm 0,3$	$0,4\pm0,4$	$2,5 \pm 1,5$
Proy/h	Proyección de la copa / altura copa $(m^2 m^{-1})$	$0,9 \pm 0,5$	$1 \pm 0,6$	$1,1 \pm 0,2$
Vol / AB	Volumen copa / area basal (m ³ m ⁻²)	269 ± 280	10 ± 5	270 ± 64
(proy*h)/AB	Cociente del producto proyección y la altura de la copa, entre el área basal (m ² m m ²)	404 ± 420	15 ± 8	801 ± 195
proy/(AB*h)	Cociente entre la proyección y el producto área basal*altura (m ² m ⁻² m ⁻¹)	1906 ± 2697	46 ± 36	488 ± 292
Biomasa	Biomasa total de la planta (g)	1103 ± 1029	1632 ± 1529	3214 ± 2308
Dens.hoj	Densidad del follaje $(m^2 m^{-3})$	$3,3 \pm 3,5$	$1,02 \pm 0,5$	$1,3 \pm 0,5$
LAI	Índice de Área Foliar = Área Foliar hojas (1 cara)/ proyección copa (m ² m ⁻²)	$1,2 \pm 1,1$	$0,7 \pm 0,3$	$0,6 \pm 0,2$
PAI	Índice de Área Proyectada = área proyectada total / proyección copa $(m^2 m^2)$	3 ± 2	6 ± 4	$0,8 \pm 0,3$
AP	Área proyectada de todas las fracciones de la planta = área proyectada total (m ²)	2 ± 2	4 ± 4	$1,4 \pm 0,8$
Sup	Superficie de todas las fracciones de la planta = superficie total de la planta (m^2)	4 ± 5	9 ± 9	4 ± 2
SupI	Índice de Superficie = superficie total de la planta /proyección copa $(m^2 m^2)$	8 ± 6	12 ± 7	3 ± 1
α medio	Ángulo medio de las ramas primarias (o de los tallos en Stipa) (°)	28 ± 13	24 ± 10	35 ± 5
Prom $\cos(\alpha)$	Media de los cosenos de los ángulos de las ramas primarias (componente vertical)	$0,8 \pm 0,1$	$0,87 \pm 0,08$	$0,78 \pm 0,05$
Prom sen (α)	Media de los senos de los ángulos de las ramas primarias (componente horizontal)	$0,5 \pm 0,2$	$0,4 \pm 0,1$	$0,54 \pm 0,06$
Rango	Rango de los ángulos de las ramas primarias (°)	42 ± 18	49 ± 18	62 ± 7
Mediana	Mediana de los ángulos de las ramas primarias (°)	26 ± 12	23 ± 12	36 ± 5
Nº ramas base	Número de ramas en la base (solo los tallos vivos en el caso de Stipa)	14 ± 6	211 ± 132	20 ± 7
Diamet. medio	Diámetro medio de las ramas basales (cm)	10 ± 5	-	13 ± 3
Sumat.diamet.	Sumatorio del diámetro de las ramas basales (cm)	135 ± 82	-	270 ± 119
Diamet * sen	Sumatorio de los productos diámetro de ramas basales por el seno de su ángulo	108 ± 58	-	138 ± 51
Long. media	Longitud media de las ramas (cm)	-	-	113 ± 24
Long. Total	Longitud total de las ramas (cm)	-	-	2306 ± 1066
Long. Media a clad	Longitud media de las ramas a cladodios (cm)	-	-	50 ± 21
Long. Total a clad	Longitud total de las ramas a cladodios (cm)	-	-	1018 ± 613
Nº ext. ramas	Número de ramas exteriores	-	-	38 ± 15
Long*sen ramas	Sumatorio de los productos de la longitud por el ángulo de la rama	-	-	1161 ± 445
Long a clado*sen	Producto de la longitud total a cladodios por el seno del ángulo de la rama	-	-	511 ± 273
α hojas	Ángulo medio de las hojas de la planta (°)	35 ± 3	-	-
Nº de hojas / tallo	Número de hojas por tallo	-	$4,7 \pm 0,5$	-
Espigas/planta	Número total de espigas por planta	-	15 ± 21	-
p(%P)	Porosidad de la copa: trascolación libre expresada en % de la precipitación total (%P)	21 ± 20	20 ± 18	45 ± 9
s	Capacidad de la copa (mm)	1 ± 0.8	0.8 ± 0.4	0.07 ± 0.02
s (% Cmax)	Capacidad de la copa expresada en % del almacén máximo (% Cmax)	42 ± 17	49 ± 22	14 ± 4
Cmax	Almacén máximo en la copa (mm)	$2,4 \pm 1,3$	$1,1 \pm 0,4$	$0,4 \pm 0,1$
Cmin	Almacén mínimo en la copa (mm)	1.2 ± 0.8	1.7 ± 0.5	$0,2 \pm 0,1$
Cmax-Cmin	Diferencia entre el almacén máximo y mínimo en la copa = agua en tránsito (mm)	$1,3 \pm 0,7$	0,6 ± 0,2	$0,3 \pm 0,1$

Como se puede observar en la Tabla 3.3 las tres especies muestran en conjunto una estructura de copa muy diferente. Además, la variabilidad en cada especie es muy alta.

Retama es la especie de mayores dimensiones (diámetro, altura, proyección, volumen y relación proyección*altura), la de mayor biomasa y la de mayor valor de las propiedades angulares de las ramas primarias (respecto de la vertical). Sus ramas son las más gruesas (mayor diámetro medio y sumatorio de los diámetros) y su copa la más laxa o porosa (*p* (%P)). Es, sin embargo, la especie con LAI y superficie y área proyectada menor, que se traduce en una capacidad en la copa s, almacén máximo *Cmax* y almacén mínimo *Cmin* medios menores que en las otras dos especies.

Anthyllis es la menor de las tres especies, aunque de dimensiones muy parecidas a las de *Stipa*. Es la de menor biomasa y menor rango del ángulo de sus ramas primarias (respecto de la vertical), menor número de ramas basales. Sin embargo, es la especie con mayor LAI y mayor capacidad en la copa *s* (si se expresa en mm), con mayor almacén máximo *Cmax* y mayor diferencia entre al almacén máximo y el mínimo *Cmax-Cmin*.

Stipa presenta unas dimensiones ligeramente superiores a las de Anthyllis. Su área basal es la mayor de las tres especies, y eso hace que su relación proyección / área basal sea menor. También son menores el ángulo medio y mediana de las ramas primarias (tallos, en el caso de Stipa), pero posee el mayor número de ramas (tallos vivos). Su LAI es baja, casi la mitad de la de Anthyllis, pero muy similar a la de Retama. Sin embargo, la superficie y el área proyectada del total de la planta y sus índices asociados (PAI y SupI) son los mayores de las tres especies, luego es la especie con mayor superficie total. También presenta menor porosidad en la copa p, aunque muy parecida a la de Anthyllis. La capacidad de la copa s (en % de Cmax) y el almacén mínimo Cmin son los más altos de las tres especies, mientras que su almacén máximo Cmax es intermedio.

La significación del efecto de los factores especie, tamaño y estado de la planta en las propiedades generales de la copa se muestra en la Tabla 3.4. En esta Tabla aparecen los resultados del análisis de la varianza factorial fraccionado incluyendo todas las especies, tamaños y estados. La especie fue el factor que más afectó a las características de la copa. El tamaño de la planta afectó bastante menos y el estado de la planta prácticamente nada. La única variable que se vio afectada significativamente por efecto de los tres factores fue el

número de ramas en la base. La senescencia solo afectó significativamente a la porosidad de la copa y al número de ramas en la base. Las variables afectadas solo por el tamaño de la planta fueron LAI, SupI y proy/h. La mayoría de las variables estructurales medidas se vieron afectadas significativamente por la especie. No lo estuvieron las propiedades relacionadas con el follaje (LAI y densidad de hojas), la capacidad de la copa *s*, las variables angulares (excepto el rango) y el cociente proy/h. Las variables expresadas en términos de partición de lluvia apenas se vieron afectadas por el tamaño o el estado de la planta.

Tabla 3.4. Resultados del análisis factorial fraccionado. Se muestra la significación de las variaciones en la estructura de la copa (variables dependientes) asociadas al efecto de los factores especie, tamaño y estado de la planta y las interacciones lineales entre estos factores. Aparece el valor de la F seguido del nivel de significación con ***; ** y * para p<0,001; 0,01; 0,05 respectivamente. n.s = no significativo. n = 36.

	ESPECIE (1)	TAMAÑO (2)	ESTADO (3)	1*2	1*3	2*3
Ln(proy)	F _{2,27} = 16,5 ***	F _{2,27} = 11,9 ***	$F_{1,27} = 1^{n.s}$			
raiz (diamet)	F _{2,27} = 24,6 ***	F _{2,27} = 16,1 ***	F $_{1,27} = 1,3^{n.s}$			
1/(h)	F _{2.27} = 29,3 ***	F _{2.27} = 10,9 ***	$F_{1,27} = 1^{n.s}$	F _{1,27} = 8,2 **		
Ln(vol)	F _{2,27} = 20,9 ***	F _{2,27} = 19,2 ***	$F_{1,27} = 1,2^{n.s}$			
1/(AB)	F _{2.27} = 25,6 ***	F _{2.27} = 16,7 ***	$F_{1,27} = 2,6^{n.s}$	F _{1,27} = 12,8 **		
Ln(Proy / AB)	F _{2,27} = 114 ***	F _{2,27} = 1,3 ^{n.s}	$F_{1,27} = 3,3^{n.s}$			
Ln(Proy*h)	F _{2,27} = 35 ,7 ***	F _{2,27} = 19,0 ***	$F_{1,27} = 1,18^{n.s}$			
raiz(Proy/h)	$\mathbf{F}_{2,27} = 3,3^{\text{n.s}}$	F _{2,27} = 6 , 5 **	$F_{1,27} = 0,5^{n.s}$			
Ln(Vol / AB)	F _{2.27} = 107,9 ***	F _{2,27} = 0,2 ^{n.s}	$F_{1,27} = 3,6^{n.s}$			
Ln((proy*h)/AB)	F _{2,27} = 117,9 ***	F _{2,27} = 0,25 ^{n.s}	$F_{1,27} = 3,5^{n.s}$			
Ln(proy/(AB*h))	F _{2,27} = 100,6 ***	F _{2,27} = 3,8 *	$F_{1,27} = 2,6^{n.s}$			
Ln(Biomasa)	F _{2,27} = 8,3 **	F _{2,27} = 21,4 ***	$F_{1,27} = 0.8^{n.s}$			
1/raiz(dens.hoj)	F _{2,27} = 1,6 ^{n.s}	F _{2,27} = 2,1 ^{n.s}	$F_{1,27} = 3,2^{n.s}$			
Ln(LAI)	F _{2,27} = 0,8 ^{n.s}	F _{2,27} = 3,8 *	F $_{1,27} = 2,6^{\text{ n.s}}$			
Ln(PAI)	F _{2,27} = 4,8 *	F _{2,27} = 3,9 *	F $_{1,27} = 0,4^{n.s}$			
Ln(AF)	F _{2,27} = 6 , 5 **	F _{2,27} = 13,9 ***	$F_{1,27} = 0^{n.s}$			
raiz(Sup)	F _{2,27} = 4 , 4 *	F _{2,27} = 15,2 ***	$F_{1,27} = 0,3^{n.s}$			
Ln(SupI)	F _{2,27} = 2,6 ^{n.s}	F _{2,27} = 3 , 7 *	$F_{1,27} = 0,3^{n.s}$			
Raiz(α medio)	F _{2,27} = 0,9 ^{n.s}	F _{2,27} = 1,4 ^{n.s}	$F_{1,27} = 1,6^{n.s}$			
prom $\cos(\alpha)$	F _{2,27} = 0,9 ^{n.s}	F _{2,27} = 0,02 ^{n.s}	$F_{1,27} = 0,5^{n.s}$			
prom sen(α)	F _{2,27} = 1,6 ^{n.s}	F _{2,27} = 0,3 ^{n.s}	$F_{1,27} = 1,4^{n.s}$			
rango	F _{2,27} = 0,8 ***	F _{2,27} = 0,1 ^{n,s}	$F_{1,27} = 0,1^{n.s}$			
raiz(mediana)	F _{2,27} = 0,9 ^{n.s}	F _{2,27} = 1 ^{n.s}	$F_{1,27} = 3,1^{n.s}$			
Ln(N° ramas base)	F _{2,27} = 173,3 ***	F _{2,27} = 5 , 3 *	F _{1,27} = 7,6 *			
1/ raiz(Tl)	F _{2,27} = 5 , 3 *	F _{2,27} = 2,3 ^{n.s}	F _{1,27} = 6,6 *			
raiz(p (%P))	F _{2,27} = 6,9 **	F _{2,27} = 2,7 ^{n.s}	F _{1,27} = 8 **			
raiz(s)	F _{2,27} = 3,3 ^{n.s}	F _{2,27} = 1,1 ^{n.s}	F $_{1,27} = 0,1^{n.s}$			
raiz(s (% Cmax))	F _{2,27} = 1,8 ^{n.s}	F _{2,27} = 0,3 ^{n.s}	$F_{1,27} = 0,06^{n.s}$			
raiz(Cmax)	F _{2,27} = 12 , 9 ***	F _{2,27} = 3,1 ^{n.s}	$F_{1,27} = 0,05^{n.s}$			
raiz(Cmin)	F _{2,27} = 8,8 **	F _{2,27} = 8,1 **	F $_{1,27} = 0,3^{n.s}$			
Ln(Cmax-Cmin)	F _{2.27} = 13 , 9 ***	F _{2,27} = 0,6 ^{n.s}	$F_{1,27} = 1,02^{n.s}$			

3.4.1.2. Asociadas a la edad y al estado de la planta

El efecto de la edad y del estado de la planta en las propiedades de la copa anteriores también se analizó individualmente en cada especie mediante exploración gráfica y estadística (análisis de la varianza).

3.4.1.2.1. Anthyllis

El efecto de la edad

Las variables directas (relacionadas con las dimensiones de la copa) fueron las más afectadas significativamente por variaciones en la edad de la planta (Tabla 3.5). El crecimiento de la planta también afectó significativamente a la biomasa, a algunas características relacionadas con la superficie de la planta (área proyectada AP, índice de área proyectada PAI y superficie Sup), así como a características relacionadas con el ángulo y el diámetro de las ramas primarias (Tabla 3.5). En cambio, el crecimiento no afectó de forma significativa a las variables hidrológicas, ni a la mayoría de las razones entre variables directas (Tabla 3.4).

Con independencia de la significación estadística, en *Anthyllis*, a medida que la planta crece hay una tendencia clara a aumentar los atributos relacionados con las dimensiones de la copa (Tabla 3.5), la biomasa, la superficie, las características de las ramas y sus ángulos, así como el almacén máximo, mínimo y la diferencia entre ambos. Sin embargo, disminuyen la porosidad de la copa y las relaciones: proyección/AB, volumen/AB, proy*h/AB y proy/(h*AB). Aunque estas tendencias son bastante claras, se observa una gran variabilidad intraespecífica como reflejan las elevadas desviaciones estándar. Las características de la copa que no muestran una tendencia clara son LAI, densidad del follaje, ángulo de las hojas, Tl (mm/s) y s (%Cmax).

Tabla 3.5. Evolución de las propiedades generales de la copa con la edad en *Anthyllis*. Se muestra la media y desviación estándar de las propiedades de la copa en las plantas pequeñas (PV), medianas (MV) y grandes (GV). Se incluyen solo los individuos vigorosos. n = 3 en cada grupo. En la penúltima columna se muestran los resultados del ANOVA para el efecto del factor tamaño en *Anthyllis*: aparece el valor de la F y el nivel de significación con ***; ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente, de aquellos resultados que variaron significativamente con el tamaño de la planta. La última columna indica la transformación que se realizó a la variable estructural para cumplir los requisitos del análisis de la varianza.

ANTHYLLIS	PV	MV	GV	Tamaño F	Transfor- mación
Proyección (m ²)	$0,2 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,1$	1,1 ± 0,3	F _{2,6} = 18,2 **	Raíz
diámetro medio (m)	$0,5 \pm 0,2$	$0,\!87\pm0,\!07$	$1,2 \pm 0,2$	F _{2,6} = 13,9 **	Raíz
Altura (m)	$0{,}38\pm0{,}03$	$0{,}53\pm0{,}07$	$0,7 \pm 0,1$	F _{2,6} = 16,6 **	Raíz
volumen (m ³)	$0,05 \pm 0,03$	$0,21 \pm 0,01$	$0,5 \pm 0,3$	F _{2,6} = 14,3 **	Ln
Area basal (m ²)	$0,0002 \pm 0,0002$	$0,\!0008 \pm 0,\!0005$	$0,0032 \pm 0,0025$	F _{2,6} = 6,6 *	Raíz
Proy / basal $(m^2 m^{-2})$	1904 ± 1562	970 ± 689	618 ± 559		Ln
Proy*altura (m ² m)	$0{,}08\pm0{,}05$	$0,32 \pm 0,01$	$0,8 \pm 0,4$	F _{2,6} = 14,3 **	Ln
Proy/altura $(m^2 m^{-1})$	$0,5 \pm 0,3$	$1,1 \pm 0,3$	$1,5 \pm 0,1$	$F_{2,6} = 7,2 *$	Raíz
Vol / area basal $(m^3 m^{-2})$	492 ± 423	328 ± 199	289 ± 235		Ln
$(proy*h)/AB (m^2 m m^{-2})$	739 ± 634	493 ± 298	434 ± 353		Ln
proy/(AB*h) (m ² m ⁻² m ⁻¹)	4919 ± 3839	1921 ± 1550	896 ± 892		Ln
Biomasa (gr)	108 ± 94	692 ± 486	2097 ± 1367	$F_{2,6} = 9,5 *$	Raíz
Dens. Hojas (m ² m ⁻³)	$4,8\pm5,9$	$1,9 \pm 1,1$	$4,3 \pm 4$		1/raíz
LAI $(m^2 m^{-2})$	$1,1 \pm 1,3$	$0,7 \pm 0,5$	$1,9 \pm 1,6$		Ln
PAI $(m^2 m^{-2})$	$2,2 \pm 1,6$	$2,3 \pm 1,7$	5,1 ± 4,3	F _{2,6} = 18,2 **	Ln
AP (m ²)	$0,4 \pm 0,5$	$1,3 \pm 0,8$	5 ± 4	$F_{2.6} = 7,4 *$	Ln
Sup (m ²)	1 ± 1	3 ± 2	12 ± 8	$F_{2,6} = 7,6 *$	Ln
SupI $(m^2 m^{-2})$	5 ± 4	6 ± 4	12 ± 9		Ln
α medio (°)	15 ± 4	29 ± 2	35 ± 13	F _{2,6} = 8,5 *	Ln
Prom $\cos(\alpha)$	$0,9 \pm 0,1$	$0,85 \pm 0,01$	$0,8 \pm 0,1$		
prom sen (α)	$0,3 \pm 0,2$	$0,\!47 \pm 0,\!03$	$0,5 \pm 0,2$		Raíz
rango (°)	26 ± 10	42 ± 8	56 ± 23		Raíz
mediana (°)	14 ± 2	29 ± 4	32 ± 10	F _{2,6} = 11,5 **	Ln
Nº ramas en la base	11 ± 7	16 ± 4	18 ± 4		Raíz
Diam. medio 1° (cm)	4 ± 2	7 ± 3	12 ± 6		Raíz
Sumat.diam. 1° (cm)	40 ± 18	111 ± 17	197 ± 88	F _{2,6} = 10,7 **	Raíz
diamet*sen	38 ± 17	94 ± 14	146 ± 45	F _{2,6} = 13,7 **	Raíz
α medio hojas planta (°)	36 ± 4	36 ± 3	39 ± 1		1/x
Tl (mm/s)	$0,0025 \pm 0,0015$	$0,0017 \pm 0,0022$	$0,0018 \pm 0,0027$		1/x
<i>p</i> (%P)	33 ± 18	25 ± 34	18 ± 24		Raíz
<i>s</i> (mm)	$0,5 \pm 0,3$	$1,2 \pm 1,4$	$1,6 \pm 0,6$		Ln
s (% Cmax)	45 ± 6	52 ± 36	52 ± 10		
Cmax (mm)	$1,2 \pm 0,7$	$1,8 \pm 1,4$	$2,9 \pm 0,7$		Raíz
Cmin (mm)	$0,5 \pm 0,2$	$0,7 \pm 0,6$	$1,7 \pm 0,7$		Raíz
Cmax-Cmin (mm)	$0,8 \pm 0,5$	1,1 ± 0,9	1,3 ± 0,6		Raíz

El efecto de la senescencia

En general, en *Anthyllis* la senescencia influyó mucho menos en las propiedades de la copa que la edad. La senescencia afectó significativamente solo a las variables directas (excepto a la altura y el área basal) y al ángulo de las hojas (Tabla 3.6).

Tabla 3.6. Variaciones en las propiedades generales de la copa por efecto de la senescencia en los individuos medianos y grandes de *Anthyllis*. Se comparan las medias y desviaciones estándar de los atributos de la copa en los individuos vigorosos y senescentes de ambos tamaños. n = 3 en cada grupo. En la penúltima columna se muestran los resultados del análisis de la varianza: el valor de la F y el nivel de significación con ***; ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente, de aquellas variables estructurales que variaron significativamente con el estado de la planta. n = 12. La última columna indica la transformación que se realizó a la variable para cumplir los requisitos del análisis de la varianza.

ANTHYLLIS	MEDI	ANAS	GRANDES			
	Vigorosas	Senescentes	Vigorosas	Senescentes	Estado F	Transfor- mación
Proyección (m ²)	$0,6\pm0,1$	$0,3\pm0,1$	$1,1 \pm 0,3$	$0,5 \pm 0,2$	F _{2,6} = 14,3 **	Raíz
diametro medio (m)	$0,\!87\pm0,\!07$	$0,6 \pm 0,1$	$1,2 \pm 0,2$	$0,8 \pm 0,1$	F _{2,6} = 14,2 **	Raíz
Altura (m)	$0{,}53\pm0{,}07$	$0,6 \pm 0,1$	$0,7 \pm 0,1$	$0,7 \pm 0,1$		Raíz
volumen (m ³)	$0,21 \pm 0,01$	$0,\!12\pm0,\!05$	$0,5 \pm 0,3$	$0,23 \pm 0,05$	F _{2.6} = 12,2 *	Ln
Area basal (m ²)	$0,0008 \pm 0,0005$	$0,0016 \pm 0,0008$	$0,0032 \pm 0,0025$	$0,0026 \pm 0,0001$		Raíz
Proy / basal (m ² m ⁻²)	970 ± 689	264 ± 238	618 ± 559	197 ± 81		Ln
Proy*altura (m ² m)	$0,\!32\pm0,\!01$	$0,2 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,4$	$0,3 \pm 0,1$	F _{2,6} = 12,2 **	Ln
Proy/altura (m ² m ⁻¹)	$1,1\pm0,3$	$0,6 \pm 0,3$	$1,5 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,4$	F _{2,6} = 11,8 **	Raíz
Vol / area basal ($m^3 m^{-2}$)	328 ± 199	94 ± 78	289 ± 235	89 ± 23	F _{2,6} = 5,9 *	Ln
$(proy*h)/AB (m^2 m m^{-2})$	493 ± 298	140 ± 117	434 ± 353	133 ± 34	$F_{2,6} = 6 *$	Ln
$proy/(AB*h) (m^2 m^{-2} m^{-1})$	1921 ± 1550	498 ± 479	896 ± 892	298 ± 170		Ln
Biomasa (gr)	692 ± 486	788 ± 273	2097 ± 1367	2023 ± 540		1/raíz
Dens. Hojas (m ² m ⁻³)	$1,9 \pm 1,1$	$1,1 \pm 0,3$	$4,3 \pm 4$	$3,5 \pm 1,1$		Raíz
LAI $(m^2 m^{-2})$	$0,7\pm0,5$	$0,4 \pm 0,1$	$1,9 \pm 1,6$	$1,7 \pm 0,7$		Ln
PAI $(m^2 m^{-2})$	$2,3\pm1,7$	2 ± 1	5,1 ± 4,3	4 ± 2		Ln
AP (m ²)	$1,3\pm0,8$	$0,7\pm0,3$	5 ± 4	$1,9\pm0,9$		Ln
Sup (m ²)	3 ± 2	2 ± 1	12 ± 8	5 ± 2		Ln
SupI $(m^2 m^{-2})$	6 ± 4	6 ± 3	12 ± 9	11 ± 7		Ln
α medio (°)	29 ± 2	38 ± 12	35 ± 13	29 ± 14		Ln
Prom $\cos(\alpha)$	$0,\!85\pm0,\!01$	$0,8\pm0,1$	$0,8\pm0,1$	$0,8\pm0,2$		
prom sen (α)	$0,\!47\pm0,\!03$	$0,6\pm0,2$	$0,5\pm0,2$	$0,5 \pm 0,3$		Raíz
rango (°)	42 ± 8	50 ± 2	56 ± 23	43 ± 26		Raíz
mediana (°)	29 ± 4	38 ± 17	32 ± 10	23 ± 6		Ln
Nº ramas en la base	16 ± 4	13 ± 6	18 ± 4	16 ± 10		Raíz
Diam. medio 1° (cm)	7 ± 3	12 ± 3	12 ± 6	14 ± 4		Raíz
Sumat.diam. 1°	111 ± 17	150 ± 56	197 ± 88	199 ± 64		Raíz
diamet*sen	94 ± 14	116 ± 57	146 ± 45	164 ± 26		Raíz
α medio hojas (°)	36 ± 3	33 ± 1	39 ± 1	33 ± 3	$F_{2,6} = 8 *$	1/x
Tl (mm/s)	$0{,}0017 \pm 0{,}0022$	$0,\!0023 \pm 0,\!0017$	$0,\!0018 \pm 0,\!0027$	$0{,}00013 \pm 0{,}00012$		1 / x
<i>p</i> (%P)	25 ± 34	25 ± 19	18 ± 24	$1,7\pm1,6$		Raíz
<i>s</i> (mm)	$1,2 \pm 1,4$	$1 \pm 0,4$	$1,6\pm0,6$	$1,1 \pm 1,3$		Ln
s (% Cmax)	52 ± 36	41 ± 7	52 ± 10	23 ± 18		
Cmax (mm)	$1,8 \pm 1,4$	$2{,}5\pm0{,}8$	$2{,}9\pm0{,}7$	$3{,}9\pm1{,}6$		Raiz
Cmin (mm)	$0{,}7\pm0{,}6$	1 ± 0,2	$1,7\pm0,7$	$2,2\pm0,9$		Raiz
Cmax-Cmin (mm)	$1,1\pm0,9$	$1,5\pm0,9$	$1,3 \pm 0,6$	$1,8\pm0,8$		Raiz

Las variables directas disminuyeron con la senescencia (Tabla 3.6); solo la altura y el área basal aumentaron. La senescencia no afectó significativamente a ninguna de las variables indirectas (relacionadas con la biomasa o la superficie) y, excepto la biomasa, tienden a disminuir con la senescencia. En cuanto a las propiedades de las ramas y angulares, la senescencia solo afectó significativamente al ángulo medio de las hojas respecto del tallo, que fue menor en las senescentes que en las vigorosas (Tabla 3.5). Ninguna de las variables hidrológicas estuvo afectada por la senescencia de forma significativa (Tabla 3.6).

3.4.1.2.2. Stipa

El efecto de la edad

Las propiedades de la copa más afectadas significativamente por efecto de la edad fueron **el número de tallos vivos y el área basal** (Tabla 3.7). En general, se vieron afectadas significativamente y aumentaron con el crecimiento: las variables directas (relacionadas con las dimensiones de la planta), todas las variables indirectas (relacionadas con la biomasa y superficie de la planta), el número de espigas por plantas y algunas variables hidrológicas (*Cmax y Cmin*). El crecimiento no afectó al LAI, a la densidad de hojas, las variables angulares, la porosidad de la copa p o su capacidad s.

El efecto de la senescencia

La senescencia afectó significativamente sobre todo al número de tallos vivos en la planta y al número de espigas, pero también a la densidad de hojas, el LAI y el PAI, así como al ángulo medio y mediana de los tallos y a la trascolación libre. En general se muestra una tendencia a la disminución en el valor de las propiedades de la copa, aunque algunas como la altura, el área basal y la porosidad de la copa aumentaron con la senescencia (Tabla 3.8).

Tabla 3.7. Evolución de las propiedades generales de la copa con la edad en *Stipa*. Se muestra la media y desviación estándar de las propiedades medidas en la copa de las plantas pequeñas (PV), medianas (MV) y grandes (GV). Se incluyen solo los individuos vigorosos. n = 3 en cada grupo. En la penúltima columna se muestra qué propiedades de la copa se vieron afectadas significativamente por el factor tamaño mediante el valor de la F y el nivel de significación, con ***; ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente. n = 12. La última columna indica la transformación que se realizó a la variable estructural para cumplir los requisitos del análisis de la varianza.

STIPA	PV	MV	GV	TAMAÑO	Transfor- mación
Proyección (m2)	$0,2 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,1$	$1,3 \pm 0,7$	F _{2,6} =17,5 **	Ln
diametro medio (m)	$0,5 \pm 0,1$	$0,9\pm0,1$	$1,2 \pm 0,3$	F _{2,6} = 17,6 **	Ln
Altura (m)	$0,\!42 \pm 0,\!03$	$0,\!67\pm0,\!05$	$0,7 \pm 0,2$		
volumen (m3)	$0,\!06\pm0,\!02$	$0,\!26\pm0,\!06$	$0,6 \pm 0,5$	F _{2,6} = 15,1 **	Ln
Area basal (m ²)	$0,0041 \pm 0,0005$	$0,02\pm0,009$	$0,06\pm0,02$	F _{2,6} =26,3 ***	Raíz
Proy / basal	47 ± 12	31 ± 9	21 ± 12		Ln
Proy*altura	$0,\!08\pm0,\!04$	$0,4 \pm 0,1$	$1 \pm 0,7$	F _{2,6} =15,1 **	Ln
Proy/altura	$0,5 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,2$	$1,7 \pm 0,5$	F _{2,6} =17,5 **	Ln
Vol / area basal	13 ± 4	14 ± 5	11 ± 9		Ln
(proy*h)/AB	20 ± 6	21 ± 7	16 ± 13		Ln
_proy/(AB*h)	110 ± 24	46 ± 10	30 ± 12	F _{2.6} =12,3 **	Ln
Biomasa (gr)	131 ± 68	1481 ± 325	2971 ± 1536	F _{2,6} =16,6 **	Raíz
Dens. hojas	$0,9 \pm 0,4$	$1,5 \pm 0,4$	$1,3 \pm 0,8$		Ln
LAI	$0,3 \pm 0,1$	$0,7 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,2$		Raíz
PAI	$1,6 \pm 0,9$	$5,5 \pm 0,6$	6,1 ± 3	F _{2,6} = 8 *	Raíz
AP (m ²)	$0,34 \pm 0,31$	$3,25 \pm 1,08$	7 ± 3	F _{2.6} =19 **	Raíz
Sup (m ²)	$0,7 \pm 0,6$	$7,1 \pm 2,1$	15 ± 6	F _{2,6} =19,6 **	Raíz
SupI	3 ± 2	12 ± 1	13 ± 6	F _{2.6} =8,4 *	Raíz
α medio	18 ± 9	32 ± 5	30 ± 8		
Prom $\cos(\alpha)$	$0,9 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,1$		
prom sen (α)	$0,3 \pm 0,1$	$0,5 \pm 0,1$	$0,5 \pm 0,1$		
rango (°)	44 ± 40	52 ± 3	58 ± 13		
mediana (°)	15 ± 7	33 ± 6	30 ± 10		Raíz
n° tallos vivos	112 ± 23	240 ± 29	425 ± 120	F _{2,6} =30 ***	1/Raíz
Espigas / mata	$0,3 \pm 0,6$	$20 \pm 11,4$	45 ± 31	F _{2.6} =19 **	Ln
Nº de hojas / tallo	$4,7 \pm 0,2$	$5,1\pm0,6$	$4,7 \pm 0,4$		1/x
α medio hojas (°)	55 ± 3	62 ± 8	52 ± 8		Raíz
Tl (mm/s)	$0,\!0019 \pm 0,\!0017$	$0,0001 \pm 0,0003$	$0,0011 \pm 0,0012$		
<i>p</i> (%P)	26 ± 23	2 ± 3	15 ± 17		Raíz
<i>s</i> (mm)	$0,38 \pm 0,34$	1 ± 0,4	$0,9 \pm 0,2$		
s (% Cmax)	$35,1\pm26,1$	55 ± 20	61 ± 8		
Cmax (mm)	1 ± 0,2	$1,8 \pm 0,2$	$2,1 \pm 0,6$	F _{2,6} = 8 *	
Cmin (mm)	$0,5 \pm 0,1$	1 ± 0,3	$1,5 \pm 0,2$	F _{2,6} = 18,1 **	
Cmax-Cmin (mm)	$0,5 \pm 0,2$	$0,8 \pm 0,3$	$0,6 \pm 0,4$		1/Raíz

Tabla 3.8. Variaciones de las propiedades generales de la copa por efecto de la senescencia en *Stipa*. Se comparan las medias y desviaciones estándar de los atributos de la copa en los individuos vigorosos y senescentes de tamaño mediano o grande. n = 3 en cada grupo. En la penúltima columna se muestra qué propiedades de la copa resultaron afectadas significativamente por efecto de la senescencia mediante el valor de la F y el nivel de significación con ***; ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente. n = 12. La última columna indica la transformación que se realizó a la variable para cumplir los requisitos del análisis de la varianza.

STIPA	MEDI	ANAS	GRANDES			
	Vigorosas	Senescentes	Vigorosas	Senescentes	ESTADO	Transfor- mación
Proyección (m ²)	$0,6 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,1$	$1,3 \pm 0,7$	$0,8 \pm 0,3$		Ln
diamet (m)	$0,9 \pm 0,1$	$0,7\pm0,1$	$1,2 \pm 0,3$	$1 \pm 0, 1$		Ln
Altura (m)	$0,\!67\pm0,\!05$	$0,7\pm0,1$	$0,7 \pm 0,2$	$0,7\pm0,1$		
volumen (m3)	$0,\!26\pm0,\!06$	$0,2 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,5$	$0,4 \pm 0,1$		Ln
Area basal (m ²)	$0,02\pm0,009$	$0,03\pm0,01$	$0,06 \pm 0,02$	$0,\!07\pm0,\!03$		Raíz
Proy / basal (m ² m ⁻²)	31 ± 9	17 ± 7	21 ± 12	13 ± 1		Ln
Proy*altura (m ² m)	$0,4 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,1$	$1 \pm 0,7$	$0,5\pm0,1$		Ln
Proy/altura (m ² m ⁻¹)	$0,9 \pm 0,2$	$0,6 \pm 0,2$	$1,7 \pm 0,5$	$1,3 \pm 0,5$		Ln
Vol / area basal $(m^3 m^{-2})$	14 ± 5	7 ± 3	11 ± 9	6 ± 1		Ln
$(proy*h)/AB (m^2 m m^{-2})$	21 ± 7	11 ± 4	16 ± 13	8 ± 2		Ln
$proy/(AB*h) (m^2 m^{-2} m^{-1})$	46 ± 10	26 ± 13	30 ± 12	20 ± 1		Ln
Biomasa (gr)	1481 ± 325	660 ± 214	2971 ± 1536	2920 ± 1962		Raíz
Dens. Hojas (m ² m ⁻³)	$1,5 \pm 0,4$	$0,\!42\pm0,\!03$	$1,3 \pm 0,8$	1 ± 0,3	$F_{1,8} = 5,6 *$	Ln
LAI $(m^2 m^{-2})$	$0,7 \pm 0,2$	$0,19\pm0,03$	$0,5 \pm 0,2$	$0{,}41\pm0{,}07$	F _{1,8} = 8,2 *	Raíz
PAI $(m^2 m^{-2})$	$5,5 \pm 0,6$	$5,4 \pm 3,9$	6,1 ± 3	$9,8\pm4,2$	$F_{1,8} = 5,6 *$	Raíz
AP (m ²)	$3{,}25 \pm 1{,}08$	2 ± 1	7 ± 3	9 ± 7		Raíz
Sup (m ²)	$7,1\pm2,1$	4 ± 2	15 ± 6	18 ± 13		Raíz
SupI (m ² m ⁻²)	12 ± 1	11 ± 8	13 ± 6	20 ± 8		Raíz
α medio	32 ± 5	16 ± 1	30 ± 8	24 ± 12	F _{1,8} = 5,7 *	
Prom $\cos(\alpha)$	$0,8\pm0,1$	$0,9\pm0$	$0,8\pm0,1$	$0,9\pm0,1$		
prom sen (α)	$0{,}5\pm0{,}1$	$0,3\pm0$	$0,5\pm0,1$	$0,4\pm0,2$	$F_{1,8} = 6,1 *$	
rango (°)	52 ± 3	43 ± 10	58 ± 13	48 ± 16		
mediana (°)	33 ± 6	11 ± 1	30 ± 10	26 ± 15	$F_{1,8} = 7,2 *$	Raíz
n° tallos vivos	240 ± 29	114 ± 24	425 ± 120	165 ± 57	F _{1,8} = 29,3 ***	1/Raíz
Espigas / mata	$20 \pm 11,4$	2 ± 2	45 ± 31	6 ± 5	F _{1.8} = 14,8 **	Ln
Nº de hojas / tallo	$5,1\pm0,\!6$	$4,2\pm0,2$	$4,7 \pm 0,4$	$4,5\pm0,\!4$		1/x
α medio hojas (°)	62 ± 8	48 ± 13	52 ± 8	64 ± 29		Raíz
Tl (mm/s)	$0,\!0001\pm 0,\!0003$	$0,\!0027\pm0,\!0006$	$0{,}0011 \pm 0{,}0012$	$0,\!0016 \pm 0,\!0015$	$F_{1,8} = 7,4 *$	1/x
<i>p</i> (%P)	2 ± 3	35 ± 8	15 ± 17	20 ± 19		Raíz
<i>s</i> (mm)	$1 \pm 0,4$	$0,5\pm0,4$	$0,9\pm0,2$	$1,1 \pm 0,4$		
s (% Cmax)	55 ± 20	38 ± 37	61 ± 8	55 ± 13		
Cmax (mm)	$1,8\pm0,2$	$1,6 \pm 0,3$	$2,1 \pm 0,6$	$2\pm0,2$		
Cmin (mm)	$1 \pm 0,3$	$1,1 \pm 0,4$	$1,5 \pm 0,2$	$1,5\pm0,1$		
Cmax-Cmin (mm)	$0,8\pm0,3$	$0,5\pm0,1$	$0,6 \pm 0,4$	$0,5\pm0,2$		1/Raíz

3.4.1.2.3. Retama

El crecimiento afectó significativamente a las variables directas, a la biomasa, a los ángulos, diámetros y longitudes de las ramas y a la capacidad de la copa s. En cambio no afectó de forma significativa a las variables relacionadas con la superficie de la planta, el número de ramas en la base, la porosidad de la copa p o sus almacenes máximos o mínimos (*Cmax* y *Cmin*) (Tabla 3.9).

Con el crecimiento, en esta especie se vuelve a producir una tendencia hacia el aumento de los valores registrados en las propiedades de la copa. Como excepción: la densidad de hojas, el ángulo medio de las ramas primarias y la capacidad de la copa *s*, que disminuyeron con la edad. La porosidad de la copa *p* permaneció igual en las plantas pequeñas y medianas.

En Retama no se estudió el efecto de la senescencia.

Tabla 3.9. Evolución de las propiedades generales de la copa con la edad en *Retama*. Se muestra la media y desviación estándar de las propiedades medidas en la copa de las plantas pequeñas (PV) y medianas (MV). Se incluyen solo individuos vigorosos. n = 3 en cada grupo. En la penúltima columna se muestra qué propiedades de la copa se vieron afectadas significativamente por el factor tamaño mediante el valor de la F y el nivel de significación con ***; ** y * para p < 0,001; 0,01; 0,05 respectivamente. n = 12. La última columna indica la transformación que se realizó a la variable para cumplir los requisitos del análisis de la varianza.

RETAMA	PV	MV	TAMAÑO F	Transfor- mación
Proyección (m ²)	$1,3 \pm 0,2$	$2 \pm 0,3$	$F_{1,4} = 12 *$	1/Raíz
diametro medio (m)	$1,3 \pm 0,1$	$1,6 \pm 0,1$	F _{1,4} = 12,7 *	1/Raíz
Altura (m)	$1,\!04\pm0,\!06$	$1,9 \pm 0,3$	F _{1,4} = 52,2 **	1/Raíz
volumen (m ³)	$0,44\pm0,04$	$1,3 \pm 0,4$	F _{1,4} = 51,2 **	1/Raíz
Area basal (m ²)	$0,\!0016 \pm 0,\!0003$	$0,005 \pm 0,002$	F _{1,4} = 30,7 **	1/Raíz
Proy / basal $(m^2 m^{-2})$	776 ± 47	425 ± 178	F _{1,4} = 10,8 *	
Proy*altura (m ² m)	$1,3 \pm 0,1$	$3,8 \pm 1,1$	F _{1,4} = 48,5 **	1/Raíz
Proy/altura (m ² m ⁻¹)	$1,2 \pm 0,2$	$1 \pm 0, 1$		1/x
Vol / area basal $(m^3 m^{-2})$	272 ± 24	268 ± 98		Ln
$(\text{proy*h})/\text{AB} (\text{m}^2 \text{ m m}^{-2})$	809 ± 80	793 ± 297		Ln
$proy/(AB*h) (m^2 m^{-2} m^{-1})$	746 ± 43	231 ± 111	F _{1,4} = 35,2 **	Raíz
Biomasa (gr)	1621 ± 157	4808 ± 2383	$F_{1,4} = 32 **$	1/x
Dens. Hojas (m ² m ⁻³)	$1,6 \pm 0,4$	$0,9 \pm 0,3$		
LAI $(m^2 m^{-2})$	$0,5 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,3$		Raíz
PAI $(m^2 m^{-2})$	$0,7 \pm 0,1$	$1 \pm 0,4$		1/x
AP (m ²)	$0,9\pm0,2$	$1,9 \pm 0,9$		1/Raíz
Sup (m ²)	3 ± 1	6 ± 3		1/Raíz
SupI $(m^2 m^{-2})$	$2,2 \pm 0,3$	3 ± 1		1/x
α medio (°)	38 ± 2	31 ± 3	$F_{1,4} = 16,5 *$	
Prom $\cos(\alpha)$	$0,74\pm0,03$	$0{,}83\pm0{,}01$	F _{1,4} = 25,1 **	
prom sen (α)	$0{,}59\pm0{,}02$	$0{,}49\pm0{,}04$	F _{1,4} = 15,3 *	
rango (°)	61 ± 1	64 ± 10		1/x
mediana (°)	38 ± 6	33 ± 3		1/x
Nº ramas en la base	16 ± 6	24 ± 6		Raíz
Diam. medio 1° (cm)	11 ± 1	15 ± 3		1/x
Sumat.diam. 1°	173 ± 53	366 ± 70	F _{1,4} = 14,6 *	Raíz
diamet*sen	99 ± 28	177 ± 32	F _{1,4} = 10,1 *	Raíz
Tl (mm/s)	$0,\!0033 \pm 0,\!0007$	$0,0033 \pm 0,0007$		1 / x
p (%P)	45 ± 11	45 ± 9		1/x
<i>s</i> (mm)	$0{,}08\pm0{,}01$	$0,05 \pm 0,03$		
s (% Cmax)	18 ± 1	11 ± 1	$F_{1,4} = 39,1 $ **	
Cmax (mm)	$0,4\pm 0$	$0,5 \pm 0,2$		Ln
Cmin (mm)	$0,2 \pm 0,1$	$0,2 \pm 0,1$		Raíz
Cmax-Cmin (mm)	$0,3 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,1$		Ln
Long media(cm)	94 ± 8	131 ± 19		1/x
Long total (cm)	1448 ± 437	3164 ± 665	$F_{1,4} = 14 *$	Raíz
Long a clad media (cm)	32 ± 3	69 ± 5	F _{1,4} = 14,5 *	Ln
Long total a cladodios (cm)	488 ± 169	1547 ± 264	$F_{1,4} = 36,4 $ **	Raíz
Nº total ramas exteriores	30 ± 7	47 ± 18		1/Raíz
long*sen	831 ± 234	1491 ± 339	$F_{1,4} = 8,2 *$	Raíz
long a clado*sen	288 ± 91	735 ± 166	$F_{1,4} = 19,2 *$	Ln

3.4.2. Variaciones en las distintas fracciones de la planta asociadas a la edad y al estado

A continuación se estudia como varían con el crecimiento de la planta y la senescencia la biomasa y la superficie de las diferentes fracciones de la copa. Ello permitirá comprender mejor el origen de los cambios que ocurren en la estructura general de la copa asociados a ambos factores (edad y estado). Para hacer comparables entre si los individuos de la misma especie, los datos de biomasa y superficie de las diferentes fracciones se expresan en porcentaje respecto de la biomasa o superficie total de la planta respectivamente. El efecto de los factores edad y estado en la biomasa y superficie relativas de las diferentes fracciones de la copa se estudia empleando un análisis de la varianza factorial fraccionado independiente en cada especie incluyendo todos los individuos. Los datos se transformaron según Box Cox para acercarnos a los requisitos de normalidad y homocedasticidad (ver págs. 63-64).

3.4.2.1. Resultados en Anthyllis

3.4.2.1.1. El efecto de la edad

En *Anthyllis*, considerando solo los individuos vigorosos, en las plantas pequeñas el 68% de la biomasa se localiza en la parte verde (hojas, flores, tallos) (parte colectora) y solo un 31% en la parte leñosa (o parte conductora). En cambio, en las plantas medianas y grandes la biomasa se reparte casi por igual entre ambas, con un 43 y 47% respectivamente en las medianas y un 44 y 45% en las grandes. **El crecimiento de la planta desde pequeño a mediano está asociado a un incremento de la importancia relativa (en términos de biomasa y superficie) de la parte leñosa y muerta y a una disminución de la parte verde (Fig 3.2). Por el contrario, el paso de mediano a grande esta asociado a una ligera disminución de la importancia relativa de la parte leñosa y a un aumento de la verde. La parte muerta se puede considerar despreciable en las plantas pequeñas tanto respecto a su biomasa (0%), como a su superficie (1%). En los individuos medianos y grandes vigorosos la biomasa muerta supone el 10 y 12% respectivamente, pero solo el 6,7 y 5% de la superficie total respectivamente. Considerando todos los individuos de la muestra, el crecimiento de la planta afectó más significativamente a la biomasa (F_{2,11} = 8,5; p = 0,006) y superficie (F_{2,11} =**

16,7; p = 0,0006) de la fracción muerta. De hecho, **la cantidad relativa de materia muerta** es la diferencia más importante entre edades.



Fig 3.2. En *Anthyllis*, variaciones asociadas al crecimiento de la planta en a) la biomasa y b) la superficie, de las diferentes fracciones (M. = madera). Se compara la media y desviación estándar de todos los individuos pequeños (blanco), medianos (gris) y grandes (negro). n = 3, 6 y 6 respectivamente.

También hubo diferencias significativas en la biomasa de la parte verde ($F_{2,11} = 6,8$; p = 0,012), en concreto en la biomasa de hojas ($F_{2,11} = 4,9$; p = 0,030) y de tallos verdes ($F_{2,11} = 4,96$; p = 0,029). Estas diferencias no se reflejaron de forma significativa en la superficie (Fig. 3.2).

3.4.2.1.2. El efecto de la senescencia

Si comparamos la biomasa de las diferentes fracciones de los individuos vigorosos y senescentes de *Anthyllis* se observa que **en todas las fracciones la biomasa en los individuos vigorosos fue mayor que en los senescentes. La única excepción fue la biomasa de la fracción madera muerta**, que obviamente fue mayor en los individuos senescentes (Fig. 3.3). Estas diferencias fueron altamente significativas en todas las fracciones de la parte verde: hojas ($F_{1,11} = 18,5$; p = 0,001), flores ($F_{1,11} = 30,1$; p = 0,000), tallos ($F_{1,11} = 51,8$; p = 0,000) y en la fracción muerta ($F_{1,11} = 20,2$; p = 0,000). En cambio, las diferencias tuvieron una significación menor o no la tuvieron para las fracciones de la parte leñosa (Fig 3.3.a).

La superficie de las fracciones de la parte verde, al igual que la biomasa, fue menor en las plantas senescentes (Fig 3.3.b). Sin embargo, la madera fina y gruesa de la parte leñosa presentaron un área proyectada y superficie mayor en las senescentes. También fue significativamente mayor la superficie de la madera muerta ($F_{1,11} = 30,8$; p = 0,000). Así pues, las fracciones leñosas, tanto vivas como muertas son más importantes en los individuos senescentes, mientras que los vigorosos invierten más en la parte verde (hojas, flores y tallos verdes).



Fig 3.3. En *Anthyllis*, variaciones debidas a la senescencia en a) la biomasa y b) la superficie de las diferentes fracciones de la planta (M. = madera). Se presenta la media y desviación estándar de los individuos vigorosos (blanco) y senescentes (negro). n = 6 y 6.

3.4.2.2. Resultados en Stipa

3.4.2.2.1. El efecto de la edad

En *Stipa*, a medida que crece la planta se observa una tendencia a la disminución de la biomasa relativa de las fracciones relacionadas con la unidad tallos (hojas verdes, amarillas, "tallos", vainas envainadas, tallo real), en favor de un aumento en la biomasa relativa de las fracciones de la unida reproductora (espigas) y de la fracción muerta (Fig 3.4). También la superficie relativa de todas las fracciones de la unidad tallos disminuye exponencialmente al aumentar el tamaño de la planta aunque de forma no significativa. Por otra parte si consideramos solo las plantas vigorosas, **la biomasa y la superficie relativas de todas las fracciones de la unidad espigas fue mayor en las plantas medianas que en las pequeñas y grandes, lo que sugiere que las plantas medianas son las más eficaces en reproducirse sexualmente. La hojarasca es la fracción más importante en todas las edades, incluidas las jóvenes, y su superficie aumenta con la edad aunque de forma no significativa. En general las tendencias descritas fueron poco significativas.**

3.4.2.2.2. El efecto de la senescencia

En *Stipa*, los cambios asociados a la senescencia tuvieron una significación mayor que los asociados al crecimiento de la planta. Con la senescencia disminuye la biomasa y la superficie relativa de todas las fracciones de la planta, en cambio aumenta considerablemente la biomasa de hojarasca ($F_{1,11} = 18,1$; p = 0,001) y su superficie relativa ($F_{1,11} = 7,9$; p = 0,017) (Fig 3.5). Esta fue la misma respuesta encontrada en *Anthyllis*.



Fig 3.4. En *Stipa*, variaciones asociadas al crecimiento de la planta en a) biomasa y b) superficie de las diferentes fracciones de la planta. h. = hojas; T = unidad tallos; E = unidad espigas; amaril. = amarillas. Se compara la media y desviación estándar de todos los individuos pequeños (blanco), medianos (gris) y grandes (negro). n = 3, 6 y 6 respectivamente.



Fracciones

Fig 3.5. En *Stipa*, variaciones debidas a la senescencia en a) biomasa y b) superficie de las diferentes fracciones de la planta. h. = hojas; T = unidad tallos; E = unidad espigas; amaril. = amarillas. Se presenta la media y desviación estándar de los individuos vigorosos (blanco) y senescentes (negro). n = 6 y 6.

3.4.2.3. Resultados en Retama

3.4.2.3.1. El efecto del crecimiento

En *Retama*, a medida que la planta crece disminuye significativamente la biomasa y la superficie relativos de la parte fotosintética: cladodios ($F_{1,4} = 11,9$; p = 0,026) y tallos ($F_{1,4} = 16,5$; p = 0,015), mientras que la de madera (parte conductora) aumenta ($F_{1,4} = 29,1$; p = 0,006). El mismo comportamiento muestra la superficie relativa de las fracciones, siendo la superficie de la parte muerta despreciable (Fig 3.6).



Fig 3.6. En *Retama*, variaciones asociadas al crecimiento de la planta en a) biomasa y b) superficie de las diferentes fracciones de la planta. Se compara la media y desviación estándar de los individuos pequeños (blanco) y medianos (gris). n = 3 y 3 respectivamente.

En *Retama* no se analizó el efecto de la senescencia porque no es normal encontrar individuos senescentes en el campo.

3.4.3. Relaciones entre las variables estructurales generales

Identificar que relación existe entre las variables estructurales directas y el resto permite conocer qué variables directas podrían actuar como subrogados de las demás. Para ello se realizó un análisis de correlación. Este análisis ha permitido agrupar las variables que muestran el mismo comportamiento al aumentar el tamaño de la planta e identificar aquellas variables, más económicas y fáciles de obtener en el campo, que son más representativas del conjunto de la copa.

El análisis de correlación paramétrico de Pearson se realizó en las variables transformadas según la familia de transformaciones Box Cox (ver págs. 63-64) para conseguir normalidad y corregir posibles *outliers*.

3.4.3.1. Retama

El número de variables estructurales relacionadas con las variables directas es mucho menor en esta especie. El área basal y la relación proy/(AB*h) son las variables directas más representativas del resto, ya que se correlacionan con mayor número de variables estructurales y más significativamente (Tabla 3.10). Lo hacen principalmente con la biomasa, la superficie y el área proyectada (Sup y AP), el ángulo medio, el promedio de los cosenos o de los senos de las ramas primarias, la capacidad de la copa s (%Cmax) y con características relacionadas con el diámetro o longitud de las ramas (sumatorio de sus diámetros, longitud total a cladodios, etc).

La variable directa Proy/h no se correlacionó con ninguna otra variable. Las variables estructurales que menos se relacionan con las variables directas son: los índices relacionados con la superficie de la planta (LAI, PAI y SupI) que no se correlacionaron con ninguna variable directa; las variables angulares rango y mediana de las ramas primarias; y las
hidrológicas (excepto la capacidad de la copa *s*, cuando se expresa en porcentaje del almacén máximo).

Tabla 3.10. En *Retama*, resultados del análisis de correlación entre las variables estructurales directas y el resto de variables estructurales generales. Para las relaciones significativas se muestra el coeficiente de correlación y el nivel de significación con *, ** y *** para p < 0,05; 0,010 y 0,001 respectivamente. Se usan datos transformados. La transformación de la variable se muestra en la primera fila y en la primera columna. n = 6.

		1 / Raíz	1 / Raíz	1 / Raíz	1 / Raíz	1 / Raíz		1 / Raíz	1 / x	Ln	Ln	Raíz
		Proyec	Diamet.	h	vol	AB	Proy / AB	Proy*h	Proy/h	Vol / AB	(proy*h)/AB	proy/(AB*h)
	Dens. Hojas											
1 / x	Biomasa	0,88 *	0,89 *	0,95 **	0,96 **	1 ***	-0,94 **	0,95 **				-0,98 ***
Raíz	LAI											
1 / x	PAI											
1 / Raíz	AP			0,82 *	0,81 *	0,88 *	-0,87 *	0,81 *				-0,86 *
1 / Raíz	AS			0,82 *	0,85 *	0,91 *	-0,87 *	0,84 *				-0,87 *
1 / x	SupI											
	α medio	-0,86 *	-0,87 *	-0,91 *	-0,93 **	-0,99 ***	0,94 **	-0,92 **				0,96 **
1 / x	Prom $\cos(\alpha)$	0,9 *	0,91 *	0,91 *	0,95 **	0,98 ***	-0,89 *	0,95 **				-0,93 **
1 / x	prom sen (α)		-0,81 *	-0,92 **	-0,91 *	-0,98 ***	0,97 **	-0,9 *				0,98 ***
	rango											
Raíz	mediana											
Raíz	Nº ramas base											
1 / x	Diamet. medio			0,92 **	0,82 *			0,83 *				-0,86 *
Raíz	Sumat.diamet.	0,81 *	0,82 *	0,83 *	0,88 *	0,98 ***	-0,94 **	0,87 *				-0,93 **
Raíz	Diamet * sen					0,91 *	-0,87 *					-0,84 *
1 / x	Tl											
1 / x	p (%P)											
	s(mm)											
	s (% Cmax)	-0,93 **	-0,92 **	-0,95 **	-0,97 ***	-0,88 *		-0,98 ***				0,87 *
Ln	Cmax									-0,98 ***	-0,98 ***	
Raíz	Cmin											
Ln	Cmax-Cmin											
1 / x	Long media			0,96 **	0,87 *	0,84 *	-0,84 *	0,87 *				-0,93 **
Raíz	Long total				0,85 *	0,96 **	-0,93 **	0,84 *				-0,91 *
Ln	Long a clad med		0,81 *	0,97 ***	0,94 **	0,94 **	-0,9 *	0,93 **				-0,97 ***
Raíz	Long tot a clad	0,82 *	0,83 *	0,86 *	0,9 *	0,96 **	-0,91 *	0,89 *				-0,93 **
1 / Raíz	Nº tot ramas ext						-0,83 *					
Raíz	long*sen					0,86 *	-0,83 *					
Ln	Long a clad*sen		0,82 *		0,86 *	0,91 *	-0,82 *	0,85 *				-0,85 *

3.4.3.2. Anthyllis

En esta especie los resultados son similares a los de *Retama*, aunque el número de correlaciones significativas fue mayor. **De nuevo, el área basal y la relación proy/(AB*h)** son las variables directas seleccionadas por correlacionarse con un mayor número de variables estructurales (Tabla 3.11.). Ambas se correlacionaron con un nivel de significación p < 0,001 con la biomasa, el índice de superficie total SupI, con el sumatorio del diámetro de las ramas primarias y de los productos diámetro*seno del ángulo de las ramas primarias y con el almacén máximo y el mínimo. El área basal lo hizo además con el área proyectada AP y la

superficie Sup, mientras que proy/(AB*h) con la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo.

La variable directa que menos relacionada estuvo con el resto fue, de nuevo, proy/h.

Las variables que se correlacionan con mayor número de variables directas son la superficie Sup, el área proyectada AP, la biomasa, el diámetro de las ramas primarias y su producto con el seno del ángulo de la rama, el almacén máximo *Cmax* y el mínimo *Cmin*. Las variables angulares y las hidrológicas estuvieron mejor representadas por las variables directas que en *Retama*. Por el contrario, las variables densidad de hojas, número de ramas en la base y ángulo de las hojas no se correlacionaron con ninguna variable directa. Les siguen el promedio de los cosenos de las ramas primarias y el LAI, que apenas mostraron correlaciones significativas con las variables directas.

Tabla 3.11. En *Anthyllis*, resultados del análisis de correlación entre las variables estructurales directas y el resto de variables estructurales. Para las relaciones significativas se muestra el coeficiente de correlación y el nivel de significación con *, ** y *** para p < 0,05; 0,010 y 0,001 respectivamente. Se usan datos transformados. La transformación de la variable se muestra en la primera fila y en la primera columna. n = 15.

		Raíz	Raíz	Raíz	Ln	Raíz	Ln	Ln	Raíz	Ln	Ln	Ln
		Drawna	Diamat	ь	1	AD	Dress / A D	Decesith	Draw/h	Val / AD	(mmou*h)/A D	man (AD*h)
1/	Dana Haisa	Proyec	Diamet.	n	VOI	AD	PIOY / AD	Proy*n	Proy/n	V01/AD	(proy*n)/Ab	proy/(AD*II)
1/raiz	Dens. Hojas	70 **	71.**	04 ***	01 ***	00 ***	<0 **	0.01 ***				70 ***
Kaiz	Biomasa	,70 **	,/1 **	,94 ***	,81 ***	,90 ***	-,08 **	0,81 ***				-,/8 ***
Ln	LAI					,62 *	-,52 *					-,52 *
Ln	PAI					,74 **	-,72 **			-,69 **	-0,69 **	-,72 **
Ln	AP	,80 ***	,82 ***	,73 **	,86 ***	,83 ***	-,53 *	,86 ***	,67 **			-,61 *
Ln	AS	,79 ***	,81 ***	,76 ***	,86 ***	,85 ***	-,58 *	,86 ***	,66 **			-,66 **
Ln	SupI			,53 *		,77 ***	-,79 ***			-,76 **	-0,76 ***	-,79 ***
Ln	α medio	,57 *	0,60 *	,69 **	,69 **	,63 *		,69**				-0,55
	Prom $\cos(\alpha)$			-,55 *								
Raíz	prom sen (α)			,59 *	,54 *			0,54 *				
Raíz	rango			,63 *	,58 *	,69 **	-,5§ *	0,58 *				-,59 *
Ln	mediana	,56 *	,59 *	,60 *	,65 **	,58 *		0,65 **				
Raíz	N° ramas base											
Raíz	Diamet. medio	,54 *	,56 *	,75 ***	,66 **	,74 **	-,67 **	0,66 **		-,56 *	-0,55 *	-,73 **
Raíz	Sumat.diamet.	,62 *	,64 **	,92 ***	,78 ***	,89 ***	-,74 **	0,77 ***		-,58 *	-0,58 *	-,83 ***
Raíz	Diamet * sen	,58 *	,61 *	,90 ***	,74 ***	,90 ***	-,77 ***	0,74 ***		-,62 *	-0,62 *	-,85 ***
1 /x	α hojas											
1 / x	Tl					-0,57 *	,64 **			,63 *	0,63 *	,63 *
Raíz	p (%P)			-,52 *		-,69 **	,73 **			,68 **	0,68 **	,73 **
Ln	S					,54 *	-,57 *			-,52 *	-0,52 *	-,59 *
	s (% Cmax)											
Raíz	Cmax			,74 **		,80 ***	-,86 ***			-,78 ***	-0,77 ***	-,89 ***
Raíz	Cmin			,64 **		,81 ***	-,88 ***			-,83 ***	-0,83 ***	-,89 ***
Raíz	Cmax-Cmin			,61 *		,62 *	-,81 ***			-,76 ***	-0,76 ***	-,82 ***

3.4.3.3. Stipa

Las variables directas más representativas del resto fueron proyección y volumen (Tabla 3.12). Ambas se correlacionan con las mismas variables difíciles de estimar con un nivel de significación p < 0,001, y son: biomasa, área foliar proyectada y superficie y el número de espigas por planta. Aunque el área basal fue bastante representativa del resto de las variables, sin embargo proy/(AB*h) no lo fue, a diferencia de las especies anteriores. La altura fue la variable directa menos correlacionada con el resto. Las variables directas menos representativas del resto son la altura, vol/AB y (proy*h)/AB.

Las variables que se correlacionan con mayor número de variables directas son biomasa, PAI, SupI, *Cmax* y *Cmin*. En cambio, la densidad de hojas, el LAI, el ángulo de las hojas, el número de hojas / tallo, *Cmax-Cmin* y la porosidad de la copa fueron las variables menos relacionadas con las variables directas.

Tabla 3.12. En *Stipa*, resultados del análisis de correlación entre las variables estructurales directas y el resto de variables estructurales. Para las relaciones significativas se muestra el coeficiente de correlación y el nivel de significación con *, ** y *** para p < 0.05; 0.010 y 0.001 respectivamente. Se usan datos transformados. La transformación de la variable se muestra en la primera fila y en la primera columna. n = 15.

		Ln	Ln		Ln	Raíz	Ln	Ln	Ln	Ln	Ln	Ln
		Provec	Diamet	h	vol	AB	Prov / AB	Prov*h	Prov/h	Vol / AB	(prov*h)/AB	prov/(AB*h)
Ln	Dens, Hojas	110,000	Dianet		101	110	1103 / 112	1109 11	110 j/m	10171110	(proj ii)/iib	proj/(110 11)
Raíz	Biomasa	0,92 ***	0,92 ***	0.57 *	0,89 ***	0,83 ***		0,89 ***	0,91 ***			-0,52 *
Raíz	LAI			,								,
Raíz	PAI	0,6 *	0,6 *		0,59 *	0,74 **	-0,7 **	0,59 *	0,56 *	-0,59 *	-0,59 *	-0,71 **
Raíz	AP	0,87 ***	0,87 ***		0,83 ***	0,87 ***		0,83 ***	0,88 ***			-0,59 *
Raíz	AS	0,88 ***	0,88 ***		0,84 ***	0,87 ***		0,84 ***	0,89 ***			-0,58 *
Raíz	SupI	0,6 *	0,6 *		0,6 *	0,73 **	-0,68 **	0,6 *	0,57 *	-0,57 *	-0,57 *	-0,7 **
	α medio	0,55 *	0,54 *		0,52 *			0,52 *	0,55 *			
	Prom $\cos(\alpha)$	-0,52 *	-0,52 *						-0,54 *			
Raíz	prom sen (α)	0,54 *	0,54 *		0,52 *			0,52*	0,55 *			
	rango											
	mediana	0,6 *	0,59 *		0,55 *			0,55 *	0,63 *			
1 / Raíz	n° tallos vivos	0,7 **	0,69 **		0,66 **	0,55 *		0,66 **	0,72 **			
Ln	Espigas/mata	0,79 ***	0,79 ***	0,6 *	0,79 ***	0,54 *		0,79 ***	0,75 ***			
Raíz	α hojas											
1 / x	Nº de hojas / tallo											
1 / x	T1											
Raíz	p (%P)											
	s(mm)	0,55 *	0,56 *		0,55 *	0,52 *		0,55 *	0,53 *			
	s (% Cmax)											
	Cmax	0,63 *	0,64 *		0,62 *	0,72 **	-0,66 **	0,62 *	0,6 *	-0,53 *	-0,53 *	-0,68 **
	Cmin	0,72 **	0,73 **	0,57 *	0,73 **	0,86 ***	-0,78 ***	0,73 **	0,66 **	-0,6 *	-0,6 *	-0,83 ***
1 / Raíz	Cmax-Cmin											

3.4.4. Relaciones encontradas entre la biomasa y la superficie de las diferentes fracciones

En cuanto a las fracciones, en las tres especies la biomasa y la superficie **de cada fracción** y la total se correlacionaron significativamente, cuando en el análisis se incluyen todos los individuos de la muestra (de diferentes tamaños y estados). Si se consideran los individuos vigorosos y senescentes aisladamente el número de correlaciones y su significación disminuye, probablemente debido a que la reducción del tamaño muestral afecta más negativamente que la heterogeneidad introducida por el estado de la planta.

3.5. Discusión y conclusiones

a) Respecto al efecto que la edad de la planta o la senescencia tienen en la estructura de la copa:

La mayoría de las <u>propiedades generales</u> de la copa aumentaron al aumentar el tamaño de la planta y disminuyeron por efecto de la senescencia.

Las variables estructurales generales más afectadas por el desarrollo de la planta (edad) son las directas (relacionadas con las dimensiones de la planta) y las relacionadas con su biomasa y superficie. Todas ellas aumentaron con el tamaño de la planta. Los atributos relacionados con las propiedades de las ramas y angulares, así como las características estructurales hidrológicas estuvieron menos influidos por el desarrollo de la planta, estando más determinados por la especie de la que se trate, es decir genéticamente. La senescencia afectó en menor grado a las variables estructurales generales y de nuevo principalmente a las propiedades directas (dimensiones de la planta), que disminuyeron. No afectó a la biomasa, a la superficie, a las características de las ramas, ni a las características generales hidrológicas, exceptuando al ángulo de las hojas y a la capacidad de la copa, a los que si afectó.

En *Anthyllis* la senescencia afectó significativamente al ángulo medio de las hojas respecto del tallo, lo que sugiere que las plantas senescentes tratan de minimizar las pérdidas de agua por transpiración replegando las hojas.

En cuanto a <u>las fracciones</u>, y al contrario de lo que ocurría con las variables generales, el crecimiento de la planta afectó menos significativamente que la senescencia a la biomasa y superficie de las diferentes fracciones. El crecimiento de la planta significó un aumento de la importancia relativa de la parte leñosa o tallos (en *Stipa*), que ocurrió en detrimento de la importancia relativa de la proporción de verde. En *Anthyllis*, la menor importancia relativa de hojas, flores y tallos (parte verde) en las plantas medianas parece indicar que en esta edad la planta hace una mayor inversión en desarrollar las partes leñosas, que se produce a costa de la inversión en reproducción, para después recuperar la proporción de verde en las plantas grandes. En cambio, en *Stipa*, la mayor inversión en las partes reproductivas ocurre en los tamaños medianos, lo que sugiere un mayor éxito reproductivo por la vía sexual durante esta etapa del crecimiento.

Por otra parte como era de esperar, durante la senescencia la materia muerta adquiere una relevancia mayor y también la de las fracciones leñosas vivas. Además, los individuos vigorosos invierten más en la parte verde (hojas, flores y tallos verdes), lo que previsiblemente les permitiría fotosintetizar y reproducirse mejor.

b) Respecto a las relaciones encontradas entre las variables directas y las demás propiedades generales de la copa:

La variable directa que mejor representó en las tres especies al resto de variables estructurales fue el área basal. El área basal es la característica más relacionada con el resto de propiedades de la copa medidas y reflejó bien su evolución con la edad de la planta. El área basal se correlaciona sobre todo con la biomasa. En *Anthyllis* y *Stipa* también con el área foliar y el almacén máximo, mientras que en *Retama* con el diámetro y ángulo de las ramas primarias. Las variables directas que peor representan al resto varían con la especie, siendo la altura en el caso de *Stipa*, proy/h en *Retama* y *Anthyllis* y Vol/AB en *Retama*.

El LAI, la densidad foliar, el rango del ángulo de las ramas primarias y la porosidad de la copa no se correlacionaron o poco con las variables directas. Por tanto, pueden considerarse información poco redundante a tener en cuenta en el desarrollo del modelo. En *Retama*, el número de correlaciones fue menor probablemente debido a un tamaño muestral y a un gradiente de tamaños muestreados más reducidos (no se incluyeron individuos grandes en el estudio).

En general, los datos angulares han mostrado, baja significación en sus correlaciones con las variables directas (excepto en *Retama*). El ángulo medio de las ramas primarias es la variable angular que se correlaciona con mayor número de variables sencillas de medir en las tres especies y en las tres en grado moderado con la interacción proy*h. En *Retama*, cuando no se transforman los datos, el rango de los ángulos de las ramas primarias estuvo también bastante relacionado con las variables directas.

La elevada cantidad de correlaciones encontrada entre las diferentes características de la copa, probablemente se debe no solo a razones biológicas funcionales, sino también a que el cambio que se produce en las variables que se consideran con el paso del tiempo, resulta ser en la misma dirección.

Si el análisis de correlación se lleva acabo solo en los individuos senescentes o solo en los vigorosos (en *Anthyllis* y *Stipa*, ya que en *Retama* solo disponemos de individuos vigorosos), disminuye sensiblemente el número de correlaciones encontradas, probablemente como consecuencia de la disminución del tamaño muestral.

Las mismas plantas en las que se caracterizó la estructura de la copa fueron empleadas para medir la partición de lluvia, aspecto que se estudia en los siguientes capítulos.

Capítulo 4.

Análisis experimental de la partición de lluvia

4.1. Introducción

El objetivo de la presente Tesis es identificar los atributos de la copa que determinan la partición de lluvia y como se modifica el reparto según la especie en que tenga lugar, a lo largo de la vida de la planta y con su estado. En el capítulo anterior hemos caracterizado la estructura de plantas pertenecientes a especies, edades y estados diferentes. A continuación interesa conocer como se produce la partición de lluvia en ellas, para poder relacionar ambos aspectos. El proceso de partición de lluvia se estudiará utilizando lluvia simulada y su seguimiento se realizará con un gran detalle: a intervalos temporales de un segundo.

En el presente capítulo se describe la instrumentación y metodología empleados para caracterizar la partición de lluvia. Primero se describe la instrumentación utilizada para recoger los flujos de partición y su calibración. Esta instrumentación incluye por una parte, el simulador de lluvia, y por otra los dispositivos que se emplearon para monitorizar los diferentes flujos de partición. Antes de describir estos dispositivos se presenta una breve introducción al balance de agua en la copa, lo que permitirá comprender mejor qué dispositivos se necesitan para el seguimiento de la partición. Finalmente, se describe la metodología empleada para obtener los flujos durante los periodos de lluvia y secado de la planta, así como las correcciones realizadas.

4.2. El simulador de lluvia

4.2.1. Introducción

En el estudio de la partición de lluvia se ha utilizando lluvia simulada. Las ventajas del uso de los simuladores de lluvia son, por una parte, que se dispone de lluvia cuando se necesita. Permiten prescindir de la lluvia natural, lo que supone una gran ventaja en climas semiáridos, en donde las precipitaciones son irregulares y su escasez podría retrasar la investigación durante años. La lluvia simulada reduce el tiempo de experimentación y con ello el coste de la investigación. Por otra parte, características de la lluvia tales como duración, intensidad, distribución de tamaños de gota o energía cinética de las gotas de lluvia son constantes en todos los experimentos y muchas veces conocidos. Así pues, el grado de control de las características de la lluvia y la posibilidad de repetir el experimento cuantas veces se quiera bajo las mismas condiciones de precipitación, permite obtener una base de datos de gran calidad en un tiempo relativamente corto.

Sus inconvenientes son principalmente dos: no reproducen la lluvia natural con exactitud y son poco representativos al llover sobre un área muy reducida. En cuanto a la primera cuestión, si se requiriese una lluvia exactamente igual a la natural, bastaría con esperar a que se produjera (Cerdá, 1993). Además, los estudios con lluvia simulada no pretenden sustituir las investigaciones realizadas con lluvia natural, sino complementarlas. Respecto a la segunda cuestión, el tamaño de la parcela es realmente una desventaja cuando se estudian procesos a escala de cuenca, pero es una técnica totalmente factible cuando los estudios se realizan en superficies menores. En nuestro caso, el tamaño de la superficie llovida homogéneamente supuso ciertamente una limitación a la hora de estudiar la partición de lluvia en *Retama*.

4.2.1.1. Evolución de los simuladores de lluvia

El origen de los simuladores de lluvia tuvo lugar en EEUU y data de los años 30 y 40 del siglo XX. Desde el principio fueron concebidos como herramientas de trabajo, con las que se pretendía reproducir una parte del ciclo hidrológico de forma experimental, acotando la intensidad de la lluvia a los niveles deseados (Cerdá, 1993). Las deficiencias en los primeros simuladores de lluvia, en contra de lo que se podría esperar, no se debieron a la falta de

recursos técnicos para su construcción, sino a la falta de conocimientos sobre las características físicas de la lluvia. Las publicaciones sobre las características de la lluvia (Laws, 1941) y estudios sobre la relación entre la intensidad y el tamaño de las gotas (Laws & Parsons, 1943) permitieron que los simuladores mejorasen, teniendo siempre la lluvia natural como modelo a imitar. En las siguientes dos décadas, especialmente en los años 60, con el avance en los estudios de las lluvias naturales y su importancia sobre la pérdida de suelo (Smith & Wischmeier, 1962; Wischmeier, 1962) se aceleró el desarrollo de los simuladores. Estos estudios darán gran importancia a la energía cinética de las gotas de lluvia, por lo que a partir de los 60 el objetivo principal será reproducir no solo la distribución de tamaños de gota, sino que las gotas precipiten con una energía cinética semejante a la real (Meyer & McCune, 1958). La proliferación de los simuladores de lluvia en EEUU y el resto del mundo se producirá en los años 70 y 80, debido a la ampliación de las disciplinas que los utilizan. Los ingenieros agrónomos pierden el monopolio de las primeras décadas y se produce un auge entre hidrólogos y geomorfólogos. Como consecuencia, tendrá lugar una evolución de los simuladores, que en los últimos 25 años ha dado lugar a una gran diversificación de diseños y especialización según el objetivo de la investigación en que se utilicen.

Los simuladores de lluvia pueden clasificarse en dos grupos: simuladores goteadores y simuladores pulverizadores:

Simuladores goteadores sin presión

Fueron los primeros que se construyeron. Forman gotas individuales que se dejan precipitar desde cierta altura. Los primeros conseguían sus gotas utilizando fibras de algodón (Ellison, 1947). Estos simuladores, irían sofisticándose para conseguir tamaños de gota mayores con la colocación de fibras de algodón más gruesas. A medida que avanzaron los estudios sobre las características físicas de la lluvia (Laws, 1941) se confirmó la reducida precisión de estos aparatos y se buscó otra técnica para producir gotas artificiales. Las nuevas técnicas producirían gotas artificiales de mayor tamaño y desde mayores alturas utilizando agujas hipodérmicas, finos tubos de vidrio, polietileno o acero.

Los simuladores goteadores se han utilizado normalmente en investigaciones realizadas en laboratorio (Sanroque *et al.*, 1988) debido a la fragilidad de algunos de sus componentes,

por la necesidad de montarlos a gran altura, difícil manejo al tener un depósito de agua elevado, problemas en su transporte y mantenimiento y al elevado consumo de agua (Cerdá, 1993).

Sus ventajas son que permiten un fácil control de las características de la lluvia, por medio de técnicas como la separación o variaciones en el tamaño de las agujas o cambiando la presión del agua del depósito superior. Sus desventajas son i) principalmente, que la lluvia simulada no alcanza la energía cinética de la lluvia natural. Para alcanzarla los formadores de gotas deberían estar colocados a 20 m de altura para las gotas mayores (Epema & Riezebos, 1983). Esto explica su reducida utilización en trabajos de campo, en donde alturas superiores a los tres metros son difíciles de manejar. ii) El impacto de las gotas de lluvia se produce siempre en el mismo punto, perdiéndose así una de las características de la lluvia natural: la estocasticidad. Este problema se ha solucionado en algunos simuladores con el movimiento continuo de los formadores de gotas (Kleijn et al., 1979) o con la colocación de mallas móviles por debajo de las agujas (Imeson et al., 1982), que produce el mismo efecto que el movimiento del simulador, pero con menor complicación de la técnica. iii) Las gotas producidas en casi todos los simuladores son del mismo tamaño. Algunos investigadores han superado este inconveniente utilizando compresores de aire alrededor de los formadores de gotas, o mallas sobre las que se rompen las gotas (De Ploey, 1981). iv) Además, suelen ser difíciles de manejar, debido a que deben tener el depósito de agua elevado y a su elevado consumo.

Simuladores pulverizadores

Aparecieron en la década de los 40 y especialmente durante los 50 y 60, cuando se comprobó que una de las características de la lluvia natural es su elevada energía cinética.

En los simuladores pulverizadores el agua a presión pasa por una boquilla que dispersa o pulveriza el agua. Estas boquilla, salvo en el caso de simuladores construidos con un gran capital, provienen de diseños dedicados a la irrigación, extinción de incendios, o a simular la lluvia con fines agronómicos. En la primera generación de simuladores pulverizadores el desconocimiento de las características de la lluvia llevó a que las boquillas se orientaran hacia arriba (perdiéndose toda la energía cinética complementaria a la ofrecida por gravedad) (Beutner *et al.*, 1940; Leathan & Riesbol, 1950). Este diseño se utilizó en estudios de infiltrabilidad de los suelos, en los que la energía cinética tiene una importancia secundaria.

La segunda generación de simuladores pulverizadores surgió fruto del desarrollo de múltiples estudios sobre conservación de suelo a finales de la década de los 50 en EEUU. Así apareció el primer simulador con la suficiente energía cinética para compararse a la precipitación natural del medio oeste americano: el *rainulator* (Meyer & McCune, 1958), que tenía las boquillas orientadas hacia abajo. Su soporte era muy aparatoso y su coste muy elevado, pero se compensaba con su gran utilidad sobre parcelas grandes (75 m²) y su capacidad para producir lluvias con energía cinética próxima a la natural. Los simuladores de tercera generación tendieron a reducir la aparatosidad y costes del *rainulator*, para hacerlo más transportable.

En la cuarta generación los simuladores reducirían su tamaño y se harían más manejables para permitir su uso en zonas menos accesibles (Auerswald, 1986). En los simuladores pulverizadores, la salida del agua a presión mejora la velocidad terminal, pero el consumo de agua es elevado y producen lluvias de una intensidad muy elevada (Calvo *et al.*, 1988). Así, ya en la década de los 60, el objetivo fue reducir la intensidad de la lluvia, surgiendo la quinta generación de simuladores que incorporaban discos cortadores de lluvia, que facilitan la producción de gotas de tamaños grandes y bajas intensidades de lluvia (Morin *et al.*, 1967), lo que, por otra parte, implica una mayor complejidad en la construcción y reduce la portabilidad de los equipos.

Tras el desarrollo en cinco fases en la construcción de simuladores de lluvia se inició una diversificación de los diseños. Así apareció la sexta generación de simuladores, que no presenta una característica común, excepto que el diseño está de acuerdo con los objetivos de la investigación y se tiende a una mejora en la flexibilidad de los componentes del simulador y su versatilidad (Cerdá, 1993). En ocasiones, se ha tendido hacia la automatización y sofisticación que ha llevado a la construcción de instrumentos de elevado coste (Neibling *et al.*, 1981; Herlihy *et al.*, 1990). Una de las mayores innovaciones de los simuladores de séptima generación es su programabilidad. La sofisticación de estos simuladores incluye la posibilidad de cambiar de intensidad durante la realización del experimento (Miller, 1987; Hirschi *et al.*, 1990; Navas, 1991) y van acompañados de equipos de medición automática.

4.2.1.2. La utilización de la lluvia simulada en el estudio de la partición de lluvia

La mayoría de los estudios de partición de lluvia han utilizado lluvias naturales (Kittredge *et al.*, 1941; Delfs, 1967; Pressland, 1973; Nulsen *et al.*, 1986; Návar & Bryan, 1990; Martínez-Meza & Whitford, 1996; Llorens *et al.*, 1997; Domingo *et al.*, 1998; Levia, 2004; Fleischbein *et al.*, 2005), algunos lluvia simulada (Aston, 1979; De Ploey, 1982; Herwitz, 1985; Pitman, 1989; Mauchamp & Janeau, 1993; Martínez-Meza *et al.*, 2001) y más raramente ambas (Van Elewijck, 1989; Návar, 1993). La ventaja que ofrece utilizar lluvia simulada es que facilita el seguimiento en continuo del proceso de partición, mientras que los estudios desarrollados con lluvias naturales se limitan al análisis de los volúmenes de partición recogidos al final del evento.

En el presente trabajo, se utiliza lluvia simulada para obtener los datos empíricos de partición de lluvia. Las simulaciones de lluvia permitieron conocer la dinámica del proceso y los volúmenes finales de los distintos componentes del reparto. Los experimentos se realizaron con dos intensidades de lluvia. Sin embargo, con motivo de la ingente cantidad de trabajo que supuso la elaboración y tratamiento de los datos obtenidos para la intensidad más baja, los de la más alta se han analizado de forma meramente exploratoria.

4.2.2. Descripción del simulador de lluvia

El simulador desarrollado para el seguimiento de la partición de lluvia pertenece al grupo de los simuladores pulverizadores. Utiliza boquillas que permiten trabajar con distintas intensidades y obtener valores de energía cinética de la lluvia próximos a la realidad. Asimismo, se ha procurado que pueda ser utilizado tanto en laboratorio como en campo, aunque presenta la limitación de no poderse instalar en terrenos muy irregulares. Su transporte es relativamente sencillo y su instalación no requiere conocimientos ni herramientas especializadas. Además, está construido con material que puede ser adquirido en comercios normales (suministros agrícolas, de fontanería y construcción).

El simulador de lluvia consta básicamente de un cuerpo, constituido por una torre de andamios, sobre el que va instalado el sistema portador de las boquillas que producen la lluvia. Este último se une a la torre o cuerpo del simulador mediante una estructura en forma de percha. Finalmente, otro sistema suministra a las boquillas el agua a la presión adecuada. Así pues, el simulador consta de cuatro elementos básicos: el cuerpo o torre, el sistema de producción de lluvia (boquillas), la percha y el sistema de suministro de agua.

4.2.2.1. Sistema de producción de lluvia

Es el componente fundamental del simulador puesto que de él dependen las características de la lluvia. Básicamente, consta de un tubo de cobre sobre el que van instaladas las boquillas de riego que producen la lluvia. Además, lleva un nivel que permite orientar las boquillas perpendicularmente al suelo, y dos manómetros de glicerina: colocados cada uno en los extremos opuestos del tubo, para conocer cual es exactamente la presión del agua antes y después de las boquillas (ANEXO 4.1 A).

El elemento fundamental del sistema de producción de lluvia son las boquillas. El tipo de boquillas instaladas en el tubo determina la intensidad de la lluvia. Se diseñaron dos tubos diferentes, uno proporciona una intensidad de 24 mm h^{-1} y el otro de 40 mm h^{-1} .

En el tubo de cobre que proporciona la intensidad baja va instalada una sola boquilla de la casa LECHLER 728, que proporciona una intensidad de 24 mm h^{-1} homogénea en una superficie de 2m x 2 m cuando el tubo está suspendido a una altura de 5,8 m y el agua circula por el regulador de presión que esta colocado a una altura del suelo de 1,5 m a una presión de 1,0 atm.

En el tubo de cobre que suministra la intensidad de lluvia más alta van instaladas tres boquillas iguales separadas entre sí un metro. Proporciona una intensidad homogénea de 40 mm h⁻¹ en una superficie de 2 m x 2 m cuando la presión en el regulador de presión es de 2,2 atm y las boquillas están a una altura de 5,80 m. Cada una de estas tres boquillas, de la marca HARDI, obedece en realidad a la combinación de diferentes componentes de riego. Esta combinación está formada por una boquilla de gota grande de chorro en abanico N° 371551, en cuyo interior va colocada una boquilla de chorro compacto 1553-35, un difusor blanco (370167) y un filtro de boquilla con una luz de malla de 0,15 mm (N° 614368), que van montados sobre una tuerca negra 3/8" BSP. La tuerca a su vez se enrosca en un portaboquillas (HARDI, N° 716037) que incorpora una rosca y una válvula de diafragma antigoteo que cierra

el paso del líquido a presiones inferiores a 0,4 bares. El portaboquillas actúa de soporte de la boquilla al tubo de cobre, ya que consta de una abrazadera de material plástico que facilita su correcta instalación en tubos de 22 mm de diámetro. La boquilla de gota grande de chorro en abanico N° 371551 presenta dos orificios por los que salen dos chorros de agua que arruinan la homogeneidad de la precipitación en los extremos de la superficie llovida y suponen un gasto de agua innecesario. Por este motivo, ambos orificios fueron sellados con silicona.

