

Simulación exploratoria de estrategias de optimización hídrica mediante un modelo biofísico de respuesta estomática.

Exploratory simulation of water optimization strategies using a biophysical model of stomatal response.

Méndez-Mantuano, Marcel Oswaldo¹; Huayamave-Rosado, Ángel Raúl²; Valenzuela-Cobos, Juan Diego³.

- ¹ Universidad Estatal de Milagro (UNEMI); Ecuador, Milagro; <https://orcid.org/0000-0001-7451-8994>; mmendezm10@unemi.edu.ec
- ² Universidad Estatal de Milagro (UNEMI); Ecuador, Milagro; <https://orcid.org/0000-0002-8127-3144>; ahuayamaver@unemi.edu.ec
- ³ Universidad Estatal de Milagro (UNEMI); Ecuador, Milagro; <https://orcid.org/0000-0002-1690-1204>; jvalenzuelac@unemi.edu.ec

Cita: Méndez-Mantuano, M. O., Huayamave-Rosado, Ángel R., & Valenzuela-Cobos, J. D. (2026). Simulación exploratoria de estrategias de optimización hídrica mediante un modelo biofísico de respuesta estomática. *Innova Science Journal*, 4(2), 654-679.

<https://doi.org/10.63618/omd/isy/v4/n2/304>

Recibido: 06/12/2025

Aceptado: 20/04/2026

Publicado: 30/04/2026



Copyright: © 2026 por los autores. Este artículo es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos y condiciones de la **Licencia Creative Commons, Atribución-NoComercial 4.0 Internacional. (CC BY-NC).**

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>

¹ Autor Correspondencia



<https://doi.org/10.63618/omd/isy/v4/n2/304>

Resumen: La optimización del uso del agua en plantas es un desafío central ante el cambio climático y la creciente escasez hídrica. Este estudio desarrolló una simulación exploratoria de la respuesta estomática y la asimilación de carbono bajo distintos niveles de humedad del suelo mediante un modelo biofísico simplificado inspirado en Medlyn, implementado en R. El esquema acopló conductancia estomática (g_s), asimilación proxy de CO_2 , transpiración simplificada y balance hídrico del suelo para comparar escenarios de estrés leve, moderado y severo. Las simulaciones indicaron que la disminución de θ favorece el cierre estomático y reduce la asimilación y la eficiencia del uso del agua (WUE), mientras que combinaciones de VPD moderado (1.0–1.2 kPa) y humedad intermedia-alta ($\theta \geq 0.40$) mantuvieron los mejores desempeños relativos. Los pulsos de riego generaron recuperaciones transitorias, compatibles con una limitación hídrica dominante dentro del marco del modelo. Los patrones obtenidos fueron coherentes con tendencias ecofisiológicas reportadas en la literatura; sin embargo, el estudio no constituye una validación experimental ni una predicción especie-específica. En conjunto, el trabajo muestra que los modelos biofísicos simplificados pueden servir como herramientas exploratorias para analizar estrategias de manejo hídrico, identificar umbrales operativos y plantear hipótesis de investigación en cultivos expuestos a estrés hídrico.

Palabras clave: Respuesta estomática; estrés hídrico; optimización hídrica; biotecnología vegetal; eficiencia del uso del agua; simulación ecofisiológica.

Abstract: Optimizing water use in plants is a key challenge in the face of climate change and growing water scarcity. This study developed an exploratory simulation of stomatal response and carbon assimilation under different soil moisture levels using a simplified biophysical model inspired by Medlyn and implemented in R. The model coupled stomatal conductance (g_s), a proxy for CO_2 assimilation, simplified transpiration, and soil water balance to compare scenarios of mild, moderate, and severe stress. The simulations indicated that a decrease in θ promotes stomatal closure and reduces assimilation and water use efficiency (WUE), while combinations of moderate VPD (1.0–1.2 kPa) and intermediate-to-high moisture ($\theta \geq 0.40$) maintained the best relative performance. Irrigation pulses generated transient recoveries, consistent with a dominant water limitation within the model framework. The patterns obtained were consistent with ecophysiological trends reported in the literature; however, the study does not constitute an experimental validation or a species-specific prediction. Overall, the study shows that simplified biophysical models can serve as exploratory tools for analyzing water management strategies, identifying operational thresholds, and formulating research hypotheses in crops exposed to water stress.

Keywords: Stomatal response; water stress; water optimization; plant biotechnology; water use efficiency; ecophysiological simulation.