Si en la combinación anterior se sustituye el difusor blanco por uno gris, en el tubo de cobre se instalan 7 combinaciones separadas 50 cm entre sí y la presión de trabajo es de 1,9 atm se obtiene una intensidad de 100 mm h^{-1} . No se trabajó con esta intensidad de lluvia.

Ambos tubos de cobre, cada uno con su nivel, sus dos manómetros de glicerina y las boquillas, están cerrados por un extremo y conectados por el otro al sistema de suministro de agua. Durante las calibraciones estaban suspendidos a 5,80 m del suelo. Antes de los experimentos de partición de lluvia, se elevarían un metro más para que las propiedades de la lluvia se dieran 1 m por encima del suelo coincidiendo con la altura a la que se colgaban las plantas. Para mantener la presión que llega a las boquillas al elevarlas 1 m, hay que incrementar la presión en el regulador de presión 0,1 atm.

4.2.2.2. El cuerpo del simulador

Consiste en una torre de ocho metros de altura, constituida por cuatro andamios colocados uno encima de otro (Fig 4.13). Permite elevar las boquillas a una altura suficiente para que se corrija el ángulo con el que las gotas salen lanzadas de la boquilla, de manera que la lluvia llegue verticalmente al suelo. Además, su elevada altura favorece que las gotas alcancen velocidades próximas a su velocidad terminal. La torre permite también un acceso fácil a las boquillas, ya que se puede ascender por ella hasta la parte superior. Además, es el elemento de sostén del resto de los sistemas que componen el simulador y servirá para instalar en ella la instrumentación micrometeorológica y los dispositivos necesarios para colectar los diferentes componentes de la partición de lluvia.

4.2.2.3. La percha

Permite suspender el tubo de cobre en el que van instaladas las boquillas a 5,80 m del suelo. Es la estructura que une el sistema productor de lluvia, al cuerpo del simulador. La percha esta constituida por dos tablas de madera que sobresalen hacia la parcela, fijadas perpendicularmente sobre las dos plataformas superiores del andamio más alto (Fig 4.13 y ANEXO 4.1 B). Estas dos tablas sirven para sostener verticalmente un tubo de aluminio que lleva incorporado un sistema de abrazaderas especiales (utilizadas en fontanería para hacer derivaciones en las tuberías) que permiten sujetar horizontal y firmemente el tubo de cobre portador de las boquillas. Una cuerda kevlar que incorpora un tensor, unida por un extremo a la percha y por el otro al extremo distal del tubo de cobre portador de las boquillas, impide que el tubo se combe por su propio peso.

4.2.2.4. Unidad de suministro de agua a presión

Es la que suministra el agua al simulador. El agua, almacenada en el interior de una cuba de 600 l, es aspirada por un grupo de presión (modelo CH 4, Grundfos, Francia) que la bombea a una presión suficiente y constante gracias a que lleva incorporado un regulador electrónico de presión (modelo A51BAAD P19519, Grundfos, Francia) que suministra una presión de 10 bares. El agua circula por una manguera reforzada interiormente por una malla, pasa por un contador y por un filtro que retiene las partículas en suspensión. Una electroválvula retorna a la cuba el agua que hay en el circuito cuando se corta el flujo eléctrico. Esto permite cortar bruscamente el suministro de agua cuando finaliza un ensayo. El agua asciende por la manguera hacia la parte superior del simulador, pero antes una T desdobla la conducción en dos, una para cada uno de los dos tubos de cobre que proporcionan una intensidad de precipitación específica. Ambas conducciones reúnen las mismas características: a 1,15 m del suelo, una llave permite cortar el suministro de agua al pié de la torre y determinar a que intensidad se lloverá. Para elegir a que intensidad se llueve basta con abrir la llave de la conducción que corresponda. Por encima de la llave, un regulador de presión con un manómetro de glicerina incorporado colocado a una altura de 1,5 m, permite regular la presión a la que debe circular el agua. A partir de aquí la manguera asciende hasta conectar, en la parte alta del simulador, con los tubos de cobre del sistema de producción de lluvia (ANEXO 4.1 A).

4.2.3. Calibración del simulador de lluvia

La calibración del simulador de lluvia consiste en una serie de ensayos encaminados a reproducir la lluvia real. Los parámetros que se juzgan más importantes para seleccionar las boquillas más adecuadas son (Derouiche, 1996):

- Intensidad de la lluvia
- Homogeneidad
- Tamaño de las gotas
- Volumen de agua consumida

Uno de los primeros pasos en el diseño de un simulador de lluvia es determinar la lista de requisitos que deben conseguirse (Peterson & Bubenzer, 1986). En nuestro caso, el objetivo era obtener una lluvia lo más parecida posible a la lluvia natural, con gotas suficientemente grandes, que proporcionara dos intensidades de alrededor de 25 y 50 mm h⁻¹ homogéneamente distribuida en un área de al menos 4 m².

Los criterios de selección de las boquillas fueron inicialmente de tipo cualitativo, desechándose todas las combinaciones boquillas-difusor-presión que proporcionaban una lluvia muy fina o cubrían una superficie muy pequeña. Las boquillas que superaron esta primera prueba fueron sometidas a evaluaciones de tipo cuantitativo, que fueron reduciendo el número de combinaciones candidatas hasta las seleccionadas finalmente. Los criterios cuantitativos incluyeron, en primer lugar, la intensidad de la precipitación y su homogeneidad espacial, después la homogeneidad e intensidad de los solapamientos entre boquillas, el volumen de agua consumida por ensayo y finalmente la distribución de tamaños de gota.

Las características de la lluvia proporcionada por las boquillas pueden modificarse cambiando los componentes de las boquillas (variando el tipo de boquilla, difusor, filtro), o bien, jugando con la presión del agua que alcanza la boquilla. Al aumentar la presión, se amplía la dispersión del agua precipitada, con ello la superficie llovida y en último término disminuye la intensidad de la lluvia. También varía la distribución de tamaños de gota: su tamaño aumenta a medida que disminuimos la presión. Así pues, la relación de la presión con la intensidad de la lluvia y con el tamaño de las gotas de agua, es inversa.

4.2.3.1. Metodología para la calibración de la lluvia simulada

4.2.3.1.1 Intensidad y homogeneidad de la lluvia en boquillas individuales

Para estimar la homogeneidad e intensidad de la precipitación se utilizaron como pluviómetros frascos roscados de 150 ml de capacidad, graduados hasta los 100 ml, con una apertura superior de 57 mm de diámetro. Los frascos fueron numerados y se utilizaron como pluviómetros. En adelante les llamaremos botes. En el suelo, sobre tablas finas de madera se señaló y numeró la posición exacta de cada bote (pluviómetro). El patrón de distribución de los botes varió según la intensidad de la lluvia que se quisiera muestrear.

Para la intensidad menor (24 mm h⁻¹), que es proporcionada por una sola boquilla que produce una lluvia en cono compacto, se utilizaron 65 botes colocados de forma aproximadamente regular en una superficie de 2 m x 2 m (Fig 4.1) La distancia entre los centros de los botes fue de 30 cm excepto entre las hileras exteriores (G y H, 1 y 2, 7 y 8 de la Fig 4.1.), que es de 20 cm para que todos queden dentro de los 2 m x 2m de lluvia homogénea. Se colocó un bote extra coincidiendo en la proyección de la boquilla en el suelo, que queda a 21 cm de los botes adyacentes de las columnas *4* y 5.



Fig 4.1. Distribución espacial de los botes utilizados para muestrear la intensidad y homogeneidad de la lluvia de la boquilla de cono compacto (24 mm h^{-1}). Cada cuadrado representa un bote. El bote 65 coincide con la proyección de la boquilla en el suelo. El circulo punteado muestra, de forma orientativa, la superficie llovida por esta boquilla.

La intensidad de lluvia mayor (40 mm h^{-1}) es proporcionada por el solapamiento de 3 boquillas. Cada boquilla produce una lluvia en abanico que moja una superficie elipsoide. La intensidad y homogeneidad de la lluvia se estimaron primero en una sola boquilla, colocando 40 botes numerados distribuidos en forma de cruz (Fig 4.2). El centro de cada bote estaba separado 10 cm del siguiente y la intersección de la cruz coincide con la proyección de la boquilla en el suelo. Se colocaron además otros 20 botes señalados con letras para conocer la distribución de la precipitación en la periferia de los 2 m x 2 m de referencia.



Fig 4.2. Distribución espacial de los botes empleados para muestrear la intensidad y homogeneidad de la lluvia proporcionada por la boquilla de abanico (40 mm h^{-1}). Cada cuadrado representa un bote. Los botes numerados quedan incluidos dentro de la superficie homogénea de 2m x 2m, los designados con letras quedan fuera. La línea punteada muestra, de forma orientativa la superficie elíptica o en abanico mojada por esta boquilla.

Una sola boquilla de abanico no cubre los 2 m x 2m de lluvia homogénea de referencia. Es necesario solapar varias boquillas. El número de boquillas necesarias (3 en total) y la distancia entre ellas se calculo numéricamente como se explicará en el próximo punto.

Para comprobar que la intensidad y homogeneidad de la lluvia proporcionada por los solapamientos de las tres boquillas coincidían con las esperadas se utilizaron 120 botes colocados según un muestreo estratificado, a lo largo del eje mayor del abanico y en los

solapamientos según se muestra en la Fig 4.3. Cada cuadrado representa un bote cuyo centro está separado 10 cm del siguiente. Los botes numerados quedan dentro de la parcela de 2 m x 2 m y los designados con letras, fuera. Los tres botes sombreados en gris representan la proyección de cada boquilla en el suelo. La serie de botes del eje X coincide con la proyección en el suelo del tubo de cobre sobre el que van instaladas las tres boquillas.



Fig 4.3. Distribución de los botes utilizados para muestrear la intensidad y homogeneidad de la lluvia proporcionada por 3 boquillas de abanico solapadas para obtener 2 m x 2m de lluvia homogénea. Los botes numerados quedan dentro de esta superficie y los nominados con letras fuera. Las series de trazo grueso (Y1, Y2, Y3) corresponden a los botes colocados en el eje mayor de la precipitación suministrada por una boquilla. Las dos series de trazo fino (Y4, Y5) comprendidas entre las anteriores representan los botes colocados a lo largo del solapamiento entre boquillas. Las líneas punteadas muestran de forma orientativa la superficie elíptica llovida por cada boquilla.

Las pruebas para estimar la intensidad y homogeneidad de la lluvia consistían en, una vez instalados los botes en su posición en el suelo, dejar llover durante diez minutos, recoger los botes y colocarlos en una superficie perfectamente horizontal para medir *de visu* directamente en los botes graduados el volumen de agua recogido. La intensidad total se ha calculado como la media del volumen recogido en todos los botes incluidos en los 4 m²,

extrapolada a los 4 m^2 a partir de la superficie de la apertura superior de un bote. La homogeneidad de la lluvia se estimo utilizando el coeficiente de variación.

4.2.3.1.2. Cálculo de la distancia de solapamiento entre boquillas (solo para la intensidad mayor)

Es necesario solapar varias boquillas de abanico para llover homogéneamente sobre una superficie de 4 m². El número de boquillas necesarias y la distancia teórica a la que debían colocarse entre sí se estimó a partir de la intensidad y homogeneidad de la lluvia de una sola boquilla de abanico. El eje mayor de la lluvia en abanico cubre más de los 2 m que nos interesan, pero el eje menor perpendicular al anterior no. Por tanto, los solapamientos entre boquillas deben producirse en el eje menor (eje X de la Fig 4.2). Por este motivo, para hacer los cálculos se tomó la serie de datos pluviométricos recogidos en el eje menor durante las pruebas de intensidad y homogeneidad de la lluvia para una sola boquilla (Fig 4.4).

En una hoja de Excel se colocó la serie de datos pluviométrico del eje menor y en las filas superiores se fue añadiendo esta misma serie desplazada hacia la derecha una distancia conocida. Cada serie representa una segunda boquilla de las mismas características colocada a una distancia equivalente a la del desplazamiento lateral entre las series. Se fueron añadiendo tantas series como se hizo necesario hasta cubrir la longitud de 2 m. Sumando los volúmenes de las columnas se obtiene la intensidad y homogeneidad teóricos de los solapamientos (Fig 4.5).

Este procedimiento se repetía acercando o alejando todas las series 10 cm entre sí (el equivalente a una celda de Excel) hasta que un nuevo desplazamiento introducía una disminución de la homogeneidad o desviaciones en la intensidad. Se seleccionó el solapamiento teórico que con un número menor de boquillas proporcionaba la intensidad esperada y la mayor homogeneidad espacial en la intensidad de la lluvia.

N° bote:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	&	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
ml recogidos	19	19	19	20	20	20	19	19	18	18	19	19	19	18	19	19	19	18	17	18	13	0	2	6	7	9	15	19	19	20	20	16	12	9	6	4	2	1	0	0	0

Fig 4.4. Serie de datos pluviométricos tomada tras una simulación de 8 minutos. Se muestra el número del bote (serie superior) y debajo el volumen recogido (ml). Los cuadrados de trazo grueso indican la serie correspondientes a los botes colocados en el eje menor del abanico, en el cual se va a producir el solapamiento (botes 21 a 40). Los datos de las celdas en trazo grueso son los datos seleccionados para calcular la distancia entre solapamientos.



Fig 4.5. Muestra del cálculo teórico de la distancia de solapamiento entre boquillas. Excepto la serie inferior no recuadrada, las series horizontales son la misma y representa los volúmenes de agua recogidos en el eje menor del abanico (eje de solapamiento) de una única boquilla de abanico. Aunque están desplazadas en la vertical, en la realidad estarían en el mismo eje horizontal (que se correspondería con el tubo de cobre). La proyección de cada boquilla en el suelo se indica con una separación entre celdas de borde más grueso. Cada celda está separada de la siguiente 10 cm. La distancia entre boquillas es de 100 cm (10 celdas). La contribución final de todas las boquillas, que se obtiene sumando los valores de cada columna, se indica en la línea inferior, así como la media (ME), la desviación estándar (DS) y el coeficiente de variación (CV).

Obtenida la distancia teórica a la que debían colocarse las boquillas, se hacía el ensayo práctico, construyendo el tubo con las boquillas separadas a la distancia estimada y se sometía a la prueba de los botes para verificar la intensidad y homogeneidad de los solapamientos. Las características de la lluvia esperadas y observadas coincidieron, por lo que el método de alejar o acercar las series pluviométricas del eje menor en una hoja de Excel resultó apropiado para estimar el número de boquillas necesarias y la distancia adecuada entre ellas.

La calibración de la lluvia en cuanto a su intensidad, homogeneidad y el volumen de agua requerido por ensayo permitieron seleccionar dos combinaciones boquilla-difusorpresión que proporcionan una precipitación de 24 y 40 mm h⁻¹. Sus características se describen más adelante en la Tabla 4.1. Para que estas boquillas quedaran definitivamente seleccionadas debían superar la última prueba dirigida a conocer la distribución de tamaños de gota.

4.2.3.1.3. Distribución de tamaños de gota

Por motivos de ahorro de tiempo, el estudio de la distribución de los tamaños de gota proporcionada por el simulador se realizó solamente en la precipitación de mayor intensidad. En nuestro caso, dos son los métodos más adecuados para conocer la distribución de tamaños de gota: el del papel de filtro y el de la harina (Laws & Parsons, 1943; Hall & Calder, 1993). El método del papel de filtro (Laws & Parsons, 1943; Brandt, 1989; 1990) consiste en exponer a la lluvia durante un par de segundos, una hoja de papel de filtro Whatman impregnado con un tinte especial, que se colorea en contacto con las gotas de agua. Para este material, la relación entre el tamaño de la mancha que queda impresa en el papel y el de la gota que la produjo, es conocida. De manera que a partir del diámetro de la manchas se puede conocer el tamaño de las gotas que las produjeron. Este método tiene la ventaja de ser rápido y fácil de aplicar y el inconveniente de que cuando las gotas tienen una elevada energía cinética, el *splash* o salpicadura es importante, y se recoge en el papel Whatman como gotas independientes que falsean los resultados al aumentar la proporción de gotas de pequeño tamaño. Se realizó un ensayo previo dirigido a reconocer si este método se podía aplicar en nuestro caso. La nube de pequeñas gotas que se

concentraban especialmente alrededor de las más grandes, reveló que el *splash* era importante, y el método tuvo que ser desechado.

Se eligió el método de la harina (Hudson, 1963; Laws & Parsons, 1943) porque evita el splash al quedar las gotas embebidas en un "colchón" de harina. La harina se tamiza a unas 400 o 500 micras a poca altura sobre una bandeja, hasta obtener una capa de unos 3 cm de espesor, procurando que la superficie quede lo más uniforme posible puesto que ya no se puede tocar. Se preparan tantas bandejas como sea necesario en función de las dimensiones de la parcela que se quiera muestrear. En nuestro caso fueron 4. Se colocaron: una en el centro, otras dos 25 cm por encima y 25 cm por debajo de la primera a lo largo del eje mayor del abanico central. La última bandeja se colocó en el solapamiento entre dos boquillas. Colocadas las bandejas bajo el simulador protegidas por algún sistema (un cartón resistente, por ejemplo) se empieza a llover, se destapan todas las bandejas a la vez durante dos segundos, se vuelven a cubrir y destapar por otros dos segundos. Durante la operación de tapado y destapado de las bandejas se debe producir la menor turbulencia posible en el aire. Las bandejas se ponen a secar un par de días en la estufa a unos 40 °C. La temperatura no debe ser muy alta porque los compuestos biológicos de la harina son susceptibles a cambios importantes a temperaturas no demasiado elevadas. Cada gota de lluvia forma una pequeña bolita de harina húmeda que al desecarse en el horno, se convierte en un grumo duro, fácilmente separable de la harina no aglutinada. Una vez secada la harina se vuelve a tamizar en una columna con los siguientes diámetros de luz: 5,6 mm; 4 mm; 2,8 m; 2 mm; 1,4 mm; 1 mm; 0,7 mm y 0,5 mm. Se pesa el conjunto de grumos endurecidos recogidos en cada tamiz y se cuentan todos ellos (pueden recogerse cientos e incluso miles de los grumos más pequeños).

Este método requiere ser calibrado previamente para establecer la relación entre el tamaño del grumo o pellet y el de la gota que lo formó. Para ello hay que procurarse varios sistemas que generen gotas de volúmenes conocidos, variados y constantes, calibrados a su vez. Se utilizó una bureta, una jeringuilla de extracción de sangre y otra para administración de insulina. Para conocer el volumen de las gotas generado por cada instrumento se contaba el número de gotas generado por un volumen de agua conocido. Se repetía la prueba 8 veces y se tomaba como volumen de las gotas generado por cada instrumento el promedio del obtenido en las 8 pruebas. Para obtener la relación entre el tamaño de la gota y el grumo que forma, los instrumentos generadores de gotas se hacían

gotear desde una altura de 1,5 m sobre bandejas de harina preparadas de la forma expuesta anteriormente, procurando que las gotas no se superpusiesen y hasta obtener un número significativamente estadístico de cada clase. A continuación se contaban y pesaban juntos todos los grumos secos generados por cada instrumento, para obtener el peso medio de los grumos generados por cada instrumento. Como conocemos el tamaño de las gotas que los produjeron, se obtiene la relación volumen de la gota-peso del grumo. La curva de calibración se obtiene a partir de la relación entre la masa del grumo y la razón de masas (masa de la gota / masa del grumo). Esta relación permitirá conocer el tamaño de las gotas producidas por el simulador a partir del peso de los grumos recogidos.

Una vez obtenida la distribución de tamaños de gota se puede calcular el *diámetro del volumen mediano* o D50, que es un buen índice representativo de las distribuciones de gotas (Hudson, 1995). El D50 o *diámetro del volumen mediano* es el diámetro de gota para el que la mitad, en volumen, de la precipitación cae en gotas menores, y la otra mitad en gotas mayores. Se obtiene a partir del gráfico que relaciona el volumen acumulado y el diámetro de las gotas.

4.2.3.1.4. Velocidad terminal y energía cinética

La velocidad terminal y la energía cinética de la lluvia simulada se estimaron solo para la intensidad mayor, ya que requiere conocer la distribución de tamaños de gota.

La velocidad terminal se estimó a partir de la ecuación de Gunn & Kinzer (1949), que encontró la siguiente relación exponencial entre la velocidad terminal (v) y el diámetro de las gotas (x) con un grado de ajuste muy bueno R² = 0,984.

$$v = 2,9379 * Ln(x) + 4,393 \tag{4.1}$$

Esta ecuación se aplicó a cada rango de tamaños de gota y se promedió de forma ponderada para obtener la velocidad terminal media de la lluvia del simulador.

Si se conoce el tamaño de las gotas y su velocidad terminal, es posible calcular su energía cinética, como suma de las energías cinéticas ponderadas de cada rango de diámetros de gota. Para calcular la energía cinética se empleó la ecuación 4.2

$$E_c = \frac{1}{2}m(v^2) \tag{4.2}$$

Este método indirecto de cálculo ha dado mejores resultados que los intentos de medir directamente la energía cinética de la lluvia que cae (Hudson, 1995).

Con la ecuación 4.2 se calcula la energía cinética para la marca de clase de cada rango de tamaños de gota. Para calcular la de todas las gotas pertenecientes a cada rango se asume que la energía cinética de cada rango es igual al producto del número de gotas de lluvia pertenecientes al rango multiplicado por la energía cinética correspondiente a su marca de clase. La suma de las energías cinéticas de todos los rangos será la energía cinética total de la lluvia.

Para conocer el número de gotas de cada rango que constituyen la tormenta, se divide el volumen de lluvia correspondiente a cada rango entre el correspondiente volumen de una gota. El volumen de lluvia de cada rango se obtiene multiplicando la razón del número de grumos de ese rango respecto del total de grumos por volumen total de lluvia. Y el volumen total de lluvia se calcula a partir de la intensidad de la lluvia. En nuestro caso, la intensidad de la lluvia es de 40 mm h⁻¹, si la duración de la lluvia es de una hora, caerán 40 mm. Si el área de aplicación es 1 m² entonces el volumen de lluvia será 0,040 m³ (Tabla 4.3).

4.2.3.1.5. Variación espacial de la intensidad de la precipitación en función de la superficie

Las boquillas de riego suelen presentar un patrón regular en la distribución espacial de la precipitación, con una cadencia normalmente relacionada con la forma de la superficie que mojan. Así, por ejemplo, en las boquillas que producen lluvia en forma de cono, el patrón suele ser concéntrico. Dado que las variaciones espaciales en la intensidad de la lluvia afectan a la cantidad de agua interceptada por plantas de diferente tamaño, se determinó la relación entre la intensidad de la lluvia simulada y las dimensiones de la superficie que intercepta la lluvia. Además, esta calibración permitió estimar la intensidad de la lluvia con la misma instrumentación que se empleará para recoger la partición de lluvia.

La calibración de la intensidad de la lluvia en función del tamaño de la superficie que se considera llovida se realizó una vez finalizados los experimentos de simulación de lluvia. Las dimensiones de las superficies empleadas para calibrar la intensidad de la lluvia del simulador en función de la superficie fueron: $0,84 \times 0,85$ (solo para la intensidad mayor), 1×1 ; $1,5 \times 1,5$; $1,5 \times 2 \times 2 \times 2 \times 2$ m. Se eligieron estos tamaños por coincidir con los de las superficies más utilizadas para medir la trascolación durante las simulaciones de lluvia. La lluvia, con una duración de 30 minutos aproximadamente, se recogió en el mismo dispositivo que se empleó para recoger la trascolación total, adaptado en cada prueba para representar las superficies anteriores. La descripción del dispositivo que recoge la trascolación total aparece en el punto 4.4.1.

4.2.3.2. Resultados de la calibración de la lluvia simulada

4.2.3.2.1. Intensidad y homogeneidad de la lluvia

En la Tabla 4.1 se muestran las principales características de la lluvia simulada. La intensidad de la lluvia de 24 mm h^{-1} fue más heterogénea espacialmente (como muestran los C.V. de la mitad inferior de la Tabla), a pesar de que se trata de una sola boquilla y no fueron necesarios solapamientos. Su consumo de agua fue, como era de esperar, mucho más bajo, menos de la mitad.

Tabla 4.1. Características de la lluvia simulada. Las lluvia de menor intensidad es proporcionada por la boquilla Lechler 728 y la de mayor intensidad por la Boquilla de Abanico de Gota Gruesa con Silicona, junto con una Boquilla de Material Sintético 35 y un difusor blanco (BAGGS+BMS35+DB). Las tres primeras filas muestran los resultados para una sola boquilla: la presión a la altura del regulador de presión (1,5 m) (Presión), la intensidad de la lluvia (I) y el coeficiente de variación (C.V.). En la parte inferior (solapamiento) aparecen las características de la lluvia final una vez solapadas las boquillas necesarias. Se muestra el n° de boquillas empleadas (N° boquillas), la distancia entre ellas (d), la superficie que llueven de forma homogénea (Superficie), la intensidad de lluvia (I), su coeficiente de variación (C.V.) el diámetro del volumen mediano (D50), la velocidad terminal de las gotas (Vel.) y su energía cinética (EC). La lluvia de mayor intensidad es proporcionada por el solapamiento de tres boquillas y la de menor intensidad por una sola boquilla, por eso las características de la mitad inferior coinciden con las de la superior.

		LECHLER 728	BAGGS+BMS 35+DB
1 BOQUILLA	Presión (atm)	1,0	2,2
	I (mm h^{-1})	24	63,3
	C.V. (%)	17	4
SOLAPAMIENTO	N° boquillas	1	3
	d (cm)	-	100
	Superficie (m)	2 x 2	2,4x 2
	I (mm h^{-1})	24	64,2
	C.V. (%)	17	12
	D50		1,84
	Vel. (m/s)		5,01
	EC $(J m^{-2} h^{-1})$		653
	Consumo 60' (1)	279	600

Esta Tabla recoge los resultados de calibración de la lluvia obtenidos utilizando los botes (altura de las boquillas 5,8 m). Durante la calibración de la intensidad de la lluvia en función del tamaño de la superficie de referencia, que se realizó utilizando el dispositivo colector de la trascolación total, se obtendría para la lluvia más intensa y una superficie de 2 m x 2m una intensidad de 40 mm h⁻¹ en lugar de los 64 obtenidos con los botes. En este caso las boquillas estaban a 6,8 m de altura y la superficie que colectaba la lluvia (dispositivo colector de trascolación total) a 0,40 m. De aquí en adelante se tomarán los 40 mm h⁻¹ como intensidad de la lluvia de mayor intensidad, ya que la trascolación se recogió con el mismo instrumento.

Según la ecuación propuesta por Lázaro *et al.* (2001) el periodo de recurrencia de una precipitación de 24 mm h^{-1} es de 1,4 años y para una intensidad de 40 mm h^{-1} de casi 3 años.

4.2.3.2.2. Intensidad y homogeneidad en los solapamientos

En el caso de la lluvia de mayor intensidad el solapamiento de tres boquillas proporcionó una lluvia homogénea de 40 mm h⁻¹ sobre una superficie en 2 x 2 m. La suma de las contribuciones simultáneas de los ejes menores de cada boquilla mejoró la distribución de la lluvia en el eje X del solapamiento de 2 m de longitud. Así, si comparamos el volumen de agua recogido a lo largo del eje menor de una sola boquilla, con el recogido en ese mismo eje al solapar tres boquillas observamos que los solapamientos de las tres boquillas mejoran notablemente la homogeneidad de la lluvia recogida en ese eje X de 2 m de longitud (Fig 4.6).



Fig. 4.6. Volumen de lluvia recogido en los botes colocados a lo largo del eje X para una sola boquilla (línea fina) y cuando se solapan tres boquillas (línea gruesa).

Si comparamos los volúmenes de agua recogidos en los botes colocados en los ejes mayores Y de los tres abanicos, con los volúmenes recogidos en los solapamientos encontramos que se recogió una cantidad de agua similar, aunque ligeramente menor en los solapamientos (Fig 4.7). Por otra parte al comparar la lluvia recogida en el eje mayor Y por una sola boquilla, con la que recogen los tres ejes mayores de las boquillas solapadas se observó que eran muy similares, de manera que la instalación de tres boquillas

consecutivas separadas entre si un metro, no originó ninguna caída de presión en la conducción de agua (tubo de cobre) que pudiera disminuir la intensidad de la lluvia proporcionada por la última boquilla.



Fig 4.7. Distribución de la lluvia en la parcela de 2 m x 2 m para la lluvia de intensidad alta (40 mm h^{-1}). Se compara el volumen de agua recogido en los botes a lo largo de los eje principales de los abanicos de las tres boquillas (series 1,3 y 5 en eje X) con el volumen de lluvia recogido en los solapamiento entre las tres boquillas (series 2 y 4 del eje X).

4.2.3.2.3. Distribución de tamaños de gota

La distribución de tamaños de gota se estimó según el método de la harina descrito por (Laws & Parsons, 1943). Utilizando este método la relación entre la masa del grumo y la del volumen de la gota generado por la bureta y las jeringuillas de extracción de sangre y de insulina fue lineal (Fig 4.8). La curva de calibración del método de la harina se muestra en la Fig 4.9. La masa media de los grumos generados por cada utensilio se obtuvo pesando todos juntos y dividiendo entre el número de grumos.



Fig 4.8. Relación entre la masa del grumo y el volumen de la gota. Se obtiene a partir de las gotas generadas por una bureta (n = 80), una jeringuilla de extraer sangre (n = 190) y otra para administrar insulina (n=240) (de derecha a izquierda respectivamente)



Fig 4.9. Curva de calibración del método de la harina. Se muestra la relación entre la masa media del grumo y el volumen de la gota generada por la bureta (n = 80), la jeringuilla de extraer sangre (n = 190) y la de insulina (n=240) (de derecha a izquierda respectivamente). El eje de ordenadas está en escala logarítmica.

La muestra de grumos tomada para estimar la distribución de tamaños de gota incluyó 20.293 grumos. Este tamaño es suficientemente representativo de la población de gotas, según las estimaciones de Panini *et al.* (1993) que encontraron suficiente un tamaño muestral de 5.000 gotas. Los cálculos realizados para conocer la distribución de tamaños de gotas se muestra en la Tabla 4.2. El rango de tamaños de gota obtenido está comprendido entre 2,8 y 0,5 mm y el 75% de las gotas generadas por el simulador tuvo un diámetro comprendido entre 0,5 y 1 mm.

Tabla 4.2. Cálculos realizados para estimar la distribución de tamaños de gota y el volumen mediano D50 en la lluvia de mayor intensidad (40 mm h⁻¹) siguiendo el método propuesto por Laws & Parson (1943).

clases diámetros grumos (mm)	Marca clase	Masa total grumos (mg) (M)	№ de grumos (n)	Masa media grumos (g) (m=M/n)	Razón de Masas (R)	Masa total gotas (mg) (Mg=R*M)	Masa media gota (mg) mg=R*g	Diámetro medio gota (mm) $d = \sqrt[3]{(6 / \pi)mg}$	% masa total gota (%) Mg*100/∑Mg	% vol. acumulado
[5,6,4,0)	4,80	0	0	0					0	
[4,0 , 2,8)	3,40	0	0	0					0	
[2,8,2,0)	2,40	1151	175	6,58	0,98	1125	6,4	2,3	11,2	94
[2,0, 1,4)	1,70	3246	1313	2,47	0,94	3053	2,3	1,6	30,3	74
[1,4 , 1,0)	1,20	2873	3000	0,96	0,90	2600	0,9	1,2	25,8	46
[1,0,0,7)	0,85	2696	8025	0,34	0,87	2334	0,3	0,8	23,2	21
[0,7,0,5)	0,60	1145	7780	0,15	0,83	956	0,1	0,6	9,5	5
Sumatorio:			20293			10067				

Tabla 4.3. Cálculos realizados para estimar la velocidad terminal y la energía cinética. La velocidad terminal se obtiene a partir de la ecuación de Gunn & Kinzer (1949).

clases de diámetro (mm)	Marca clase Diámetros (mm)	N⁰ de grumos n	Masa media gota (mg)	diametro medio gota (mm) d	Velocidad Terminal (m/s) V = 2,9379Ln(d) + 4,393	Energía cinética marca clase (J) $E_c = \frac{1}{2} (mg^*V^2)$	Volumen gota (m ³) Vg $Vg = mg * 10^{-3}$	Volumen lluvia en una hora (m³) $V_{llT}=I*10^3$	Fracción gotas Ng=n/n _T	Volumen Iluvia (m³) VII=V _{ttT} *Ng	N°gotas N=VII/V	Energía cinética (J) E=Ec*N	Energía cinética total Iluvia (Jm ⁻²) ΣΕ
[5,6,4,0)	4,80	0	0					0,040					
[4,0,2,8)	3,40	0	0										
[2,8,2,0)	2,40	175	6,4	2,3	6,8	0,00015	6,4268E-09		0,009	0,0003	53.674	8	
[2,0,1,4)	1,70	1313	2,3	1,6	5,9	0,00004	2,3251E-09		0,065	0,0026	1.113.102	44	
[1,4 , 1,0)	1,20	3000	0,9	1,2	4,9	0,00001	8,6651E-10		0,148	0,0059	6.824.363	71	
[1,0,0,7)	0,85	8025	0,3	0,8	3,8	0,00000	2,9082E-10		0,395	0,0158	54.392.051	115	
[0,7,0,5)	0,60	7780	0,1	0,6	3,0	0,00000	1,2286E-10		0,383	0,0153	124.820.738	68	306
l (mm/h)		n _T								Σ			
40		20293								0,0400			

El D50 o *diámetro del volumen mediano* es el diámetro de gota para el que la mitad, en volumen, de la precipitación cae en gotas menores, y la otra mitad en gotas mayores de ese diámetro. Se obtiene a partir del gráfico que relaciona el volumen acumulado y el diámetro de las gotas (Fig 4.10). El valor de D50 obtenido es de 1,3 mm, valor ligeramente inferior al que corresponde a una precipitación de la intensidad citada según Laws & Parsons (1943).



Fig 4.10. Representación gráfica del D50, que se obtiene a partir de la relación entre el volumen acumulado y el diámetro de las gotas, estimado con el método de la harina.

4.2.3.2.4. Energía cinética de la lluvia simulada

La velocidad terminal promedio de la lluvia simulada estimada con la ecuación de (Gunn & Kinzer, 1949) (Ecuación 4.1) fue de 4,9 m s⁻¹. Los cálculos realizados para estimar la velocidad terminal y la energía cinética se muestran en la Tabla 4.3.

4.2.3.2.5. Variación espacial de la intensidad de la precipitación en función de la superficie

Al medir la intensidad de la precipitación proporcionada por el simulador en superficies de tamaño progresivamente mayor, se observa que la intensidad de la lluvia de 24 mm h⁻¹ disminuye progresivamente al considerarse parcelas de tamaño creciente con centro en la

proyección de la boquilla en el suelo (Fig 4.11). Por tanto, la intensidad de la lluvia disminuye desde el centro de la superficie (o la copa de la planta) hacia la periferia. En cambio, en la lluvia de 40 mm h⁻¹ a una disminución inicial de la intensidad en superficies pequeñas le sigue una recuperación de la intensidad a medida que aumenta el tamaño de la superficie de referencia.



Fig 4.11. Relación entre la intensidad de la lluvia y el tamaño de la superficie que se considere.

4.3. Marco teórico de la partición de lluvia: el balance de agua

La partición de lluvia es el resultado de un balance de agua entre las entradas (precipitación) y las salidas (trascolación, escorrentía cortical y evaporación). Los flujos líquidos pueden ser recogidos, almacenados y medidos. Los que aparecen en estado de vapor (evaporación) no se pueden medir de forma directa, han de estimarse de forma indirecta, ya que a nuestra escala de trabajo no se pueden aplicar métodos basados en la transferencia turbulenta de flujos de masa y energía desde una superficie a la atmósfera (Monteith & Unsworth, 1976).

Si ΣP , ΣT , ΣS , ΣE son los totales de lluvia, trascolación, escorrentía cortical y evaporación respectivamente acumulados al final de un evento, entonces la precipitación que alcanza una planta desde que comienza a llover hasta que la planta se seca totalmente, se reparte de la siguiente manera:

$$\Sigma P = \Sigma T + \Sigma S + \Sigma E \tag{4.3}$$

Teniendo en cuenta que la trascolación está compuesta por la lluvia que atraviesa la copa de la planta sin entrar en contacto con ella (trascolación libre, Tl) y por el agua que gotea desde la copa G, la ecuación anterior puede expresarse como:

$$\Sigma P = \Sigma T l + \Sigma G + \Sigma S + \Sigma E \tag{4.4}$$

Si llamamos p a la proporción de agua de lluvia que atraviesa la copa de la planta sin entrar en contacto con ella (proporción de trascolación libre), el balance de agua en la copa en cualquier momento de la tormenta puede expresarse como:

$$(1-p)\Sigma P = \Sigma G + \Sigma S + \Sigma E + \Delta C$$

$$(4.5)$$

En donde (1-p) ΣP es el agua que intercepta la copa e ΔC es el cambio en la cantidad de agua almacenada en la copa. ΔC será positivo cuando la copa aumenta su almacén, negativo si se está vaciando (durante el secado de la planta, por ejemplo, o si disminuye la intensidad de la precipitación) y se mantendrá constante si el sistema alcanza el equilibrio entre las entradas y las salidas de agua.

Excepto las pérdidas por intercepción, el resto de los componentes de la ecuación anterior pueden ser medidos. Para medirlos se diseño la instrumentación que se presenta a continuación.

4.4. Instrumentación empleada para la monitorización de la partición de lluvia

Los datos recogidos durante las simulaciones de lluvia pueden dividirse en dos grupos:

- Los relacionados con los flujos líquidos de partición de lluvia.
- Los relacionados con las variables micrometeorológicas (necesarios para estimar la evaporación)

4.4.1. Monitorización de la partición de lluvia.

Para monitorizar el reparto de los flujos líquidos de partición de lluvia se instaló un set de 8 células de carga ($20 \text{ kg} \pm 20 \text{ g}$, RS Components Ltd., Corby, Reino Unido) previamente calibradas que permitirían recoger en continuo el peso del agua almacenada en la copa, de la escorrentía cortical y de la trascolación acumulados durante y después de las simulaciones de lluvia. Las células de carga se colocaron de la siguiente manera:

Monitorización del agua almacenada en la copa: una estructura con forma de \sqcup colocada horizontalmente en la parte alta del cuerpo del simulador (parte superior Fig 4.13) incorporaba dos células de carga en sus vértices. De cada célula de carga partían dos hilos de nylon en cuyo extremo se colgaba la planta con ayuda de unos pequeños ganchos. Las células de carga permiten recoger en continuo el peso de la planta que cuelga de ellas.

<u>Monitorización de la escorrentía cortical</u>: en la parte baja del simulador se acopló un brazo con una célula de carga en el extremo, sobre la que descansaba un recipiente con un embudo, que recogía en continuo la escorrentía cortical que se va generando durante el proceso de partición (Fig 4.12).


Fig 4.12. Brazo colector de escorrentía cortical. En la foto el recipiente con el embudo ha sido sustituido por un vaso.

Monitorización parcial de la trascolación: en otro brazo análogo al anterior el recipiente recogía la trascolación generada por una pequeña superficie de la planta (normalmente por 0.0095 m²).

Monitorización de la trascolación total de la planta: numerosos autores mencionan la dificultad que entraña estimar la trascolación a partir de muestras, debido a su elevada variabilidad espacial y temporal (Reynolds & Leyton, 1963; Leyton *et al.*, 1967; Rodrigo & Àvila, 2001). Para integrar la variabilidad de la trascolación se midió la total generada por la planta. La trascolación de la planta se recogía en un plástico extendido horizontalmente debajo de la misma. El plástico está fijado en su perímetro a un marco de madera que se apoya directamente en 4 células de carga unidas cada una a una pata. El plástico tiene un agujero en el centro que le permite desaguar directamente en un barreño colocado inmediatamente debajo y colgado de los vértices del marco sin contacto con el suelo: todo el peso del agua colectada por el plástico y acumulada en el barreño descansa en el marco de madera y por tanto en las células de carga (parte inferior Fig 4.13). El plástico actúa de colector de agua y disminuye la evaporación del agua acumulada en el barreño al estar cubriéndolo. Esta estructura permite ajustar sus dimensiones a las de la planta. Durante el periodo de precipitación este sistema recoge simultáneamente la trascolación de la planta y la precipitación que cae entre la planta y el marco de madera.

Para obtener la trascolación de la planta, al agua recogida por el sistema hay que descontarle la lluvia que cae en la superficie comprendida entre el perímetro de la planta y el marco de madera. Durante el secado de la planta, como no llueve, se recoge directamente el goteo. En ambos periodos habrá que añadir el agua recogida por el brazo de trascolación parcial.



Fig 4.13. Vista del simulador de lluvia y de la instrumentación instalada para el seguimiento de la partición de lluvia y de las variables micrometeorológicas.

<u>Monitorización de las curvas de secado para tres intensidades de viento</u>: para determinar como afecta el viento a la conductancia aerodinámica se construyó una estructura similar a un túnel de viento que permitiría reproducir 3 velocidades de viento crecientes. Consistía en un ventilador (2.810 r/min, ASESA-CES, class E, España), orientado hacia un cilindro hueco de 125 cm longitud conectado a un túnel cuadrangular de 147 cm X 147 cm y 311 cm de longitud dirigido hacia la planta. Un anemómetro colocado junto a ella monitorizaba la velocidad del viento incidente. Para modificar la velocidad del viento generado por el ventilador se colocaba en la apertura de entrada de aire del ventilador dos, una o ninguna rejilla de luz de malla creciente. Reproducían cada una velocidades medias \pm desviación estándar de 2,75 \pm 0,74; 4,0 \pm 0,8 y 5,25 \pm 0,66 m s⁻¹ respectivamente.

4.4.2. Monitorización de las variables micrometeorológicas

Para estimar la tasa de evaporación es necesario conocer las variables micrometeorológicas. Por ello, en el cuerpo del simulador se instalaron los instrumentos necesarios para monitorizar la velocidad del viento (anemómetro), radiación neta (radiómetro), déficit de presión de vapor y temperatura del aire (psicrómetro) y temperatura en el centro y periferia de la copa (6 termopares) conectados a un almacenador automático de datos (data logger-multiplexer 10X, Campbell Sci.). Los datos se tomaban cada segundo y volcaban cada 10 minutos en un ordenador.

4.5. El experimento: las simulaciones de lluvia y viento

La planta se cortaba en el campo y transportaba al laboratorio con cuidado para no alterar su estructura. El experimento consistía en colgar la mata en el simulador de lluvia con la posición más parecida a la que tenía en el campo y llover a 24 mm h⁻¹ como mínimo hasta que dejara de aumentar el peso de la planta (unos 30-40 min aproximadamente). Se cortaba la lluvia y dejaba drenar la copa hasta que finalizara el goteo. Se continuaba monitorizando diez minutos más para recoger datos de evaporación exclusivamente.

Sin esperar a que la planta se secase completamente, se repetía el experimento con la intensidad de precipitación más alta (40 mm h⁻¹). Esta simulación de lluvia rondaba los 20 minutos, siendo el factor limitante la capacidad del barreño que recogía la trascolación total.

Entre ambas simulaciones se realizaban las pruebas de viento que permitirían determinar las curvas de secado de cada planta para 3 velocidades diferentes de viento. Se comenzaba con la simulación de viento menor. En cada prueba se sometía a la planta a un chorro de viento de velocidad constante durante cinco minutos, partiendo de copa bien mojada pero con drenaje nulo.

Durante el experimento completo (simulaciones de lluvia y pruebas de viento) el valor de todas las variables micrometeorológicas, del peso de la planta, de la escorrentía cortical y de la trascolación se recogían en un almacenador automático de datos cada segundo y volcaban en un ordenador cada 10 minutos. Para conocer la curva de secado completo algunas plantas se monitorizaban durante toda la noche. En este caso los datos se recogían cada 5 minutos y resultaban del promedio de los tomados cada segundo durante ese intervalo de tiempo.

4.6. La preparación de los datos

La inmensa cantidad de datos recogidos en cada simulación se dividió en dos periodos: lluvia y secado. Las curvas de los volúmenes acumulados a lo largo del tiempo de los diferentes componentes de la partición acumulados se representaron gráficamente para detectar posibles anomalías, que eran depuradas y los datos recalculados mediante técnicas de interpolación. El sistema de recogida de datos permite conocer cada segundo el peso (y el volumen, si se asume que la densidad del agua recogida es de 1gr cm⁻³) de los componentes líquidos acumulados de la partición de lluvia (almacén, escorrentía cortical y trascolación): basta con descontar a cada peso acumulado el peso inicial registrado (tara). Los flujos o tasas se obtienen descontando cada segundo a cada peso acumulado el anterior. La diferencia será el agua acumulada (o pérdida por el almacén en la copa) en ese segundo. Sin embargo, el ruido en los datos de los pesos acumulados impidió obtener los flujos directamente de esta forma como se muestra en la Figura 4.14.



Fig 4.14. Ruido obtenido al calcular el flujo de escorrentía cortical (dS/dt) durante la lluvia (b), a partir de los datos de volumen de escorrentía acumulado (S) (a), descontando a cada dato de peso acumulado el del segundo anterior. Se muestra una *Stipa* mediana vigorosa (ST14).

Para eliminar el ruido en los datos brutos se probó a ampliar el intervalo temporal y técnicas de suavizado mediante la aplicación de la media móvil. Estos procedimientos no resultaron apropiados porque la disminución del ruido implicaba también una pérdida de la información contenida en la curva. Finalmente, se optó por ajustar una curva a los datos originales divididos en su periodo de precipitación y de secado, que serían recalculados a partir de la ecuación de la curva ajustada. Utilizando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 2001) se ensayó primero con varias funciones sencillas (potencial, exponencial, lineal

polinómica) y más complicadas después (monomolecular, Weibull, Champman, etc). Finalmente, la función que mejor reprodujo el comportamiento de las curvas acumuladas de partición (mejor R^2 y distribución de residuos) fue la función exponencial doble, como se explica a continuación.

4.6.1. Ajuste del almacén en precipitación y secado

A la curva del agua almacenada en la copa se le ajustó una función doble exponencial del tipo:

$$Y = Y_0 + a * \left[1 - \exp\left(\frac{-X}{b}\right) \right] + c * \left[1 - \exp\left(\frac{-X}{d}\right) \right]$$
(4.6)

En donde *Y* es el almacén en la copa (mm) y *X* el tiempo (h).

Para estimar el valor de los parámetros a, b, c y d se ajustó la función anterior (4.6) a los datos empíricos utilizando el método de los mínimos cuadrados y asignando un valor inicial a todos los parámetros de 0,1. En secado, al valor inicial de a y c se le asignó signo negativo porque en este periodo el almacén decrece. Se empleó el programa STATISTICA 6.0 (Statsoft Inc., 2001),

La expresión anterior puede ser reformulada para ser expresada en función de la asíntota y separar el "peso" o proporción, así como la curvatura o tasa, de cada fenómeno exponencial (ecuación 4.7):

$$Y = V_f + (V_0 - V_f) * \left[\frac{R_1}{\exp(b_0 X)} - \frac{R_2}{\exp(b_1 X)} \right]$$
(4.7)

En esta función (ecuación 4.7) V_0 es el almacén inicial en la copa, V_f el almacén final o asíntota, b_0 y b_1 definen la curvatura o tasa de llenado o vaciado según corresponda de cada fenómeno exponencial (uno rápido y el otro lento) y R_1 y R_2 representan la proporcionalidad o "peso" de cada fenómeno exponencial. Los valores de R_1 y R_2 están comprendidos entre 0 y 1. $R_1 = 1 - R_2$, por lo que cuando R_1 y R_2 toman ambos el valor de 0,5 o muy próximo, ambos fenómenos tienen el mismo peso. Si $R_1 \gg R_2$ casi todo el "peso" del fenómeno recae en el fenómeno 1, y el fenómeno 2 queda relegado a un remanente. Si $R_1 = 1$ todo el "peso" del fenómeno recae en la primera exponencial y la doble exponencial puede simplificarse a una exponencial sencilla del tipo:

$$Y = a * \left[1 - \exp\left(\frac{-X}{b}\right) \right]$$

Para obtener la ecuación 4.7 a partir de la 4.6 es necesario realizar el siguiente cambio de variables:

$$V_0 = Y_0 \tag{4.8}$$

$$V_f = Y_0 + a + c \quad \longrightarrow \left(V_f - V_0 = a + c \right) \tag{4.9}$$

$$b_0 = \frac{1}{b} \tag{4.10}$$

$$b_1 = \frac{1}{d} \tag{4.11}$$

$$A_T = a + c \tag{4.12}$$

$$R_1 = \frac{a}{A_T} \tag{4.13}$$

$$R_2 = \frac{c}{A_T} \tag{4.14}$$

En donde, como se ha dicho, V_0 es el almacén en la copa inicial, V_f el almacén final o asíntota, b_0 y b_1 la curvatura de cada fenómeno exponencial y R_1 y R_2 la proporcionalidad de cada fenómeno exponencial. Por otra parte, Y_0 es el almacén inicial (que es igual a cero cuando se parte de copa seca) y a, b, c, y d son el valor de los parámetros obtenidos al ajustar la función doble exponencial (ecuación 4.6) a la curva que describe la evolución del almacén en la copa a lo largo del tiempo.

Si en la ecuación 4.6 sustituimos Y_0 , *a* y *c* según las ecuaciones 4.8, 4.13 y 4.14 respectivamente y reagrupamos obtenemos:

$$Y = V_0 + R_1 * A_T * \left[1 - \frac{1}{\exp(b_0 X)} \right] + R_2 * A_T * \left[1 - \frac{1}{\exp(b_1 * X)} \right]$$
$$Y = V_0 + A_T * \left[R_1 - \frac{R_1}{\exp(b_0 X)} + R_2 - \frac{R_2}{\exp(b_1 X)} \right]$$

Como $R_1 + R_2 = 1$:

$$Y = V_0 + A_T * \left[1 - \frac{R_1}{\exp(b_0 X)} - \frac{R_2}{\exp(b_1 X)} \right]$$

Operando:

$$Y = V_0 + A_T - A_T * \left[\frac{R_1}{\exp(b_0 X)} - \frac{R_2}{\exp(b_1 X)} \right]$$

Por ecuaciones 4.8, 4.9 y 4.12:

$$Y = V_f + (V_0 - V_f) * \left[\frac{R_1}{\exp(b_0 X)} - \frac{R_2}{\exp(b_1 X)} \right]$$
(4.7)

Esta es la ecuación 4.7 redefinida en términos de almacén inicial, final y proporción y tasa de cada fenómeno exponencial.

4.6.2. Ajuste de la escorrentía cortical durante la precipitación

Durante la precipitación, la evolución de la escorrentía cortical acumulada a lo largo del tiempo puede descomponerse en dos comportamientos: uno lineal (porción central y derecha de la curva) y otro exponencial (principio de la curva) (Fig 4.15 a). Para ajustar la curva de escorrentía cortical acumulada fue necesario separar ambos comportamientos. Primero se eliminó el componente lineal de la curva y se ajustó una función doble exponencial a la parte

exponencial pura, se recalcularon los datos del comportamiento exponencial y finalmente se les incorporó de nuevo el componente lineal.

Para eliminar el componente lineal de la curva se ajusta una recta al último tramo de datos. La pendiente de esa recta es la pendiente de la parte lineal de la curva de escorrentía cortical. Para suprimir el componente lineal, restamos cada segundo a los datos de escorrentía cortical acumulada originales la pendiente de la recta multiplicada por el tiempo. El resultado es otra curva que ya puede ajustarse a una doble exponencial (Fig 4.15 b). Volvemos a introducir el componente lineal, sumándole a los datos recalculados con la función doble exponencial (ecuación 4.6), la pendiente de la recta multiplicada por el tiempo. A los valores negativos se les asignó el valor cero, ya que la escorrentía cortical no puede ser negativa.



Fig 4.15. Ajuste de las curvas de la escorrentía cortical acumulada durante la lluvia para eliminar el ruido. En ambas gráficas las curvas grises representan los datos brutos y las negras las ajustadas. Si a) a la escorrentía cortical acumulada a lo largo del tiempo (curva gris a) le eliminamos el componente lineal estimado a partir del último tramo de datos (incluido en el recuadro de trazo discontinuo), se convierte en b) una nueva función (curva gris b), que puede ser ajustada utilizando una doble exponencial (curva negra b). Al volver a introducirle el componente lineal a los datos recalculados a partir de la doble exponencial, obtenemos la curva de escorrentía cortical ajustada para el periodo de lluvia (curva negra en Fig a).

4.6.3. Ajuste de la escorrentía cortical y del goteo durante el secado

Para el ajuste de las curvas de escorrentía cortical y del goteo acumulado en secado se empleo en ambos casos la función doble exponencial (ecuación 4.6) y el mismo procedimiento descrito para ajustar el almacén en lluvia.

4.7. Metodología para la caracterización de la partición de lluvia

4.7.1. Caracterización del periodo de secado

El periodo de secado de la planta comienza cuando deja de llover. Para caracterizarlo se obtuvieron los flujos de partición de lluvia, la conductancia aerodinámica y los parámetros de secado característicos: capacidad de la copa *s* y almacén mínimo *Cmin*.

4.7.1.1. Obtención de los flujos en secado

Cuando cesa la lluvia no se produce trascolación libre, por lo que el goteo se recoge directamente. Las células de carga registran directamente el peso del agua almacenada en la copa, de la escorrentía cortical y del goteo, de manera que las pérdidas por intercepción pueden obtenerse por diferencia del balance de partición de lluvia (ecuación 4.15):

$$\Delta P = \Delta C + \Delta S + \Delta T + \Delta E$$

$$0 = \Delta C + \Delta S + \Delta G + \Delta E$$

$$\Delta E = -\Delta C - \Delta S - \Delta G$$
(4.15)

En donde ΔE representa las pérdidas por intercepción que se producen en cada intervalo de tiempo, ΔC la variación en el almacén en la copa, ΔS , AG e ΔT la escorrentía cortical, el goteo y la trascolación generados en cada intervalo de tiempo, todos ellos expresados por unidad de copa proyectada en mm s⁻¹. Esta ecuación aplicada segundo a segundo durante el periodo de secado permitió obtener la tasa de evaporación cada segundo.

4.7.1.2. Cálculo de la conductancia aerodinámica *ga* y su variación con el viento

Uno de los objetivos del presente estudio es conocer como afecta el viento a la partición de lluvia y concretamente a la evaporación a través de la conductancia aerodinámica. En formaciones vegetales cerradas la conductancia aerodinámica se calcula usando la ecuación de transferencia del momento. Esta ecuación no puede ser utilizada en plantas individuales, como es nuestro caso, porque no es posible determinar los parámetros aerodinámicos necesarios para aplicarla, incluyendo el desplazamiento del plano cero y la longitud de rugosidad (Teklehaimanot & Jarvis, 1991)

En comunidades de vegetación dispersa, la conductancia aerodinámica puede ser calculada siguiendo el método del cambio de masa propuesto por Teklehaimanot & Jarvis (1991). Durante el secado de la copa, una vez que el drenaje se hace despreciable pero la copa permanece mojada, la tasa de evaporación puede obtenerse directamente como el cambio de peso de la planta, evitándose posibles errores derivados de la medida del drenaje.

Siguiendo el método propuesto por Teklehaimanot & Jarvis (1991) para estimar la conductancia aerodinámica, en el secado (y en las tres pruebas de viento) se seleccionó un intervalo temporal con drenaje despreciable y copa totalmente mojada. Se consideró que la copa permanecía mojada mientras las temperaturas de la parte interior y exterior de la copa eran similares. En este intervalo se estimó la tasa de evaporación como el cambio de peso de la planta:

-C/dt = E/dt

En donde C representa el agua almacenada en la copa y E la evaporación.

Una vez estimada la tasa de evaporación en ese intervalo, si se conoce la temperatura superficial de la copa mojada, y teniendo en cuenta las variables micrometeorológicas, la conductancia aerodinámica *ga* puede ser estimada a partir de la ecuación del gradiente de presiones de vapor:

$$ga = \frac{PE}{M\rho_a (e_{tp}^* - e_a)}$$
(4.16)

En donde P es la presión atmosférica (100 kPa), *E* la tasa de evaporación de la copa por unidad de área [kg s⁻¹], *M* el cociente entre el peso molecular del agua y del aire (0,622), ρ_a la densidad del aire [kg m³], e_{tp}^* la presión de vapor de agua en saturación a la temperatura de la planta [kPa] y e_a la presión de vapor de vapor de agua del aire. Expresando P en kPa, *E* en kg s⁻¹, ρ_a en kg m⁻³ y e_a en kPa, la conductancia aerodinámica por planta *ga* se obtiene en m³ s⁻¹.

La densidad del aire ρ_a [kg m⁻³] se calcula a partir de la siguiente ecuación en donde la temperatura del aire *Ta* se incluye en °C.

$$\rho_a = \frac{1,292 * 273}{273 + Ta} \tag{4.17}$$

Y la presión de vapor de agua en saturación a la temperatura de la planta e^*_{tp} en kPa se obtiene a partir de la siguiente ecuación:

$$e_t^* = 10 \left[0,061121 \exp\left(\frac{17,502*T}{240,97+T}\right) * \left(1,0007+3,46*10^{-8}*P\right) \right]$$
(4.18)

En donde *T* es la temperatura (°C) y P la presión atmosférica (100 kPa). Si como temperatura se introduce la de la planta se obtiene la presión de vapor de agua en saturación a la temperatura de la planta e_{tp}^* . Como temperatura de la planta se tomó el promedio de las lecturas de todos los termopares (los tres de la periferia y los tres del interior de la copa). Si en la ecuación 4.18 se introduce la temperatura del aire se obtiene la presión de vapor de agua en saturación a la temperatura del aire e_{ta}^* (kPa), que permite conocer la presión de vapor a la temperatura del aire e_a^* (kPa), si se dispone de la humedad relativa HR (%), a partir de la siguiente expresión (ecuación 4.19):

$$HR = \frac{e_{ta}}{e_{ta}^{*}} *100$$

$$e_{a} = \frac{e_{a}^{*} * HR}{100}$$
(4.19)

La conductancia aerodinámica de la planta se obtuvo promediando los valores de *ga* obtenidos cada segundo en el intervalo temporal seleccionado para estimar la tasa de evaporación.

Este método se utilizó para estimar la *ga* durante el periodo de secado y también durante las tres pruebas de viento, a fin de establecer la relación entre la conductancia aerodinámica y el viento.

4.7.1.3. Estimación del almacén mínimo Cmin

El almacén mínimo *Cmín* es el agua almacenada en la copa cuando durante el secado y en ausencia de viento la planta deja de drenar. Cuando el drenaje termina, todo el agua que permanece en la copa (*Cmin*) se evaporará. Esta definición de almacén mínimo coincide con la que (Zinke, 1967) le dio al parámetro *s* capacidad de la copa.

El valor del almacén mínimo Cmin se estimó por dos métodos diferentes:

- Método subjetivo: consistió en anotar tras la simulación de lluvia el momento en el que el drenaje podía considerarse despreciable a simple vista.
- Método objetivo: el almacén mínimo se estimó a partir de la curva de drenaje en secado. Se consideró que el flujo de drenaje se hizo despreciable cuando disminuyó por debajo de 0,02 mm h⁻¹ (0,33 ml m⁻² min⁻¹) (Fig 4.18).

4.7.1.4. Estimación de la capacidad o saturación de la copa s

La capacidad de la copa s es el agua mínima necesaria para mojar toda la copa. Rutter *et al.* (1972) la denominan valor de saturación de la copa y manifiestan que es comparable a la capacidad de campo del suelo. El agua almacenada en la copa C puede tener valores superiores o inferiores a s, que a su vez suele ser menor que el almacén mínimo (Fig 4.18). La capacidad de la copa s ha sido definida también como la cantidad de agua por unidad de área proyectada por la planta que puede ser almacenada o retenida en la copa en condiciones de ausencia de viento (Horton, 1919). Es la capacidad de almacén de Zinke (1967) siguiendo a

Horton (1919), o saturación de la copa de Leyton *et al.* (1967). Según esta definición la capacidad de la copa *s* coincidiría con el almacén mínimo del punto anterior.

La capacidad de la copa *s* puede ser estimada i) a partir de los datos de precipitación bruta y neta (Leyton *et al.*, 1967), ii) representando la trascolación frente a la precipitación incidente (Valente *et al.*, 1997), iii) escalando a partir de experimentos de inmersión en agua (Herwitz, 1985; Llorens & Gallart, 2000; Liu, 1998), o iv) mediante el empleo de análisis por sensores remotos (Bouten *et al.*, 1996). Tradicionalmente se ha obtenido a partir de la representación gráfica de la precipitación bruta frente a la neta. Debido al mojado incompleto de la copa, para tormentas pequeñas se obtiene una relación entre ambas que inicialmente es curvilínea y va haciéndose rectilínea a medida que aumenta la precipitación neta la recta que envuelve los datos superiormente, el punto de corte en las ordenadas ofrece el valor de saturación de la copa *s* (Leyton *et al.*, 1967) (Fig 4.16). Los valores de capacidad o saturación de la copa *s* obtenidos por este método están asociados a errores estándar muy altos por lo que es necesario obtenerlos a partir de gran cantidad de datos de precipitación (Rutter, 1963). El método de Leyton es el más simple y usado, a pesar de que tiende a ser subjetivo (Hutjes *et al.*, 1990).



Fig 4.16. Obtención de la capacidad de la copa *s* (*Canopy saturation*) a partir de la relación entre la precipitación total (*Gross precipitation*) y la neta (*Net precipitation*). Reproducido de Leyton *et al.* (1967).

Una variante del método anterior consiste en enfrentar la trascolación a la precipitación incidente (Valente *et al.*, 1997; Price & Carlyle-Moses, 2003).

El método del escalado a partir de experimentos de inmersión en agua fue utilizado por Rutter (1967), que determino la capacidad de la copa *s* en pinos a partir del aumento de peso en una muestra de ramas que habían sido totalmente mojadas. Este método tiene el inconveniente de no considerar el efecto de sombra que ejercen unas ramas sobre otras en el campo (Leyton *et al.*, 1967). Herwitz (1985) determino la capacidad de las superficies leñosas sumergiendo trozos de corteza en agua. A partir de las estimaciones de la superficie total de la parte leñosa del árbol, obtenía la capacidad de la parte leñosa del árbol.

En nuestro caso la capacidad de la copa *s* se ha obtenido a partir de las lecturas de 6 termopares (0,3 mm de diámetro, tipo T, omega Engineering, Leicestershire, Reino Unido) colocados en la periferia y en el interior de la copa, enrollados de forma que hicieran un buen contacto con la planta para permitir el equilibrio térmico entre ambas superficies. La temperatura de la periferia y del interior de la copa se obtuvo como el promedio respectivo de las temperaturas registradas por los tres termopares que recogían en continuo la temperatura de la parte externa y los otros tres que medían la temperatura de la parte interna de la copa respectivamente. Se asumió que cuando la superficie de la copa se ha secado, comienza a calentarse, por lo que se partió de la hipótesis de que la copa permanecía mojada cuando las temperaturas de la periferia y del interior de la copa eran similares.

4.7.2. Caracterización del periodo de precipitación

Para caracterizar la partición durante el periodo de lluvia se obtuvieron los flujos y los parámetros característicos de este periodo. Durante la lluvia algunos flujos se colectan directamente como el almacén en la copa y la escorrentía cortical. Otros en cambio fueron estimados (evaporación) o se obtuvieron de forma indirecta (la trascolación libre y el goteo).

4.7.2.1. Flujos medidos directamente

El agua almacenada en la copa y la escorrentía cortical se obtienen directamente del sistema de medida, como se ha explicado en el punto 4.4.1.

4.7.2.2. Flujos obtenidos indirectamente: trascolación, trascolación libre, goteo, evaporación y precipitación

4.7.2.2.1. Cálculo de la trascolación y su separación en trascolación libre y goteo

La trascolación se midió de forma parcial y total para comparar las estimaciones de ambos métodos. La trascolación parcial recogida en un único punto de muestreo se extrapoló al que hubiera producido toda la planta. Este método no tiene en cuenta la gran variabilidad espacial en la producción de trascolación.

Para evitar el efecto de esta variabilidad, la trascolación T se recogió también en su totalidad en el dispositivo colector de trascolación total (véase punto 4.4.1). Durante la lluvia este dispositivo recoge a la vez la trascolación libre Tl, el goteo G y la lluvia que cae entre la planta y el perímetro del dispositivo colector de trascolación P_{ext} . Ésta última debe ser descontada para obtener la trascolación de la planta T, que es lo que queremos obtener.

$$T = Tl + G \tag{4.20}$$

$$T_T = T + Pext \tag{4.21}$$

La lluvia que cae entre la planta y el perímetro del dispositivo colector de trascolación P_{ext} es la diferencia entre la lluvia caída en la superficie total del dispositivo colector de trascolación P_T menos la lluvia caída sobre la copa de la planta P.

$$P_{ext} = P_T - P \tag{4.22}$$

La lluvia total caída sobre el dispositivo colector de trascolación P_T se estima a partir de la suma de todos los componentes de la partición tomando como superficie de referencia la del perímetro del dispositivo (la trascolación será directamente la registrada por este dispositivo).

$$P_{T} = S + Tl + G + Pext \qquad (En \text{ donde } Tl + G + Pext = T_{T}) \qquad (4.23)$$

La lluvia caída sobre la planta no se puede obtener de forma análoga porque desconocemos la trascolación generada por la planta (que es precisamente lo que queremos estimar). Por eso, la lluvia caída sobre la planta P se estima a partir de la curva de calibración que relaciona la intensidad de la lluvia con el tamaño de la superficie de referencia (Fig 4.11). La curva de calibración de la lluvia permite estimar la precipitación que ha caído en una superficie determinada (en nuestro caso la de la proyección de la copa) P. Una vez conocidas la lluvia que cayó en el sistema colector de trascolación P_T y la que cayó sobre la planta P, por diferencia obtenemos la lluvia caída en la superficie comprendida entre el perímetro colector de trascolación y el perímetro de la planta P_{ext} (ecuación 4.22). Descontando esta cantidad de la trascolación total recogida T_T según la ecuación (4.21) se obtiene la trascolación total de la planta T, a la que hay que añadir la trascolación recogida en el brazo de trascolación parcial.

Una vez estimada la trascolación generada por la planta T, se separaron sus dos componentes: la trascolación libre Tl y el goteo G (ecuación 4.20). La trascolación libre se estimó como el promedio de la trascolación recogida durante los primeros 8 segundos de precipitación. Se asumió que i) al iniciarse la lluvia solo se recoge trascolación libre en el dispositivo colector, ya que el goteo comienza una vez que la copa está parcialmente mojada y ii) la trascolación libre es constante durante el periodo de lluvia. Es cierto que, al principio de la lluvia, el impacto de las gotas de lluvia en la copa podría producir *splash* que se recogería junto con la trascolación libre. Sin embargo, probablemente al principio casi toda el agua que impacte en la copa será retenida. Por otra parte, a medida que la copa se carga de agua, sus ramas pueden arquearse ligeramente y sus hojas vencerse, con lo cual cambiaría ligeramente la distribución espacial de los agujeros en la copa, aunque previsiblemente el resultado final no suponga una variación importante respecto al total de huecos inicial.

4.7.2.2.2. Estimación de las pérdidas por intercepción

Inicialmente la evaporación se estimó igual que en el periodo de secado, por diferencia a partir del balance de partición, ya que el resto de componentes del balance eran conocidos. Este método arrojó valores negativos de evaporación total en algunas plantas. Se han obtenido valores negativos para las pérdidas por intercepción para un amplio rango de tipos forestales y climas (Crockford & Richardson, 2000). Resultados negativos de evaporación han sido obtenidos también por otros autores (Kittredge et al., 1941; Rutter et al., 1971; Llorens et al., 1997). Los resultados negativos pueden proceder de la subestimación de la precipitación o sobreestimación de la trascolación (Crockford & Richardson, 2000). En nuestro caso, las pérdidas por intercepción suelen ser mucho menores que el resto de los componentes de partición, de manera que pequeños errores en la estimación de los componentes principales de la partición pueden arrojar errores importantes en la estimación de la evaporación. El examen de las estimaciones parciales de evaporación durante la lluvia y el secado, reveló que todos los valores negativos de evaporación procedían del periodo de precipitación. Por este motivo, la evaporación siguió estimándose por diferencia durante el secado, periodo en el que todos los flujos se miden de forma directa disminuyendo la probabilidad de error. Durante la lluvia, las estimaciones de la trascolación y el goteo pueden estar sujetas a errores relacionados con la técnica de medida que se emplea. También la estimación de la lluvia, que es una función del área sobre la que incide (cobertura de la planta), puede estar sujeta a errores asociados a su heterogeneidad espacial y a la estimación de la cobertura de la copa.

Así pues, durante la lluvia la evaporación se estimó a partir de la ecuación del gradiente de concentraciones de vapor (ecuación 4.16) teniendo en cuenta las variables micrometeorológicas del periodo de lluvia y utilizando el valor de conductancia aerodinámica estimado para cada planta durante el periodo de secado. Se asumió que la conductancia aerodinámica no variaría entre ambos periodos. La ecuación 4.16 permite calcular la evaporación potencial. Se asume que la evaporación potencial tiene lugar cuando todas las superficies de la copa están mojadas, es decir cuando el almacén es mayor o igual que la capacidad de la copa, $C \ge s$. Cuando la planta está parcialmente mojada (y por tanto C < s) se realiza la siguiente corrección asumida por Rutter *et al.* (1971) y verificada por Teklehaimanot & Jarvis (1991):

Si
$$C < s$$
 entonces $E = E_p \frac{C}{s}$ (4.24)
Y si $C \ge s$ entonces $E = E_p$

En donde E es la tasa de evaporación real de una copa parcialmente saturada, s la cantidad mínima de agua necesaria para mojar todas las superficies de la planta o capacidad en la copa y Ep es la tasa de evaporación potencial de una copa completamente mojada obtenida a partir de la ecuación 4.16.

Esta corrección implica que la evaporación real es proporcional a la relación entre el agua almacenada en la copa y la capacidad de la misma. Se trata de una mera aproximación, ya que se ha observado que al principio de la tormenta la evaporación tiene lugar principalmente en la parte alta de la copa mojada, mientras que al final del periodo de secado ocurre solamente en las partes más bajas. Por tanto, un valor determinado de C/s puede representar la misma cantidad de agua expuesta a diferentes vías de evaporación (Rutter *et al.*, 1972). Además, que la copa contenga una cantidad de agua superior a su capacidad *s*, no significa que toda su superficie esté mojada, ya que puede haber áreas saturadas de agua y otras secas.

A partir de la ecuación 4.16 se obtiene la tasa de evaporación de la planta en [Kg s⁻¹], dividiendo por la cobertura obtendremos la evaporación que se produce cada segundo en [mm s⁻¹] y sumando segundo a segundo se obtiene la *E* acumulada en mm.

4.7.2.2.3. Cálculo de la precipitación

Como ya se ha comentado, se detectaron diferencias en el valor de la intensidad de la lluvia obtenido según el dispositivo empleado para su medición: los botes o el sistema de recogida de la trascolación total. Estas diferencias se produjeron solo en el caso de la intensidad más alta. El primer método arrojó 64 mm h⁻¹ frente a los 40 mm h⁻¹ del segundo. Por este motivo, la precipitación se calculó a partir del balance de agua como suma de todos los componentes de la partición de lluvia. Esto evitaría introducir errores adicionales derivados de la medición de la intensidad de la lluvia. De hecho, ya en 1967 Zinke (pag 144)

mencionaba que la estimación de la precipitación bruta es a menudo uno de los puntos débiles en la estimación del balance de agua en los Estados Unidos.

4.7.2.3. Obtención del almacén máximo Cmax

El almacén máximo *Cmax* es el agua almacenada en la copa cuando, para una determinada intensidad de lluvia, se equilibran las entradas y las salidas de agua en el sistema. Es el agua almacenada en la copa cuando el sistema se ha estabilizado. Este valor varía en función de la intensidad de la precipitación entre cero y la intensidad de la precipitación. Se obtuvo a partir de la curva que representa la evolución temporal del almacén durante el periodo de lluvia, como el valor más alto alcanzado por el almacén C (Fig 4.17).



Fig 4.17. Representación gráfica de los parámetros relacionados con el almacén en la copa. Sobre la curva que muestra la evolución del agua almacenada en la copa a lo largo del tiempo se representan: el almacén máximo *Cmax*, el almacén mínimo *Cmin*, el almacén en la copa necesario para que comience la escorrentía cortical *CiniS*, la capacidad de la copa *s* y el almacén necesario para que comience el goteo *CiniG*. Se muestra una *Stipa* pequeña vigorosa (ST01).

4.7.2.4. Obtención del agua almacenada en la copa al iniciarse el goteo *CiniG* o la escorrentía cortical *CiniS*

El agua almacenada en la copa necesaria para que comiencen los flujos de goteo o de escorrentía cortical es el agua que contenía la copa en el momento en el que se detecta el inicio del goteo o de la escorrentía cortical respectivamente. Se ha obtenido durante el periodo de mojado a partir de las curvas que relacionan cada uno de estos flujos con el almacén en la copa. La Fig 4.17 muestra su valor en relación al resto de los parámetros relacionados con el almacén ya introducidos.

4.7.3. Correcciones en la escorrentía cortical y la trascolación

La escorrentía cortical que genera la planta se recoge en un embudo colocado inmediatamente debajo del tallo de la planta. Pero las dimensiones de la abertura del embudo no coinciden exactamente con el área basal del tallo que genera la escorrentía cortical, aunque para cada planta se utilizó el embudo de superficie más aproximada. Esto implica que cuando la superficie colectora (abertura) del embudo es mayor que la del área basal del tallo, el embudo está recogiendo también trascolación entre los perímetros de ambas superficies (Fig 4.18 a). Y al contrario, cuando la superficie colectora del embudo es menor que la del área basal del tallo (Fig 4.18 b) una parte de la escorrentía cortical no estará siendo recogida por el embudo y caerá en el dispositivo colector de trascolación total que esta colocado debajo (marco de madera con plástico). La trascolación que se recoge en forma de escorrentía cortical en el primer caso, y la escorrentía cortical que se recoge como trascolación en el segundo, deben ser corregidas. Estas correcciones dependen de que el área basal sea menor o mayor que la superficie colectora del embudo.



Fig 4.18. Detalle de la superficie que genera la escorrentía cortical (base del tallo) cuando el área basal del tallo es a) menor o b) mayor que la superficie del embudo que colecta la escorrentía cortical.

4.7.3.1. Cuando el área basal del tallo es menor que el área del embudo colector de escorrentía cortical

En aquellas plantas en las que el área basal del tallo es menor que la superficie del embudo, se está recogiendo trascolación que está siendo computada como escorrentía cortical. Para identificar la trascolación que debe ser descontada de la cosecha de escorrentía cortical se asumió que:

i) La distribución de la trascolación es homogénea en toda la copa.

ii) La trascolación teórica que cae dentro del embudo es la que se genera en la superficie comprendida entre el perímetro del área basal y el del embudo. Se asume que toda la trascolación que se genera por encima del área basal acabará convertida en escorrentía cortical.

iii) En cada segundo, se considerará que está cayendo trascolación en el embudo colector de escorrentía cortical solamente si la trascolación que teóricamente caen dentro del embudo es menor que la escorrentía cortical recogida en el embudo en ese segundo.

Hechas estas asunciones, se parte del flujo de la trascolación de la planta (que no incluye la recogida en el embudo) y del flujo de escorrentía cortical (que incluye también la trascolación que cayó en el embudo). A partir del flujo de trascolación de la planta se obtiene el que teóricamente caería en la superficie comprendida entre el área basal y el embudo de escorrentía cortical (asunción i y ii). Una vez obtenida la trascolación que teóricamente cae entre el embudo y el área basal cada segundo, se comprueba si es menor que el incremento de escorrentía cortical recogido en el embudo en el segundo correspondiente. Si es así, el cálculo del incremento de trascolación para ese segundo se considera correcto (asunción iii), si es mayor el dato se considera nulo. De esta manera se dispone de los incrementos de trascolación que teóricamente deben haber caído en el embudo cada segundo, que se restan de los incrementos de escorrentía cortical recogidos en el embudo en el embudo y se suman a la trascolación de la planta, para obtener la escorrentía cortical y la trascolación de la planta corregidos.

La estimación de la trascolación caída dentro del embudo (asunción ii) se repitió tomando como referencia la trascolación recogida por el brazo de trascolación (monitorización parcial de la trascolación). Los volúmenes de trascolación que debían ser descontados de la escorrentía cortical obtenidos por ambos métodos resultaron muy similares.

4.7.3.2. Cuando el área basal es mayor que el área colectora de escorrentía cortical

Cuando el área basal es mayor que el embudo que recoge la escorrentía cortical, parte de la escorrentía cortical caerá en el sistema colector de la trascolación total. Esto solo ocurrió en *Stipa*, pero en 7 de los 15 individuos. Para corregirlo se asumió que:

i) La escorrentía cortical se genera de forma homogénea en todo el área basal.

 ii) El área basal ocupa todo el área del embudo sin dejar huecos, por lo que el área basal que genera la escorrentía cortical que cae fuera, puede estimarse por diferencia entre el área basal del tallo y la superficie del embudo.

iii) Se considera que cae escorrentía cortical fuera del embudo solo cuando los incrementos de trascolación que se recogen cada segundo en el marco de madera son mayores que los de la escorrentía cortical que teóricamente cayeron en él.

Adoptando las dos primeras asunciones se calcularon los incrementos de escorrentía cortical teóricos generados por el área basal que queda fuera del embudo, a partir de los generados por el área basal que queda dentro del embudo. Se comprueba que los incremento de trascolación recogidos en el marco cada segundo son mayores que los correspondientes incrementos de escorrentía cortical que teóricamente han caído fuera del embudo: si lo son se acepta el incremento de escorrentía cortical teórico caído fuera del embudo; si es menor el dato se considera nulo (asunción iii). De esta manera se dispone de los incrementos de escorrentía cortical que teóricamento se dispone de los incrementos de y añaden al flujo de escorrentía cortical recogido en el embudo.

Para hacernos una idea de la necesidad de hacer estas correcciones, se calculó en el caso de *Stipa*, el porcentaje de error cometido en el cómputo de la escorrentía cortical y de la trascolación, si se hubiesen obviado las correcciones. El error se estimo utilizando la ecuación 4.25:

$$\frac{(VolumenTotal \operatorname{Re} cogido - VolumenTotalCorregido)}{VolumenTotalCorregido} *100$$
(4.25)

Como se observa en los resultados (Tabla 4.4) tanto la corrección de la trascolación recogida en el embudo de escorrentía cortical, como la de la escorrentía cortical que cayó en el sistema colector de la trascolación, tuvieron unos efectos prácticamente despreciables en el volumen total de trascolación recogido, pero importantes en el volumen final de escorrentía cortical, en donde en algunos individuos constituyó hasta la mitad del volumen final. Por tanto, en *Stipa*, ambas correcciones son importantes para obtener la escorrentía cortical, pero no para la trascolación. Este resultado se debe a que una determinada corrección afecta muchísimo más a la escorrentía cortical que es un componente muy pequeño de la partición de lluvia en esta especie. La misma corrección tiene muy poco efecto en la trascolación porque es el principal componente de la partición de lluvia.

Tabla 4.4. Errores que se habrían cometido en el cálculo de la escorrentía cortical y la trascolación en *Stipa* si no se hubiera corregido a) la trascolación caída en el embudo colector de escorrentía cortical o b) la escorrentía cortical caída fuera de su embudo colector.

a) Corrección de la trascolación caída en el embudo colector de escorrentía cortical		 b) Corrección de cortical caída e colector de trascola 	le la escorrentía n el dispositivo ación
error en S (%)	error en T (%)	error en S (%)	error en T (%)
-50,4	0,0012	9	0,0002
-12,9	0,0014	54	0,0003
-22,2	0,0003	17	0,0003
-19,3	0,0007	84	0,0005
-0,3	0,0006	42	0,0005
-57,1	0,0006	27	0,0005
14,8	0,0008	20	0,0002
		19	0,0004

Una vez conocidos la instrumentación y metodología desarrollada para obtener los distintos componentes de la partición de lluvia estamos preparados para pasar a conocer como tiene lugar el proceso de partición de lluvia y como varía en función de la especie de que se trate, la edad o el estado de la planta.

Capítulo 5.

La partición de lluvia final:

Influencia de la especie, la edad y el estado de la planta.

Características de la copa implicadas

"An endless feedback loop: Past functioning has produced today's structure; Today's structure produces today's functioning; Today's functioning will produce future structure."

Richars T.T. Forman & Michel Godron

5.1. Introducción

Los volúmenes finales de partición de lluvia se han medido en gran cantidad de formaciones vegetales. Las especies vegetales más estudiadas han sido arbóreas de climas húmedos templados (Kittredge *et al.*, 1941; Trimble *et al.*, 1954; Voigt, 1960; Leonard, 1961; Rutter, 1963; Helvey & Patric, 1965; Rutter *et al.*, 1971; Rutter, 1974; Stewart, 1977; Gash & Morton, 1978; Valente *et al.*, 1997; Llorens *et al.*, 1997; Bellot & Escarré, 1998; Aboal *et al.*, 1999; Price & Carlyle-Moses, 2003) o tropicales (Jackson, 1975; Herwitz, 1985; Lloyd *et al.*, 1988; Tobón Marin *et al.*, 2000). Existe un número considerablemente inferior de estudios en vegetación de zonas semiáridas (Tromble, 1983; Tromble, 1988; Návar & Bryan, 1990; Návar, 1993; Mauchamp & Janeau, 1993; Martínez-Meza & Whitford, 1996; Domingo *et al.*, 1998; de Soyza *et al.*, 2002). Las pérdidas por intercepción han sido las que mayor interés han despertado entre la comunidad científica (Leyton *et al.*, 1967; Teklehaimanot & Jarvis, 1991; Teklehaimanot *et al.*, 1991; Gash *et al.*, 1995; Liu, 1997; van Dijk & Bruijnzeel, 2001) aunque recientemente el interés se dirige hacia la escorrentía cortical (Van Elewijck, 1989a; Van Elewijck, 1989b; Aboal *et al.*, 1999; Levia & Frost, 2003; Levia, 2004) y la trascolación (Reynolds & Leyton, 1963; Crockford & Johnson, 1983; Martínez-Meza & Whitford, 1996;

Bellot & Escarré, 1998; Bellot *et al.*, 1999; Crockford & Richardson, 2000; Rodrigo & Àvila, 2001).

Los primeros estudios se centraban en el aspecto cualitativo de la escorrentía cortical (aporte de minerales al suelo) para dirigirse más tarde hacia los cuantitativos. Como la escorrentía cortical y el goteo son los dos componentes de la partición de lluvia peor conocidos, el presente estudio se centra más en ellos que en la evaporación o la trascolación libre.

Hace tiempo que la comunidad científica coincide en que la estructura de la copa juega un papel fundamental en el reparto de la lluvia (Slatyer, 1965; Ford & Deans, 1978; Van Elewijck, 1989a; Crockford & Richardson, 1990; Mauchamp & Janeau, 1993; Puigdefábregas & Pugnaire, 1999). Sin embargo, los esfuerzos destinados a esclarecer su influencia son escasos y la mayoría bastante recientes (Ford & Deans, 1978; Van Elewijck, 1989a; Crockford & Richardson, 1990; Návar, 1993; De Soyza *et al.*, 2002; Fleischbein *et al.*, 2005). Además, algunos se desarrollan a escala de parcela (Crockford & Richardson, 2000) y la mayoría en comunidades arbóreas.

Las ramas de la planta actúan como un embudo que dirige el agua de lluvia hacia la base del tallo o tronco en forma de escorrentía cortical. En ecosistemas áridos y semiáridos, en los que el agua es una de las principales limitaciones, la vegetación dirige considerables cantidades de agua de lluvia vía escorrentía cortical (Návar & Bryan, 1990). Las partes aéreas de la planta pueden considerarse como superficies que colectan el agua de lluvia y la dirigen hacia el suelo en la base de la planta en donde se acumulan importantes cantidades de agua, considerablemente mayores que las disponibles en el suelo de las áreas de suelo desnudo (Glover *et al.*, 1962).

Los volúmenes de escorrentía cortical generados en distintos árboles se han relacionado con la textura de la corteza (Helvey & Patric, 1965), el ángulo de las ramas (Návar, 1993), el solapamiento de las copas (Teklehaimanot *et al.*, 1991) o la altura relativa a la de los árboles adyacentes (Kittredge *et al.*, 1941). En arbustos de ecosistemas desérticos la escorrentía cortical se ha relacionado con el ángulo y longitud de las ramas (Martínez-Meza & Whitford, 1996). Por el contrario, se ha documentado que los diferentes volúmenes de escorrentía cortical no se relacionan con el área de la copa (Peterson & Rolfe, 1979), la textura de la

corteza (Marin *et al.* 2000), el área basal, la clase de copa o su altura total (Kittredge *et al.*, 1941). Algunos estudios han encontrado que los volúmenes de escorrentía cortical se relacionan con el tamaño del árbol (Pressland, 1973; Bellot & Escarré, 1998) mientras otros concluyen que no (Loustau *et al.*, 1992).

En el presente capítulo se presentan los resultados relacionados con los volúmenes de partición de lluvia generados al final del evento lluvioso tras el secado completo de la planta. Estudiaremos cómo estos volúmenes de partición varían atendiendo a la especie, el tamaño y el estado de la planta, y su relación con las propiedades de la copa. A estos volúmenes finales les llamaremos en adelante volúmenes finales o totales de partición. No entraremos en la dinámica del proceso, que será abordada en el próximo capítulo. Se examinan tanto los volúmenes finales de partición, como los volúmenes parciales correspondientes a los periodos de precipitación y secado por separado. Esto nos permitirá abordar las principales cuestiones que nos planteábamos al principio y que eran: ¿Redistribuyen el agua de lluvia las plantas de clima semiárido de acuerdo con el tipo de sistema radicular que poseen?, ¿son las plantas jóvenes más efectivas conduciendo la lluvia vía escorrentía cortical?, ¿actúan las ramas muertas, que permanecen largo tiempo en la copa de *Anthyllis*, como instrumentos colectores de lluvia?, ¿y que papel juega la hojarasca en *Stipa*? Finalmente, se identificarán las propiedades de la copa que parecen estar determinando los volúmenes finales de partición.

5.2. Los volúmenes finales de partición de lluvia

5.2.1. Metodología

El volumen final de cada componente de la partición se obtiene sumando los volúmenes finales parciales recogidos al final de los periodos de lluvia y de secado, ya que ambos periodos se analizaron por separado. El volumen parcial de cada componente de la partición se obtuvo de las curvas de los flujos acumulados una vez ajustadas para eliminar el ruido, y se corresponde con el último dato de cada periodo (lluvia o secado). Para hacer comparables los resultados de plantas con diferente tamaño y diferente duración de las simulaciones de lluvia, los volúmenes de partición se expresaron en mm, respecto de la proyección de la copa, y en porcentaje de la precipitación total. Los volúmenes de partición expresados en porcentaje de la precipitación total se representaron gráficamente para visualizar el efecto de los factores especie, edad y estado de la planta.

Análisis estadísticos

Para identificar, si los efectos producidos por estos factores (especie, edad y estado) en los componentes de la partición de lluvia fueron significativos, se realizaron los siguientes análisis de la varianza utilizando el Test de Fisher y la suma de cuadrados tipo VI, que es el más conveniente para diseños en los que no hay observaciones en algunas combinaciones de los niveles de los factores (StatStoft Inc, 2001).

a) **Factor especie**: para determinar si la lluvia se reparte de forma diferente en función de la especie, se realizó un análisis de la varianza factorial fraccionado de dos factores: especie y tamaño, incluyendo las interacciones de segundo orden (lineales) y solo los individuos vigorosos. El ANOVA fue factorial por que los grupos o niveles de los factores no se eligieron al azar (como es el caso del diseño anidado). El ANOVA factorial fue fraccionado porque no estaban representados todos los niveles del factor tamaño (no tenemos *Retama* grandes).

b) Factor tamaño: para estudiar el efecto del tamaño de la planta (edad) en la partición de lluvia, en cada especie se realizó un MANOVA de un solo factor (tamaño). Se consideraron simultáneamente como variables dependientes los cuatro componentes de la partición e incluyeron solo los individuos vigorosos. Se realiza un análisis de la varianza multivariante (MANOVA) porque queremos saber no solo si el tamaño de la planta afecta a cada componente de la partición, sino también sí afecta al reparto entre los cuatro componentes de partición, es decir al balance en su conjunto. En adelante, para referirnos a éste caso, durante el análisis de los resultados del análisis multivariante utilizaremos la expresión "balance final". Esto nos permite comprobar si el tamaño de la planta afecta a la partición de lluvia en su conjunto (es decir, a lo que acabamos de definir como balance final), y a cada componente de partición por separado.

Los análisis de la varianza multivariantes tienen la ventaja de reconocer diferencias entre grupos que pueden no producirse en cada variable respuesta individual, y sin embargo producirse para el juego completo de variables. Además, este análisis es más eficiente ya que se obtiene más información con menor número de test, lo que reduce el error de tipo I. Es decir, efectuar múltiples test univariantes inflan el valor de α -la probabilidad de error tipo I-llevándonos a concluir que dos grupos o tratamientos son diferentes respecto a una o más variables dependientes, incluso aunque esas diferencias se deban solo al azar (Scheiner, 1993)

c) **Factor estado**: el efecto de la senescencia en el balance final de partición se exploró en las plantas medianas y grandes de *Anthyllis* y *Stipa* (no tenemos plantas senescentes del resto de combinaciones especie-tamaño), en cada especie independientemente, mediante un análisis factorial múltiple de dos factores (tamaño y estado).

Se comprobó que los datos cumplieran los requisitos previos del análisis de la varianza; es decir que las variables se distribuyeran normalmente (Test de Shapiro Wilk), que sus varianzas fueran homogéneas (Test de Bartlett). El Test de Bartlett está recomendado cuando el diseño experimental no está equilibrado, es decir cuando el tamaño de los grupos es diferente (Sokal & Rolf, 1979). Si no se cumplían estos requisitos los datos se transformaban según la familia de transformaciones Box Cox (ver págs. 63-64) que persiguen alcanzar simultáneamente normalidad y homocedasticidad. La transformación arcoseno (o transformación angular) es especialmente apropiada para porcentajes y proporciones (Sokal, 1979), sin embargo la familia de transformaciones Box Cox alcanzaron con más éxito los objetivos de normalidad y homocedasticidad. En las comparaciones *a posteriori* se utilizó el Test de Tukey HSD (*Tukey honest significant differences*) para N diferentes, que es una modificación del Test de Tukey, recomendado cuando el diseño experimental no esta equilibrado. Los análisis se realizaron con el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc, 2001).

5.2.2. Resultados: volúmenes finales de partición

5.2.2.1. El reparto de la lluvia en cada especie

5.2.2.1.1. Respecto de la precipitación total

El goteo es el componente más importante de la partición de lluvia en *Anthyllis* y *Stipa*, pero en *Retama* lo es la trascolación libre (Fig 5.1). En el otro extremo, la evaporación total es el componente menor en *Anthyllis* y *Retama*, pero no en *Stipa* en donde supera al volumen de

escorrentía cortical. La escorrentía cortical supuso el 18%, 23% y 13% respectivamente. La precipitación efectiva, es decir el agua que alcanza el suelo una vez descontada la evaporación en la copa, fue del 92 \pm 6% en *Retama*, 88 \pm 3% en *Stipa* y 85 \pm 11% en *Anthyllis*. Todos estos promedios mostraron una elevada desviación estándar que refleja una gran variabilidad en los volúmenes finales de partición entre individuos de la misma especie. La partición de lluvia en cada individuo de las tres especies se muestra en el ANEXO 5.1.



Fig 5.1. En la grafica y en la tabla se muestra la partición de lluvia expresada en porcentaje de la precipitación incidente (% P) tras simulaciones de lluvia de 24 mm h⁻¹. Se muestran los promedios y desviación estándar de la escorrentía cortical (S), goteo (G), trascolación libre (TI) y evaporación (E) recogidos en *Retama* (círculos grises), *Anthyllis* (triángulos blancos) y *Stipa* (cuadrados negros). Se han incluido solo los individuos vigorosos, n = 9 *Anthyllis*; 9 *Stipa* y 6 *Retama*. Los asteriscos indican diferencias significativas entre especies, con *, ** y ***, para p < 0,05; 0,010 y 0,001 respectivamente. Símbolos con letras diferentes indican especies significativamente distintas entre ellas.

El análisis factorial fraccionado univariante evaluó en los individuos vigorosos el efecto de los factores especie, tamaño y la interacción entre ambos (especie*estado) en los volúmenes de partición de lluvia expresados en porcentaje de la precipitación total. El resultado mostró que hubo diferencias significativas entre especies en los volúmenes de goteo y para la trascolación libre (Tabla 5.1). Sin embargo, la escorrentía cortical y la evaporación no variaron significativamente entre las tres especies. El efecto del tamaño no afectó a ningún

componente de la partición. No hubo interacción significativa entre los factores especie y tamaño.

Tabla 5.1. Resultados del ANOVA factorial fraccionado. Se muestran los valores de la F para el efecto de los factores especie, tamaño y la interacción especie-tamaño (esp*tam) en los componentes de la partición de la lluvia: escorrentía cortical S, goteo G, evaporación E y trascolación libre Tl. Datos transformados según se indica en la primera columna. Se incluyen solo los individuos vigorosos, n = 24 (9 *Anthyllis*; 9 *Stipa* y 6 *Retama*). El nivel de significación se indica con ***; ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente; n.s = no significativo.

	Factor		
	especie	tamaño	esp*tam
	F	F	F
S (%P)	2,2 ^{ns}	0,3 ^{ns}	0,5 ^{ns}
Raiz G (%P)	14,5***	1,0 ^{ns}	2,5 ^{ns}
Ln E(%P)	0,5 ^{ns}	1,0 ^{ns}	0,04 ^{ns}
Raiz Tl (%P)	4,9*	1,1 ^{ns}	1,0 ^{ns}

Como los volúmenes de partición no varían significativamente con el tamaño de la planta se agruparon todos los tamaños de cada especie y realizó un ANOVA multivariante de un solo factor (especie). En este caso se incluyen todos los componentes de la partición juntos, para poder evaluar el efecto del factor especie en el balance final de partición. El balance final vario significativamente con la especie (n = 24; Lambda Wilks = 0,33; $F_{4,18}$ = 3,2; p = 0,007). Los resultados univariantes mostraron que de nuevo los componentes de partición que se vieron afectados significativamente por el factor especie fueron el goteo (n = 24; $F_{2,21}$ = 14,8; p < 0,001) y la trascolación libre (n = 24; $F_{2,21}$ = 5,3; p = 0,013). La ventaja que ofrece este análisis es que permite realizar los test *a posteriori* e identificar qué especies son diferentes en aquellos componentes de la partición que se ven afectados significativamente de la partición que se ven afectados significativamente de la partición que se ven afectados significativamente por el factor especies son diferentes en aquellos componentes de la partición que se ven afectados significativamente por el factor especies. Los test *a posteriori* revelaron que las tres especies son significativamente diferentes entre si en cuanto a sus volúmenes finales de goteo, mientras que en el caso de la trascolación libre solo *Stipa* y *Retama* difieren significativamente en su producción final (Fig 5.1).

5.2.2.1.2. Respecto del agua que intercepta la copa

Si los volúmenes finales de partición se expresa respecto de la lluvia interceptada por la copa, y por tanto excluyendo la trascolación libre, el goteo pasa a ser el componente más importante en las tres especies (en *Retama* iguala a la escorrentía cortical) (Fig 5.2.). Se han considerando solo los individuos vigorosos. Además, cuanto más importante es el goteo en una especie, menos lo es la escorrentía cortical. La escorrentía cortical supone una parte importante del agua que intercepta la copa en *Retama* y *Anthyllis* (43% y 25% respectivamente), pero no en *Stipa* en donde solo representa el 15%. La evaporación sigue siendo el componente menos importante, excepto en *Stipa*.



S (% Pcopa)	G (% Pcopa)	E (% Pcopa)
43 ± 11	43 ± 17	15 ± 10
25 ± 9	57 ± 9	18 ± 10
15 ± 8	70 ± 10	16 ± 5
	S (% Pcopa) 43 ± 11 25 ± 9 15 ± 8	S (% Pcopa) G (% Pcopa) 43 ± 11 43 ± 17 25 ± 9 57 ± 9 15 ± 8 70 ± 10

Fig 5.2. En la gráfica y en la tabla se muestra la partición de lluvia expresada en porcentaje de la precipitación que intercepta la copa (% Pcopa) tras simulaciones de lluvia de 24 mm h⁻¹. Se muestran los promedios y desviación estándar de la escorrentía cortical (S), goteo (G) y evaporación (E) recogidos en *Retama* (círculos grises), *Anthyllis* (triángulos blancos) y *Stipa* (cuadrados negros) incluyendo solo los individuos vigorosos, n = 24 (9 *Anthyllis*; 9 *Stipa* y 6 *Retama*). Los asteriscos indican diferencias significativas entre especies, con *, ** y ***, para p < 0.05, 0.010 y 0.001 respectivamente. Símbolos con letras diferentes indican especies significativamente distintas entre ellas.

La significación estadística del factor especie es mayor cuando la partición se lluvia se expresa en porcentaje de la lluvia que intercepta la copa, que cuando se expresa en porcentaje de la precipitación total. Los componentes expresados en porcentaje del agua que intercepta la copa que variaron significativamente con la especie, fueron la escorrentía cortical y el goteo (Tabla 5.2), según resultados del análisis de la varianza factorial fraccionado de dos factores (especie y tamaño) realizado en los individuos vigorosos. De nuevo, como ni el efecto del tamaño, ni las interacciones especie-tamaño fueron significativas, se agruparon todos los tamaños de cada especie y se realizó un ANOVA multivariante para explorar el efecto del factor especie en el proceso global de partición y realizar las comparaciones *a posteriori*. Los resultados revelaron que el balance final de partición expresado respecto del agua que intercepta la copa es significativamente diferente en las tres especies (n = 24; Lamda Wilks = 0,4; $F_{3,19} = 4,37$; p = 0,0017). El test univariante concretó que los componentes que variaban en las especies fueron la escorrentía cortical (n = 24; $F_{2,21} = 13,4$; p = 0,0002) y el goteo (n = 24; $F_{2,21} = 9,9$; p = 0,001). Los test *a posteriori* revelaron que la producción de escorrentía cortical de *Retama* fue significativamente diferente a la de *Stipa* (p = 0,0004) y *Anthyllis* (p = 0,03). La producción de goteo fue significativamente diferente entre *Stipa* y *Retama* (p = 0,002) (Fig 5.2).

Tabla 5.2. Resultados del ANOVA factorial fraccionado para los componentes de partición expresados en % de la lluvia que intercepta la copa. Se muestran los valores de la F para el efecto de los factores especie, tamaño y la interacción especie*tamaño (esp*tam) en los volúmenes finales de la partición de la lluvia resultantes de la intercepción de la copa: escorrentía cortical S, goteo G y evaporación E. Datos transformados según se indica en la primera columna. Se incluyen solo los individuos vigorosos. El nivel de significación se indica con ***, ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente; n.s = no significativo.

	Factor		
	especie	tamaño	esp*tam
	F	F	F
S (%Pcopa)	13,2 ***	0,5 ^{n.s}	1,6 ^{n.s}
G (%Pcopa)	9,2 **	0,4 ^{n.s}	1,9 ^{n.s}
1 / raiz (E) (%Pcopa)	0,0 ^{n.s}	2,0	0,3 ^{n.s}

5.2.2.2. Relación entre la partición de lluvia y el tipo de sistema radicular

La primera cuestión que se planteó fue si la organización del sistema radicular de la planta se encuentra en concordancia con la partición de lluvia que ocurre en la copa. Partíamos de la hipótesis de que, en climas en los que el agua es el principal factor limitante, las plantas necesitan aprovechar más eficientemente los recursos hídricos, dirigiendo la lluvia

que incide en la copa por la vía que mejor pueda ser aprovechada por su sistema radicular. Las plantas con un sistema radicular profundo canalizarían la lluvia vía escorrentía cortical, mientras que las que tengan un sistema radicular superficial favorecerían el goteo.

Para responder a esta pregunta nos centraremos en cada especie principalmente en el drenaje de la copa, es decir, en la cosecha de escorrentía cortical y goteo. Atribuiremos una importancia secundaria a la trascolación libre y a la evaporación. A la primera, porque al tratarse de la fracción de la lluvia que atraviesa la copa sin tocarla, no será controlada directamente por la planta (aunque si indirectamente a través del control de la densidad de la copa). A la segunda, porque para la planta supone una pérdida de agua que no será aprovechada por las raíces.

En *Retama*, las cantidades de escorrentía cortical y goteo que llegan al suelo son similares (Fig 5.1) y suponen el 23 y 24% de la precipitación incidente. Por otra parte, el sistema radicular en esta especie es doble (ver Capítulo 2, pág. 36): un sistema radicular superficial es capaz de aprovechar el agua de horizontes superiores del suelo y otro, que se desarrolla en profundidad, permite a la planta extraer el agua profunda. Este sistema radicular doble favorece la captación eficaz, tanto del goteo acumulado en las capas superficiales del suelo, como de la escorrentía cortical almacenada más profundamente, por lo que es muy apropiado para aprovechar ambos componentes de la partición de lluvia.

En el otro extremo, en *Stipa* el 61% de la lluvia incidente, el 70% de la que intercepta la copa, se transforma en goteo antes de llegar al suelo. Esta elevada proporción de goteo está relacionada con la enmarañada estructura de su copa. La escorrentía cortical supone solo el 13% de la precipitación. El resto de los componentes de partición son poco importantes (Fig 5.1). Por tanto, la vía principal de partición en *Stipa* es el goteo, que se quedará acumulado en las capas superiores del suelo. El sistema radicular en *Stipa* es superficial, permitiendo a la planta ser más efectiva en el aprovechamiento del agua superficial del suelo procedente de la vía principal de partición: el goteo.

En el caso de *Anthyllis*, la producción de goteo, escorrentía cortical y trascolación libre es intermedia respecto a la de *Retama* y *Stipa*, y las pérdidas por intercepción las más altas (Fig 5.1). La escorrentía cortical alcanza el 18% de la precipitación incidente y 25% de la precipitación que intercepta la copa, valores bastante altos si se comparan con los encontrados
en otras especies (Martínez-Meza & Whitford, 1996; Herwitz & Levia, 1997). Esta producción de escorrentía cortical en *Anthyllis* intermedia entre la de *Retama* y *Stipa*, y elevada en el contexto general, esta de acuerdo con su sistema radicular que es intermedio entre el de *Retama* y *Stipa* y se desarrolla en profundidad, permitiéndole un buen aprovechamiento de la escorrentía cortical.

Los resultados encontrados permiten aceptar nuestra primera hipótesis y concluir que, en *Anthyllis cytisoides*, *Stipa tenacissima* y *Retama sphaerocarpa*, las vías preferentes en las que se reparte la lluvia que incide sobre la planta están en concordancia con el tipo de sistema radicular que presenta la especie. Esto permite a la planta un uso eficaz de la lluvia incidente y por tanto un aprovechamiento óptimo del proceso de partición de lluvia.

5.2.2.3. Evolución de la partición de lluvia a lo largo de la vida de la planta: el efecto de la edad y del estado de la planta

5.2.2.3.1. La edad de la planta

En la introducción de esta Tesis se apuntó que los cambios que se producen en la estructura de la copa durante el desarrollo de la planta deben llevar asociados modificaciones en el reparto de la lluvia. Partíamos de la hipótesis de que, dado que los individuos más jóvenes son más vulnerables al estrés hídrico debido a su sistema radicular menos desarrollado y concentrado en la base del tallo, la vía preferente de partición debía ser la escorrentía cortical. Esto permitiría a los ejemplares pequeños aprovisionarse de agua en el entorno de sus raíces y protegerla de la evaporación que tiene lugar en la superficie del suelo.

Para evaluar el efecto del tamaño de la planta (como subrogado de la edad) en la partición de lluvia se realizó un análisis de la varianza multivariante para el factor tamaño, en cada especie por separado, considerando solo los individuos vigorosos y con todos los componentes de la partición expresados en % de la precipitación total como variables dependientes. Los resultados indicaron que el crecimiento de la planta no afecta significativamente al balance final del reparto (es decir, al balance de partición considerando en su conjunto, considerando simultáneamente todos los componentes del reparto), ni a ninguno de sus componentes por separado en *Anthyllis y Retama*. En

cambio, en el caso de *Stipa*, el factor tamaño si afectó significativamente al balance final, aunque no fue significativo para ninguno de sus componentes individuales en particular (Tabla 5. 3).

Tabla 5.3. Resultados de los MANOVAs de un factor (tamaño) realizados independientemente en cada especie tomando todos los componentes de partición expresados en % de la lluvia total (%P). En la Tabla se muestran los valores de la F para el efecto univariante del factor tamaño en cada componente de la partición de la lluvia: escorrentía cortical S, goteo G y evaporación E. Datos transformados. Se incluyeron solo los individuos vigorosos. El nivel de significación se indica con ***, ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente; n.s = no significativo. Los resultados del análisis multivariante considerando simultáneamente los cuatro componentes de la partición solo fueron significativos en *Stipa: Anthyllis* (n = 9; Lambda Wilk = 0,11; $F_{6,8} = 2,6$; p = 0,11), *Stipa* (n = 9; Lambda wilk = 0,009; $F_{6,8} = 7,1$; p = 0,014) y *Retama* (n = 6, Lambda Wilk = 0,8; $F_{2,3} = 0,16$; p = 0,9).

	Anthyllis	Stipa	Retama
	F	F	F
S (%P)	0,9 ^{n.s}	0,3 ^{n.s}	1 ^{n.s}
G (%P)	2,4 ^{n.s}	3,6 ^{n.s}	0,6 ^{n.s}
Tl (%P)	0,3 ^{n.s}	$1,5^{n.s}$	$0^{n.s}$
E (%P)	0,9 ^{n.s}	3,6 ^{n.s}	0,5 ^{n.s}

Los test *a posteriori* mostraron que en ninguna de las especies se produjeron diferencias estadísticamente significativas en ninguno de los componentes de partición por efecto del tamaño de la planta. El tamaño (edad) no afecta significativamente al volumen producido de ninguno de los componentes de partición.

Tampoco la inspección de los promedios para cada tamaño de planta de cada componente de partición de lluvia arroja tendencias claras en la evolución del reparto a medida que la planta crece (Tabla 5.4). En *Anthyllis*, el crecimiento de la planta estuvo asociado a una disminución de la trascolación libre y a un aumento del goteo. La producción de escorrentía cortical presenta un máximo en las plantas medianas y la evaporación un mínimo, pero ninguna de estas tendencias fue significativa. *Stipa* presenta una producción máxima de goteo y mínima de trascolación libre muy clara en las plantas medianas, pero no fue significativo. La evaporación y la escorrentía cortical no presentan una tendencia clara. En *Retama*, el crecimiento de la planta apenas afectó al reparto. De manera que, la trascolación libre permaneció invariable con la edad, la escorrentía cortical y las pérdidas por intercepción aumentaron ligeramente, mientras que el goteo disminuyó. Los resultados de *Retama* deben tomarse con precaución ya que en esta especie solo se trabajó con dos tamaños.

En cuanto al porcentaje de precipitación efectiva, fue mayor en las plantas medianas en el caso de *Anthyllis* y *Stipa*. En *Retama* disminuyó con el crecimiento (Tabla 5.4).

Tabla 5.4. Distribución de la lluvia expresada en porcentaje de la precipitación incidente total en *Anthyllis, Stipa* y *Retama*. Se muestra el promedio y la desviación estándar para las diferentes edades (tamaños) de la planta. Incluye solo los individuos vigorosos. En cada tamaño n = 3. No hubo ninguna diferencia significativa en los porcentajes de cada componente entre ninguno de los tamaños.

		Anthyllis			Stipa	Re	Retama	
	Pequeñas	Medianas	Grandes	Pequeñas	Medianas	Grandes	Pequeñas	Medianas
Escorrentía cortical (%P)	20 ± 8	22 ± 14	13 ± 6	16 ± 7	12 ± 10	12 ± 7	21 ± 3	25 ± 6
Goteo (%P)	34 ± 5	44 ± 14	47 ± 8	47 ± 18	77 ± 14	58 ± 9	27 ± 13	20 ± 11
Trascolación libre (%P)	33 ± 18	25 ± 34	18 ± 24	26 ± 23	2 ± 3	15 ± 17	45 ± 11	45 ± 9
Evaporación (%P)	13 ± 9	9 ± 6	22 ± 16	11 ± 3	12 ± 3	16 ± 1	6 ± 1	10 ± 9
Precipitación efectiva (%P)	87 ± 9	91 ± 6	78 ± 16	89 ± 3	91 ± 2	84 ± 1	94 ± 1	90 ± 9

Se puede concluir que el crecimiento de la planta no dio lugar a variaciones significativas en el balance final de partición de lluvia en *Anthyllis* y *Retama*, pero si en *Stipa*. Aunque en *Stipa* el crecimiento si produjo diferencias en el proceso global de partición, no las hubo para ninguno de los componentes individuales de partición. Por tanto, los individuos pequeños no parecen ser más efectivos colectando escorrentía cortical.

5.2.2.3.2. El estado de la planta

El efecto de la senescencia se estudió solamente en los tamaños mediano y grande de *Anthyllis* y *Stipa*, porque no suele presentarse senescencia en los individuos jóvenes, ni en ningún tamaño de *Retama*. Para comprobar la significación del efecto de la senescencia se realizó un análisis de la varianza factorial multivariante, independiente en cada especie, para los factores tamaño (mediano y grande) y estado (vigoroso, senescente) y su interacción.

Los resultados del MANOVA (Tabla 5.5) indican que **en** *Anthyllis*, el balance final de **partición varió significativamente con el estado de la planta y en concreto varía significativamente en el volumen de escorrentía cortical.** El porcentaje de escorrentía cortical media en las senescentes, casi dobló al de las vigorosas tanto en las plantas medianas como en las grandes (Fig 3.5 y Tabla 5.6). Por otra parte, aunque de forma no significativa, la trascolación libre y el goteo disminuyeron con la senescencia en ambos tamaños, mientras que la evaporación no mostró tendencia clara (no varió en las medianas senescentes y aumentó en las grandes senescentes) (Tabla 5.6).

Tabla 5.5. En *Anthyllis*, resultados del MANOVA factorial de dos factores: tamaño (mediano y grande) y estado (vigorosa, senescente). En la tabla se muestran los valores de la F para el efecto univariante de los factores tamaño, estado y su interacción (tam*est) en cada componente de la partición de la lluvia expresado en % de la lluvia total (%P): escorrentía cortical, goteo, trascolación libre y evaporación. Datos transformados. El nivel de significación se indica con ***, ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente; n.s = no significativo. Los resultados del análisis multivariante consideran simultáneamente los cuatro componentes de la partición y fueron: estado (n = 12; Lambda Wilks = 0,2; $F_{3,5} = 5,6$; p = 0,046) y tamaño*estado (n = 12; Lambda Wilks = 0,9; $F_{3,5} = 0,2$; p = 0,9). Los resultados para el factor tamaño no incluyen las plantas pequeñas, luego su interés es limitado, por eso se muestran en color más claro.

		Anthyllis					
	tamaño	estado	tam*est				
Escorrentía cortical (%P)	2,7 ^{n.s}	7,5 *	0,1 ^{n.s}				
Goteo (%P)	2,0 ^{n.s}	1,6 ^{n.s}	0,6 ^{n.s}				
Trascolación libre (%P)	1,4 ^{n.s}	0,5 ^{n.s}	0,4 ^{n.s}				
Evaporación (%P)	8,3*	0,2 ^{n.s}	0,2 ^{n.s}				

El efecto de la senescencia en la producción de escorrentía cortical fue significativo en las *Anthyllis* grandes (n = 6; t_4 = 3,9; p = 0,01) pero no en las medianas (n = 6; t_3 = -1,2; p = 0,3) (Fig 5.3).



Fig 5.3. En *Anthyllis*, variaciones en la producción de escorrentía cortical debidas a la senescencia. Se compara el promedio y desviación estándar de la escorrentía cortical que generaron las plantas vigorosas (blanco) y senescentes (negro) en cada tamaño (medianas y senescentes), n = 3 en cada grupo.

Tabla 5.6. Efecto de la senescencia en la partición de lluvia de *Anthyllis* y *Stipa*. Se comparan los promedios y desviación estándar de cada componente de la partición de lluvia en individuos vigorosos y senescentes en los tamaños mediano y grande. n = 3 en cada estado. Valores seguidos por letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre estados (t-test, p < 0,05).

		Ant	hyllis			Stipa				
	Medianas		Gr	Grandes		Medianas		Grandes		
	vigorosas	senescentes	vigorosas	senescentes	vigorosas	senescentes	vigorosas	senescentes		
Escorrentía cortical (%P)	22 ± 14^a	34 ± 10^{b}	13 ± 6	27 ± 3	12 ± 10	7 ± 4	12 ± 7	3 ± 2		
Goteo (%P)	44 ± 14	33 ± 11	47 ± 8	45 ± 2	77 ± 14 ^a	42 ± 12^{b}	58 ± 9	61 ± 18		
Trascolación libre (%P)	25 ± 34	24 ± 19	18 ± 24	2 ± 2	2 ± 3^{a}	35 ± 8^{b}	15 ± 17	20 ± 19		
Evaporación (%P)	9 ± 6	9 ± 2	22 ± 16	26 ± 1	12 ± 3	16 ± 6	16 ± 1^{a}	19 ± 1 ^b		
Precipitación efectiva (%P)	91 ± 6	91 ± 2	78 ± 16	74 ± 1	91 ± 2	84 ± 6	84 ± 1	85 ± 5		

El comportamiento de *Stipa* es aproximadamente el contrario: la escorrentía cortical disminuye con la senescencia, la trascolación libre y la evaporación aumentan y el goteo disminuye en los individuos medianos y aumenta ligeramente en los grandes (interacción) (Tabla 5.6). No se encontraron diferencias estadísticas significativas en el balance final de partición de lluvia por efecto de la senescencia en *Stipa* (n = 12; Lambda Wilks = 0,45; F_{4,5} = 1,5; p = 0,3), aunque la raíz de la trascolación libre sí fue significativamente diferente entre plantas vigorosas y senescentes (n = 12; F_{1,8} = 5,42; p = 0,048), así como también fue significativa la interacción entre el tamaño y el estado de la planta en el caso del goteo (n = 12; F_{1,8} = 5,96; p = 0,040) (Fig 5.4).

Si tenemos en cuenta el sistema radicular superficial de *Stipa*, adaptado a aprovechar el agua de las capas superiores del suelo, en el caso de que la materia muerta (hojarasca) hubiese servido como una superficie suplementaria de recolección de agua, la trascolación debería verse incrementada. La trascolación permanece invariable con la senescencia en las plantas medianas y aumenta ligeramente (8%) en las plantas grandes, en conjunto, tampoco resultó significativo un incremento de trascolación con la senescencia.



Fig 5.4. En *Stipa*, variaciones en la producción de trascolación libre debidas a la senescencia en individuos medianos y grandes. Se compara el promedio y desviación estándar de la trascolación libre que generaron las plantas vigorosas (blanco) y senescentes (negro) en cada tamaño (medianas y senescentes), n = 3 en cada grupo.

Por otra parte, el agua disponible para la planta, en términos de precipitación efectiva, apenas se vio afectada con la senescencia en ninguna de las dos especies. Si comparamos el porcentaje medio de precipitación efectiva encontrada en los individuos senescentes y vigorosos encontramos que, en *Anthyllis*, la senescencia no varía el porcentaje de

precipitación efectiva en los individuos medianos, pero disminuye un 4% en los grandes senescentes (Tabla 5.6). Por el contrario, en *Stipa*, la precipitación efectiva disminuye en los medianos senescentes un 8% y apenas varia en los grandes senescentes. No obstante, aunque la precipitación efectiva apenas varía, la distribución del agua en el suelo bajo la copa de *Anthyllis* si se ve bastante afectada: al duplicarse la cantidad de agua de lluvia que alcanza el suelo vía escorrentía cortical en las senescentes, la cantidad de lluvia que se infiltra en el suelo alcanzando capas más profundas es mucho mayor en estas plantas.

Se puede concluir que a escala de planta, la mayor producción de escorrentía cortical encontrada en los individuos senescentes medianos y grandes de *Anthyllis* (Fig 5.3), apoya la hipótesis de que **las ramas secas que permanecen durante periodos muy prologados en la copa de** *Anthyllis* **parecen actuar como superficies colectoras de escorrentía cortical suplementarias. En el caso de** *Stipa*, la elevada cantidad de materia muerta que se acumula en la copa, no parece aportar ningún beneficio a las plantas senescentes en cuanto a la redistribución del agua de lluvia, pero tampoco supone ningún perjuicio puesto que apenas modifica la trascolación.

5.3. La partición de lluvia en relación al área que recibe cada flujo: las razones de partición

5.3.1. Metodología para obtener las razones de partición

La importancia de la partición de lluvia en la redistribución de la lluvia en el suelo se entiende mejor expresando los volúmenes finales de partición en relación a la lluvia que habría alcanzado la superficie del suelo que recibe el componente de partición correspondiente en ausencia de la planta. De esta manera, la escorrentía cortical se puede expresar en relación a la lluvia que, si no hubiera estado la planta, habría caído en una superficie igual a la del área basal del tallo. Análogamente, el goteo y la trascolación libre se expresarían en relación a la lluvia que habría caído en la superficie comprendida entre el perímetro exterior de la proyección de la copa y el del área basal del tallo. Se asume que todas las gotas que caen sobre el área basal no contribuirán a generar goteo ni trascolación libre, sino escorrentía cortical. Las pérdidas por intercepción se relacionarían con la lluvia que habría caído sobre toda la proyección de la copa, puesto que la evaporación ocurre en toda la copa. Esta expresión de la evaporación coincide con la evaporación expresada en porcentaje de la lluvia total estudiada ya en el apartado anterior, de manera que no se tratará de nuevo.

En el caso de la escorrentía cortical, la expresión que la relaciona con la lluvia que habría caído en la superficie del suelo que la recibe coincide con la razón del efecto embudo, o *funnelling ratio*, propuesto por Herwitz (1986). El *funnelling ratio* es una forma muy conveniente de comparar volúmenes de escorrentía cortical entre especies, e individuos de la misma especie (Aboal *et al.*, 1999). El *funnelling ratio* es una medida comparada del volumen de escorrentía cortical generado por la planta y el volumen de precipitación que habría sido capturado por un embudo con un orificio igual al del área basal de la planta. *Funnelling ratios* > 1 indican que otras fracciones de la planta Herwitz (1986). El *funnelling ratio* (FR) es adimensional y se calcula como:

$$FR = \frac{Svol}{AB*P}$$
(5.1)

En donde Svol es el volumen de escorrentía cortical (l) generado por una planta con un determinado área basal AB (m²), durante un evento con una precipitación total P (mm)

Análogamente, el goteo se expresó como la medida comparada del volumen de goteo Gvol (l) generado por la planta, y la precipitación total P (mm) caída en la superficie comprendida entre la proyección de la copa Proy (m²), y el área basal AB (m²). Así, la razón de goteo GR, se expresa como:

$$GR = \frac{Gvol}{(Proy - AB) * P}$$
(5.2)

El mismo procedimiento se aplicó para estimar la razón de trascolación libre TIR, a partir del volumen de trascolación libre recogido Tlvol (l):

$$TlR = \frac{Tlvol}{(Proy - AB) * P}$$
(5.3)

163

Análisis estadístico

Para estimar del efecto de los tres factores: especie, edad y estado en las razones de partición de lluvia se realizó un análisis de la varianza factorial fraccionado. El ANOVA fue factorial porque los niveles dentro de los factores no se eligen al azar y compararlos tiene sentido. El diseño factorial fue fraccionado porque no están presentes todas las posibles combinaciones de los factores, debido a que no tenemos plantas jóvenes senescentes en ninguna especie, ni senescentes de cualquier edad en *Retama*. En el modelo se introdujeron las interacciones de segundo orden (lineal*lineal). Como consecuencia de la ausencia de algunas combinaciones entre factores, las interacciones entre factores se confunden (Berthouex & Brown, 2002), por lo que no serán interpretadas. Para obtener normalidad y homocedasticidad en las variables dependientes (razones de escorrentía cortical, goteo y trascolación libre) se llevaron a cabo las transformaciones Box Cox (ver Capítulo 3, págs. 63-64).

5.3.2. Resultados

5.3.2.1. Factores que determinan las razones de partición de lluvia

Los resultados del ANOVA factorial fraccionado nos permiten identificar qué factores (especie, tamaño o estado de la planta) contribuyen a modificar significativamente las razones de partición de lluvia. Las razones del efecto embudo o *funnelling ratio* se vieron afectadas significativamente por la especie, el tamaño y el estado de la planta. Las razones de goteo variaron significativamente solo entre especies. Las razones de trascolación libre variaron significativamente por efecto de la especie y del estado de la planta. No se produjo ninguna interacción significativa entre los factores (Tabla 5.7).

Tabla 5.7. Resumen de los efectos de los factores (especie, tamaño y estado de la planta) en las razones de partición de lluvia. Los resultados proceden del análisis factorial fraccionado realizado en cada razón de partición (n = 36). El nivel de significación se indica con ***, ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente; n.s = no significativo. Datos transformados.

	Factores				Interacciones			
	especie (1)	tamaño (2)	estado (3)	1	*2	1*3	2*3	
Ln (FR)	168 ***	4,2 *	12,3 **	0,	1 ^{n.s}	4,02 ^{n.s}	0,05 ^{n.s}	
Raíz (GR)	14,6 ***	2,4 ^{n.s}	4,2 ^{n.s}	1,	7 ^{n.s}	0,0 ^{n.s}	3,1 ^{n.s}	
Raíz (TlR)	6,8 **	2,4 ^{n.s}	7,2 *	0,8	8 ^{n.s}	3,4 ^{n.s}	2,8 ^{n.s}	

La razón del efecto embudo transformada fue el único componente de la partición de lluvia que varió significativamente por efecto de los tres factores (especie, tamaño y estado). En el contexto de la regresión, el modelo matemático para un diseño experimental factorial que incluye factores con dos y tres niveles y las interacciones de segundo orden es:

$$y = b_0 + b_1 x_1 + b_1 x_1^2 + b_2 x_2 + b_2 x_2^2 + b_3 x_3 + b_4 x_1 x_2 + b_5 x_1 x_3 + b_6 x_2 x_3 + e$$
(5.4)

En donde, si utilizamos este modelo para expresar la razón del efecto embudo en función de los tres factores cuyo efecto fue significativo: y es el logaritmo de la razón de embudo, x_1 , x_2 y x_3 son los niveles de los 3 factores, sus productos son las interacciones, los coeficientes de regresión b₁₋₆ indican la magnitud del efecto lineal o cuadrático de cada factor o interacción y *e* es el error residual. El modelo incluye términos cuadráticos para los factores que poseen tres niveles (en nuestro caso los factores especie y tamaño). Mientras un factor de dos niveles solo permite identificar efectos lineales, los factores de tres niveles permiten identificar también efectos cuadráticos (Berthouex & Brown, 2002).

La aritmética de ajustar un modelo de regresión (como el de la ecuación 5.4) a un diseño factorial y la de estimar los efectos de la manera estándar es virtualmente idéntica (Berthouex & Brown, 2002). Los cálculos son casi idénticos a los del cálculo de los efectos en análisis de la varianza factorial (Berthouex & Brown, 2002) y utilizan las matrices que se generan durante la estimación de estos efectos. Por tanto, los coeficientes de regresión se estimaron mediante algebra matricial. Los resultados de la estimación de los coeficientes b₁₋₆ se muestran en la Tabla 5.8.

Tabla 5.8. Resultados del análisis factorial mediante técnicas de regresión. Se evalúa el efecto lineal (L) y cuadrático (Q) de los factores especie SP (1), tamaño (2) y estado (3) en la razón del efecto embudo transformada. El modelo de regresión fue significativo (n = 36, R² adj= 0,93, p = 0,001).

	b	Err. Std.	t(27)	р	Cnf. Lim. -95%	Conf. Lim. +95%
Intercepto	321	36	9,0	0,000	248	395
(1) $SP(L)$	-254	28	-9,2	0,000	-311	-198
SP (Q)	66	5	12,8	0,000	56	77
(2) tamaño (L)	-17	21	-0,8	0,427	-61	27
tamaño (Q)	-0,2	6	0,0	0,975	-12	11
(3) estado (L)	5	29	0,2	0,867	-54	64
1*2	1,5	5	0,3	0,748	-8	11
1*3	-18	9	-2,0	0,055	-37	0,4
2*3	2	9	0,2	0,826	-17	22

El modelo final, función de la especie *S*, el tamaño *T* y el estado *E* de la planta es:

$$Ln(FR) = 321 - 254 * S + 66 * S^{2} - 17 * T - 0, 2 * T^{2} + 5 * E + 1, 5 * S * T - 18 * S * E + 2 * T * E$$
(5.5)

Si en la ecuación 5.5 sustituimos a) S, por el código de la especie: 1 para *Anthyllis*, 2 para *Stipa* y 3 para *Retama*; b) T, por los códigos de tamaño 1: pequeño, 2: mediano y 3: grande y c) E, por los códigos de estado: 1 para las vigorosas y 2 para las senescentes, se puede estimar la razón del efecto embudo para cada individuo de las tres especies con una buena precisión (Fig 5.5).



Fig 5.5. Relación entre las razones del efecto embudo (FR) observadas y estimadas. La razón del efecto embudo se estimó en función de la especie, el tamaño y el estado de la planta a partir de la ecuación 5.5. *Stipa*: cuadrados negros, *Anthyllis*: triángulos blancos y *Retama*: círculos grises. Se incluyen todas las plantas, n = 15, 15 y 6 respectivamente. Razones del efecto embudo transformadas logarítmicamente.

Como los datos empíricos de partición se han obtenido utilizando lluvia simulada de intensidad constante (precipitación rectangular), esta función no tiene valor predictivo fuera de las condiciones experimentales en las que se obtuvo. Su interés estriba en que los valores absolutos de los coeficientes de regresión estandarizados permiten comprender la importancia relativa de cada factor. Los coeficientes de regresión estandarizados del modelo de regresión

propuesto (ecuación 5.5) muestran que el efecto del factor especie es el que más peso tiene en la razón del efecto embudo, y el del tamaño el que menos (Fig 5.6).



Fig 5.6. Efectos estandarizados de los tres factores en la razón del efecto embudo. Se muestran la magnitud de los efectos lineales (L) y cuadráticos (Q) de los factores especie (SP) (1), tamaño (size) (2) y estado (3). La línea vertical discontinua muestra como de alto debe ser el efecto de un factor para ser estadísticamente significativo.

5.3.2.2. Variaciones en las razones asociadas a la especie

Excepto en los espartos más grandes, las razones del efecto embudo fueron siempre mayores que 1 (Tabla 5.9), indicando que otras fracciones de la copa, diferentes del tallo, están contribuyendo positivamente a generar escorrentía cortical.

Tabla 5.9. Razones del efecto embudo (FR), razones de goteo (GR) y de trascolación libre (TIR)
cada planta de las tres especies. En cada especie las plantas se presentan en orden creciente de la razón d
efecto embudo. Los individuos se identifican mediante dos letras y dos números. Las dos letras iniciales indica
la especie, con AC: Anthyllis, ST: Stipa y RS: Retama. Entre paréntesis se indica el tamaño (G: grande; M
mediano; P: pequeño) y el estado (V: vigorosa y S: senescente) de la planta.

	1	Anthyll	is		Stipa					Retama	ı
	FR	GR	TIR		FR	GR	TIR		FR	GR	TIR
AC05(GV)	15	0,5	0	ST11 (GS)	0,2	0,5	0,40	RS01 (MV)	62	0,32	0,4
AC10(MS)	40	0,2	0,4	ST13 (GS)	0,3	0,9	0	RS06 (MV)	100	0,10	0,4
AC14(GS)	43	0,4	0,02	ST06(MS)	0,7	0,3	0,47	RS03 (PV)	124	0,40	0,4
AC06(GS)	45	0,5	0	ST15 (GS)	0,7	0,7	0,26	RS02 (MV)	152	0,17	0,6
AC13(MS)	59	0,4	0,03	ST05 (MV)	0,9	0,9	0	RS04 (PV)	172	0,15	0,6
AC15(GS)	72	0,5	0,03	ST09 (MS)	1,0	0,4	0,37				
AC03b(GV)	88	0,5	0,09	ST03 (GV)	1,3	0,7	0,12				
AC09(PV)	109	0,4	0,2	ST07 (MS)	1,3	0,6	0,30				
AC11(GV)	119	0,4	0,5	ST10 (GV)	1,6	0,5	0,34				
AC12(MS)	135	0,4	0,3	ST02 (MV)	3,2	0,9	0				
AC04(MV)	153	0,5	0,01	ST12 (GV)	3,5	0,7	0				
AC07(MV)	182	0,3	0,5	ST08 (PV)	4,9	0,4	0,47				
AC01(PV)	348	0,4	0,3	ST04 (PV)	6,7	0,4	0,32				
AC02(PV)	399	0,3	0,2	ST14 (MV)	7,0	0,6	0,06				
AC01b(PV)	415	0,3	0,6	ST01 (PV)	9,9	0,7	0				

Las razones del efecto embudo fueron muy altas y variables tanto inter como intraespecíficamente (Tabla 5.9). La dispersión intraespecífica en los valores de la razón del efecto embudo fue muy alta, con valores muy diferentes entre plantas de la misma especie, como muestran las elevadas desviaciones estándar. *Anthyllis* mostró la razón del efecto embudo más alta y el rango de valores más amplio. La razón de embudo fue mucho más baja en *Stipa* e intermedio en *Retama* (Tabla 5.10). Las razones de goteo y trascolación libre mostraron un comportamiento similar al que tienen cuando ambos componentes del reparto se expresan en % de la precipitación, con razones de goteo más altas en *Stipa* y bajas en *Retama*. Y a la inversa para las razones de trascolación libre: más altas en *Retama* y bajas en *Stipa*.

Los coeficientes de variación mostraron que la variabilidad en la razón del efecto embudo fue más alta en *Anthyllis* y *Stipa* y más baja en *Retama* (Tabla 5.10). Este resultado debe estar relacionado con que en *Retama* no tenemos plantas grandes, el rango de tamaños es menor y por tanto la variabilidad en la razón del efecto embudo también. Por otra parte, las

razones de goteo y trascolación libre fueron más variables en la especie en la que fueron menos abundantes (*Retama y Stipa* respectivamente).

	Razones de pa	artición	C.V.	C.V.			
	FR GR		TIR	FR	GR	TlR	
Anthyllis	203 ± 147	$0,4 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,2$	72	23	81	
Stipa	4 ± 3	$0,6 \pm 0,2$	$0,1 \pm 0,2$	71	30	126	
Retama	134 ± 49	$0,2 \pm 0,1$	$0,5 \pm 0,1$	36	49	19	

Tabla 5.10. Media, desviación estándar y coeficiente de variación (C.V.) de las razones de partición en las tres especies. Se incluyen solo individuos vigorosos.

5.3.2.3. Variaciones en las razones de partición asociadas al tamaño y estado de la planta

Cuando en cada especie, las plantas se ordenan en orden creciente de la razón del efecto embudo, quedan ordenadas simultáneamente en orden decreciente de tamaños (Tabla 5.9). Por tanto, en las tres especies el efecto embudo disminuye a medida que la planta crece (Fig 5.7). Si exploramos el efecto de la senescencia, comparando los promedios de vigorosas y senescentes en cada edad (Fig 5.7) encontramos que en *Stipa*, las razones del efecto embudo de las plantas senescentes fueron bastante menores que en las vigorosas, tanto en las plantas medianas, como en las grandes. En *Anthyllis* las razones del efecto embudo fueron también inferiores en las plantas medianas, pero no hubo diferencia en las grandes. En esta especie, el efecto de la senescencia varía con el tamaño de la planta, se produce una interacción entre el tamaño y el estado de la planta.



Fig 5.7. Variaciones en la razón del efecto embudo con el tamaño y el estado de la planta en *Anthyllis*, *Stipa* y *Retama*. Se presenta el promedio y desviación estándar de las razones del efecto embudo para cada tamaño (1: pequeñas, 2: medianas y 3: grandes), en los individuos vigorosos (símbolos blancos) y senescentes (símbolos negros). Razones del efecto embudo transformadas logarítmicamente. En cada tamaño y estado n = 3.

Las razones de goteo, considerando solo los individuos vigorosos, fueron más altos en *Stipa*, intermedios en *Anthyllis* y menos importantes en *Retama* (Tabla 5.9). Como las razones del efecto embudo disminuyeron con el crecimiento de la planta parece lógico pensar que las razones de goteo aumentarán con el desarrollo de la misma. Sin embargo, **con el crecimiento de la planta las razones de goteo aumentaron en** *Anthyllis*, **decrecieron en** *Retama*, **y ofrecieron un máximo en las** *Stipa* **de tamaño intermedio** (Fig 5.8). En cuanto a la senescencia, ésta contribuyó a disminuir la razón de goteo en las plantas de tamaño mediano de ambas especies, mientas que apenas afectó a las grandes. **El efecto de la senescencia en las razones de goteo varía según el tamaño de la planta, por tanto se produce una interacción entre los factores tamaño y estado**.



Fig 5.8. Variaciones en la razón de goteo con el tamaño y el estado de la planta en *Anthyllis*, *Stipa* y *Retama*. Se presenta el promedio y desviación estándar de las razones de goteo transformadas (raíz cuadrada), para cada tamaño (1: plantas pequeñas, 2: medianas y 3: grandes), en los individuos vigorosos (símbolos blancos) y senescentes (símbolos negros). En cada tamaño y estado n = 3.

La razón de trascolación libre se mostró en la Tabla 5.10. *Anthyllis* presenta el ratio de trascolación libre más baja y *Retama* la más alta.

5.4. Características de la copa relacionadas con la partición de lluvia

En el apartado anterior se ha encontrado que i) las razones del efecto embudo están afectados por los tres factores (especie, edad y estado de la planta), ii) las razones de goteo fueron diferentes solamente entre especies, pero no estuvieron afectados por el tamaño o la edad de la planta y iii) las razones de trascolación libre se vieron afectadas por la especie y el estado de la planta, pero no por su tamaño. Con el ánimo de seguir profundizando en los factores que afectan a la partición de lluvia, la cuestión que surge es: ¿cuáles son los principales atributos de la copa de la planta que están implicados en la estrategia de partición particular de cada especie?

5.4.1. Metodología para identificar las características de la copa implicadas en la partición

Para identificar las propiedades de la copa que dirigen la partición de lluvia, se exploraron las relaciones existentes entre las razones de partición y los atributos de la copa, ambos sin transformar, mediante su representación gráfica y análisis de correlación utilizando el Test no paramétrico de Spearman, para todas las posibles combinaciones razón de partición-propiedades de la copa. No se hizo una selección previa de atributos de la copa, ante la falta de expectativas previas o hipótesis de partida. Los atributos de la copa que mostraron algún patrón definido en su relación con los volúmenes de partición, o un alto grado de correlación, fueron seleccionadas como potenciales variables predictoras de la partición de lluvia. A continuación se identificó el tipo de relación entre ambos para proponer una función capaz de predecir los volúmenes de partición a partir de atributos de la copa y de la precipitación. En el próximo punto se explica más detalladamente.

5.4.2. Resultados: características de la copa implicadas en la partición

5.4.2.1. Razón de goteo

La razón de goteo mostró una relación linear con la porosidad de la copa, valida para las tres especies. La razón de goteo aumenta a medida que disminuye la porosidad de la copa (Fig 5.9). La porosidad de la copa se expresa como la cantidad de trascolación libre en porcentaje de la lluvia total (p).



Fig 5.9. Relación entre la razón de goteo y la porosidad de la copa. La razón de goteo se relaciona linear y negativamente con la porosidad de la copa en *Anthyllis* ($R^2 = 0.63$), *Stipa* ($R^2 = 0.82$) y *Retama* ($R^2 = 0.93$). Se incluyen los individuos de todas las edades y estados n = 15, 15 y 6 respectivamente.

La relación entre la razón de goteo GR y la porosidad de la copa p es por tanto:

$$GR = a + b^*(p) \tag{5.6}$$

En donde *a* y *b* son parámetros cuyo valor depende de la especie.

Despejando el volumen de goteo de la expresión de la razón de goteo (ecuación 5.2):

Gvol = GR * (Proy - AB) * P

y sustituyendo la razón de goteo GR por su relación linear con la porosidad de la copa (ecuación 5.6), el volumen de goteo puede expresarse como:

$$Gvol = (a + b * p) * (Proy - AB) * P$$
(5.7)

En donde Gvol es el volumen final de goteo (l) que ha generado una planta con un área basal AB (m²), una proyección de copa Proy (m²) y porosidad de la misma p (%), al final de un evento lluvioso en el que ha caído una precipitación total P (mm).

La relación de la ecuación 5.7 describe la relación entre el goteo, los atributos de la copa y las características de la precipitación en *Anthyllis*, *Stipa* y *Retama*, siendo el valor de los parámetros a y b dependiente de la especie de que se trate. Con a = 0,479 y b = -3,71 en *Anthyllis*, a = 0,788 y b = -9,556 en *Stipa* y a = 0,78 y b = -0,01 en *Retama*.

5.4.2.2. Razón del efecto embudo

La razón del efecto embudo mostró una relación potencial con el cociente: proyección/(AB*altura) en *Anthyllis* y una relación potencial con el número total de ramas exteriores en *Retama* (Fig 5.10). No se encontró ningún atributo de la copa medido en *Stipa*, que se relacionara con la razón del efecto embudo.



Fig 5.10. Relaciones entre la razón del efecto embudo (*funnelling ratio*) y los atributos de la copa. La razón del efecto embudo se relacionó con a) el cociente proyección/(BA*altura) en *Anthyllis* y b) el número total de ramas exteriores en *Retama*. No se relacionó con ningún atributo medido en *Stipa*. En ambos casos los dos ejes se representan en escala logarítmica para visualizar la relación potencial. Se han incluido los individuos de todas las edades y estados. n = 14 para *Anthyllis* (triángulos blancos) y n = 6 para *Retama* (círculos grises).

En *Anthyllis* la razón del efecto embudo mostró una relación potencial con el cociente morfológico, de manera que:

$$FR = a * \left(\frac{\text{proy}}{AB * h}\right)^{b}$$
(5.8)

Por el mismo procedimiento desarrollado con la razón de goteo, si despejamos el volumen de escorrentía cortical Svol de la ecuación de la razón del efecto embudo (ecuación 5.1) y sustituimos en ella la razón del efecto embudo (FR) por la expresión de la ecuación 5.8 obtenemos:

$$\operatorname{Svol} = \left[a * \left(\frac{\operatorname{Proy}}{\operatorname{h}} \right)^{b} \right] * \left(\operatorname{AB} \right)^{1-b} * \operatorname{P}$$
(5.9)

En *Retama*, la relación potencial fue con el número total de ramas exteriores (N), de manera que siguiendo el mismo procedimiento, la expresión final para el volumen de escorrentía cortical es:

$$Svol = \left[a^* (N)^b\right]^* AB^* P$$
(5.10)

En definitiva, en *Anthyllis* y *Retama* el volumen total de escorrentía cortical que genera una planta puede estimarse con las ecuaciones 5.9 y 5.10 respectivamente, como la interacción entre la precipitación total P (mm), el área basal AB (m²) y el cociente morfológico proy/(AB*h) en el caso de *Anthyllis*, o el número total de ramas exteriores (N) en el caso de *Retama*.

5.4.2.3. Razón de trascolación libre

La única propiedad de la copa que se relacionó con la razón de trascolación libre fue la porosidad de la copa. Pero la porosidad de la copa es una expresión que depende directamente de la trascolación libre, ya que la porosidad de la copa es la trascolación libre total expresada en porcentaje de la precipitación total. El hecho de que ninguna otra característica de la copa parezca relacionada con la porosidad de la copa justificó introducir la trascolación libre como un parámetro en el modelo dinámico, que veremos en el próximo capítulo.

Las expresiones propuestas se han obtenido para una única intensidad de precipitación, por lo que sus parámetros cambiarán para otras intensidades de lluvia. No obstante, estas ecuaciones sirven para detectar asociaciones estructura de la copa–volúmenes de partición, potencialmente útiles para encontrar relaciones más generales en condiciones de precipitación variables. Actualmente solo son válidas para las condiciones experimentales de precipitación, viento, temperatura y humedad del aire.

5.4.2.4. Evaluación de las funciones propuestas

Los errores cometidos por las funciones propuestas fueron evaluados en el ámbito de las condiciones experimentales, con vista a posteriores desarrollos de ecuaciones más generales. Para ello, las ecuaciones anteriores se utilizaron para estimar los volúmenes de partición en cada planta. La figura 5.11 muestra una buena concordancia entre los valores estimados y observados de los volúmenes de partición expresados en mm respecto de la proyección de la copa.



Fig 5.11. Relación entre los valores observados y estimados del a) volumen de goteo en las tres especies, b) la escorrentía cortical en *Anthyllis* y *Retama*. *Anthyllis*: triángulos blancos, *Stipa*: cuadrados negros y *Retama*: círculos grises.

5.4.3. Conclusiones: características de la copa implicadas en la partición

Se puede concluir que los principales volúmenes de partición pueden estimarse a partir de las propiedades de la copa y la precipitación en *Retama*. En *Stipa* la razón del efecto embudo no se relacionó directamente con ninguna de las propiedades de la copa medidas en esta especie, lo que impide estimar el volumen final de escorrentía cortical en función de ellas en esta especie. Sin embargo, dado que la escorrentía cortical en *Stipa* es el volumen menor, podemos decir que los componentes de partición de lluvia más abundantes en cada especie pueden ser estimados a partir de las funciones de la estructura de la copa y la precipitación propuestas, y que en resumen son las que aparecen en la Tabla 5.11:

Tabla 5.11. Resumen de las funciones propuestas para estimar los volúmenes de partición generados en cada especie tras una precipitación incidente P (mm). Los volúmenes de partición se estiman en litros y son Svol: volumen de escorrentía cortical y Gvol: volumen de goteo. Las propiedades de la copa implicadas son N: número exterior de ramas, AB: área basal (m²), Proy: proyección de la copa (m²), h: altura (m) y *p*: porosidad de la copa (%P).

	Retama	Anthyllis	Stipa
Escorrentía cortical (l)	$Svol = [3,69*(N)^{-1,02}]*AB*P$	$svol = \left[0,30*\left(\frac{Proy}{h}\right)^{0.59}\right]*(AB)^{0.41}*P$	
Goteo (l)	Gvol=(0,78-0,01* <i>p</i>)*(Proy-AB)*P	Gvol=(0,48-3,71* <i>p</i>)*(Proy-AB)*P	Gvol=(0,79–9,56* <i>p</i>)*(Proy–AB)*P

5.5. Análisis de los volúmenes totales de partición separando los periodos de lluvia y secado.

Volviendo al análisis de los volúmenes de partición expresados de la forma estándar, es decir, respecto de la proyección de la copa, tres son las cuestiones que vamos a abordar para finalizar el estudio de los totales de partición y este capítulo:

• ¿Qué peso tiene, en cada periodo de la partición de lluvia, cada componente del reparto respecto del total que se genera?

- ¿Podríamos considerar alguno de los componentes de la partición despreciable en alguna etapa?
- ¿Qué relación existe entre los volúmenes finales de los distintos componentes de la partición de lluvia?

5.5.1. Análisis de la contribución de cada componente de la partición de lluvia en cada etapa de la misma

5.5.1.1. Introducción

Frecuentemente, para simplificar el estudio de la partición de lluvia, las investigaciones se realizan durante el periodo de secado, en el que es más sencillo cuantificar los flujos, y los resultados se extrapolan al periodo de lluvia. Pero, **¿cual es el verdadero origen de los volúmenes finales de la partición, el periodo de lluvia o el de secado?**

Durante una lluvia rectangular de intensidad constante se puede considerar el proceso de partición dividido en tres periodos: mojado, saturación (en el que se estabiliza el almacén en la copa como consecuencia de un equilibrio entre entradas y salidas de agua) y secado. Cuanto más largo sea el periodo de lluvia, más determinará el reparto final, puesto que una vez que deja de llover, durante el secado solo queda disponible para el reparto el agua almacenada en la copa al final de la precipitación. En cambio, durante la lluvia, la cantidad de agua disponible para el reparto dependerá de la capacidad de la lluvia para saturar la copa y de la duración del periodo de saturación, por tanto, de la intensidad de la lluvia, de su duración y del tamaño de la planta. Para lluvias muy cortas, que no completen la fase de mojado, el secado tendrá un peso importante en el reparto final. Sin embargo, para lluvias prolongadas en las que se alcance el periodo de saturación, los volúmenes finales estarán determinados principalmente por el reparto durante la lluvia. El periodo de saturación se alcanzará antes en las plantas pequeñas y con poca superficie aérea total porque en ellas la fase de mojado de la copa es más corta. Además, en las plantas pequeñas, la cantidad de agua almacenada en la copa al final de la lluvia, disponible para el reparto durante el secado, es menor. Por tanto, el peso de cada periodo en los volúmenes finales dependerá de la duración de los dos primeros

periodos respecto del de secado y del tamaño de la planta. Cuanto menor sea la planta más influirá en el reparto final, el periodo de lluvia.

5.5.1.2. Metodología para identificar el origen de los volúmenes de partición

Para estudiar el peso de cada periodo en el reparto final, se compararon los totales generados de cada componente de la partición durante el mojado, la saturación y el secado. El periodo de saturación fue diferente en cada individuo y considerablemente largo, por lo que su peso iba a ser muy alto. Para evitarlo, se identificó la duración del periodo de mojado y se seleccionó un periodo de saturación de la misma duración, el resto del periodo de saturación no se incluyó en el análisis.

5.5.1.3. Resultados: origen de los volúmenes de partición

Los volúmenes acumulados de cada componente de la partición, expresados en mm respecto de la proyección de la copa, generados durante el mojado, la saturación (ambos con igual duración) y el secado completo de la copa se compararon entre si (Fig 5.12).



Fig 5.12. Variaciones en los volúmenes de partición de lluvia durante el mojado, saturación y secado de la copa. Los totales de cada componente de partición se expresan en mm respecto de la proyección de la copa de la planta. Los componentes de la partición son E: evaporación, S: escorrentía cortical, G: goteo y Tl: trascolación libre.

Para una precipitación rectangular con una intensidad constante de 24 mm h⁻¹, en la que el periodo de saturación tiene la misma longitud temporal que el de mojado (16 minutos de media en Anthyllis, 10,5 en Stipa y 5 en Retama) la contribución de los distintos periodos (mojado, saturación y secado) al volúmen total de cada componente de la partición siguió el mismo patrón en las tres especies (Fig 5.12). En las tres especies, la escorrentía cortical y el goteo se producen principalmente durante el periodo de saturación, aunque también es importante la cantidad de ambos que se produce durante el mojado de la copa. En cambio, la contribución del periodo de secado al volumen final de escorrentía cortical y goteo es poco importante. En el caso de la evaporación, ésta se produce principalmente durante el secado, siendo mucho menos importante durante el mojado y menos aún durante la saturación de la copa. El componente principal de la evaporación durante el secado en Anthyllis y Stipa procede del agua almacenada en la copa una vez que el drenaje se hace despreciable (67 y 69% de la evaporación total en secado), mientras que en Retama la mayor parte de la evaporación durante el secado ocurre cuando la copa está drenando y solo un 23% después. Este comportamiento debe estar determinado por su baja capacidad de almacenamiento en la copa y la estructura abierta de la misma. En cuanto a la trascolación libre, obviamente no se produce durante el secado y su contribución es la misma en los periodos de mojado y saturación debido a que la metodología empleada para estimarla la consideró constante durante el evento lluvioso (ver Capítulo 4, pág. 137).

Durante el periodo de secado, la evaporación fue siempre el volumen más importante, le sigue la escorrentía cortical y el menos abundante el goteo (Fig 5.12). En este periodo siempre se recogió escorrentía cortical, pero hubo plantas que no generaron goteo. El 47, 40 y 33% de los individuos de *Anthyllis, Stipa y Retama* respectivamente no registraron goteo durante el secado. La mayoría de ellos fueron plantas de pequeño o mediano tamaño. En el 100%, 63% y 67% de las *Retama, Anthyllis y Stipa* respectivamente, que si presentaron goteo en secado, la cantidad que se generó de escorrentía cortical fue mayor que la de goteo durante el secado. Por tanto, mientras durante el periodo de lluvia (tanto en el mojado, como en saturación) la producción de goteo supera a la de escorrentía cortical, durante el secado suele ocurrir al contrario.

Estos resultados indican que el peso de cada componente de la partición en el reparto final, es diferente durante los periodos de mojado, saturación y secado. Lo que implica que estimar el reparto en uno de los periodos y extrapolar los resultados al resto puede introducir errores importantes en las estimaciones finales.

5.5.2. Importancia de cada componente de la partición en su producción final

5.5.2.1. Introducción

Otras veces el estudio del proceso de partición se ha simplificado considerando despreciable alguno de los componentes del reparto, bien durante todo el proceso, bien en alguna de las etapas en las que se considere divido. Así por ejemplo, unas veces se ha considerado despreciable el drenaje durante la etapa secado (Gash, 1979; Zeng *et al.*, 2000). O bien la escorrentía cortical durante el evento completo (Trimble *et al.*, 1954; Rutter *et al.*, 1971; Liu, 1997; Klaassen *et al.*, 1998). En otras ocasiones se han considerado nulas las pérdidas por intercepción durante la lluvia (Aston, 1979; Liu, 1997). ¿Podríamos considerar también nosotros alguno de nuestros componentes de la partición de lluvia despreciable, a fin de simplificar el estudio?

Para identificar si algún componente de la partición podía considerarse despreciable, los volúmenes generados en cada periodo se expresaron en porcentaje respecto del total generado del componente correspondiente durante un evento completo y en porcentaje de la precipitación total. Se considera el evento completo, por lo que a diferencia del apartado anterior, no se seleccionó un periodo de saturación de la misma duración que el de mojado.

5.5.2.2. Resultados

Vamos a considerar que se podrían despreciar aquellos componentes de la partición de lluvia que supongan, en las tres especies simultáneamente, menos del 10% del total que se genere del componente que se trate. Según este criterio se podría despreciar el goteo durante el secado, ya que en las tres especies supuso menos del 5% del total (Tabla 5.12). También podríamos despreciar la evaporación durante la etapa de saturación ya que, aunque se aproximó, no alcanzó el 10% de la evaporación total en ninguna de las especies.

		Anthyllis			Stipa			Retama		
	mojado	saturación	secado	mojado	saturación	secado	mojado	saturación	secado	
Е	$10,5\pm6,\!6$	8,7 ± 4,4	78,1 ± 11,4	8,8 ± 8,5	$7,6 \pm 7,4$	78,0 ± 15,5	19,4 ± 9,0	$9,7\pm4,4$	43,7 ± 15,9	
S	28,3 ± 19,7	$60,5\pm37,5$	$17,7\pm11,8$	$12,5 \pm 10,9$	$43,6\pm18,5$	10,6 ± 3,8	7,1 ± 3,8	$22{,}8\pm7{,}1$	$4,\!4 \pm 1,\!4$	
G	$43,2\pm23,9$	$61,2\pm39,1$	$3,4 \pm 4,4$	29,8 ± 11,9	$42,9 \pm 18,5$	$1,3\pm1,6$	$16,7 \pm 4,5$	21,1 ± 6,6	$1,\!4 \pm 1,\!4$	
Tl	44,9 ± 23,3	44,9 ± 23,3		40,7 ± 14,9	40,7 ± 14,9		20,4 ± 5,6	20,4 ± 5,6		

Tabla 5.12. Volúmenes de cada componente de partición de lluvia generados en cada periodo expresados en porcentaje del volumen total del componente respectivo producido al final del proceso de reparto. Se muestra el promedio y desviación estándar (%) de la evaporación E, escorrentía cortical S, goteo G y trascolación libre Tl, en los periodos de mojado, saturación y secado

No obstante, teniendo en cuenta por un lado, que el goteo es uno de los componentes del reparto en el que centramos nuestra atención y por otro, que la evaporación en el periodo de saturación está próxima al 10% fijado como umbral, **se decidió no considerar despreciable ningún componente del reparto en ninguno de los periodos.**

5.5.3. Relación entre los volúmenes finales de partición

5.5.3.1. Introducción

La partición de lluvia es el resultado de un balance entre las entradas (lluvia) y salidas de agua (flujos de partición). Por ello la relación entre las salidas debe ser muy estrecha, en el sentido de que parece lógico aventurar que cuanto más agua se retire de la copa por una vía, menos quedará disponible para ser canalizada por las otras.

5.5.3.2. Metodología

Para conocer la relación entre los volúmenes finales de los diferentes componentes de la partición se llevó a cabo un análisis de correlación entre los componentes de la partición utilizando el Test paramétrico de Pearson. Los volúmenes de partición se expresaron en mm respecto de la proyección de la copa y en porcentaje de la precipitación total: el análisis de correlación se realizó en cada especie y en las tres juntas. Se incluyeron las plantas de todos los tamaños y estados. Los componentes del reparto que no se distribuyeron normalmente fueron transformados según Box Cox (ver págs. 63-64).

5.5.3.3. Resultados

Examinando las relaciones entre los distintos volúmenes de partición expresados en <u>porcentaje respecto de la precipitación total</u> incluyendo los individuos de todas las edades y estados y las tres especies juntas, se observa que **la trascolación libre se correlaciona negativamente con el goteo y la evaporación**, pero no afecta al volumen de escorrentía cortical, ni considerando las tres especies juntas, ni a ninguna individualmente (Tabla 5.13). Por otra parte la **escorrentía cortical y el goteo se correlacionan negativamente** aunque con un coeficiente de correlación y nivel de significación más bajo (Tabla 5.13).

Analizando las especies por separado, la correlación negativa entre escorrentía cortical y goteo solo se mantiene en *Retama*. Por el contrario, la correlación negativa entre el goteo y la trascolación libre se confirman en *Anthyllis* y *Stipa*, pero no en *Retama*. La correlación negativa entre trascolación libre y evaporación solo se mantiene para *Anthyllis*. La evaporación se muestra independiente del resto de los volúmenes de partición en *Retama* (en donde debido a su estructura más abierta probablemente está más determinada por las características microclimáticas), en *Stipa* está relacionada con la escorrentía cortical (de forma inversa) y en *Anthyllis* con las producciones en forma de gota (trascolación libre y goteo). No se observó ninguna relación entre la cosecha de escorrentía cortical y la evaporación, excepto en *Stipa*.

Tabla 5.13. Resultados del análisis de correlación (Test de Pearson) entre los componentes de la partición de lluvia expresados en porcentaje de la precipitación total (%P): escorrentía cortical (S), goteo (G), trascolación libre (Tl) y evaporación (E). Se muestra el coeficiente de correlación y el nivel de significación de las correlaciones significativas con asteriscos: ***, ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente. En la segunda fila se indica la transformación realizada a los componentes de la partición que no se distribuyeron normalmente. Se incluyeron todos los individuos. n = 15, 15, 6 y 36 en *Anthyllis, Stipa, Retama* y las tres especies juntas (3 sspp) respectivamente.



Retama es la especie en donde menos relación parece existir entre los totales de partición, probablemente porque el tamaño muestral es menor. Ni la trascolación libre, ni la evaporación se correlacionan con ningún otro componente de partición en *Retama*, pese a ser los más y menos abundantes respectivamente. En *Anthyllis* es la escorrentía cortical la que no se correlaciona con ningún otro volumen de partición.

Si el análisis de correlación se realiza considerando solamente los individuos vigorosos, las relaciones anteriores se mantienen, excepto las que involucran a la evaporación: desaparecen las correlaciones significativas entre la evaporación y i) la escorrentía cortical en *Stipa*, ii) el goteo en *Anthyllis* y las tres especies juntas.

Explorando las relaciones entre los **componentes de partición de lluvia expresados** <u>respecto al agua que intercepta la copa</u>, considerando todos los individuos y las tres especies juntas o individualmente, se observa que **la escorrentía cortical se correlaciona negativamente con el goteo** en las tres especies juntas y en cada una por separado. Además, la escorrentía cortical se correlacionó débil pero significativamente con la evaporación tomando las tres especies juntas (Tabla 5.14).

Tabla 5.14. Resultados del análisis de correlación entre los componentes de la partición de lluvia expresados en porcentaje de la precipitación que intercepta la copa: escorrentía cortical (S), goteo (G) y evaporación (E). Se muestra el coeficiente de correlación y el nivel de significación de las correlaciones significativas con asteriscos: ***, ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente. En la segunda fila se indica la transformación realizada a los componentes de la partición. Se incluyeron todos los individuos. n = 15, 15, 6 y 36 en *Anthyllis, Stipa, Retama* y las tres especies juntas (3 sspp) respectivamente.



5.6. Discusión y conclusiones

5.6.1. Los volúmenes finales de partición y la estructura de la copa

5.6.1.1. Expresados respecto a la proyección de la copa

El balance final de partición cuando sus componentes se expresan en base a la proyección de la copa (porcentajes) fue significativamente diferente en las tres especies. Los componentes de la partición más afectados fueron el goteo y la trascolación libre. Las diferencias en el balance de partición de lluvia están determinadas por la estructura de la copa. Se podría decir que las tres especies estudiadas representan tres tipos de estructura de copa muy diferentes:

La primera estructura (estructura tipo 1), representada por *Retama*, presenta una arquitectura de copa laxa y lineal, constituida básicamente por ramas. Carece de hojas. Aunque su biomasa es la más alta, tanto el LAI como los índices de superficie SupI y de área proyectada PAI son los más bajos, lo que da lugar a una capacidad de la copa *s*, almacén máximo *Cmax* y almacén mínimo *Cmin* menores que en las otras dos estructuras (especies). La porosidad de su copa es la más alta y el porcentaje de materia muerta despreciable. El sistema radicular es doble: presenta tanto un sistema radicular superficial, como uno profundo muy desarrollado capaz de acceder al nivel freático.

La estructura tipo 3 (*Stipa*) representa el polo opuesto: una arquitectura de copa muy densa y enmarañada compuesta principalmente por hojas y hojarasca. El porcentaje de materia muerta en la copa (hojarasca) y los índices de superficie SupI y área proyectada PAI son los mayores de las tres especies. La capacidad de la copa *s* y el almacén mínimo *Cmin* son también los más altos. Es la estructura que presenta una porosidad menor. Su sistema radicular es superficial.

La estructura tipo 2 (*Anthyllis*) es intermedia puesto que combina las características de las anteriores: ramas más o menos rectas dirigidas hacia la base del tallo, coronadas por un denso dosel de hojas. Es la estructura con menor biomasa, pero con mayor LAI, mayor capacidad en la copa *s* (si se expresa en mm), mayor almacén máximo *Cmax* y mayor diferencia entre al almacén máximo y el mínimo *Cmax-Cmin*. Su porosidad es próxima a la de

la estructura 3 y el porcentaje de materia muerta en la copa intermedio. El sistema radicular es profundo pero no tanto como el de la estructura tipo 1.

La estructura tipo 1 caracterizada por una estructura lineal compuesta básicamente por ramas rectas dirigidas hacia la base de la planta, conduce el agua almacenada en la copa directamente hacia el tallo. En consecuencia, el porcentaje de escorrentía cortical por unidad de copa proyectada es el más alto encontrado en los tres tipos de estructura, lo que a su vez hace que el porcentaje de goteo sea el más bajo, ratificando la alta correlación negativa encontrada entre ambos componentes de la partición en *Retama* (págs. 183-184). Además, como esta estructura almacena muy poco agua en la copa (tanto *s*, como *Cmax* y *Cmin* son los menores, Capítulo 3, pag 65) y se evacua rápidamente vía escorrentía cortical, aparecen pocas oportunidades de evaporación, dando lugar a que en este tipo de estructura las pérdidas por intercepción sean las más bajas. Este resultado sorprendió inicialmente porque se esperaba que la alta porosidad de la copa favoreciera la conductancia aerodinámica en su interior y con ello la evaporación. Sin embargo los resultados apuntan hacia que el tiempo que el agua permanece almacenada en la copa de la estructura 1 sí da lugar a que el porcentaje de trascolación libre sea el más elevado de las tres estructuras básicas.

La estructura tipo 3, densa y enmarañada, arrojó los porcentajes de goteo más altos, los más bajos de trascolación libre y escorrentía cortical, e intermedios para las pérdidas por intercepción. Como sus hojas son lineares, largas y están finamente enrolladas apenas retienen el agua, favoreciendo el goteo. La maraña de hojarasca obstruye y dificulta el transito del agua interceptada hacia el área basal obstaculizando la generación de escorrentía cortical y favoreciendo el goteo, el cual durante las simulaciones de lluvia se mostró particularmente abundante en el perímetro de la copa, dando lugar a un anillo de goteo en el perímetro de la copa. Además, el elevado índice de superficie SupI y la maraña de hojarasca favorecen que el agua almacenada en la copa se "entretenga" más durante su progresión hacia el suelo, y por ello las pérdidas por intercepción son elevadas. La porosidad de la copa es la más baja de las tres estructuras, dando lugar a que el porcentaje de trascolación libre también lo sea.

La estructura tipo 2, intermedia entre las anteriores, genera porcentajes de escorrentía cortical, goteo y trascolación libre también intermedios, mientras que produce pérdidas por intercepción más altas que en las otras dos estructuras. Los porcentajes intermedios de

escorrentía cortical y goteo son la consecuencia de que la copa comparta tanto la estructura canalizadora del tipo 1 (ramas), como la goteadora del tipo 3 (hojas y materia muerta). Las pérdidas por intercepción tan altas de este tipo de estructura deben estar asociadas por una parte, a su denso dosel de hojas (es la estructura con mayor LAI) y por otra, a la rugosidad de sus ramas que favorece una mayor capacidad de la copa *s* (mm) y almacén máximo *Cmax*. Por otra parte, la porosidad intermedia de la copa arroja lógicamente porcentajes de trascolación libre intermedios.

La estructura laxa y lineal del tipo 1 (*Retama*) tiene forma de cono invertido y generó mayor porcentaje de escorrentía cortical por unidad de área proyectada. La estructura densa y enmarañada tipo 3 (*Stipa*), cuya parte aérea adopta forma de esferoide, es la que genera mayor cantidad de goteo. Estos resultados coinciden con los ya mencionados por Whitford (2002). Según Whitford, las copas con forma de cono invertido encontradas frecuentemente en los arbustos o pequeños árboles de las regiones semiáridas favorecen la canalización y conducción de la escorrentía cortical, mientras que las de forma esferoidales con follaje denso (como es el caso de las Chenopodiaceas, o macollas tales como *Stipa tenacissima*) favorecen el goteo.

5.6.1.2. Expresados como razones de partición

Las razones de partición expresan los volúmenes finales de partición en relación a la lluvia que, en ausencia de la planta, habría alcanzado la superficie del suelo que recibe el componente de partición correspondiente. Expresan la cantidad de agua que cae en un punto bajo copa en relación a la lluvia que cae en los claros de vegetación.

Los resultados que emergieron del estudio del efecto de la estructura de la copa en las razones de partición de lluvia apoyan las conclusiones encontradas al expresar la partición en base a la proyección de la copa (%P). El tipo de estructura de copa (factor especie) afecta significativamente a las razones de escorrentía cortical, goteo y trascolación libre.

El atributo de la copa más relacionado con la razón de goteo en las tres especies ha sido la porosidad de la copa. La relación entre ambas es inversa, por lo que cuanto más densa sea la copa mayor cantidad de goteo producirá. Esto confirma los resultados encontrados previamente, con estructuras tipo 3 muy densas que producen los porcentajes de goteo mayores y estructuras tipo 1 laxas con los porcentajes más bajos. En las tres especies, el goteo está más determinado por la porosidad de la copa que por cualquier otro atributo de la planta. Esto parece indicar que el porcentaje de goteo depende principalmente de la lluvia que intercepte la copa. Cuanto menor sea la porosidad de la copa puede soportar. El agua almacenada en la copa que no pueda ser canalizada como escorrentía cortical o evaporada, se desprenderá de la planta en forma de goteo. El goteo representa el excedente de lluvia almacenada en la copa cuando las otras vías de partición están saturadas.

La razón del efecto embudo no se relacionó con ningún atributo de la copa en la estructura tipo 3 (*Stipa*), probablemente porque es el volumen de partición menos importante en este tipo de estructura. En cambio, en la estructura tipo 1 (*Retama*) la razón del efecto embudo se relacionó con características que afectan a las propiedades de las ramas y especialmente de forma inversa con el número de ramas exteriores. Cuanto mayor sea el número de ramas exteriores, más ramificada estará la copa. Los puntos de inserción de ramas, favorecen el goteo (Rutter, 1963) frente a la canalización del agua almacenada en la copa siendo éste probablemente el motivo por el que la relación entre ambos es inversa, en contra de lo que *a priori* se podría esperar (cuantas más ramas haya, más vías habrá para conducir escorrentía cortical). Se confirma que en la estructura tipo 1, caracterizada por sus ramas lineales, son las ramas las principales responsables de la elevada producción de escorrentía cortical es inversa, se confirma que cuanto más lineal sea la estructura, más escorrentía cortical generará.

En la estructura tipo 2 la razón del efecto embudo se relacionó directamente con el cociente de la proyección de la copa entre la interacción o producto del área basal y la altura de la planta proy/(AB*h). La estructura tipo 2 (*Anthyllis*) representa la situación intermedia, con ramas rectas dirigidas hacia el tallo y un denso dosel de hojas. La expresión proy/(AB*h) integra ambos rasgos característicos de la copa ya que tanto la proyección, como la altura de la copa son el resultado de la contribución del dosel de hojas y de las ramas. El área basal está determinada solo por las ramas, otorgando a éstas más peso en la expresión del atributo de la copa más relacionado con la razón de la escorrentía cortical. Dado un área basal y una altura, cuanto mayor sea la proyección de la copa, mayor cantidad de lluvia se interceptará

susceptible de ser canalizada vía escorrentía cortical (Fig 5.13). Además, cuanto menor sea la altura de la planta más corto será el recorrido y mayor escorrentía cortical se generará.



Fig 5.13. Representación esquemática de la copa de un *Anthyllis*. Efecto de las variaciones en la proyección de la copa (elipses superiores e intermedias), su altura (línea vertical) y el área basal (elipses inferiores), en la razón del efecto embudo.

En general, los atributos de la copa más relacionados con la partición de lluvia en la estructura 1 (*Retama*) correspondieron a características de las ramas (número de ramas, su diámetro o longitud y variables angulares). En la estructura 2 (*Anthyllis*) fueron las variables directas (dimensiones de la copa), las relacionadas con la superficie de la planta y las relacionadas con el almacén (variables hidrológicas) las que parecieron influir más en el reparto. En la estructura tipo 3 (*Stipa*) las relaciones con la estructura de la copa fueron mucho más vagas, escasas y poco significativas: algunas sencillas de medir (proyección, volumen y diámetro de la copa) influyeron débilmente en la producción de escorrentía cortical y las relacionadas con la porosidad se relacionaron con el goteo.

Se puede concluir que la partición de lluvia en cada estructura de copa tipo está determinada por unos atributos de la copa particulares. Además, la dispersión de los datos parece indicar que en realidad el reparto está dirigido por la combinación de más de una propiedad de la copa y por las condiciones ambientales.

5.6.2. Comparación con otros resultados

5.6.2.1. Expresados respecto a la proyección de la copa

Los volúmenes finales de partición, expresados por unidad de copa proyectada y en porcentaje de la precipitación total, encontrados en el presente estudio coinciden con los obtenidos por otros autores trabajando con lluvia simulada en arbustos de clima semiárido. Así las pérdidas por intercepción son muy parecidas al 10% encontrado por Tromble (1983) en *Flourensia cernua* y *Larrea tridentata*, y los porcentajes de escorrentía cortical están comprendidos entre el 4 y 45% publicado por Mauchamp (1995) para *Flourensia cernua* (Tabla 5.15).

Sin embargo, los resultados no coinciden con los publicados por Domingo *et al.* (1998) trabajando con lluvias naturales en *Retama* y *Anthyllis* procedentes de la misma zona de campo que las nuestras. Domingo *et al.* (1998) obtuvieron un porcentaje de evaporación muy superior, llegando a ser de más del doble en *Retama* (Tabla 5.15). Las condiciones meteorológicas son factores clave que gobiernan la cantidad de escorrentía cortical (Levia, 2004) y del resto de los componentes del reparto. El porcentaje de pérdidas por intercepción tan elevado encontrado por Domingo *et al.* (1998) probablemente se debe a que el transporte turbulento por la influencia del viento sobre la vegetación es más acusado cuando se trabaja en condiciones de campo. Más de la mitad de los eventos lluviosos registrados por estos autores estuvieron acompañados de vientos iguales o superiores a una media de 2 m s⁻¹.

Como consecuencia de una evaporación mayor en campo, quedará menos agua disponible para el resto de componentes de la partición. Las elevadas pérdidas por intercepción en campo en *Anthyllis*, no afectaron a la producción de escorrentía cortical ya que fue similar a la encontrada en laboratorio, pero dio lugar a una disminución de la trascolación. En cambio, en *Retama*, las elevadas pérdidas por intercepción en campo afectaron a la escorrentía cortical, pero no a la trascolación cuyo porcentaje es parecido a los valores encontrados en el presente estudio (Tabla 5.15). La explicación podría estar en que en *Anthyllis* las pérdidas por intercepción tan elevadas disminuyen el excedente de agua circulando por la copa y con ello el goteo. En las *Retama* de campo las elevadas pérdidas por intercepción afectaron menos a la producción de trascolación porque en esta especie el principal componente de la trascolación es la trascolación libre a la que la evaporación no

afecta. Por tanto, las elevadas pérdidas por intercepción en campo afectan poco a la trascolación porque el peso relativo del goteo en la trascolación es pequeño, pero afecta mucho a la producción de escorrentía cortical porque esta especie genera una cantidad considerable de este componente, que pasa a ser menos de la mitad que en laboratorio. Además, los ejemplares de Domingo *et al.* (1998) tenían presumiblemente las ramas inferiores mas horizontales, ya que mientras la altura de las plantas en ambos estudios fue similar $(1,5 \pm 0,2 \text{ en laboratorio versus } 1,68 \pm 0,16 \text{ m en campo})$ la proyección de la copa fue bastante superior en estas últimas $(1,6 \pm 0,2 \text{ versus } 2,6 \pm 0,57 \text{ m en campo})$. La contribución de estas ramas tumbadas a la producción de escorrentía cortical de las *Retama* de campo es prácticamente nula.

Tabla 5.15. Se compara los totales de partición de lluvia encontrados en este estudio con los obtenidos en campo por Domingo *et al.* (1998) y con los de otros autores trabajando con lluvia simulada en especies arbustivas. Se muestra la escorrentía cortical (S), trascolación (T) y evaporación (E) en porcentaje de la precipitación incidente total (%P), y se compara con la precipitación media anual P (mm) de la zona en la que crecen las especies.