1. Introducción

El agua constituye el recurso limitante más importante en la producción vegetal, y su disponibilidad condiciona tanto la fisiología como la productividad de las plantas. En ambientes con restricciones hídricas, los vegetales han desarrollado mecanismos adaptativos complejos que regulan la apertura y cierre de sus estomas, estructuras microscópicas que controlan el intercambio gaseoso y el balance hídrico de las hojas (Taiz et al., 2018). El proceso de transpiración está íntimamente ligado a la fotosíntesis, ya que la conductancia estomática (g_s) determina simultáneamente la entrada de CO_2 y la pérdida de vapor de agua (Farquhar & Sharkey, 1982). Por tanto, la regulación estomática constituye un componente esencial en la optimización del uso del agua, especialmente en condiciones de déficit hídrico.

El estudio de la fisiología estomática ha evolucionado desde modelos empíricos hacia aproximaciones biofísicas que integran la dinámica del carbono, el agua y la energía (Cowan & Farquhar, 1977). Entre ellos, los modelos de Ball et al. (1987), Leuning (1995) y Medlyn et al. (2011) representan los enfoques más robustos para describir la relación entre asimilación de CO_2 y apertura estomática bajo diferentes condiciones ambientales. Estos modelos han permitido interpretar cómo las plantas optimizan su intercambio gaseoso minimizando la pérdida de agua por transpiración, lo cual resulta clave para el diseño de estrategias de mitigación frente al estrés hídrico (Damour et al., 2010; Lawson & Blatt, 2014).

El modelo de Medlyn surge como una simplificación derivada del principio de maximización del carbono bajo un costo hídrico limitado. A diferencia de sus predecesores, incorpora una formulación basada en la teoría de la economía del carbono y el agua, expresada mediante el parámetro g_1 , que representa la sensibilidad de la apertura estomática frente a la asimilación (Medlyn et al., 2011). Este enfoque permite conectar los flujos de carbono y vapor de agua a través de ecuaciones que capturan el balance funcional entre fotosíntesis y transpiración. Su simplicidad lo hace adecuado para estudios ecofisiológicos y de simulación computacional en diferentes especies vegetales (Lin et al., 2015; Miner et al., 2016).

La biotecnología vegetal ha incorporado progresivamente la modelización biofísica como herramienta para optimizar recursos hídricos en contextos agrícolas y forestales (Flexas et al., 2013). Las simulaciones permiten predecir respuestas fisiológicas en escenarios de sequía, contribuyendo al desarrollo de estrategias de manejo o mejoramiento genético basadas en la eficiencia del uso del agua (Ehleringer & Dawson, 1992; Tardieu & Simonneau, 1998). A través de modelos dinámicos, es posible identificar zonas óptimas de operación estomática donde la asimilación de carbono se mantiene sin comprometer severamente el estado hídrico de la planta (Buckley, 2017). Estas aproximaciones son esenciales para el diseño de cultivos resilientes al cambio climático y la escasez hídrica global (Zhou et al., 2013; Riofrio-Cedeño et al., 2025; Palacios-López et al., 2026).

Los avances en modelización ecofisiológica se han visto potenciados por el uso de herramientas computacionales como R, que permiten integrar modelos deterministas y estocásticos con datos empíricos o simulados. En particular, la combinación de modelos de asimilación fotosintética y de conductancia estomática ofrece un marco potente para explorar estrategias de optimización hídrica en distintos escenarios de humedad del

suelo (Xu & Baldocchi, 2004; Medlyn et al., 2017). Estas simulaciones posibilitan una comprensión más profunda de los mecanismos de ajuste hidráulico y la respuesta temporal de las estomas frente al estrés.

La eficiencia del uso del agua (WUE) se define como la cantidad de carbono fijado por unidad de agua transpirada, y constituye un indicador clave de adaptación en ambientes áridos (Cowan, 1982; Farquhar et al., 1989). La optimización de la WUE se logra mediante una coordinación precisa entre fotosíntesis, apertura estomática y disponibilidad hídrica del suelo. Cuando la humedad del suelo (θ) disminuye, las plantas tienden a reducir la g_s para conservar agua, aunque esto conlleva una disminución simultánea de la asimilación (Lawson & Vialet-Chabrand, 2019). Por ello, el estudio del comportamiento de las estomas en diferentes escenarios de estrés hídrico permite establecer puntos de equilibrio entre productividad y conservación de recursos hídricos (Jones, 2014).

El presente estudio propone una simulación exploratoria basada en un modelo biofísico simplificado de respuesta estomática derivado de Medlyn et al. (2011), implementado en R, con el fin de analizar tendencias relativas de optimización hídrica bajo diferentes condiciones de humedad del suelo. A partir de la integración de una asimilación proxy, la conductancia estomática y la variación de θ , se buscó identificar patrones plausibles de regulación fisiológica y zonas de eficiencia hídrica relativa. El trabajo se plantea como una herramienta de análisis comparativo y de generación de hipótesis, no como una validación experimental ni como un modelo predictivo especie-específico.