S (%P)	T (%P)	E (%P)	Lugar	$P (mm h^{-1})$	Especie	Referencia
18	67	15	laboratorio	24	Anthyllis cytisoides	Este estudio
23	69	8	laboratorio	24	Retama sphaerocarpa	Este estudio
13	75	13	laboratorio	24	Stipa tenaccissima	Este estudio
20	40	40	campo	-	Anthyllis cytisoides	Domingo et al. (1998)
7	72	21	campo	-	Retama sphaerocarpa	Domingo et al. (1998)
-	-	10	laboratorio	60	Flourensia cernua	Tromble (1983)
4 - 45			laboratorio	20 y 50	Flourensia cernua	Mauchamp (1993)

Por otra parte, las marcadas diferencias encontradas en los volúmenes finales de partición en individuos de la misma especie se cita frecuentemente en la literatura y esta relacionada con la gran variabilidad intraespecífica en las características de la copa y a la gran variabilidad en las condiciones meteorológicas (Levia, 2004). La gran variabilidad intraespecífica en el balance de partición se da tanto en especies arbóreas (Horton, 1919; Rutter, 1963; Leyton *et al.*, 1967) como en arbustos (Martínez-Meza & Whitford, 1996) de formaciones vegetales muy distintas. Así, Rutter (1963) obtuvo marcadas diferencias en la producción de escorrentía cortical trabajando en pinar (*Pinus sylvestris*); Stanley (1985) obtuvo estos mismos resultados en bosque tropical y Martínez-Meza y Whitford (1996) trabajando con tres arbustos del desierto de Chihuahua.

5.6.2.2. Expresados como razones de partición

En cuanto a la partición de lluvia expresada respecto de la superficie del suelo que la recibe, todas las razones del efecto embudo o funnelling ratio fueron superiores a 1 (excepto en cinco individuos grandes de Stipa). Se puede concluir que sobre todo en Anthyllis y Retama otras fracciones de la planta diferentes del tallo contribuyen a la producción de escorrentía cortical en detrimento del resto de los componentes del reparto. Los valores de la razón del efecto embudo encontrados en Anthyllis, con un promedio de 203 ± 147 y un máximo de 415 son los más altos encontrados en la literatura (Tabla 5.16). El valor más alto de la razón del efecto embudo publicado es de 242,6 (Levia, 2004), bastante inferior al nuestro (415).

Funnelling ratio	P anual (mm)	Área basal (m²)	Formación vegetal	Especie	País	Referencia
7 - 112	6500	0,120	Bosque húmedo	Balanops	Australia	Herwitz (1986)
		,	tropical	australiana		· · · ·
112	"	0,061	"	"	"	"
11	66	0,127	**	Cardwellia sublimis	"	"
20	66	0,147	**	Ceratopetalum virchowii	"	**
33	**	0.167	"	"	"	"
100	**	0.049	"	"	"	"
50	**	0,182		Elaeocarpus foveolatus	"	**
9	**	0,159	"	Elaeocarpus sp.	"	"
13,9 <u>+</u> 1,80	1210*(2/3)	0,0391-	Bosque abierto	Quercus rubra	USA	Levia (2004)
	lluvia	0,4083	Caducifolio	Carya glabra		
0,3 <u>+</u> 0,3	1210*(1/2)	0.0201	"	венина тепна	"	"
	1210 (1/3)	0,0391-				
14,7	1190	0,0032	Vegetación riparia	Populus grandidentata	USA	Herwitz (1997)
99	"	0.00348	"	"	"	"
85	"	0.0035	"	"	"	"
5.2	"	0.0037	"	"	"	"
12.0	"	0.00375	"	"	"	"
60,9	570	0,00028	Encinar	Quercus ilex, Arbutus unedo	España	Bellot & Escarr
32	**	0,00132	**	y Phyllirea	"	"
11.8	**	0.00166	"	meata 	"	"
34	**	0.00282	"	"	**	"
137	**	0,00282	"	"	"	"
21.6	**	0,00301	"	"	**	"
21,0	**	0.01246	"	"	**	"
21,0	**	0,01240	"	"	**	"
29 167	**	0.286	"	"	**	"
27.2	"	0,200	"	"	**	"
21,2 12 17	723	0,0430	Bosque mediterrénes	llox congrigancia	Fenaña	About (1000)
+2,+7 12.70	123	-	húmedo de laurel	Mvrica fava	Езрана	AUUAI (1999)

Tabla 5.16. Valores de la razón del efecto embudo (Funnelling ratio) encontrados por otros autores. Se muestra también la precipitación anual y las características relevantes de las plantas que los produjeron.
Los valores encontrados en *Anthyllis* y *Retama* son muy altos, probablemente porque, por una parte, los estudios anteriores se han realizado en árboles, que suelen producir menos escorrentía cortical (Crockford & Richardson, 2000; Tobon *et al.*, 2000). Por otra parte, en las formaciones estudiadas por estos autores la disponibilidad de agua no supone el principal factor limitante para el establecimiento o la supervivencia de la planta, de manera que no tiene tanta trascendencia favorecer su captación para mejorar el abastecimiento hídrico. En estos estudios la precipitación anual osciló entre los 723 mm de Aboal y los 6500 mm del estudio de Herwitz, valores muy por encima de los 330-350 mm de la zona en donde crecen nuestras especies (Tabla 5.16).

En las *Stipa* de mayor tamaño se obtuvieron razones del efecto embudo por debajo de 1. El valor más alto obtenido para la razón del efecto embudo en *Stipa* fue 10, en contraposición con *Anthyllis* y *Retama* que arrojaron siempre valores superiores a éste. Esto indica que en *Stipa* la estructura de la copa no contribuye a producir escorrentía cortical, sino que lo dificulta. El agua interceptada por la copa de esta especie se dirige principalmente hacia goteo, que puede ser mejor aprovechado por el sistema radicular superficial de esta especie.

Estos resultados parecen confirman que en ambientes en los que la disponibilidad de agua es un factor limitante importante, el comportamiento de las copas de las plantas como embudos colectores de lluvia es más pronunciado en plantas con sistema radicular profundo.

5.6.3. Relación entre las vías preferentes de partición y el sistema radicular

En las tres estructuras tipo analizadas, cuanto más profundo es el sistema radicular mayor es el porcentaje de precipitación que se dirige vía escorrentía cortical. Así la estructura tipo 1 (*Retama*), con un sistema radicular más profundo, generó el porcentaje de escorrentía cortical más alto, gracias a su copa laxa y ramas rectas. La estructura tipo 3 (*Stipa*) con un sistema radicular superficial fue la que más goteo y menos escorrentía cortical produjo como consecuencia de su copa densa y enmarañada. La estructura tipo 2 (*Anthyllis*) con un sistema radicular profundo intermedio arrojó valores intermedios de escorrentía cortical y goteo por efecto de su estructura aérea a caballo entre las anteriores.

Primero hemos vimos que la partición de lluvia está determinada por la estructura aérea de la copa. Ahora concluimos que en las tres especies estudiadas, parece existir una estrecha relación entre las vías preferentes de partición de lluvia y el tipo de sistema radicular. Integrando ambos aspectos, se puede concluir que, al menos en las tres especies de estudio, existe una estrecha relación entre la estructura de la copa, la partición de lluvia y la estructura del sistema radicular. La parte aérea de la planta y la subterránea no son independientes una de otra sino que parece existir una correspondencia entre ambas más estrecha de lo que se suele considerar.

La copa de la planta en lugar de ser una mera estructura pasiva sometida a ciclos de mojado y secado durante las precipitaciones, podría desempeñar un papel activo en la redistribución de la lluvia. La intercepción de agua por las copas de las plantas proporciona un mecanismo directo por el cual las plantas pueden influir en la hidrología subsuperficial (Dunkerley & Booth, 1999). La partición de lluvia podría dotar a los individuos de mecanismos que les permitan reconducir la lluvia por la vía que mejor pueda ser aprovechada por su sistema radicular. Si esto fuera así, tendría importantes implicaciones ecológicas, ya que en aquellos individuos en los que el acoplamiento entre las características de la precipitación, la estructura de la copa y la del sistema radicular sea más estrecho, la redistribución de la lluvia favorecería un mejor aprovechamiento de los recursos hídricos. Bajo clima semiárido, esta mayor eficiencia en el uso del agua repercutiría en la supervivencia, vigor y reproducción de la planta, lo cual podrá aumentar las probabilidades de ser el pool genético que se transmita a la descendencia y por tanto el que vaya prevaleciendo por selección natural.

5.6.4. La influencia de la edad en la partición de lluvia

En cuanto a la evolución de la partición de lluvia a lo largo de la vida de la planta, los resultados obtenidos mostraron que el efecto del tamaño (edad) afecta menos al reparto que el tipo de especie o el estado de la planta.

Cuando la escorrentía cortical se expresa por unidad de copa proyectada y en % de la precipitación total, las plantas pequeñas no son más eficaces canalizando las precipitaciones vía escorrentía cortical. Este resultado es contrario a lo esperado dada la estructura más lineal y mayor vulnerabilidad hacia al estrés hídrico de las plantas pequeñas.

La redistribución de la lluvia en el suelo óptima, es decir la que conduce la precipitación por la vía que mejor pueda ser aprovechada por el sistema radicular de la planta, ocurre en los tamaños intermedios de las tres especies. En el caso de *Retama* y *Anthyllis* la escorrentía cortical es la vía que mejor puede ser aprovechada por el sistema radicular profundo presente en ambas especies. En las dos especies el porcentaje de escorrentía cortical en base a la proyección de la copa fue mayor en las plantas medianas. En *Stipa*, el goteo es la vía de partición que mejor puede aprovechar el sistema radicular superficial de esta especie. El goteo es mayor en las plantas medianas, tanto si se expresa en porcentaje de la precipitación total, como respecto de la superficie del suelo que recibe el goteo. Por tanto, el acoplamiento entre las vías de reparto y la estructura del sistema radicular parece ser más estrecho durante los estadios intermedios del ciclo vital de las tres especies, cuando se toma como sistema de referencia la proyección de la copa.

En cambio, si se toma como referencia la superficie del suelo que la recibe el componente de partición correspondiente los resultados son diferentes. En las tres especies existe una clara disminución en la producción de escorrentía cortical (razón del efecto embudo) con la edad de la planta. El efecto embudo disminuye claramente con la edad, por lo que las plantas pequeñas son más efectivas canalizando escorrentía cortical.

Ambos resultados que *a priori* pueden parecen contradictorios, no lo son. Obedecen a cambios en la relación entre la proyección de la copa y el área basal del tallo asociados al crecimiento de la planta. La proyección y el área basal aumentan con la edad de la planta, pero la relación entre ambas propiedades disminuye con la edad (Tabla 5.17). Esto hace que en la expresión tradicional en base a la proyección de la copa, el volumen de escorrentía cortical es dividido por un número que crece (proyección), pero no tanto como en el caso de las razones de partición en donde el volumen de escorrentía cortical está dividido por un número AB*precipitación que crece mucho más (en este producto la precipitación constante porque se expresa en mm y la lluvia simulada tenía intensidad constante). Estas diferencias dan lugar a distintos comportamientos en la producción de la escorrentía cortical con la edad, según se exprese respecto de la superficie que recibe la lluvia o respecto de la superficie que la concentra.

	pequeñas	medianas	grandes
Anthyllis	2046 ± 1562	970 ± 689	618 ± 81
Stipa	47 ± 12	31 ± 9	21 ± 12
Retama	776 ± 47	425 ± 178	

Tabla 5.17. Evolución del cociente entre la proyección de la copa y el área basal del tallo, asociado al crecimiento de la planta. Se muestra la media y desviación estándar de los individuos vigorosos.

Se concluye que la producción de escorrentía cortical no muestra una tendencia clara con el crecimiento de la planta si se expresa respecto de la superficie que colecta la lluvia (proyección de la copa), pero disminuye claramente con la edad de la planta cuando se expresa respecto a la superficie del suelo que la recibe (base del tallo). El efecto embudo disminuye con el crecimiento, lo que pone de manifiesto que la habilidad de la planta para "capturar" el agua de lluvia y concentrarla en la base del tallo es mayor en las plantas pequeñas.

La mayor habilidad de las plantas pequeñas para canalizar la lluvia hasta la base del tallo está ligada a variaciones en la estructura de la mata asociadas al crecimiento: la estructura de la copa en las plantas pequeñas (jóvenes) es más lineal, con ramas dirigidas directamente hacia el tallo que favorecen la canalización de la lluvia hacia la base del mismo. Con el crecimiento la estructura de la copa se complica para satisfacer las nuevas necesidades de la planta. La ramificación aumenta y aparecen estructuras reproductivas, defensivas (espinas), etc. Las ramas suelen estar más torcidas y arqueadas, pueden estar rotas o haber desaparecido. Todo ello confiere a la copa una estructura más compleja y caótica que se traduce en un incremento del goteo y una disminución de la escorrentía cortical.

La disminución del efecto embudo con el crecimiento de la planta puede tener consecuencias importantes para el establecimiento de la planta. El establecimiento de la planta depende entre otros factores de que tras la germinación se produzca una serie de anios con precipitaciones propicias que favorezcan los episodios de reclutamiento. Pero si además, el aporte local de agua en la base del tallo es mayor en las plantas pequeñas, contribuirá a mejorar el aprovisionamiento de agua en la etapa en que la planta es más vulnerable al estrés hídrico. Además, el aumento de la humedad del suelo en el entorno de las raíces podría favorecer la elongación de las mismas, lo que a su vez permitiría a la planta explorar volúmenes mayores de suelo, desarrollarse más rápido y en definitiva aumentar la probabilidad de supervivencia.

Las propiedades de la copa que parecen afectar a la disminución del efecto embudo con la edad son el aumento que con el crecimiento se produce en las tres especies de la biomasa, del índice de superficie SupI y del área proyectada PAI y *Cmax*, así como la disminución en la relación proy/AB y proy/(AB*h).

Identifiquemos las características estructurales que pueden estar dando lugar a una mayor producción de escorrentía cortical por unidad de copa proyectada en los individuos medianos de *Anthyllis* y *Retama*, y a una mayor producción de goteo en las plantas medianas de *Stipa*: en el Capítulo 3 (Tabla 3.5, pág. 69) encontramos que en *Anthyllis*, considerando solo los individuos vigorosos (para evitar confusiones con el efecto de la senescencia), el área foliar por unidad de volumen (Dens. hojas) y el LAI son inferiores en los tamaños medianos. En cuanto a las diferentes fracciones de la copa, los tamaños intermedios presentaron porcentajes mínimos de biomasa y superficie foliar de la parte verde (en especial hojas y flores) y máximos de la parte leñosa (especialmente de madera gruesa) (Capítulo 3, pág. 77, Fig 3.2). Por tanto, en *Anthyllis* las producciones máximas de escorrentía cortical en base a la proyección de la copa parecen asociarse positivamente con la biomasa y superficie de las partes leñosas (elementos conductores) y negativamente con las fracciones verdes, especialmente hojas y flores, que estarían favoreciendo el goteo frente a la canalización hacia el tallo.

En *Stipa*, considerando solo las plantas vigorosas, el área foliar por unidad de volumen (Dens. hojas) y el LAI son superiores en los tamaños medianos, lo que favorece el goteo y dificulta la escorrentía cortical. A nivel de fracciones, la biomasa y superficie relativas de las diferentes fracciones de la unidad tallos tendieron a disminuir progresivamente con el crecimiento, por lo que no parecen relacionadas con el máximo de goteo encontrado en las plantas medianas (Capítulo 3, pág. 81, Fig 3.4). Sin embargo, la biomasa y superficie relativas de las diferentes fracciones de la unidad espigas y la suma de todas ellas presentan un máximo en edades intermedias. La elevada producción de espigas en las edades intermedias de *Stipa* podría favorecer la elevada producción de goteo durante esta edad. No obstante, la elevada producción de espigas en las plantas medianas, en lugar de ser la causa del elevado porcentaje de goteo, podría ser la consecuencia de una mejor correspondencia durante esta edad entre las

vías preferentes de partición de lluvia (porcentajes de goteo más elevados) y el sistema radicular de la planta.

Por otra parte, el que en los individuos vigorosos de *Stipa* la superficie y biomasa relativa de las flores sea mayor en las plantas medianas que en las pequeñas y grandes parece indicar que las plantas medianas son más eficaces reproduciéndose sexualmente. La etapa del ciclo vital más eficaz en la redistribución de la lluvia se solapa con la etapa más activa de la reproducción sexual. Esto parece indicar que en *Stipa*, la mayor eficiencia en la partición de lluvia ocurre en la etapa reproductiva y no durante la fase de establecimiento.

En *Retama*, la producción de escorrentía cortical en base a la proyección de la copa fue mayor en las plantas medianas. La evolución de la biomasa y superficie de las distintas fracciones, encontradas en el Capítulo 3 (pág. 83, Fig 3.6) mostró que con el crecimiento de la planta disminuye la fracción relativa de cladodios y tallos y aumenta la de madera. En esta especie se confirma de nuevo que las ramas contribuyen a generar escorrentía cortical, mientras las estructuras más pendulares (cladodios y tallos verdes) la dificultan. No obstante, los resultados en esta especie deben ser considerados con precaución ya que se trabajó solo con dos clases de edad (no se incluyen individuos grandes).

5.6.5. El efecto de la senescencia en la partición de la lluvia

El efecto de la senescencia se estudió solo en los tamaños mediano y grande de las estructuras tipo 2 y 3 (*Anthyllis* y *Stipa*) porque no suele presentarse senescencia en los individuos pequeños (jóvenes), ni en la especie que representa la estructura tipo 1 (*Retama*). Cuando los volúmenes de partición se expresan por unidad de copa proyectada y en porcentaje de la precipitación total, con la senescencia en la estructura tipo 2 (*Anthyllis*) varía significativamente el balance de partición y en concreto se produce un aumento significativo en la producción de escorrentía cortical, tanto en las plantas medianas como en las grandes. Así pues, las ramas muertas que permanecen largo tiempo sin desprenderse en la copa en este tipo de estructura parecen actuar como superficies extra colectoras de escorrentía cortical. Como veíamos en el Capítulo 3 (pág. 79, Fig 3.3) el porcentaje relativo de biomasa y superficie de las fracciones leñosas, tanto vivas como muertas, es más importantes en los individuos senescentes, mientras que disminuye el de la parte verde (hojas, flores y tallos

verdes) respecto de los vigorosos. La mayor habilidad para conducir la lluvia hasta la base del tallo en las plantas senescentes debe estar relacionada con la desaparición de las hojas en las ramas senescentes. Además, sin hojas, las ramas pueden interceptar directamente la lluvia y conducirla hacia el tallo.

Cuando, como en el caso de la estructura 2 (*Anthyllis*) la senescencia produce que el porcentaje de escorrentía cortical llegue a ser el doble que en las vigorosas, la redistribución del agua en el suelo bajo copa se ve muy afectada. Estas diferencias en la redistribución de la precipitación podrían favorecer la supervivencia de los individuos senescentes, puesto que dispondrían de una reserva de agua mayor en capas más profundas del suelo almacenada en el entorno de las raíces y a salvo de la evaporación.

Si analizamos en *Anthyllis* la producción de escorrentía cortical expresada en base a la superficie que lo recibe (razón del efecto embudo) obtenemos el resultado contrario: con la senescencia disminuye la escorrentía cortical que alcanza la base del tallo en las plantas medianas y apenas se modifica en las grandes.

De nuevo los resultados parecen contradictorios según se expresen en base a la proyección de la copa o en función de la superficie del suelo que los recibe. De nuevo la explicación se encuentra en cambios asociados a la senescencia en la relación entre la proyección de la copa y el área basal del tallo. Con la senescencia se produce una contracción de la copa (que hace disminuir su proyección) y un aumento del área basal (Tabla 5.18). La disminución de la proyección de la copa en las senescentes hace que en la expresión tradicional (en base a la proyección de la copa) el volumen de escorrentía cortical se divida por un valor de la proyección de la copa menor en las senescentes, que arroja un valor de escorrentía cortical en mm mayor. En cambio al calcular la razón del efecto embudo el aumento del área basal en las senescentes produce el efecto contrario: al ser mayor el área basal de las senescentes, el producto área basal*precipitación (BA*P) es también mayor y como consecuencia la razón del efecto embudo (FR) es menor al ser mayor el denominador: FR = Svol/(BA*P). Este aumento relativo del área basal respecto de la proyección de la copa es mayor en los individuos medianos que en los grandes (Tabla 5.18), lo que contribuye a que las diferencias en la razón del efecto embudo entre vigorosos y senescentes de tamaño grande no sean tan marcadas como en las medianas.

		med	medianas		undes
		vigorosas	senescentes	vigorosas	senescentes
Proyección	Anthyllis	$0,60 \pm 0,10$	$0,32 \pm 0,14$	$1,11 \pm 0,29$	$0,51 \pm 0,18$
·	Stipa	$0{,}58\pm0{,}13$	$0,\!38\pm0,\!12$	$1,25 \pm 0,66$	$0,83 \pm 0,26$
Área basal	Anthyllis	$7,8*10^{-4} \pm 4,5*10^{-4}$	$15,7{}^{*}10^{\text{-}4} \pm 7,7{}^{*}10^{\text{-}4}$	$3,2*10^{-3} \pm 2,5*10^{-3}$	$2,\!6^*10^{\text{-3}}\pm0,\!1^*10^{\text{-3}}$
	Stipa	$0,02 \pm 0,01$	$0,03 \pm 0,01$	$0,\!06\pm0,\!02$	$0,\!07\pm0,\!03$
Proy / AB	Anthyllis	970 ± 689	264 ± 238	618 ± 559	197 ± 81
-	Stipa	31 ± 9	17 ± 7	21 ± 12	13 ± 1

Tabla 5.18. Cambios en la proyección de la copa y el área basal del tallo asociada a la senescencia de la planta. Se muestran los promedios y desviación estándar de la proyección de la copa (Proyección), el área basal y el cociente proyección / área basal (proy / AB) de los individuos vigorosos y senescentes pertenecientes a los tamaños medianos y grandes de *Anthyllis* y *Stipa*.

En la estructura tipo 3 (*Stipa*), el balance de partición expresado en base a la proyección de la copa no cambia significativamente por efecto de la senescencia aunque sí el porcentaje de trascolación libre. Sin embargo, el porcentaje de trascolación, que es la vía que más efectivamente puede aprovechar el sistema radicular fasciculado de este tipo de estructura, apenas se vio afectado e incluso llega a aumentar un 8% en las plantas senescentes grandes. Con la senescencia disminuye el porcentaje relativo de biomasa y superficie de todas las fracciones de la planta y aumenta considerablemente la hojarasca (Capítulo 3, pág. 82, Fig 3.5). Por tanto, la abundante hojarasca que se va acumulando en la copa con la senescencia y a medida que la planta crece no implica una pérdida por intercepción relevante. La hojarasca no genera costes en el abastecimiento de agua, aunque si aporta diversos beneficios: forma un densísimo entramado protector en la base de la planta, cuyo efecto de sombra contribuye a proteger de la evaporación el agua acumulada en el suelo bajo mata tras la partición de lluvia. Además, la maraña de hojarasca podría generar un microclima más húmedo en el interior de la copa y reducir las pérdidas por transpiración, mejorando no solo el abastecimiento hídrico sino también la economía del agua. La hojarasca también parece desempeñar un papel fotoprotector al generar sombra (Valladares & Pugnaire, 1999) y estructural (al mantener erectos los pequeños tallos).

5.6.6. La partición de lluvia por unidad de copa proyectada o en forma de razón

Los volúmenes de partición en base a la proyección de la copa y en porcentaje de la precipitación total se expresan en relación superficie receptora de la lluvia. En cambio, las

razones de partición se expresan en relación a la superficie del suelo que recibe el volumen de partición y por tanto son más adecuados cuando se quiere compara el agua que recibe una zona puntual bajo la copa frente a la lluvia que cae en los claros.

La evaporación y la trascolación libre mostraron el mismo comportamiento frente al efecto de la especie, el tamaño o el estado de la planta, independientemente de que se expresaran en función de la proyección de la copa o de la superficie del suelo que los recibe. En el caso de la evaporación se debe a que ambas expresiones coinciden.

No ocurre lo mismo con la escorrentía cortical o el goteo. El efecto de los factores especie, edad y estado de la planta en la partición de lluvia depende del sistema de referencia que se tome. Así, la razón del efecto embudo ha resultado ser más sensible a las variaciones que se producen por efecto de la especie, el tamaño de la planta o su estado, que la escorrentía cortical expresada por unidad de copa proyectada y en porcentaje de la precipitación total (%P). Mientras la razón del efecto embudo se vio afectada significativamente por los tres factores (Tabla 5.7), la escorrentía cortical (%P) solo lo estuvo por la especie (Tabla 5.19). Y al contrario, mientras la razón de goteo solo varió significativamente entre especies (Tabla 5.7), el goteo en base a la proyección de la copa varió significativamente con la especie y el estado de la planta (Tabla 5.19).

Tabla 5.19. Efecto de los factores especie (1), tamaño (2), estado (3) de la planta y de sus interacciones, en los componentes de la partición de la lluvia expresados respecto de la proyección de la copa (mm) y en % de la precipitación total (%P). Resultados del análisis factorial fraccionado incluyendo las interacciones de segundo orden (1*2, 1*3 y 2*3). Se muestra el valor de la F y el nivel de significación con ***, ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente; n.s = no significativo. Se incluyeron todos los individuos. n = 36.

	Factores				Interacciones		
	Especie (1)	Tamaño (2)	Estado (3)	1*2	1*3	2*3	
Raíz S (%P)	19,7 ***	0,96 ^{n.s}	3,7 ^{n.s}	0,3 ^{n.s}	17,1 ***	0,07 ^{n.s}	
Raíz G (%P)	13,5 ***	2,2 ^{n.s}	5,2 *	2,04 ^{n.s}	0 ^{n.s}	3,3 ^{n.s}	
Ln E(%P)	0,7 ^{n.s}	2,5 ^{n.s}	0,14 ^{n.s}	0,1 ^{n.s}	0,02 ^{n.s}	0,2 ^{n.s}	
Raíz Tl (%P)	6,89 **	2,8 ^{n.s}	7,96 **	1,3 ^{n.s}	3,1 ^{n.s}	3,6 ^{n.s}	

Se puede concluir que las razones de partición se muestran tanto, o incluso más adecuadas en el caso de la razón del efecto embudo, que las expresiones tradicionales (mm en % de la precipitación) para estudiar el efecto de estos factores y de la estructura de la copa en la partición de lluvia.

Además, utilizar las razones de partición para buscar expresiones que permitan estimar los volúmenes de partición a partir de la estructura de la copa ofrece una indudable ventaja: las razones introducen de forma automática el efecto de la precipitación en las funciones que relacionan la partición de lluvia y la estructura de la copa. Esto no se hubiera conseguido si se hubiesen utilizado los volúmenes de partición expresados en base a la proyección de la copa (%P). La precipitación (su duración e intensidad) es un factor fundamental que determina el reparto final. No incluir la precipitación en funciones de la estructura de la copa destinadas a estimar los volúmenes de partición (Hanchi & Rapp, 1997) limita su utilización exclusivamente a las intensidades de lluvia para las que se han obtenido. Si se emplean en otras condiciones, pueden introducir errores importantes en sus estimaciones, porque arrojan un valor constante de escorrentía cortical o goteo para una planta de estructura dada, sea cual sea la intensidad o duración de la lluvia. Esto iría en contra de los resultados empíricos obtenidos por otros autores (Krittedge *et al.*, 1941; Klaassen *et al.*, 1998; Price & Carlyle-Moses, 2003; Carlyle-Moses, 2004) que reflejan que los volúmenes finales de escorrentía cortical o trascolación (%P) muestran una relación asintótica con la precipitación (mm).

Las funciones de la estructura de la copa y de la precipitación propuestas a partir de las razones de partición para estimar los volúmenes finales de escorrentía cortical y goteo permiten estimar éstos solo cuando el componente de la partición es abundante en cada especie. Probablemente, en los componentes de partición menos abundantes el peso del ruido es mayor, y esto dificulta la identificación de los atributos de la copa implicados.

El aspecto cuantitativo de la escorrentía cortical no ha sido tan bien estudiado como el cualitativo (Deguchi *et al.*, 2005). Sin embargo puede jugar un papel relevante cerca de los troncos de los árboles porque su volumen es alto en comparación con la trascolación (Bellot & Escarré, 1998; Aboal *et al.*, 1999). Martínez-Meza & Whitford (1996) sugirieron que la canalización de la escorrentía cortical por las raíces de plantas semiáridas tales como *Flourensia cernua* y *Prosopis glandulosa* y la consiguiente infiltración de este relativamente gran volumen de agua permite a estas plantas desacoplarse de las variaciones climáticas a corto plazo. La razón del efecto embudo permite visualizar de forma sencilla la envergadura de tales aportes locales de agua en la base del tallo, que en el caso de *Anthyllis* llegaron a ser de media casi 200 veces superiores a la lluvia que incide en los claros de vegetación. Estas razones del efecto embudo tan elevadas pueden suponer un factor importante para el

establecimiento y supervivencia de las plantas de clima semiárido, especialmente en el caso de la estructura tipo 2 (*Anthyllis*).

En zonas semiáridas, la distribución de la vegetación en el paisaje suele ser agregada. El fuerte efecto embudo que ejercen algunas especies debe tener consecuencias no solo para la propia planta, sino también para los vecinos del agregado (Goodall, 1965). Las concentraciones locales de agua pueden facilitar la germinación y supervivencia de otras plantas en la base del arbusto y promover el efecto *nurse* (Mauchamp & Janeau, 1993) dando lugar a procesos de facilitación. El proceso por el cual la escorrentía cortical es concentrada en la base de la planta para incrementar la humedad del suelo y ser utilizada durante los periodos de condiciones climáticas adversas se ha llamado efecto *nursing* o facilitador (Goodall, 1965).

Las diferencias encontradas en el efecto embudo asociadas a la especie, el tamaño y el estado de la planta configuran una gran heterogeneidad en las entradas de agua de lluvia en el suelo. Esto confirma que las plantas contribuyen a una diferenciación hidrológica y erosiva de las superficies del suelo en zonas áridas (Dunkerley & Booth, 1999). Las diferencias tanto inter como intraespecíficas encontradas en los volúmenes finales de partición de lluvia sugieren que conviene tener en cuenta los datos demográficos y florísticos para estimar con precisión los componentes de la partición de lluvia y el balance de agua a nivel de formación vegetal.

Se concluye que, como resultado del proceso de partición de lluvia la cantidad total de agua que llega al suelo bajo la copa de la planta es menor que en los claros, puesto que una fracción de la lluvia interceptada se evapora en la copa. Sin embargo, la partición de la lluvia da lugar a una redistribución del agua en el suelo que puede favorecer la disponibilidad de agua para la planta, especialmente si existe una correspondencia entre las vías preferentes de partición y el tipo de sistema radicular que presente la planta. La partición de la lluvia está determinada por la estructura de la copa, pero además, la intensidad y duración de la lluvia juegan un papel determinante porque las lluvias efímeras suponen una clara disminución del agua que llega al suelo bajo copa (ya que mojaran la copa pero apenas llegaran a transformarse en escorrentía cortical o goteo, sino que se evaporarán). En cambio las lluvias más intensas o largas si contribuirán a generar escorrentía cortical, hasta el extremo que la

cantidad de agua que alcanza el suelo a nivel del tallo de tallo de un *Anthyllis* vía escorrentía cortical puede ser 200 veces superior al de la lluvia que incide en los claros.

5.6.7. El peso de cada periodo en los volúmenes finales de partición

El estudio de la importancia de los periodos de mojado, saturación y secado en la producción de cada componente de la partición ha puesto de manifiesto dos cosas: que la duración de la lluvia es un factor clave en la producción final de partición, y que al menos en nuestras especies, el único componente de la partición que podría despreciarse es el goteo que se produce durante el secado.

Estos resultados probablemente puedan aplicarse a otras especies arbustivas, pero no a árboles, ya que la elevada capacidad para almacenar agua de éstos últimos hace que el peso relativo de los periodos de mojado y secado en la producción final disminuya en el caso de los componentes del drenaje y aumente en el caso de las pérdidas por intercepción. Lo contrario ocurrirá en el periodo de saturación. Por otra parte, el reducido almacén máximo en arbustos hace que el goteo y la escorrentía cortical comiencen muy pronto durante la lluvia y drenen muy rápido al principio del secado, por lo que los componentes del drenaje no son despreciables durante el mojado y el secado respectivamente. Además, en arbustos aumenta el peso del periodo de saturación ya que se alcanza más frecuentemente.

Los porcentajes de las pérdidas por intercepción obtenidos en lluvia y en secado están en la línea de los valores encontrados por Carlyle-Moses & Price (1999). Estos autores trabajando en bosques caducifolios y utilizando el modelo de Gash *et al.* (1995) estimaron pérdidas por intercepción de entre 27% - 33% durante la lluvia y del 60% durante el secado. En nuestro caso oscilaron entre el 16% - 30% en lluvia y el 44%-78% durante el secado. Por tanto, coincidiendo con Singh (1977), la evaporación que ocurre durante una lluvia intensa representa una cantidad menor y más variable, que la que ocurre después de la lluvia. Por otra parte, según las manifestaciones de Jackson (1975), la evaporación que ocurre después de una lluvia intensa es normalmente el componente mayor y básicamente se corresponde con la capacidad de la copa *s*. En especies con estructuras tipo 2 y 3 (*Anthyllis* y *Stipa*) en las que el almacén de agua en la copa es elevado sí es así. En cambio en especies con estructura tipo 1 (*Retama*), muy linear y con baja capacidad para almacenar agua, la capacidad de la copa *s* no

intercepción durante el secado no se corresponden con la capacidad de la copa *s* (o cantidad mínima necesaria para mojar toda la copa) sino con su almacén mínimo (o almacén para el cual la copa deja de drenar en secado). Existe mucha confusión relacionada con la capacidad de la copa, saturación, almacén mínimo y máximo, y muchas veces se utilizan indistintamente aunque, como se verá en el próximo capítulo, no coinciden.

5.6.8. Relaciones entre los componentes de la partición

Las relaciones encontradas entre los volúmenes finales de los distintos componentes de la partición (mm) considerando las tres especies juntas revelaron que **la trascolación libre se correlaciona negativamente con el goteo y la evaporación**, pero no afecta al volumen final de escorrentía cortical, ni considerando las tres especies juntas, ni a ninguna individualmente. Esto parece indicar que la evaporación y el goteo están más determinados por el agua que alcanza la copa, que la escorrentía cortical. Estos resultados corroboran que parte del goteo procede del agua de rebosamiento o excedentaria (aquella que la copa no es capaz de almacenar) que a su vez está directamente relacionada con el agua que alcanza la copa.

La escorrentía cortical y el goteo se correlacionan negativamente, aunque con un coeficiente de correlación y nivel de significación más bajo, por lo que la escorrentía cortical parece estar compitiendo por el agua con el goteo: cuánto más agua se canalice por una vía, menos queda disponible para la otra.

La escorrentía cortical presentó un color muy oscuro semejante al café aguado. Esta gran cantidad de partículas en suspensión y disolución aumentan considerablemente la densidad del líquido, con ello la viscosidad y por tanto la tensión superficial, lo que favorece su circulación por la copa sin desprenderse en forma de goteo. El aspecto oscuro de la escorrentía cortical ha sido ya observado por otros autores (por ej. Horton, 1919) e implica el transporte de gran cantidad de solutos hacia el suelo.

Capítulo 6.

La dinámica de la partición de lluvia:

caracterización

"porque uno no encuentra lo que busca, sino lo que la realidad le entrega"

Javier Cercas, en Soldados de Salamina

6.1. Introducción

Llamaremos dinámica de la partición de lluvia a la evolución de las tasas de los diferentes componentes de la partición de lluvia a lo largo del proceso de reparto. La mayoría de los estudios de partición de lluvia se centran en los volúmenes finales recogidos al final del evento. La dinámica intra-evento se conoce mucho menos debido a la complejidad que supone el seguimiento del proceso especialmente durante la lluvia. Además, la mayoría de los estudios que abordan la dinámica tienen por objetivo un solo flujo de la partición de lluvia (Aston, 1979; Massman, 1983) y se realizan durante el secado de la planta (Pitman, 1989; Domingo *et al.*, 1998), siendo muy escasos los que se realizan también durante la lluvia (Aston, 1979; Massman, 1983). Así Pitman (1989) y Domingo *et al.* (1998) estudian la evolución de la tasa de drenaje en función del agua almacenada en la copa durante el secado. Massman (1983) siguió la trascolación durante lluvia y secado y Aston (1979) el almacén en la copa y las pérdidas por intercepción durante ambos periodos. Los esfuerzos realizados para desvelar la dinámica de todo el proceso a lo largo del evento completo y a nuestra resolución temporal son inexistentes.

Mejorar el entendimiento del proceso de partición de lluvia en la planta contribuye al mejor conocimiento de los procesos hidrológicos que ocurren en la planta y ayudan a pasar a

escala de parcela, ladera o cuenca cuando se introducen las heterogeneidades asociadas a esos niveles. Además, una valoración precisa del balance de agua en la copa, ya sea mediante medidas *in situ* o ejercicios de modelización, es esencial para evaluar las consecuencias hidrológicas de la desaparición o instauración de una cubierta vegetal particular (Price & Carlyle-Moses, 2003). El conocimiento de la partición de lluvia a escala de planta es por tanto de gran interés para hidrólogos, ecólogos y gestores de cuencas hidrográficas.

Sin embargo, se conoce poco como es la dinámica de la partición de lluvia, por lo que en la introducción de la Tesis nos planteábamos una serie de cuestiones, que empezaran a abordarse en el presente capítulo, y que eran las siguientes: ¿cómo ocurre el proceso de partición de lluvia durante el mojado y el secado de la planta?, ¿cuánto debe llover para que se inicien los flujos?, ¿qué efecto tiene la existencia de viento?, ¿qué características de la copa están implicadas en el reparto? Para responder a estas preguntas, por un lado se tendrá presente que los factores clave que determinan la partición de lluvia son la estructura de la copa, la intensidad y duración de la precipitación y las variables micrometeorológicas (Puigdefábregas, 2005). Y por otro, se hará un seguimiento minucioso de la dinámica del proceso (en éste capítulo) y emplearán técnicas de modelización (en el capítulo próximo), partiendo del modelo de Rutter (Rutter *et al.*, 1971) y de la hipótesis de que las tasas de salida de los diferentes componentes de la partición de lluvia están determinadas por el agua almacenada en la copa.

El presente capítulo es un capítulo de resultados empíricos, que servirán de soporte al modelo que se desarrolla en el siguiente capítulo. Comenzaremos describiendo la evolución de los distintos flujos de partición obtenidos empíricamente a lo largo del tiempo, durante el periodo de lluvia y el de secado. Identificaremos los umbrales necesarios para que comiencen o finalicen los flujos y sus tasas máximas. Exploraremos la relación que existe entre las tasas de goteo o escorrentía cortical y el agua almacenada en la copa para confirmar si es cierta nuestra hipótesis de que las salidas de agua dependen del agua almacenada en la copa. Como la intensidad de la precipitación es un factor clave en el proceso de reparto, se explorará también su efecto en la dinámica de la partición, aunque de forma somera. Finalmente, estudiaremos cómo influye el viento en el reparto, a partir de la evolución de la conductancia aerodinámica frente a velocidades de viento crecientes. Estas relaciones servirán de base para, en el próximo capítulo, describirlas formalmente durante un ejercicio de modelización de la partición de lluvia.

6.2. La dinámica de la partición de lluvia

6.2.1. Introducción

Los estudios de partición de lluvia realizan frecuentemente asunciones encaminadas a suplir la falta de conocimiento del proceso de partición. En este punto pretendemos arrojar algo de luz al respecto, describiendo el proceso a partir de los flujos obtenidos empíricamente durante la lluvia y el secado de la planta. Lo primero que queremos conocer es cómo tiene lugar el proceso de partición de lluvia a lo largo del tiempo durante y después de una lluvia de intensidad constante.

6.2.2. Metodología

El proceso de partición de lluvia se describirá a partir de la evolución en el tiempo de los flujos de partición obtenidos empíricamente cada segundo durante y después de simulaciones de lluvia de 24 mm h⁻¹. Como se explicó en el Capítulo 4, las tasas o flujos se calculan a partir de los volúmenes acumulados (expresados en mm respecto a la proyección de la copa) restando a cada volumen acumulado, el acumulado en el segundo anterior. Previamente, las curvas del almacén en la copa, escorrentía cortical y goteo de los periodos de lluvia y secado tuvieron que ser ajustadas a una función que permitiera recalcular los datos y eliminar el ruido.

Recordemos que durante la lluvia, el peso de la planta y de la escorrentía cortical acumulada se midieron directamente cada segundo por células de carga. La trascolación se obtuvo una vez descontada la precipitación que se había recogido entre el perímetro del instrumento colector de trascolación y el perímetro de la planta. La trascolación libre se estimó como el promedio de la trascolación recogida en los ocho primeros segundos. La trascolación libre, que se considero constante durante la lluvia, se descontó de la trascolación para obtener el goteo. La evaporación se calculó a partir de la ecuación del gradiente de concentraciones de vapor (ecuaciones 4.16 y 4.24 del Capítulo 4).

El periodo de secado comienza en cuanto cesa la lluvia. Durante el secado, el almacén en la copa, el goteo y la escorrentía cortical se recogen directamente y la evaporación se obtiene por diferencia.

6.2.3. Resultados

6.2.3.1. La dinámica durante el periodo de lluvia

La evolución de los flujos de partición puede seguirse en la Figura 6.1, en donde las tasas de cada flujo se expresan en mm respecto de la proyección de la copa y por hora. La curva del almacén (amarilla), o tasa del almacén en la copa, refleja las variaciones que se producen en el agua almacenada en la copa cada segundo. Comienza teniendo valores muy altos que disminuyen exponencialmente a medida que progresa la lluvia. Esto indica que cuando comienza a llover la mayoría de las gotas que impactan en la copa son retenidas, mientras que a medida que la copa se moja su retención disminuye. Además, cuando comienza el drenaje el agua almacenada en la copa no aumenta tan rápidamente por lo que su tasa disminuye más lentamente y la curva del almacén se suaviza hasta estabilizarse cuando las entradas de agua (lluvia) igualan a las salidas (drenaje y evaporación). La velocidad a la que se alcanza dicha estabilización en el agua almacenada en la copa depende de la especie de que se trate, alcanzándose muy rápido en *Retama* y más lentamente en *Anthyllis y Stipa*.

En las tres especies, el flujo de goteo comienza antes que el de escorrentía cortical. Su tasa aumenta rápidamente y tiende a estabilizarse antes que la del segundo. La tasa de goteo sufre una pequeña pero brusca caída durante la fase de mojado que enseguida se recupera y que se debe al inicio de la escorrentía cortical. La escorrentía cortical comienza siendo importante en términos relativos y su tasa aumenta suavemente hasta alcanzar su estabilización. Durante la lluvia, la tasa de goteo fue siempre bastante superior a la de escorrentía cortical en *Stipa* y en casi todas las *Anthyllis* (excepto en dos individuos). En cambio, en *Retama* ambas tasas son similares. Este comportamiento se reflejará en los volúmenes finales acumulados recogidos en cada especie, con totales de goteo y escorrentía cortical similares en *Retama*, y totales de goteo más altos en *Anthyllis y Stipa*.



Fig 6.1. Evolución de los flujos de partición de lluvia durante el periodo de lluvia. Los flujos corresponden a una *Stipa* mediana vigorosa (ST14).

El goteo aparece muy pronto, pocos segundos después de comenzar la lluvia, para cantidades de precipitación y agua almacenada en la copa muy bajos, primero en *Retama*, después en *Anthyllis* y finalmente en *Stipa* (Tabla 6.1) El agua acumulada en la copa al comenzar el goteo fue inferior a la capacidad de la misma *s*, de manera que la copa comienza a gotear cuando está sólo parcialmente mojada. En *Retama* y *Anthyllis* el almacén en la copa necesario para que comience el goteo se vio poco afectado por variaciones en el tamaño de la planta. En *Stipa* el goteo comenzó antes en las plantas medianas y más tarde en las pequeñas y grandes. La senescencia apenas afectó al tiempo, almacén o precipitación necesarios para que comience el goteo en *Anthyllis*. En cambio, en *Stipa* comienza antes y para almacenes y precipitaciones más bajas en los individuos vigorosos.

Tabla 6.1. Características relacionadas con el comienzo del goteo durante la lluvia. Para cada especie, se muestra la media y desviación estándar del tiempo transcurrido desde que comienza la lluvia en segundos (Tiempo), la lluvia precipitada (PiniG) y el agua almacenada en la copa (CiniG) necesarios para que comience el goteo. Se incluyen solo los individuos vigorosos. n = 6, 9, 9.

	Tiempo (seg)	PiniG (mm)	CiniG (mm)
Retama	3 ± 3	$0{,}02\pm0{,}02$	$0,\!01\pm0,\!01$
Stipa	13 ± 14	$0,1\pm0,11$	$0{,}09\pm0{,}11$
Anthyllis	$4,8\pm0,5$	$0,\!04\pm0,\!01$	$0,\!03\pm0,\!01$

Excepto en una *Stipa* pequeña, en los individuos vigorosos el goteo comenzó muy pronto, antes incluso de que se alcanzase la capacidad de la copa *s*. Recordemos que la capacidad de la copa *s* es el agua mínima necesaria para mojar toda la planta y se obtuvo a partir de las temperaturas del interior y exterior de la copa (método de los termopares, Capítulo 4, pág. 135). La capacidad de la copa fue respectivamente de 0,07; 0,75 y 1,04 mm (por unidad de área proyectada), y por tanto superior al agua almacenada en la copa al comenzar el goteo (Tabla 6.1).

La escorrentía cortical aparece más tarde que el goteo y su tasa es muy elevada desde el principio (Fig 6.1). La escorrentía cortical comienza cuando han transcurrido pocos minutos desde el inicio de la lluvia, primero en *Retama*, después en *Stipa* y finalmente en *Anthyllis* (Tabla 6.2). Comienza para cantidades de lluvia y de agua acumulada en la copa muy bajas, sobre todo en *Retama*. Además, en las tres especies el agua acumulada en la copa al comenzar la escorrentía cortical fue superior a la capacidad de la misma *s*. Dos plantas vigorosas de *Stipa* que partieron de copa mojada durante las simulaciones de lluvia fueron excluidas de los cálculos.

Tabla 6.2. Características relacionadas con el comienzo de la escorrentía cortical. Para cada especie, se muestra la media y desviación estándar del tiempo transcurrido desde que comienza la lluvia en minutos (Tiempo), la lluvia precipitada (PiniS) y el agua almacenada en la copa (CiniS) necesarios para que comience la escorrentía cortical. Solo individuos vigorosos. n = 6, 7, 9 para *Retama*, *Stipa* y *Anthyllis* respectivamente.

	Tiempo (min)	PiniS (mm)	CiniS (mm)
Retama	$2 \pm 0,7$	$0,9 \pm 0,3$	$0{,}28\pm0{,}09$
Stipa	$3,3 \pm 1,5$	$1,5 \pm 0,7$	$0,8\pm0,4$
Anthyllis	5 ± 3	$2,1 \pm 1,3$	$1,1\pm0,\!8$

Los valores de precipitación total necesarios para que comience el goteo y la escorrentía cortical pueden parecer bajos, por lo que se recalcularon considerando únicamente los individuos grandes. Para una lluvia de intensidad constante de 24 mm h⁻¹ es necesario que llueva un promedio de 0,02; 0,10 y 0,23 mm antes de que se inicie el goteo en *Retama*, *Stipa* y *Anthyllis* respectivamente y que llueva un promedio de 1,0; 1,7 y 3,3 mm para que comience a detectarse escorrentía cortical. Al tomar solo los individuos grandes, los valores aumentaron solo ligeramente en *Retama* y *Stipa* y un poco más en *Anthyllis*.

Los valores obtenidos en cada planta del tiempo, precipitación y almacén en la copa cuando comenzaron el goteo y la escorrentía cortical se pueden consultar en el ANEXO 6.1.

La tasa de evaporación aumenta rápidamente al principio, a medida que lo hace el agua almacenada en la copa susceptible de ser evaporada, hasta que se alcanza la capacidad de la copa s (Fig 6.2). Si continúa lloviendo la tasa de evaporación pasa a disminuir, para estabilizarse pasados unos minutos (7-10 minutos en *Retama*, antes en *Anthyllis* y *Stipa*). La estabilización de la tasa de evaporación ocurre cuando se ha superado ampliamente la capacidad de la copa s. En algunas plantas la tasa de evaporación fue el flujo cuantitativamente más importante al principio de la lluvia, durante la etapa de mojado, pero en la etapa de saturación (en la que el almacén se estabiliza) la evaporación es el flujo menor con diferencia.



Fig 6.2. Evolución de la tasa de evaporación durante el periodo de lluvia en una *Stipa* mediana vigorosa (ST14). La línea vertical continua indica el momento en el que se alcanza la capacidad de la copa *s*, que en esta planta fue de 1,04 mm. La línea vertical discontinua indica el momento en el que la tasa de evaporación se estabiliza.

Los flujos al final de la lluvia

Cuando se trabaja con una precipitación rectangular de intensidad constante durante simulaciones lo suficientemente largas como para que se alcance un equilibrio en el balance de agua en la copa, las tasas que alcancen los distintos flujos al final de la lluvia reflejarán las tasas máximas, excepto en el caso del almacén en la copa y la evaporación. La tasa del almacén en la copa informa sobre el grado de equilibrio alcanzado en el balance de agua (cuanto menores sean los cambios en el almacén, mayor será el equilibrio entre las entradas y salidas de agua). En el caso de la evaporación, la tasa al final de la lluvia solo informa sobre la tasa de equilibrio para unas condiciones micrometeorológicas dadas.

Como se observa en la Tabla 6.3 la tasa del almacén en la copa fue mucho más baja en *Retama*: en esta especie el almacén varía menos, se alcanzó un grado de equilibrio mayor en el balance de agua. Las tasas de goteo y escorrentía cortical fueron semejantes entre sí, y como la tasa de goteo es bastante baja respecto de las de las otras dos especies, también lo fue la tasa de drenaje. *Retama* presenta las tasas más altas de evaporación y de trascolación libre al final de la lluvia.

Como indica la tasa del almacén en la copa, *Anthyllis* y *Stipa* alcanzaron durante la lluvia un grado de equilibrio similar entre ellas e inferior al de *Retama* (Tabla 6.3). *Stipa* presenta la tasa máxima de goteo más alta y la de escorrentía cortical más baja. En *Retama* ocurre al contrario y en *Anthyllis* son intermedias. El cociente entre los flujos de escorrentía cortical y goteo al final de la precipitación es menor en *Stipa*. Las tasas máximas de drenaje fueron más altas en *Stipa* y más bajas en *Retama*, a consecuencia de la alta y baja tasa de goteo respectivamente de ambas especies. Las tasas de trascolación libre y evaporación son más bajas en *Stipa* y *Anthyllis* que en *Retama*. La tasa de precipitación incidente fue más alta en *Stipa* y baja en *Retama* con motivo de su baja y alta tasa de trascolación libre respectivamente. El comportamiento de las tasas al final de la lluvia en las tres especies, recuerda mucho al encontrado en los volúmenes finales de partición. Especialmente en el caso de los flujos líquidos.

Tabla 6.3. Tasas alcanzadas al final del periodo de lluvia. En cada especie se muestra la tasa media y desviación estándar de la tasa de: precipitación incidente (P), precipitación interceptada (R), almacén en la copa (C), goteo (G), escorrentía cortical (S), perdidas por intercepción (E), trascolación libre (Tl), trascolación (T) y drenaje (D). Se incluyen solo los individuos vigorosos de cada especie. n = 6, 9 y 9.

	Р	R	С	G	S	Е	Tl	Т	D
	(mm/h)	(mm/h)	(mm/h)	(mm/h)	(mm/h)	(mm/h)	(mm/h)	(mm/h)	(mm/h)
Retama	26 ± 1	14 ± 2	$0,\!02\pm0,\!04$	6 ± 3	7 ± 1	1 ± 1	12 ± 2	18 ± 3	13 ± 2
Anthyllis	27 ± 5	19 ± 5	$0,3 \pm 1,1$	13 ± 4	5 ± 2	$0,6 \pm 0,3$	8 ± 7	21 ± 7	19 ± 5
Stipa	27 ± 1	24 ± 5	$0,4 \pm 0,5$	18 ± 5	4 ± 2	$0,7\pm0,6$	4 ± 5	22 ± 2	22 ± 5

6.2.3.2. La dinámica durante el periodo de secado

6.2.3.2.1. Flujos a lo largo del tiempo

El comportamiento de los flujos de partición durante la etapa de secado se muestra en la Figura 6.3. Una vez que cesa la lluvia las tasas de todos los flujos disminuyen rápidamente al principio del secado y más lentamente después (Fig 6.3). Como las tasas de escorrentía cortical y goteo son altas al principio y ya no llueve, la tasa del almacén en la copa disminuye rápidamente también. A medida que las tasas de los primeros disminuyen, se ralentiza el vaciado (tasa del almacén) de la copa. Finalmente, cuando el goteo y la escorrentía cortical desaparecen, todo el vaciado de la copa se produce en forma de evaporación (Fig 6.3).



Fig 6.3. Evolución de los flujos de partición de lluvia durante el periodo de secado. Se muestran los flujos de una *Stipa* mediana vigorosa (ST14)

En algunas plantas no se produce goteo durante el periodo de secado. El valor del agua transitoria *Cmax-Cmin* no justificó este comportamiento. En *Stipa* no hubo goteo en secado en aquellas plantas cuyo almacén máximo era igual o menor de 1,23 mm (excepto ST14 MV, con un almacén máximo de 1,80 mm). En *Retama* y *Anthyllis* no presentaron goteo en secado aquellas plantas cuya tasa de goteo durante la lluvia fue inferior a 3,6 mm h⁻¹ en *Retama* y menor de 10,5 mm h⁻¹ en *Anthyllis*. Hubo tres excepciones: AC13 y 14 tuvieron un flujo de goteo mayor que esa cantidad en lluvia y no presentaron goteo en secado, mientras que AC01 con flujo de goteo inferior si tuvo goteo en secado. En cualquier caso, no se ha conseguido identificar con claridad que factor determina el que no se produzca o no goteo en secado.

6.2.3.2.2. Almacén crítico

Llamaremos almacén crítico al valor del almacén para el que se produce un cambio en la tasa del almacén en la copa de vaciado rápido a lento. Su valor fue más alto en *Anthyllis* y bajo en *Retama* (Tabla 6.4). El almacén crítico se relacionó linealmente en las tres especies con el almacén máximo en la copa *Cmax* y con la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo *Cmax-Cmin*. Solo se relacionó con la capacidad de la copa *s* en Anthyllis (n = 15, R = 0,80; p < 0,001) y con el almacén mínimo *Cmin* en *Anthyllis* (n = 15; R = 0,97; p < 0,001) y *Stipa* (n = 15; R = 0,92; p < 0,001). En cuanto a la relación con la estructura, el almacén en el punto de inflexión se correlacionó con el LAI (Tabla 6.4).

Tabla 6.4. Propiedades de la copa relacionadas en las tres especies con el almacén crítico (mm). Se muestra el coeficiente de correlación (R) y el nivel de significación con ***, ** y * para p < 0,001; 0,01 y 0,05 respectivamente; n.s = no significativo. n = 15, 15 y 6.

		Cmax (mm)	Cmax-Cmin (mm)	LAI
	n	R	R	R
Anthyllis	15	0,99 ***	0,91 ***	0,77 ***
Stipa	15	0,99 ***	0,63 ***	0,79 ***
Retama	6	0,83 *	0,86 *	0,86 *

6.2.3.2.3. Almacén mínimo y máximo

El almacén mínimo *Cmin* es el agua almacenada en la copa cuando durante el secado el drenaje se hace despreciable. Como el drenaje es nulo, toda el agua que permanece en la copa (*Cmin*) se perderá por evaporación. El valor del almacén mínimo se estimó por dos métodos diferentes: i) anotando tras la simulación de lluvia el momento en el que el drenaje podía considerarse despreciable a simple vista (método subjetivo) y ii) a partir de la curva de drenaje en secado. En este caso, se asumió que el flujo de drenaje se hizo despreciable cuando disminuyó por debajo de 0,02 mm h⁻¹ (0,33 ml m⁻² min⁻¹)(método objetivo). Los resultados (Tabla 6.5) muestran que la copa deja de drenar en secado para almacenes en la copa (*Cmin*) inferiores en *Retama* y más altos en *Stipa* y *Anthyllis*. El tiempo transcurrido desde el principio del secado hasta que el drenaje se consideró despreciable presentó una media y

desviación estándar de 12 \pm 7, 36 \pm 12 y 23 \pm 13 minutos en *Retama*, *Anthyllis* y *Stipa* respectivamente.

Tabla 6.5. Almacén mínimo (*Cmin*), máximo (*Cmax*), la diferencia entre ambos (*Cmax-Cmin*) y almacén crítico (*C crítico*). Se comparan los promedios y desviación estándar en las tres especies. Se incluyen solo las plantas vigorosas. n = 9, 9 y 6.

	Cmin (mm)	Cmax (mm)	Cmax-Cmin (mm)	C crítico (mm)
Anthyllis	$0,7 \pm 0,4$	$1,7\pm0,9$	$1 \pm 0,6$	$2,0 \pm 1,1$
Stipa	$1 \pm 0,5$	$1,6\pm0,7$	$0,6 \pm 0,3$	$1,5 \pm 0,5$
Retama	$0,\!19\pm0,\!06$	$0,4 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,1$	$0,0004 \pm 0,0002$

El almacén máximo es el agua acumulada en la copa cuando las entradas y salidas de agua en la copa se estabilizan. Como valor de almacén máximo se tomó el último valor del almacén durante la lluvia. Como indica el almacén máximo, durante la lluvia *Anthyllis* y *Stipa* almacenan bastante más agua en la copa que *Retama* (Tabla 6.5). Durante el secado *Stipa* es capaz de retener más agua en la copa cuando finaliza el drenaje (*Cmin*), con lo cual se evaporará un porcentaje superior de agua durante el secado. En cambio, *Retama* deja de drenar en secado para almacenes en la copa muy bajos. Las diferencias entre el almacén máximo que soporta la copa para una precipitación constante de 24 mm h⁻¹ y el almacén mínimo fueron mayores en *Anthyllis*. Esto indica que la cantidad de agua en transito por la copa es mayor en esta especie, probablemente a consecuencia de una mejor adherencia del agua en la copa favorecida por la rugosidad de sus ramas.

Como ya se ha comentado, todas las plantas produjeron escorrentía cortical finalizada la lluvia, sin embargo en algunas el goteo acabó junto con la lluvia. En *Anthyllis*, el goteo se hizo despreciable antes que la escorrentía cortical, mientras que en *Retama* y *Stipa* ambos flujos desaparecieron casi simultáneamente. Como se ha dicho, se asume que estos flujos se hacen despreciables cuando su tasa es igual o menor que 0,02 mm h⁻¹.

6.2.3.2.4. Capacidad de la copa s

La capacidad de la copa o parámetro *s* de Horton (1919) es el agua mínima necesaria para mojar toda la superficie de la planta. Se obtuvo por el método de los termopares (pág.

135 del Capítulo 4) y se comparó con el obtenido por el método de Leyton (1967) y con el almacén mínimo.

La capacidad de la copa *s* fue mucho menor en *Retama* y similar en *Anthyllis* y *Stipa* (Tabla 6.6). El valor del parámetro capacidad de la copa *s* es parecido al del almacén mínimo, pero aproximadamente la mitad que el del almacén máximo (Tabla 6.5).

Tabla 6.6. Capacidad de la copa *s* obtenida por el método de los termopares y por el método de Leyton (1967). Ambos se comparan con el almacén mínimo (*Cmin*). Se incluyen solo las plantas vigorosas (n = 9, 9, 6).

	s (termopares) (mm)	s Leyton (1967) (mm)	Cmin (mm)
Anthyllis	$0,9\pm0,7$	1,32	$0,7 \pm 0,4$
Stipa	$0,8\pm0,5$	0,87	$1 \pm 0,5$
Retama	0.07 <u>+</u> 0.02	3,68	$0,\!19\pm0,\!06$

Como se observa en la Tabla 6.6, el valor de capacidad de la copa *s* obtenido por el método de los termopares es inferior al calculado por el método de Leyton, excepto para *Stipa*. Estas diferencias se producen probablemente porque el método de Leyton requiere un tamaño muestral alto del que carecemos. Los valores de capacidad o saturación de la copa obtenidos por el método de Leyton (1967) están asociados a errores estándar muy altos por lo que es necesario obtenerlos a partir de gran cantidad de datos de precipitación (Rutter, 1963). De ahí que en *Retama*, con un tamaño muestral menor, las diferencias entre los resultados de ambos métodos sean mayores. Se puede concluir que nuestro tamaño muestral no permite aplicar el método de Leyton.

Los valores de *s*, *Cmin*, *Cmax* y *Cmin–Cmax* obtenidos en cada planta pueden consultarse en el ANEXO 6.2.

6.2.3.3. La dinámica del almacén en la copa

La evolución del almacén de la copa a lo largo del tiempo (mm) tiene tanto o más interés que las variaciones que se producen en el almacén por unidad de tiempo (tasa) (mm h⁻¹). Su comportamiento permite identificar las etapas de mojado, saturación y secado a las que nos referíamos en el capítulo anterior (Fig 6.4), así como una serie de parámetros de interés: almacén máximo, mínimo y capacidad de la copa *s*.

Como se observa en la Figura 6.4 a., cuando comienza a llover sobre una planta seca la copa atraviesa tres estados: mojado, saturación y secado. Si la intensidad de la lluvia es muy débil o su duración muy corta, la copa no alcanza la saturación antes de que acabe la tormenta y solo atraviesa dos estados: mojado y secado. Si llueve suficiente, tras el mojado de la copa se alcanza la etapa de saturación. En ella el almacén en la copa muestra un comportamiento asintótico, aunque también se observa una ligera tendencia a la ganancia progresiva de almacén. Para una determinada especie, cuanto mayor sea la planta más larga será la etapa de saturación (Fig 6.4 b).



Fig 6.4. Dinámica del almacén en la copa en lluvia y secado. a) Etapas por las que atraviesa el almacén de la copa durante un evento lluvioso de intensidad constante: mojado (moj), saturación (sat) y secado (sec). Se muestra el almacén en la copa en una *Stipa* pequeña (ST01). b) Se compara la evolución del almacén en la copa a lo largo del tiempo, durante un evento completo, en una *Stipa* mediana (ST14) y otra pequeña (ST01), ambas vigorosas. Los asteriscos indican el final de la lluvia.

El secado puede considerarse subdivido en 2 subetapas: una inmediata a la finalización de la lluvia, en la que la copa continúa drenando y otra en la que las pérdidas de agua en la copa se producen solo por evaporación. En la primera subetapa pueden identificarse otras dos: una de vaciado rápido y otra de vaciado lento (Fig 6.4).

6.3. Los flujos respecto al agua almacenada en la copa

6.3.1. Introducción

En el próximo capítulo se desarrollará un modelo dinámico que, operando a escala de evento, simule los flujos principales de partición de lluvia en función de los atributos de la copa, la precipitación y las variables micrometeorológicas. Para desarrollar este modelo partiremos de la hipótesis de que los flujos de escorrentía cortical o goteo son función del agua almacenada en la copa, por lo que necesitamos conocer si esta hipótesis refleja la realidad del proceso. El patrón que describa la relación entre las tasas de escorrentía cortical (o goteo) y el agua almacenada en la copa dará pie a la adopción de una función que permitirá describir formalmente y parametrizar estos flujos en función del almacén en la copa. A continuación se evalúa si la hipótesis de partición con el agua almacenada en la copa.

6.3.2. Resultados: flujos respecto al almacén en la copa

En la Figura 6.5 se muestra la evolución de las tasas de goteo y escorrentía cortical en función del agua almacenada en la copa durante la lluvia y el secado. La etapa de lluvia (curva azul) se caracteriza por un periodo inicial en el que, aunque comienza a acumularse agua en la copa, no se produce ninguna salida líquida. Se ha de superar un umbral de almacén en la copa para que comience el goteo (Fig 6.5 a) y otro umbral superior para que comience la escorrentía cortical (Fig 6.5 b). La tasa de goteo aumenta progresivamente desde su aparición, mientras que la de escorrentía cortical comienza ya siendo muy alta. Las tasas de escorrentía cortical y goteo aumentan rápidamente en una primera fase, a la que le sigue otra de desaceleración y finalmente un periodo de estabilización. Las tasas de escorrentía cortical y goteo permanecen constantes coincidiendo con la etapa de saturación de la copa en la que el almacén se estabiliza. Durante la lluvia la tasa del goteo sufre un descenso brusco que coincide con el comienzo de la escorrentía cortical.

El ruido que se observa en la curva de goteo en lluvia procede del ruido de las lecturas de los termopares que registraban la temperatura de la planta, dato necesario para calcular las pérdidas por intercepción. Recuérdese que en lluvia la trascolación (y por tanto, también el goteo) se estima descontando la precipitación que cae entre el perímetro la planta y el del dispositivo colector de trascolación. Y que la precipitación se obtiene sumando todos los

componentes de la partición (también la evaporación) tomando como sistema de referencia el marco del dispositivo colector de trascolación (ver págs. 136-137 del Capítulo 4).

Las curvas de secado (rojo) de la tasas de escorrentía cortical y goteo respecto al agua almacenada en la copa se leen de derecha a izquierda, puesto que el secado comienza con almacenes en la copa altos que van disminuyendo. Estas curvas de secado se caracterizan por dos periodos de vaciado, uno rápido y otro lento. Durante el vaciado rápido inicial, para almacenes altos, los flujos de escorrentía cortical y goteo disminuyen de forma casi lineal con el agua almacenada en la copa. Después, durante el periodo de vaciado lento lo hacen de forma exponencial. Podría decirse que aparecen dos resistencias al proceso de descarga de la copa, una resistencia constante y después otra variable.

Los patrones encontrados durante la lluvia y el secado que se muestran en la Figura 6.5 son estándar y se encontraron en todos los individuos, edades y estados de las tres especies. Las variaciones entre ellos estuvieron relacionadas con los almacenes umbrales para el inicio de los flujos, las pendientes de las curvas y las tasas máximas alcanzadas. Este hecho sentará la base para modelizar los flujos de drenaje.

El almacén umbral necesario para que comience el goteo o la escorrentía cortical durante la lluvia, no coincide con el almacén umbral para el que estos flujos desaparecen en secado. Aunque no se observa en la Figura 6.5, durante el secado de muchas plantas se generó escorrentía cortical para almacenes inferiores al de su aparición durante la lluvia. Tampoco coincidieron las tasas máximas al final de la precipitación e inicio del secado, siendo inferiores en secado, y las diferencias entre ambas tasas mayores en el goteo (Fig 6.5).



Fig 6.5. Evolución de las tasas de a) goteo y b) escorrentía cortical, en función del agua almacenada en la copa, durante la lluvia (curva azul) y el secado (curva roja) de la planta. La gráfica del goteo corresponde a un *Anthyllis* grande vigoroso (AC03) y la de la escorrentía cortical un *Anthyllis* mediano senescente (AC13).

Como se observa en la Figura 6.5 por medio de las líneas punteadas, para un determinado almacén en la copa, los flujos son más rápidos durante la lluvia y más lentos en secado. Las diferencias son mayores en el goteo, que llegó incluso a ser inexistente en el secado de algunas plantas. Las diferencias en las tasas de escorrentía cortical de lluvia y secado son mayores para los almacenes bajos, mientras que en goteo son mayores para los almacenes altos.

El que para un determinado almacén en la copa, los flujos sean más rápidos durante la lluvia y más lentos en secado, refleja que el sistema no realiza el mismo recorrido cuando avanza en un sentido (mojado) o en el contrario (secado). Este fenómeno recibe el nombre de histéresis. La histéresis se refiere a un fenómeno en virtud del cual la evolución de un proceso físico depende de su historia previa y se manifiesta por el retraso del efecto sobre la causa que lo produce (Cela *et al.*, 2001). Como los flujos son más intensos durante la lluvia, no es cierta la hipótesis de la que partíamos para modelar los flujos de partición de lluvia en función del agua almacenada en la copa. Las tasas de escorrentía cortical y goteo dependen del almacén en la copa, pero además de que esté lloviendo o no. A la hora de modelar la dinámica del proceso en función del agua almacenada en la copa, será necesario tener en cuenta la existencia de histéresis.

Relación entre los flujos al final de la precipitación y al principio del secado

Si comparamos las tasas de goteo, escorrentía cortical, evaporación y almacén al final de la lluvia con las encontradas al principio del secado se observa que únicamente las tasas de escorrentía cortical estuvieron correlacionadas. La correlación fue muy alta en las 3 especies: *Anthyllis* (n = 15; $R^2 = 0.91$; p = 0.000), *Stipa* (n = 15; $R^2 = 0.91$; p = 0.001) y *Retama* (n = 6; $R^2 = 0.88$; p = 0.019). Las tasas de los demás flujos al final de la lluvia y al principio del secado no mostraron ningún tipo de relación. Este resultado apunta a que el flujo de escorrentía cortical es el que está más determinado por la estructura de la copa, mientras que los otros dos estarán más determinados por las características de la lluvia y las condiciones micrometeorológicas.

6.4. El efecto de la intensidad de la precipitación en la partición de lluvia

El efecto de la intensidad de la precipitación se estudiará muy someramente, para tener indicios del efecto que tiene en el reparto.

6.4.1. Metodología

Se seleccionó un solo individuo de cada especie atendiendo a la calidad de los resultados arrojados para la intensidad de lluvia baja (24 mm h⁻¹). En estos tres individuos se calcularon todos los flujos de partición generados durante la simulación de lluvia de intensidad mayor (40 mm h⁻¹) de manera análoga a como se obtuvieron para la intensidad menor. Los flujos obtenidos para la intensidad más alta se compararon con los de la más baja, tanto a lo largo del tiempo, como en función del agua almacenada en la copa.

6.4.2. Resultados

Cuanto mayor es la intensidad de la precipitación más rápidamente se va acumulando el agua en la copa (Fig 6.6). Además, el almacén en la copa para el que se alcanzó el equilibrio entre las entradas y las salidas de agua, o almacén máximo (asíntota), fue mayor para la

intensidad de lluvia mayor. Por tanto, se acumula una cantidad máxima de agua mayor en precipitaciones más intensas y menor durante las menos intensas. El almacén máximo no es una cantidad fija que dependa exclusivamente de las características de la copa, sino que también es función de la intensidad de la precipitación.



Fig 6.6. Evolución del almacén en la copa por unidad de copa proyectada (mm) para dos intensidades de lluvia (24 mm h^{-1} y 40 mm h^{-1}). Se muestra una *Stipa* mediana vigorosa (ST14).

Durante la lluvia, los flujos de escorrentía cortical y goteo crecieron más rápido y alcanzaron una tasa máxima superior para la intensidad de lluvia más alta (Fig 6.7). Estos flujos son más intensos cuando la intensidad de la lluvia también lo es. Además, el goteo y la escorrentía cortical y por tanto el drenaje, aparecen más tarde durante la simulación de lluvia más intensa, es decir el drenaje comienza para almacenes de agua en la copa más altos.



Fig 6.7. Efecto de la intensidad de la precipitación en la dinámica de los flujos de: a) escorrentía cortical y b) goteo, en una *Stipa* mediana vigorosa (ST14).

Si comparamos las curvas correspondientes a ambas intensidades de lluvia que relacionan las tasas de escorrentía cortical o de goteo con el almacén en la copa (Fig 6.8), se observa que cuando la intensidad de la lluvia es mayor, i) los flujos comienzan a registrase para almacenes más altos, ii) sus tasas evolucionan más rápido (pendiente mayor), iii) el equilibrio entre entradas y salidas de agua se alcanza para almacenes en la copa más elevados y iiii) las tasas máximas de escorrentía cortical y goteo son más altas.



Fig. 6.8. Efecto de la intensidad de la precipitación en la evolución de los flujos de: a) escorrentía cortical y b) goteo en relación al agua almacenada en la copa. Se presenta una *Stipa* mediano vigoroso (ST14).

Durante el secado, la evolución de los flujos respecto del agua almacenada se comporta de forma similar con independencia de la intensidad de la lluvia precedente. El vaciado de la copa no está tan determinado por la intensidad de la precipitación antecedente. Al contrario de lo que cabría esperar, las diferencias encontradas apuntaron hacia flujos ligeramente menos intensos para un almacén determinado, durante el secado de la lluvia más intensa.

6.5. La influencia del viento en la conductancia aerodinámica

La conductancia aerodinámica es la inversa de la resistencia aerodinámica. La resistencia aerodinámica es una medida del desarrollo de las capas limítrofe (o límite) y por tanto del grado de dificultad para atravesarlas. Las capas límite están determinadas por la textura de las superficies y su tamaño varía inversamente con la velocidad del viento (Villagarcía, 2000).

Como se explicó en el Capítulo 4 (pág. 131) la conductancia aerodinámica se estimó durante el secado y las tres simulaciones de viento siguiendo el método propuesto por (Teklehaimanot & Jarvis, 1991) y a partir de la ecuación del gradiente de concentraciones de vapor (ecuación 4.16). En cada uno de estos periodos se seleccionó un intervalo en el que el drenaje fuera nulo pero la copa permaneciera completamente mojada, de manera que las variaciones en el almacén de la copa pudieran atribuirse íntegramente a las perdidas por intercepción. El rango de vientos utilizado durante las simulaciones de vientos estuvo comprendido entre 0,25 y 5,74 m s⁻¹.

La conductancia aerodinámica obtenida durante el secado y expresada respecto al volumen de la planta en m³ s⁻¹ fue mayor en *Retama* (0,19 \pm 0,13), intermedia en *Anthyllis* (0,05 \pm 0,05) y más baja en *Stipa* (0,03 \pm 0,02) (Fig 6.9 a). Si la conductancia aerodinámica se expresa en base a la proyección de la copa las diferencias entre especies son más progresivas: *Retama* ya no es tan diferente a las otras dos y desaparecen las similitudes entre *Stipa* y *Anthyllis* (Fig 6.9 b). En las tres especies la conductancia aerodinámica aumentó con la velocidad del viento (Fig 6.9).



Fig 6.9. Evolución de la conductancia aerodinámica con el viento en *Retama* (círculos grises), *Anthyllis* (triángulos blancos) y *Stipa* (cuadrados negros). Para cada especie se muestra la media de la conductancia aerodinámica en secado y en las tres simulaciones de viento, expresada a) por unidad volumétrica de copa (m³ s⁻¹) y b) por unidad proyectada de copa (m s⁻¹).

El patrón de la relación entre la conductancia aerodinámica ga y el viento u (Fig 6.9) sugiere una relación exponencial entre ambos del tipo:

$$ga = a + b * \left(\stackrel{\rightarrow}{u}\right)^c \tag{6.1}$$

En donde la conductancia aerodinámica, ga se expresa en m s⁻¹ y el viento \vec{u} en m s⁻¹ (la conductancia aerodinámica entra en el modelo con estas unidades como veremos en el próximo capítulo). Esta ecuación presenta la ventaja de arrojar una ga distinta de cero cuando la copa se seca en ausencia de viento.

En cada individuo se ajustó la función exponencial de la ecuación 6.1. El valor de los parámetros a, b y c se estimó por el método de los mínimos cuadrados utilizando el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 2001). El valor de los parámetros de la conductancia aerodinámica en cada planta se muestra en el ANEXO 6.3 y la media y desviación estándar por especie en la Tabla 6.7.

	Μ	Modelo: $ga=a+b^*(u)^c$					
	а	b	С				
Retama	$0,\!09\pm0,\!06$	$0,029 \pm 0,028$	1,5 ± 1				
Anthyllis	$0,\!07\pm0,\!04$	$0,03 \pm 0,04$	$1,9 \pm 1,1$				
Stipa	$0,04 \pm 0,036$	$0,006 \pm 0,005$	$1,92 \pm 1,01$				

Tabla 6.7. Parámetros que relacionan la conductancia aerodinámica *ga* expresada por unidad de copa proyectada (m s⁻¹) con el viento u (m s⁻¹) según el modelo exponencial propuesto (ecuación 6.1). Se muestra la media y la desviación estándar. Se incluyen solo los individuos vigorosos, n = 6, 9 y 9 respectivamente.

6.6. Discusión

6.6.1. La evolución de los flujos en el tiempo

La evolución de la tasa del almacén en mojado (Fig 6.1) indica que, de acuerdo con las nociones teóricas expuestas por Horton (1919) y Leonard (1967), cuando comienza a llover la mayoría de las gotas que impactan en la copa son retenidas, disminuyendo esta retención a medida que la copa se moja. Esto implica que el porcentaje de precipitación que alcanza el suelo es muy bajo en los estadios iniciales de la precipitación y va aumentando a medida que aumenta la duración del evento lluvioso. La cantidad total de agua que alcanza el suelo es pequeña para lluvias cortas y débiles, y aumenta para las intensas y prolongadas (Horton, 1919). En general, la intercepción que se produce dada una cantidad determinada de lluvia es mayor cuando cae en forma de pequeñas precipitaciones (Rutter, 1963), llegando a ser del 100% cuando la cantidad de precipitación no supera la capacidad de la copa (Horton, 1919).

En el proceso de intercepción de lluvia la copa puede saturarse relativamente rápido debido a su baja capacidad de almacenar agua (Zeng *et al.*, 2000). La velocidad a la que el agua almacenada en la copa alcanza la estabilización depende de la especie, alcanzándose muy rápido en *Retama* y más lentamente en *Anthyllis* y *Stipa*. La rapidez con que se estabilizan los flujos está relacionada por una parte con factores relacionados con la lluvia y condiciones micrometeorológicas; el agua se retiene en la copa más rápidamente si las gotas de lluvia son pequeñas (Calder, 1996). Por otra parte, se relaciona con la estructura de la copa, su capacidad para almacenar agua y su habilidad para conducirla, y no tanto con el tamaño de
la planta, que es muy superior en *Retama*. A pesar de ser la especie más grande, la baja capacidad para almacenar agua (menor superficie total y menos recovecos) de *Retama* y su estructura más linear, favorecen un equilibrio rápido entre entradas y salidas de agua, mientras que estructuras como las de *Anthyllis* y *Stipa*, con mayor superficie total y recorrido más complicado, retrasaran este equilibrio. Además, la estructura más abierta de *Retama*, en donde la probabilidad de que una gota que se desprenda de la copa alcance el suelo es mucho mayor, favorece un equilibrio más rápido entre entradas y salidas de agua. En *Stipa* y *Anthyllis*, una gota que se desprenda de la con mayor probabilidad en estratos inferiores de la misma, retrasándose su llegada al suelo.

Esta diferencia de comportamiento podría tener implicaciones de importancia en el abastecimiento hídrico de las plantas de clima semiárido. Aquellas especies de estructura más lineal (con ramas rectas dirigidas hacia el tallo) y capaces de soportar un almacén de agua en la copa menor serán más dinámicas, en el sentido de que el equilibrio en el balance de partición se establece antes, lo que les permitirá redistribuir las lluvia cortas y poco intensas más eficazmente. **Por tanto, la sencillez y linealidad de la estructura de la copa y una baja capacidad para almacenar agua, y no tanto el tamaño, son los factores que determinan la habilidad de la planta para redistribuir el agua de las lluvias efímeras.**

Por otra parte, aunque acabamos de ver que el tamaño de la planta no es determinante para alcanzar rápidamente el equilibrio entre entradas y salidas de agua al nivel interespecífico, si lo es al intraespecífico. En una especie determinada, el crecimiento de la planta hace que la estructura aérea de su copa se complique y aumente su capacidad para almacenar agua, haciendo más larga la etapa de mojado y requiriéndose precipitaciones más prolongadas e intensas para alcanzar el estado de saturación o equilibrio (Fig 6.4 b). En cambio, **las plantas jóvenes serán más efectivas redistribuyendo las lluvias cortas o de baja intensidad, lo cual les permitirá sacar más ventaja de las lluvias efímeras. Las plantas más adultas de la misma especie apenas podrán aprovechar estas lluvias porque la mayor parte del agua interceptada acabará evaporándose.**

En la etapa de saturación el almacén en la copa muestra un comportamiento asintótico. La ligera tendencia a la ganancia progresiva de almacén durante la etapa de saturación pudiera deberse a la absorción de agua de la fracción madera, pero también a una mejor organización del agua almacenada en la copa.

Al comenzar a llover se produce un aumento en la tasa de evaporación, que puede ser mayor incluso que la de los otros flujos. Esto es debido a que al comenzar a llover se produce un diferencial de temperatura entre la vegetación caliente y la lluvia fría. Este máximo en el gradiente de temperatura hace que la tasa de evaporación vaya aumentando a medida que lo hace la cantidad de agua disponible en la copa que actuaría como factor limitante (Leonard, 1967). La tasa de evaporación aumenta inicialmente hasta que se alcanza la capacidad de la copa s. Si continúa lloviendo la tasa de evaporación no se estabiliza, sino que pasa a disminuir, porque la temperatura entre la superficie de las hojas y la atmósfera tenderá a igualarse, disminuyendo gradualmente el diferencial de temperatura y con él la tasa de evaporación. Además, aunque durante el mojado hay una caída brusca del albedo que aumenta gradualmente a medida que el follaje se seca (Leyton et al., 1967), la atmósfera saturada disminuirá la energía solar que alcanza la copa, disminuyendo la radiación neta, por lo que la energía necesaria para evaporar el agua almacenada en la copa se convertirá en el factor limitante en el proceso de intercepción. Finalmente, la tasa de evaporación se estabiliza. Algunos autores (Horton, 1919) relacionan el punto en el que se alcanza esta estabilización con el momento en el que el agua almacenada en la copa coincide con su capacidad s. Sin embargo, como se muestra en la Figura 6.2 la estabilización de la tasa de evaporación ocurre cuando se ha superado ampliamente la capacidad de la copa y coincide con la estabilización del descenso de la temperatura de la planta y del gradiente de presión de vapor, por tanto con la estabilización de la tasa de difusión (Monteith & Umsworth, 1990).

La tasa de goteo sufre un pequeño pero brusco descenso durante la fase de mojado en el momento que comienza la escorrentía cortical. Su origen empírico se debe a que para estimar la trascolación de la planta fue necesario descontar la lluvia caída entre el perímetro de la planta y el del dispositivo colector de trascolación. Para ello se calculó la lluvia que cayó sobre este dispositivo como la suma de todos los componentes de la partición, entre ellos la escorrentía cortical. Esta pequeña caída en la tasa de goteo al comenzar la escorrentía cortical sugiere que, como al comenzar la escorrentía cortical se libera de la copa una cantidad importante del agua almacenada, que contribuirá a favorecer las fuerzas de tensión superficial, frente a las fuerzas de gravitación del agua que permanezca en la copa, mejorando su adhesión en detrimento del goteo.

Muchos autores afirman que tanto el goteo como la escorrentía cortical comienzan cuando el agua almacenada en la copa supera a la capacidad de la misma *s* (Zinke, 1967;

Belmonte Serrato & Romero Díaz, 1998). Sin embargo, en nuestro caso el goteo comenzó antes de alcanzarse la capacidad de la copa s. Esto se debe con probabilidad a que el goteo puede tener varios orígenes: i) al principio, antes de alcanzarse la saturación, el goteo procede de la salpicadura (*splah*) en la copa de gotas que al chocar contra ella salen despedidas disgregándose o no en otras menores, ii) a medida que aumenta el agua almacenada en la copa, al goteo se le unen aquellas gotas de lluvia que entran en contacto con la copa de una forma muy efímera, pero continúan su trayectoria hacia el suelo, pudiendo arrastrar parte del agua acumulada en la copa, especialmente si impactan contra estructuras poco rígidas (hojas, tallos finos), iii) una vez alcanzada la capacidad de la copa s, se añade una tercera fuente de goteo, procedente del balance entre las fuerzas de tensión superficial y las fuerzas de gravitación del agua de rebosamiento de las superficies saturadas. Este goteo tiende a producirse en los mismos puntos de la arquitectura de la copa.

El valor de capacidad de la copa s obtenido por el método de los termopares fue inferior al calculado por el método de Leyton (1967), excepto en Stipa que coincidió. El origen de estas diferencias se encuentra probablemente en nuestro reducido tamaño muestral, que es incompatible con la aplicación de este método. Por otra parte, el valor del parámetro capacidad de la copa s fue parecido al del almacén mínimo Cmin, pero muy inferior al del almacén máximo *Cmax*. Por tanto, al menos en arbustos, no es correcto utilizar el valor del almacén cuando la copa se satura o almacén máximo *Cmax* como valor de la capacidad de la copa (Horton, 1919), pero si lo es utilizar el almacén mínimo Cmin (Teklehaimanot & Jarvis, 1991; Domingo et al., 1998; Asdak et al., 1998). Es frecuente que los modelos de intercepción asuman drenaje despreciable por debajo de la saturación de la copa (Zeng et al., 2000) aunque como hemos visto, al menos en vegetación arbustiva no lo es. Otros autores consideran que una vez se alcanza la capacidad de la copa s, el exceso de agua por encima de las pérdidas por intercepción goteará desde la copa o fluirá por las ramas vía escorrentía cortical (Tromble, 1988). Sin embargo, la copa es capaz de soportar una cantidad de agua superior a la de su capacidad s. Existe bastante confusión en la utilización de los términos capacidad s y saturación de la copa Cmax, llegando a utilizarse indistintamente. Así la capacidad de la copa descrita por Zinke (1967) siguiendo a Horton (1919) coincide con el valor de saturación de la copa de Leyton (1967), aunque como hemos visto, la capacidad y la saturación de la copa son valores muy diferentes. Ocurre lo mismo con los términos intercepción y pérdidas por intercepción, o trascolación, trascolación libre o goteo, que a veces se utilizan indistintamente, cuando no lo son. Un esfuerzo por parte de la comunidad científica por manejar con más precisión algunos conceptos relacionados con la partición de lluvia (capacidad / saturación de la copa; intercepción / pérdidas por intercepción/ evaporación; trascolación libre / trascolación) sería muy recomendable para que los conocimientos puedan ser transmitidos con mayor claridad y precisión.

La escorrentía cortical se inicia tras alcanzarse la capacidad de la copa *s*, pero antes de su saturación (*Cmax*). La escorrentía cortical empieza después de que ha caído una cierta cantidad de precipitación (Kittredge, 1948), debido a que algunos componentes de la copa tienen que mojarse antes y sus superficies saturarse (Pressland, 1973). Además es necesario que la red de drenaje se organice y avance hasta la base del tallo, momento en el comienza a ser monitorizada en forma de "avenida" en la base del mismo. Por ello, cuanto mayor sea el almacén máximo *Cmax*, el almacén mínimo *Cmin* o la diferencia entre ambos *Cmax-Cmin* en una planta, más elevado será el almacén en la copa cuando la escorrentía cortical alcance el suelo (Fig 6.10).



Fig 6.10. Relación entre el almacén en la copa necesario para que comience la escorrentía cortical y el agua en tránsitoria *Cmax-Cmin* en *Retama* (círculos grises), *Anthyllis* (triangulos blancos) y *Stipa* (cuadrados negros). El *outlier* corresponde a una *Stipa* (ST15) que fue sometida a la simulación de lluvia partiendo de copa mojada.

El umbral de precipitación necesaria para que se inicie la escorrentía cortical es de 0,9; 1,5 y 2,1 mm en *Retama*, *Stipa* y *Anthyllis*. Estos resultados que *a priori* pueden parecer muy bajos, están en consonancia con los encontrados en otros arbustos de clima semiárido. Así, para que se inicie la escorrentía cortical en *Larrea tridentata*, *Flourensia cernua* y *Prosopis glandulosa*, tres arbustos del desierto de Chihuahua, son necesarios entre 1,3 mm y 1,8 mm de precipitación (Martínez-Meza & Whitford, 1996); o 1,5 mm para *Acacia aneura* (Pressland, 1973); o entre 1 y 2 mm de precipitación en el caso de *Rhopalostylis sapida* (Enright, 1987); o 2 mm para *Acacia farnesiana y Prosopis laevigata* en el noreste de Méjico (Návar, 1993). Pequeños volúmenes de precipitación son suficientes para que comience a generarse escorrentía cortical en matorrales de ambiente semiárido. Estos valores tan bajos contrastan con los encontrados en vegetación arbórea. Y confiere a las primeras una mayor habilidad para aprovechar las lluvias cortas o de baja intensidad.

Las curvas de secado se caracterizan por dos periodos de vaciado, uno rápido y otro lento. Los flujos de escorrentía cortical y goteo disminuyen inicialmente de forma lineal con el agua almacenada en la copa, y después de forma exponencial. Podría decirse que aparecen dos resistencias al proceso de descarga, una resistencia constante y después otra variable. Primero durante la etapa de resistencia constante se producirá el vaciado del agua de rebosamiento o transitoria, que es el agua excedentaria en la copa. Una vez evacuado el agua de rebosamiento comenzaría la etapa de resistencia variable en la que se desprendería el agua más ligada a la copa. En la etapa de resistencia variable, irán disminuyendo las áreas de la copa saturadas localmente o "encharcadas" y el balance entre fuerzas de cohesión y gravitatoria se irá desplazando en favor de las primeras. En el caso de la escorrentía cortical, sus conducciones se irán interrumpiendo, disminuyendo la fracción de conducciones continuas hasta la base del tallo. La red de drenaje se irá desorganizando, aumentando la resistencia al paso del agua.

El agua almacenada en la copa cuando finaliza el drenaje en secado presenta valores similares a los encontrados por otros autores. Así, Pitman (1989) trabajando con helechos obtuvo un almacén mínimo de $1,1 \pm 0,1$ mm. Sin embargo, Domingo *et al.* (1998) trabajando con nuestras mismas especies obtuvo valores del almacén mínimo de $2,44 \pm 0,27$; $1,80 \pm 0,21$ y $0,29 \pm 0,02$ en *Stipa*, *Anthyllis* y *Retama* respectivamente. Estos valores son bastante más elevados que los nuestros, llegando incluso a superar nuestro valor del almacén máximo en las dos primeras especies. Se debe probablemente a que estos autores fueron menos conservadores al decidir cuando el drenaje de la copa se hacía despreciable.

En algunas plantas no se produce goteo durante el periodo de secado, probablemente porque el agua de rebosamiento era tan escasa que el excedente en la copa se dreno vía escorrentía cortical.

6.6.2. Evolución de los flujos respecto al agua almacenada en la copa

En cuanto al comportamiento de los flujos de escorrentía cortical y goteo en función del agua almacenada en la copa, observamos que los flujos son más rápidos durante la lluvia que en secado. Se produce un fenómeno de histéresis. Este hecho tiene consecuencias directas en la metodología que se emplee para estimar los flujos. Aquellos estudios que calculen la partición de lluvia a partir de medidas o relaciones observadas en el secado estarán previsiblemente subestimando las salidas de escorrentía cortical y goteo durante la lluvia. Sin embargo ya en 1979 Aston advertía que era incierto que las relaciones de drenaje encontradas durante el secado pudiesen aplicarse durante la lluvia. Según él, el impacto de las gotas de lluvia debía influir en el flujo del agua a lo largo de la superficie de la hoja y también en el ángulo de la hoja y ambos factores, unidos a otros que deben cambiar el balance entre las tensiones superficiales y las gravitacionales, debían afectar al drenaje de la hoja.

El hecho de que las salidas sean más rápidas en lluvia tiene que estar relacionado con fenómenos vinculados a la existencia de lluvia. Si comparamos las fuerzas que estarían actuando en lluvia y secado encontramos que: i) la fuerza de la gravedad es la responsable de la circulación descendente del agua en la copa. Su efecto es constante durante la lluvia y el secado luego no contribuirá a las diferencias en las tasas entre ambos periodos. ii) La energía cinética del agua que circula por la copa depende de la masa del agua que circule y del cuadrado de su velocidad. Para una misma masa de agua almacenada en la copa la velocidad de la escorrentía cortical será mayor en lluvia cuando la red está mejor estructurada. iii) Además la energía cinética de las gotas de lluvia que impacten en la copa podrá transmitirse al agua en circulación por la copa. Como consecuencia el flujo de escorrentía cortical se aceleraría. Por otra parte, el impacto de las gotas de lluvia sobre la superficie de la planta producirá tanto un efecto de sacudida (aumentando del goteo), como fenómenos de salpicadura que no ocurrirán durante el secado. iv) Por otra parte, están interviniendo también las fuerzas de rozamiento y de adhesión entre el agua que circula por la copa y la superficie de la planta. Ambas estarán determinadas por la rugosidad de las distintas superficies de la planta, fenómenos de hidrofobia (polaridad) y viscosidad del líquido. Esta última a su vez

depende de la temperatura del agua que se irá haciendo más densa y viscosa con el enfriamiento del sistema a medida que la copa se moja, lo que favorecerá la ralentización de los flujos en secado.

Al comparar las tasas en lluvia y secado se observa que en el caso de la escorrentía cortical las diferencias son mucho menores para los almacenes de agua en la copa altos, correspondientes al final de la precipitación y principio del secado. El sistema necesita un tiempo de reacción o respuesta ante la ausencia de precipitación. Una vez finalizada la precipitación, el agua en circulación por la copa tendría una inercia que irá desapareciendo a medida que el vaciado de los niveles superiores en los inferiores vaya comunicando al sistema que el flujo de entrada de agua ha cesado (a través del peso y continuidad de la columna de agua). Además, la red de drenaje se perfeccionará a lo largo de la lluvia alcanzando su máxima eficiencia al final de la lluvia. Este trazado será el que se utilizará al principio del secado, pero después se irá desorganizando.

Durante el secado, se genera escorrentía cortical para almacenes en la copa inferiores al de su aparición en precipitación, probablemente porque el agua almacenada en la copa no se distribuye igual en ambos periodos. Al comenzar a llover el agua se va acumulando en la periferia de la planta y tiene que avanzar desde la periferia hasta la base del tallo. En secado, al final del periodo de drenaje la periferia de la planta se estaría secando. El agua se acumula en el interior de la planta, de manera que el recorrido hasta la base del tallo es más corto. Además, al principio del mojado la red de drenaje de escorrentía cortical tiene que establecerse, lo cual retrasa su progresión hacia la base del tallo; en cambio en secado la red de drenaje está estructurada ya, facilitando el flujo. En el secado la red se irá desorganizando pero las interrupciones probablemente vayan progresando desde la periferia hacia el interior de la planta.

6.6.3. El efecto de la intensidad de la lluvia

Cuanto mayor es la intensidad de la precipitación más rápidamente se va acumulando el agua en la copa. Resultado encontrado también por Aston (1979) en sus curvas de mojado. Además, la cantidad máxima de agua que se acumula en la copa es mayor en precipitaciones más intensas y menor durante las menos intensas. Este comportamiento fue mencionado también por Delfs (1967) trabajando con hayas y píceas. Atribuyó esta retención de agua

mayor en la copa durante las precipitaciones más intensas a que la copa se mojaba de forma más completa. Esta debe ser la causa fundamental que provoca un almacén máximo más alto para intensidades de lluvia superiores, puesto que el equilibrio entre entradas y salidas puede producirse incluso en copas mojadas solo parcialmente. Actuarían también otros factores de menor envergadura: el almacén en la copa puede considerarse constituido por el agua verdaderamente retenida por la misma y el agua que está rebosando o transitoria. El primero puede considerarse aproximadamente constante, mientras que el segundo debe aumentar al aumentar la intensidad de la precipitación. Por otra parte, la viscosidad del líquido aumenta la tensión superficial. La viscosidad del líquido aumenta con la disminución de la temperatura, que se produce en una copa más mojada. Además, el valor del almacén máximo no es constante, sino que depende fuertemente del tamaño de la gota, y por tanto de su energía cinética, ya que se asume que existe una estrecha dependencia entre ambos (Calder, 1996). Para Calder (1996) el número de gotas retenidas en la copa varía no solo con su volumen, también con su energía cinética. Sin embargo, según Calder para gotas con el mismo volumen pero mayor energía cinética el número de gotas retenidas se reduce y con ello el almacén máximo. Las hipótesis de partida de Calder no parecen estar de acuerdo con los resultados empíricos encontrados en este estudio, ya que aunque no disponemos de la distribución de tamaños de gota de la lluvia simulada de menor intensidad, su energía cinética parecía menor y aún así el almacén en la copa fue inferior.

El almacén máximo fue mayor cuando la intensidad de la lluvia fue más alta. Por tanto, el almacén máximo no es una cantidad fija que depende exclusivamente de las características de la copa, sino que también es función de la intensidad de la precipitación. El equilibrio entre entradas y salidas de agua, se alcanza para almacenes en la copa mayores cuando la intensidad de la lluvia es mayor. Estos resultados podrían tener también su origen en que la simulación de lluvia de mayor intensidad no se partía de copa seca, sino de copa mojada, para ahorrar tiempo durante los experimentos y evitar una disminución drástica en el contenido hídrico de la planta que podría alterar la estructura de la planta. Sin embargo, no parece probable que este aspecto pueda conducir a diferencias en el almacén máximo tan grandes entre ambas intensidades de precipitación.

Si comparamos las curvas que relacionan las tasas de escorrentía cortical y goteo con el almacén en la copa correspondientes a ambas intensidades de lluvia (Fig 6.8) se observa que, i) cuando la intensidad de la lluvia es mayor, los flujos comienzan a registrase para almacenes

más altos, ii) el equilibrio entre entradas y salidas de agua se alcanza para almacenes en la copa más altos y iii) se alcanzan tasas máximas más elevadas. Esto contribuye a que los porcentajes de escorrentía cortical y goteo totales, generados al final del evento aumenten con la intensidad de la lluvia. Sin embargo, las pérdidas por intercepción y la trascolación libre tendieron a disminuir. En general la intercepción que se produce dada una cantidad determinada de lluvia es mayor cuando cae en forma de pequeñas precipitaciones (Rutter, 1963; Crockford & Richardson, 2000).

El porcentaje de escorrentía cortical y goteo totales generados al final del evento aumentó al hacerlo la intensidad de la precipitación. Sin embargo, no existe consenso al respecto entre la comunidad científica. Horton (1919), Pressland (1973) y Van Elewijck, (1989) obtuvieron este mismo resultado, pero autores como Slatyer (1965), Mauchamp & Janeau (1993) y Carlyle-Moses (2004) encontraron el resultado contrario. Carlyle-Moses (2004) observó que la escorrentía cortical disminuye significativamente (p = 0,05) al aumentar la intensidad media del evento en una formación templada caducifolia del sur de Ontario (Canadá) y se lo adjudicó a que el aumento del tamaño de las gotas, de la velocidad terminal y la energía cinética asociado a lluvias más intensas producen un *splash* en la copa mayor, que reduce el agua disponible para la producción de escorrentía cortical y evaporación (Carlyle-Moses, 2004).

La proporción de trascolación libre (parámetro p) disminuyó al aumentar la intensidad de la precipitación. Esta tendencia fue observada también por Aston (1979) que lo atribuyó a modificaciones en la estructura de la copa asociadas al vencimiento de las hojas y ramas por el peso del agua almacenada en la copa.

Durante el secado el vaciado de la copa no parece tan dependiente de la intensidad de la precipitación precedente. La evolución de los flujos de drenaje en función del almacén en la copa se comportó de forma similar con independencia de la intensidad de la lluvia precedente, con flujos incluso ligeramente menos intensos para un almacén dado, durante el secado de la lluvia más intensa (Fig 6.8). Este comportamiento podría estar relacionado con que las simulaciones de lluvia para la intensidad de precipitación alta se realizaron a continuación de las de la intensidad baja partiendo de copa parcialmente mojada. La cantidad de agua que haya absorbido la planta -especialmente la fracción madera- puede ser mayor durante el secado que sigue a la lluvia más intensa. De esta manera, para un mismo almacén en la copa

tras la lluvia más intensa hay en realidad menos agua en circulación, ya que una parte permanecerá absorbida en las partes leñosas.

6.6.4. La conductancia aerodinámica y el viento

La conductancia aerodinámica por unidad de voumen de la planta (m³ s⁻¹) fue más alta en *Retama* y más baja en *Anthyllis* y *Stipa*. Estas diferencias están relacionadas con la estructura de la copa mucho más abierta de *Retama*. En *Stipa* y *Anthyllis* la copa es mucho más densa por lo que se dificulta la difusión del vapor de agua. Los valores de conductancia aerodinámica encontrados son inferiores a los publicados por otros autores (Tabla 6.8), probablemente porque el experimento se desarrolló en el patio de la EEZA y no al aire libre. En todos los estudios que se presentan en la Tabla 6.8 para estimar la *ga* se empleo la ecuación de Penman modificada sin el término de radiación neta, y el método del cambio de masa (Teklehaimanot & Jarvis, 1991) para estimar la evaporación, excepto en el estudio de Asdak (1998) que utilizó el método del balance de energía.

Especie	$ga (m s^{-1})$	$ga (m^3 s^{-1})$	Referencia
Retama sphaerocarpa	$0,\!10\pm0,\!07$	0,19 <u>+</u> 0,13	Este estudio
Anthyllis cytisoides	$0{,}08\pm0{,}05$	0,05 <u>+</u> 0,05	Este estudio
Stipa tenacissima	$0,\!05\pm0,\!04$	0,03 <u>+</u> 0,02	Este estudio
Retama sphaerocarpa	$0,52 \pm 0,29$	$1,21 \pm 0,69$	Domingo et al. (1998)
Anthyllis cytisoides	$0,65 \pm 0,32$	$0,23 \pm 0,05$	Domingo et al. (1998)
Stipa tenacissima	$1,36 \pm 0,42$	$0,23 \pm 0,04$	Domingo et al. (1998)
Picea sitchensis	$0,245 \pm 0,029$	$0,82 \pm 0,10$	Teklehaimanot & Jarvis (1991)
Picea sitchensis	$0,092 \pm 0,015$	$5,92\pm0,99$	Teklehaimanot & Jarvis (1991)
Picea sitchensis	$0,\!17-0,\!07$	-	Teklehaimanot et al. (1991)
Azadirachta indica	-	0,5 – 0,7 aprox	Smith <i>et al.</i> (1997)
Sitka spruce	$0,17 \ (\vec{u} = 2m \ s^{-1})$	-	Landsberg & Jarvis (1973)
Pluviselva	0,31	-	Asdak et al. (1998)

Tabla 6.8. Valores de conductancia aerodinámica ga encontrados en este y otros estudios.

El incremento de la conductancia aerodinámica con el viento es consistente con los resultados ya publicados por otros autores (Teklehaimanot *et al.*, 1991; Smith *et al.*, 1997). En el rango de velocidades de vientos con los que se ha trabajado la conductancia aerodinámica aumenta exponencialmente con el viento. Las funciones publicadas que se han propuesto para expresar la relación entre ambas variables han sido lineales (Teklehaimanot *et al.*, 1991; Gash

et al., 1995), potenciales (Domingo *et al.*, 1998) o exponenciales (Smith *et al.*, 1997). La función exponencial propuesta por Smith (1997) trabajando con un rango de velocidades de viento similares, se ajustó mejor a nuestros resultados. Utilizar la función exponencial (ecuación 6.1) para expresar la conductancia aerodinámica en función del viento presenta la ventaja de que proporciona el valor de la conductancia aerodinámica en ausencia de viento (término independiente de la función).

Los movimientos mecánicos de la hoja pueden romper las fuerzas de tensión superficial, con ello la vinculación adhesiva del agua hacia la hoja y por tanto disminuir la capacidad de la copa para almacenar agua (Calder, 1996). Lo primero probablemente favorezca el flujo de goteo, lo segundo repercutirá en la desaceleración del flujo de escorrentía y presumiblemente también, en la disminución de su volumen final. Pero por otra parte, el viento hace que la lluvia incida sobre la planta con un ángulo, lo que conduce a una intercepción de lluvia mayor de la que se produciría si la lluvia incidiera verticalmente sobre la proyección de la copa. Al incidir más agua, más se almacenará en la copa, favoreciendo los flujos de drenaje. No es fácil aventurar cual sería el efecto del viento en el drenaje, por lo que sería interesante desarrollar estudios destinados a esclarecer este aspecto. Lo que si está más claro es el efecto del viento en las pérdidas por intercepción. La conductancia aerodinámica, aumentó exponencialmente con el viento, y como se relaciona de forma directa con la evaporación (ecuación 4.16), las perdidas por intercepción aumentaran en presencia de viento. En definitiva, la presencia de viento aumenta la tasa de las pérdidas por intercepción y presumiblemente aumenta la de goteo, pero disminuye la de escorrentía cortical. Teniendo en cuenta que en Almería el número de eventos lluviosos que suelen acabar con presencia de viento es muy elevado, sería recomendable considerar el efecto del viento en las estimaciones de los balances de agua.

Capítulo 7.

La dinámica de la partición de lluvia:

modelización

7.1. Introducción

Una vez que conocemos cómo se comportan los flujos de partición de lluvia a lo largo del tiempo y en relación al almacén en la copa, estamos en disposición de desarrollar en este capítulo un modelo dinámico que, operando a escala de evento, simule los flujos principales de partición de lluvia en función de los atributos de la copa, la intensidad de la precipitación y las variables micrometeorológicas. Para ello se propone un modelo matemático, con significado físico, que parte del de Rutter (1971). Los modelos matemáticos son simplificaciones de la realidad que permiten:

- Sintetizar con pocos parámetros las propiedades más importantes del sistema que se quiere representar.
- Proporcionan un lenguaje común con el que es posible expresar cada ejemplo en particular y facilitan comparaciones entre distintas situaciones.
- Suministran un estándar de comportamiento ideal con referencia al cual se puede juzgar y medir la realidad.

El modelo ideal es aquel que presenta un base física sólida como la de los modelos dinámicos, que por tanto minimice el empiricismo, y que además incorpore la simplicidad de un modelo analítico (Massman, 1983).

En el presente capítulo comenzaremos con un breve repaso a la evolución que han experimentado los modelos de partición. A continuación se presenta el nuestro, que partiendo del modelo de Rutter, introduce el efecto del viento en las pérdidas por intercepción y separa los dos componentes del drenaje (escorrentía cortical y goteo). A la vista de los resultados empíricos obtenidos, se propondrá una función matemática con significado físico que permitirá describir formalmente y parametrizar los flujos de drenaje en función del almacén en la copa y obtener las curvas patrón de cada especie. A continuación, se explorarán las relaciones existentes entre los parámetros de escorrentía cortical y goteo en lluvia y secado mediante análisis de correlación. Finalmente, se evaluarán los errores cometidos por el modelo en sus estimaciones de los flujos y volúmenes acumulados de todos los componentes de la partición .

7.2. Evolución de los modelos de partición

Los modelos de partición pueden ser de dos tipos: estáticos o dinámicos. Los modelos estáticos se presentan como ecuaciones empíricas que relacionan las pérdidas por intercepción, la escorrentía cortical o la trascolación con varias características de los eventos lluviosos. Los modelos dinámicos desarrollan ecuaciones diferenciales, y la tasa de cambio del agua contenida en la copa de la planta se establece a partir de un balance de agua entre la lluvia y las salidas por evaporación, escorrentía cortical y trascolación. Aunque los modelos estáticos son sencillos y fáciles de manejar, no ofrecen siempre resultados cuantitativos satisfactorios cuando los coeficientes son determinados empíricamente a partir de regresiones obtenidas del juego de datos (Jackson, 1975). Además, cualquier resultado empírico específico de una determinada formación vegetal puede no ser válido para otras áreas (Gash, 1979). En cambio, los modelos dinámicos minimizan los riesgos del empiricismo al apoyarse en razonamientos físicos fundamentados. Sin embargo, suelen requerir datos procedentes de estaciones meteorológicos automatizadas, con medidas frecuentes de la tasa de precipitación y de trascolación y frecuentes estimaciones de evaporación en base a propiedades meteorológicas (Massman, 1983).

Los primeros esfuerzos de modelización de la partición de lluvia comenzaron con modelos estáticos y se centraron en las pérdidas por intercepción. Expresaban sus resultados en forma de ecuaciones empíricas de regresión que relacionaban las pérdidas por intercepción I (raramente la escorrentía cortical y trascolación) con la precipitación total *P*, del tipo:

$$I = a + b * P \tag{7.1}$$

La revisión de Zinke (1967) contiene numerosos ejemplos de este tipo de ecuaciones que describen las pérdidas por intercepción diarias, trascolación o escorrentía cortical como una función de la lluvia total caída diariamente. Este tipo de ecuaciones tiene el inconveniente de no considerar ni la intensidad, ni la duración, ni la distribución de las precipitaciones. Tampoco otros factores climáticos que pueden ser importantes, como las condiciones evaporativas durante y tras la tormenta (Rutter, 1967). Sin embargo, pueden ser válidas si se extrapolan a formaciones vegetales y a un tipo de clima similares a aquellos en donde se obtuvieron (Belmonte Serrato & Romero Díaz, 1998a). Además, pueden cometer bastante error en la predicción de los balances anuales si las variaciones anuales e interanuales de la biomasa no se tienen en cuenta. Inconvenientes que han sido superados estableciendo dos ecuaciones; una para verano y otra para invierno (Helvey & Patric, 1965), o teniendo en cuenta el estado de la vegetación, una para condiciones normales y otra para condiciones de estrés (Belmonte Serrato, 1997).

Los modelos desarrollados para el cálculo de las pérdidas por intercepción dividen el proceso en dos o tres etapas:

Los que dividen el proceso en dos etapas consideran por separado la evaporación que se produce durante la precipitación y la que se produce una vez finalizada la lluvia. Entre estos autores se encuentran Horton (1919) y Leonard (1967). Horton fue el primero en tener en cuenta el efecto de la saturación de la superficie de la copa y expresó la intercepción total *I* como la suma del agua almacenada en la copa al final de la lluvia y la evaporación que se produce en la superficie mojada de la planta durante el episodio lluvioso:

$$I = s + K * E * t \tag{7.2}$$

En donde *s* es la capacidad de la copa (pulgadas de profundidad por área proyectada), K la razón entre la superficie foliar susceptible de evaporación y el área proyectada, E la tasa de evaporación en pulgadas de profundidad por hora de lluvia y t la duración de la lluvia en

horas. s y K son funciones de la cantidad de follaje y de la proyección de la copa. Esta ecuación es independiente de la cantidad de lluvia y en ella se asume que la lluvia en cada tormenta llena la capacidad de la copa.

Autores como Linsley Kohler y Paulhus (1949) sugirieron que debería asumirse que la curva de la intercepción de la precipitación toma forma exponencial a medida que aumenta la cantidad de precipitación, dada una duración constante. La intercepción pasó a describirse como:

$$I = (s + K * E * t) * (1 - \exp(-a * P))$$
(7.3)

Siendo *a* una constante. Comportamiento que después encontraría Seppanen (1964) trabajando con pinos.

Merriam (1960) reconocería los dos componentes de la intercepción: almacén y evaporación, pero concluyó que solamente el término del almacén seguiría un comportamiento exponencial, de manera que:

$$I = s * (1 - \exp(-a * P)) + K * E * t$$
(7.4)

Los autores que consideran el proceso dividido en tres etapas diferencian un periodo inicial en el que la evaporación es muy alta, hasta que se alcanza la capacidad de la planta; un periodo intermedio en el que puede o no llover pero durante el cual el agua almacenada en la copa es superior a la capacidad de la misma; y un periodo final que puede comenzar dependiendo del autor cuanto termina la lluvia, o bien cuando durante el secado C = s. Entre los que consideran que el periodo final comienza cuando termina la lluvia se encuentra el modelo de Rutter *et al.* (1971).

El modelo de Rutter se basa en una serie de ecuaciones físicas y calcula un balance de agua en la copa utilizando como variables de entrada la lluvia y las variables micrometeorológicas que controlan la evaporación tomadas cada hora. Calcula la tasa de evaporación potencial aplicando la ecuación de Penman-Monteith (Monteith, 1965) cuando la cubierta está saturada, es decir cuando C > s, y cuando C < s asume que $E = Ep^*C/s$. De esta

forma puede calcular la evaporación desde el comienzo de la lluvia. En el modelo de Rutter, una vez finalizada la lluvia el agua almacenada en la copa constituirá la evaporación total que se produce en secado. Además, asume que toda el agua que no pasa directamente a través de la copa, será retenida en el follaje y drenada según la relación $D = \exp(a + b * C)$ en donde Des la tasa de drenaje en mm h⁻¹ y C el almacén en la copa por unidad proyectada de copa. a y b son constante estimadas empíricamente.

Posteriormente, el modelo de Rutter que inicialmente consideraba la escorrentía cortical despreciable será revisado por él mismo para hacerlo más generalizable. Se calcularán dos balances de agua uno en la copa y otro en los troncos. Requiere el conocimiento de la estructura de la copa descrita por los siguientes parámetros: p o proporción de lluvia que atraviesa la copa sin tocarla, p_t o proporción de lluvia interceptada por los troncos, s o capacidad de la copa y s_t o capacidad de los troncos. Obtiene la capacidad de la copa s a partir de las ecuaciones lineales empíricas que relacionan la precipitación y la trascolación total. Define la capacidad s como el valor del almacén en la copa cuando el drenaje cae hasta un valor arbitrario de 0,002 mm min⁻¹ una vez que ha cesado la lluvia. El valor de p_t y s_t procede de las ecuaciones lineales propuestas por Robins (1974) que relacionan la escorrentía cortical con la precipitación:

$$S = p_t * P - s_t \tag{7.5}$$

Requiere también el valor de los parámetros de drenaje D_s y *b*, que son utilizados para describir el goteo de la copa:

$$D = D_s \exp(b(C - s)) \tag{7.6}$$

En donde *D* es la tasa de drenaje, *C* el agua almacenada en la copa y D_s la tasa de drenaje cuando C = s. Por otra parte, asume que la evaporación potencial en los troncos Ep_t está relacionada con la de la copa Ep por un factor constante e:

$$Ep_t = e^* Ep \tag{7.7}$$

Y por analogía con las asunciones hechas en la copa, la evaporación real en los troncos (E_t) cuando no están saturados es:

$$E_t = Ep_t * C_t / s_t \tag{7.8}$$

En donde C_t es el agua almacenada en los troncos. Se asume que el agua en exceso que supera a s_t es drenada inmediatamente. Este modelo fue criticado en su momento por requerir datos meteorológicos diarios, difíciles de obtener en aquel momento y por utilizar un programa complejo de ordenador (Gash, 1979); desventajas que han sido ampliamente superadas en la actualidad.

Gash (1979) también consideró el proceso de intercepción dividido en tres etapas. Desarrolla un modelo que parte de la simplicidad de las ecuaciones lineales (ecuación de Horton) e incluye gran parte de los razonamientos físicos fundamentales explícitos en el modelo de Rutter. Gash separa el proceso de intercepción que ocurre en la copa, del que ocurre en los troncos, y calcula dos balances de agua uno en la copa y otro en los troncos. El modelo estima las pérdidas por intercepción separando la evaporación antes y después de la saturación de la copa:

$$I = \int_{0}^{t} Edt + \int_{t}^{t} Edt + s$$
(7.9)

En donde I con las pérdidas por intercepción, E la evaporación, s la capacidad de la copa, t' es el tiempo que tarda la copa en saturarse y t la duración de la lluvia. Considerando cada uno de estos tres periodos y un balance en la copa y otro en los troncos propone una ecuación para estimar las pérdidas por intercepción (ecuación 7.10), que es la suma de i) las pérdidas por intercepción en tormentas (m) que no son capaces de saturar la cubierta, ii) las pérdidas por intercepción en cubiertas saturadas durante la lluvia, para tormentas capaces de saturar la cubierta, iii) las pérdidas por intercepción antes de alcanzar la saturación de la cubierta, para tormentas capaces de saturar la cubierta, para tormentas capaces de saturar la cubierta y iv) pérdidas por intercepción del agua almacenada en los troncos:

$$\sum_{j=1}^{n+m} I_{j} = n(1-p-p_{t})P_{G}^{'} + (\overline{E}/\overline{R})\sum_{j=1}^{n} (P_{Gj} - P_{G}^{'}) + (1-p-p_{t})\sum_{j=1}^{m} P_{Gj} + qs_{t} + p_{t}\sum_{j=1}^{m+n-q} P_{Gj}$$
(7.10)

En donde:

I = pérdidas por intercepción

 \overline{R} = tasa media de lluvia

 \overline{E} = tasa media de evaporación

t = duración de la lluvia

t' = tiempo necesario para la saturación de la cubierta

s = capacidad de la cubierta

 s_t = capacidad de los troncos

 P_G = lluvia que cae sobre la cubierta

 $P_G^{'}$ = lluvia necesaria para saturar la cubierta

p =coeficiente de trascolación

 p_t = proporción de lluvia derivada a los troncos

n = número de tormentas capaces de saturar la cubierta

m = número de tormentas con lluvia insuficiente para saturar la cubierta

q = número de (n) tormentas capaces de saturar la capacidad de los troncos y por tanto, de generar escorrentía cortical.

Los modelos iniciales de Rutter y Gash sobreestiman las pérdidas por intercepción cuando son utilizados en vegetación con cobertura dispersa, por lo que serían redefinidos. El modelo de Gash fue utilizado por Návar & Bryan (1994) en una comunidad de vegetación semiárida y dio buenos resultados, aunque las pérdidas por intercepción totales resultaron ser muy sensibles a cambios en la magnitud de la tasa de evaporación durante la lluvia y en la proporción de escorrentía cortical.

Aston (1979) utilizaría la función propuesta por Merriam (1960) para estimar las pérdidas por intercepción, pero encontraría que durante el periodo de lluvia no se ajustaba bien a los datos empíricos obtenidos. Para corregirlo introduciría un factor k que es proporcional a la lluvia interceptada y que conceptualmente debe igualarse a 1 - p, quedando la ecuación como sigue:

$$I = s[1 - \exp\{-(1 - p)P/S\}] + rEt$$
(7.11)

En 1983, Massman propondría un modelo basado en el de Rutter para estimar las pérdidas por intercepción. Pero propone una nueva expresión para la tasa de goteo que, además del almacén en la copa, incluye explícitamente la tasa de lluvia. Sin embargo, como uno de los parámetros de goteo en el modelo dinámico varía de una tormenta a otra y es una función complicada de las características de la lluvia, el modelo dinámico fue simplificado convirtiéndolo en un modelo analítico que predice las pérdidas por intercepción (Massman, 1983).

Calder (1986) considera el mojado de la vegetación como un proceso al azar gobernado por una distribución de Poisson (que se ocupa del número de veces que ocurre un acontecimiento raro). Propuso un modelo estocástico que relaciona el número medio de gotas retenidas por unidad elemental de área (n) con el número medio de gotas que impactan por elemento (m) a través de una distribución de Poisson. Considera que el área superficial de un árbol está compuesta por áreas elementales, cada una de las cuales tiene la misma probabilidad de ser impactada por las gotas de lluvia. El número medio de gotas retenidas por un área elemental de la copa *n* puede calcularse si se conoce el número medio de gotas que impactan por elemento m y el parámetro q, definido como el máximo número de gotas que pueden ser retenidas por área elemental de la copa. El modelo para la copa completa requiere de un escalado desde las superficies elementales hasta la copa completa y la inclusión de la evaporación. El escalado necesita introducir el parámetro de la copa L, o número de áreas elementales por unidad de suelo, y el volumen medio de las gotas v. El modelo tiene en cuenta el volumen de la gota como una variable explícita. Para el caso en el que el máximo número de gotas retenidas por superficie elemental es menor o igual que la unidad, demuestra que el modelo toma la misma forma que la relación de mojado propuesta por Aston (1979):

$$C = C \max^{*} \left(1 - \exp\left(\frac{-k^{*}P}{C \max}\right) \right)$$
(7.12)

En donde la k de Aston coincide con la q de Calder.

El modelo predice que para la misma cantidad de lluvia, el almacén máximo en la copa se alcanzará menos rápidamente si el volumen de las gotas de agua es grande. El modelo estocástico de Calder sería transformado después en uno de dos capas que calcula el almacén durante el periodo de lluvia.

Los esfuerzos por desarrollar modelos capaces de predecir la escorrentía cortical aparecieron más tarde que los de intercepción:

De Ploey (1982) proporcionó una de las primeras fórmulas para estimar la escorrentía cortical. La desarrolló en herbáceas, en base a consideraciones teóricas y datos empíricos. La fórmula introduce un factor relacionado con las características morfológicas de la planta, que es específico de la copa e independiente de los parámetros de lluvia (duración e intensidad de la lluvia). Propone la razón de incremento de escorrentía cortical (ecuación 7.13), que desarrolla a partir del cociente de la diferencia entre la escorrentía cortical que alcanza la base de la planta y la lluvia que habría caído en el área basal en ausencia de la planta, divido entre esta última. La razón de incremento de escorrentía cortical (7.13) propuesta mostró que este componente de la partición puede concentrar una importante cantidad de agua de lluvia en la base de la planta.

$$R_{st} = f_{sh} \left(\frac{S_b + S_t}{S_b} - 1 \right) \frac{S_s}{S_t} * sen^2 \overline{\alpha}$$
(7.13)

En donde:

 R_{st} = razón incremento de escorrentía cortical

 f_{sh} = factor morfológico

 $S_b =$ área basal

 S_t = proyección de la copa sin incluir el área basal

 S_s = área proyectada total, dentro de S_t , de todas las ramas y hojas

 $sen\overline{\alpha}$ = componente gravitacional, con $\overline{\alpha}$ representando el ángulo medio.

Esta fórmula es de aplicación cuando la proyección total de la copa $S_b + S_t$ es aproximadamente circular. Posteriormente, en 1984 De Ploey adaptaría la fórmula anterior para utilizarla en árboles. Para ello considera dos componentes de la escorrentía cortical: i) el del tronco, relacionado con que la lluvia oblicua puede dar lugar a una producción directa de escorrentía cortical en el tronco y ii) el procedente del sistema de ramas.

Van Elewijck (1989) se centró también en la escorrentía cortical. Trabajó con hojas aisladas de maíz y diferentes intensidades de lluvia en campo y simuladas comprendidas entre 1 y 90 mm h⁻¹. Para predecir la escorrentía cortical generada por la planta aplica el modelo de De Ploey (1982) a cada hoja (ya que cada una tiene una longitud, anchura y pendiente distinta) y suma las contribuciones de todas las hojas para escalar al total de la planta. Adapta la ecuación de De Ploey sustituyendo el factor morfológico por un factor R que es el cociente entre la tasa de la escorrentía cortical calculada y la observada. El factor R resultó correlacionado positivamente con la intensidad de la lluvia (r = 0,53; p < 0,01). También incluye un componente gravitacional relacionado con el ángulo de las hojas (sen α). Finalmente, propuso la siguiente ecuación que permite estimar la lluvia y escorrentía cortical cortical cortical, como la suma de la lluvia que cae directamente en el embudo (primer término) y la escorrentía cortical generada por la planta (segundo término de la ecuación):

$$S = Sb * I * t + R * \sum \left(L * \cos \overline{\alpha} * sen \overline{\alpha} * \overline{w} * I * t \right)$$
(7.14)

S = escorrentía cortical

Sb = superficie del embudo que recoge la S

I = intensidad de la lluvia

t = duración de la lluvia

$$R = R$$
-factor

R = 1.0 para intensidades bajas (+ 10 mm/h)

1.5 para intensidades altas (+ 25 mm/h)

2.0 para intensidades muy altas (+ 60 mm/h)

L'= longitud de la hoja fuera del embudo (desde el tallo al punto de inflexión de la hoja)

 \overline{w} = anchura media de la hoja

 $\overline{\alpha}$ = ángulo medio de la hoja.

Las funciones de drenaje modificadas propuestas por Rutter y Calder serían utilizadas en helechos por Pitman (1989) infructuosamente, porque ambas asumen drenaje cero para almacén *C* cero. Sus datos empíricos mostraban un valor positivo *Cmin* para el cual cesaba el drenaje de la copa. Relacionó *Cmin* con el LAI como $C_{min} = (0,156 \pm 0,004)LAI$ y notó que era menor de lo expresado por Leyton *et al.* (1967). Propondría dos nuevas funciones asintóticas para la tasa de drenaje (D_s):

$$D_{s} = \left[e^{K(C - C_{\min})} \right] - 1 \tag{7.15}$$

$$D_s = A \left(C - C_{\min} \right)^k \tag{7.16}$$

Con *Cmin*, *K* y *A* siendo funciones sencillas del LAI, de manera que ambas expresiones empíricas pueden expresarse como funciones sencillas del LAI y del almacén.

Posteriormente surgirían más modelos como el de Aboal *et al.* (1999) que estima la escorrentía cortical o el de Liu (1997) que estima las pérdidas por intercepción. Sin embargo, los modelos de Rutter y Gash, aunque clásicos, son hasta la fecha los más usados para la estimación de las pérdidas por intercepción en cubiertas forestales, sobre todo después de su adaptación para coberturas dispersas. No obstante, no se debe olvidar que son modelos elaborados para bosques de tipo atlántico, de regiones con precipitaciones muy homogéneas, repartidas a lo largo de todo el año y amplitudes térmicas poco acusadas. Es decir, de características climáticas muy distintas a las mediterráneas (Belmonte Serrato & Romero Díaz, 1998b).

7.3. Descripción del modelo

El modelo que se propone en esta Tesis Doctoral parte del modelo de Rutter (1971) y por tanto, del balance de agua en la copa entre las entradas (lluvia) y las salidas (trascolación libre, evaporación y drenaje). Según el modelo de Rutter, los cambios que se producen en el almacén en la copa dC en un intervalo de tiempo dt se pueden expresar como:

$$\frac{dC}{dt} = P - E - Tl - D \tag{7.17}$$

En donde P es la precipitación, E la evaporación, Tl la trascolación libre y D el drenaje.

La lluvia que llega a una planta puede ser interceptada por la copa pasando a formar parte de su almacén, o bien atravesar la copa sin entrar en contacto con ella. La lluvia interceptada por la copa R estará determinada por la porosidad de la copa p, de manera que:

$$R = P^*(1-p) \tag{7.18}$$

La trascolación libre Tl se calcula a partir de la diferencia entre la lluvia incidente P y la lluvia interceptada por la planta R.

$$Tl = P - R \tag{7.19}$$

El agua almacenada en la copa puede transformarse en evaporación, escorrentía cortical o goteo. La evaporación está controlada por las variables micrometeorológicas (Fig 7.1) y, a diferencia del modelo de Rutter, en el modelo que se propone estará dirigida por la ecuación del gradiente de concentraciones de vapor (7.20):

$$E_{p} = \frac{ga * M * \rho_{a} \left(e_{tp}^{*} - e_{a} \right)}{P}$$
(7.20)

En donde P es la presión atmosférica (100 kPa), *E* la tasa de evaporación de la copa por unidad de área [kg s⁻¹], *M* el cociente entre el peso molecular del agua y el del aire (0,622), ρ_a la densidad del aire [kg m⁻³], e*_{tlp} la presión de vapor de agua en saturación a la temperatura de la planta [kPa] y e_a la presión de vapor de agua del aire. Expresando P en kPa, *ga* en m³ s⁻¹ , ρ_a en kg m⁻³ y e_a en kPa, la tasa de evaporación potencial E_p se obtiene en kg s⁻¹. La evaporación potencial tiene lugar cuando todas las superficies de la copa están mojadas; cuando están parcialmente mojadas se realiza la siguiente corrección asumida por Rutter *et al.* (1971) y verificada por Telekhaimanot & Jarvis (1991):

Si
$$C < s$$
 entonces $E = E_p \frac{C}{s}$ (7.21)
Y si $C \ge s$ entonces $E = E_p$

Dados unos parámetros de la copa, la variación en el tiempo de la precipitación y las condiciones ambientales que afectan a la evaporación, el modelo de Rutter construye un balance en el tiempo entre C, E, Tl, y D (Rutter *et al.*, 1972).

Las mejoras que proponemos en el modelo de partición de Rutter consisten en introducir el efecto del viento en la evaporación y desglosar el drenaje en sus dos componentes: la escorrentía cortical y el goteo.

El efecto del viento se introduce en el modelo a través de su influencia en la conductancia aerodinámica y por tanto en la evaporación (Fig 7.1). Para describir el comportamiento de la conductancia aerodinámica con el viento utilizaremos la relación exponencial encontrada en el capítulo anterior (ecuación 6.1, pág. 227, Capítulo 6):

$$ga = a + b * \left(\overrightarrow{u}\right)^c \tag{7.22}$$

Además de evaporarse, el agua almacenada en la copa puede drenar en forma de goteo G o escorrentía cortical S (Fig 7.1).

$$\frac{dC}{dt} = P - E - Tl - S - G \tag{7.23}$$

Necesitamos establecer las funciones que dirijan en el modelo las salidas de ambos componentes del drenaje. Las funciones se obtendrán a partir de las relaciones encontradas entre los flujos de escorrentía cortical o goteo y el agua almacenada en la copa. Como se vio en el capítulo anterior, las tasas de escorrentía cortical y goteo son más rápidas en lluvia que en secado. Las funciones deben reflejar este comportamiento por lo que ambas etapas se parametrizarán por separado. Pero la formalización y parametrización de la escorrentía cortical y el goteo se presentarán más adelante. Primero se describe cómo opera el modelo.

7.3.1. Funcionamiento del modelo

El modelo requiere unos parámetros de la copa (porosidad p y capacidad s); los parámetros que relacionan la conductancia aerodinámica con el viento y los que relacionan las tasas de goteo y escorrentía cortical con el almacén en la copa. Como variables exógenas necesita la tasa de precipitación y las condiciones ambientales que afectan a la evaporación. Con esta información construye un balance en la copa a lo largo del tiempo entre las entradas en forma de lluvia y las salidas en forma de trascolación libre, evaporación, escorrentía cortical y goteo (Fig 7.1). El modelo opera a escala de evento con una resolución temporal de un segundo.

El total de las pérdidas por intercepción en cualquier momento se obtiene a partir de la integral de la tasa de evaporación a lo largo del tiempo. Cuando C < s, la tasa de evaporación varía con la cantidad de agua almacenada en la copa C (7.21). De la misma manera, los totales de trascolación libre, goteo y escorrentía cortical se obtienen integrando a lo largo del tiempo la tasa correspondiente. El almacén en la copa se calcula por diferencia del balance entre las tasas de lluvia y las de trascolación libre, evaporación, escorrentía cortical y goteo (ecuación 7.17).



Fig 7.1. El modelo conceptual. El diagrama de flujos muestra el proceso de partición de lluvia a partir del balance de agua en la copa. Los rectángulos indican las variables de nivel en las que se acumulan los flujos, en azul las tasas o flujos, en rosa los parámetros y en rojo las variables exógenas. Los números entre paréntesis representan las ecuaciones que ya dirigen el modelo y se corresponden con el número de estas ecuaciones en el texto principal. Las interrogaciones indican las ecuaciones pendientes de definir.

7.4. Formalización y parametrización de la escorrentía cortical y el goteo: etapa de lluvia

A continuación se definen las funciones que dirigirán en el modelo las salidas por escorrentía cortical y goteo. Las tasas de escorrentía cortical y goteo en función del agua almacenada en la copa son más rápidas en lluvia que en secado, por lo que ambas etapas se formalizarán y parametrizarán por separado. Empezamos con el periodo de lluvia.

7.4.1. Metodología

Se puede considerar que la relación entre la tasa de escorrentía cortical y el almacén en la copa durante una lluvia de intensidad constante atraviesa dos etapas. En la primera, no aparece escorrentía cortical, en la segunda sí (Fig 7.2.a). Cuando comienza la escorrentía cortical su tasa aumenta rápidamente al principio y más lentamente después hasta que finalmente se estabiliza. La función que mejor se aproxima a este patrón de comportamiento es la función logística (Fig 7.3). El flujo de goteo durante la lluvia se comporta de manera semejante (Fig 7.2.b).



Fig 7.2. Ajuste de la función logística (línea discontinua) a la relación entre la tasa de a) escorrentía cortical y b) goteo, y el almacén en la copa durante la lluvia (curva azul). Se identifican en rojo los parámetros relevantes, que son: el almacén para el que comienza la escorrentía cortical (*CiniS*) o el goteo (*CiniG*) y la tasa máxima de escorrentía cortical (*Smax*) o goteo (*Gmax*). Se muestran los flujos de un *Anthyllis* mediano senescente, AC13 (MS).

Como se vio en el Capítulo 6 este patrón de comportamiento se repitió en todas las plantas. Coincide con el patrón de crecimiento restringido representado por la función logística. Además, las variaciones entre individuos estuvieron relacionadas con los almacenes umbrales para el inicio de los flujos, las pendientes de las curvas y las tasas máximas alcanzadas. Estos son precisamente algunos de los parámetros de la función logística. De manera que durante la lluvia, en el modelo se expresarán las tasas de escorrentía cortical y goteo de la siguiente manera:

$$\frac{dS}{dt} = \begin{cases} 0 & C < CiniS \\ Función & C \ge CiniS \\ \log stica & \end{cases}$$

Es decir, no se produce escorrentía cortical por debajo de valores del almacén inferiores al necesario para que comience la escorrentía cortical *CiniS*, y por encima de ese valor la tasa se rige por la función logística, con la tasa de escorrentía cortical como variable dependiente y el almacén en la copa como variable independiente.

Análogamente, el flujo de goteo durante la lluvia se describe como:

$$\frac{dG}{dt} = \begin{cases} 0 & C < CiniG \\ Función & C \ge CiniG \\ logística & \end{cases}$$

7.4.1.1. Análisis de la función logística y significado de sus parámetros

Durante la lluvia, a medida que aumenta el agua almacenada en la copa, aumentan las tasas de escorrentía cortical y goteo mostrando inicialmente un crecimiento exponencial, que después se desacelera y finalmente se estabiliza (Fig 7.2). Este comportamiento coincide con el patrón de crecimiento de la función logística, que refleja un crecimiento restringido (Fig 7.3).



Fig 7.3. Representación gráfica de la función logística y de sus parámetros.

La función logística se asemeja mucho a la superposición de una función exponencial seguida por una logarítmica y tiene límites bien definidos, tanto en su valor mínimo como en el máximo. Su ecuación es la siguiente:

$$\frac{dY}{dt} = \frac{b}{1 + \exp(-a^*(X - c))}$$
(7.24)

En donde $\frac{dY}{dt}$ sería la tasa de escorrentía cortical o goteo (mm h⁻¹) y X el almacén en la copa (mm). Los límites de la función logística son:

$$\lim Y_{X \to 0} = \frac{b}{1 + \exp(a * c)}$$
(7.25)

$$\lim Y_{X \to \infty} = b \tag{7.26}$$

El **parámetro** *b* es la asíntota; el valor de la función cuando $X \rightarrow \infty$, y representa la **tasa máxima de escorrentía cortical o goteo**. *b*/2 corresponde a la ordenada en el punto de inflexión de la curva (Calvo *et al.*, 1994).

El **parámetro** *a* está relacionado con el valor de la abscisa en el punto de inflexión. (b*a)/4 es la **pendiente de la curva en el punto en el que el crecimiento de la tasa de escorrentía cortical o goteo pasa de crecer exponencialmente a hacerlo más lentamente**, es decir pasa de crecer a estabilizarse (Fig 7.3). El punto de inflexión coincide con el máximo de crecimiento. Es el crecimiento intrínseco del individuo y coincide con la pendiente en el momento en el que se alcanza la mitad del flujo máximo de escorrentía cortical o goteo. Podría interpretarse como la efectividad de la planta para acercarse a la fase estacionaria de estabilización de los flujos. De aquí en adelante le llamaremos **tasa intermedia**.

El parámetro c es la abscisa en el punto de inflexión (Fig 7.3). Es el **agua almacenada** en la copa en el momento en el que la tasa de escorrentía cortical o goteo pasa de crecer exponencialmente a hacerlo más lentamente. Cuanto mayor sea c más agua acumulada en la copa habrá en el momento en el que la tasa de escorrentía cortical o la de goteo alcanzan su tasa intermedia. Representa el desplazamiento de la curva hacia la derecha (almacenes altos) o la izquierda (almacenes bajos). De aquí en adelante c se denominará **almacén característico**.

A la función logística se le añadió inicialmente un parámetro más g que representaba el grado de asimetría de la curva. Este parámetro sería después desechado al comprobarse que apenas mejoraba el ajuste.

7.4.1.2. Parametrización de los flujos de goteo y escorrentía cortical

Para parametrizar los flujos de escorrentía cortical y goteo en función del almacén en la copa, se ajustó la función logística a los datos empíricos utilizando métodos que seleccionan aquellos valores de los parámetros que minimiza los residuos. Se empleó el programa STATISTICA 6.0. (Statsoft Inc., 2001).

Como al comenzar la lluvia el mojado de la copa ocurre muy rápido, el almacén aumenta rápidamente, por lo que en la etapa de lluvia hay pocos datos para almacenes bajos y muchos para almacenes altos (al contrario ocurre en el periodo de secado). Para que todo el rango del almacén en la copa tuviera el mismo peso en el ajuste, los datos empíricos de las tasas de escorrentía cortical y goteo, y del almacén, se promediaron a intervalos constantes del almacén. Estos valores promedios fueron los que se utilizaron para el ajuste. En algunos individuos, el valor del parámetro *b* o tasa máxima de escorrentía cortical (o goteo) fue superior a la tasa de lluvia que alcanza la copa. Sin embargo, la tasa máxima de escorrentía cortical o goteo no puede ser mayor que la del agua que alcanza la copa, por lo que en estos casos, durante el ajuste se limitó el valor de *b* por debajo de la tasa de precipitación. Para poder hacerlo, se utilizó el método *custom loss function* del programa STATISTICA (Statsoft Inc., 2001), cuya función de pérdida permite determinar el intervalo en el que puede oscilar el valor de los parámetros. Esta posibilidad no la ofrece el método de los mínimos cuadrados de este programa.

7.4.2. Resultados

7.4.2.1. Parametrización de la escorrentía cortical durante la lluvia

7.4.2.1.1. Etapa de flujo nulo

El almacén en la copa necesario para que comience la escorrentía cortical se analizó en el capítulo anterior y sus valores aparecen en la Tabla 6.2 (pág. 198, Capítulo 6).

7.4.2.1.2. Etapa con existencia de flujo de escorrentía cortical

El valor medio y la desviación estándar por especie de los parámetros de la función logística que relaciona la tasa de escorrentía cortical y el almacén en la copa se muestra en la Tabla 7.1. Se han computado solo los individuos vigorosos. Los parámetros obtenidos para cada individuo aparecen en el ANEXO 7.1. Como ocurría con los volúmenes finales de los distintos componentes de la partición de lluvia, se observa una gran variabilidad en los valores de los parámetros.

Tabla 7.1. Parámetros de escorrentía cortical en lluvia. En cada especie, se muestra el valor medio y desviación estándar de los parámetros de la función logística que relacionan la tasa de escorrentía cortical dS/dt (mm h^{-1}) con el agua almacenada en la copa (Almacen) (mm) durante la lluvia en los individuos vigorosos. n = 6, 9 y 9 respectivamente.

	Modelo: $dS/dt = b$	Modelo: $dS/dt = b/(1+exp(-a^*(Almacen-c)))$			
	b	a	С		
Retama	14 ± 2	13 ± 5	$0,5 \pm 0,1$		
Anthyllis	$13 \pm 7,2$	$4 \pm 3,6$	2 ± 1		
Stipa	9 ± 9	5 ± 3	$1,3 \pm 0,5$		

Como se observa en la Tabla 7.1 el parámetro *b*, tasa máxima alcanzada cuando la escorrentía cortical se estabiliza, es similar en *Anthyllis* y *Retama*, e inferior en *Stipa*. Los valores medios del parámetro *b* son consistentes con las tasas máximas obtenidas empíricamente, siendo éstas de 4,2 \pm 2,5 mm h⁻¹ en *Stipa*, 5,4 \pm 2,4 en *Anthyllis* y 7,2 \pm 1,3 en *Retama*.

El parámetro *a*, que junto con el *b* está relacionado con la pendiente de la curva cuando el crecimiento de la tasa pasa de rápido a lento, muestra que el flujo de escorrentía cortical es mucho más rápido en *Retama* y lento en el caso de *Anthyllis* y *Stipa*.

El parámetro *c* o almacén en la copa para el que se alcanza la tasa intermedia, es mucho más bajo en *Retama*. Indica que la tasa de escorrentía cortical pasa de un crecimiento exponencial a ralentizarse para almacenes de agua en la copa muy bajos, que son la tercera o la cuarta parte de los registrados en *Stipa* y *Anthyllis* respectivamente. Estos resultados coinciden con un almacén máximo empírico muy bajo en *Retama* (0,45 mm), intermedio en *Stipa* (1,68 mm) y alto en *Anthyllis* (2,44 mm).

En las curvas empíricas que relacionan la tasa de escorrentía cortical con el almacén en la copa se observa que la estabilización del flujo de escorrentía cortical (región asintótica) ocurre de forma abrupta en *Retama* y suavemente en *Stipa* y *Anthyllis* (Fig 7.4).



Fig 7.4. Durante la lluvia, evolución de las tasas de escorrentía cortical en función del almacén en la copa en *Retama* (línea gruesa), *Stipa* (intermedia) y *Anthyllis* (fina).

La estabilización abrupta del flujo de *Retama*, hizo que el valor estimado del parámetro b se disparara por encima de la tasa de la precipitación que alcanza la copa en todos los individuos excepto en uno, por lo que durante la estimación de los parámetros su valor tuvo que ser limitado por debajo del valor de la tasa del agua que alcanza la copa. La diferencia entre la tasa máxima de escorrentía cortical empírica Smax y la tasa máxima de la función logística (parámetro b limitando su valor por debajo del agua que alcanza la copa) podría estar relacionada con los flujos máximos del resto de los componentes de la partición. Las salidas por goteo y evaporación retiran parte del agua disponible para escorrentía cortical por lo que su tasa se estabilizaría antes de lo previsto por el modelo logístico. Se parte de la hipótesis de las diferencias entre el flujo máximo de escorrentía cortical empírico y el de la logística está determinado por la relación entre las tasas máximas de escorrentía cortical y goteo. Si la hipótesis fuera cierta, la diferencia entre el flujo máximo de escorrentía cortical empírico y el representado por el parámetro b de la función logística será mayor cuanto menor sea la tasa máxima de la escorrentía cortical respecto de la del drenaje.

En cambio, en *Stipa* y *Anthyllis*, en donde la etapa estacionaría o de equilibrio se alcanza más lentamente, las tasas máximas empíricas y de la logística, son parecidas. En estas dos especies no debería aparecer ninguna relación entre i) la diferencia entre el flujo máximo empírico y el parámetro b de la logística, y ii) el peso que la escorrentía cortical tenga en el drenaje.

Como se observa en la Figura 7.5, la diferencia relativa entre la tasa máxima de la escorrentía cortical empírica y la de la logística (b-Smax)/b se correlaciona negativamente con el peso que el flujo máximo de escorrentía cortical tiene en el drenaje (Smax / (Smax + Gmax) en *Retama*, pero no en las otras dos especies. Así pues, para diferencias entre la tasa máxima empírica y de la logística relativas pequeñas, el peso de la escorrentía cortical en el drenaje es grande; mientras que cuando predomina el flujo de goteo las diferencias relativas entre ambas tasas máximas son altas (Fig 7.5). Parece que en *Retama* las salidas por goteo retiran parte del agua disponible para la escorrentía cortical, haciendo que se estabilice antes de lo previsto por el modelo logístico propuesto. Por tanto, se confirma la hipótesis de partida: cuanto mayor es el peso del goteo en el drenaje mayor es la diferencia entre la tasa máxima empírica y la modelada. En *Stipa y Anthyllis*, en donde en casi todos los individuos el valor del parámetro *b* se obtuvo sin necesidad de restringir su valor durante el ajuste, no aparecen estas correlaciones.



Fig 7.5. Relación entre i) las diferencias relativas entre la tasa máxima de la escorrentía cortical empírica y la estimada por la función logística (b-Smax)/b y ii) el peso relativo de la tasa máxima de escorrentía cortical en el drenaje Smax/(Smax-Gmax), en *Anthyllis* (triángulos blancos), *Stipa* (cuadrados negros) y *Retama* (círculos grises).

7.4.2.2. Parametrización del goteo durante la lluvia

7.4.2.2.1. Etapa de flujo nulo

El almacén en la copa necesario para que comience el goteo se analizó en el capítulo anterior y sus valores aparecen en la Tabla 6.1 (pág. 197, Capítulo 6).

7.4.2.2.2. Etapa con existencia de flujo de goteo

El valor medio y la desviación estándar de los parámetros de la función logística que relaciona la tasa de goteo con el almacén en la copa en cada especie, incluyendo solo los individuos vigorosos, aparece en la Tabla 7.2. El valor de los parámetros de cada planta se encuentra en el ANEXO 7.1. Al igual que ocurría con la escorrentía cortical, las desviaciones estándar encontradas para los promedios de los parámetros de goteo son elevadas, reflejando

una gran variabilidad en el comportamiento del goteo tanto a nivel interespecifico como intraespecifico.

	Modelo: dG/dt =	Modelo: $dG/dt = b/(1+exp(-a^*(Almacen-c)))$			
	b	а	С		
Retama	7 ± 3	32 ± 16	$0,\!17\pm0,\!05$		
Anthyllis	14 ± 5	4 ± 3	$1 \pm 0,6$		
Stipa	17 ± 5	$4,2 \pm 1,6$	$0,7 \pm 0,2$		

Tabla 7.2. Parámetros de goteo en lluvia. En cada especie, se muestra el valor medio y desviación estándar de los parámetros de la función logística que relacionan la tasa de goteo dG/dt (mm h^{-1}) con el agua almacenada en la copa (Almacen) (mm), en los individuos vigorosos. n = 6, 9 y 9 respectivamente.

El parámetro *b*, asíntota de la función logística o flujo máximo de goteo, es mayor en *Stipa*, la especie en la que el goteo es más importante, y menor en *Retama*, en donde el goteo fue menos importante. Por otra parte el valor del parámetro *a*, pendiente de la curva en el punto en el que la tasa pasa de un crecimiento exponencial a ralentizarse, es mayor en *Retama*, la especie que alcanza la estabilización del flujo más rápidamente y menor en *Anthyllis*, en donde el equilibrio, como ocurría con la escorrentía cortical, tarda más en alcanzarse. Finalmente, el parámetro *c* es inferior en *Retama*, indicando que en esta especie la tasa de goteo pasa de crecer exponencialmente a hacerlo más lentamente para almacenes en la copa más bajos. Esto se debe, como ocurría con la escorrentía cortical, a que su copa soporta un almacén máximo muy inferior y a la rapidez con la que se alcanza la estabilización. En *Anthyllis*, donde la estabilización del goteo se produce más lentamente, es mayor el valor del almacén para el que el flujo de goteo pasa de crecer de forma exponencial a ralentizarse.

Se puede concluir que, para una intensidad de precipitación dada, *Anthyllis* es la especie en la que la estabilización de los flujos de goteo y escorrentía cortical tarda más en alcanzarse y para almacenes de agua en la copa más altos. En cambio, *Retama* es la que alcanza antes el equilibrio entre entradas y salidas de agua y para almacenes en la copa inferiores.

7.5. Formalización y parametrización de la escorrentía cortical y el goteo: etapa de secado

A continuación, se aborda el periodo de secado, siguiendo una estructura similar a la del punto anterior referido a la lluvia. Es decir, se comienza exponiendo la metodología, en donde se proponen los modelos candidatos a reproducir el comportamiento de los flujos de escorrentía cortical y goteo en función del almacén en la copa durante el secado. Después se presentan los resultados: primero se selecciona el modelo que mejor se ajusta a los datos empíricos y a continuación se obtiene el valor de sus parámetros, para el caso de la escorrentía cortical y para el del goteo.

7.5.1. Metodología

Al igual que ocurría durante la lluvia, en el proceso de secado se pueden identificar dos etapas atendiendo a la presencia o no, de escorrentía cortical o de goteo. En la primera etapa, inmediata a la finalización de la lluvia, la copa se vacía rápidamente por escorrentía cortical, goteo y evaporación. En la segunda etapa se vacía lentamente y al final solo por evaporación (Fig 7.6).



Fig 7.6. Etapas en las que puede dividirse el secado. En secado las curvas comienzan con almacenes altos (derecha) y evolucionan hacia los bajos, por lo que se leen de derecha a izquierda. Las etapas que se distinguen son: primero una lineal de vaciado rápido (parte derecha de la curva), después otra exponencial de vaciado lento (parte izquierda).
Para modelizar y parametrizar los flujos de goteo y escorrentía cortical en el secado se exploraron tres submodelos alternativos:

1) <u>Submodelo 1</u>: la primera aproximación consiste en considerar el proceso de secado divido en dos periodos, uno de vaciado rápido, seguido por otro de vaciado lento. El periodo inicial de vaciado rápido se comporta linealmente y el de vaciado más lento de forma exponencial (Fig 7.6). Para reproducir este patrón se utilizó la siguiente función, suma de ambos comportamientos:

$$\frac{dS}{dt} = [a * \exp(-b * Almacen)] - a + d * Almacen$$
(7.27)

En donde dS/dt representa la tasa de escorrentía cortical y *Almacen* el almacén en la copa. Para el goteo se empleó la misma función, pero sustituyendo dS/dt por la tasa de goteo dG/dt.

2) <u>Submodelo 2</u>: una segunda aproximación consiste en separar el proceso de secado en dos etapas; una con existencia de drenaje, y otra sin el. Para describir la primera etapa con existencia de flujo se utilizó la función logística (ecuación 7.24) y para la segunda etapa un cuarto parámetro, que representa el almacén en la copa cuando el drenaje se hace despreciable. Es el mismo procedimiento utilizado durante la lluvia.

3) <u>Submodelo 3</u>: la tercera alternativa es similar a la anterior. Consiste en utilizar la función logística para describir el comportamiento de las tasas de escorrentía cortical y goteo en todo el secado. La función logística tiene un inconveniente: no arroja drenaje nulo cuando no hay agua almacenada en la copa. Para evitarlo se modificó quedando como sigue:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{b}{1 + \exp\left(-a * (Almacen - c)\right)} - \frac{b}{1 + \exp(a * c)}$$
(7.28)

Que es la función logística corregida para que no haya drenaje cuando no hay agua almacenada en la copa. A la función logística se le resta un segundo término que representa el valor de la función cuando el almacén es cero (ecuación 7.25). Esta tercera vía permite

modelizar el secado utilizando únicamente 3 parámetros. Utilizar la misma función para modelar el secado y el mojado tiene una ventaja: permitirá comparar los parámetros de lluvia y secado.

La misma función se empleo para el goteo sustituyendo dS/dt por dG/dt.

La tasa máxima de goteo o de escorrentía cortical en el secado no puede ser superior a la del periodo de lluvia. Por eso, cuando fue necesario durante la estimación de los parámetros en los dos últimos submodelos, se restringió el valor del parámetro b en el secado (tasa máxima de goteo o escorrentía cortical) por debajo del obtenido para la lluvia.

Como la copa se vacía muy rápidamente al principio del secado y muy lentamente al final, se dispone de muy pocos datos empíricos para almacenes en la copa altos (principio del secado) y de muchos datos para almacenes bajos. De la misma forma que se hizo en lluvia para que todo el rango del almacén tuviera el mismo peso durante la estimación de los parámetros, se utilizaron los datos empíricos promediados a intervalos de almacén constante.

7.5.2. Resultados: parametrización del secado

7.5.2.1. Selección del mejor modelo

La función del primer submodelo no reprodujo bien la etapa inicial de vaciado rápido cuando el comportamiento inicial de la curva era muy lineal. Por ello, las subetapas de vaciado rápido lineal y lento exponencial se separaron "a mano" y ajustaron por separado empleando las funciones lineal y exponencial respectivamente. No fue siempre fácil identificar el punto en el que el flujo pasaba de lineal a exponencial, estando sujeto a una gran subjetividad. Además, ajustar una función lineal al inicio del secado hace que pequeñas desviaciones positivas del almacén en las estimaciones del modelo se traduzcan en sobreestimaciones importantes de las tasas estimadas. Por estos motivos, se desechó esta vía.

En los submodelos segundo y tercero, la función logística se ajustó bien a los datos empíricos. Además, el valor de los parámetros fue prácticamente el mismo en ambos casos, es decir, tanto si la función se ajustaba a todos los datos del secado (submodelo 3), como si se excluía el último tramo con goteo (o escorrentía cortical) despreciables (submodelo 2). Como

la función logística reproduce correctamente el comportamiento del goteo o escorrentía cortical en relación al agua almacenada en la copa, sin necesidad de utilizar el cuarto parámetro, se seleccionó como mejor función la del submodelo 3 (ecuación 7.28). Para almacenes altos, es decir al principio del secado, esta función subestima ligeramente los flujos de goteo y escorrentía cortical, pero ello le dará estabilidad al modelo, ya que desviaciones positivas del almacén no dispararán los flujos de goteo y escorrentía cortical, como ocurriría con las funciones lineal, exponencial o potencial.

7.5.2.2. Parametrización de la escorrentía cortical durante el secado

En la Tabla 7.3 se muestra el valor medio por especie de los parámetros de escorrentía cortical obtenidos ajustando la función logística corregida del submodelo 3 (ecuación 7.28) a los datos empíricos que relacionan la tasa de escorrentía cortical con el almacén en la copa. Se han incluido solo los individuos vigorosos. Los parámetros obtenidos para cada individuo pueden consultarse en el ANEXO 7.1.

Tabla 7.3. Parámetros de escorrentía cortical en secado. Valor medio y desviación estándar de los parámetros de la función logística corregida que relaciona la tasa de escorrentía cortical dS/dt (mm h⁻¹) con el agua almacenada en la copa (Almacen) (mm) durante el periodo de secado. Solo individuos vigorosos. n = 6, 9 y 9 respectivamente.

	Modelo: dS/dt = (b/(1+ex))	Modelo: dS/dt = $(b/(1+\exp(-a^*(\text{Almacén-}c))))-b/(1+\exp(a^*c))$					
	b	а	С				
Retama	$9,6 \pm 3,2$	$27,0 \pm 8,6$	$0,4 \pm 0,1$				
Anthyllis	7 ± 5	8 ± 6	2 ± 1				
Stipa	5 ± 3	13 ± 5	$1,5 \pm 0,6$				

Al igual que ocurría en mojado, el parámetro *b*, o tasa máxima de escorrentía cortical, es más alto en *Retama* y más bajo en *Stipa*, especie en la que la escorrentía cortical es menos importante. Además, durante el secado la tasa de escorrentía cortical disminuye mucho más rápidamente en *Retama* (en la que la copa se llenaba más rápidamente durante la lluvia) como se refleja en el valor del parámetro *a*, relacionado con la pendiente en el punto en que la disminución del flujo pasa de rápido a lento. Como refleja el parámetro *c* este cambio en el comportamiento de la tasa de escorrentía cortical de lineal a exponencial se produce para almacenes en la copa muy bajos en *Retama*, intermedios en *Stipa* y altos en *Anthyllis*, y son muy similares a los valores encontrados durante la lluvia (Tabla 7.1).

7.5.2.3. Parametrización del goteo durante el secado

El valor medio por especie y desviación estándar de los parámetros de la función logística ajustada a la relación entre la tasa de goteo y el almacén en la copa aparece en la Tabla 7.4. Se ha obtenido a partir de los individuos vigorosos que presentaron goteo en secado (no incluye los que no lo presentaron). Los parámetros obtenidos para cada individuo se recogen en el ANEXO 7.1.

Tabla 7.4. Parámetros de goteo en secado. Valor medio y desviación estándar de los parámetros de la función logística corregida (ecuación 7.28) que relaciona la tasa de goteo dG/dt (mm h^{-1}) con el agua almacenada en la copa Almacén (mm) durante el periodo de secado. Solo individuos vigorosos. n = 6, 4 y 5.

	Modelo: dG/dt = (b/(1+ex))	Modelo: $dG/dt = (b/(1+\exp(-a^*(Almacen-c))))-b/(1+\exp(a^*c))$					
	b	а	С				
Retama	$2,6 \pm 2,6$	28 ± 12	$0,\!4 \pm 0,\!2$				
Anthyllis	5 ± 4	7 ± 2	$2,1 \pm 0,9$				
Stipa	5 ± 5	$11,5 \pm 3$	$1,9 \pm 0,3$				

La tasa o flujo máximo de goteo durante el secado (parámetro b) es menor en *Retama*, como ocurría durante la lluvia, pero es similar en *Anthyllis* y en *Stipa*, pese a que en esta última el goteo es bastante más importante. Por otra parte, la velocidad a la que el goteo desaparece (parámetro a) es mucho mayor en *Retama* y menor en *Anthyllis*. El almacén en la copa para el que la tasa de goteo pasa de decrecer logarítmica a exponencialmente (parámetro c) es de nuevo sensiblemente menor en *Retama*.

7.5.3. Conclusiones a la formalización y parametrización de los flujos de escorrentía cortical y goteo

Durante la lluvia la función logística y el valor de sus parámetros reproducen el comportamiento de los flujos de escorrentía cortical y goteo encontrados empíricamente en las tres especies. Según el valor de los parámetros y de acuerdo con los resultados empíricos, *Retama* y *Anthyllis* presentaron las tasas máximas de escorrentía cortical más altas (parámetro *b*). En el caso del goteo, las tasas máximas más altas aparecen en *Stipa* y *Anthyllis*. La estabilización de los flujos de escorrentía cortical y goteo (parámetro *a*) se produce mucho más rápido y para almacenes en la copa (parámetro *c*) sensiblemente inferiores en *Retama*.

Anthyllis es la especie que tarda más en estabilizar sus salidas y lo hace para almacenes en la copa más altos.

En el secado se repite el comportamiento encontrado durante la lluvia: tasas máximas de escorrentía cortical más altas en *Retama* y *Anthyllis*, y de goteo más altas en *Stipa* y *Anthyllis*. El sistema se vacía más rápidamente en *Retama*, en donde también se llenó y estabilizó antes durante la lluvia. En *Anthyllis* el vaciado durante el secado (como el llenado durante la lluvia) ocurre más lentamente y pasa de rápido a lento para almacenes en la copa más altos.

7.6. Introducción de los flujos de escorrentía cortical y goteo en el modelo

En las tres especies, y tanto en lluvia como en secado, la función logística y el valor de sus parámetros reproducen correctamente el comportamiento de los flujos de escorrentía cortical y goteo encontrados empíricamente. Por este motivo, la función logística se considera una función adecuada para dirigir en el modelo el comportamiento de estos flujos en relación al almacén en la copa.

En consecuencia, las tasas de escorrentía cortical (dS/dt) y goteo (dG/dt) durante la lluvia, expresadas en mm h⁻¹, estarán dirigidas en el modelo por las siguientes funciones dependientes del agua almacenada en la copa *C* (mm):

$$\frac{dS}{dt} = \begin{cases} 0 & C < CiniS \\ \frac{bSp}{1 + \exp(-aSp * (C - cSp))} & C \ge CiniS \end{cases}$$

(7.29)

$$\frac{dG}{dt} = \begin{cases} 0 & C < CiniG\\ \frac{bGp}{1 + \exp(-aGp * (C - cGp))} & C \ge CiniG \end{cases}$$

(7.30)

En donde *bSp*, *aSp* y *cSp* son los parámetros de escorrentía cortical y *bGp*, *aGp* y *cGp* los de goteo, durante el periodo de lluvia. Estos parámetros son característicos de cada planta.

Una vez que deja de llover, los flujos de escorrentía cortical (dS/dt) y goteo (dG/dt) en mm h⁻¹ están dirigidos por la función logística corregida para que el drenaje sea nulo cuando no hay agua almacenada en la copa *C*, en mm:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{bSs}{1 + \exp(-aSs * (C - cSs))} - \frac{bSs}{1 + \exp(aSs * cSs)}$$
(7.31)

$$\frac{dG}{dt} = \frac{bGs}{1 + \exp(-aGs * (C - cGs))} - \frac{bGs}{1 + \exp(aGs * cGs)}$$
(7.32)

En donde *bSs*, *aSs* y *cSs* son los parámetros de la escorrentía cortical y *bGs*, *aGs* y *cGs* los de goteo, durante el periodo de secado, y todos ellos propios de cada planta.

7.7. Recapitulación: el modelo final

El diagrama de flujos del modelo conceptual se muestra en la Fig 7.7. En el modelo el almacén en la copa se estima a partir del balance de agua entre las entradas (lluvia) y las salidas (trascolación libre, evaporación, goteo y escorrentía cortical). La trascolación libre se obtiene por diferencia entre la lluvia incidente y la interceptada por la copa R (ecuación 7.19) que es función de la porosidad de la copa (ecuación 7.18). La tasa de evaporación potencial se calcula utilizando la ecuación del gradiente de concentraciones de vapor entre la superficie de la copa y el aire, que requiere conocer la temperatura de la planta y con la conductancia aerodinámica expresada como una función de la velocidad del viento (ecuación 7.20). La tasa de evaporación real se obtiene corrigiendo la anterior cuando el almacén en la copa C es menor que su capacidad s (ecuación 7.21). Las tasas de goteo y de escorrentía cortical están dirigidas por la ecuación logística expresada como función del agua almacenada en la copa (ecuaciones 7.29, 7.30, 7.31 y 7.32).



Fig 7.7. Diagrama de flujos en el que se muestra el proceso de partición de lluvia a partir del balance de agua en la copa. Los rectángulos muestran las variables de nivel en las que se acumulan los flujos (los volúmenes acumulados), en azul las tasas o flujos, en rosa los parámetros y en rojo las variables exógenas. Los números entre paréntesis representan a las ecuaciones que dirigen el modelo y se corresponden con el número de estas ecuaciones en el texto principal.

7.8. Curvas patrón de las tasas de goteo y escorrentía cortical en lluvia y secado

A partir de los promedios de los parámetros de la función logística, se pueden obtener las curvas patrón características de cada especie. Las curvas patrón ayudan a entender mejor el proceso, el significado y comportamiento de los parámetros y las diferencias y similitudes entre las especies.

Las curvas patrón durante la lluvia del flujo de escorrentía cortical para cada especie se presentan en la Figura 7.8.a y las del goteo en la 7.8.c. Las Figuras 7.8.b y 7.8.d corresponden a las tasas de escorrentía cortical y goteo durante el secado respectivamente. Las curvas se han extrapolado para valores por encima del almacén máximo (en lluvia y secado) y por

debajo del almacén para el que comienza a aparecer goteo o escorrentía cortical (en lluvia), para explorar su comportamiento para valores extremos de almacén. Las barritas verticales negras dejan a su izquierda la región representada por los datos empíricos y permiten distinguirla de la región en la que se extrapola el almacén máximo. Los valores de almacén máximo representados por estas barritas son sólo orientativos, ya que corresponden al promedio de la especie y no al de una planta en particular. Así en secado, las curvas empíricas casi nunca alcanzaron la región asintótica, aunque pueda dar esa impresión por la localización del almacén máximo (barritas).

Las curvas patrón muestran que el comportamiento asintótico del modelo evita que desviaciones en las estimaciones del almacén disparen las estimaciones de las tasas de goteo o escorrentía cortical. Por otra parte, coincidiendo con los resultados empíricos, las curvas patrón reflejan que, para un almacén en la copa dado, las tasas en lluvia son más altas que las de secado, siendo estas diferencias más evidentes en el goteo. Además, durante el secado, las tasas de goteo fueron más bajas que las de escorrentía cortical.

De nuevo se observa que *Retama* es con diferencia la especie en donde el proceso de partición, tanto durante el mojado como en secado, ocurre más rápidamente y para almacenes en la copa más bajos.

Anthyllis y *Stipa* presentan curvas más parecidas. Las tasas máximas de escorrentía cortical son más altas en *Anthyllis* que en *Stipa*, tanto en lluvia como en secado. La de goteo es más alta en lluvia para *Stipa*, pero similar a la de *Anthyllis* en secado si comparamos sólo aquellas regiones en la que los almacenes en la copa de ambas especies coinciden.

A la vista del comportamiento de las curvas patrón, se puede concluir que *Retama* parece más efectiva en modificar la distribución de la lluvia en el suelo para lluvias cortas o de baja intensidad (ya que la partición se inicia para almacenes muy bajos, tiempos más cortos y se alcanza el equilibrio mucho antes). En cambio, *Anthyllis* y *Stipa* serían más efectivas redistribuyendo lluvias de intensidades mayores, o bien más largas (ya que su inferior trascolación libre les permite interceptar más lluvia y redistribuirla).



Fig 7.8. Curvas patrón de las tasas de escorrentía cortical y goteo en relación al almacén en la copa durante la lluvia y el secado. Las curvas de mojado se muestran a la izquierda, las de secado a la derecha. Las curvas de escorrentía cortical aparecen arriba y las de goteo abajo. Así, en cada especie se muestra la curva patrón de la tasa de escorrentía cortical (dS/dt) respecto al agua almacenada en la copa a) durante la lluvia y b) en secado. Debajo, curvas patrón de la tasa de goteo (dG/dt) respecto al agua almacenada en la copa c) durante la lluvia y d) en secado. *Retama* (línea azul), *Anthyllis* (roja) y *Stipa* (amarilla). Las barritas negras indican el almacén máximo medio de la especie.

7.9. Relaciones entre los parámetros de escorrentía cortical y goteo

El estudio de las relaciones que aparecen entre los parámetros de drenaje en lluvia y secado permite identificar i) si en cada periodo (lluvia o secado) el comportamiento de los flujos de goteo y escorrentía cortical está relacionado y ii) en cada flujo, el grado de relación que existe entre los procesos de mojado y secado de la planta.

Tenemos dos periodos, lluvia y secado, y los parámetros de dos flujos, escorrentía cortical y goteo. Comparar los parámetros de escorrentía cortical y goteo en cada periodo por separado (en ausencia o en presencia de lluvia), proporcionará información sobre el papel que juega cada flujo en el contrario, y también el papel que desempeñan en el reparto entre ambos flujos, la copa, o la lluvia y la copa respectivamente. Comparar los parámetros de un determinado flujo en lluvia y secado arrojará información sobre el efecto que la lluvia y la copa tienen en la dinámica de cada flujo (Tabla 7.5).

Conocer qué relaciones existen entre los parámetros de escorrentía cortical y goteo en cada periodo, y qué relación existe entre los parámetros de mojado y secado de cada flujo permitirá:

- Entender mejor el proceso de partición, al determinar los papeles que desempeñan la precipitación y la estructura de la copa en el comportamiento de los parámetros de drenaje.
- Simplificar el análisis que se realiza en el próximo capítulo, que trata de identificar las propiedades de la copa relacionadas con el comportamiento de los parámetros de drenaje.

7.9.1. Metodología

El análisis de las relaciones entre los parámetros de goteo y escorrentía cortical en lluvia y secado se realizó mediante exploración gráfica y análisis de correlación. Los parámetros se transformaron mediante la familia de transformaciones Box Cox (Capítulo 3, págs. 46 y 47)

para conseguir normalidad en la distribución de los datos. En el análisis de correlación se empleó el Test paramétrico de Pearson.

Se estudiaron las siguientes combinaciones posibles (Tabla 7.5): i) correlaciones entre los parámetros de goteo y escorrentía cortical en lluvia, ii) o en secado (flechas verticales de la Tabla), iii) correlaciones entre los parámetros de escorrentía cortical en lluvia y secado, y iv) correlaciones entre los parámetros de goteo en lluvia y secado (flechas horizontales de la Tabla 7.5).

Tabla 7.5. Resumen de los efectos que se estudian al comparar los parámetros de cada flujo en lluvia y secado (flechas horizontales) o al comparar los parámetros de escorrentía cortical y goteo en cada periodo (lluvia o secado) (flechas verticales).



Efecto de la lluvia y la copa en la generación de S

Efecto de la lluvia y la copa en la generación de G

Se parte de la asunción de que el comportamiento de los parámetros de un determinado flujo que estén correlacionados en lluvia y secado estará determinado principalmente por la estructura de la copa, ya que el efecto de la lluvia no modifica mucho su comportamiento. Sin embargo, si no existe relación entre los parámetros de lluvia y secado, su comportamiento estará determinado por la lluvia en mojado y por la estructura de la copa en secado, lo que podría conducir a considerar el mojado y el secado como dos procesos diferentes. Se asume que la estructura de la copa permanece constante en ambos periodos (lluvia y secado).

Por otra parte, al comparar los parámetros de escorrentía cortical y goteo en cada periodo por separado, las correlaciones negativas en lluvia, o que lo estén en secado, indicará que la generación de un flujo va en detrimento del otro. Y a la inversa, si los parámetros de escorrentía cortical y goteo se correlacionan positivamente, ya sea en lluvia, o en secado, su comportamiento estará impulsado en el mismo sentido. Además, el comportamiento de los parámetros de escorrentía cortical y goteo que estén correlacionados en secado, pero no en lluvia, estaría dirigido por el efecto de la copa. Mientras que, el comportamiento de los parámetros de escorrentía cortical y goteo que estén correlacionados en lluvia, pero no en secado, estaría determinado por el efecto de la lluvia.

En el caso de que existiese una relación estrecha entre los parámetros de mojado y los de secado, o entre los de escorrentía cortical y goteo en un periodo determinado (lluvia o secado), se simplificaría considerablemente la etapa siguiente que abordaremos en el próximo capítulo. En él se identificarán qué propiedades de la copa están relacionadas con la dinámica de partición, a través de las relaciones que aparezcan entre las propiedades de la copa y los parámetros implicados en el drenaje de la copa. Si la relación entre los parámetros de mojado y secado fuese muy alta, las propiedades de la copa que se relacionen con los parámetros de mojado, probablemente también lo harán con los parámetros de secado. O bien, si existiese una relación muy estrecha entre los parámetros de escorrentía cortical y goteo de un determinado periodo (lluvia o secado), las variables estructurales relacionadas con uno de los flujos, probablemente también lo estarán con el otro flujo en ese mismo periodo.

7.9.2. Resultados

Los resultados varían dependiendo de la especie de que se trate. Aparecieron un mayor número de relaciones significativas en *Anthyllis*, disminuyen en *Stipa* y son escasas y con un grado de significación muy bajo en *Retama* (Tabla 7.6 y 7.7). El grado de correlación suele ser más alto en secado que en lluvia. El parámetro *c* es el que en líneas generales dio mejores resultados, apareciendo correlacionado en todas las combinaciones y en las tres especies. Nos centraremos en los resultados obtenidos agrupando los parámetros equivalentes de las tres especies, porque cuando en el próximo capítulo tratemos de identificar las propiedades de la copa que gobiernan el comportamiento de los parámetros de drenaje, lo haremos agrupando las tres especies para aumentar el tamaño muestral. No obstante, aunque no se discuten las relaciones encontradas en cada especie, si se presentan los resultados en las Tablas 7.6 y 7.7.

Las tres especies juntas

El análisis de correlación entre los parámetros de escorrentía cortical y goteo en cada periodo por separado (el de lluvia o el de secado) arrojó una falta de relación entre las tasas máximas (parámetro *b*) de goteo y escorrentía cortical en lluvia (Tabla 7.6). Tampoco se

relacionaron las tasas máximas de ambos flujos en secado. Sin embargo, los parámetros a de escorrentía cortical y goteo (relacionados con la pendiente de la curva cuando la tasa de ambos flujos pasa de tener un crecimiento rápido a lento) están correlacionados significativamente durante la lluvia y también en el secado. El mismo comportamiento aparece entre los parámetros c de escorrentía cortical y goteo, que están correlacionados significativamente tanto en lluvia, como en secado (Tabla 7.6).