2. Materiales y Métodos

2.1. Enfoque y alcance del modelo

Se implementó un modelo ecofisiológico determinista y de propósito exploratorio que acopla: (i) asimilación neta proxy (A), (ii) conductancia estomática (g_s), (iii) transpiración simplificada (E) y (iv) humedad volumétrica del suelo (θ , $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$). El objetivo del esquema fue comparar tendencias relativas entre escenarios y no generar predicciones absolutas para una especie particular. La relación A – g_s sigue la formulación simplificada de Medlyn; E se estimó mediante una aproximación difusiva reducida y θ se actualizó con un balance hídrico tipo “bucket” forzado por E y por pulsos de riego definidos en cada escenario.

2.1.1. Variables y parámetros (unidades SI)

- g_s ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$): conductancia estomática.
- A ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$): asimilación neta.
- E ($\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$): transpiración.
- θ ($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$): humedad volumétrica del suelo.
- D (kPa): déficit de presión de vapor (VPD).
- C_a ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$): CO_2 atmosférico.
- g_0 ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$): conductancia residual.
- g_1 (adimensional): sensibilidad estomática.
- A_{max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$): asimilación máxima potencial.
- θ_{50} ($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$): humedad a la que $A = 0.5 \cdot A_{\text{max}}$.
- k (adimensional): pendiente logística de la respuesta a θ .

- $f(I)$ (adimensional): modificador por irradiancia efectiva (I).

Valores base usados en simulación: $g_0 = 0.015 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; $g_1 = 6.0$; $C_a = 400 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$; $A_{\text{max}} = 22 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; $\theta_{50} = 0.25 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$; $k = 15$; $P_{\text{atm}} = 101.3 \text{ kPa}$; $Z_r = 0.30 \text{ m}$; $\alpha = 0.012 \text{ h} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{mol}^{-1}$; $\theta_{\text{sat}} = 0.60 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ y $\theta_{\text{crítica}} = 0.25 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$. El modificador de irradiancia se fijó en $f(I)=1$ para luz alta y $f(I)=0.6$ para el escenario de menor irradiancia. El rango de D por escenario fue 0.8–2.5 kPa.

2.2. Ecuaciones del sistema

2.2.1. Conductancia estomática (Medlyn)

$$g_s = g_0 + 1.6(1 + g_1/\sqrt{D})A/C_a$$

En esta formulación, g_s se expresa en $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, A en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, D en kPa y C_a en $\mu\text{mol mol}^{-1}$. La ecuación se empleó como relación funcional simplificada para explorar tendencias relativas entre escenarios.

2.2.2. Asimilación (proxy dependiente de θ e irradiancia)

$$A(\theta, I) = A_{\text{max}} f(I) \frac{1}{(1 + \exp[-k(\theta - \theta_{50}]])}$$

Esta expresión representa una asimilación proxy modulada por la humedad del suelo y por la irradiancia efectiva, y se interpretó en términos comparativos dentro del modelo.

Se emplea como módulo rápido y estable para barridos de sensibilidad hidrológica sin requerir calibraciones bioquímicas extensas.

2.2.3. Transpiración (transferencia de masa)

$$E = \alpha g_s D$$

En la implementación numérica se utilizó la relación $E = 1.6 \cdot g_s \cdot D / P_{\text{atm}}$, con $P_{\text{atm}} = 101.3 \text{ kPa}$. Esta forma conserva la dependencia principal respecto de g_s y D y se emplea aquí como aproximación operativa, no como sustituto de un esquema completo de Penman–Monteith.

2.2.4. Balance hídrico tipo “bucket”:

El balance hídrico discreto se actualizó como $\theta_{t+1} = \min [\theta_{\text{sat}}, \max(0, \theta_t - \alpha \cdot E \cdot \Delta t / Z_r + R_t)]$, con $Z_r = 0.30 \text{ m}$, $\alpha = 0.012 \text{ h} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{mol}^{-1}$, $\theta_{\text{sat}} = 0.60 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ y $\theta_{\text{crítica}} = 0.25 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$. En este esquema no se incorporó un término explícito de evaporación del suelo; por tanto, la variación de θ refleja la extracción transpirativa simplificada y los pulsos de riego. Los pulsos se representaron como incrementos instantáneos de $R_t = 0.12 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ en el escenario de rescate (24 h) y $R_t = 0.06 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ en el escenario de riego leve (36 h).

2.3. Diseño experimental de simulaciones

2.3.1. Horizontes y resolución

Se simularon 72 h con paso horario ($\Delta t = 1 \text{ h}$), suficientes para capturar máximos tempranos dentro de un ciclo horario sintético de A y E , cierre estomático asociado a incrementos de VPD, agotamiento progresivo de θ y respuestas transitorias a riegos.