Tabla 7.6. Resultados del análisis de correlación entre los parámetros de escorrentía cortical y goteo (S x G) en lluvia (Lluvia), y entre los parámetros de escorrentía cortical y goteo del secado (Secado). Se muestran los resultados de las tres especies juntas (3 sspp), de *Anthyllis, Stipa* y *Retama*. El primer valor de n indica el tamaño muestral en lluvia y el segundo en secado. El análisis se realiza para los parámetros de la función logística (*b*, *a*, *c*). La columna "Lluvia" recoge el coeficiente de correlación y el grado de significación de las correlaciones entre los parámetros de la escorrentía cortical y goteo en secado. El grado de significación se indica con *, **, *** para p < 0,05; 0,010 y 0,001, n.s = no significativo.

S x G		Lluvia	Secado
		R	R
3 sspp	b	n.s	n.s
(n = 36 y 21)	a	0,86***	0,95 ***
	С	0,83 ***	0,99 ***
Anthyllis	b	n.s	n.s
(n = 15 y 8)	а	0,84 ***	0,93 ***
•	С	0,75 ***	0,98 ***
Stipa	b	n.s	n.s
(n = 15 y 9)	a	0,73 **	n.s
	С	0,76 ***	0,95 ***
Retama	b	0,84 *	n.s
(n = 6 y 4)	а	n.s	n.s
	С	- 0,87 *	0,95 *

Comparando los parámetros de cada flujo en lluvia y secado (Tabla 7.7) se observa que los parámetros b, o tasa máxima de escorrentía cortical en lluvia y en secado, están correlacionados, pero no los de goteo. Existe una estrecha relación entre los parámetros a de mojado y secado de la escorrentía cortical, así como en el caso del goteo. Igualmente fueron significativas las correlaciones entre el parámetro c de lluvia y secado en el caso de la escorrentía cortical y en el del goteo.

Tabla 7.7. Resultados del análisis de correlación entre los parámetros de escorrentía cortical (S) de lluvia y secado (Lluvia x secado) y entre los parámetros de goteo (G) de lluvia y secado de la función logística (*b*, *a*, *c*). Se presentan los resultados de las tres especies juntas (3 sspp), de *Anthyllis*, *Stipa* y *Retama*. Se muestra el coeficiente de correlación R. El grado de significación se indica con *, **, *** para p < 0,05; 0,010 y 0,001, n.s = no significativo. El tamaño muestral (n) aparece en las dos filas inferiores.

		Lluvia x secado					
		3 sspp Anthyllis		Stipa	Retama		
		R	R	R	R		
S	b	0,80 ***	0,84 ***	0,81 ***	n.s		
	а	0,87 ***	0,87 ***	0,54 *	n.s		
	С	0,94 ***	0,95 ***	0,66 **	0,86 *		
C	1						
G	b	n.s	n.s	n.s	n.s		
	a	0,89 ***	0,93 ***	n.s	n.s		
	С	0,95 ***	0,93	n.s	0,97 *		
S	n	36	15	15	6		
G	n	21	8	9	4		

7.9.3. Conclusiones del análisis de correlación entre los parámetros de drenaje en lluvia y secado

Las relaciones entre los parámetros de escorrentía cortical y goteo que fueron significativas mostraron un grado de correlación más fuerte en el periodo de secado, que en el de lluvia. Por tanto, la lluvia parece introducir ruido en el comportamiento de los flujos.

Por otra parte, hubo más correlaciones entre los parámetros b, a y c de lluvia y secado en el caso de la escorrentía cortical, que en el de goteo. El comportamiento de la escorrentía cortical parece más relacionado con la estructura de la copa. El comportamiento del goteo, en cambio, parece más determinado por la lluvia, su comportamiento es menos predecible.

7.10. Valoración de los errores o desviaciones cometidas por el modelo dinámico

7.10.1. Introducción

El modelo propuesto (Fig 7.7) establece un balance de agua en la copa entre las entradas (lluvia) y las salidas (trascolación libre, pérdidas por intercepción, escorrentía cortical y goteo). Los errores cometidos por el modelo pueden tener dos orígenes. La primera fuente de error puede proceder de la función que dirige las pérdidas por intercepción (ecuación del gradiente de concentraciones de vapor) y la segunda de los errores en la estimación de los flujos de escorrentía cortical y goteo (función logística).

7.10.2. Metodología

El modelo se corrió en todas las plantas para poder evaluar los errores cometidos en sus estimaciones. El modelo predice las tasas de cada flujo (mm h⁻¹) y el volumen acumulado de cada uno de ellos en base a la proyección de la copa (mm). Las diferencias entre los datos empíricos y los estimados por el modelo se evaluaron cada segundo en cada componente de la partición por varios procedimientos:

i) Método 1

La distancia entre los datos empíricos y los modelados se estimó como la suma de los cuadrados de las diferencias entre los datos empíricos y los modelados cada segundo. Debido a la diferente duración de las simulaciones de lluvia y de cada experimento, la cantidad anterior se dividió entre el número de datos n-1. Se aplicó la raíz cuadrada para obtener la desviación media en la misma escala que la variable cuyo error se quiere estimar. La expresión resultante es análoga a la de la desviación típica y se obtuvo para cada componente de la partición (tasas y acumulados) y en cada planta.

$$errorabsol uto = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (empirico - \mod elado)^{2}}{n-1}}$$
(7.33)

Siendo n el número total de datos.

Para poder comparar las desviaciones entre datos observados y estimados pertenecientes a componentes de la partición de lluvia de diferente magnitud, se utilizó un análogo del coeficiente de variación, dividiendo el error absoluto (ecuación 7.33) entre el promedio empírico correspondiente y expresándolo como porcentaje:

$$errorrelat ivo = \left(\frac{errorabsol \, uto}{mediaempir \, ica}\right) * 100 \tag{7.34}$$

ii) Método 2

Para estimar el grado de ajuste del modelo a los datos empíricos se utilizó también el coeficiente de determinación \mathbb{R}^2 . Como la utilización de este estimador está más extendida entre la comunidad científica, permitirá comparar mejor nuestros resultados con los de otros autores. El estadístico \mathbb{R}^2 mide la cantidad de variación en los datos que es explicada por el modelo. Para calcularlo, el método más directo consiste en considerar que la definición de \mathbb{R}^2 como el cociente entre la suma de cuadrados de la regresión y la suma total de cuadrados (= *SSReg / SSTot*) no requiere que el modelo sea lineal, aplicándose la definición directamente. Aunque esto es perfectamente aceptable, tiene el inconveniente de ser una rutina que no se ofrece por los paquetes estadísticos, por lo que debe ser calculado mediante una rutina diseñada por el usuario (Mooney & Swift, 1999). La segunda alternativa consiste en representar los datos estimados en abscisas y los observados en ordenadas. Si el modelo predice los resultados con un 100% de precisión todos los puntos deben quedar en la línea Y = X. Podemos ajustar un modelo de regresión lineal a estos puntos y el \mathbb{R}^2 de esta línea de regresión explica la cantidad de varianza en los datos observados que es explicada por los datos predichos. Este valor de \mathbb{R}^2 es el mismo que se obtendría usando *SSReg / SSTot*.

Se eligió la primera alternativa para calcular R². La cantidad de varianza explicada R² se calculó utilizando la siguiente expresión:

$$\mathbf{R}^2 = 1 - \frac{SS_{\text{Res}}}{SS_{Tot}} \tag{7.35}$$

En donde SSRes es la suma de cuadrados de los residuos:

$$SS_{\text{Res}} = \sum_{n=1}^{n} (y - \hat{y})^2$$
(7.36)

y SSTot la suma total de cuadrados:

$$SS_{Tot} = \sum_{n=1}^{n} (y - \bar{y})^2$$
(7.37)

En donde y representa los datos empíricos, \hat{y} los datos estimados, e \overline{y} la media empírica.

iii) Método 3

Sin embargo, el procedimiento anterior dio ciertos problemas que serán comentados en el apartado de resultados. Para evitarlos, el coeficiente de determinación R² se recalculó utilizando la ecuación 7.35 pero estimando la suma total de cuadrados *SStot* como:

$$SS_{tot} = SS_{\text{Res}} + SS_{\text{Reg}} \tag{7.38}$$

En donde SSReg es la suma de cuadrados de la regresión calculada como:

$$SS_{\text{Re}g} = \sum_{n=1}^{n} (\hat{y} - \overline{y})^2$$
(7.39)

7.10.3. Resultados de las desviaciones cometidas por el modelo propuesto

Los errores cometidos por el modelo en la estimación de cada flujo y en sus volúmenes finales se estimaron por los tres métodos anteriores en cada planta. Las desviaciones cometidas en la estimación de cada flujo y volumen acumulado en cada especie se calcularon promediando las de todos los individuos de esa especie. Estas desviaciones promedio por especie cometidas en las estimaciones de cada componente de la partición se presentan en la Tabla 7.8. En ella aparecen los resultados obtenidos a partir de los tres estimadores i) el error relativo (ecuación 7.34), ii) el R² obtenido a partir de la suma total de cuadrados *SStot* computada como la suma del cuadrado de las diferencias entre los datos empíricos y su media (ecuación 7.35 y 7.37) y iii) el R² obtenido a partir del *SSTot* calculado como la suma de *SSres* y *SSreg* (ecuación 7.35 y 7.38).

Tabla 7.8. Errores cometidos por el modelo en la estimación de los volúmenes finales (totales) y flujos empíricos de cada componente de la partición de lluvia en cada especie. En el tercio superior aparecen los errores cometidos en la estimación de los totales de partición; en el tercio intermedio, los cometidos en la estimación de los flujos. Las dos líneas inferiores muestran la media de todos los anteriores, incluyendo todos ellos (Promedio total), o excluyendo los relacionados con la evaporación (Prom. Tot. Sin Evapora.). Se presentan las desviaciones estimadas por los tres métodos propuestos: i) error relativo (%) (ecuación 7.34), ii) el R^2 estimado con la ecuación 7.35 y 7.37 (R^2 (2)) y iii) el R^2 obtenido con la ecuación 7.35 y 7.38 (R^2 (3)). Se muestran en negrita los resultados que arrojaron un R^2 inferior a 0,90.

		Anthyllis			Stipa			Retama		
		Error relativo (%)	R ² (2)	R ² (3)	Error relativo (%)	R ² (2)	R ² (3)	Error relativo (%)	R ² (2)	R ² (3)
Т	Almacén en la copa (mm)	6,4	0,95	0,96	8,0	0,94	0,96	23,9	0,80	0,92
0	Trascolac. libre total (mm)	2,0	1,00	1,00	2,1	1,00	1,00	2,2	1,00	1,00
Т	Goteo total (mm)	5,3	0,98	0,99	3,5	0,99	1,00	9,0	0,88	0,95
А	Escorrentía cortical tot. (mm)	7,0	0,98	0,98	14,6	0,98	0,98	9,3	0,94	0,95
L	Evaporación tot. (mm)	21,7	0,85	0,88	27,4	0,80	0,88	20,6	0,71	0,90
Е	Drenaje total (mm)	3,6	0,99	0,99	3,8	1,00	1,00	2,4	1,00	1,00
S	Trascolación total (mm)	3,5	0,99	0,99	2,7	1,00	1,00	3,6	0,99	0,99
	P efectiva total (mm)	2,5	1,00	1,00	2,8	1,00	1,00	2,3	1,00	1,00
F	Trascolación libre (mm h ⁻¹)	2,7	1,00	1,00	4,4	1,00	1,00	4,7	1,00	1,00
L	Goteo $(mm h^{-1})$	11,8	0,99	0,99	7,5	1,00	1,00	19,3	0,97	0,98
U	Escorrentía cortical (mm h ⁻¹)	15,1	0,98	0,98	30,3	0,93	0,94	19,6	0,98	0,97
J	Evaporación (mm h ⁻¹)	97,5	-0,21	0,31	94,2	-1,22	0,25	71,0	-0,07	0,63
0	Drenaje (mm h ⁻¹)	8,5	0,99	0,99	8,5	1,00	1,00	7,0	1,00	1,00
S	Trascolación (mm h ⁻¹)	8,3	0,99	0,99	5,5	1,00	1,00	7,0	1,00	0,99
	P efectiva (mm h ⁻¹)	6,7	1,00	1,00	6,1	1,00	1,00	4,7	1,00	0,94
	Promedio total	11,4	0,92	0,95	12,5	0,85	0,94	11,8	0,90	0,96
	Prom. Tot. sin Evapora.	5,4	0,99	0,99	6,5	0,99	0,99	7,5	0,97	0,98

Los resultados obtenidos por los tres métodos fueron consistentes, con errores relativos (método 1) menores coincidiendo con R² próximos a 1 (métodos 2 y 3). El primer método parece más sensible a cambios en las desviaciones entre datos empíricos y modelados.

Los valores de R² varían entre 0 y 1. Sin embargo, utilizando el método 2 para calcular el coeficiente de determinación se obtuvieron valores negativos de R² para las tasas de evaporación.

La exploración gráfica (no se muestra) de los volúmenes acumulados de partición modelados frente a los empíricos a lo largo del tiempo en cada planta reflejó un buen ajuste, excepto para la evaporación. El mismo resultado se encuentra al representar los flujos modelados frente a los empíricos a lo largo del tiempo. Por tanto, la función logística permite estimar adecuadamente las tasas y totales de goteo y escorrentía cortical (Tabla 7.8). Las gráficas muestran una ligera tendencia hacia la subestimación del goteo y la escorrentía cortical para almacenes en la copa altos. Este comportamiento para almacenes altos en la copa no tiene efectos importantes en la estimación de los totales de partición. El goteo se simula mejor que la escorrentía cortical, excepto en *Retama*, en la que no hubo diferencias. Los flujos mejor simulados son el drenaje y la precipitación efectiva o neta (precipitación total menos evaporación). Por otra parte, la tasa de evaporación es la que peor se simula, aunque tiene poca repercusión en el resto de las predicciones del modelo.

La media total por especie del error relativo cometido por el modelo al estimar todos los componentes de la partición (totales y flujos) es muy similar en las tres especies (ver Promedio total, en penúltima fila de la Tabla 7.8). Si en el cómputo de la media total del error relativo se excluyen los resultados de evaporación (última fila Tabla 7.8), observamos que la estimación del resto de componentes de partición es muy buena. *Retama* que arroja un R² más alto cuando se consideran los totales y flujos de todos los componentes de la partición (Promedio total = 0,96 *versus* 0,95 y 0,94 en *Anthyllis* y *Stipa*), pasa a tener el R² más bajo cuando se excluye la evaporación (Prom. Total sin Evapora. = 0,98 *versus* 0,99 en las otras dos especies). Esto es debido a que en *Retama* la evaporación se simula mejor que en las otras dos especies. No obstante las diferencias son muy pequeñas.

Atendiendo a los errores cometidos por el modelo en la estimación de los flujos (Tabla 7.8), *Stipa* es la especie en la que le modelo estima el goteo con mayor precisión y la escorrentía cortical peor. Aunque en *Stipa* la escorrentía cortical se simula peor, tiene pocas repercusiones porque el principal flujo de partición en esta especie es el goteo. Por otra parte, *Retama* es la especie en la que el goteo es peor estimado y *Anthyllis* en la que la escorrentía cortical se estima mejor.

En *Anthyllis* el modelo sobreestima ligeramente la escorrentía cortical y subestima el goteo (Fig 7.9). En *Stipa*, la escorrentía cortical también se sobreestima sistemáticamente, pero no afecta a las estimaciones del goteo, que son buenas, debido a la cantidad relativamente baja del primero. En *Retama* la escorrentía cortical se sobreestima en las plantas pequeñas y subestima en las medianas; las estimaciones del goteo muestran el comportamiento contrario.

En cuanto a la evaporación, el modelo estima bien la evaporación durante la lluvia en las tres especies, pero muy mal durante el secado. No obstante, esto tiene poca influencia en las estimaciones del resto de componentes de la partición. El hecho de que las predicciones del modelo sean buenas durante la lluvia indica que la expresión que relaciona la conductancia aerodinámica con el viento tiene un buen comportamiento: durante el periodo de lluvia se utiliza la ecuación del gradiente de concentraciones de vapor para estimar la evaporación tanto "empíricamente", como en el modelo. La única diferencia durante el periodo de lluvia es que durante el cálculo de la evaporación empírica se emplea el valor estimado de la conductancia aerodinámica (Capítulo 4, pág. 131-132, ecuación 4.16), mientras que en el modelo la conductancia aerodinámica se estima a partir de la función que la relaciona con el viento (ecuación 7.22).

Se puede concluir que, en líneas generales el modelo es capaz de reproducir de forma precisa la evolución de los flujos de partición y de sus volúmenes acumulados a lo largo del tiempo. La función logística se muestra como una herramienta adecuada para dirigir la evolución de los flujos de la escorrentía cortical y el goteo. Por el contrario, la evaporación se estima muy mal durante el secado. No obstante, las predicciones del modelo estiman con gran precisión los flujos más importantes en cada especie y peor los menos importantes desde un punto de vista cuantitativo: la evaporación en las tres especies, así como la escorrentía cortical en *Stipa* y el goteo en *Retama*. Esto le confiere al modelo más potencia que si su comportamiento hubiera sido al contrario, es decir, con predicciones peores para los componentes más importantes cuantitativamente hablando.

7.11. Discusión y conclusiones

7.11.1. Comparación de los datos empíricos y las predicciones del modelo considerando y sin considerar la histéresis en las tasas de lluvia y secado

Durante el análisis de los datos empíricos en el capítulo anterior se encontró que la evolución de los flujos de goteo y escorrentía cortical en función del agua almacenada en la copa presenta histéresis: dado un almacén en la copa, estos flujos son más rápidos durante la

lluvia que en secado. Como ambos flujos son los componentes del reparto en los que estamos más interesados, la histéresis no puede ser obviada y debe ser considerada en el modelo de partición. Si no se considera la histéresis y los flujos de escorrentía cortical y goteo son dirigidos en lluvia y secado por la función de secado, el modelo comienza al principio de la precipitación sobreestimando el flujo de escorrentía cortical y subestimando el de goteo, lo que conduce a una sobreestimación del almacén en la copa, que revierte en una sobreestimación de la escorrentía cortical y una subestimación del goteo (Fig 7.9). A pesar de la sobreestimación del almacén en la copa, el goteo se subestima porque por un lado se utiliza la función de secado en lluvia, que requiere almacenes en la copa mucho más altos para comenzar a producir goteo, de manera que aparece mucho más tarde (Fig 7.9). Además, la histéresis entre el mojado y el secado es más acusada en el flujo de goteo, que en la escorrentía cortical (Capítulo 6, pág. 222, Fig 6.5,), por lo que se requieren almacenes en la copa mucho mayores para reproducir un flujo de goteo en lluvia a partir de la función de secado, que en el caso de la escorrentía cortical. Ambos factores hacen que se subestime el goteo, a pesar de que el almacén en la copa se sobreestima. El flujo de la evaporación apenas se ve afectado debido a que está dirigido principalmente por variables micrometeorológicas.

Se concluye que, cuando se utiliza la función de secado para dirigir los flujos de drenaje también durante la lluvia, las estimaciones finales de la evaporación no se ven afectadas, la escorrentía cortical se sobreestima y el goteo se subestima (Fig 7.9).



Fig 7.9. Estimaciones del modelo considerando y sin considerar la histéresis de los flujos de drenaje. Se comparan los datos empíricos (línea gruesa) i) con las estimaciones del modelo propuesto que considera el proceso de histéresis (línea fina) y ii) con las estimaciones que habría arrojado el modelo si no se hubiera considerado la histéresis y se hubiese utilizado una única función para dirigir los flujos de drenaje, la del secado, también durante la lluvia (línea discontinua). Se muestra la evolución en el tiempo del a) almacén en la copa; de los flujos (izquierda) de b) escorrentía cortical, c) goteo y d) pérdidas por intercepción; y de los volúmenes acumulados (derecha) de e) escorrentía cortical, f) goteo y g) evaporación. Se muestra un *Anthyllis* grande vigoroso (AC03).

Para reproducir la histéresis y desdoblar el proceso se plantearon dos alternativas: utilizar dos funciones diferentes para dirigir el reparto en lluvia y secado, o bien mantener una única función pero con diferente valor de los parámetros en lluvia y secado. La primera alternativa implica asumir que el mojado y secado de la copa son dos procesos diferentes. Habida cuenta que los ejercicios de modelización son un esfuerzo por simplificar la realidad, se optó por asumir que se trata de un único proceso con recorridos diferentes según se produzca en un sentido u otro. Por este motivo, para describir la evolución de las tasas de escorrentía cortical y goteo en función del almacén en la copa durante la lluvia y el secado se emplea una única función: la logística, pero con diferente valor de sus parámetros en ambos periodos.

Durante la lluvia, la función logística reproduce bien el patrón mostrado por los datos empíricos, a partir del momento en que comienza a aparecer el flujo de goteo o escorrentía cortical (Fig 7.10). Recuérdese que durante la lluvia estos flujos son dirigidos por la logística solo a partir del momento en el que aparece el flujo, para almacenes en la copa inferiores el modelo les asigna el valor cero (ecuaciones 7.29 y 7.30).



Fig 7.10. Durante el periodo de lluvia, ajuste de la función logística (lineas discontínuas) a los flujos de escorrentía cortical (verde) y goteo (azul) en función del almacén en la copa. Se muestra una *Stipa* grande senescente (ST14).

En el secado, la función logística reproduce también con exactitud la evolución de estos flujos respecto del almacén en la copa. Ahora bien, en secado, periodo en el que partimos del almacén más alto y nos desplazamos hacia los bajos, las tasas de escorrentía cortical y goteo comienzan disminuyendo rápidamente a medida que el almacén disminuye, por lo que la región más próxima a la asintótica de la función logística queda fuera del rango de los datos empíricos (Fig 7.11). En secado la región asintótica de la logística queda fuera del rango de los datos empíricos, pero actúa como "región de amortiguación" en el modelo, evitando que desviaciones en las estimaciones del almacén disparen las estimaciones de las tasas de goteo o escorrentía cortical.



Fig 7.11. Durante el secado, ajuste de la función logística a los flujos de escorrentía cortical (verde) y goteo (azul) en función del almacén en la copa. Se muestra una *Stipa* mediana vigorosa (ST02).

7.11.2. Parametrización de la función logística

La función logística no solo reproduce correctamente el comportamiento de las curvas de goteo y escorrentía cortical de mojado y secado. Además, el valor de sus parámetros refleja coherentemente las diferencias empíricas encontradas en el comportamiento de las tasas respecto del almacén en las tres especies. Así, las diferencias encontradas entre las especies en los valores de los parámetros *b*, *a* y *c* coinciden con las diferencias empíricas encontradas en las especies en cuanto a las tasas máximas de escorrentía cortical o de goteo, en cuanto a la rapidez con la que se alcanza la fase estacionaria o de equilibrio y en el almacén en la copa cuando la evolución de las tasas pasa de un crecimiento rápido a lento, respectivamente. *Retama*, que presenta las tasas máximas de escorrentía más altas en lluvia y mojado, también presento valores más altos de *b*. Además, alcanza mucho más rápido la región estacionaria o de equilibrio, coincidiendo con un valor mucho más alto de *a* y el almacén en la copa cuando la tasa pasa de crecer exponencialmente a hacerlo más lentamnete fue mucho más bajo, como también *c*. En el otro extremo, *Stipa*, que presentó las tasas más altas de goteo tanto en lluvia como en secado, presenta el valor más alto del correspondiente *b*. *Anthyllis* y *Stipa* tardan más en alcanzar la estabilización de sus flujos durante la lluvia, presentando ambas valores similares del parámetro *a*, siendo en secado *Anthyllis* más lenta en pasar de vaciado rápido a lento sobre todo para el goteo, como refleja un valor de *a* menor que el de *Stipa*.

Por tanto, la función logística permite evaluar y además comprender que repercusiones tienen en el proceso de partición variaciones en los parámetros de entrada. Por otra parte, los modelos con una base física en los que el empiricismo se restringe al valor de determinados parámetros, cuya significación conceptual es conocida, tienen mayor probabilidad de conseguir estimaciones correctas en condiciones distintas de aquellas en las que se han derivado y testado (Gash *et al.*, 1980).

De nuevo los parámetros muestran, como lo hacían las curvas obtenidas empíricamente, que la rapidez con la que se alcanza la estabilización del flujo para una intensidad de lluvia dada, parece estar determinada por la rapidez con la que se forma la red de drenaje, que a su vez depende de la complejidad de la copa y la rugosidad de la corteza. Así la especie con una estructura más sencilla y lineal, *Retama*, favorece la formación de la red de drenaje y el flujo de escorrentía cortical dirigiéndolo de forma más directa hacia la base del tallo, y alcanza más rápidamente esa estabilización (mayor a) y para almacenes más bajos (menor c). En las especies de estructura más compleja, *Stipa y Anthyllis*, los flujos de partición se estabilizan más lentamente: el agua se entretiene más durante su transito por la copa, por lo que la formación de la red de drenaje es más lenta y se almacena más agua en la copa, reflejándose en valores de a menores y de c más altos respectivamente. Además, la estructura más compleja de ambas especies favorece tasas máximas de goteo (parámetro b) más altas. Comparando los parámetros de cada flujo en lluvia y secado (Tabla 7.7), se observa que los parámetros b o tasa máxima de escorrentía cortical en lluvia y en secado están correlacionadas, pero no las tasas máximas o parámetro b del goteo en lluvia y secado. Esto parece indicar que en la tasa máxima de la escorrentía cortical la estructura de la copa juega un papel importante, mientras que la del goteo estaría más determinada por la precipitación. Además, existe una estrecha relación entre los parámetros a de mojado y secado tanto en el caso de la escorrentía cortical, como en el de goteo, lo cual sugiere que la tasa a la que el flujo pasa de crecer exponencialmente a hacerlo más lentamente está más determinada por la estructura de la copa que por la lluvia. Existe una estrecha relación entre los parámetros c de lluvia y secado en el caso de la escorrentía cortical, y también en el caso del goteo. Luego parece que el almacén en la copa cuando el flujo pasa de rápido a lento está más influido la estructura de la copa, que por la lluvia.

Comparando los parámetros de escorrentía cortical y goteo en cada periodo (lluvia o secado) (Tabla 7.6) observamos que las correlaciones encontradas para el parámetro a de la escorrentía cortical y el goteo en lluvia, y también en secado son positivas. Esto significa que las plantas con tasas intermedias de escorrentía cortical altas, son también las que mayores tasas intermedias de goteo presentaron. Podría decirse que hay plantas más "eficientes" en alcanzar el estado estacionario o de equilibrio, durante la lluvia, un incremento unitario del almacén generaría mayores incrementos tanto en las tasas intermedias de escorrentía cortical, como en las de goteo. Las plantas, en las que la estabilización de la escorrentía cortical ocurre más efectivamente durante la lluvia, son también las más efectivas en alcanzar la estabilización del goteo. Otras plantas estabilizan ambas tasas más lentamente. Durante el secado, las primeras se vacían más eficientemente también (quedando menos agua disponible para evaporación) y las segundas menos (aumentando las pérdidas por intercepción). Este comportamiento parece obedecer a un factor subyacente: la estructura de la copa y en concreto la edad de la planta, que favorece ambos flujos o los dificulta. Así las plantas más jóvenes de estructura más lineal serían más dinámicas favoreciendo la estabilización de ambos flujos, mientras que las más grandes, de estructura complicada, dificultarían la estabilización.

Por otra parte, la correlación positiva entre el parámetro c de escorrentía cortical y de goteo durante la lluvia y también en secado, indica que las tasas intermedias de escorrentía

cortical y goteo se alcanzan para almacenes característicos altos para ambas, o bien bajos. Así pues, las plantas en las que el almacén característico es alto para la escorrentía cortical, también lo es para el goteo. Y a la inversa, otras plantas presentan almacenes característicos bajos para ambas salidas. Este comportamiento apoya la justificación encontrada en el párrafo anterior.

Ha sorprendido el que no existiera ninguna relación entre el parámetro b de escorrentía cortical y el de goteo, ni siquiera durante la lluvia. No apareció ni en las tres especies juntas, ni en ninguna de ellas individualmente, luego el flujo máximo de escorrentía cortical, no parece verse limitado por el de goteo, al menos de forma lineal. Probablemente es el resultado de la actuación de factores antagónicos: como que el flujo máximo de goteo incida negativamente en el de escorrentía cortical, pero simultáneamente el tamaño de la planta (la linealidad o complejidad de la planta) impulse a ambas tasas máximas en el mismo sentido. Además, el que no aparezca ninguna correlación podría estar indicando que el comportamiento del parámetro b esta gobernado principalmente por la intensidad de la precipitación.

Hemos visto que, en las curvas empíricas que relacionan la tasa de escorrentía cortical con el almacén en la copa, la estabilización del flujo de escorrentía cortical ocurre de forma abrupta en *Retama* y suavemente en *Stipa* y *Anthyllis* (Fig 7.5). Esto conducía a una sobreestimación del parámetro *b* en *Retama*, que ha resultado estar inversamente relacionada con un mayor peso de la escorrentía cortical en el drenaje. La estabilización abrupta del flujo de escorrentía cortical en *Retama* está probablemente relacionada con la estructura lineal de la copa y su baja capacidad para almacenar agua, que favorece su vaciado "de golpe", alcanzándose repentinamente la fase estacionaria o de estabilización de los flujos. En cambio, en *Stipa* y *Anthyllis* el flujo de goteo es más importante: continuamente se retira una parte del agua en la copa en forma de goteo, que ralentiza el que se alcance la tasa máxima de escorrentía cortical. Además, la estructura más compleja de ambas, y la mayor capacidad de la copa, ralentizan el proceso, por lo que la tasa máxima empírica y la de la logística son parecidas.

7.11.3. Ventajas, inconvenientes y alternativas al modelo propuesto

El modelo dinámico se alimenta de datos meteorológicos a una resolución temporal de un segundo y requiere conocer la temperatura de la planta, habitualmente no disponible entre los datos recogidos en las estaciones meteorológicas. Ambos aspectos pueden ser motivo de crítica y le hacen inviable como herramienta predictiva. Sin embargo, este modelo no ha sido concebido como tal, sino para estudiar y entender el proceso de partición, ya que su soporte físico permite seguir la evolución de los flujos ante variaciones de sus parámetros cuyo significado se conoce.

Inicialmente el modelo era función de la temperatura del aire, porque utilizaba la ecuación de Penman-Monteith truncada para estimar las pérdidas por intercepción, pero las estimaciones de la evaporación se desviaban tanto de los datos empíricos que se prefirió mantener la ecuación del gradiente de concentraciones de vapor, que calcula la evaporación en función de la temperatura de la planta.

Por limitaciones de tiempo, no se ha explorado el efecto que un cambio en la resolución temporal puede tener en los resultados del modelo, aunque es previsible que las tasas se suavicen y los picos se enmascaren (como el que aparece en la tasa de goteo al comenzar la escorrentía cortical). No obstante, sería interesante realizarlo en el futuro.

Al evaluar la idoneidad de la función logística en base a la distribución de los residuos, se observa que la distribución de los residuos presenta marcadas desviaciones respecto de cero. Aunque la distribución de los residuos fue mala, la función logística fue la que mejor distribución de los residuos dio respecto de otras muchas funciones estudiadas (entre otras, todas las disponibles en el programa TableCurve 2D 5.01 (SYSTAT software Inc.).

Durante el periodo de selección del modelo que dirigiera los flujos de escorrentía cortical y goteo en función del almacén en la copa otras funciones se ajustaron bien a los datos empíricos. Estas fueron la potencial y la logística multiplicada por el almacén:

$$\frac{dY}{dt} = a^* (X)^b \tag{7.40}$$

$$\frac{dY}{dt} = \frac{b}{1 + \exp(c - b * X)} * C$$
(7.41)

Estas funciones, en especial la segunda, llegaron a ajustarse a los datos empíricos incluso mejor que la logística en algunas plantas. Sin embargo, el significado de sus parámetros no está claro, por lo que se prefirió la función logística, aunque su grado de ajuste fuera en algún caso ligeramente inferior. Además, el comportamiento asintótico de la logística asegura una respuesta más razonable frente a sobreestimaciones del almacén en la copa. La función potencial por ejemplo, conducía a un modelo muy inestable, que disparaba sus estimaciones de la tasa de goteo o escorrentía cortical frente a pequeñas desviaciones positivas del almacén, ya que en esta función pequeñas desviaciones de la variable independiente se traducen en grandes incrementos en la dependiente.

7.11.4. Errores

El análisis de los errores cometidos por las estimaciones del modelo ha mostrado un buen ajuste entre los datos empíricos y los modelados, tanto en la evolución en el tiempo de los volúmenes acumulados como de los flujos de partición. Las estimaciones de la evaporación son la excepción y el modelo las simula bastante mal. Se concluye por tanto que la función logística predice las tasas de goteo y escorrentía cortical de forma precisa (Tabla 7.8).

Durante la lluvia, la representación gráfica a lo largo del tiempo de los flujos de goteo y escorrentía cortical observados y estimados por el modelo muestra una ligera tendencia hacia la sobreestimación de la escorrentía cortical y la subestimación del goteo para almacenes en la copa altos (Fig 7.9). Esto se debe a que la función logística tiende a alcanzar su región asintótica un poco antes que los datos empíricos en el caso del goteo y más tarde en el de la escorrentía cortical (Fig 7.10). Sin embargo, este comportamiento apenas repercute en la estimación de los totales de partición. El goteo se simula mejor que la escorrentía cortical, excepto en *Retama*, en la que no hubo diferencias. Se puede considerar una cualidad positiva del modelo, ya que el goteo suele ser el componente cuantitativamente más importante de la partición. Los flujos mejor simulados son el drenaje y la precipitación efectiva (precipitación total menos evaporación), debido a que los errores que se producen en las estimaciones del goteo o la escorrentía cortical se compensan entre ellos.

La tasa de evaporación es la que peor se simula. El modelo estima de forma aceptable la evaporación durante la lluvia en las tres especies, pero muy mal durante el secado (Fig 7.12). No obstante, esto tiene poca repercusión en las estimaciones del resto de componentes de la partición, debido a que se trata de una cantidad relativamente pequeña en comparación con la de los otros componentes de partición y a que las desviaciones entre datos de evaporación observados y estimados aparecen en secado, cuando el resto de flujos se han repartido ya y la planta está casi seca.



Fig 7.12. Evolución a lo largo del periodo de lluvia y del secado de las tasas de evaporación observadas y simuladas. Se compara la tasa de evaporación observada (E "empírica") con la simulada utilizando tres ecuaciones diferentes para estimar la evaporación, la ecuación i) del gradiente de concentraciones de vapor, que es función de la temperatura de la planta (E temperatura planta), ii) la de Penman Montheith simplificada sin el término de radiación neta que es función de la temperatura del aire (E temperatura aire) y iii) la de Penman Montheith que incluye el término radiativo (E temperatura aire + Rn).

Que el modelo estime bien la evaporación durante la lluvia (Fig 7.12) es lógico, puesto que en lluvia calculábamos la evaporación utilizando la misma ecuación que se introduce en el modelo (la del gradiente de concentraciones de vapor, ecuación 4.16, pág. 138, Capítulo 4). La única diferencia es que en el modelo la conductancia aerodinámica se expresa como una función del viento. El hecho de que las predicciones del modelo sean buenas durante la lluvia indica que la expresión de la conductancia aerodinámica con el viento tiene un buen comportamiento y/o que las premisas de la ecuación del gradiente se cumplen mejor (copa totalmente mojada). En cambio, en secado se observan importantes desviaciones entre la evaporación observada ("empírica") y la estimada por el modelo. No se ha encontrado un patrón de comportamiento definido: en secado el modelo sobreestima las pérdidas por intercepción en unas plantas, y en otras las subestima. En secado la evaporación observada se obtuvo por diferencia del balance de partición, mientras que el modelo emplea la misma ecuación del gradiente que durante la lluvia. Los resultados gráficos muestran que las desviaciones entre los datos observados y los estimados ocurren principalmente durante los primeros segundos del secado (Fig 7.12) y aunque no se observa en esa figura, también al final del mismo, cuando el drenaje se hace despreciable. El pico de evaporación que aparece al principio del secado en los datos observados obedece probablemente a la suma de los errores que se producen en la medida de los otros flujos, que al principio del secado cambian muy rápido y a turbulencias asociadas a la interrupción de la lluvia que no es instantánea.

Para mejorar las estimaciones, se probó a sustituir en el modelo la ecuación del gradiente por la de Penman-Montheith simplificada sin el término de radiación neta (Teklehaimanot & Jarvis, 1991). Se asume que la radiación neta puede considerarse despreciable en condiciones de lluvia (Teklehaimanot *et al.*, 1991). Sin embargo, las diferencias entre los resultados observados ("empíricos") y simulados fueron aun mayores (Fig 7.12) y el modelo subestimó la evaporación durante el secado en todas las plantas

Como los datos de partición se obtuvieron durante las simulaciones de lluvia realizadas en el patio del Instituto en días normalmente soleados, cabría la posibilidad de que el término de radiación tuviese más peso del que tiene durante precipitaciones naturales, con cielos cubiertos y atmósfera saturada de vapor de agua. Si en nuestras condiciones experimentales, el término de radiación neta fuese grande, los valores de evaporación potencial calculados estarían sistemáticamente subestimado las tasas de evaporación actual de las copas mojadas (Teklehaimanot & Jarvis, 1991). Para evitarlo, se introdujo el término de radiación neta en la ecuación simplificada de Penman (Penman, 1948) que es función de la temperatura del aire. La radiación neta no se puede medir durante la lluvia, por lo que el radiómetro se colocaba solo durante el secado. Como aproximación a la radiación neta durante la lluvia, los valores de radiación neta del primer minuto del secado se promediaron, el valor resultante se tomó como valor aproximado de la radiación neta en lluvia. Las predicciones del modelo aumentaron solo ligeramente su estimación de la evaporación (Fig 7.12). Por lo que se concluyó que incluso realizando simulaciones de lluvia en días soleados, la evaporación que ocurre en una copa mojada está dirigida por la energía advectiva, como apuntan Teklehaimanot & Jarvis (1991b) en lugar de la de por la radiación neta, como indicaba Stewart (1977).

El objetivo era desarrollar un modelo que se alimentase solo de variables sencillas de obtener, sin embargo, como las estimaciones de las ecuaciones de Penman Montheith que son función de la temperatura del aire se desviaron bastante de los datos observados, se dejó la ecuación del gradiente de concentraciones de vapor en el modelo, pese a que es función de la temperatura de la planta, variable de la que raramente se dispone.

La estimación precisa de la tasa de evaporación esta dominada por la conductancia aerodinámica, un pequeño error en las estimaciones de *ga* puede tener un gran efecto en las estimaciones de la tasa de evaporación y en las pérdidas por intercepción (Teklehaimanot & Jarvis, 1991). En el presente estudio, la conductancia aerodinámica se ha considerado constante para cada planta en condiciones de ausencia de viento. Sin embargo probablemente el gradiente de difusión desde la superficie de la planta hasta el aire cambia al hacerlo las variables microambientales del entorno y tal vez ahí pudiera estar el origen de las diferencias encontradas entre las estimas de evaporación de los diferentes métodos.

Los valores de R² suelen variar entre 0 y 1. Sin embargo, utilizando el método 2 para calcular el coeficiente de determinación de las tasas de evaporación observadas y estimadas, se obtuvieron valores negativos de R². Este resultado significa que el modelo propuesto en la hipótesis nula, es decir la media (H₀: $y = \overline{y}$), es mejor que el modelo propuesto. Cuando el modelo propuesto es peor que la media, la suma de los cuadrados de las diferencias entre los datos empíricos y su media (*TotSS*) es menor que la suma de los cuadrados de las diferencias entre los datos empíricos y los modelados (*SSRes*). Esto hace que el cociente *SSRes/SSTot* sea

mayor que 1, y que los resultados de la ecuación 7.35 sean negativos. En el ANEXO 7.2 se ilustra gráficamente para facilitar su comprensión. Para evitar los valores negativos, R² se recalculó estimando *SSTot* a partir de la suma de *SSRes* y *SSReg* (ecuación 7.38).

Una vez desarrollado el modelo dinámico, para identificar el efecto de las propiedades de la copa, el último paso consiste en examinar qué variables de la copa están afectando al comportamiento de los parámetros relevantes en el modelo. Pero antes conviene realizar un análisis de sensibilidad que permita identificar qué variaciones en los parámetros afectan más a las predicciones del modelo. Esto permitirá determinar para qué parámetros es necesario encontrar con mayor precisión una función de la estructura, como se verá en el próximo capítulo.

Capítulo 8.

La dinámica de partición:

Análisis de sensibilidad.

Efecto de la estructura de la planta

8.1. Introducción

El reparto de la lluvia en la copa es un proceso determinado por las características de la precipitación y modulado por un conjunto de factores relacionados con la estructura de la copa y las características microambientales. En consecuencia, tanto las tasas de los diferentes flujos de salida como las cosechas finales de partición de lluvia son el resultado de la interacción compleja y continuada entre el ambiente y el fenotipo de la planta. El fenotipo de la planta sufre variaciones a lo largo de su vida. Así, la forma en que interactúan y se interrelacionan estos factores define el patrón de carga y descarga de la copa, el cual sufre cambios importantes durante el desarrollo de la planta y con las estaciones del año.

En el capítulo anterior se propuso un modelo dinámico. Éste modelo será el instrumento que nos permitirá en el presente capítulo identificar qué propiedades de la copa influyen en la dinámica de partición. El efecto de la estructura de la copa en la dinámica de partición, se identificará a través de las relaciones que emerjan entre las propiedades de la copa y los parámetros del modelo dinámico. Pero antes de estudiar qué características de la copa se relacionan con los parámetros de drenaje necesitamos saber qué parámetros afectan más a las predicciones del modelo. Ello permitirá identificar para qué parámetros interesa determinar con mayor precisión el efecto de la estructura de la copa.

El presente capítulo esta dividido en dos partes. En la primera se realiza el análisis de la sensibilidad del modelo dinámico. En la segunda, se estudia el efecto de la estructura de la copa en la dinámica de partición a partir de las relaciones existentes entre la estructura de la copa y los parámetros del modelo dinámico identificadas mediante técnicas de regresión. Finalmente, en las conclusiones se integran los resultados de ambas partes.

8.2. El análisis de sensibilidad

8.2.1. Introducción

El análisis de sensibilidad investiga los efectos que tienen en las predicciones del modelo, cambios en las variables o parámetros de entrada (Jeffers, 1988). La respuesta de las salidas del modelo a cambios en el valor de los parámetros conduce a la identificación de aquellos parámetros, para los cuales es necesaria una mayor precisión en su estimación (Jeffers, 1991). Conocer cómo de sensibles son los resultados del modelo a sus parámetros clave es esencial para obtener un entendimiento suficiente del proceso de partición de lluvia y del modelo propuesto.

El análisis de sensibilidad estudiará los efectos que tienen en las predicciones del modelo variaciones en la partición de lluvia debidas a variaciones en un solo parámetro cada vez. No se han realizado modificaciones simultáneas de varios parámetros por limitaciones de tiempo. Sin embargo, realizar cambios simultáneos en varios parámetros es muy recomendable, ya que permiten detectar los efectos de las interacciones que se produzcan entre ellos (Jeffers, 1991).

8.2.2. Metodología

La sensibilidad del modelo se comprobó haciendo cambios en los parámetros del modelo y observando el efecto de esos cambios en las variables de salida. Se evalúa la sensibilidad del modelo hacia cada uno de sus parámetros. Para valorar la sensibilidad del modelo hacia un parámetro X en el valor X_0 se utilizará la pendiente $m(X, X_0)$, que representa la variación de las salidas del modelo *dEstima*, respecto a los cambios en el parámetro X en el valor X_0 (*dX*) (Wiegand *et al.*, 1998) (Fig 8.1) y que se determina como:


Fig 8.1. Representación gráfica de la pendiente m (X, X_0) que se emplea como indicador de la sensibilidad de una salida del modelo d(Estima) hacia variaciones de un \pm 25% de un parámetro X en el valor X_0 . En el ejemplo se muestra el efecto que tiene en las estimaciones de la trascolación libre del modelo (d(Estima)), la variación de \pm 25% en el valor del parámetro p (porosidad de la copa) en un *Anthyllis* grande vigoroso (AC03).

En el análisis de sensibilidad se observará el efecto que tienen en las estimaciones del modelo, variaciones de $\pm 25\%$ en el valor de cada parámetro. Se elige este valor por considerarse suficientemente elevado para inducir cambios en las estimaciones del modelo. Para testar el efecto de variaciones de $\pm 25\%$ en el valor de un parámetro se realizaron 100 simulaciones utilizando el programa VENSIM 3.0 (Ventana Systems, 1997) y adjudicando al parámetro la distribución VECTOR, por ser la distribución más adecuada para el testado univariante de la sensibilidad, de acuerdo con el manual del programa VENSIM 3.0. La distribución VECTOR asigna a los valores adoptados por el parámetro una distribución de crecimiento uniforme, por lo que en cada una de las 100 simulaciones del análisis de sensibilidad el parámetro adopta un valor constante determinado pero progresivamente más alto en cada simulación, observándose su impacto en el comportamiento del modelo. La distribución VECTOR requiere que a cada parámetro se le asigne un valor máximo, mínimo y un valor de incremento de acuerdo con la variación de $\pm 25\%$ dentro del rango de valores que adopta el parámetro.

La partición de lluvia es un balance entre sus componentes (trascolación libre, goteo, escorrentía cortical y evaporación). Por ello, el efecto de variaciones de \pm 25% en un parámetro se evaluó no solamente en la salida del modelo directamente relacionada con el parámetro en cuestión, sino en todos los componentes de la partición de lluvia.

Por otra parte, el modelo ofrece dos tipos de salidas o estimaciones: los flujos y los volúmenes acumulados de cada componente de la partición. El análisis de sensibilidad evaluará el efecto que tienen los cambios inducidos en los parámetros en los volúmenes acumulados de partición a lo largo del tiempo, ya que estos integran el efecto que las variaciones en los parámetros tienen en los flujos de partición.

Las pendientes, obtenidas como el cociente entre la respuesta de las diferentes salidas del modelo (componentes de partición de lluvia) y las variaciones de $\pm 25\%$ en cada parámetro, fueron de diferente magnitud, debido a que los componentes de partición de lluvia y los parámetros también lo son, con valores muy pequeños para las pérdidas por intercepción y grandes para el goteo. Para hacer comparables las pendientes, tanto la tasa de variación encontrada en las salidas del modelo (*dEstima*), como la tasa de variación de los valores del parámetro (*dX*), fueron divididas por su correspondiente valor medio. Este valor medio coincide con el valor empírico del componente de partición (E_o) y del parámetro (X₀). Este procedimiento transforma el análisis de sensibilidad en un análisis de elasticidad (Jürgen Groeneveld, com. pers.). El índice $mr(X, X_0)$ que se utiliza finalmente queda por tanto:

$$mr(X, X_0) = \frac{\frac{dEstima}{E_o}}{\frac{dX}{X_0}}$$
(8.2)

En cada planta y para cada parámetro se obtuvo un conjunto de valores de elasticidad relacionados con las variaciones ocasionadas en cada componente de la partición de lluvia. Para obtener, a nivel de especie, la elasticidad de cada componente de la partición a variaciones en un determinado parámetro, para cada parámetro se promedió el valor absoluto de la elasticidad de cada componente de partición obtenida en todos los individuos de la especie. A continuación, la elasticidad del componente de partición más afectado por variaciones en ese determinado parámetro fue seleccionado como indicador de la sensibilidad del modelo hacia ese parámetro (Tabla 8.1). Para identificar qué especie es más vulnerable a

variaciones en el conjunto de los parámetros se utilizaron los componentes de la partición seleccionados en el paso anterior como los más afectados por variaciones de los parámetros, y se promediaron todos ellos (línea inferior, Tabla 8.1).

8.2.3. Resultados

Las respuestas de las salidas del modelo a variaciones en el valor de sus parámetros fueron todas lineales (Fig 8.2).



Fig 8.2. Respuesta de las salidas del modelo a variaciones de $\pm 25\%$ en el parámetro *p* o porosidad de la copa (líneas). Los símbolos geométricos (comienzan pr "Tot" y terminan por "obs") indican el valor original del parámetro, es decir sin someterle a ninguna variación. En concreto, se muestra las respuestas a variaciones inducidas en el parámetro *p* de las salidas del modelo acumuladas (comienzan por "Tot" y terminan por "simu") de la precipitación efectiva (P efectiva), el drenaje, trascolación, goteo, escorrentía cortical (escorrentía cort.), evaporación y trascolación libre (trascol. libre). Resultados de un *Anthyllis* grande vigoroso (AC03b).

En general, los parámetros del modelo fueron bastante robustos (Tabla 8.1). Los parámetros relacionados con el agua almacenada en la copa necesaria para que comience el goteo (*CiniG*) o la escorrentía cortical (*CiniS*) durante la lluvia, fueron los más robustos en las tres especies, mientras que la porosidad de la copa (p) y la tasa máxima de goteo en lluvia (*bGp*) fueron los más sensibles.

Tomando la media de la elasticidad del componente de la partición más afectado por cada uno de los parámetros como indicador de la especie más afectada por variaciones en los parámetros (última fila Tabla 8.1), *Stipa* ha resultado la especie más sensible a cambios en los parámetros ($0,4 \pm 0,3$) y *Retama* y *Anthyllis* las más robustas (ambas $0,3 \pm 0,2$). Aunque la diferencia entre las tres especies es muy pequeña, en *Stipa* fueron 6 los parámetros cuyo valor medio de elasticidad superó el valor 0,5, mientras en las otras dos especies solo lo superaron 4 parámetros (parámetros en negrita de la Tabla 8.1).

En general, la salida del modelo más afectada por variaciones del 25% en los parámetros fue la escorrentía cortical, mientras que el goteo fue la menos afectada. Así, en *Anthyllis* y *Stipa*, la escorrentía cortical fue el componente de la partición más afectado por variaciones en los parámetros, pero en *Retama* los más afectados fueron simultáneamente la escorrentía cortical y la evaporación. En *Retama* se vieron afectados ambos componentes de la partición porque variaciones en los parámetros de secado de la escorrentía cortical y goteo de la logística afectaron principalmente a las estimaciones de la evaporación en lugar de a la escorrentía cortical como ocurre en las otras dos especies (Fig 8.3). El goteo fue en las tres especies el menos afectado por variaciones en los parámetros.

Tabla 8.1. Resultados del análisis de elasticidad en *Anthyllis*, *Stipa* y *Retama*. En cada especie se muestra en la primera columna los parámetros del modelo ordenados en orden decreciente de sensibilidad. Para cada parámetro (columna 1) se muestra la salida del modelo más afectada por variaciones en el valor del parámetro (2° columna) y la media y desviación estándar de la elasticidad del modelo a variaciones en ese parámetro (3° columna). Las sensibilidades superiores a 0,5 se marcan en negrita. La elasticidad de la especie se presenta en la última fila. Los parámetros del modelo evaluados fueron: *p* (porosidad de la copa), *aga*, *bga* y *cga* (parámetros que relacionan las conductancia aerodinámica con el viento); *s* (capacidad de la copa); *CiniS* (almacén en la copa para que comience la escorrentía cortical); *CiniG* (almacén para que comience el goteo); *bSp*, *aSp* y *cSp* (parámetros de escorrentía cortical durante la lluvia); *bSs*, *aSs* y *cSs* (parámetros de escorrentía cortical durante la lluvia); *bGs*, *aGs* y *cGs* (parámetros de goteo en secado). El componente de la partición más afectado por variaciones en el parámetro se indica mediante: Tl (trascolación libre total), S (escorrentía cortical total), G (goteo total) y E (evaporación total).

ANTHYLLIS			STIPA			RETAMA		
Parámetros	1° salida afectada	elasticidad	Parámetros	1° salida afectada	elasticidad	Parámetros	1° salida afectada	elasticidad
bGp	S	$1,2 \pm 0,5$	bGp	S	$2,1 \pm 0,9$	р	S	$2 \pm 0,5$
p	Tl	1,0006 ± 0,0005	p	S	$1,4 \pm 1,1$	bGp	S	$1,1 \pm 0,6$
aga	Е	$0,8 \pm 0,4$	cSs	S	$0,9 \pm 0,7$	aga	Ε	$0,6 \pm 0,4$
cSs	S	$0,6 \pm 0,4$	aga	E	$0,9 \pm 0,4$	cSs	Ε	$0,5 \pm 0,3$
cSp	S	$0,3 \pm 0,2$	cSp	S	$0,6 \pm 0,5$	cGs	Е	$0,27 \pm 0,08$
cGs	S	$0,32 \pm 0,18$	сGр	S	$0,6 \pm 0,4$	cSp	S	$0,16 \pm 0,19$
cGp	S	$0,3 \pm 0,2$	cĜs	S	$0,\!43 \pm 0,\!4$	aSs	Е	$0,13 \pm 0,09$
S	Е	$0,3 \pm 0,4$	bSp	S	$0,4 \pm 0,2$	cGp	S	$0,08 \pm 0,09$
bSp	S	$0,3 \pm 0,2$	aGp	S	$0,4 \pm 0,3$	cga	Е	$0{,}07\pm0{,}06$
bga	Е	$0,1 \pm 0,3$	S	E	$0,1 \pm 0,2$	bSs	Е	$0,06 \pm 0,03$
aGp	S	$0,12 \pm 0,09$	bSs	S	$0,09 \pm 0,05$	aGs	Е	$0,05 \pm 0,05$
aSs	S	$0,12 \pm 0,06$	aSs	S	$0{,}08\pm0{,}07$	aGp	S	$0,05 \pm 0,09$
cga	Е	$0,1 \pm 0,2$	aSp	S	$0,08 \pm 0,1$	bga	Е	$0,05 \pm 0,05$
bSs	S	$0,09 \pm 0,07$	CiniS	S	$0,06 \pm 0,14$	bSp	S	$0,04 \pm 0,04$
bGs	S	$0,06 \pm 0,03$	bGs	S	$0,06 \pm 0,04$	bGs	Е	$0,03 \pm 0,02$
aSp	S	$0,05 \pm 0,04$	aGs	S	$0,05 \pm 0,07$	S	Е	$0,02 \pm 0,01$
aGs	G	$0,05 \pm 0,04$	cga	Е	$0,04 \pm 0,05$	aSp	S	$0,02 \pm 0,03$
CiniS	S	$0,03\pm0,03$	bga	Е	$0,03\pm0,04$	CiniS	S	$0,003 \pm 0,004$
CiniG	S	$0{,}01\pm0{,}02$	CiniG	S	$0,004 \pm 0,008$	CiniG	S	$0,\!00007 \pm 0,\!0001$
Media <u>+</u> SD		$0,3 \pm 0,2$	Media + SD	-	0,4 ± 0,3	Media <u>+</u> SD		0,3 ± 0,2

Las variaciones en los parámetros inducidas durante el análisis de sensibilidad no afectaron más al componente de la partición directamente relacionado con el parámetro en cuestión (Tabla 8.1). En las tres especies cambios en los parámetros relacionados con la evaporación (s, aga, bga y cga) afectaron principalmente a las salidas de evaporación. Sin embargo, cambios en la porosidad de la copa, parámetro directamente relacionado con la trascolación libre, afectaron principalmente a este componente en Anthyllis, pero en Stipa y en Retama afectaron más a las estimaciones de la escorrentía cortical. Las variaciones en los parámetros relacionados con el almacén en la copa necesario para que comience el goteo (CiniG) o la escorrentía cortical (CiniS) afectaron en ambos casos principalmente a la escorrentía cortical. Más aún, no solamente los cambios de un ± 25% en los parámetros relacionados con la escorrentía cortical, sino también los relacionados con la producción de goteo, se reflejaron principalmente en las estimaciones de la escorrentía cortical. Como excepción: el parámetro aGs de Anthyllis, cuyas variaciones afectaron en primer lugar a la producción de goteo; y en Retama, los parámetros de secado de escorrentía cortical y goteo, que afectaron principalmente a la evaporación (Tabla 8.1). El goteo de la copa es la salida del modelo más robusta, y la escorrentía cortical la más afectada.

Los parámetros *CiniG* y *CiniS* fueron los parámetros más robustos en las tres especies. Los parámetros más sensibles fueron en las tres especies: *p*, *bGp*, *aga* y *cSs*, que están relacionados respectivamente con la trascolación libre, la tasa máxima de goteo en lluvia, la conductancia aerodinámica en ausencia de viento y el almacén en la copa cuando la tasa de escorrentía cortical pasa de un decrecimiento rápido a lento durante el secado de la copa.

Analizando los resultados especie por especie y resumiendo la información anterior, se observa que:

En *Anthyllis* los parámetros para los que el modelo es más sensible son bGp, p, aga y cSs (Fig 8.3.a). La salida del modelo más afectada fue la escorrentía cortical. Los cambios en los parámetros relacionados con la evaporación afectan principalmente a las estimaciones de la evaporación. Cambios en los parámetros de goteo o en los de la escorrentía cortical afectan principalmente a las estimaciones de la escorrentía cortical. Solamente los cambios en el parámetro aGs afectaron principalmente a las estimaciones de goteo (Fig 8.3.a), no obstante el modelo es bastante robusto a cambios en este parámetro.

En *Stipa*, los parámetros para los que el modelo es más sensible fueron similares a los de *Anthyllis: bGp, p, cSs, aga, cSp y cGp* (Fig 8.3.b). Al igual que en *Anthyllis* la salida del modelo más afectada fue la escorrentía cortical, y solo los parámetros directamente relacionados con la evaporación (*s, aga, bga y cga*) afectan principalmente a las estimaciones de este componente del reparto.

En *Retama*, los parámetros que más afectaron a las estimaciones del modelo fueron también similares a los encontrados en las dos especies anteriores: *p*, *bGp*, *aga*, *cS* y *cG* (Fig 8.3.c). La evaporación y la escorrentía cortical fueron las salidas más afectadas. Variaciones en los parámetros de escorrentía cortical y goteo de la función logística durante el periodo de secado afectaron más a la evaporación que al correspondiente componente de partición de lluvia (escorrentía cortical y goteo respectivamente).

Se concluye que los parámetros relacionados con la porosidad de la copa p, la tasa máxima de goteo en lluvia bGp, la conductancia aerodinámica en ausencia de viento aga y el almacén en la copa para el que en secado el flujo de escorrentía cortical pasa de un decrecimiento rápido a lento cSs son los parámetros para los que el modelo muestra una mayor sensibilidad. Por tanto, para la estimación de estos parámetros se requiere una mayor precisión. Este hecho debe tenerse en cuenta a la hora de relacionar estos parámetros con la estructura de la copa. Por otra parte, los parámetros relacionados con el almacén en la copa para el que comienza a generarse goteo *CiniG* o escorrentía cortical *CiniS* durante la lluvia apenas afectaron a las estimaciones del modelo, por lo que podrían ser suprimidos en caso de pretenderse una simplificación del modelo.



Fig 8.3. Resultados del análisis de elasticidad en a) *Anthyllis*, b) *Stipa* y c) *Retama*. Los parámetros del modelo evaluados fueron: *p* (porosidad de la copa), *aga*, *bga* y *cga* (parámetros que relacionan las conductancia aerodinámica con el viento); s (capacidad de la copa); *CiniS* (almacén en la copa para que comience la escorrentía cortical); *CiniG* (almacén para que comience el goteo); *bSp*, *aSp* y *cSp* (parámetros de escorrentía cortical durante la lluvia); *bSs*, *aSs* y *cSs* (parámetros de escorrentía cortical durante el secado); *bGp*, *aGp* y *cGp* (parámetros de goteo durante la lluvia); *bGs*, *aGs* y *cGs* (parámetros de goteo en secado). El componente de la partición más afectado por variaciones en el parámetro se representa con colores: rojo (evaporación), verde (escorrentía cortical), azul (goteo) y negro (trascolación libre).

8.3. El efecto de la estructura de la copa en la dinámica de partición

8.3.1. Introducción

Por una parte, en el Capítulo 3 se identificaron las propiedades de la copa en las plantas de estudio. Por otra, la dinámica de la partición de lluvia ha sido caracterizada, y descrita mediante la función logística (Capítulos 6 y 7). La cuestión final que se plantea es: ¿qué propiedades de la copa son importantes para explicar el comportamiento de los flujos de partición y cual es su influencia relativa?

Identificaremos qué propiedades de la copa influyen en la dinámica de la partición de lluvia a través de aquellas características de la copa que estén asociadas a los parámetros de las ecuaciones que describen la dinámica de partición. Las características de la copa relacionadas con los parámetros de partición i) permitirán explicar el papel de la estructura de la planta en la partición de lluvia y ii) podrían actuar como subrogados de los parámetros en las ecuaciones que dirigen el modelo.

A continuación se indican qué parámetros del modelo y qué variables estructurales intervendrán en el análisis.

8.3.1.1. Los parámetros del modelo dinámico

En el modelo de partición propuesto en el capítulo anterior intervienen una serie de parámetros (Tabla 8.2). Dos parámetros están relacionados con la porosidad y la capacidad de la copa. Otros tres relacionan la conductancia aerodinámica con el viento. La mayoría de los parámetros del modelo (doce) relacionan las tasas de goteo y escorrentía cortical con el almacén en la copa durante la lluvia o el secado. Para comprender el efecto de la estructura de la copa en el proceso de partición, en el presente capítulo se exploran las relaciones entre las variables estructurales y los parámetros de drenaje. La influencia de la estructura de la copa en el resto de los parámetros no será analizada o de forma meramente exploratoria por economía de tiempo.

Tabla 8.2. Parámetros que intervienen en el modelo dinámico. Se resaltan en negrita aquellos parámetros cuya relación con la estructura se va a evaluar. En la primera columna se muestra la abreviatura del parámetro, en la segunda su significado y en la tercera, el flujo de partición de lluvia en el que están implicados: Tl (trascolación libre total), S (escorrentía cortical total), G (goteo total) y E (evaporación total).

Parámetros		
modelo	Significado del parámetro	Flujo
р	Porosidad copa	Tl
S	Capacidad copa	E
aga	Conductancia aerodinámica (ga) en ausencia viento	E
bga	Relación ga-viento	E
cga	Relación ga-viento	E
CiniS	Almacén en la copa cuando comienza S el lluvia	S
CiniG	Almacén en la copa cuando comienza G el lluvia	G
bSp	Tasa máxima de S en lluvia	S
aSp	Pendiente aumento tasa S en lluvia	S
cSp	Almacén cuando tasa S pasa de comportamiento exp a log	S
bSs	Tasa máxima S en secado	S
aSs	Pendiente disminución tasa S en secado	S
cSs	Almacén cuando tasa de S pasa de decrecimiento rápido a lento	S
bGp	Tasa máxima de G en lluvia	G
aGp	Pendiente aumento tasa G en lluvia	G
cGp	Almacén cuando tasa pasa de G pasa de comportamiento exp a log	G
bGs	Tasa máxima de G en secado	G
aGs	Pendiente disminución tasa G en secado	G
cGs	Almacén cuando tasa de G pasa de decrecimiento rápido a lento	G

8.3.1.2. La estructura de la planta

En el Capítulo 3 la estructura de las plantas se caracterizó mediante un conjunto de atributos que se agrupaban en los siguientes bloques:

- <u>Variables directas</u>: proyección, diámetro, altura y volumen de la copa, área basal del tallo, así como diferentes interacciones y razones de los anteriores.

 <u>Variables indirectas</u>: incluían medidas relacionadas con la biomasa o la superficie de la planta: biomasa total, LAI y dos índices que expresan el área total proyectada PAI, o la superficie total SupI en relación a la proyección de la copa.

- <u>Variables angulares</u> de diferentes fracciones de la planta: ángulo medio, media de los cosenos y de los senos de los ángulos de las ramas primarias, mediana y rango de los ángulos de las ramas primarias (o de los tallos en el caso de *Stipa*) y ángulo medio de las hojas (solo para *Anthyllis*).

- <u>Características de las ramas</u>: número de ramas en la base (o de tallos vivos en el caso de *Stipa*). Solo en *Anthyllis* y *Retama*: diámetro medio, sumatorio de los diámetros de las ramas primarias. Solo en *Retama*: longitud media y total de las ramas primarias, longitud a cladodios, longitud total de las ramas y número total de ramas exteriores. Solo en *Stipa*: número de hojas por tallo y número de espigas. Así como posibles interacciones entre algunas de estas características que se expresaron en forma de productos (diámetro primarias*seno, longitud total ramas primarias *seno, longitud a cladodios*seno).

- <u>Variables hidrológicas</u>: fracción de trascolación libre expresada en tanto por uno respecto de la precipitación *p*, capacidad de la copa *s*, almacén máximo (*Cmax*), almacén mínimo (*Cmin*) y la diferencia entre ambos (*Cmax-Cmin*).

Las variables estructurales que se van a emplear para intentar entender qué propiedades de la copa están determinando la dinámica de la partición de lluvia se muestran en la Tabla 8.3, que coincide con la Tabla 3.3, del Capítulo 3 (pág. 65). Se reproduce aquí de nuevo para agilizar su consulta a lo largo del capítulo. En los análisis realizados individualmente en cada especie se incluyeron todas las propiedades medidas en cada una de ellas. En los análisis que agruparon a las tres especies juntas se consideraron solamente las variables estructurales medidas simultáneamente en las tres. Por tanto, en el último caso se excluyen las características de la copa relacionadas con los diámetros de las ramas (que no se midieron en *Stipa*), las longitudes de las ramas (porque solo se midieron en *Retama*), los ángulos de las hojas (que solo se midieron en *Anthyllis*) y el n° de espigas por planta o de hojas por tallo (que solo se contaron en *Stipa*).

Abreviación	Variable (propiedades de la copa)	Anthyllis	Stipa	Retama
Proy	Proyección de la copa (m ²)	$0,5 \pm 0,4$	$0,7\pm0,5$	$1,6\pm0,5$
Diamet	Diámetro medio de la copa (m)	$0,8 \pm 0,3$	$0,9\pm0,3$	$1,\!4\pm 0,\!2$
h	Altura de la planta (m)	$0,6\pm0,2$	$0,6\pm0,1$	$1,5 \pm 0,5$
Vol	Volumen de la copa (m ³)	$0,2 \pm 0,2$	$0,3 \pm 0,3$	$0,\!9 \pm 0,\!5$
AB	Área basal del tallo (m ²)	$0{,}002\pm0{,}002$	$0,\!04\pm0,\!03$	$0,003 \pm 0,002$
Proy / AB	Cociente entre la proyección de la copa y el área basal del tallo (m ² m ⁻²)	853 ± 1052	26 ± 15	601 ± 225
Proy*h	Interacción entre la proyección y la altura de la copa (m ² m)	$0,3 \pm 0,3$	$0,4 \pm 0,4$	$2,5 \pm 1,5$
Proy/h	Proyección de la copa / altura copa (m ² m ⁻¹)	$0,9 \pm 0,5$	$1 \pm 0,6$	$1,1 \pm 0,2$
Vol / AB	Volumen copa / area basal (m ³ m ⁻²)	269 ± 280	10 ± 5	270 ± 64
(proy*h)/AB	Cociente del producto proyección y la altura de la copa, entre el área basal (m ² m m ²)	404 ± 420	15 ± 8	801 ± 195
proy/(AB*h)	Cociente entre la proyección y el producto área basal*altura (m ² m ⁻² m ⁻¹)	1906 ± 2697	46 ± 36	488 ± 292
Biomasa	Biomasa total de la planta (g)	1103 ± 1029	1632 ± 1529	3214 ± 2308
Dens.hoj	Densidad del follaje $(m^2 m^{-3})$	$3,3 \pm 3,5$	$1,02 \pm 0,5$	$1,3 \pm 0,5$
LAI	Índice de Área Foliar = Área Foliar hojas (1 cara)/ proyección copa $(m^2 m^{-2})$	$1,2 \pm 1,1$	$0,7 \pm 0,3$	$0,6 \pm 0,2$
PAI	Índice de Área Proyectada = área proyectada total / proyección copa (m ² m ⁻²)	3 ± 2	6 ± 4	$0,8 \pm 0,3$
AP	Área proyectada de todas las fracciones de la planta = área proyectada total (m^2)	2 ± 2	4 ± 4	1.4 ± 0.8
Sup	Superficie de todas las fracciones de la planta = superficie total de la planta (m^2)	4 ± 5	9 ± 9	4 ± 2
SupI	Índice de Superficie = superficie total de la planta /proyección copa $(m^2 m^{-2})$	8 ± 6	12 ± 7	3 ± 1
α medio	Ángulo medio de las ramas primarias (o de los tallos en Stipa) (°)	28 ± 13	24 ± 10	35 ± 5
Prom $\cos(\alpha)$	Media de los cosenos de los ángulos de las ramas primarias (componente vertical)	$0,8 \pm 0,1$	$0,87 \pm 0,08$	$0,78 \pm 0,05$
Prom sen (α)	Media de los senos de los ángulos de las ramas primarias (componente horizontal)	$0,5 \pm 0,2$	$0,4 \pm 0,1$	$0,54 \pm 0,06$
Rango	Rango de los ángulos de las ramas primarias (°)	42 ± 18	49 ± 18	62 ± 7
Mediana	Mediana de los ángulos de las ramas primarias (°)	26 ± 12	23 ± 12	36 ± 5
Nº ramas base	Número de ramas en la base (solo los tallos vivos en el caso de Stipa)	14 ± 6	211 ± 132	20 ± 7
Diamet. medio	Diámetro medio de las ramas basales (cm)	10 ± 5	-	13 ± 3
Sumat.diamet.	Sumatorio del diámetro de las ramas basales (cm)	135 ± 82	-	270 ± 119
Diamet * sen	Sumatorio de los productos diámetro de ramas basales por el seno de su ángulo	108 ± 58	-	138 ± 51
Long. media	Longitud media de las ramas (cm)	-	-	113 ± 24
Long. Total	Longitud total de las ramas (cm)	-	-	2306 ± 1066
Long. Media a clad	Longitud media de las ramas a cladodios (cm)	-	-	50 ± 21
Long. Total a clad	Longitud total de las ramas a cladodios (cm)	-	-	1018 ± 613
Nº ext. ramas	Número de ramas exteriores	-	-	38 ± 15
Long*sen ramas	Sumatorio de los productos de la longitud por el ángulo de la rama	-	-	1161 ± 445
Long a clado*sen	Producto de la longitud total a cladodios por el seno del ángulo de la rama	-	-	511 ± 273
α hojas	Ángulo medio de las hojas de la planta (°)	35 ± 3	-	-
Nº de hojas / tallo	Número de hojas por tallo	-	4.7 ± 0.5	-
Espigas/planta	Número total de espigas por planta	-	15 ± 21	-
p (%P)	Porosidad de la copa: trascolación libre expresada en % de la precipitación total (%P)	21 ± 20	20 ± 18	45 ± 9
S	Capacidad de la copa (mm)	1 ± 0.8	0.8 ± 0.4	0.07 ± 0.02
s (% Cmax)	Capacidad de la copa expresada en % del almacén máximo (% Cmax)	42 + 17	49 + 22	14 + 4
Cmax	Almacén máximo en la copa (mm)	2.4 ± 1.3	1.1 + 0.4	0.4 + 0.1
Cmin	Almacén mínimo en la copa (mm)	1.2 ± 0.8	1.7 ± 0.5	0.2 ± 0.1
Cmax-Cmin	Diferencia entre el almacén máximo y mínimo en la copa = agua en tránsito (mm)	1.3 ± 0.7	0.6 ± 0.2	0.3 ± 0.1

Tabla 8.3. Propiedades de la copa registradas. Promedio y desviación estándar de las características de la copa en las tres especies incluyendo todas las edades y estados (n = 15, 15 y 6 respectivamente).

8.3.1.3. Hipótesis de partida

Decíamos en el Capítulo 3 que las propiedades de la planta que *a priori* podrían estar relacionadas con la producción de escorrentía cortical estarán relacionadas, por una parte, con la capacidad de la planta para captar el agua de lluvia, y por otra, con su habilidad para conducirla por las ramas hacia la base del tallo. La capacidad para captar y almacenar la lluvia debe estar directamente relacionada con la intensidad de la lluvia, puesto que cuanta más agua

llegue hasta la planta por unidad de superficie y tiempo, más agua se almacenará y habrá disponible para ser conducida vía escorrentía cortical. La habilidad para conducir escorrentía cortical debe estar relacionada con propiedades de las ramas tales como su **ángulo, diámetro y longitud**, con el **área basal** y probablemente también con la **rugosidad** de ramas y tallos.

Entre las propiedades de la copa que deben estar relacionadas con el goteo están: la intensidad de la lluvia que alcance la copa, **la porosidad de la copa** y su **altura**. Cuanto más agua pase por los agujeros de la copa (trascolación libre), menos será almacenada y susceptible de gotear. Pero por otra parte, cuanto más alta sea la planta, mayor será la probabilidad para una gota que desciende de ser interceptada de nuevo en las partes inferiores de la copa durante su trayectoria hacia el suelo. Por otra parte, una mayor **densidad de hojas** o **LAI**, así como ramas más tumbadas (**ángulo medio ramas primarias**), favorecerían un aumento del goteo.

8.3.2. Metodología

Para identificar las variables estructurales relacionadas con los parámetros de drenaje el procedimiento fue analizar i) las distribuciones de frecuencias de los datos, y ii) las relaciones entre las variables estructurales y los parámetros de drenaje mediante exploración gráfica y análisis de correlación. En la formalización de las relaciones reconocidas entre las variables estructurales y los parámetros de partición se emplearon técnicas de regresión simple y múltiple.

8.3.2.1. Distribuciones de frecuencias, exploración gráfica, análisis de correlación y regresión

El análisis de las distribuciones de frecuencias de los datos (tanto de los parámetros de drenaje como de las variables estructurales) permitió verificar la normalidad de los datos, identificar posibles valores anómalos (*outliers*) susceptibles de enmascarar las relaciones que buscamos, y la posible existencia de bimodalidad. La existencia de bimodalidad indicaría que la población estaría subdivida en dos, cada una con un comportamiento que puede ser diferente, lo que obligaría a subdividir la muestra y encontrar las relaciones con la estructura de la copa en cada grupo.

Todas las posibles combinaciones entre las propiedades de la copa y los parámetros del modelo fueron examinadas mediante exploración gráfica de los datos no transformados y análisis de correlación de los datos transformados. El análisis gráfico permite identificar el patrón de la relación entre los parámetros del modelo y las variables estructurales. En el análisis de correlación se empleó el Test paramétrico de Pearson y el programa STATISTICA 6.0 (Statsoft Inc., 2001). Las variables estructurales y parámetros de drenaje se transformaron según la familia de transformaciones Box Cox (Capítulo 3, págs. 63-64).

El procedimiento anterior se aplicó en cada especie y también agrupando los datos de las tres especies. Si consideramos las tres especies juntas, agrupando sus datos abarcaremos un rango mayor tanto en el valor de los parámetros de partición, como en el de las variables estructurales. Al repetir la exploración gráfica y el análisis de correlación podremos identificar mejor posibles relaciones que no se manifiesten en cada especie por cuestiones de rango.

8.3.2.2. Regresión múltiple

Los resultados del método anterior recomendarían utilizar técnicas de regresión múltiple para identificar las variables estructurales relacionadas con algunos de los parámetros de partición. Las técnicas de regresión múltiple involucran la respuesta de una variable dependiente y una o más variables predictoras o independientes. ¿Hasta que punto una variable independiente explica o es capaz de predecir las variaciones en una variable dependiente? Para dirigir este tipo de cuestiones se ha desarrollado una familia entera de técnicas estadísticas, los Modelos Lineales Generales (GLM) (Schneider, 1993). En nuestro caso como todas las variables son continuas y su distribución normal, para identificar qué propiedades de la copa afectan a determinados parámetros del modelo se utilizará un caso particular de GLM: las técnicas de regresión múltiple. Los análisis de regresión múltiple presentan una serie de limitaciones:

8.3.2.2.1. Consideraciones teóricas

Los análisis de regresión múltiple revelan las relaciones entre variables pero no implican que estas relaciones sean causales. La demostración de causalidad es un problema lógico y experimental, en lugar de estadístico (Tabachnick & Fidell, 2000).

8.3.2.2.2. Consideraciones prácticas

Para poder aplicar el análisis de regresión múltiple es necesario cumplir una serie de requisitos que son: normalidad, linealidad, homocedasticidad e independencia de los errores. El número de casos ha de ser suficiente y no debe haber *outliers* evidentes, ni evidencia de multicolinearidad o singularidad. Si todas las asunciones se cumplen, los residuos se distribuirán de forma aproximadamente rectangular, y se concentrarán en torno al valor cero a lo largo de los valores de la estimación de la variable dependiente.

Para aproximarnos a los requisitos de normalidad, homocedasticidad, y linealidad de los errores se trabajó con las variables y parámetros transformados según Box Cox (Capítulo 3, págs. 63-64). La transformación de los datos también reduce el efecto de los *outliers*. Los casos extremos tienen mucho impacto en la solución de la regresión y afectan a la precisión de la estimación de los pesos de la regresión (Fox, 1991). Los *outliers* univariantes fueron identificados durante las exploraciones de las distribuciones de frecuencias comentadas al principio. Los *outliers* multivariantes en las variables independientes se identificaron utilizando la distancia de Mahalanobis (Tabachnick & Fidell, 2000).

Para comprobar si los errores son independientes se utilizó el estadístico Durbin-Watson, que es una medida de la autocorrelación de los errores a lo largo de la secuencia de datos. Cuando es significativo indica no independencia de los errores. Autocorrelaciones positivas hacen que la estimación de la varianza sea demasiado pequeña, dando lugar a una inflación del error de tipo I. Autocorrelaciones negativas hacen las estimaciones demasiado grandes, reduciéndose la potencia de los resultados (Tabachnick & Fidell, 2000).

Se dice que aparece colinearidad cuando las variables independientes están correlacionadas. La colinearidad implica que una parte de la variación de la variable dependiente puede atribuirse a más de una variable independiente (Schneider, S. M., 1993). En presencia de colinearidad entre las variables independientes el modelo sigue siendo correcto, pero los algoritmos numéricos utilizados para estimar los coeficientes de regresión son inestables. Pequeños cambios en los datos producen grandes cambios en los parámetros estimados, lo que quedará reflejado en intervalos de confianza grandes alrededor de los parámetros estimados. La singularidad y multicolinealidad pueden identificarse por i) muy altas correlaciones múltiples cuadráticas (SMC) entre las variables independientes, ii)

tolerancias muy bajas (1-SMC) y también iii) cuando el error estándar de los coeficientes de regresión es muy alto (Tabachnick & Fidell, 2000).

El tamaño muestral requerido para aplicar un análisis de regresión múltiple depende de la potencia deseada, el nivel de significación, el número de predictores y el tamaño esperado de los efectos (Tabachnick & Fidell, 2000). Existen unas reglas generales que permiten evaluar si el número de datos es suficiente. Green (1991) ofreció la siguiente, que tiene en cuenta el tamaño del efecto f^2 , ya que se requieren más casos para demostrar un efecto pequeño que uno grande.

$$N = \left(\frac{8}{f^2}\right) + (m-1)$$

En donde *N* es el tamaño muestral necesario, *m* el número de variables independientes y $f^2 = 0,01$; 0,15 y 0,35 para efectos pequeños, medianos y grandes respectivamente. Para estimaciones más precisas del tamaño del efecto, éste se calcula como $f^2 = R^2 / (1 - R^2)$, en donde R^2 es el cuadrado de la correlación múltiple esperada.

Los resultados de las regresiones múltiples permitirán entender mejor qué variables estructurales explican mejor el comportamiento de las tasas máximas de drenaje en lluvia o secado (parámetros b de la logística) y por tanto el papel de la estructura de la copa en el reparto.

8.3.2.2.3. Base teórica para la construcción del modelo de regresión múltiple

Para identificar la función de la estructura de la copa que mejor explica el comportamiento del parámetro de drenaje en cuestión, se parte de un juego de características estructurales que hipotéticamente deben estar relacionadas con ese parámetro. Las variables estructurales que integran dicho juego se eligieron mediante razonamiento lógico, conocimientos teóricos y a la vista de los resultados del análisis de correlación y las exploraciones gráficas. Una vez transformados los datos para aproximarnos a las asunciones necesarias para aplicar el análisis de regresión múltiple y verificado su cumplimiento, el procedimiento para construir el modelo de regresión fue el siguiente:

El mejor modelo es aquel que describe adecuadamente los datos con el menor número de parámetros (principio de parsimonia). Debe contener el menor número de parámetros para que se minimice el error de las predicciones del modelo (Burnham, 2002). Para encontrar el modelo más simple y adecuado se realizó un análisis de regresión paso a pasa hacia adelante (*stepwise forward*) y como diagnóstico de la calidad de la función se evaluó la distribución de residuos. Las variables que alcanzaron un 95% de probabilidad fueron introducidas en el modelo.

Para evaluar el poder predictivo de la función propuesta se utilizó la regla ofrecida por Draper & Smith (1998) según la cual, a menos que la F observada para la regresión total supere el porcentaje del punto crítico del test elegido, por al menos un factor de 4, y preferiblemente más, la regresión no tendrá prácticamente valor como herramienta predictiva.

8.3.3. Resultados

No se encontró bimodalidad en las distribuciones de los datos, ni siquiera cuando se agruparon los de las tres especies. La existencia de *outliers*, se pudo corregir en casi todos los casos mediante la transformación de los datos.

En los análisis de regresión múltiple el estadístico de Durban-Watson fue no significativo, de manera que los errores fueron independientes. No hubo colinearidad o fue muy baja.

8.3.3.1. Análisis de correlación en cada especie

El análisis de correlación entre los parámetros de escorrentía cortical (o goteo) y las variables estructurales mostró mucho mayor número de correlaciones significativas en *Anthyllis*. En *Stipa*, las correlaciones fueron más escasas y en *Retama* apenas aparecieron correlaciones significativas.

En *Anthyllis* los parámetros de escorrentía cortical se correlacionan con mayor número de atributos de la copa que los del goteo. En *Stipa* ocurre al contrario. Y en *Retama* el mismo número de propiedades de la copa se correlacionan con los parámetros de escorrentía cortical y con los de goteo.

Las variables estructurales más relacionadas con los parámetros de escorrentía cortical o goteo, fueron diferentes en cada especie (Tabla 8.4). Las propiedades de la copa que han resultado estar más estrechamente vinculadas con los parámetros de drenaje en las tres especies fueron las variables hidrológicas (*Cmax, Cmin y Cmax-Cmin*); en *Anthyllis* el Vol / AB y propiedades de las ramas; en *Stipa* el n° de tallos vivos y los parámetros relacionados con la porosidad de la copa; y en *Retama* las propiedades sencillas de medir tales como los cocientes Vol / AB y (Proy*h)/AB. En menor grado hubo relaciones con las variables relacionadas con la superficie (LAI, PAI y SupI). Las relaciones con las variables sencillas de medir dependieron de la especie de que se tratara. Las variables angulares apenas se correlacionaron con los parámetros de drenaje.

Tabla 8.4. Resultados del análisis de correlación entre los parámetros de drenaje y las propiedades de la copa en cada especie. Para cada parámetro se muestran las 2 propiedades de la copa más estrechamente correlacionadas: coeficiente de correlación (R) más alto, y su significación con *, ** y *** para p < 0.05; 0.010 y 0.001 respectivamente. El significado de las abreviaturas de los parámetros se muestra en la Tabla 8.2 y el de las variables estructurales en la Tabla 8.3. Se usan datos transformados. Se muestra la transformación realizada en las variables estructurales pero no la de los parámetros de drenaje porque fue diferente en cada especie.

	Anthyllis		Stipa		Retama	
	Característica copa	R	Característica copa	R	Característica copa	R
bSp	raíz (diamet. medio) Ln (Vol / AB)	0,55 * -0,53 *	1 / Tl suma (cos)	-0,55 * -0,54 *	-	-
bSs	Ln (proy / AB) Ln (Vol / AB)	-0,71 ** -0,7 ***	1 / raíz (Cmax-Cmin)	0,53 *	1 / (Proy / altura) 1 / Long.media	-0,99 *** 0,82 *
bGp	raíz (<i>Cmin</i>) Ln (LAI)	0,68 *** 0,65 **	raíz (p(%P)) 1 / Tl	-0,86 *** -0,85 ***	-	-
bGs	raíz (altura)	0,74 *	s (mm)	0,83 **	Vol / AB	-0,98 *
	raíz (diamet*sen)	0,72 *	raíz (AB)	0,81 ***	(proy * h) / AB	-0,98 *
aSp	raíz (<i>Cmax</i>) raíz (<i>Cmin</i>)	-0,99 *** -0,95 ***	suma (sen) 1 / raíz (N° tallos vivos)	-0,7 ** -0,68 **	Ln (Cmax)	-0,84 *
aSs	raíz (<i>Cmax</i>) raíz (<i>Cmax-Cmin</i>)	-0,85 *** -0,84 ***	1 / raíz (N° tallos vivos) raíz (LAI)	-0,8 *** -0,76 ***	1 / PAI 1 / SupI	-0,92 ** -0,91 *
aGp	raíz (<i>Cmax</i>) raíz (<i>Cmin</i>)	-0,85 *** -0,82 ***	1 / raíz (N° tallos vivos) raíz (AB)	-0,7 ** -0,69 **	-	-
aGs	sum (cos) raíz (<i>Cmax</i>)	-0,89 ** -0,88 **	1 / raíz (Nº tallos vivos) s (%Cmax)	-0,78 * -0,74 *	1 / PAI 1 / SupI	-0,998 ** -0,997 ***
cSp	raíz (Cmax) raíz (Cmin)	0,94 *** 0,9 ***	Cmax Ln (N° Espigas)	0,68 ** 0,66 **	Ln (<i>Cmax</i>) s (mm)	0,91 * 0,89 *
cSs	raíz (<i>Cmax</i>) raíz (<i>Cmin</i>)	0,99 *** 0,95 ***	Cmax Cmin	0,99 *** 0,89 ***	Ln (<i>Cmax</i>) Vol / AB	0,98 ** -0,95 **
cGp	raíz (<i>Cmax</i>) raíz (<i>Cmin</i>)	0,90 *** 0,89 ***	Cmax Cmin	0,75 *** 0,73 **	Vol / AB (proy * h) / AB	-0,95 ** -0,95 ***
cGs	raíz (<i>Cmax</i>) raíz (N° ramas base)	0,97 *** 0,93 ***			Vol / AB (proy * h) / AB	-0,998 ** 0,999 ***

De los 3 parámetros de la función logística que en lluvia y secado describen el comportamiento de las tasas de escorrentía cortical (o goteo) en función del agua almacenada en la copa, b apenas se correlaciona con las variables estructurales de la copa, mientras que sobre todo c, y en menor medida a, se correlacionan con un mayor número de ellas. En *Anthyllis* y *Retama*, el parámetro c fue el más relacionado con la estructura de la copa, tanto en lluvia como en secado. En *Stipa*, el parámetro c fue también el que más relacionado estuvo con la estructura de la copa durante el secado, pero durante la lluvia lo fue a.