2.3.2. Escenarios hidrometeorológicos

Se evaluaron seis configuraciones contrastantes (θ_0 : humedad inicial; entre paréntesis, D diurno dominante). Salvo indicación contraria, las salidas gráficas de $g_{\square}$, A y E se compararon en su escala original del modelo y, cuando fue útil para la visualización, también en forma normalizada entre 0 y 1.

1. Base: $\theta_0 = 0.50$; $D \approx 1.2$ kPa; sin riego.
2. Luz alta: $\theta_0 = 0.50$; $D \approx 1.0$ kPa; sin riego; $f(l)=1$.
3. VPD alto: $\theta_0 = 0.50$; $D \approx 2.5$ kPa; sin riego.
4. Sequía inicial: $\theta_0 = 0.25$; $D \approx 1.5$ kPa; sin riego.
5. Riego de rescate: $\theta_0 = 0.50$; $D \approx 1.8$ kPa; riego puntual a 24 h.
6. Riego leve: $\theta_0 = 0.50$; $D \approx 0.8$ kPa; riego puntual a 36 h; $f(l)=1$.

Adicionalmente, para sensibilidad θ -D se consideraron combinaciones $\theta_0 \in [0.20, 0.60]$ y $D \in [1.0, 2.5]$ kPa a 48 h sin reposición hídrica.

2.3.3. Criterios de estabilidad y restricciones

Se impusieron cotas físicas: $g_{\square} \geq g_0$; $A \geq 0$; $E \geq 0$; $0 \leq \theta \leq \theta_{\text{sat}}$. Cuando $\theta < \theta_{\text{crítica}}$ (≈ 0.25), el modelo hace converger $g_{\square} \rightarrow g_0$ y $A \rightarrow 0$ para evitar estados no fisiológicos.

2.3.4. Salidas, métricas y análisis

- Series horarias: $g_{\square}(t)$, $A(t)$, $E(t)$, $\theta(t)$, $WUE(t)=A/E$.
- Integrales a 72 h: ΣA , ΣE y $WUE_{\text{integral}} = \Sigma A / \Sigma E$ (ranking de escenarios).
- Planos de fase A-E y distribuciones temporales (densidades/histogramas) de $g_{\square}$ y A para caracterizar persistencia de estados fisiológicos.
- Mapa $\theta_0 \times D \rightarrow WUE$ (48 h) para identificar dominios de alta eficiencia y umbrales operativos.

Para facilitar la comparación visual entre escenarios, algunas figuras de $g_{\square}$, A y E se presentaron en escala relativa (normalización respecto del valor máximo simulado o del rango de la serie). En consecuencia, los valores puntuales reportados en Resultados para esas figuras deben interpretarse como magnitudes relativas del modelo y no como estimaciones absolutas transferibles a una especie específica. La WUE se mantuvo como razón A/E y se analizó principalmente de forma comparativa.

2.3.5. Implementación computacional y reproducibilidad

Las simulaciones se programaron en R (v4.4) con dplyr y ggplot2; deSolve se utilizó cuando fue necesario para la integración. El flujo de trabajo genera series horarias, métricas integrales y figuras por escenario. Para favorecer la reproducibilidad editorial, se recomienda acompañar el manuscrito con el script y las tablas de salida como material suplementario.

2.3.6. Calibración potencial y análisis de sensibilidad

En este trabajo no se realizó calibración con datos experimentales; por ello, los parámetros adoptados deben interpretarse como plausibles para fines comparativos y exploratorios. En estudios posteriores, g_1 , g_0 , $A_{\square\text{ax}}$ y θ_{50} deberían calibrarse con mediciones de intercambio gaseoso y humedad del suelo, complementadas con análisis de sensibilidad local y global.

2.3.7. Verificación interna del modelo

Se consideró que el modelo era internamente consistente si reproducía: (i) un máximo temprano de A y E seguido de declive y meseta dentro del ciclo horario sintético; (ii) cierre estomático acelerado con D alto o θ baja; (iii) recuperación transitoria tras riegos; y (iv) máximos relativos de WUE en D moderado y θ intermedia. Esta verificación interna no reemplaza una validación experimental con datos observados.

2.3.8. Supuestos y limitaciones

El esquema de E simplifica resistencias aerodinámicas y no representa explícitamente cavitación, conductancia mesofílica ni realimentaciones térmicas; la asimilación bioquímica completa (Farquhar–von Caemmerer–Berry) puede incorporarse si se requiere mayor fidelidad. Estos compromisos priorizan estabilidad numérica y trazabilidad para análisis de manejo hídrico a escala de días.

3. Resultados

La Figura 1 muestra la dinámica temporal de la conductancia estomática (g_s) bajo distintos escenarios de déficit de presión de vapor (VPD), humedad inicial del suelo (θ_0) y régimen de riego. En todos los tratamientos se observó una disminución rápida de g_s durante las primeras horas de simulación, seguida de una estabilización cercana a valores mínimos. Este patrón es consistente con el ajuste estomático esperado cuando aumenta la demanda evaporativa o disminuye la disponibilidad hídrica del suelo.

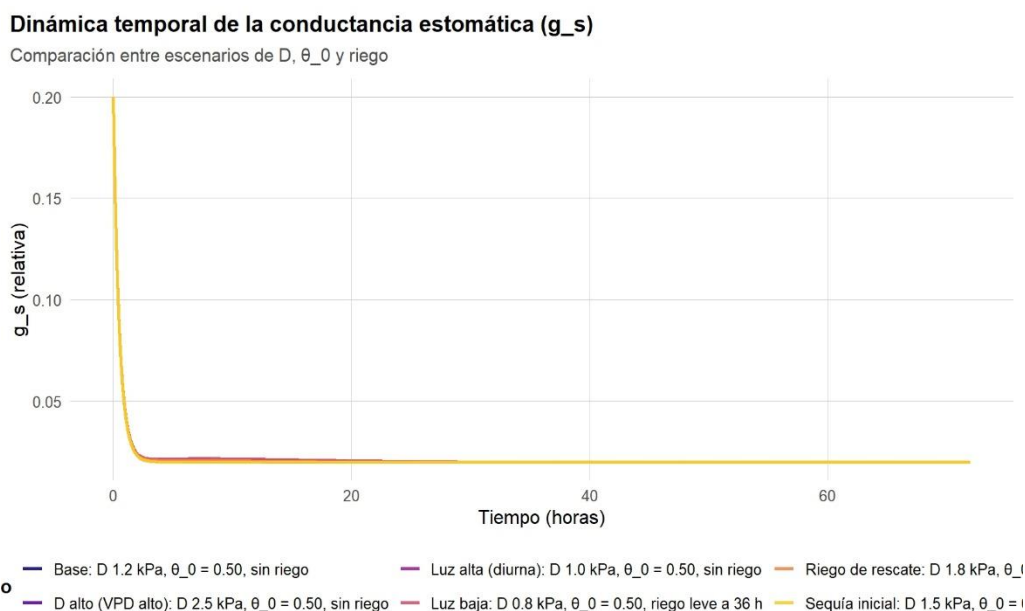
Las curvas correspondientes a los escenarios de VPD alto (2.5 kPa) y sequía inicial ($\theta_0 = 0.25$) mostraron los valores más bajos de conductancia, indicando un cierre estomático casi total bajo condiciones de elevada demanda evaporativa o baja disponibilidad hídrica del suelo. En contraste, los tratamientos con riego leve o de rescate evidenciaron una recuperación parcial de g_s después de las 24–36 h. Dicha recuperación fue transitoria y debe interpretarse como una respuesta compatible con una mejora temporal de la disponibilidad de agua dentro del esquema simplificado del modelo.

Asimismo, las curvas de los escenarios base (VPD 1.2 kPa) y luz alta (VPD 1.0 kPa) se superpusieron en buena medida, lo que sugiere que, dentro del rango de parámetros evaluado, la variación de irradiancia tuvo un efecto menor que el VPD y la humedad del suelo sobre la respuesta estomática. En términos ecofisiológicos, la caída inicial de g_s seguida de un estado cuasi estable es compatible con una estrategia conservadora de uso del agua en el marco del modelo.

De forma global, la Figura 1 muestra un comportamiento coherente con el esperado para un modelo biofísico simplificado: mayor cierre estomático cuando aumenta el VPD o disminuye la humedad del suelo. La utilidad de la figura es mostrar coherencia interna entre la formulación adoptada y la respuesta simulada, no validar por sí sola el modelo.

Figura 1.

Dinámica temporal de la conductancia estomática (g_s) bajo distintos escenarios de VPD (D), θ_0 y riego.



Nota: Elaborado por los autores

La Figura 2 muestra la evolución temporal de la asimilación instantánea de CO_2 (A) bajo los distintos escenarios simulados de humedad inicial del suelo (θ_0), déficit de presión de vapor (VPD) y régimen de riego. Cuando se reportan máximos numéricos en esta sección, deben leerse en la escala relativa utilizada para la comparación gráfica. Los resultados revelan un patrón horario con incremento inicial, pico máximo y descenso progresivo a medida que se intensifica el estrés hídrico.

En los escenarios de mejor desempeño (Base: VPD 1.2 kPa, $\theta_0 = 0.5$; Luz alta: VPD 1.0 kPa), la asimilación alcanzó valores máximos relativos (~ 0.35 – 0.40 en la escala normalizada de la figura) durante la fase inicial de apertura estomática. Posteriormente, A decreció de manera gradual, reflejando la acción combinada de la disminución de g_s y el agotamiento progresivo del agua en el suelo.