Se puede concluir que, la estructura de la copa se correlacionó más con i) el parámetro *c* o almacén en la copa cuando la tasa de drenaje pasa de un crecimiento rápido a lento, ii) el parámetro *a* relacionado con la pendiente de la tasa en cuestión en ese momento. La estructura de la copa afectó de forma menos clara al parámetro *b* o tasa máxima de los flujos de drenaje en lluvia y secado.

En *Anthylli*s, los parámetros del periodo de lluvia se relacionaron con mayor número de atributos de la copa, que los de secado, tanto en el caso de la escorrentía cortical, como en el del goteo. En *Retama* ocurre a la inversa: hubo mayor número de propiedades de la copa correlacionadas con los parámetros de secado. En *Stipa* los parámetros del periodo de lluvia se correlacionaron con mayor número de atributos de la copa en el caso de la escorrentía cortical, en cambio en secado hubo un mayor número de propiedades de la copa correlacionadas con los parámetros de goteo.

8.3.3.2. Análisis de las tres especies juntas

Si se repite el análisis de correlación entre las variables estructurales y los parámetros de partición tomando las tres especies juntas se observa que en el caso del goteo hubo más variables estructurales relacionadas con los parámetros del periodo de lluvia, que con los del secado. En el caso de la escorrentía cortical no hubo diferencias.

Al igual que ocurrió al analizar las especies individualmente, el parámetro c estuvo correlacionado significativamente con mayor número de variables estructurales, siendo el coeficiente de correlación y su significación más alto con el almacén máximo *Cmax*, tanto en el caso de la escorrentía cortical, como en el del goteo, en lluvia y en secado. El parámetro b se correlacionó significativamente con muchas menos propiedades de la copa. Este parámetro

La dinámica de partición: análisis de sensibilidad. Efecto de la estructura de la planta

representa la tasa máxima de escorrentía cortical o goteo, la cual probablemente está muy determinada por la intensidad de la precipitación. El parámetro *a* mostró un grado de correlación intermedio.

Las variables estructurales que más relacionadas estuvieron con los parámetros de partición fueron las variables hidrológicas (*Cmax*, *Cmax-Cmin* y *Cmin*) (Tabla 8.5), las relacionadas con el área basal, la porosidad de la copa *p*, el número de ramas en la base y el LAI.

Tabla 8.5. Resultados del análisis de correlación entre los parámetros de drenaje y las propiedades de la copa tomando los datos de las tres especies juntos. Para cada parámetro de drenaje se muestran las 2 propiedades de la copa más correlacionadas (coeficiente de correlación R más alto) y su significación con *, ** y *** para p < 0,05, 0,010 y 0,001 respectivamente. AB (área basal), p(%P) (porosidad). Se usan datos transformados (en la tabla se indica el tipo de transformación.

Escorrentía	cortical		Goteo			
Parámetro	Estructura	R	Parámetro	Estructura	R	
Raíz (bSp)	1 / AB	-0,59 ***	Raíz (bGp)	<i>p</i> (%P)	-0,75 ***	
	Ln (N°ramas base)	-0,53 ***		Raiz (Cmin)	0,68 ***	
Raíz (bSs)	1/AB Ln (N° ramas base)	-0,55 *** -0.55 ***	1 / raíz (bGs)	Raiz (Cmin)	0,6 **	
Ln (aSp)	Raiz (<i>Cmax</i>)	-0,91 ***	1 / raíz (<i>aGp</i>)	Raiz (<i>Cmax</i>)	-0,89 ***	
	Ln (Cmax-Cmin)	-0,72 ***		Raiz (Cmin)	-0,83 ***	
Ln (aSs)	Ln (<i>Cmax-Cmin</i>) Raiz (<i>Cmax</i>)	-0,92 *** -0,85 ***	Ln (aGs)	Ln (<i>Cmax-Cmin</i>) Ln(LAI)	-0,9 *** -0,79 ***	
Raíz (cSp)	Raiz (<i>Cmax</i>) Ln (<i>Cmax-Cmin</i>)	0,93 *** 0,87 ***	Ln (cGp)	Raiz (<i>Cmax</i>) Raiz (<i>Cmin</i>)	0,92 *** 0,89 ***	
Raíz (cSs)	Raiz (<i>Cmax</i>) Raiz (<i>Cmin</i>)	0,995 *** 0,91 ***	Raíz (cGs)	Raiz (<i>Cmax</i>) Raiz (<i>Cmin</i>)	0,99 *** 0,95 ***	

8.3.3.2.1. Los parámetros 'c' y la estructura de la copa

El parámetro c representa el almacén en la copa en el momento que las tasas de goteo o escorrentía cortical pasan de un crecimiento rápido a lento (decrecimiento en el caso del secado). La exploración gráfica de los datos sin transformar agrupando las tres especies mostró que tanto los parámetros c de escorrentía cortical en lluvia y secado, como el de goteo de secado, se relacionan de forma linear con el almacén máximo. En cambio, la relación entre el parámetro c de goteo en lluvia y el almacén máximo fue potencial (Fig



8.4). El análisis de regresión lineal utilizando los datos transformados mostró que las regresiones fueron altamente significativas en los cuatro casos.

Fig 8.4. Relación entre los parámetros c de la función logística y el almacén máximo agrupando los datos de las tres especies juntas. Se muestra la relación entre el almacén máximo y a) el parámetro c de escorrentía cortical en lluvia sSp, b) el parámetro c de escorrentía cortical en secado cSs, c) el parámetro c de goteo en lluvia cGp, en la gráfica ambos ejes en escala logarítmica y d) el parámetro c de goteo en secado cGs. n = 36, 36, 36 y 21 respectivamente. La línea continua muestra la regresión, la línea discontinua el intervalo de confianza para la estimación del parámetro y la línea punteada el intervalo de confianza para las estimaciones del modelo. Se muestran los datos sin transformar.

Los valores de los parámetros de las regresiones lineales que expresan la relación entre el almacén máximo Cmax y los parámetros c de escorrentía cortical y goteo, en lluvia y secado, usando los datos transformados se muestran en la Tabla 8.6.

Tabla 8.6. Resultados del análisis de regresión lineal entre los parámetros *c* y el almacén máximo *Cmax*. Se presentan los resultados de la regresión entre *Cmax* y el parámetro *c* de escorrentía cortical en lluvia *cSp* (n = 36; R² ajust = 0,87; g.l = 1 ; $F_{1,34} = 232$; p < 0,001) y en secado *cSs* (n = 36; R² ajust = 0,99 ; g.l. = 1 ; $F_{1,34} = 3546$; p < 0,001), el parámetro *c* de goteo en lluvia *cGp* (n = 36; R²ajust = 0,85; g.l. = 1; $F_{1,34} = 193$; p < 0,001) y en secado *cGs* (n = 21; R² ajust = 0,98; g.l. = 1; $F_{1,19} = 886$; p < 0,001). Se emplean los datos de las tres especies juntas. El intercepto representa la ordenada en el origen. Se usan datos transformados. La transformación utilizada se muestra en la tabla.

ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS										
Param.	Err Std.	t	р	Lmt Cnf. -95,00%	Lmt Cnf. 95,00%	Beta (ß)	Err. St. ß	Cnf.Lmt -95,00%	Cnf.Lmt 95,00%	
-0,13	0,064	-2,12	0,04	-0,264	-0,006					
0,81	0,053	15,24	0	0,702	0,918	0,934	0,061	0,809	1,059	
-0,109	0,018	-6,05	0,000	-0,145	-0,072					
0,895	0,015	59,55	0	0,865	0,926	0,995	0,017	0,961	1,029	
-0,610	0,042	-14,66	0	-0,695	-0,526					
0,484	0,035	13,90	0	0,414	0,555	0,922	0,066	0,787	1,057	
-0,16	0,04	-3,85	0,001	-0,25	-0,07					
0,93	0,03	28,06	0,000	0,86	1,00	0,99	0,04	0,91	1,06	
	STIMA Param. -0,13 0,81 -0,109 0,895 -0,610 0,484 -0,16 0,93	STIMACION DE Param. Err Std. -0,13 0,064 0,81 0,053 -0,109 0,018 0,895 0,015 -0,610 0,042 0,484 0,035 -0,16 0,04 0,93 0,03	STIMACION DE LOS PAR Param. Err Std. t -0,13 0,064 -2,12 0,81 0,053 15,24 -0,109 0,018 -6,05 0,895 0,015 59,55 -0,610 0,042 -14,66 0,484 0,035 13,90 -0,16 0,04 -3,85 0,93 0,03 28,06	STIMACION DE LOS PARAMETRO Param. Err Std. t p -0,13 0,064 -2,12 0,04 0,81 0,053 15,24 0 -0,109 0,018 -6,05 0,000 0,895 0,015 59,55 0 -0,610 0,042 -14,66 0 0,484 0,035 13,90 0 -0,16 0,04 -3,85 0,001 0,93 0,03 28,06 0,000	STIMACION DE LOS PARAMETROS Param. Err Std. t p Lmt Cnf. -95,00% -0,13 0,064 -2,12 0,04 -0,264 0,81 0,053 15,24 0 0,702 -0,109 0,018 -6,05 0,000 -0,145 0,895 0,015 59,55 0 0,865 -0,610 0,042 -14,66 0 -0,695 0,484 0,035 13,90 0 0,414 -0,16 0,04 -3,85 0,001 -0,25 0,93 0,03 28,06 0,000 0,865	STIMACION DE LOS PARAMETROS Param. Err Std. t p Lmt Cnf. -95,00% Lmt Cnf. 95,00% -0,13 0,064 -2,12 0,04 -0,264 -0,006 0,81 0,053 15,24 0 0,702 0,918 -0,109 0,018 -6,05 0,000 -0,145 -0,072 0,895 0,015 59,55 0 0,865 0,926 -0,610 0,042 -14,66 0 -0,695 -0,526 0,484 0,035 13,90 0 0,414 0,555 -0,16 0,04 -3,85 0,001 -0,25 -0,07 0,93 0,03 28,06 0,000 0,865 1,00	STIMACION DE LOS PARAMETROS Param. Err Std. t p Lmt Cnf. -95,00% Lmt Cnf. 95,00% Beta (B) -0,13 0,064 -2,12 0,04 -0,264 -0,006 0,934 -0,13 0,053 15,24 0 0,702 0,918 0,934 -0,109 0,018 -6,05 0,000 -0,145 -0,072 0,995 -0,610 0,042 -14,66 0 -0,695 -0,526 0,922 -0,16 0,04 -3,85 0,001 -0,25 -0,07 0,99 -0,16 0,04 -3,85 0,001 -0,25 -0,07 0,99	STIMACION DE LOS PARAMETROS Param. Err Std. t p Lmt Cnf. -95,00% Lmt Cnf. 95,00% Beta (ß) Err. St. B -0,13 0,064 -2,12 0,04 -0,264 -0,006 0,934 0,061 -0,13 0,053 15,24 0 -0,145 -0,072 0,918 0,934 0,061 -0,109 0,018 -6,05 0,000 -0,145 -0,072 0,995 0,017 -0,610 0,042 -14,66 0 -0,695 -0,526 0,922 0,066 -0,16 0,04 -3,85 0,001 -0,25 -0,07 0,099 0,04	STIMACION DE LOS PARAMETROS Param. Err Std. t p Lmt Cnf. -95,00% Lmt Cnf. 95,00% Beta (B) Err. St. B Cnf.Lmt B -0,13 0,064 -2,12 0,04 -0,264 -0,006 0,934 0,061 0,809 -0,109 0,018 -6,05 0,000 -0,145 -0,072 0,995 0,017 0,961 -0,610 0,042 -14,66 0 -0,695 -0,526 0,922 0,066 0,787 -0,16 0,04 -3,85 0,001 -0,25 -0,07 0,999 0,04 0,91	

Se concluye pues que existe una estrecha relación entre el parámetro c y el almacén máximo *Cmax*.

8.3.3.2.2. Los parámetros 'a' y la estructura de la copa

El parámetro *a* representa la tasa de escorrentía cortical o goteo en el momento en que pasa de un crecimiento rápido a lento (o a decrecer durante el secado). El análisis de correlación entre las variables estructurales y los parámetros de partición transformados ambos según Box Cox mostró que las variables de la copa: i) almacén máximo y ii) la diferenta entre el almacén máximo y el mínimo, fueron las que más relacionadas estuvieron con el parámetro *a* de escorrentía cortical y goteo en lluvia y secado. La exploración gráfica de los datos sin trasformar muestra que la relación entre ellas es de tipo potencial (Fig 8.5). **El almacén máximo mostró un mejor ajuste con los parámetros** *a* **de escorrentía cortical y goteo de lluvia, en cambio en secado, la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo explicó mejor el comportamiento de los parámetros** *a* **de escorrentía cortical y goteo.**



Fig 8.5. Variables estructurales relacionadas con el parámetro *a* de la función logística. Se muestra la relación entre el almacén máximo (*Cmax*) y el parámetro *a* de a) la escorrentía cortical en lluvia *aSp* y c) el goteo en lluvia *aGp*. Así como la relación entre la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo (*Cmax-Cmin*) y el parámetro *a* de b) la escorrentía cortical en secado *aSs*, y d) el goteo en secado *aGs*. Datos sin transformar. n = 36, 36, 36 y 21.

Los parámetros de las regresiones lineales que relacionan los parámetros *a* con el almacén máximo, o la diferencia entre el almacén máximo y mínimo, todos ellos transformados, se muestran en la Tabla 8.7. Las pendientes tienen signo negativo, de manera que la relación es inversa, cuanto mayor es el almacén máximo o la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo, más baja será la tasa de la escorrentía cortical y el goteo en lluvia y secado respectivamente en el momento que pasa de un comportamiento rápido a lento.

Tabla 8.7. Resultados del análisis de regresión lineal entre el parámetro *a* y las propiedades de la copa. El almacén máximo *Cmax*, mostró una relación altamente significativa con los parámetros *a* de lluvia de escorrentía cortical (n = 36; R² ajust = 0,82; g.l. = 1; $F_{1,34} = 165$; p < 0,001) y del goteo (n = 36; R²ajust = 0,78; g.l. = 1; $F_{1,34} = 123$; p < 0,001). En secado, la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo *Cmax-Cmin*, se relacionó mejor con los parámetros *a* de la escorrentía cortical (n = 36; R² ajust = 0,82; g.l. = 2; $F_{2,18} = 41$; p < 0,001). El intercepto representa la ordenada en el origen. Se usan datos transformados. La transformación utilizada se muestra en la tabla.

	ESTIMA	CIÓN DE	LOS PAR	ÁMETR	OS					
	Param.	Err Std.	t	р	Lmt Cnf. -95,00%	Lmt Cnf. 95,00%	Beta (ß)	Err. St. ß	Cnf.Lmt -95,00%	Cnf.Lmt 95,00%
Ln (aSp)										
Intercepto	7,15	0,26	27,26	0,000	6,62	7,69				
Raíz (Ĉmax)	-2,82	0,22	-12,85	0,000	-3,27	-2,38	-0,911	0,071	-1,055	-0,767
Ln (aSs)										
Intercepto	18,8	5,5	3,46	0,002	7,74	29,95				
Ln (Cmax-Cmin)	-14,9	5,9	-2,55	0,016	-26,83	-2,98	-0,88	0,35	-1,59	-0,18
1 / raíz (<i>aGp</i>)										
Intercepto	21,36	0,45	47,62	0	20,45	22,27				
Raíz (Ĉmax)	-4,33	0,38	-11,53	0	-5,09	-3,57	-0,89	0,08	-1,05	-0,74
Ln (aGs)										
Intercepto	22,8	0,84	27,21	0	21,1	24,6				
Ln (Cmax-Cmin)	-15,0	1,6	-9,12	0	-18,4	-11,5	-0,90	0,10	-1,11	-0,70

8.3.3.2.3. Los parámetros 'b' y la estructura de la copa

El parámetro *b* representa la tasa máxima del goteo o de la escorrentía cortical. No hubo ninguna característica estructural que explicara satisfactoriamente el comportamiento del parámetro *b*. El comportamiento de este parámetro, debe estar determinado por la intensidad de la lluvia y modulado por la acción combinada de más de una variable estructural.

No podemos abordar de forma directa el efecto de la intensidad de la lluvia puesto que se trabajó solo con una intensidad de lluvia (el análisis de datos de la segunda intensidad fue meramente exploratorio). Como aproximación que permita entender el comportamiento del parámetro b e introducir de forma indirecta el efecto de la intensidad de la lluvia utilizaremos la intensidad de la lluvia que alcanza la copa R*(1-p). Esta variable tiene dos componentes, la intensidad de la lluvia R, que en nuestro experimento es constante y la porosidad de la copa que es intrínseca del individuo y por tanto variable. Por tanto, en nuestro estudio el carácter variable de la expresión de la intensidad de la lluvia que alcanza la copa viene determinado en realidad por la porosidad la copa y no por la intensidad de la lluvia.

Para explorar si la combinación de varias características de la copa y el efecto de la lluvia explican el comportamiento de los parámetros *b* de escorrentía cortical y goteo en lluvia y en secado se emplearon técnicas de regresión múltiple. Para ello, se partió de varias hipótesis en cuanto a las variables que podrían estar implicadas en el comportamiento de las tasas máximas de escorrentía cortical o goteo:

Atendiendo a los razonamientos realizados al principio del capítulo, la tasa de escorrentía cortical en lluvia o parámetro bSp debe estar determinada en primer lugar por la intensidad de la lluvia que alcanza la copa y después, por variables estructurales relacionadas con la habilidad de la planta para conducir el agua hasta la base del tallo. Se parte de la hipótesis de que las variables estructurales que mejor deben explicar el comportamiento del parámetro bSp son la intensidad de la lluvia que alcanza la copa R(1-p), área basal AB, índice de área proyectada PAI, ángulo medio de las ramas primarias, el coseno medio de estos ángulos, así como capacidad de la copa *s*. Para el secado se partió del mismo grupo de variables candidatas, que en lluvia (Tabla 8.8).

El goteo estará determinado por la estructura de la copa para intensidades de lluvia bajas, mientras que para intensidades altas, estará más relacionado con la intensidad de la lluvia que alcanza la copa. Entre las propiedades de la copa que deben estar relacionadas con el goteo están: la porosidad de la copa *p*, el área basal AB, la altura h, el índice de área proyectada PAI, el ángulo medio de las ramas primarias, el número de ramas en la base y el almacén mínimo *Cmin* (Tabla 8.8). Durante el secado, la tasa máxima de goteo podría estar determinada por las mismas variables que influyeron en esta tasa durante la lluvia, junto a alguna más como la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo *Cmax-Cmin*, u otras que manifiesten el efecto de las variables micrometeorológicas, como el rango del ángulo de las ramas primarias, el LAI o la biomasa (Tabla 8.8).

Mediante análisis de regresión múltiple se explora el efecto de estos juegos de variables estructurales en los parámetros b. Si las variables no explican significativamente el comportamiento del parámetro b, se introducen en el análisis variables de otras hipótesis alternativas. Aquellas variables estructurales que explican una cantidad significativa (p > 0,05) del comportamiento de los parámetros b permanecen en el modelo.

Tabla 8.8. Variables estructurales que se hipotetiza relacionadas con las tasas máximas de drenaje. bSp y bSs representan las tasas máximas de escorrentía cortical en lluvia y secado respectivamente. bGp y bGs son las tasas máximas de goteo en lluvia y secado respectivamente. Las variables incluyen la intensidad de la lluvia que alcanza la copa R(1-*p*); el área basal AB; índice de área proyectada PAI, ángulo medio de las ramas primarias α medio, promedio de los cosenos de los ángulos de las ramas primarias cos α medio, capacidad de la copa *s*, diferencia entre el almacén máximo y mínimo *Cmax-Cmin*, almacén máximo *Cmax*, índice de área foliar LAI; rango del ángulo de las ramas primarias, Rango ramas.

bSp	bSs	bGp	bGs
R (1- <i>p</i>)	R (1- <i>p</i>)	R (1- <i>p</i>)	R (1- <i>p</i>)
AB	AB	AB	AB
PAI	PAI	altura	altura
α medio	Promedio Sen α	PAI	Biomasa
Promedio Cos α	altura	α medio	LAI
N° ramas en la base	${f N}^{ m o}$ ramas en la base	N° ramas en la base	Rango ramas
<i>S</i>	Cmax-Cmin	Cmin	N° ramas en la base
	Cmax		Cmax-Cmin

A continuación, se describen las relaciones estadísticas que emergieron del análisis de regresión múltiple utilizando el procedimiento paso a paso hacia delante.

En general ha sido difícil encontrar un modelo que explique un porcentaje superior al 70% de la variación en las tasas de escorrentía cortical o goteo y se ha conseguido a costa de una sobreparametrización. Según la ecuación de Green (1991), asumiendo un efecto de las variables estructurales en los parámetros *b* medio, y con un tamaño muestral de 36 individuos (21 en el goteo de secado, ya que algunas plantas no tuvieron goteo en secado) el número de variables independientes que pueden entrar en el modelo debe oscilar entre uno y dos. Sin embargo, alguna de las ecuaciones propuestas incluyó hasta cuatro.

8.3.3.2.3.1. La tasa máxima de escorrentía cortical

Los coeficientes β son los coeficientes de regresión que hubiéramos obtenido si previamente hubiéramos estandarizado todas la variables para que su media fuera 0 y desviación estándar 1. La ventaja de estos coeficientes β es que su magnitud permite comparar la influencia relativa de cada variable independiente en la predicción de la variable dependiente (Statsoft Inc., 2001). Como muestra el valor de β de la Tabla 8.9, **la tasa de escorrentía cortical en lluvia estuvo determinada principalmente por la intensidad de la lluvia que alcanza la copa y el índice de área proyectada PAI; y en menor medida por el área basal y el ángulo medio de las ramas primarias.** El PAI mostró una relación inversa con *bSp*. Estas variables estructurales explican significativamente el 65% del comportamiento de la tasa máxima de escorrentía cortical.

Tabla 8.9. Resultados del Análisis de Regresión Múltiple para el parámetro *bSp* (n = 36; R² ajust= 0,65; g.l. = 4; $F_{4,31} = 17,35$; p < 0,001). El intercepto representa la ordenada en el origen. Se usan datos transformados. La transformación utilizada se muestra en la tabla.

	ESTIMA	ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS										
	Param.	Err Std.	t	р	Lmt Cnf. -95,00%	Lmt Cnf. 95,00%	Beta (ß)	Err. St. ß	Cnf.Lmt -95,00%	Cnf.Lmt 95,00%		
Raiz (bSp)												
Intercepto	-36	10	-3,51	0,001	-57,51	-15,23						
Intensidad P copa	0,80	0,15	5,50	0,000	0,51	1,10	0,67	0,12	0,42	0,91		
1 / (Area basal)	-114	38	-2,97	0,006	-192,04	-35,60	-0,38	0,13	-0,64	-0,12		
Log (PAI)	-1,7	0,4	-4,06	0,000	-2,58	-0,85	-0,60	0,15	-0,90	-0,30		
Raiz (α medio)	0,16	0,07	2,46	0,020	0,03	0,29	0,25	0,10	0,04	0,46		

En secado, las características de la copa que explican significativamente un porcentaje mayor del comportamiento de la tasa máxima de escorrentía cortical *bSs* fueron la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo *Cmax-Cmin*, el índice de área proyectada PAI y la altura. En conjunto explican significativamente el 61% del comportamiento de la tasa máxima de escorrentía cortical de secado (Tabla 8.10). Los coeficientes β muestran que la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo *Cmax – Cmin* fue la propiedad de la copa que más peso tuvo en el comportamiento de *bSs* y la altura la que menos. El PAI tiene un peso intermedio y se relaciona de forma inversa con *bSs* (Tabla 8.10).

Tabla 8.10. Resultados del Análisis de Regresión Múltiple para la tasa máxima de escorrentía cortical en secado *bSs* (n = 36; R² ajust = 0,61; g.l. = 3; $F_{3,32} = 19$; p < 0.001). PAI: Índice de Área Proyectada; *Cmax-Cmin*: diferencia entre el almacén máximo y el mínimo. El intercepto representa la ordenada en el origen. Se usan datos transformados (la transformación utilizada se muestra en la tabla).

	ESTIMA	ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS									
	Param.	Err Std.	t	р	Lmt Cnf. -95,00%	Lmt Cnf. 95,00%	Beta (ß)	Err. St. ß	Cnf.Lmt -95,00%	Cnf.Lmt 95,00%	
Raiz (bSs)											
Intercepto	14,0	1,1	12,4	0,000	11,70	16,27					
1 / (Altura)	6,2	1,8	3,4	0,001	2,51	9,90	0,376	0,110	0,152	0,600	
Log (PAI)	-1,2	0,22	-5,6	0,000	-1,69	-0,79	-0,677	0,121	-0,924	-0,431	
Log (Cmax-Cmin)	8,6	1,2	6,9	0	6,03	11,09	0,864	0,125	0,609	1,119	

8.3.3.2.3.2. La tasa máxima de goteo

Para explicar el comportamiento de la tasa máxima de goteo en lluvia bGp tres modelos alternativos arrojaron buenas estimaciones: el primero es función de la intensidad de la lluvia que alcanza la copa y del almacén mínimo *Cmin*, el segundo incluye además el número de ramas en la base y el tercero también la altura de la planta (Tablas 8.11. y 8.13).

Tabla 8.11. Funciones de la estructura de la copa que explicaron adecuadamente el comportamiento de la tasa máxima de goteo en lluvia *bGp*. Los resultados de la regresión fueron: modelo 1 (n = 36; R² ajust = 0,68; g.l. = 2; F_{2,33} = 38,7; p < 0,001), modelo 2 (n = 36; R² ajust = 0,72; g.l = 3; F_{3,32} = 31,7; p < 0,001) y modelo 3 (n = 36; R² = 0,76; g.l = 4, F_{4,31} = 9,9; p < 0,001).

bGp	R ²	N° variables				
	ajustado	estructurales	Variables estructurales	s introdu	cidas en el modelo	
Modelo 1	0,683	2	Intensidad P en copa	Cmin		
Modelo 2	0,725	3	Intensidad P en copa	Cmin	N° ramas basales	
Modelo 3	0,764	4	Intensidad P en copa	Cmin	N° ramas basales	Altura

Método de selección del modelo

Pero, ¿cuál de los tres modelos es preferible, la función de dos variables con un grado de ajuste menor, o las de un grado de ajuste algo mayor, pero función de más variables? El modelo más adecuado se identificará siguiendo el principio de parsimonia, es decir persiguiendo un compromiso entre la precisión del modelo (grado de ajuste) y su complejidad.

En el marco de los mínimos cuadrados, tradicionalmente se ha seleccionado el mejor modelo utilizando el coeficiente de determinación múltiple ajustado:

$$Coeficiente a justado = 1 - \left(1 - R^2\right) \left(\frac{n-1}{n-p}\right)$$

En donde *n* es el numero total de datos y p el de variables independientes. Se secciona el modelo en el que este estadístico ajustado es mayor. En nuestro caso el modelo con cuatro términos obtuvo un valor del coeficiente ajustado de 0,75 frente al 0,71 del modelo 2 y el 0,67 del modelo 3. Por lo que, según este método es preferible quedarse con el modelo de tres parámetros. Este método es un poco pobre, ya que el R^2 es muy útil como estadístico descriptivo, pero no para la selección de modelos (Burnham, 2002).

En regresiones realizadas por el método de los mínimos cuadrados, en las que los residuos son normales y la varianza constante, para seleccionar el mejor modelo entre un juego de candidatos se emplea también el estadístico Cp de Mallows (Burnham, 2002). En este caso Cp proporciona una clasificación de los modelos candidatos que coincide con el índice de Akaike (AIC). Los valores numéricos de Cp y AIC (*Akaike Information Criterion*) pueden variar pero la clasificación es la misma. La aproximación de Akaike está basada en la teoría de la información y ha proporcionado un número de métodos alternativos con muy buenas propiedades para la selección del mejor modelo aproximativo (Burnham, 2002), por lo que lo emplearemos para seleccionar uno de estos tres modelos.

El AIC se ha desarrollado en el contexto de la teoría de máxima verosimilitud, pero presenta una variante que puede utilizarse cuando para obtener los parámetros del modelo se ha empleado el método de los mínimos cuadrados. Si en todos los modelos del conjunto propuesto se asume normalidad de los errores y varianza constante, el AIC puede ser calculado a partir de la estadística de regresión por mínimos cuadrados como:

$$AIC = n \log(\hat{\sigma}^2) + 2K$$

En donde, para modelos ajustados por el método de los mínimos cuadrados, K es el número total de parámetros estimados en la regresión, incluyendo el intercepto y σ^2 , n el número datos y $\hat{\sigma}^2$ es el estimador de máxima verosimilitud de σ^2 :

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{\sum \hat{\varepsilon}^2}{n}$$

 $\hat{\varepsilon}_i$ son los residuos estimados para un modelo candidato en particular. Un error común con el ajuste por mínimos cuadrados, cuando se calcula AIC, es coger la estimación de σ^2 proporcionados por los resultados del programa estadístico que se emplee, en lugar de calcular la estimación de máxima verosimilitud indicada arriba.

Para evitar cometer el error recién mencionado, los tres modelos candidatos se volvieron a ajustar a los datos para obtener los residuos por el método de máxima verosimilitud. Los parámetros de ambos modelos se estimaron utilizando los Modelos Lineales Generalizados (*Generalized Linears Model*) y el programa STATISTICA 6.0

(StatSoft Inc, 2001). Se asignó una distribución de errores normal y la función de enlace *Identity*, que asume que entre la variable dependiente y las independientes hay una relación lineal.

El AIC puede no mostrar un comportamiento adecuado cuando se aplica a muestras pequeñas. Por ese motivo se desarrolló una variante llamada AIC_c , cuyo uso es recomendable a menos que el tamaño de la muestra sea grande respecto del número de parámetros:

$$AIC_{c} = AIC + \frac{2K(K+1)}{n-K-1}$$

Se recomienda el uso de AIC_c siempre que la razón n/K sea pequeña (< 40) (Burnham, 2002).

El modelo que arroja un AIC menor es el más adecuado. En nuestro caso, el modelo 2, que es función de 3 parámetros, es el que obtuvo menor AIC (Tabla 8.12).

Tabla 8.12. Resultados obtenidos por dos métodos distintos de selección de modelos. Se comparan los resultados obtenidos aplicando el Coeficiente de Determinación Múltiple Ajustado (Coef. Det. Mul. Aj.) y el Índice de Akaike (AIC). Los tres modelos son candidatos a explicar el comportamiento del parámetro bGp.

bGp	N° parámetros	R ² ajustado	Coef. Det. Mul. Aj	AIC
Modelo1 bGp	2	0,68	0,67	49,4
Modelo2 bGp	3	0,72	0,71	49,2
Modelo3 bGp	4	0,76	0,74	49,3

En realidad, lo importante no es el valor absoluto de AIC, sino los valores relativos, y en particular las diferencias del AIC (Δ_i):

 $\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$

Estas diferencias son de gran de valor cuando se quiere ordenar un juego de modelos. Diferencias mayores de 2 comienzan a ser significativas. En nuestro caso estas diferencias son muy pequeñas e iguales. No podemos sacar conclusiones relevantes y en principio los tres modelos son adecuados. Seleccionaremos el modelo 2 que es el que menor AIC obtuvo, pero los otros dos modelos no son descartables. Se concluye que los resultados encontrados con el AIC no coincidieron con los resultados encontrados con el Coeficiente de Determinación Múltiple Ajustado. Según el índice de Akaike AIC el mejor modelo para explicar bGp es función de tres variables: la intensidad de la lluvia que alcanza la copa, el almacén mínimo y el número de ramas basales. En cambio, según el Coeficiente de Determinación Múltiple Ajustado el mejor modelo incluye además de las variables anteriores la altura de la planta.

Tabla 8.13. Resultados del Análisis de Regresión Múltiple para la tasa máxima de goteo en lluvia bGp. Se muestran los resultados del modelo seleccionado y de las otras alternativas no descartables. Para el modelo seleccionado: n = 36; R² ajust = 0,72; g.l. = 3; F_{3,32} = 31,8; p < 0,001. El intercepto representa la ordenada en el origen. Las variables dependientes son: intensidad de la lluvia que alcanza la copa (Intensidad P copa), almacén mínimo *Cmin*, número de ramas en la base (N° ramas base) y altura de la planta (Altura). Se usan datos transformados. La transformación utilizada se muestra en la tabla.

		ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS							
n. Err S	td. t	р	Lmt Cnf. -95,00%	Lmt Cnf. 95,00%	Beta (ß)	Err. St. ß	Cnf.Lmt -95,00%	Cnf.Lmt 95,00%	
5,1	3,0 2,0	6 0,04	7 0,082	12,127					
68 0	13 5,0	8 0,00	0,410	0,958	0,605	0,119	0,363	0,846	
3,4	1,3 2,7	0 0,01	0,843	6,004	0,321	0,119	0,079	0,563	
Otras alternativas no descartables:									
2,5	3,1 0,8	2 0,42	-3,80	8,90					
66 0	13 5,2	4 0,00	0,40	0,92	0,583	0,111	0,356	0,809	
2,9	1,2 2,4	0 0,02	2 0,44	5,33	0,270	0,113	0,041	0,500	
03 0	01 2,4	5 0,02	0,00	0,05	0,227	0,093	0,038	0,416	
				5.05					
2,1	2,9 0,7	1 0,48	1 -3,84	7,97	0.500	0.100	0.206	0.720	
59 0.	12 4,9	3 0,00	0,35	0,83	0,522	0,106	0,306	0,738	
5,1 0 2 0	1,1 2,7	5 0,01	0,79	5,34	0,287	0,105	0,074	0,501	
03 0	01 2,9	6 0,00	b 0,01	0,05	0,256	0,087	0,080	0,433	
,2	2,1 -2,5	1 0,01	-9,35	-0,96	-0,213	0,085	-0,387	-0,040	
	m. Err S 6,1 3,68 6,68 0,3,4 'tables: 3,4 2,5 3,66 0,66 0,0,3 0,03 0,03 3,1 3,1 0,3 0,5,2	m. Err Std. t $6,1$ $3,0$ $2,0$ $,68$ $0,13$ $5,0$ $3,4$ $1,3$ $2,7$ tables: $2,5$ $3,1$ $0,8$ $,66$ $0,13$ $5,2$ $2,9$ $1,2$ $2,4$ $,03$ $0,01$ $2,4$ $2,1$ $2,9$ $0,7$ 59 $0,12$ $4,9$ $3,1$ $1,1$ $2,7$ $,03$ $0,01$ $2,4$ $2,1$ $2,9$ $0,7$ $5,2$ $2,1$ $-2,5$	m. Err Std. t p $6,1$ $3,0$ $2,06$ $0,04'$ 68 $0,13$ $5,08$ $0,000$ $3,4$ $1,3$ $2,70$ $0,011$ tables: t t $2,5$ $3,1$ $0,82$ $0,420$ 66 $0,13$ $5,24$ $0,000$ $2,9$ $1,2$ $2,40$ $0,022$ $0,3$ $0,01$ $2,45$ $0,020$ $2,1$ $2,9$ $0,71$ $0,488$ 59 $0,12$ $4,93$ $0,000$ $3,1$ $1,1$ $2,75$ $0,010$ $0,3$ $0,01$ $2,96$ $0,000$ $5,2$ $2,1$ $-2,51$ $0,018$	m. Err Std. t p -95,00% 6,1 3,0 2,06 0,047 0,082 ,68 0,13 5,08 0,000 0,410 3,4 1,3 2,70 0,011 0,843 tables: 2,5 3,1 0,82 0,420 -3,80 ,66 0,13 5,24 0,000 0,44 ,03 0,01 2,45 0,020 0,00 2,1 2,9 0,71 0,481 -3,84 ,59 0,12 4,93 0,000 0,35 3,1 1,1 2,75 0,010 0,79 ,03 0,01 2,96 0,006 0,01 5,2 2,1 -2,51 0,018 -9,35	Lmt Cnf. -95,00%Lmt Cnf. 95,00%6,13,02,060,0470,08212,127,680,135,080,0000,4100,9583,41,32,700,0110,8436,004tables:2,53,10,820,420-3,808,90,660,135,240,0000,400,922,91,22,400,0220,445,33,030,012,450,0200,000,052,12,90,710,481-3,847,97,590,124,930,0000,350,833,11,12,750,0100,795,34,030,012,960,0060,010,055,22,1-2,510,018-9,35-0,96	Lmt Cnf. -95,00%Lmt Cnf. 95,00%Beta (B)6,13,02,060,0470,08212,127,680,135,080,0000,4100,9580,6053,41,32,700,0110,8436,0040,321tables:2,53,10,820,420-3,808,90,660,135,240,0000,400,920,5832,91,22,400,0220,445,330,270,030,012,450,0200,000,050,2272,12,90,710,481-3,847,97,590,124,930,0000,350,830,5223,11,12,750,0100,795,340,287,030,012,960,0060,010,050,2565,22,1-2,510,018-9,35-0,96-0,213	Lmt Cnf.Lmt Cnf.Err. St.m.Err Std.tp $-95,00\%$ $95,00\%$ Beta (B)Err. St.6,13,02,060,0470,082 $12,127$,680,135,080,0000,4100,9580,6050,1193,41,32,700,0110,8436,0040,3210,119tables:2,53,10,820,420 $-3,80$ 8,90,660,135,240,0000,400,920,5830,1112,91,22,400,0220,445,330,2700,113,030,012,450,0200,000,050,2270,0932,12,90,710,481 $-3,84$ 7,977,97,590,124,930,0000,350,830,5220,1063,11,12,750,0100,795,340,2870,105,030,012,960,0060,010,050,2560,0875,22,1-2,510,018-9,35-0,96-0,2130,085	Lmt Cnf. m.Lmt Cnf. err Std.Err. St. gCnf. Lmt g-95,00%Beta (B)Err. St. gCnf. Lmt g6,13,02,060,0470,08212,127,680,135,080,0000,4100,9580,6050,1190,3633,41,32,700,0110,8436,0040,3210,1190,079tables:2,53,10,820,420-3,808,90,660,135,240,0000,400,920,5830,1110,3562,91,22,400,0220,445,330,2700,1130,041,030,012,450,0200,000,050,2270,0930,0382,11,2,90,710,481-3,847,97,590,124,930,0000,350,8330,5220,1060,3063,11,12,750,0100,795,340,2870,1050,074,030,012,960,0060,010,050,2560,0870,0805,22,1-2,510,018-9,35-0,96-0,2130,085-0,387	

Como refleja el valor de β , en los tres modelos la intensidad de la precipitación que alcanza la copa es el factor que más explica el comportamiento de la tasa máxima de goteo en lluvia *bGp*. Le siguen el almacén mínimo, el número de ramas en la base y la altura de la planta. Entre las tres primeras consiguen explicar un 72% del comportamiento de la tasa máxima de goteo en lluvia *bGp*.

Por último, analizaremos la tasa máxima de goteo en secado bGs. Durante el análisis se detectó un *outlier* (un *Anthyllis* mediano senescente, AC12 con una bGs muy baja) que no

pudo ser corregido con la transformación de los datos y que fue eliminado (AC 12 (MS)) sin que se pudiera justificar su comportamiento anómalo. Ninguna de las variables estructurales de la hipótesis de partida mostró relación alguna con bGs. Partiendo de nuevas hipótesis y utilizando las Técnicas de Regresión Múltiple se fueron analizando diferentes combinaciones infructuosamente. Las relaciones que se encontraron fueron todas muy débiles. Solo dos propiedades de la copa lograron explicar moderadamente el comportamiento de bGs: el almacén mínimo *Cmin* o la duración de la lluvia. Ambas explican algo las variaciones en bGscuando se toman por separado. El ajuste no mejoró ni siquiera al introducir el parámetro bGp(tasa máxima del goteo en lluvia) como una variable independiente mas, ni el factor cualitativo especie, que integraría las diferencias estructurales entre las tres especies. El almacén mínimo *Cmin* fue la variable que consiguió explicar un porcentaje mayor, aunque muy bajo en términos absolutos, del comportamiento de la tasa máxima de goteo en secado: solo explica un 32% del mismo (Tabla 8.14).

Tabla 8.14. Resultados del Análisis de Regresión Múltiple para la tasa máxima de goteo en secado (*bGs*). *Cmin*: almacén mínimo en la copa. (n = 20 ; R^2 ajust = 0,32; g.l. = 1; $F_{1,18} = 10,14$; p = 0,005). El intercepto representa la ordenada en el origen. Se usan datos transformados. La transformación utilizada se muestra en la tabla.

	ESTIMAC	ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS								
	Param.	Err Std.	t	р	Lmt Cnf. -95,00%	Lmt Cnf. 95,00%	Beta (ß)	Err. St. ß	Cnf.Lmt -95,00%	Cnf.Lmt 95,00%
Ln (bGs) Intercepto	11,6	0,6	20,2	0,000	10,4	12,8	0.00	0.40	0.00	1.00
Raiz (<i>Cmin</i>)	2,8	0,9	3,2	0,005	1,0	4,6	0,60	0,19	0,20	1,00

De esta manera, se han identificado las propiedades de la copa y de la lluvia que explican mejor el comportamiento de los parámetros de drenaje y por tanto, de la dinámica de las tasas de escorrentía cortical y goteo.

8.3.3.2.4. Los parámetros relacionados con las pérdidas por intercepción

En cuanto a las pérdidas por intercepción, hubiera sido interesante realizar un análisis como los anteriores para identificar qué variables de la estructura de la copa explican mejor el comportamiento de la evaporación a través de los parámetros que relacionan la conductancia aerodinámica con el viento. En este caso las variables micrometeorológicas deben jugar un papel relevante. Sin embargo, el estudio se ha limitado a la influencia de la estructura de la copa y se hace de forma meramente exploratoria.

Los análisis preliminares de correlación mostraron una ausencia completa de correlaciones entre la estructura de la copa y los parámetros b y c que relacionan la conductancia aerodinámica con el viento según la función exponencial (ecuación 6.1) propuesta en el Capítulo 6 (pág. 212). El parámetro *aga* si mostró algunas correlaciones modestas con la estructura (Tabla 8.15).

Tabla 8.15. Resultados del análisis de correlación entre el parámetro aga (conductancia aerodinámica en ausencia de viento) y las características de la copa: cociente proyección copa - área basal Proy / AB, cociente volumen copa - área basal Vol / AL: capacidad de la copa expresada en porcentaje del almacén máximo *s* (%Cmax). Se muestra el tamaño muestral (n), el coeficiente de correlación (R) y el nivel de significación (p) de las relaciones significativas. Se usaron datos transformados.

	aga					
Variable estructural	n	R	р			
Proy / AB	21	0,44	0,044			
Vol / AB	21	0,48	0,27			
(proy*h)/AB	21	0,52	0,015			
N° ramas base	21	0,62	0,003			
s (% Cmax)	21	-0,48	0,000			

El hecho de que las correlaciones sean tan modestas parece confirmar que el peso de las condiciones micrometeorológicas en el comportamiento de las pérdidas por intercepción es grande.

8.3.3.2.5. Los parámetros relacionados con el inicio de S o G

En el modelo durante la lluvia las tasas de escorrentía cortical y goteo comenzaban siendo cero hasta que el almacén en la copa alcanzaba los valores *CiniS* y *CniG*. A partir de ese momento, la evolución de ambas tasas estaba dirigida por la función logística. Los parámetros *CiniS* y *CiniG* representan el almacén en la copa necesario para que durante la lluvia comiencen la escorrentía cortical o el goteo respectivamente. Este valor del almacén es muy pequeño. En el análisis de sensibilidad, ambos parámetros mostraron tener muy poca influencia en las estimaciones del modelo de partición, por lo que podrían ser eliminados durante un ejercicio de simplificación del modelo. Los flujos de drenaje durante la lluvia pasarían a regirse exclusivamente por la función logística.

Suprimidos ambos parámetros del modelo, el modelo se volvió a correr en algunas plantas. Las estimaciones del modelo no se vieron afectadas por la ausencia simultánea de ambos parámetros. Esto verifica que son innecesarios en cuanto a las estimaciones del modelo y por tanto, no es necesario estudiar el papel que desempeña la estructura de la copa en su comportamiento.

8.3.4. Conclusiones: relaciones encontradas entre los parámetros del modelo y las características de la copa

Se concluye que, excepto para la tasa máxima de goteo, se han identificado las propiedades de la copa que mejor explican el comportamiento de los principales parámetros relacionados con la dinámica de la partición de lluvia. Las propiedades de la copa que mejores resultados han dado se resumen en la Tabla 8.16.

Tabla 8.16. Propiedades de la copa que explican mejor el comportamiento de los parámetros de escorrentía cortical y goteo en lluvia y secado. Las propiedades de la copa (Grupos de variables estructurales) se agrupan en: variables relacionadas con la lluvia (Lluvia) (Int. P copa = intensidad de la lluvia que alcanza la copa), variables hidrológicas (hidrológicas), variables directas (directas), variables relacionadas con la superficie aérea de la planta (superficie), variables relacionadas con los ángulos de las ramas primarias (ángulos) y variables relacionadas con propiedades de las ramas (ramas). Se usaron datos transformados.

	R ² adj	Grupos de variables estructurales								
		Lluvia	part. lluvia	directas	superficie	ángulos	ramas			
bSp	0,65	Int. P copa		Area basal	- PAI	α medio				
bSs	0,61		Cmax-Cmin	Altura	- PAI					
bGp	0,725	Int. P copa	Cmin	(Altura)			N° ramas base			
bGs	0,32		Cmin							
aSp	0,82		Cmax							
aSs	0,84		Cmax-Cmin							
aGp	0,78		Cmax							
aGs	0,80		Cmax-Cmin							
cSp	0,87		Cmax							
cSs	0,99		Cmax							
сGp	0,85		Cmax							
cGs	0,98		Cmax							

8.4. Discusión y conclusiones

8.4.1. El análisis de sensibilidad

El análisis de sensibilidad ha permitido identificar los parámetros del modelo cuya variación afecta más a las estimaciones del mismo. Identificar los parámetros más sensibles permite también conocer cuales son los parámetros que determinan principalmente la dinámica de la partición de lluvia. Según el modelo propuesto, el reparto final de la lluvia vendrá afectado principalmente por la tasa máxima de goteo en lluvia bGp, la porosidad de la copa p y la conductancia aerodinámica en ausencia de viento aga. En *Retama* el parámetro que más afectó a las estimaciones del modelo fue la porosidad de la copa p, mientras que en *Stipa* y *Anthyllis* fueron las variaciones en la tasa máxima de goteo bGp. Estos resultados sugieren que cuanto más abierta sea la copa, más va a influir la porosidad de la copa en la dinámica de la partición de lluvia. Mientras que cuanto más cerrada sea la copa, más relevante será la tasa máxima de goteo en el reparto final.

Los cambios en los parámetros del modelo realizados durante el análisis de sensibilidad afectaron principalmente a las estimaciones de la escorrentía cortical. Por otra parte el comportamiento de los parámetros de drenaje del modelo ha podido explicarse mediante características de la copa y la intensidad de la lluvia que alcanza la copa. Por tanto, es previsible que variaciones en las características de la tormenta, o en la estructura de la planta, afecten más a la producción de escorrentía cortical, que al resto de componentes de partición. Esto hace de **la escorrentía cortical uno de los componentes de la partición más difíciles de estimar con precisión, ya que su producción se ve más afectada por características intrínsecas de la planta y por las variables del entorno (intensidad y duración de la lluvia que alcanza la copa).**

8.4.2. El efecto de la estructura de la copa en la dinámica de partición

8.4.2.1. En cada especie

El análisis de correlación entre los parámetros de drenaje y la estructura de la copa realizado en cada especie, arrojó correlaciones altas y numerosas en *Anthyllis* y escasas y modestas en *Retama*, con *Stipa* en una posición intermedia. Hay dos razones principales que pueden explicar la falta de correlación y significación estadística en las correlaciones entre los

parámetros de drenaje y las propiedades de la copa en *Retama*. Por una parte, con un tamaño muestral reducido es más difícil obtener evidencias estadísticas de una relación fuerte (Berthouex & Brown, 2002). Por otra parte, el valor de R² decrece con la disminución del intervalo de variación experimental (rango) de la variable independiente, manteniendo el resto de las condiciones igual y asumiendo que se esta ajustando el modelo correcto a los datos. En *Retama*, los valores más bajos de R² se deben probablemente a que i) el tamaño muestral es menos de la mitad que en las otras dos especies (n = 6, frente a n = 15) y ii) el rango de valores de las variables independientes muestreadas es más reducido puesto que solo se muestrearon plantas pequeñas y medianas, debido a las limitaciones derivadas del tamaño de la superficie llovida homogéneamente por el simulador de lluvia.

Además, en el capítulo anterior observamos que el valor del parámetro *bSp* en *Retama* tendía a dispararse respecto del valor de la tasa máxima obtenida empíricamente. Las desviaciones entre la tasa máxima empírica y la modelada (función logística) se relacionaban inversamente con el peso que la escorrentía cortical tenía en el drenaje. Es posible que esta tendencia de las tasas máximas de escorrentía cortical en lluvia modeladas a desviarse de las empíricas contribuya a la ausencia de correlación entre el parámetro *bSp* de Retama y las propiedades de la copa.

En *Anthyllis*, los parámetros de escorrentía cortical se relacionaron con mayor número de atributos de la copa que los del goteo. En *Stipa* ocurre al contrario. Mientras que el mismo número de propiedades de la copa se relacionaron con los parámetros de escorrentía cortical y con los de goteo en *Retama*. Esto parece indicar que **en** *Anthyllis* la dinámica de la escorrentía cortical estaría más determinada por la estructura de la copa, mientras que en el caso de *Stipa* es la dinámica del goteo la más afectada por la estructura de la planta. En Retama, en donde la producción de escorrentía cortical y goteo es similar, la estructura de la copa influye por igual en la dinámica de ambos flujos.

Los parámetros b o tasas máximas fueron los que menos correlaciones con la estructura de la copa presentaron y los c, los que más. El hecho de que no aparezcan correlaciones o su grado sea notablemente inferior con determinados parámetros (parámetros b) sugiere que la partición de lluvia no está determinada básicamente por una única propiedad de la copa, sino por un conjunto de ellas y por sus interacciones y además, que deben estar

implicadas otras variables, como las relacionadas con la precipitación (intensidad y duración de la lluvia) o las variables ambientales (temperatura, HR y viento).

Las variables estructurales más relacionadas con los parámetros de escorrentía cortical o goteo pertenecieron i) al grupo de las variables hidrológicas (*Cmax*, *Cmin*, *Cmax-Cmin* y p), ii) a las variables sencillas de medir como el Vol / AB en *Anthyllis*, AB en *Stipa* y en *Retama* los cocientes Vol/AB y (Proy*h)/AB, iii) a variables relacionadas con las ramas (con su diámetro en *Anthyllis*; su longitud en *Retama*, o su número en *Stipa*). En menor grado hubo relaciones con las variables relacionadas con la superficie (SupI y PAI en *Retama* y LAI en *Anthyllis* y *Stipa*). Las variables angulares mostraron baja relación con la dinámica del drenaje. Se puede concluir, que los atributos de la copa más implicados en la dinámica del drenaje fueron las variables hidrológicas. Además, las propiedades de la copa que más afectaron a la dinámica de partición dependieron de la especie de que se tratara. En consecuencia, a escala de especie, **la partición de lluvia no está determinada por propiedades de la copa "universales" e independientes de la copa específicos de cada especie.**

8.4.2.2. En las tres especies juntas

Si agrupamos las tres especies y repetimos el análisis, es posible identificar propiedades de la copa comunes en las tres especies capaces de explicar el comportamiento de los parámetros de drenaje. Este hecho está probablemente relacionado con que aumenta el rango en el que se estudia el proceso. Así las variables que influyen en la partición de lluvia a escala de especie dependen de la especie que se trate, pero al aumentar el rango de las variables experimentales y de los parámetros podremos identificar otro tipo de variables estructurales que actúan de forma común en las tres especies.

8.4.2.2.1. El efecto de la lluvia

Si analizamos las correlaciones entre las variables estructurales y los parámetros de drenaje tomando las tres especies juntas se observa que en el caso del goteo hubo más variables estructurales relacionadas con los parámetros de drenaje del periodo de lluvia, que
con los del secado. En el caso de la escorrentía cortical no hubo diferencias. Estos resultados sugieren que en el caso del goteo el efecto de la estructura de la copa se nota más durante la lluvia, mientras que en el de la escorrentía cortical la estructura juega un papel importante en ambos periodos. En el caso del goteo se esperaba el efecto contrario, ya que durante el secado, el efecto de la estructura no se vería enmascarado por el de la lluvia, por lo que el primero debería ser más evidente. Este resultado puede estar relacionado con que en secado se manifiesta más el efecto de las condiciones ambientales (temperatura, HR, radiación), haciendo que el vaciado de la copa esté dirigido, no tanto por la estructura de la copa, sino por la interacción entre ésta y las condiciones ambientales. Por otra parte, durante la lluvia la partición resulta de un mayor número de factores que interactúan, que en el secado (simple vaciado). En lluvia operan la transferencia de gotas entre capas de vegetación, la conducción entre hojas-ramas y ramas-ramas, etc. Todo ello ofrece más oportunidades para que la estructura manifieste su influencia.

8.4.2.2.2. Relación entre los parámetros y la estructura

Como se puede observar en la Tabla 8.16, que resume las propiedades de la copa que mejor han explicado el comportamiento de los parámetros de drenaje, **la dinámica de partición ha resultado estar controlada principalmente por propiedades relacionadas con diferentes expresiones del agua almacenada en la copa: el almacén máximo** *Cmax***, el mínimo** *Cmin* **y la diferencia entre ambos** *Cmax-Cmin***. Este resultado, probablemente está relacionado con que las diferentes expresiones del almacén en la copa integran, y son la consecuencia de, el efecto simultáneo de todas las propiedades de la copa que intervienen en la dinámica del drenaje.**

8.4.2.2.2.1. El parámetro a

El parámetro de drenaje *a* está relacionado con la "rapidez" con la que el sistema alcaza el equilibrio durante la lluvia (pendiente de la tasa de de escorrentía cortical o goteo cuando pasa de un crecimiento rápido a lento), o bien durante el secado la pendiente cuando la tasa de escorrentía cortical o goteo pasa de decrecer rápidamente (vaciado rápido) a hacerlo lentamente (vaciado lento). En lluvia, el parámetro *a* ha resultado estar determinado por el almacén máximo, tanto en el caso de la escorrentía cortical, como del goteo. En cambio, en el

secado el parámetro *a* estuvo relacionado con la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo, es decir con el agua en tránsito por la copa. Este resultado sugiere que, durante la lluvia, la velocidad o eficacia con la que el balance de agua en la copa alcanza el equilibrio está determinada por cuanta agua es capaz de almacenar la copa. En cambio en secado, el paso de vaciado rápido a lento depende del agua almacenada en la copa de forma transitoria, es decir, de la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo. Además como la relación es inversa cuanto mayor sea el almacén máximo en la copa más le costará al sistema alcanzar el equilibrio en lluvia. En secado cuanto mayor sea la cantidad de agua en tránsito por la copa más tardará en pasar de vaciarse rápidamente a hacerlo lentamente. En definitiva, **la eficacia con la que los flujos de escorrentía cortical o goteo alcanzan la estabilización en lluvia, o pasan de disminuir rápida a lentamente en secado, están determinadas por el agua máxima o el agua transitoria según llueva o no, respectivamente.**

El almacén máximo *Cmax* y el agua transitoria *Cmax-Cmin* integran el efecto de la intensidad de la lluvia y de la estructura de la copa. En realidad, tanto el almacén máximo, como el agua transitoria, están controlados por la intensidad de precipitación y por la estructura de la copa. Como vimos en el Capítulo 6, el almacén máximo depende de la intensidad de la lluvia, alcanzándose almacenes máximos más elevados para intensidades de lluvia más altas. Debe existir un conjunto de propiedades de la copa subyacentes (relacionadas con la capacidad de desaguar o de almacenar agua de la copa) que determinen el almacén máximo y el agua en tránsito. Una estrategia para hacer emerger el efecto de tales propiedades de la copa en la dinámica de partición podría ser hacer adimensional la variable agua almacenada en la copa C expresándola como C/Cmax y reparametrizar la dinámica de partición a partir de los flujos de drenaje expresados respecto de C/Cmax, en lugar de respecto del almacén C como se ha hecho.

8.4.2.2.2.2. El parámetro c

El parámetro *c* mostró una estrecha relación con el almacén máximo *Cmax* probablemente porque *c* representa también un almacén en la copa: el almacén para el que las tasas de escorrentía cortical pasan de crecer rápidamente a hacerlo lentamente en el periodo de lluvia, o a decrecer en el secado. Esta transición parece determinada principalmente por el agua que la copa es capaz de almacenar (almacén máximo). El punto de inflexión ocurre para

almacenes en la copa más altos en aquellas plantas que alcanzan un almacén máximo mayor. Este comportamiento se entiende mejor si comparamos la copa de una planta que se está mojando con un recipiente que se llena fácilmente al principio y más lentamente después. Si consideramos que la transición de llenado rápido a lento ocurre cuando el recipiente se encuentra a mitad de su capacidad, en aquellos recipientes más grandes (*Cmax* mayor) el volumen de agua en el recipiente (almacén) para el que ocurre la transición será más alto (parámetro *c* más alto).

8.4.2.2.2.3. El parámetro b

En el caso de las tasas máximas de escorrentía cortical o goteo, fue más difícil encontrar qué propiedades de la copa explican un porcentaje elevado de su comportamiento. En ningún caso se pudo explicar más del 73% de la varianza de los parámetros *b*. Las variables seleccionadas como mejores predictores del comportamiento de los parámetros *a* y *c* superaron esta cantidad en todos los casos. Los coeficientes β mostraron que durante la lluvia, las tasas máximas de escorrentía cortical y goteo estuvieron determinadas principalmente por la intensidad de la lluvia que alcanzó la copa (Tablas 8.9 y 8.13). En cambio, en secado, la intensidad de la lluvia en la copa no afectó a las tasas máximas de ninguno de estos dos flujos.

Como ya se ha dicho, en nuestro caso la intensidad de la lluvia que alcanza la copa $R^*(1-p)$ es variable por efecto de la laxitud o porosidad de la copa p, ya que la intensidad de la precipitación se mantuvo constante durante las simulaciones de lluvia. Sin embargo, esta expresión permite introducir formalmente el efecto de la intensidad de la precipitación.

El parámetro b en lluvia

En el comportamiento de las tasas máximas de escorrentía cortical y goteo influyeron otras variables estructurales diferentes a las expresiones relacionadas con el almacén en la copa (éstas últimas fueron las que estuvieron vinculadas con el comportamiento de los parámetros *a* y *c*). En el caso de la escorrentía cortical, dos variables de la copa ayudaron a explicar el comportamiento de su tasa máxima: el índice de área proyectada (PAI) y el área basal. Ambas propiedades mantuvieron una relación inversa con la tasa máxima de escorrentía cortical. Cuanto mayor sea el PAI, menor será la tasa máxima de escorrentía cortical.

El PAI es una medida de las contribuciones de las proyecciones en el suelo de todas las estructuras de la planta, por unidad de copa proyectada. No se considera su ángulo, ni por tanto la disposición de las distintas fracciones dentro de la copa. Este índice estaría indicando una mayor o menor densidad o desarrollo de las estructuras que componen la copa por unidad de área proyectada. A diferencia del LAI, incluye todas las fracciones de la copa, no solo la fotosintética. Cuanto mayor sea el PAI, no solamente será mayor la superficie susceptible de interceptar la lluvia, sino también la superficie que hay que recorrer hasta la base del tallo.

La relación negativa entre el PAI y la tasa máxima de escorrentía cortical probablemente se debe a que las copas menos densas disminuyen el efecto de sombra de unas estructuras sobre otras y favorecen la intercepción directa de la lluvia por las ramas de las plantas, cuya importancia en la generación de escorrentía cortical ha sido subrayada por varios autores e incluso ha valido para estructurar diferentes modelos de partición de lluvia (Rutter, 1975; Gash, 1979). Además, en copas menos densas el número de uniones hojas-rama y rama-rama, las cuales facilitan el goteo, es menor, contribuyendo a favorecer la escorrentía cortical.

En cuanto a la relación inversa entre el área basal y la tasa máxima de escorrentía cortical en lluvia, es un mero artificio resultante de la transformación de la primera. Su transformación consistió en tomar la inversa del área basal. De manera que la relación es en realidad directa. La tasa máxima de escorrentía cortical en lluvia aumenta al aumentar el área basal de la planta.

El que la tasa de escorrentía cortical en lluvia haya resultado determinada principalmente por la intensidad de la lluvia que alcanza la copa y el índice de área proyectada PAI, y en menor medida por el área basal y el ángulo medio de las ramas primarias, parece confirmar que la tasa máxima de escorrentía cortical en lluvia está más determinada en primer lugar por la habilidad de la copa para captar el agua (intensidad de la lluvia en la copa y PAI) y en segundo lugar por su capacidad para conducirla (relación directa con el área basal y ángulo medio de las ramas, e inversa con el PAI).

La tasa máxima de goteo en lluvia está determinada básicamente por la intensidad de la precipitación que alcanza la copa y en menor medida por el almacén mínimo. Este resultado

confirmaría la idea esbozada en el Capítulo 5 según la cual el goteo es el excedente de agua en la copa. En la tasa máxima de goteo en lluvia influyeron también el número de ramas en la base y la altura de la planta. Cuanto mayor sea el numero de ramas en la base, mayor número de intersecciones entre ramas de orden inferior habrá en la copa. Los puntos de confluencia de ramas son puntos calientes de goteo. De manera que cuantas más ramas en la base mayor número de puntos calientes de goteo habrá en la copa, aumentando la tasa de goteo. En cuanto a la altura: la copa intercepta la lluvia principalmente por su parte superior. Dada una densidad de copa, cuánto más alta sea la planta, mayor probabilidad habrá de que el goteo sea interceptado por niveles inferiores de la planta durante su progresión a lo largo de la copa hacia el suelo. Además, estas descargas de goteo desde los niveles superiores a los inferiores producirán un efecto de sacudida o arrastre que contribuirá a aumentar la tasa máxima de goteo. Este efecto se manifestará muy poco en copas bajas, en donde la probabilidad de alcanzar directamente el suelo es más alta.

Los resultados obtenidos parecen confirmar que la tasa máxima de escorrentía cortical o goteo (parámetro b) está determinada en primer lugar por la intensidad de la lluvia y modulada por la estructura de la copa.

El parámetro b en secado

Los coeficientes ß muestran que la diferencia entre el almacén máximo y el mínimo fue la propiedad estructural que más peso tuvo en el comportamiento de la tasa máxima de escorrentía cortical en secado *bSs*, y la altura de la planta, la que menos. El PAI tiene un peso intermedio y se relaciona de forma inversa. El agua que alcanzó la copa durante la lluvia, no influyó significativamente en la tasa máxima de escorrentía cortical en secado. Por tanto, **la tasa máxima de escorrentía cortical en secado está determinada principalmente por la cantidad de agua que debe ser vaciada de golpe o agua transitoria,** *Cmax-Cmin.* **El PAI influye negativamente de la misma forma que lo hizo en lluvia. Además en secado un mayor PAI aumenta las oportunidades de evaporación lo que afecta negativamente a la producción de escorrentía cortical, tanto por que disminuye el agua disponible para ser conducida, como porque favorece los cortes e interrupciones en la red de drenaje. La altura contribuye de forma directa (ya que se toma el inverso durante su transformación). En el caso de la escorrentía**

cortical en secado, la altura debe estar manifestando el peso de la columna de escorrentía cortical, que cuanto mayor sea más acelerará su tasa.

El comportamiento de la tasa máxima de goteo en secado fue difícil de explicar. Ni siquiera mejoró al introducir el parámetro bGp como un parámetro mas, ni el factor cualitativo especie, que integraría todas las diferencias entre las especies. El hecho de que el comportamiento de la tasa máxima de goteo en secado apenas pueda ser explicada por medio de la estructura de la copa puede deberse a dos cosas. A que los errores que se cometan en la monitorización del goteo al principio del secado sean grandes, puesto que es difícil precisar el momento exacto en el que termina la lluvia y ésta no cesa repentinamente. Además, podría contribuir la aleatoriedad de las zonas de encharcamiento en la copa y en su disposición relativa, que se traducirían en una gran aleatoriedad en su tasa máxima al principio del secado.

Las relaciones encontradas entre la estructura de la copa y las tasas máximas de escorrentía cortical y goteo en secado deben ser tomadas con precaución, debido a la dificultad inherente a la determinación del segundo exacto del fin de la lluvia y a que la lluvia no cesa de golpe.

8.4.3. Otras consideraciones

Sorprende la escasa contribución a la dinámica de partición, de algunas variables de la copa tales como el LAI o la porosidad de la copa p. Aston (1979) trabajando con ocho especies de pequeños árboles (eucaliptos) encontró que la proporción de lluvia que atraviesa la copa sin entrar en contacto con ella p era una función del LAI. La relación que encontró: p = 1,0 - 0,5 (LAI) le dio buenos resultados a Massman (1983), sin embargo, no se cumple en nuestras especies. Parece ser que en la dinámica del drenaje otras estructuras diferentes de las hojas tienen tanto o más efecto que las propias hojas. En cuanto a la porosidad de la copa, no se encontró una relación explícita con esta variable, pero va implícita en la expresión de la intensidad de la lluvia que alcanza la copa, que es función de p (R=P(1-p), y por tanto sí afectó a las tasas máximas de goteo y escorrentía cortical en lluvia.

Tampoco la proyección de la copa contribuyó a explicar la dinámica de partición, pero sí el área basal. Tal vez sería mejor considerar el área basal como característica más apropiada

que la proyección de la copa para escalar desde la escala de planta al de rodal o áreas mayores, a pesar de que sea una información normalmente no disponible cuanto durante el escalado se aplican sistemas de información geográfica.

Por otra parte, los parámetros *CiniS* y *CiniG* son innecesarios en cuanto a la precisión de las estimaciones del modelo, ya que se ha visto que sin ellas las predicciones del modelo apenas varían. Por tanto, no es relevante estudiar el papel que desempeña la estructura de la copa en el comportamiento de ambos parámetros. Sin embargo su presencia en el modelo es importante desde un punto de vista conceptual porque la logística atribuye un drenaje distinto de cero para copa seca.

No se ha estudiado en profundidad qué propiedades de la copa determinan el comportamiento de la conductancia aerodinámica en ausencia de viento *aga*. Las exploraciones iniciales apuntaron hacia la capacidad de la copa *s* (% Cmax) y el LAI como características de la copa más relacionadas con *aga*. Aunque las técnicas de regresión mostraron que entre las dos explican solo deficientemente el comportamiento de *aga* (n = 36; R^2 ajust = 0,30; g.1 = 2; $F_{2,32} = 8$; p = 0,0013). Probablemente el resto de la variación en el comportamiento de *aga* se deba al efecto de las variables micrometeorológicas.

8.4.4. Aplicación predictiva

Según Draper & Smith (1998) para evaluar el poder predictivo de una función la F observada para la regresión total debe superar el punto crítico del test elegido, por al menos un factor de 4, y preferiblemente más. En caso contrario la regresión no tendrá prácticamente valor como herramienta predictiva. Los valores de la F en el punto crítico y su valor multiplicado por 4, aparecen en la Tabla 8.17. Prácticamente ninguna de las funciones de la copa propuestas arrojaron un valor de la F observada para la regresión total 4 veces superior al crítico, de manera que estas funciones no deben emplearse con fines predictivos. Sólo en el caso de las funciones propuestas para *aSs* y *cSs* la F superó en 4 veces el valor del Fcrítico. Ambas funciones tienen por tanto valor predictivo.

	F crítica	4 * Fcrítica		F regresión
bSp	5,7	23,0	>	F _{4,31} = 17,35
aSp	250,4	1001,6	>	$F_{1,34} = 165$
cSp	250,4	1001,6	>	$F_{1,34} = 232$
bSs	8,61	34,5	>	$F_{3,32} = 19$
aSs	8,61	34,5	<	F _{3,32} = 61
cSs	250,4	1001,6	<	F _{1,34} = 3546
bGp	8,61	34,5	>	$F_{3,32} = 31,7$
aGp	250,4	1001,6	>	$F_{1,34} = 123$
cGp	250,4	1001,6	>	$F_{1,34} = 193$
bGs	8,61	34,5	>	F _{3,32} = 31,8
aGs	19,4	77,6	>	$F_{2,18} = 41$
cGs	247,6	990,4	>	$F_{1,19} = 886$

Tabla 8.17. Evaluación del poder predictivo de las funciones propuestas para explicar el comportamiento de los parámetros de drenaje. Tienen valor predictivo aquellas funciones cuyo valor de la F de la regresión supera en al menos 4 veces el Fcrítico (4 * Fcrítico) (Draper & Smith, 1998).

Aunque los modelos para condiciones de lluvia simulada tienen poco valor como herramientas predictivas (porque la lluvia simulada tiene una intensidad constante), su interés estriba en que permiten interpretar físicamente las causas de las variaciones que se producen en las diferentes tasas de la partición de lluvia.

8.4.5. Integración de la sensibilidad del modelo y del efecto de la estructura de la copa en la dinámica de partición

Si comparamos los parámetros para los que las predicciones del modelo dinámico son más sensibles, con las variables estructurales relacionadas con esos parámetros, podremos identificar qué variaciones en las propiedades de la copa afectarán más a cambios en el reparto de la lluvia.

Los parámetros que más afectaron a las estimaciones del modelo fueron bGp, p y aga. El parámetro bGp, o tasa máxima de goteo en lluvia, es el que más afecta a la partición de lluvia. Las variaciones en este parámetro están relacionadas principalmente con la intensidad de la lluvia que alcanza la copa y con el almacén mínimo, el número de ramas en la base y la altura de la planta. Al parámetro p se le considera simultáneamente una variable de la copa: su porosidad o laxitud. aga se ha estudiado someramente, pero en principio las propiedades de la copa que más le afectan son la capacidad de la copa s (% Cmax) y el LAI. En vista de los resultados obtenidos en el análisis de sensibilidad, y de las variables que mejor explicaron el comportamiento de los parámetros de la dinámica de partición de lluvia, se puede extraer como conclusión que, según el modelo de partición propuesto, **la dinámica de la partición se ve afectada principalmente por variaciones en las siguientes propiedades: la intensidad de la lluvia que alcanza la copa, la porosidad de la copa** *p***, el almacén mínimo, el número de ramas en la base, la altura de la planta, LAI y** *s* **(%Cmax). Aunque ha quedado por determinar, presumible también las variables micrometeorológicas que afecten a** *aga* **deben jugar un papel importante en el reparto de la lluvia.**

Según el modelo propuesto, variaciones inducidas en cualquiera de las variables precedentes tendrán un efecto importante en la partición de lluvia final. Por tanto, es necesario un mayor esfuerzo en la estimación de estas propiedades de la copa y especialmente en dilucidar la influencia de la intensidad de la precipitación en la dinámica de partición, al objeto de arrojar luz en cuanto a la respuesta de la partición de lluvia en escenarios de cambio climático. Así mismo, modificaciones en la vegetación que afecten a las propiedades de la copa enumeradas anteriormente, ya sea como consecuencia de cambios de uso del suelo, incendios, repoblaciones, deforestaciones, entresacas, podas, etc, pueden tener importantes consecuencias en la dinámica de la partición de lluvia y como consecuencia afectar al balance de agua a nivel local e incluso regional.

Capítulo 9.

Conclusiones generales

I. Volúmenes finales de partición de lluvia

1. El reparto de la lluvia presenta una **gran variabilidad** inter e intraespecífica. Esta variabilidad es la consecuencia del efecto de tres factores: i) la variabilidad inherente a la estructura de copa de la planta, ii) las características de la precipitación (duración e intensidad) y iii) las condiciones ambientales (viento, temperatura, humedad relativa). Esta Tesis Doctoral estudia el efecto de la estructura de la copa, en cambio los dos últimos factores no han sido explícitamente analizados. Es necesario identificar y separar la variabilidad inherente a cada factor manteniendo constantes los demás. En este sentido, los experimentos de partición que utilizan lluvia simulada pueden ser una herramienta que permita superar las dificultades asociadas a mantener constantes las variables micrometeorológicas. Por otra parte, la duración de la fase estacionaria o de equilibrio durante el periodo de lluvia tiene una gran influencia en el reparto final de la escorrentía cortical y el goteo, por lo que es necesario controlar también esta fuente de variabilidad. De nuevo la lluvia simulada puede ser una ayuda.

2. El balance final de partición es específico de la especie, siendo la trascolación el componente más importante. La mayor parte del agua de lluvia alcanza el suelo en forma de goteo en *Anthyllis* y *Stipa* (41% y 61%), mientras que en *Retama* lo hace como trascolación libre (45%). Estas vías preferentes de partición son consecuencia de la estructura de la copa. La complejidad de la copa en *Anthyllis* y *Stipa* favorece la producción de goteo. En cambio, la copa laxa y de estructura lineal de *Retama* favorece la trascolación libre.

3. Bajo clima semiárido, parece existir una estrecha relación entre la **organización de la estructura de la parte aérea de la planta y la de la parte subterránea**, con copas más eficaces para reconducir la lluvia por la vía que mejor pueda ser aprovechada por el sistema

radicular. Al menos en *Anthyllis cytisoides*, *Stipa tenacissima* y *Retama sphaerocarpa*, se observa una estrecha asociación entre las vías preferentes de partición y la organización del sistema radicular de la planta:

Retama tiene una estructura de copa muy abierta y lineal y un sistema radicular doble (superficial y profundo). Como consecuencia de la estructura laxa de la parte aérea el principal componente de la partición es la trascolación libre y es la especie que produce mayor cantidad de escorrentía cortical de las tres. Su sistema radicular superficial la permite aprovechar el elevado porcentaje de trascolación libre, mientras que las raíces profundas que pueden alcanzar 25 m de profundidad facilitan la infiltración de la elevada producción de escorrentía cortical hacia capas profundas del suelo.

Stipa tiene una estructura aérea muy densa y enmarañada. Su sistema radicular es superficial. Como consecuencia de la complejidad de la copa el principal componente de la partición es el goteo, que podrá ser aprovechado muy efectivamente por su sistema radicular superficial, el cual le permite acceder rápidamente a las precipitaciones.

Anthyllis integra las características de la copa de las dos especies anteriores: un sistema de ramas lineales dirigidas hacia el tallo principal, coronadas por un denso dosel de hojas. Su sistema radicular es profundo (2,5 m) pero no tanto como el de Retama. Como consecuencia de la estructura de la copa, presenta una producción intermedia de goteo y de escorrentía cortical. *Anthyllis*, cuyo sistema radicular alcanza una profundidad intermedia respecto al de las otras dos especies, presenta valores intermedios de escorrentía cortical (%P). No obstante, el volumen de escorrentía cortical que genera es elevado en el contexto general y su sistema radicular profundo facilita su conducción hacia capas más profundas del suelo en donde supondrá un reservorio de agua que puede ser de importancia para la supervivencia de la planta.

4. El **efecto del tamaño** (edad) de la planta en la partición de lluvia depende de cómo se expresen los volúmenes finales:

Cuando los componentes de la partición se expresan **en base a la proyección de la copa** y en porcentaje de la precipitación total (%P): el crecimiento de la planta no produce variaciones significativas en el balance final de partición de lluvia (es decir en el reparto entre los cuatro componentes considerándolos simultáneamente) en *Anthyllis* y *Retama*, aunque si en *Stipa*. En esta última, el desarrollo de la planta produjo diferencias significativas en el balance final de partición, pero no en los componentes individuales de partición. Por tanto, cuando la partición se expresa en base a la proyección de la copa, lo individuos más jóvenes, que representan la etapa vital más vulnerable a la escasez de recursos hídricos, no parecen ser más efectivos colectando lluvia en forma de escorrentía cortical.

Sin embargo, si la partición de lluvia se expresa respecto a la precipitación que en ausencia de la planta habría alcanzado la superficie del suelo que recibe el componente de partición (**razones de partición**) encontramos que, en las tres especies, con el desarrollo de la planta se produce una disminución significativa en la eficacia para colectar agua vía escorrentía cortical (efecto embudo). El efecto embudo es máximo en las plantas pequeñas, que por tanto son más eficaces colectando lluvia por esta vía y almacenándola directamente en el entorno de la raíces a salvo de la evaporación. Los valores del efecto embudo son de los más altos encontrados en la bibliografía, confirmando que en climas secos, las plantas parecen disponer de mecanismos que les permiten incrementar el aprovisionamiento de agua en los estadios iniciales del crecimiento.

5. **El estado** de la planta, en términos de vigor-senescencia, afectó de forma diferente a la partición de lluvia en cada especie y según cómo se expresen los volúmenes de partición:

Cuando los componentes de la partición se expresan **en base a la proyección de la copa** y en porcentaje de la precipitación total (%P), la senescencia en *Anthyllis* no produce variaciones significativas en el balance global de partición, pero sí lo hizo para el volumen de escorrentía cortical, cuyo promedio en las senescentes dobló al de las vigorosas. Por tanto, las ramas secas que permanecen durante periodos muy prologados sin desprenderse de la copa de *Anthyllis* parecen actuar como superficies colectoras de escorrentía cortical suplementarias, probablemente porque la ausencia de hojas disminuye el porcentaje de goteo y favorece la conducción de la lluvia por las ramas. Como consecuencia del marcado incremento en la producción de escorrentía cortical en las *Anthyllis* senescentes, la distribución del agua en el suelo bajo la copa podría verse marcadamente afectada: en las plantas senescentes mucha más cantidad de escorrentía cortical quedaría almacenada en el entorno de las raíces, lo que podría suponer una estrategia para favorecer la supervivencia de los individuos senescentes o sus retoños.

En *Stipa* no se encontraron diferencias significativas en el balance final de partición por efecto de la senescencia. La trascolación libre una vez normalizados sus datos (raíz cuadrada) sí fue significativamente diferente entre plantas vigorosas y senescentes, siendo más elevada en las últimas. Sin embargo, la senescencia apenas modificó la trascolación, que es la vía de agua que mejor podría aprovechar su sistema radicular superficial. Por tanto, la elevada cantidad de hojarasca que se acumula en la copa de *Stipa*, no parece aportar ningún beneficio, pero tampoco perjuicio a las plantas senescentes en cuanto a la redistribución del agua de lluvia. La hojarasca no genera un coste en la redistribución de la lluvia, aunque si podría aportar un beneficio al proteger el agua acumulada en el suelo bajo mata dificultando su evaporación.

Si el efecto de la senescencia se estudia expresando los volúmenes de partición respecto a la lluvia que en ausencia de la planta habría alcanzado la superficie del suelo que los recibe (**razones de partición**) se constata su dependencia hacia la edad de la planta, produciéndose una interacción entre la edad y el estado. En *Anthyllis* la senescencia dio lugar a una disminución significativa del efecto embudo en los tamaños medianos, pero apenas afectó al de las grandes. Lo mismo ocurre en *Stipa* con la razón de goteo.

6. Aunque **la escorrentía cortical** expresada en relación a la proyección de la copa supuso una cantidad menor respecto del resto de componentes líquidos de partición. Cuando se expresa en relación a la lluvia que habría alcanzado la superficie del suelo que lo recibe (efecto embudo) es la vía de agua al suelo más importante, incluso en *Stipa*.

7. La escorrentía cortical genera importantes heterogeneidades en la **distribución** espacial de la lluvia que alcanza el suelo. Estas heterogeneidades fueron máximas en las formaciones de *Anthyllis*, en donde el agua que alcanza la base del tallo llega a ser de media 200 veces superior a la lluvia que incide en los claros de vegetación. El marcado efecto embudo que muestran las especies vegetales creciendo bajo clima semiárido podría explicar en parte su supervivencia en condiciones de un marcado déficit hídrico entre precipitación y pérdidas por evapotranspiración propias de estos ambientes.

8. Las **propiedades de la copa** que resultaron estar más relacionadas con las razones de partición fueron las siguientes. En las tres especies, la porosidad de la copa fue el atributo más relacionado con la razón de goteo, siendo la relación entre ambos inversa. La razón del efecto

embudo (escorrentía cortical) se relacionó de forma inversa con el número de ramas exteriores en *Retama*, y en *Anthyllis* de forma directa con el cociente entre la proyección de la copa y el producto del área basal por la altura (proy / (AB*h)). No se encontró ninguna relación entre la razón del efecto embudo y la estructura de la copa en *Stipa*. Tampoco apareció ninguna propiedad de la copa relacionada con la razón de trascolación libre en ninguna de las tres especies.

9. Si se considera el proceso de partición dividido en los **periodos de mojado**, **saturación y secado** se observa que, en las tres especies, la escorrentía cortical y el goteo se producen principalmente durante el periodo de saturación. También es importante la cantidad de ambos que se produce durante el mojado de la copa. En cambio, las pérdidas por intercepción se producen principalmente durante el secado, siendo mucho menos importante durante el mojado y menos aún durante la saturación de la copa. Por tanto, el peso de cada componente de la partición en el reparto final, es diferente durante los periodos de mojado, saturación y secado. Estimar el reparto en uno de los periodos y extrapolar los resultados al resto puede introducir errores importantes en las estimaciones finales.

10. Las diferencias inter e intraespecíficas encontradas en los volúmenes finales de partición de lluvia sugieren que para estimar con precisión los componentes de la misma y el balance de agua a nivel de ladera o cuenca, conviene tener en cuenta los **datos florísticos y demográficos**. Las diferencias significativas encontradas en el efecto embudo asociadas a la especie, el tamaño y el estado de la planta demuestran que estos factores pueden originar una gran heterogeneidad en las entradas de agua y distribución de la lluvia en el suelo. Así el paisaje se configura como una matriz relativamente uniforme que recibe la lluvia, sobre la que se superpone un mosaico de entradas puntuales de agua en el suelo muy elevadas asociadas al efecto embudo de la planta, y por tanto a la base de los tallos, rodeadas de áreas que reciben menor cantidad de agua bajo la proyección de la copa, aisladas entre sí por las áreas en donde incide la lluvia directamente (los claros). Las áreas bajo la proyección de la copa, que son las que reciben menor cantidad de agua, están salpicadas de puntos calientes de goteo en los que la intensidad puede ser mayor que la de la lluvia. Por tanto, las plantas contribuyen a la diferenciación hidrológica y erosiva de las superficies del suelo en zonas áridas.

II. La dinámica de la partición de lluvia

11. En vegetación de porte arbustivo **los flujos de goteo y escorrentía cortical** se inician muy pronto, poco después de comenzar la lluvia; en cuestión de segundos para el goteo y de pocos minutos para la escorrentía cortical. Para que comience el primero no es necesario que se alcance la capacidad de la copa, pero sí para el segundo. El goteo se registró primero en *Retama* (3 s ± 3 s), después en *Anthyllis* (4,8 s ± 0,5 s) y finalmente en *Stipa* (13 s ± 14 s). En cambio, la escorrentía cortical comenzó primero en *Retama* (2 m ± 0,7 m), después en *Stipa* (3,3 m ± 1,5 m) y finalmente en *Anthyllis* (5 m ± 3 m). Estas dos últimas invirtieron su orden respecto al de aparición del goteo.

12. Los flujos de goteo y escorrentía cortical muestran un fenómeno de **histéresis**, de manera que para un determinado agua almacenada en la copa ambos flujos son más rápidos durante la lluvia que en secado. Por tanto, estos flujos no dependen solo del agua acumulada en la copa, sino también de que llueva, o no. Este comportamiento parece estar asociado al efecto de la precipitación (transmisión de energía cinética y sacudida de la copa) y a variaciones espaciales en el proceso de mojado y secado.

13. A nivel interespecífico, se puede concluir que *Retama* es más efectiva modificando la distribución de la lluvia en el suelo para lluvias cortas o de baja intensidad, ya que la partición se inicia para almacenes muy bajos y tiempos más cortos, alcanzándose el equilibrio mucho antes. En cambio, *Anthyllis* y *Stipa* serían más efectivas redistribuyendo lluvias de intensidades mayores, o más largas (ya que su inferior trascolación libre las permite interceptar más lluvia y redistribuirla).

14. A nivel intraespecífico, las plantas pequeñas tienen una estructura más lineal y menor capacidad en la copa, por lo que son más efectivas redistribuyendo las lluvias cortas o de baja intensidad. Esto permitirá a las plantas pequeñas sacar más ventaja de las lluvias efímeras. Las plantas grandes de la misma especie apenas podrán aprovechar estas lluvias porque la mayor parte del agua interceptada acabará evaporándose.

15. La función logística ha resultado adecuada para reproducir el comportamiento de las tasas de goteo y escorrentía cortical en función del agua acumulada en la copa, ya que por

una parte ha reproducido el patrón encontrado en el comportamiento de los flujos, y por otra, el valor de sus parámetros reproduce las diferencias empíricas observadas entre las especies.