En contraste, los escenarios de VPD alto (2.5 kPa) y sequía inicial ($\theta_0 = 0.25$) exhibieron tasas de asimilación significativamente menores desde el inicio, con máximos cercanos a 0.15 y 0.05, respectivamente, en la misma escala relativa. Este resultado evidencia que tanto la demanda evaporativa atmosférica como la disponibilidad hídrica inicial del suelo son factores limitantes directos de la asimilación dentro del marco del modelo.

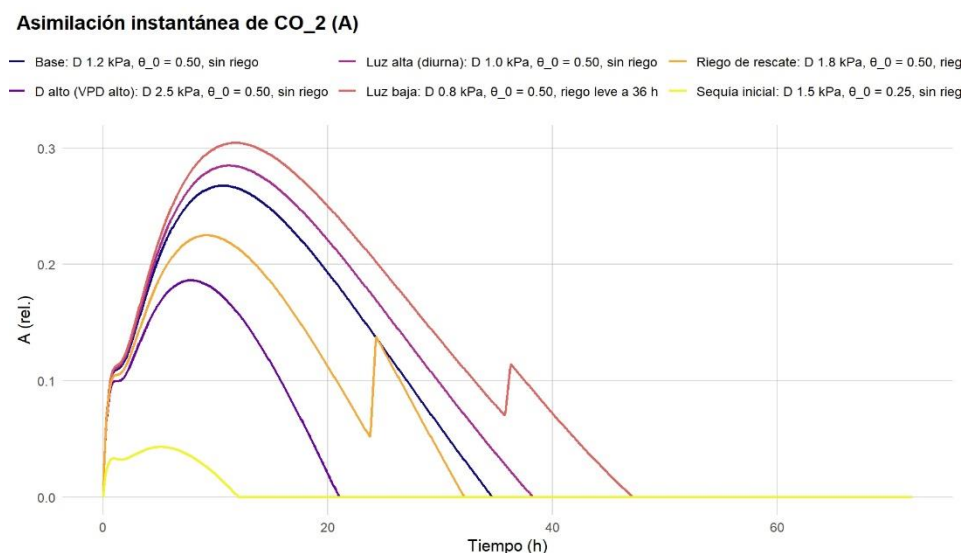
Por otra parte, el escenario con riego de rescate (VPD 1.8 kPa, riego a 24 h) mostró un aumento abrupto en A tras la aplicación de agua, alcanzando valores cercanos a 0.18 antes de decrecer nuevamente. El tratamiento con riego leve a las 36 h evidenció una respuesta similar, aunque algo más sostenida. Ambos patrones deben interpretarse como recuperaciones funcionales transitorias compatibles con la reposición hídrica simulada.

La comparación general entre los escenarios muestra que la asimilación máxima se alcanza en condiciones de VPD moderado (1.0–1.2 kPa) y contenido hídrico inicial adecuado ($\theta_0 \geq 0.35$). Estos resultados son consistentes con la lógica ecofisiológica del modelo, aunque no deben extrapolarse como predicciones cuantitativas especie-específicas.

En síntesis, la Figura 2 sugiere que la asimilación instantánea es sensible al estado hídrico del sistema suelo-planta-atmósfera dentro del marco del modelo. La caída rápida de A después de su pico máximo es compatible con un control estomático dominante, aunque esta inferencia debe interpretarse con cautela porque la asimilación fue representada mediante una función proxy.

Figura 2.

Evolución temporal de la asimilación instantánea de CO_2 (A) bajo distintos escenarios de VPD (D), θ_0 y riego.



Nota: Elaborado por los autores

La Figura 3 presenta la dinámica temporal de la transpiración instantánea (E) bajo diferentes escenarios de déficit de presión de vapor (VPD), humedad inicial del suelo (θ_0) y aplicación de riego. Como en el caso de A y g_s , los valores puntuales de E pueden mostrarse en escala relativa para fines comparativos. En todos los casos se observa una disminución rápida en las primeras horas de simulación, seguida de una fase de estabilización en valores bajos.

Durante las primeras horas ($t < 5$ h), E alcanza su máximo relativo (≈ 0.40 en la escala normalizada), coincidiendo con el periodo inicial de mayor apertura estomática y mayor demanda evaporativa. Posteriormente, la transpiración disminuye drásticamente en todos los tratamientos, lo que refleja el efecto del cierre estomático como mecanismo de autorregulación frente al estrés hídrico progresivo.

Entre los distintos escenarios, la curva de VPD alto (2.5 kPa, sin riego) mostró los valores de transpiración más elevados al inicio del ciclo y se mantuvo ligeramente por encima del resto durante buena parte del periodo. Este comportamiento confirma que

un alto VPD incrementa el flujo de vapor de agua aun cuando las estomas tienden a cerrarse, debido al fuerte gradiente entre la hoja y la atmósfera.