16. Los **atributos de la copa** relacionados con la dinámica de partición no son "universales", dependen de la especie de que se trate. La dinámica de la partición de lluvia no está determinada básicamente por una única propiedad de la copa, sino por un conjunto de ellas y por sus interacciones. Además, están implicadas otras variables como las relacionadas con la precipitación (intensidad y duración de la lluvia) y las variables ambientales (viento, temperatura y humedad relativa).

17. Las **propiedades de la copa que gobiernan la dinámica** de partición son en primer lugar diferentes expresiones del agua almacenada en la copa: el almacén máximo *Cmax*, el mínimo *Cmin* y la diferencia entre ambos *Cmax-Cmin*. En menor grado también estuvieron implicados atributos relacionados con las dimensiones (área basal, altura) o el área proyectada de la planta (PAI).

18. La **estructura de la copa** parece influir más en la dinámica de aquel componente de partición que mejor puede ser aprovechado por el sistema radicular de la planta. Así en *Anthyllis* la dinámica de la escorrentía cortical estuvo relacionada con mayor número de atributos de la copa, que la de goteo; en el caso de *Stipa* es la dinámica del goteo la más afectada por la estructura de la planta; y en *Retama*, en donde la producción de escorrentía cortical y goteo es similar, la estructura de la copa influye por igual en la dinámica de ambos flujos.

19. La "rapidez" con la que los flujos de escorrentía cortical o goteo alcanzan la estabilización en lluvia, o pasan de disminuir rápida a lentamente en secado (**parámetro** *a*) está determinada por el almacén máximo *Cmax*, o por el agua transitoria *Cmax-Cmin*, según llueva o no, respectivamente, y no tanto por la estructura de la copa. Recordemos que el almacén máximo *Cmax* era el agua almacenada en la copa al final de la precipitación cuando el equilibrio entre entradas y salidas de agua se había alcanzado. El agua transitoria *Cmax* – *Cmin* es la diferencia entre el almacén máximo y el almacén mínimo *Cmin*, el cual era el agua almacenada en la copa cuando durante el secado el drenaje se hace despreciable.

El almacén en la copa cuando las tasas de escorrentía cortical o goteo pasan de un comportamiento exponencial a ralentizarse (**parámetro** c) mostró una estrecha relación con el almacén máximo *Cmax*.

Fue más difícil explicar el comportamiento de las tasas máximas de goteo y escorrentía cortical (**parámetros** *b*), ya que intervinieron varias propiedades de la copa y además parecen implicadas otras variables relacionadas con la precipitación (intensidad y duración de la lluvia). Aunque el efecto se estudió de forma indirecta, durante la lluvia la tasa máxima de escorrentía cortical o goteo parece estar determinada principalmente por la intensidad de la lluvia que intercepta la copa. En secado no, habiéndose conseguido explicar un porcentaje muy bajo del comportamiento de la tasa máxima de goteo en secado (32%), probablemente porque las condiciones ambientales, que no se han analizado, deben estar jugando un papel importante (temperatura, humedad relativa, viento).

20. El **análisis de sensibilidad** mostró que los parámetros relacionados con la porosidad de la copa p, la tasa máxima de goteo en lluvia bGp, la conductancia aerodinámica en ausencia de viento aga y el almacén en la copa para el cual en secado el flujo de escorrentía cortical pasa de un decrecimiento rápido a lento cSs son los parámetros para los que el modelo dinámico propuesto muestra una mayor sensibilidad. Estos parámetros están relacionados con la intensidad de la lluvia que alcanza la copa P(1-p), la porosidad de la copa p, el almacén mínimo *Cmin*, el número de ramas en la base, la altura de la planta h, el índice de área foliar LAI y la capacidad de la copa s (%Cmax).

21. Las variaciones inducidas en cualquiera de las variables estructurales precedentes tendrán un efecto importante en la partición de lluvia final. Por tanto, es necesario un mayor esfuerzo en la estimación de estas propiedades de la copa y especialmente en dilucidar la influencia de la intensidad de la precipitación en la dinámica de partición, al objeto de entender mejor la respuesta de la partición de lluvia en escenarios de cambio climático.

22. Modificaciones en las cubiertas vegetales que afecten a las propiedades de la copa enumeradas anteriormente, ya sea como consecuencia de cambios de uso del suelo, deforestaciones (incendios, etc), repoblaciones, entresacas, podas, etc, pueden tener importantes consecuencias en la dinámica de la partición de lluvia y como consecuencia afectar al balance de agua a nivel local e incluso regional.

23. Los ambientes semiáridos se caracterizan por una gran variabilidad en la cantidad y distribución de las precipitaciones. La partición de lluvia puede ser un mecanismo importante de aprovisionamiento de agua que permita a las plantas amortiguar y superar las restricciones hídricas propias de estos ambientes.

III. Líneas futuras de trabajo

Tanto en el ámbito del modelo, como de la comprensión del proceso de partición, la principal cuestión que ha quedado por dilucidar es el efecto de la intensidad de la precipitación en la dinámica de partición. A la vista de los resultados obtenidos en las exploraciones indirectas realizadas, la intensidad de la lluvia modifica notablemente el reparto final. Por otra parte, la importancia de la duración relativa de los tres periodos de un evento (mojado, saturación y secado) en los volúmenes finales de partición que genera la planta muestra la dificultad de modelar este proceso con lluvias reales. En las lluvias naturales los periodos de estabilidad en la intensidad de la precipitación suelen ser muy cortos, y las transiciones entre los periodos de mojado, saturación y secado y viceversa, muy frecuentes, todo ello dentro de un mismo evento. Por ello es necesario incluir como variable exógena e implícita en el modelo a la propia intensidad de la precipitación, aspecto que constituiría el paso siguiente al trabajo desarrollado en esta Tesis.

Otros aspectos que sería interesante explorar son: i) Determinar la importancia de la escorrentía cortical para la supervivencia de la planta de clima semiárido. ii) Identificar cómo influyen las variables ambientales (viento, temperatura, humedad relativa) en el reparto. iii) Mejorar las estimas de evaporación que realiza el modelo. iv) Ampliar el análisis de sensibilidad, variando varios parámetros simultáneamente. v) Explorar el efecto de cambios en la resolución temporal. vi) Validación de las funciones propuestas en ambiente natural y lluvias reales no simuladas.

Chapter 9.

General Conclusions

I. Final volumes of rainfall partition

1. Rainfall inter- and intra-specific redistribution **varies widely**. This variability is the consequence of the effects of three factors: i) inherent variability in plant canopy structure, ii) precipitation characteristics (duration and intensity) and iii) environmental conditions (wind, temperature, relative humidity). This Ph.D. thesis studies the canopy effect, however, the last two are not explicitly analysed. The variability inherent in each factor must be identified and separated maintaining constant the others. In this sense, partitioning experiments with simulated rainfall may be a tool in overcoming difficulties associated with keeping micrometeorological variables constant. Furthermore, the duration of the stationary or equilibrium state during the rainy period is very influential on the final distribution of stemflow and canopy drip, so this source of variability must also be controlled, for which simulated rainfall may again be of help.

2. **The final balance** of the partition is specific to the species, throughfall being the most important component. Most of the water reaches the ground in the form of canopy drip in *Anthyllis* and *Stipa* (41% y 61%), while in *Retama* it is mostly free throughfall (45%). These preferential ways of partitioning are the result of canopy structure. The complexity of the *Anthyllis* and *Stipa* canopies favours dripping. On the other hand, the loose, linear structure of *Retama* favours free throughfall.

3. In semiarid climates, there seems to be a close relationship between the **organisation of the aerial and underground structures of the plant**, with more effective canopies that convey rainfall in the way that can best be made use of by the root system. At least in *Anthyllis cytisoides*, *Stipa tenacissima* and *Retama sphaerocarpa*, a close association is observed between preferential partitioning ways and the organisation of the plant root system.

Retama has a very open, linear canopy structure and double root system (superficial and deep). As a result of the loose structure in the aerial part, the main component of partitioning is free throughfall and of the three, it is the species that produces the most stemflow. Its superficial root system enables it to make use of a high percentage of free throughfall, while the deep roots can go down to 25 m, facilitating penetration of the abundant stemflow toward the deep soil layers.

Stipa has a very dense, matted aerial structure and a superficial root system. As a result of the complexity of the canopy, the main component of partition is canopy drip, which is used by its superficial root system more effective, providing it with rapid access to rainfall.

Anthyllis integrates the canopy characteristics of the above two species: a linear branch system heading toward the main stem, crowned by a dense leaf canopy. Its root system is deep (2.5 m) but not as deep as the *Retama*'s. As a result of the canopy structure, its production of canopy drip and stemflow is intermediate. *Anthyllis*, the root system of which reaches an intermediate depth compared to the other two species, has intermediate stemflow values (%P). However, the volume of stemflow generated is high in a general context and its deep root system circulates it down to the deepest soil layers where it becomes a reservoir of water important to the survival of the plant.

4. The **effect of plant size** (age) on rainfall partition depends on how the final volumes are expressed:

When partition components were expressed **based on canopy projection area** and as a percentage of total precipitation (%P), plant growth did not produce significant variation in the overall balance of rainfall partition (that is, in the distribution of the four components, taking them all together) in *Anthyllis* or *Retama*, although it did in *Stipa*. In the latter, plant development did produce significant differences in the overall balance of partition, but not in the individual partition components. Therefore, when partitioning is expressed on the basis of canopy projection, the youngest individuals, which represent the stage of life most vulnerable to a shortage of water resources, do not seem to be more effective collecting rainfall in the form of stemflow.

However, if rainfall partition is expressed with regard to the precipitation which would have reached the ground receiving the partition component in absence of the plant (**partition ratios**) we find that, for the three species, there is a significant decrease in its effectiveness in collecting water from stemflow (funnel effect) with plant development. The funnel effect is strongest in small plants, which therefore are more efficient collecting rainfall by this way and storing it directly in the area surrounding the roots safe from evaporation. Funnel effect values are among the highest found in the bibliography, confirming that in dry climates, plants seem to have mechanisms that enable them to increase the water supply in the initial stages of growth.

5. **Plant condition or state**, in terms of vigour/senescence, affected rainfall partition differently in each species and depending on how the partition volumes are expressed.

When the partition components are expressed on canopy projection area basis and as a percentage of total precipitation (%P), senescence in *Anthyllis* produced no significant variations in the overall balance of partition, although it did in stemflow volume, for which the average in senescent plants doubled that of vigorous plants. Therefore, the dry branches remaining for long periods without falling out of the *Anthyllis* canopy seem to act as supplementary collecting surfaces for stemflow, probably because the absence of leaves diminishes the percentage of drip and favours carrying the rainfall along the branches. As a result of the marked increase in production of stemflow in senescent *Anthyllis*, the distribution of water in the soil under the canopy is strongly affected: in senescent plants, much more stemflow is stored around the roots, which could mean a strategy favouring survival of senescent individuals or their shoots.

In *Stipa*, no significant differences from the effect of senescence were found in the overall partition balance. However, once the data had been normalized (square root), free throughfall was significantly higher in vigorous than in senescent plants. Senescence hardly affected throughfall, which is the way water is made best use of by its superficial root system. Therefore, the large amount of dead leaves (litterfall) that accumulates in the *Stipa* canopy does not contribute any particular benefit, but neither does it hurt senescent plants insofar as redistribution of water from rainfall. Dead leaves do not generate any cost in the redistribution of rainfall, although it might provide some benefit by protecting the water accumulated in the soil underneath the plant and making evaporation more difficult.

If the effect of senescence is studied expressing the partition volume in terms of the rainfall which would have reached the ground that receives it in the absence of the plant (**partition ratios**) its dependence on the age of the plant is demonstrated, producing an interaction between age and condition. Senescence of *Anthyllis* gave rise to a significant decrease of the funnel effect in medium sizes, but hardly affected the large ones. The same was true of the drip rate in *Stipa*.

6. **Stemflow** expressed with regard to canopy projection was less than the rest of the liquid partition components. However, when expressed with regard to the rainfall that would have reached the ground (funnel effect), it is the most important input of water into the soil, even in *Stipa*.

7. Stemflow generates important heterogeneities in the **spatial distribution of the rainfall** that reaches the ground. These heterogeneities were highest in the *Anthyllis* stands, where water reaching the base of the stem averaged up to 200 times more than the incident rainfall in clearings in vegetation. The marked funnel effect shown in plant species growing in a semiarid climate could partly explain their survival under the conditions of considerable water deficits between precipitation and evapotranspiration losses typical of these environments.

8. Canopy properties resulting from its relationship with partition ratios were the following: In all three species, there is an inverse relationship between drip rate and canopy porosity, the attribute most closely related. The funnel ratio (stemflow) was inversely related to the number of outer branches in *Retama* and in *Anthyllis* was directly related to the quotient of the canopy projection and the product of the basal area by height (proy / (AB*h)). No relationship between the funnel ratio and canopy structure was found in *Stipa*. Nor did any canopy property appear to be related to the free throughfall ratio in any of the three species.

9. If partitioning is divided into periods of wetting, saturation and drying, stemflow and canopy drip are observed to be produced mainly during the saturation period in all three species. The amount of both produced while the canopy is being wetted is also important. On the other hand, the weight of each partition component in the final distribution is different during the periods of wetting, saturation and drying. Therefore, estimating the distribution in

one of the periods and extrapolating the results to the rest can introduce significant errors in the final estimation.

10. The inter and intra-species differences found in the final volume of rainfall partition suggest that **floristic and demographic data** should be taken into account to accurately estimate rainfall partition components and water balances at slope or basin scale. The significant differences found in the funnel ratios, associated to species, size and plant state demonstrate that these factors cause strong heterogeneity in soil water input and rainfall distribution. The landscape is thus configured as a relatively uniform matrix that receives rainfall, on which a mosaic is superimposed of very high punctual water input into soil associated with the plant funnel effect, and therefore to stem basal area, which are surrounded by areas that receive less water located under the canopy projection, and the latter are isolated from each other by areas where rain is directly incident (clearings). The areas under the plant canopy projection, which are the areas that receive less water, are splashed from canopy-drip points where the intensity may be greater than the rainfall. Plants therefore contribute to hydrological and erosive differentiation of ground surface in arid zones.

II. Rainfall partition dynamics

11. In bush-like vegetation, **stemflow and canopy drip flows** begin very early, shortly after it starts to rain, in a matter of seconds, for canopy drip and a few minutes for stemflow. Although canopy capacity need not be reached for the first to occur, it must be for the second. Canopy drip was recorded first in *Retama* (3 s \pm 3 s), then in *Anthyllis* (4.8 s \pm 0.5 s) and finally in *Stipa* (13 s \pm 14 s). On the other hand, stemflow began first in *Retama* (2 m \pm 0.7 m), then in *Stipa* (3.3 m \pm 1.5 m) and finally in *Anthyllis* (5 m \pm 3 m), the last two reversing the order of appearance of canopy drip.

12. Canopy drip and stemflow fluxes show hysteresis, so that, for a certain amount of water stored in the canopy, both flows are faster while it is raining than when dry. Therefore, these flows do not depend only on water storage in the canopy, but also on whether it rains or not. This behaviour seems to be associated with the effect of precipitation (transmission of kinetic energy and shaking of the canopy) and spatial variations in the process of wetting and drying.

13. From an **interspecies point of view**, it may be concluded that *Retama* is more effective in modifying rainfall distribution on the ground for short or low-intensity rainfalls, since partitioning begins with very small canopy storage and very short time periods, reaching equilibrium much sooner. On the other hand, *Anthyllis* and *Stipa* would be more effective redistributing higher-intensity or longer rainfalls (since their lower free throughfall enables them to intercept and redistribute more rainfall).

14. From the **intraspecies** point of view, small plants have a more linear structure and less canopy capacity, so they are more effective redistributing short or low-intensity rainfalls. This enables small plants to make better use of ephemeral rainfall. Large plants of the same species could hardly take advantage of such rainfall because most of the water intercepted ends up evaporating.

15. **The logistic function** was good enough to reproduce the behaviour of the canopy drip and stemflow rates based on water accumulated in the canopy, since on one hand, it reproduced the pattern found in flow behaviour and on the other, the value of their parameters reproduces the empirical differences observed among the species.

16. **Canopy attributes** related to the dynamics of partition are not "universal", and depend on the particular species. The dynamics of rainfall partition are not mainly determined by any single canopy property, but by a set of them and their interaction. Furthermore, other variables, such as those related to precipitation (intensity and duration of rainfall) and environment (wind, temperature and relative humidity) are also involved.

17. The **canopy properties governing the dynamics** of partitioning are mainly different expressions related with water storage: maximum storage *Cmax*, minimum storage *Cmin* and the difference between them *Cmax-Cmin*. To a lesser degree, attributes related to size (basal area, height) and projected area index (PAI), are also involved.

18. **Canopy structure** seems to influence most the dynamics of whichever component of partition can best be made use of by the plant's root system. Thus, in *Anthyllis* stemflow dynamics was related to more canopy attributes than canopy drip; in *Stipa*, canopy drip dynamics was the most affected by the plant structure, and in *Retama*, where the production

of stemflow and canopy drip are similar, canopy structure influence on the dynamics of both flows is the same.

19. The "speed" at which stemflow or canopy drip become stable during rainfall, or slow down from fast to slow when drying (**Parameter a**) is determined by maximum storage *Cmax*, or by transient water *Cmax-Cmin*, depending on whether it is raining or not, respectively, and not as much by canopy structure. Let us recall that maximum storage *Cmax* is water stored in the canopy at the end of precipitation when equilibrium between water input and output has been reached. Transient water *Cmax-Cmin* is the difference between maximum stored and minimum stored *Cmin*, which is the water stored in the canopy when drainage becomes negligible during drying.

Canopy storage when stemflow or canopy drip rates change from fast to slow (**Parameter c**) demonstrated a close relationship to maximum storage *Cmax*.

It was more difficult to explain the behaviour of the maximum canopy drip and stemflow rates (**Parameters** b), since several canopy properties are involved as well as other variables related to precipitation (intensity and duration of rainfall). Although the effect was studied indirectly, during rainfall, the maximum rate of stemflow or canopy drip seems to be mainly determined by the rainfall intensity intercepted by the canopy. During drying, only a small percentage of the behaviour of the maximum canopy drip rate (32%) could be explained, probably because unanalysed environmental conditions (temperature, relative humidity, wind) are playing an important role.

20. The **sensitivity analysis** showed that the dynamic model proposed shows the greatest sensitivity for parameters related to canopy porosity p, maximum canopy drip rate during rainfall bGp, aerodynamic conductance in absence of wind *aga* and canopy storage for which the stemflow decreases from fast to slow rate during drying *cSs*. These parameters are related to rainfall intensity in the canopy P(1-p), canopy porosity p, minimum storage *Cmin*, the number of branches at the base, plant height h, leaf area index LAI and canopy capacity s (%Cmax).

21. The variations induced in any of the above structural variables will have a significant effect on the final rainfall partition. Therefore, a greater effort must be made to

estimate these canopy properties and especially to clarify the influence of precipitation intensity on partition dynamics in order to better understand the response of rainfall partition in climate change scenarios.

22. Modifications in vegetation that affect the canopy properties enumerated above, whether as the consequence of changes in land use, deforestations (fire, etc), reforestation, thinning, pruning, etc., may have significant consequences in the dynamics of rainfall partition and as a result affect the local and even regional water balance.

23. Semiarid environments are characterized by wide variation in amount and distribution of precipitation. The rainfall partition may be an important mechanism for supplying water that enables plants to mitigate and overcome water limitations typical of such environments.

III. Future lines of work

Both in the scope of the model and for an understanding of the partition process, the main question that remains to be elucidated is the effect of rainfall intensity on partition dynamics. In view of the results obtained in the indirect explorations carried out, rainfall intensity modifies considerably the final water redistribution. On the other hand, the importance of the relative duration of the three periods of an event (wetting, saturation and drying) in explaining the final partition volumes generated by a plant shows how hard it is to model this process with real rainfall. In natural rainfall the periods of stable precipitation intensity are extremely brief and the transitions between wetting, saturation and drying periods and vice versa, very frequent, all during a single event. Therefore, an exogenous variable implicit in the precipitation intensity itself must be included in the model, a point that would be the next step after the work done for this Thesis.

Other points that it would be of interest to explore are: i) Elucidate the importance of stemflow for plant survival under semiarid or arid climates. ii) Identify better how environmental variables (wind, temperature, relative humidity) influence water redistribution. iii) Improve the model evaporation estimates. iv) Widen the sensitivity analysis, by varying several parameters at the same time. v) Explore the effect of changes in temporal resolution.

vi) Validate the functions proposed under natural conditions and real rainfalls instead of simulated.

- Aboal, J.R., Jiménez, M.S., Morales, D. & Gil, P. 2000. Effects of thinning on throughfall in Canary Islands pine forest: the role of fog. *Journal of Hydrology*, 238: 218-230.
- Aboal, J.R., Morales, D., Hernández, M. & Jiménez, M.S. 1999. The measurement and modelling of the variation of stemflow in a laurel forest in Tenerife, Canary Islands. *Journal of Hydrology*, 221: 161-175.
- Armstrong, C.L. & Mitchell, J.K. 1988. Plant canopy characteristics and processes which affect transformation of rainfall properties. *Transactions of The Asae*, 31 (5): 1400-1409.
- Asdak, C., Jarvis, P.G. & Van Gardingen, P. 1998. Evaporation of intercepted precipitation based on an energy balance in unlogged and logged forest areas of central Kalimantan, Indonesia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 92: 173-180.
- Aston, A.R. 1979. Rainfall interception by eight small trees. *Journal of Hydrology*, 42: 383-396.
- Auerswald, K. 1986. A Swanson-Type rainfall simulator for erosion studies. *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft*, 49: 224-225.
- Balaguer, L., Pugnaire, F.I., Martínez-Ferri, E., Armas, C., Valladares, F., Manrique, E. 2002. Ecophysiological significance of chlorophyll loss and reduced photochemical efficiency under extreme aridity in *Stipa tenacissima* L. *Plant and Soil*, 240: 343-352.
- Belmonte Serrato, F. & Romero Díaz, A. 1994. Distribución de flujos de agua en el proceso de interceptación en cuatro especies vegetales mediterráneas y su relación con la cantidad de agua disponible en el suelo. En: *Geomorfología en España*. Arnáez, J.,

García Ruiz, J. M. & Gómez Villar, A. (Eds.), Logroño. Sociedad Española de Geomorfología, 201-210 pp.

- Belmonte Serrato, F. 1997. Interceptación en bosque y matorral mediterráneo semiárido:Balance hídrico y distribución espacial de la lluvia neta. Tesis Doctoral, Universidad de Murcia. 375 pp.
- Belmonte Serrato, F. & Romero Díaz, A. 1998a. A simple technique for measuring rainfall interception by a small shrub: "interception flow collection box". *Hydrological Processes*, 12: 471-481.
- Belmonte Serrato, F. & Romero Díaz, A. 1998b. Modelos y técnicas en interceptación. *Cuadernos Técnicos de la Sociedad Española de Geomorfología*, 5-29.
- Bellot, J. & Escarré, A. 1998. Stemflow and throughfall determination in a resprouted Mediterranean holm-oak forest. *Annales des sciences forestières*, 55: 847-865.
- Bellot, J., Ávila, A., & Rodrigo, A., 1999. Throughfall and stemflow. In *Ecology of Mediterranean evergreen oak forest. Ecological Studies*, Vol. 137. Rodá, F., Retana, J., Gracia, C. & Bellot, J. (Eds.). Berlin. 209-222 pp.
- Berthouex, P.M & Brown, L. C. 2002. Statistics for environmental engineers. Lewis Publisher. 2° Edition . USA. PDF. 463 pp.
- Beutner, E.L., Gaebe, R.R. & Horton, R.E. 1940. Sprinkled-plot runoff and infiltration experiments on Arizona desert soil. *Transactions-American Geophysical Union*, 21: 550-558.
- Bochet, E., Poesen, J. & Rubio, J.L. 2002. Influence of plant morfology on splash erosion in a Mediterranean matorral. *Zeitschrift für Geomorphologie*, 46 (2): 223-243.
- Bouten, O.W., Schaap, M. G., Aerts, J. & Vermetten, A. W. M. 1996. Monitoring and modelling canopy water storage amounts in support of atmospheric deposition studies. *Journal of Hydrology*, 181: 305-321.

- Box, G.E. P. & Cox, D.R. 1964. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society*, Series B, 26, 211.
- Brandt, C.J. 1989. The size distribution of troughfall drops under vegetation canopies. *Catena*, 16: 507-524.
- Brandt, C.J. 1990. Simulation of the size distribution and erosivity of raindrops and throughfall drops. *Earth Surface Processes and Landforms*, 15: 687-698.
- Brandt, C.J & Thornes, J.B. 1996. Mediterranean desertification and land use. John Wiley & Sons. Reino Unido. 552 pp.
- Braun-Blanquet, J. 1964. Fitosociología: bases para el estudio de las comunidades vegetales. (1979) H. Blume. Pp. 653 y 693.
- Bunham, K. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical Information-Theoretic Approach. Springer. USA. 488 pp.
- Calder, I.R. 1990. Rainfall interception from short vegetation The "Wet Surface" lysimeter experiment. In *Evaporation in the Uplands*. Wiley Ed. Chichester: 60-75.
- Calder, I.R. 1986. A stochastic model of rainfall interception. *Journal of Hydrology*, 89: 65-71.
- Calder, I.R. 1996. Dependence of rainfall interception on drop size: 1. Development of the two-layer stochastic model. *Journal of Hydrology*, 185: 363-378.
- Calvo, R.M°, González, J.L., Pérez, S. 1994. Manual de modelos no lineales en los ámbitos agronómico, ganadero y forestal. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid. 110 pp.
- Calvo, A., Gisbert, J.M. & Romero, M., 1988. Un simulador de lluvia portátil de fácil construcción. En Métodos y técnicas para la medición en el campo de procesos

geomorfológicos. Vertientes, precipitación y arroyada. Sala, M. & Gallart, F. (Eds.), Sociedad Española de Geomorfología, Barcelona, pp. 6-15.

- Carlyle-Moses, D.E. & Price, A.G. 1999. An evaluation of the Gash interception model in a northern hardwood stand. *Journal of Hydrology*, 214: 103-110.
- Carlyle-Moses, D.E. 2004. Throughfall, stemflow and canopy interception loss fluxes in a semi-arid Sierra Madre Oriental matorral community. *Journal of Arid Environments*, 58: 181-202.
- Cela *et al.* 1994. Real Academia Española. Diccionario de la Lengua Española. Espasa Calpe, S.A. Madrid.
- Cerdá, A. 1993. La infiltración en los suelos del país valenciano. Factores y variaciones espacio temporales. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia, Valencia. España.
- Costa, M., Peris, J.B, & Stübing, G. 1988. Datos sobre los espartales de la Península Ibérica (*Stipion tenacissimae* Rivas-Martínez 1977). *Documents phytosociologiques*, XI: 401-415.
- Crockford, R.H. & Richardson, D.P. 2000. Partitioning of rainfall into throughfall, stemflow and interception: effect of forest type, ground cover and climate. *Hydrological Processes*, 14 (16-17): 2903-2920.
- Crockford, R.H. & Johnson, M.E. 1983. Some errors in the measurement of precipitation, throughfall and stemflow and the implications for estimation of interception. In *Institute of Engineers (Eds.)*, 13. Hydrology and Water Resources Symposium, Hobart, Tasmania, Australia, pp. 236-242.
- Crockford, R.H. & Richardson, D.P. 1990. Partitioning of rainfall in a eucalipt forest and pine plantation in southeastern Australia: II stemflow and factors affecting stemflow in a dry sclerophyll encalypt forest and a *Pinus radiata* plantation. *Hydrological Processes*, 4: 145-155.
- Chapman, G. 1948. Size of raindrops and their striking force at the soil surface in a red pine plantation. *Transaction of the American Geophysical Union*, 29 (5): 664-660.
- De Bano, L.F. 1981. Water repellent soils: state of the art. General Technical Report PSW-46. USDA 21. Berkeley.
- De Bolós, O. & Vigo, J. 1984. Flora dels Paisos Catalans. Vol. I. Editorial Barcino, Barcelona.
- De Ploey, J. 1984. Rainfall simulation, runoff and soil erosion. De Ploey, J. Ed. Catena supplement, 4. 214 pp
- De Ploey, J. 1981. Crusting and time-dependent rainwash mechanims on loamy soil. In *Soil Conservation: Problems and Prospects*. Morgan, R.P.C. (Ed.). Wiley, pp. 139-152. 576 pp.
- De Ploey, J. 1982. A stemflow equation for grasses and similar vegetation. *Catena*, 9 139-152.
- De Soyza, A.G., Whitford, W.G., Martínez-Meza, E. & Van Zee, J.W. 2002. Variation in Creosotebush (*Larrea tridentata*) canopy morphology in relation to habitat, soil fertility and associated annual plant communities. *American Midland Naturalist*, 137 (1): 13-26.
- Delfs, J. Interception and stemflow in stands of norway spruce and beech in west Germany. Sopper, W. E. & Lull H. W. 1[1], 179-185. 1967. Great Britain, Pergamon Press.
- Deroiche, A. 1996. Estimation et modelisation des composantes du bilan hydrique chez differentes formations arborees, arbustives et herbacees mediterraneennes. Tesis Doctoral.
- Djebaili, S. 1988. Connaissances actuelles sur l'alfa (*Stipa tenacissima* L) : auto-écologie, phenologie, productivité et veleur nutritive. *Biocénoses*, 3(1/2): 43-53. Alger.

- Domingo, F., Puigdefábregas, J., Clark, S.C., Incoll, L.D., Lockwood, J.G. 1991. Plant physiological behaviour in relation to water in a semiarid environment in Southeast Spain. Conference Proceeding. Kienitz, G., Milly, P.C.D., Van Genuchten, M.Th., Rosbjerg, D. & Shuttleworth, W.J. Eds. IAHS Publication No.204
- Domingo, F., Puigdefábregas, J., Moro M.J., Bellot, J. 1994. Role of vegetation cover in the biogeochemical balances of a small afforested catchment in southeastern Spain. *Journal of Hydrology*, 159: 275 289.
- Domingo, F., Sánchez, G., Moro, M.J., Brenner, A.J. & Puigdefábregas, J. 1998. Measurement and modelling of rainfall interception by three semiarid canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 91: 275-292.
- Draper, N.R. & Smith H. 1998. Applied Regression analysis, 3rd ed. John Wiley. New York. XVII, 706 pp.
- Dunkerley, D.L. 1999. Plant canopy interception of rainfall and its significance in a banded landscape, arid western New South wales, Australia. *Water Resources Research*, 35 (5): 1581-1586.
- Dunkerley, D.L. & Booth, T.L. 1999. Plant canopy interception of rainfall and its significance in a banded landscape, arid western New South Wales, Australia. *Water Resources Research*, 35 (5): 1581-1586.
- Durocher, M.G. 1990. Monitoring special variability of forest interception. *Hydrological Processes*, 4: 215-229.
- Ellison, W.D. 1947. Soil erosion studies. II. Soil detachment hazard by raindrop impact. *Agricultural Engineering*, 28: 197-201.
- Enright, N.T. 1987. Stemflow as a nutrient source for nikau palm (*Rhopalostylis sapida*) in a New Zealand forest. *Australian Journal of Ecology*, 12: 17-24.

- Epema, G.F. & Riezebos, H.Th. 1983. Fall velocity of waterdrops at different heights as a factor influencing erosivity of simulated rain. *Catena Supplement*, 4: 1-17.
- Fleischbein, K., Wilcke, W., Goller, R., Böhm, P., Valarezo, C., Zech, W. & Küchler, A.W. 2005. Rainfall interception in a lower montane forest in Ecuador: effects of canopy properties. *Hydrological Processes*, in press.
- Ford, E.D. & Deans, J.D. 1978. The effects of canopy structure on stemflow, throughfall and interception loss in a young Sitka Spruce plantation. *Journal of Applied Ecology*, 15: 905-917.
- Fox, J. 1991. Regression diagnostics. Newbury Park, CA: Sage Publications.
- Gash, J.H.C. 1979. An analytical model of rainfall interception by forest. *Quarterly journal of the Royal Meteorological Society*, 105 (443): 43-55.
- Gash, J. H.C., Lloyd, C.R. & Lachaud, G. 1995. Estimating sparse forest rainfall interception with an analytical model. *Journal of Hydrology*, 170: 79-86.
- Gash, J.H.C. & Morton, A.J. 1978. An application of the Rutter model to the estimation of the interception loss from thetford forest. *Journal of Hydrology*, 38: 49-58.
- Gash, J.H.C. 1979. An analytical model of rainfall interception by forest. *Quarterly journal of the Royal Meteorological Society*, 105 (443): 43-55.
- Gash, J.H.C., Wright, I.R. & Lloyd, C.R. 1980. Comparative estimates of interception loss from three coniferous forest in Great Britain. *Journal of Hydrology*, 48: 89-105.
- Glover, J. & Gwynne, M.D. 1962. Light rainfall and plant survival in East Africa I. Maize. *Journal of Ecology*, 50: 111-118.
- Glover, P.E., Glovre, J. & Gwynne, M.D. 1962. Light rainfall and plant survival in E. AfricaII. Dry grassland vegetation. *Journal of Ecology*, 50 (1): 199-206.

Gómez, J. A., Giraldez, J. V. & Fereres, E. 2001. Rainfall interception by olive trees in relation to leaf area. *Agricultural Water Management*, 49: 65-76.

Goodall, D. 1965. Plot-less test of interspecific associations. Journal of Ecology, 53: 197-210.

- Green, S. B. 1991. How many subjects does it take to do a regression analysis? Multivariate Behavioural Research, 26: 449-510.
- Gunn, R. & Kinzer, G.D. 1949. The terminal velocity of fall for water droplets in stagnant air. *Journal of Meteorology*, 6: 243-248.
- Gutiérrez, L. 2000. Estructura y productividad de la vegetación de estepa mediterránea semiárida en relación con la variabilidad climática: el sistema de ladera en Rambla Honda (Almería). Tesis Doctoral. Universidad de Almería. Almería.
- Haase, P., Pugnaire, F.I., Clark, S.C., Incoll, L.D. 1997. Spatial pattern in Anthyllis cytisoides shrubland on abandoned land in southeastern Spain. Journal of vegetation science, 8: 627-634.
- Haase, P., Pugnaire, F.I., Clark, S.C. & Incoll, L.D. 1996a. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 7: 527-534.
- Haase, P., Pugnaire, F.I., Fernández, J.M., Puigdefábregas, J., Clark, S.C. & Incoll, L.D.
 1996b. An investigation of rooting depth of the semiarid shrub *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. by labelling of ground water with a chemical tracer. *Journal of Hydrology*, 177: 23-31.
- Hall, R.L. & Calder, I.R. 1993. Drop size modification by forest canopies: measurements using a disdrometer. *Journal of Geophysical Research*, 98 (D 10): 18.465-18.470.
- Hanchi, A. & Rapp, M. 1997. Stemflow determination in forest stands. *Forest Ecology and Management*, 97 (3): 231-235.

- Helvey, J.D. & Patric, J.H. 1965. Canopy and litter interception of rainfall by hardwoods of eastern United States. *Water Resources Research*, 2 (1): 193-206.
- Herwitz, S.R. & Levia, D.F. 1997. Mid-winter stemflow drainage from bigtooth Aspen (Populus grandidentata mishx.) in central Massachusetts. *Hydrological Processes*, 11: 169-175.
- Herwitz, S.R. 1993. Stemflow influences on the formation of solution pipes in Bermuda eolianite. *Geomorphology*, 6: 253-271.
- Herwitz, S.R. 1985. Interception storage capacities of tropical rainforest canopy trees. *Journal of Hydrology*, 77: 237-252.
- Herwitz, S.R. 1986. Infiltration excess caused by stemflow in a cyclone-prone tropical rainforest. *Earth Surface Processes and Landforms*, 11: 401-412.
- Hirschi, M.C., Mitchell, J.K., Freezor, D.R. & Lesikar, B.J. 1990. Microcomputer-Controlled Laboratory Rainfall Simulator. *Transactions of the ASAE*, 33 (6): 1950-1953.
- Horton, R.E. 1919. Rainfall interception. Monthly Weather Review, 47: 603-623.
- Hudson, N. 1963. Raindrop characteristics in south central United States. Rhodesian *Journal* of Agricultural Research, 1: 6-11.
- Hutjes, R.W.A., Wierda, A. & Veen, A.W.L. 1990. Rainfall interception in the Tai forest, Ivory Coast: application of two simulation models to a humid tropical system. *Journal* of Hydrology, 114: 259-275.
- Imeson, A.C., Kwaad, F.J.P.M., Verstraten, J.M. 1982. The relationship of soil physical and chemical properties to the development of badlands in Morocco. In *Badland Geomorphology and Piping*. Bryan, R.B. & Yair, A. (Eds.), pp. 47-70.
- Jackson, I.J. 1975. Relationships between rainfall parameters and interception by tropical forest. *Journal of Hydrology*, 24: 215-238.

- Jackson, I.J. 1975. The relationships between rainfall parameters and interception by tropical forest. *Journal of Hydrology*, 24: 215-238.
- Jarvis, P.G., James, G.B. & Landsberg, J.J. 1976. Coniferous forest. Montheith, J.L. Ed. Vegetation and the Atmosphere, Vol. 2 pp. 171-240. Academic Press. London.
- Jeffers, J.N.R., 1991. Modelos en ecología. 1991. Biblioteca científica KenoGard. Oikos-tau, S.A. Barcelona. 96 pp.
- Jeffers, J.N.R., 1998. Practitioner's handbook on the modelling of dynamic change in ecosystems. John Wiley & Sons. UK, 181 pp.
- Jetten, V. G. 1996. Interception of tropical rain forest: performance of a canopy water balance model. *Hydrological Processes*, 10: 671-685.
- Kittredge, J., Loughead, H.J. & Mazurak, A. 1941. Interception and stemflow in a pine plantation. *Journal of Forestry*, 39: 505-522.
- Kittredge, J., 1948. Interception and Stem flow. In *Forest influences*. Mc. Graw Hill, New York, pp. 99-114.
- Klaassen, W., Bosveld, F. & De Water, E. 1998. Water storage and evaporation as constituents of rainfall interception. *Journal of Hydrology*, 212-213: 36-50.
- Kleijn, W.B., Oster, J.D. & Cook, N. 1979. A rainfall simulator with non repetitious movement of drop outlets. *Soil Science Society of America journal*, 46: 93-99.
- Kunkel, G. 1993. Flórula del desierto almeriense. Colección Investigación. Ecología y Medio Ambiente. Instituto de Estudios Almerienses.
- Lacoste, L. 1955. Répartition et conditions climatiques des nappes alfaières. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 90 (3-4): 362-368.

- Lázaro, R., Rodrigo, F. S., Gutiérrez Carretero, L., Domingo, F., Puigdefábregas, J. 2001. Analysis of a 30-year rainfall record (1967-1997) in semi-arid SE Spain for implications on vegetation. *Journal of Arid Environments*, 48: 373 - 395.
- Laws, J.O. & Parsons, D.A. 1943. The relation of raindrop-size to intensity. *Transactions American Geophysical Union*, 24: 452-459.
- Laws, J.O. 1941. Measurements of the fall-velocity of water-drops and raindrops. *Transaction* of the American Geophysical Union, 22: 709-721.
- Leathan, P. & Riesbol, H.S. 1950. Infiltration and retention test as related to spillway design floods. *Transaction of the American Geophysical Union*, 31 (2): 234-242.
- Legendre, L. & Legendre, P. 1983. Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling 3. Elsevier Scientific Publishing Company. 419 pp.
- Leonard, R.E. 1961. Net precipitation in a northern hardwood forest. *Journal of Geophysical Research*, 66 (8): 2417-2421.
- Leonard, R.E. 1967. Mathematical theory of interception. Sopper, W. E. & Lull H. W. 1[1], 131-136. Great Britain, Symposium Publications Divition. Pergamon Press.
- Levia, D.F. & Frost, E.E. 2003. A review and evaluation of stemflow literature in the hydrologic and biogeochemical cycles of forested and agricultural ecosystems. *Journal of Hydrology*, 274: 1-29.
- Levia, D.F. 2004. Differential winter stemflow generation under constrasting storm conditions in a southern New England broad-leaved deciduous forest. *Hydrological Processes*, 18: 1105-1112.
- Leyton, L., Reynolds, E.R.C. & Thompson, F.B. 1967. Rainfall interception in forest and moorland. Sopper, W. E. & Lull H. W. 1[1], 163-178. Great Britain, Pergamon Press.

- Linsley, R.K., Kohler, M.A. & Paulhus, J.L. 1949. Applied Hydrology. McGraw-Hill Book Co., New York, 686 pp.
- Liu, 0. S. 1997. A new model for the prediction of rainfall interception in forest canopies. *Ecological Modelling*, 99: 151-159.
- López Gonzalez, G. 1988. La guía de Incafo de árboles y arbustos de la Península Ibérica. Incafo S.A. Madrid.
- Llorens, P. & Gallart, F. 2000. A simplified method for forest water storage capacity measurement. *Journal of Hydrology*, 240: 131-144.
- Llorens, P., Poch, R., Latron, J. & Gallart, F. 1997. Rainfall interception by *Pinus sylvestris* forest patch overgrown in a Mediterranean mountainous abandoned area I. Monitoring design and results down to event scale. *Journal of Hydrology*, 199: 331-345.
- Lloyd, C.R., Gash, J.H.C., Shuttleworth, W.J. & Marques, A.D.O. 1988. The measurement and modelling of rainfall interception by amazonian rain forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 43: 277-294.
- Maire, R. 1952. Flore de L'Afrique du Nord. Paul Lecheuabeer ed. Paris.
- Martínez-Meza, E. & Whitford, W.G. 1996. Stemflow, throughfall and channelization of stemflow by roots in three Chihuahuan desert shrubs. *Journal of Arid Environments*, 32: 271-287.
- Martínez-Meza, E., Abadia, R., Castillo, V. & Albaladejo, J. 2001. Diseño experimental mediante lluvia simulada para el estudio de los cambios en la erosión del suelo durante la tormenta. *Revista C & G*, 15 (1-2): 31-43.
- Massman, W.J. 1983. The derivation and validation of a new model for the interception of rainfall by forests. *Agricultural Meteorology*, 28: 261-286.

- Mauchamp, A. & Janeau, J.L. 1993. Water funnelling by the crown of Flourensia cernua, a Chihuahuan Desert shrub. *Journal of Arid Environments*, 25: 299-306.
- Merriam, R.A. 1960. A note on the interception loss equation. *Journal of Geophysical Research*, 65 (11): 3850-3851.
- Meyer, L.D. & McCune, D.L. 1958. Rainfall simulator for runoff plots. *Agricultural Engineering*, 39: 644-648.
- Miller, W.P. 1987. A solenoid-operated, variable intensity rainfall simulator. *Soil Science Society of America Journal*, 51: 832-834.
- Monteith, J.L. 1965. Evaporation and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 19: 205-234.
- Monteith, J.L. & Unsworth, M.H. (1990). Principles of environmental physics. Arnold E. New York, EEUU.
- Mooney, D. & Swift R. 1999. A course in mathematical modelling. The Mathematical Association of America.
- Morgan, R.P.C. (Ed.). 1981. Soil Conservation: problems and prospects. Wiley. New York. 576 pp.
- Morin, J., Goldberg, D.E. & Seginer, I. 1967. A rainfall simulator with a rotating disk. *Transactions of The Asae*, 74-79.
- Návar, J. & Bryan R.B. 1994. Fitting the analytical model of rainfall interception of Gash to individual shrubs of semi-arid vegetation in northeastern México. *Agricultural and Forest Meteorology*, 68: 133-143.
- Návar, J. & Bryan, R. 1990. Interception loss and rainfall redistribution by three semi-arid growing shrubs in northeastern Mexico. *Journal of Hydrology*, 115: 51-63.

- Návar, J. 1993. The causes of stemflow variation in three semiarid growing species of northeastern Mexico. *Journal of Hydrology*, 145: 175-190.
- Navas, A. 1991. Application of simulated rainfall for studying runoff yield and erosive behaviour of Gypsiferous soils. In *Soil erosion studies in Spain*. Sala, M., Rubio, J.L. & García Ruíz, J.M. (Eds.) Geoforma Ediciones, Logroño, pp. 181-189.
- Nulsen, R.A., Bligh, K.J., Baxter, I.N., Solin. E.J., & Imrie, D.H. 1986. The fate of rainfall in a mallee and heath vegetated catchment in southern Western Australia. *Australian Journal of Ecology*, 11: 361-371.
- Pallares, A. 1994. La familia de las gramíneas en Almería. Cuadernos monográficos 27.Diputación de Almería.
- Panini, T., Salvador Sanchís, M.P. & Torri, D. 1993. A portable rain simulator for rough and smooth morphologies. *Quaderni Di Scienza del Suolo*, 5: 47-58.
- Parsons, A.J., Abrahams, A.D. & Wainwright, J. 1994. Rainsplash and erosion rates in an interrill area on semi-arid grassland, Southern Arizona. *Catena*, 22 215-226.
- Penman, H.C. 1948. Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proceedings of the Royal Society of London*, Series A, 193 : 120-146.
- Peterson, A.E. & Bubenzer, G.D. 1986. Intake rate: sprinkler infiltrometer. *Agronomy Monograph*, 2^a Edición (9): 845-870.
- Pitman, J.L. 1989. Rainfall interception by bracken in open habitats-relations between leaf area, canopy storage and drainage rate. *Journal of Hydrology*, 105: 317-334.
- Pressland, A.J. 1973. Rainfall partitioning by an arid woodland (*Acacia aneura* F. Muell.) in south-western Queensland. *Australian Journal of Botany*, 21: 235-245.
- Pressland, A.J. 1979. Soil moisture redistribution as affected by throughfall and stemflow in an arid zone shrub community. *Australian Journal of Botany*, 24: 641-649.

- Price, A.G. & Carlyle-Moses, D.E. 2003. Measurement and modelling of growing-season canopy water fluxes in a mature mixed deciduous forest stand, southern Ontario, Canada. *Agricultural and Forest Meteorology*, 119: 69-85.
- Puigdefábregas & Sánchez. 1996. Geomorphological implications of vegetation patchiness on semi-arid slopes. In *Advances in hillslope processes*. Anderson, M.G. & Brooks, S.M. (Eds.) Jonh Wiley & Sons Ltd.
- Puigdefabregas, J. Alonso, J.M., Delgado, L., Domingo, F., Cueto, M., Gutiérrez, L., Lázaro, R., Nicolau, J.M., Sánchez, G. Solé, A. & Vidal, S. 1996. The Rambla Honda field site: Interations of soil and vegetation along a catena in semi-arid Southeast Spain. In *Mediterranean Desetification and Land use*. Brandt, C.J. & Thornes, J.B. (Eds.) John Wiley & Sons. Chichester.
- Puigdefábregas, J. 2005. The role of vegetation patterns in structuring runoff and sediment fluxes in drylands. *Earth surface Processes and Landform*, 30: 133-147.
- Puigdefábregas, J., Solé, A., Gutiérrez, L., Del Barrio, G., Boer, M. 1999. Scales and processes of water and sediment redistribution in drylands: results from the Rambla Honda field site in Southeast. *Earth-Science Reviews*, 48: 39-70.
- Puigdefábregas, J. & Pugnaire, F.I., 1999. Plant survival in arid environments. In *Handbook of functional plant ecology*. Pugnaire, F.I. & Valladares, F. (Eds.) Marcel Dekker, New York, pp. 381-405.
- Reynolds, E.R.C. & Leyton, L. 1963. Measurement and significance of throughfall in forest stands. In *The water Relations of Plants*. Blackwell Scientific Publications, pp. 127-141.
- Robins P.C. 1974. A method of measuring the aerodynamic resistance to the transport of water vapour from forest canopies. *Journal of Applied Ecology*, 11: 315-325.
- Rodrigo, A. & Àvila, A. 2001. Influence of sampling size in the estimation of mean throughfall in two Mediterranean holm oak forest. *Journal of Hydrology*, 243: 216-227.

- Rutter, A.J., Kershaw, K.A., Robins, P.C. & Morton, A.J. 1971. A predictive model of rainfall interception in forest, I. Derivation of the model from observations in a plantation of corsican pine. *Agricultural Meteorology*, 9: 367-384.
- Rutter, A.J. 1963. Studies in the water relations of *Pinus sylvestris* in plantation conditions. *Journal of Ecology*, 51 (1): 191-203.
- Rutter, A.J. 1974. A predictive model of rainfall interception in forests. II. Generalization of the model and comparison with observations in some coniferous and hardwood stands. *Journal of Applied Ecology*, 12: 367-380.
- Rutter, A.J. An analysis of evaporation from a stand of scots pine. 1967. Sopper, W. E. & LullH. W. 1[1], 403-417. Great Britain, Pergamon Press.
- Rutter, A.J., Kershaw, K.A., Robins, P.C. & Morton, A.J. 1971. A predictive model of rainfall interception in forest, I. Derivation of the model from observations in a plantation of corsican pine. *Agricultural Meteorology*, 9: 367-384.
- Rutter, A.J. 1975. The hydrological cycle in vegetation. In *Vegetation and the Atmosphere*. Monteith (Ed.) Academic Press, London, pp.111-154.
- Sánchez, G. 1995. Arquitectura y dinámica de las matas de esparto (*Stipa tenacissima* L.), efectos en el medio e interacciones con la erosión. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. España.
- Sánchez, G., Domingo, F., Moro, M. J., Brenner, A.J. & Puigdefábregas, J. 1996. Modelización de la intercepción de la lluvia en vegetación natural semiárida. En: IV SIAGA, pp. 81-89.
- Sanroque, P., Rubio, J.L. & Izquierdo, L. 1988. Estudio mediante un simulador de lluvia del comportamiento de suelos de Valencia (España) frente a los procesos de erosión por escorrentía y salpicadura. *Anales de Edafología y Agrobiología*, 9-10: 1253-1267.

- Scheiner, S. M. & Gurevitch, J. Eds. 1993. Design and analysis of ecological experiments. Chapman & Hall. International Thomson Publishing. United States of America.
- Servicio del Esparto. 1950. El esparto y su economía. Ministerio de Industria y Comercio y de Agricultura.
- Singh, B. 1977. The effect of rainfall characteristic and post-wetting synoptic characteristic on evaporation rates from a wetted hardwood canopy. *Climatological Bulletin*, 21: 12-33.
- Slatyer, R.O. 1965. Measurements of precipitation interception by an arid zone plant community (*Acacia aneura* F. Muell). *Arid Zone Research*, 25: 181-192.
- Smith, D.D. & Wischmeier, W.H. 1962. Rainfall erosion. Advances in Agronomy, 14: 109-148.
- Smith, D.M., Jarvis, P.G. & Odongo, J.C.W. 1997. Aerodynamic conductances of trees in windbreaks. Agricultural and Forest Meteorology, 86: 17-31.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Ediciones H. Blume. Madrid. 832 pp.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1999. Introducción a la Bioestadística. Ed. Reverté. México. 362 pp.
- Specht, R.L. 1957. Dark island heath (Ninety-Mile Plain, South Australia). IV. Soil moisture patterns produced by rainfall interception and stem-flow. *Australian Journal of Botany*, 5: 137-150.

StatSoft Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6.

Stewart, J.B. 1977. Evaporation from the wet canopy of a pine forest. *Water Resources Research*, 13 (6): 915-921.

- Suárez Cardona, F., Sainz Ollero, H., Santos Martínez, T. & González Bernáldez, F. 1991.
 Las estepas ibéricas. Unidades Temáticas Ambientales. Secretaría de Estado para las Políticas del Agua y el Medio Ambiente. 160 pp.
- Tabachnick, B.G. & Fidell, L.S. 2000. Using multivariate Statistic. Allyn & Bacon. Toronto, EE.UU. 966 pp.
- Talavera, S., Aedo, C., Castroviejo, S., Romero Zarco, C., Sáez, L., Salgueiro, F.J. & Velayos, M. 1999. Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. II (I) leguminosae (partim): pp. 140-141.
- Tanaka, T., Tsujimura, M. & Taniguchi, M. 1990. Infiltration area of stemflow-induced water. In Annual Report Institute of Geoscience, 17. University of Tsukuba. Institute of Geoscience, Tsukuba, Japan.
- Teklehaimanot, Z. & Jarvis, P.G. 1991. Direct measurement of evaporation of intercepted water from forest canopies. *Journal of Applied Ecology*, 28: 603-618.
- Teklehaimanot, Z., Jarvis, P.G. & Ledger, D.C. 1991. Rainfall interception and boundary layer conductance in relation to tree spacing. *Journal of Hydrology*, 123: 261-278.
- Tobón Marin, C., Bouten, W. & Sevink, J. 2000. Gross rainfall and its partitioning into throughfall, stemflow and evaporation of intercepted water in four forest ecosystems in western Amazonia. *Journal of Hydrology*, 237: 40-57.
- Trimble, G.R., Weitzman, Jr. & Weitzman, S. 1954. Effect of a hardwood forest canopy on rainfall intensities. *Transaction of the American Geophysical Union*, 35 (2): 226-234.
- Tromble, J.M. 1983. Interception of rainfall by Tarbush. *Journal of Range Management*, 36 (4): 525-526.
- Tromble, J.M. 1988. Water interception by two arid shrubs. *Journal of Arid Environments*, 15: 65-70.

- Valente, O.F., David, J.S. & Gash, J.H. C. 1997. Modelling interception loss for two sparse eucalypt and pine forest in central Portugal using reformulated Rutter and Gash analytical models. *Journal of Hydrology*, 190: 141-162.
- Valladares, F., Hernández, L.G., Dobarro, I., García-Pérez, C., Sanz, R., Pugnaire, F.I. 2003. The ratio of leaf to total photosynthetic area influences shade survival and plastic response to light of green-stem leguminous shrub seedlings. *Annals of Botany*, 91: 577-584.
- Van Dijk, A.I.J.M. & Bruijnzeel, L.A. 2001. Modelling rainfall interception by vegetation of variable density using an adapted analytical model. Part 1. Model description. *Journal of Hydrology*, 247: 230-238.
- Van Elewijck, L. 1989. Influence of leaf and branch slope on stemflow amount. *Catena*, 16: 525-533.
- Van Elewijck, L. 1989. Stemflow on maize: a stemflow equation and the influence of rainfall intensity on stemflow amount. *Soil Technology*, 2: 41-48.
- Ventana Systems, 1998. Ventana Simulation Environment- version 3.0. VENSIM. Belmont Massachussetts, 375 pp.
- Villagarcía, L. 2000. Reformulación, parametrización y validación de un modelo de evapotranspiración para vegetación dispersa. Tesis Doctoral. Universidad de Almería. Almería, España.

Voigt, G.K. 1960. Distribution of rainfall under forest stands. Forest Science, 6 (1): 2-10.

- Wainwright, J., Parsons, A.J. & Abrahams, A.D. 1995. A simulation study of the role of raindrop erosion in the formation of desert pavements. *Earth Surface Processes and Landforms*, 20: 277-291.
- Wainwright, J., Parsons, A.J. & Abrahams, A.D. 1999. Rainfall energy under creosotebush. Journal of Arid Environments, 43: 111-120.

Walter, H. 1977. Zonas de vegetación y clima. Ed. Omega. Barcelona. 243 pp.

Ward, R.C. & Robinson, M. 1990. Principles of hydrology. McGraw-Hill. London.

- Watanabe, T.& Mizutani, K. 1996. Model study on micrometeorological aspects of rainfall interception over an evergreen broad-leaved forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 80: 195-214.
- Whitford, W. 2002. Ecology of desert systems. Academic Press. Elsevier science Imprint. London. 343 pp.
- Wicht, C.L. 1941. An approach to the study of rainfall interception by forest canopies. Journal of the South African Forest Association, 6: 54-70
- Wiegand, T., Naves, J., Stephan, T. & Fernández, A. 1998. Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursus Arctos*) in the Cordillera Cantábrica, Spain. *Ecological Applications*, 68 (4): 539-570.
- Wischmeier, W.H. 1962. Rainfall erosion potencial. *Journal of Agricultural Engineering*, 43: 212-225
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice Hall Inc, New Jersey. pp 422-467. 718 pp.
- Zeng, N., Shuttleworth, J.W. & Gash, J.H.C. 2000. Influence of temporal variability of rainfall on interception loss. Part 1. Point analysis. *Journal of Hydrology*, 228: 228-241.
- Zinke, P. J. 1967. Forest interception studies in the United States. Sopper, W. E. & Lull, H.W. (Eds.) Great Britain. Pergamon Press. 137-161.

ANEXO 1

ABREVIATURAS Y SIGLAS MÁS USADAS EN EL TEXTO

Alfabeto romano

AB	Área basal del tallo (m²)
aga	Conductancia aerodinámica en ausencia viento (m s ⁻¹)
aGp	Parámetro relacionado con la tasa de goteo cuando, durante la lluvia, pasa de crecer exponencialmente a logarítmicamente (mm ⁻¹)
aGs	Parámetro relacionado con la tasa de goteo cuando, en secado, pasa de un decrecimiento rápido a lento (mm^{-1})
AP	Área proyectada de todas las fracciones de la planta = área proyectada total (m^2)
aSp	Parámetro relacionado con la tasa de escorrentía cortical cuando, en lluvia, pasa de crecer exponencialmente a logarítmicamente (mm ⁻¹)
aSs	Parámetro relacionado con la tasa de escorrentía cortical en secado cuando pasa de un decrecimiento rápido a lento (mm ⁻¹)
bga	Parámetro de la relación entre la conductancia aerodinámica y el viento (mm h ⁻¹)
bGp	Tasa máxima de goteo en lluvia (mm h ⁻¹)
bGs	Tasa máxima de goteo en secado (mm h ⁻¹)
Biomasa	Biomasa total de la planta (g)
bSp	Tasa máxima de escorrentía cortical en lluvia (mm h ⁻¹)
bSs	Tasa máxima de escorrentía cortical en secado (mm h ⁻¹)
С	Agua almacenada en la copa (mm)
C.V.	Coeficiente de variación
cga	Parámetro de la relación entre la conductancia aerodinámica y el viento (adimensional)
cGp	Almacén en la copa cuando la tasa de goteo pasa de un crecimiento exponencial a logarítmico, durante la lluvia (mm)
cGs	Almacén en la copa cuando, en el secado, la tasa de goteo pasa de un decrecimiento rápido a lento (mm)
CiniG	Almacén en la copa cuando, durante la lluvia, comienza el goteo (mm)
CiniS	Almacén en la copa cuando, durante la lluvia, comienza la escorrentía cortical (mm)

Cmax	Almacén máximo en la copa (mm)
Cmax-Cmin	Diferencia entre el almacén máximo y el mínimo (agua transitoria) (mm)
Cmin	Almacén mínimo en la copa (mm)
cSp	Almacén en la copa cuando, durante la lluvia, la tasa de escorrentía cortical pasa de un crecimiento exponencial a logaritmico (mm)
cSs	Almacén en la copa cuando, durante el secado, la tasa de escorrentía cortical pasa de un decrecimiento rápido a lento (mm)
D	Drenaje (mm)
D50	Diámetro del volumen mediano (mm)
Dens.hoj	Densidad del follaje (m ⁻¹)
Diamet	Diámetro medio de la copa (m)
Diamet * sen	Sumatorio de los productos del diámetro de cada rama basal por el seno de su ángulo
Diamet. medio	Diámetro medio de las ramas basales (cm)
DPV	Déficit de presión de vapor (KPa)
E	Pérdidas por intercepción (mm)
Espigas/planta	Número total de espigas por planta
FR	Funnelling ratio o razón del efecto embudo (adimensional)
G	Goteo (mm)
ga	Conductancia aerodinámica (m s ⁻¹), (m ³ s ⁻¹)
Gmax	Tasa máxima de goteo (mm h ⁻¹)
GR	Razón de goteo (adimensional)
Gvol	Volumen de goteo (l)
h	Altura de la planta (m)
Ι	Pérdidas por intercepción (mm) = E
LAI	Índice de Área Foliar (m ² m ⁻²)
Long a clado*sen	Sumatorio de los productos de la longitud total a cladodios por el seno del ángulo de la rama
Long*sen ramas	Sumatorio de los productos de la longitud por el seno del ángulo de la rama
Long. media	Longitud media de las ramas (cm)

Long. Media a clad	Longitud media de las ramas hasta los cladodios (cm)
Long. Total	Longitud total de las ramas (suma de todas las longitudes de las ramas) (cm)
Long. Total a clad	Longitud total de las ramas hasta cladodios (cm)
т	Masa de una gota de agua
Mediana	Mediana de los ángulos de las ramas primarias (°)
n	Tamaño muestral
Nº de hojas / tallo	Número de hojas por tallo
№ ext. ramas	Número de ramas exteriores
Nº ramas base	Número de ramas en la base (solo los tallos vivos en el caso de Stipa)
Р	Precipitación total (mm)
р	Nivel de significación
p	Porosidad de la copa
<i>p</i> (%P)	Porosidad de la copa (expresada en porcentaje de la precipitación total)
PAI	Índice de Área Proyectada = área proyectada de todas las fracciones de la planta proyección copa
P _n	Tasa neta fotosintética
Prom $\cos(\alpha)$	Media de los cosenos de los ángulos de las ramas primarias (componente vertical del ángulo)
Prom sen (α)	Media de los senos de los ángulos de las ramas primarias (componente horizontal del ángulo)
Proy	Proyección de la copa (m ²)
R	Precipitación interceptada por la planta (R=P-Tl) (mm)
Rango	Rango de los ángulos de las ramas primarias (°)
S	Escorrentía cortical (mm)
S	Capacidad de la copa (mm)
s (% Cmax)	Capacidad de la copa (expresada en porcentaje del almacén máximo)
SDW	Peso específico (mg cm ⁻²)
Smax	Tasa máxima de escorrentía cortical (mm h ⁻¹)
Sumat.diamet.	Sumatorio de los diámetros de las ramas basales

Sup	Superficie total de la planta (incluye todas las fracciones) (m ²)
SupI	Índice de Superficie = superficie de todas las fracciones de la planta /proyección copa
Svol	Volumen de escorrentía cortical (l)
Т	Trascolación (= trascolación libre + goteo) (mm)
Tl	Trascolación libre (mm)
TIR	Razón de trascolación libre (adimensional)
Tlvol	Volumen de trascolación libre (l)
$\stackrel{\rightarrow}{u}$	Velocidad del viento (m s ⁻¹)
v	Velocidad terminal de la gota (m s ⁻¹)
Vol	Volumen de la copa (m ³)

Alfabeto griego

φ	diámetro
ψ	potencial hídrico (MPa)
α	Ángulo (°)
α hojas	Ángulo medio de las hojas de la planta (°)
α medio	Ángulo medio de las ramas primarias (o de los tallos en Stipa) (°)

^(*) A lo largo de la Tesis se emplea la sigla E para denotar las pérdidas por intercepción. Sin embargo, se utiliza la sigla I cuando se presentan ecuaciones propuestas por otros autores para respetar la nomenclatura empleada por ellos.

ANEXO 4.1

A. Simulador de lluvia: esquema de la unidad de suministro de agua a presión y del sistema de producción de lluvia. Los dispositivos por debajo de la conexión en T (T principal) se encuentran en el suelo. Por encima de la T principal, los dos ramales que divergen en el dibujo, en realidad circulan en paralelo por el suelo hasta llegar a la torre del simulador, por la que ascienden hasta 6,8 m. A esa altura, conectan con el tubo de cobre (sistema de producción de lluvia) que se encuentra suspendido en el aire horizontalmente respecto del suelo. Cada tubo de cobre proporciona una intensidad de lluvia: 24 mm h-1 (derecha) y 40 mm h-1 (izquierda).



B. Simulador de lluvia: vista lateral de la percha. La percha permite suspender en el aire horizontalmente al sistema de producción de lluvia (tubo de cobre con las boquillas).



ANEXO 5.1

Volúmenes finales de partición de lluvia en cada planta. Para cada individuo se muestran los volúmenes finales de escorrentía cortical S, goteo G, trascolación libre Tl y pérdidas por intercepción E expresados en porcentaje de la precipitación total (%P). Cada ejemplar se nombra con dos letras que designan la especie (AC: *Anthyllis cytisoides*, ST: *Stipa tenacissima* y RS: *Retama sphaerocarpa*); dos dígitos para identificar al individuo; y entre paréntesis dos letras para reconocer el tamaño (P: pequeña, M: mediana y G: grande) y el estado (V: vigorosa y S: senescente) de la planta.

Plantas	S (%P)	G (%P)	Tl (%P)	E (%P)
AC 01(PV)	26	38	30	7
AC 01b(PV)	10	27	59	4
AC 02(PV)	27	34	21	18
AC 03a(GV)	19	50	9	21
AC 04(MV)	32	54	1	13
AC 05(GV)	9	53	0	38
AC 06(GS)	28	45	0	27
AC 07(MV)	13	34	49	4
AC 08(MV)	1	46	35	19
AC 09(PV)	18	39	21	22
AC 10(MS)	33	20	37	9
AC 11(GV)	10	39	45	6
AC 12(MS)	25	35	33	6
AC 13(MS)	44	42	3	10
AC 14(GS)	30	42	2	26
AC 15(GS)	24	47	3	26
ST 01 (PV)	23	68	0	10
ST 02 (MV)	8	85	0	10
ST 03 (GV)	11	62	11	17
ST 04 (PV)	18	37	31	14
ST 05 (MV)	4	86	0	15
ST 06b (MS)	3	30	45	22
ST 07 (MS)	6	55	29	10
ST 08 (PV)	8	37	46	9
ST 09 (MS)	12	39	32	16
ST 10 (GV)	5	48	33	14
ST 11 (GS)	2	43	37	18
ST 12 (GV)	19	64	0	17
ST 13 (GS)	3	79	0	18
ST 14 (MV)	24	61	6	10
ST 15 (GS)	5	61	24	20
RS 01 (MV)	19	32	43	6
RS 02 (MV)	24	17	55	3
RS 03 (PV)	17	40	37	6
RS 04 (PV)	22	15	57	6
RS 05 (PV)	24	28	41	7
RS 06 (MV)	31	10	38	21

ANEXO 6.1

Parámetros relacionados con el comienzo del goteo y de la escorrentía cortical al principio de la lluvia. Para cada planta se muestra el tiempo transcurrido desde que comienza a llover (TiniG), la precipitación necesaria (PiniG) y el agua almacenada en la copa (*CiniG*) cuando comienza el goteo. Se muestra también el tiempo transcurrido (TiniS), la precipitación (PiniS) y el agua almacenada en la copa (*CiniS*) necesarios para que comience la escorrentía cortical. Los individuos de *Stipa* ST02, ST05 y ST15 (números en cursiva) partieron de copa mojada en las simulaciones de lluvia.

Planta	TiniG (s)	PiniG (mm)	CiniG (mm)	TiniS (min)	PiniS (mm)	CiniS (mm)
AC 01 (PV)	4	0,03	0,03	2,700	1,17	0,59
AC 01B(PV)	4	0,03	0,01	0,950	0,45	0,16
AC 02 (PV)	5	0,03	0,03	2,017	0,82	0,51
AC 03 (GV)	5	0,03	0,03	8,683	3,10	1,84
AC 04 (MV)	5	0,03	0,03	7,717	3,18	1,90
AC 05 (GV)	84	0,6	0,6	7,017	2,98	2,21
AC 06 (GS)	468	2,8	2,8	8,633	3,15	2,98
AC 07 (MV)	5	0,03	0,02	3,700	1,47	0,47
AC 09 (PV)	5	0,04	0,03	3,500	1,67	1,07
AC 10 (MS)	5	0,05	0,03	7,883	4,33	1,71
AC 11 (GV)	5	0,06	0,03	5,683	3,79	1,37
AC 12 (MS)	5	0,05	0,03	4,200	2,35	0,95
AC 13 (MS)	5	0,05	0,04	4,817	2,63	1,70
AC 14 (GS)	1	0,01	0,01	5,283	2,85	1,83
AC 15 (GS)	5	0,04	0,03	5,983	2,57	1,64
ST 01 (PV)	39	0,30	0,28	0,850	0,39	0,35
ST 02 (MV)	12	0,09	0,61	0,017	0,01	0,53
ST 03 (GV)	5	0,04	0,04	2,200	1,05	0,72
ST 04 (PV)	5	0,04	0,03	3,617	1,65	0,77
ST 05 (MV)	1	0,01	0,77	0,017	0,01	0,77
ST 06b (MS)	1	0,01	0,00	3,917	1,80	0,63
ST 07 (MS)	5	0,04	0,03	2,117	1,03	0,49
ST 08 (PV)	5	0,04	0,02	3,733	1,61	0,56
ST 09 (MS)	4	0,03	0,02	3,850	1,76	0,81
ST 10 (GV)	5	0,04	0,02	3,083	1,30	0,67
ST 11 (GS)	5	0,04	0,03	3,700	1,78	0,83
ST 12 (GV)	28	0,22	0,21	5,867	2,71	1,72
ST 13 (GS)	70	0,56	0,55	0,000	0,54	0,54
ST 14 (MV)	5	0,04	0,04	3,650	1,72	1,04
ST 15 (GS)	5	0,04	1,054	3,233	1,58	1,66
RS 01 (MV)	6	0,05	0,03	2,87	1,31	0,44
RS 02 (MV)	1	0,01	0,00	1,22	0,54	0,16
RS 03 (PV)	7	0,05	0,03	1,72	0,74	0,29
RS 04 (PV)	1	0,01	0,00	1,75	0,76	0,22
RS 05 (PV)	1	0,01	0,00	1,67	0,77	0,27
RS 06 (MV)	1	0,01	0,00	2,78	1,16	0,31

ANEXO 6.2

Parámetros relacionados con el almacén en la copa de cada planta. Se muestran: la capacidad de la copa *s*, el almacén mínimo *Cmin*, el almacén máximo *Cmax* y el agua en tránsito *Cmax-Cmin*. Los individuos de *Stipa* ST02, ST05 y ST15 partieron de copa mojada en las simulaciones de lluvia.

Planta	<i>s</i> (mm)	<i>Cmin</i> (mm)	Cmax (mm)	Cmax-Cmin (mm)
AC 01 (PV)	0,50	0,5	1,1	0,7
AC 01B(PV)	0,22	0,2	0,4	0,3
AC 02 (PV)	0,47	0,6	1,3	0,7
AC 03 (GV)	1,46	1,1	3,0	1,9
AC 04 (MV)	2,19	1,1	2,8	1,7
AC 05 (GV)	2,26	2,4	3,6	1,2
AC 06 (GS)	2,53	3,2	5,7	2,5
AC 07 (MV)	0,21	0,3	0,8	0,5
AC 08 (MV)	0,12	0,7	1,1	0,4
AC 09 (PV)	1,01	1,1	2,1	1,0
AC 10 (MS)	0,90	1,5	2,8	1,2
AC 11 (GV)	0,99	1,0	2,3	1,3
AC 12 (MS)	0,65	0,8	1,5	0,7
AC 13 (MS)	1,46	1,6	3,1	1,5
AC 14 (GS)	0,42	1,7	3,5	1,7
AC 15 (GS)	0,31	1,4	2,6	1,2
ST 01 (PV)	0,24	0,4	0,9	0,5
ST 02 (MV)	0,63	1,0	1,6	0,6
ST 03 (GV)	1,00	1,5	1,9	0,4
ST 04 (PV)	0,76	0,6	1,2	0,6
ST 05 (MV)	0,89	1,2	1,9	0,7
ST 06b (MS)	0,35	0,9	1,5	0,6
ST 07 (MS)	0,98	0,8	1,2	0,4
ST 08 (PV)	0,13	0,6	0,9	0,3
ST 09 (MS)	0,21	1,5	1,9	0,4
ST 10 (GV)	1,12	1,3	1,7	0,4
ST 11 (GS)	0,71	1,4	1,7	0,3
ST 12 (GV)	0,73	1,7	2,7	1,1
ST 13 (GS)	1,37	1,4	2,1	0,7
ST 14 (MV)	1,40	0,7	1,8	1,1
ST 15 (GS)	1,23	1,6	2,1	0,5
RS 01 (MV)	0,09	0,26	0,65	0,4
RS 02 (MV)	0,03	0,13	0,29	0,2
RS 03 (PV)	0,08	0,25	0,45	0,2
RS 04 (PV)	0,07	0,19	0,41	0,2
RS 05 (PV)	0,07	0,11	0,43	0,3
RS 06 (MV)	0,05	0,18	0,46	0,3

ANEXO 6.3

Conductancia aerodinámica por planta expresada respecto al volumen de la copa (m³ s⁻¹) o en base a la proyección de la misma (m s⁻¹). También se presentan los parámetros de la función exponencial que relaciona la conductancia aerodinámica (m s⁻¹) con el viento. Se trabajó con tres intensidades de viento simulado y sin viento, n = 4 (3). Cada ejemplar se nombra con dos letras que designan la especie (AC: *Anthyllis cytisoides*, ST: *Stipa tenacissima* y RS: *Retama sphaerocarpa*); dos dígitos para identificar al individuo; y entre paréntesis dos letras para reconocer el tamaño (P: pequeña, M: mediana y G: grande) y el estado (V: vigorosa y S: senescente) de la planta.

			$1 \rightarrow bga$				
			Model: ag	ga + bga *	$(u)^{\circ}$		
	ga	ga					
Planta	$(m^{3}s^{-1})$	$(m s^{-1})$	nº datos	aga	bga	cga	
AC 01 (PV)	0,008	0,044	4	0,04	0,018	1,37	
AC 01B(PV)	0,012	0,038	4	0,04	0,001	1,86	
AC 02 (PV)	0,009	0,173	3	0,09	0,110	0,17	
AC 03 (GV)	0,184	0,127	3	0,13	0,001	3,45	
AC 04 (MV)	0,041	0,078	4	0,02	0,098	0,51	
AC 05 (GV)	0,090	0,099	3	0,12	0,002	2,91	
AC 06 (GS)	0,030	0,069	4	0,07	0,002	2,31	
AC 07 (MV)	0,022	0,033	4	0,03	0,000	3,05	
AC 09 (PV)	0,020	0,075	4	0,07	0,012	1,75	
AC 10 (MS)	0,016	0,057	4	0,04	0,026	1,41	
AC 11 (GV)	0,072	0,074	4	0,07	0,004	1,96	
AC 12 (MS)	0,038	0,081	4	0,07	0,003	2,25	
AC 13 (MS)	0,014	0,073	4	0,01	0,194	0,79	
AC 14 (GS)	0,092	0,239	3	0,16	0,004	2,74	
AC 15 (GS)	0,083	0,117	3	0,12	0,002	3,04	
ST 01 (PV)	0,015	0,088	3	0,088	0,002	2,412	
ST 02 (MV)	0,037	0,061	4	0,059	0,006	1,736	
ST 03 (GV)	0,030	0,031	4	0,029	0,005	1,963	
ST 04 (PV)	0,015	0,104	3	0,014	0,000	4,311	
ST 05 (MV)	0,079	0,112	4	0,108	0,015	1,085	
ST 06b (MS)	0,073	0,143	3	0,035	0,000	3,047	
ST 07 (MS)	0,009	0,025	4	0,026	0,002	2,450	
ST 08 (PV)	0,004	0,015	4	0,015	0,001	1,964	
ST 09 (MS)	0,016	0,055	4	0,052	0,000	7,155	
ST 10 (GV)	0,015	0,008	4	0,007	0,002	1,451	
ST 11 (GS)	0,053	0,071	4	0,072	0,000	10,889	
ST 12 (GV)	0,025	0,032	4	0,029	0,014	1,413	
ST 13 (GS)	0,025	0,022	4	0,023	0,002	2,741	
ST 14 (MV)	0,008	0,018	4	0,015	0,008	0,964	
ST 15 (GS)	0,045	0,071	4	0,066	0,023	1,030	
RS01 (MV)	0,116	0,074	4	0,075	0,007	1,430	
RS02 (MV)	0,189	0,088	3	0,088	0,002	3,214	
RS03 (PV)	0,051	0,036	4	0,028	0,018	0,793	
RS04 (PV)	0,125	0,114	4	0,080	0,058	1,078	
RS05 (PV)	0,265	0,213	4	0,191	0,058	1,072	
RS06 (MV)	0,408	0,188		-	-	-	

ANEXO 7.1.

En la Tabla al dorso se muestran los parámetros obtenidos al ajustar la función logística a las tasas de escorrentía cortical (dS/dt) y goteo (dG/dt) en función del agua almacenada en la copa (Almacen), durante el periodo de lluvia y en secado. Las funciones para el caso de la escorrentía cortical fueron:

En lluvia:
$$\frac{dS}{dt} = \frac{b}{1 + \exp(-a * (Almacen - c))}$$

En secado: $\frac{dS}{dt} = \frac{b}{1 + \exp(-a * (Almacen - c))} - \frac{b}{1 + \exp(a * c)}$

En el caso del goteo se sustituye dS/dt por dG/dt.

En la tabla los parámetros se denominan con tres siglas: la primera indica el parámetro (a, b, c); la segunda si el parámetro corresponde a la escorrentía cortical (S) o al goteo (G); y la tercera si se obtuvo en el periodo de mojado (p) o en el de secado (s). En aquellas plantas que en la tabla muestran un guión en lugar del valor del parámetro de goteo en secado, no se detectó goteo en secado.

Las plantas se nombran con dos letras que designan la especie (AC: *Anthyllis cytisoides*, ST: *Stipa tenacissima* y RS: *Retama sphaerocarpa*); dos dígitos para identificar al individuo; y entre paréntesis dos letras para reconocer el tamaño (P: pequeña, M: mediana y G: grande) y el estado (V: vigorosa y S: senescente) de la planta.

Parámetros escorrentía cortical]	Parámet	ros goteo			
		lluvia		secado			lluvia			secado		
	bSp	aSp	cSp	bSs	aSs	cSs	bGp	aGp	cGp	bGs	aGs	cGs
AC01 (PV)	12,4	4,0	1,0	8,17	8,59	0,98	9,6	6,8	0,3	3,0	10,5	0,8
AC01B (PV)	3,0	13,4	0,3	2,03	20,87	0,37	10,0	8,6	0,3	-	-	-
AC02 (PV)	9,2	3,9	0,9	5,99	7,28	1,13	11,9	3,0	0,7	-	-	-
AC03b (GV)	9,6	1,4	2,8	6,92	3,07	2,64	11,9	2,1	1,2	10,9	5,6	2,7
AC04 (MV)	24,4	1,6	3,2	19,47	2,64	2,87	14,4	2,7	1,0	-	-	-
AC05 (GV)	5,6	1,3	3,6	5,6	6,5	3,3	21,0	1,3	2,0	2,2	6,5	3,1
AC06 (GS)	9,0	0,8	4,0	7,10	2,33	4,85	21,9	0,6	5,1	12,8	3,0	4,9
AC07 (MV)	12,0	5,2	1,0	4,52	10,14	0,75	8,4	8,3	0,3	-	-	-
AC09 (PV)	5,7	2,4	1,3	5,07	5,12	1,64	22,6	1,5	1,8	2,1	6,0	1,8
AC10 (MS)	20,8	2,0	2,4	20,76	5,47	2,56	8,4	4,9	0,7	-	-	-
AC11 (GV)	6,6	2,1	2,0	6,64	3,52	2,24	16,7	2,4	1,0	5,9	5,8	1,9
AC12 (MS)	20,1	3,6	1,5	6,89	9,28	1,28	13,1	6,2	0,5	0,1	11,1	1,0
AC13 (MS)	31,8	1,5	2,9	18,57	4,10	2,70	15,2	3,6	0,8	-	-	-
AC14 (GS)	14,5	1,5	2,4	14,46	4,19	3,12	24,9	0,8	2,5	-	-	-
AC15 (GS)	24,5	1,7	2,8	9,51	5,47	2,19	12,4	3,9	0,8	6,8	7,3	2,1
ST 01 (PV)	27,3	3,9	1,2	5,5	15,0	0,78	22,8	5,7	0,5	-	-	-
ST 02 (MV)	3,5	5,8	1,4	3,5	10,1	1,45	24,4	6,3	0,9	2,2	15,5	1,4
ST 03 (GV)	3,7	3,6	0,9	3,7	11,4	1,90	21,4	2,7	0,8	5,7	9,6	1,9
ST 04 (PV)	6,2	10,9	0,9	4,1	17,8	0,98	10,2	4,9	0,5	-	-	-
ST 05 (MV)	13,1	2,7	2,7	2,0	10,3	1,78	26,2	5,7	1,3	2,3	14,1	1,8
ST 06b (MS)	1,4	4,8	1,2	1,4	12,4	1,35	9,8	5,4	0,7	2,1	15,3	1,4
ST 07 (MS)	2,2	7,5	0,7	2,2	21,2	1,10	17,3	5,9	0,4	-	-	-
ST 08 (PV)	4,1	5,7	0,8	1,9	23,0	0,78	10,6	6,7	0,4	-	-	-
ST 09 (MS)	4,9	3,1	1,2	3,6	15,9	1,71	12,0	4,2	0,6	-	-	-
ST 10 (GV)	2,5	2,7	1,5	2,1	11,1	1,71	14,9	3,3	0,7	13,2	9,3	1,9
ST 11 (GS)	0,7	2,9	1,1	0,7	17,7	1,65	17,9	2,6	1,0	5,6	18,5	1,7
ST 12 (GV)	8,8	1,9	2,2	8,8	6,6	2,55	19,3	2,4	1,1	3,0	9,2	2,3
ST 13 (GS)	1,2	2,4	1,5	0,8	14,5	1,83	26,5	3,1	0,9	12,4	11,3	1,9
ST 14 (MV)	11,6	3,3	1,6	9,8	8,3	1,65	18,5	3,9	0,6	-	-	-
ST 15 (GS)	1,7	9,5	1,7	1,4	13,6	1,86	19,5	6,2	1,4	7,3	13,7	2,0
RS 01 (MV)	15,7	9,6	0,7	13,0	16,2	0,6	9,5	14,2	0,2	6,3	17,3	0,6
RS 02 (MV)	11,8	22,7	0,3	8,2	36,4	0,3	5,6	42,3	0,1	0,7	44,3	0,2
RS 03 (PV)	16,4	12,2	0,5	4,9	32,2	0,4	11,0	15,1	0,2	2,3	28,9	0,4
RS 04 (PV)	11,0	10,2	0,4	11,0	30,4	0,4	3,8	37,9	0,1	-	-	-
RS 05 (PV)	16,3	10,7	0,5	7,8	30,5	0,4	7,4	25,5	0,2	1,1	23,0	0,3
RS 06 (MV)	12.7	113	04	12.7	163	0.4	2.6	55.9	0.2	_	_	_

Tabla. Parámetros de la función logística (a, b, c) que dirige los flujos de escorrentía cortical S y goteo G en lluvia p y secado s en función del agua almacenada en la copa.

ANEXO 7.2

¿Por qué R^2 sale negativo?

Cuando R^2 sale negativo significa que el modelo propuesto en la hipótesis nula, es decir la media (H₀: $y = \overline{y}$), es mejor que el modelo propuesto para ajustar los datos.

DEMOSTRACIÓN:

Si para estimar el coeficiente de determinación R^2 utilizamos la expresión:

$$R^2 = 1 - \frac{SS_{\text{Res}}}{SS_{Tot}}$$
(7.35)

En donde SS_{Res} es la suma de los cuadrados de las diferencias entre los datos empíricos y y los modelados \hat{y} :

$$SS_{\text{Res}} = \sum_{n=1}^{n} (y - \hat{y})^2$$
(7.36)

Y SS_{Tot} es la suma de los cuadrados de las diferencias entre los datos empíricos y su media \overline{y} :

$$SS_{Tot} = \sum_{n=1}^{n} (y - \bar{y})^2$$
(7.37)

Cuando el modelo propuesto es peor que la media, la suma de las diferencias entre los datos empíricos y su media SS_{Tot} es menor que la suma de las diferencias entre los datos empíricos y los modelados SS_{Res} . Esto hace que el cociente SS_{Res}/SS_{Tot} sea mayor que 1, y que los resultados de la ecuación 7.35 sean negativos:

$$R^2 = 1 - \frac{SS_{\text{Res}}}{SS_{Tot}} < 0$$
 si $SS_{\text{Res}}/SS_{Tot} > 1$; es decir cuando $SS_{\text{Res}} > SS_{Tot}$

De tal manera que según las ecuaciones 7.36 y 7.37:

$$R^2 < 0$$
 cuando: $\sum_{n=1}^{n} (y - \hat{y})^2 > \sum_{n=1}^{n} (y - \overline{y})^2$

Y esto ocurre cuando la media es mejor modelo que el que se propone, como se muestra en la Fig 1.

En la Fig 1 la línea discontinua representa la media \overline{y} , y la línea gruesa contínua el modelo que se propone para ajustar a unos datos arbitrarios (puntos negros). Excepto el punto del extremo izquierdo, todos los demás puntos están más cerca de la media que del modelo propuesto, lo que hace que $y - \overline{y}$ sea menor que $y - \hat{y}$, como se muestra en el punto del extremo derecho de la figura. Si este comportamiento es la resultante de las contribuciones de todos los puntos obtenemos que $\sum_{n=1}^{n} (y - \hat{y})^2 > \sum_{n=1}^{n} (y - \overline{y})^2$ y por tanto $SS_{\text{Res}} > SS_{Tot}$ y $R^2 < 0$ cuando se estima a partir de la ecuación 7.35.



Fig 1. Representación gráfica de las contribuciones de un punto a i) SS_{Res} o suma de los cuadrados de las diferencias entre los datos empíricos y y los modelados \hat{y} , y a ii) SS_{Tot} , suma de los cuadrados de las diferencias entre los datos empíricos y su media \overline{y} .






Grupo de Desertificación y Geoecología Estación Experimental de Zonas Áridas Consejo Superior de Investigaciones Científicas