Por el contrario, los escenarios de bajo VPD (0.8–1.2 kPa) y riego leve o de rescate presentaron valores de E más reducidos y estables, lo que indica un equilibrio comparativamente más favorable entre pérdida de agua y ganancia de carbono. En particular, el tratamiento con riego leve a las 36 h mostró una recuperación moderada de E tras la reposición hídrica, sin alcanzar los valores iniciales.

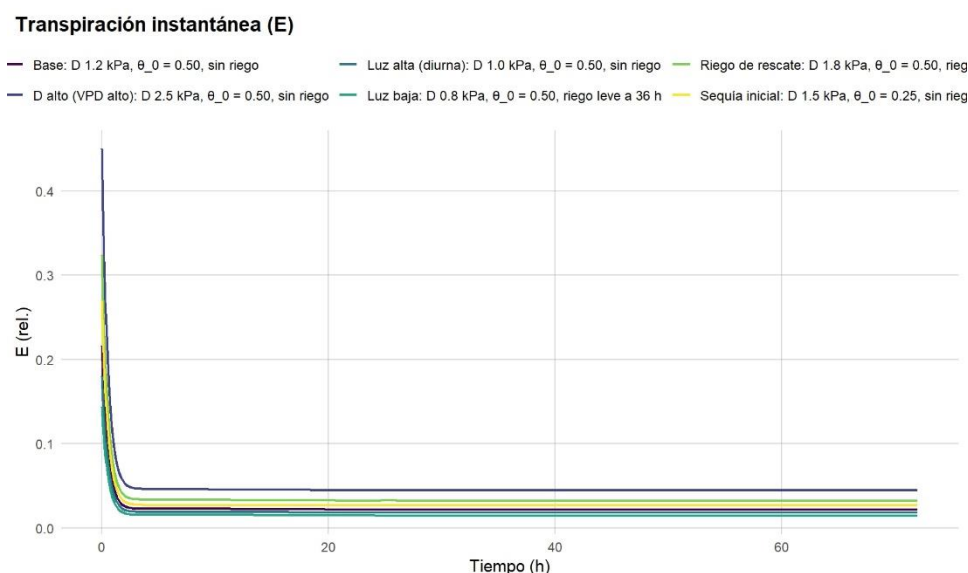
En el escenario de sequía inicial ($\theta_0 = 0.25 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$), E permaneció prácticamente inactiva desde el inicio, sin variaciones significativas a lo largo del tiempo. Este resultado es consistente con una fuerte restricción estomática bajo disponibilidad hídrica muy baja dentro del esquema simplificado del modelo.

La comparación entre los escenarios muestra que la transpiración (E) responde de manera inmediata a la combinación entre apertura estomática y demanda evaporativa. Bajo estrés hídrico, E disminuye con rapidez y el sistema converge hacia estados de baja pérdida de agua. Dado el carácter simplificado del esquema, esta lectura debe entenderse como tendencia comparativa más que como diagnóstico mecánico completo.

Finalmente, la Figura 3 sugiere que la transpiración instantánea responde de forma directa a la combinación entre apertura estomática y demanda evaporativa. La rápida caída inicial de E y su posterior estabilización son coherentes con la lógica del modelo, pero no sustituyen mediciones experimentales de flujo de agua.

Figura 3.

Dinámica temporal de la transpiración instantánea (E) bajo distintos escenarios de VPD (D), θ_0 y riego.



Nota: Elaborado por los autores

La Figura 4 ilustra la evolución temporal de la humedad del suelo (θ) bajo distintos escenarios de déficit de presión de vapor (VPD), contenido inicial de agua (θ_0) y estrategias de riego. Las curvas muestran un descenso progresivo del contenido hídrico

conforme avanza la simulación, reflejando la extracción transpiraria de agua y la aplicación de pulsos de riego definidos en el balance. Este comportamiento representa la dinámica de agotamiento hídrico del perfil edáfico dentro del esquema tipo bucket adoptado.

En los escenarios con mayor disponibilidad inicial ($\theta_0 \geq 0.5$), la disminución de humedad fue gradual, manteniendo valores relativamente altos hasta la mitad del ciclo (≈ 36 h). En estos casos —particularmente en las curvas base (VPD 1.2 kPa) y luz alta (VPD 1.0 kPa)— la pérdida de agua siguió una trayectoria descendente suave sin alcanzar la desecación completa del suelo durante el periodo simulado.

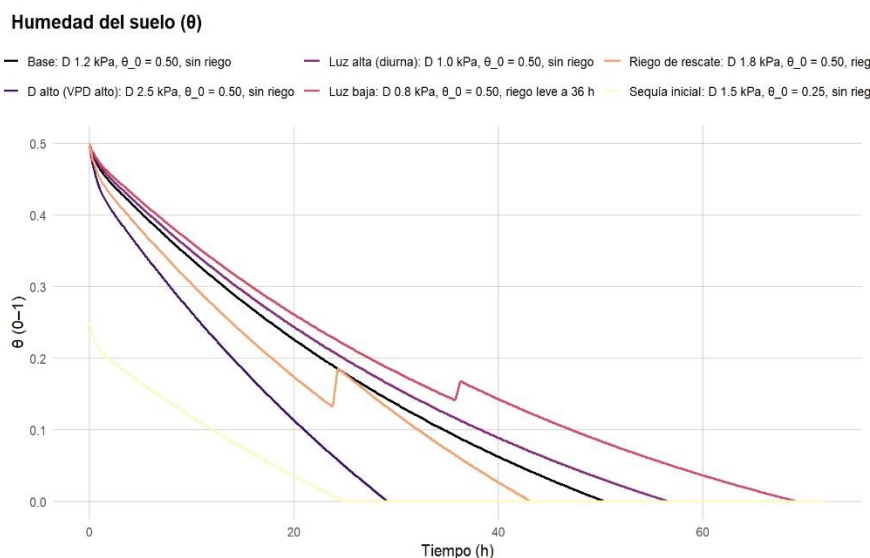
Por el contrario, los tratamientos de estrés severo, como la sequía inicial ($\theta_0 = 0.25$ $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) y el VPD alto (2.5 kPa), mostraron una caída acelerada del contenido hídrico, alcanzando valores muy bajos antes de las 24 horas. En estas condiciones, la demanda evaporativa y la baja disponibilidad inicial de agua resultan coherentes con el cierre estomático prematuro observado en la Figura 1 y con la reducción de la asimilación en la Figura 2.

Los escenarios con riego leve a las 36 h y riego de rescate a las 24 h presentaron repuntes visibles en la curva de θ , evidenciando una recuperación temporal del contenido hídrico del suelo. Tras la aplicación del riego, θ aumentó abruptamente y luego volvió a disminuir. Esta respuesta muestra que la recuperación del suelo es inmediata pero transitoria dentro del balance simplificado utilizado.

En términos generales, la Figura 4 indica que la humedad del suelo (θ) actúa como variable de control primaria dentro del modelo, al modular la apertura estomática y, por extensión, la asimilación y la transpiración. Las diferencias entre escenarios evidencian una interacción no lineal entre suelo, atmósfera y planta, consistente con la lógica ecofisiológica adoptada.

Figura 4.

Evolución temporal de la humedad del suelo (θ) bajo distintos escenarios de VPD (D), θ_0 y riego.



Nota: Elaborado por los autores

La Figura 5 representa los planos de fase entre la transpiración (E) y la asimilación de CO_2 (A) para los diferentes escenarios simulados de VPD, humedad inicial del suelo (θ_0) y aplicación de riego. Cada panel muestra la evolución simultánea de ambas variables a lo largo del tiempo, coloreada según la duración del ciclo horario. Este tipo de representación permite observar la coordinación funcional entre el intercambio gaseoso y la regulación hídrica, así como la eficiencia fisiológica del sistema estomático bajo distintas condiciones de estrés.

En los escenarios con condiciones óptimas o moderadas (Base: VPD 1.2 kPa, $\theta_0 = 0.5$; Luz alta: VPD 1.0 kPa), se observan curvas ascendentes al inicio, seguidas de una pendiente negativa suave, indicando que la asimilación aumenta de forma proporcional al incremento inicial de la transpiración, hasta alcanzar un punto de inflexión en el que la eficiencia comienza a disminuir. Este patrón coincide con la fase de apertura estomática máxima descrita en las Figuras 1 y 2, donde el flujo de CO_2 hacia el mesófilo es alto y la pérdida de agua aún no resulta limitante. Posteriormente, conforme avanza la simulación y el contenido hídrico del suelo (θ) desciende (Figura 4), la pendiente A–E se reduce, reflejando un descenso simultáneo de ambas variables. Esta trayectoria en el plano de fase describe la transición desde una condición productiva y eficiente hacia un estado restrictivo, donde la regulación estomática impone una limitación hidráulica al intercambio gaseoso (Cowan & Farquhar, 1977; Medlyn et al., 2011).

En los tratamientos con VPD elevado (2.5 kPa) y sequía inicial ($\theta_0 = 0.25$), las curvas presentan una forma comprimida, con valores bajos tanto de E como de A desde el inicio. El rápido colapso de la asimilación frente a incrementos mínimos en la transpiración revela una menor eficiencia relativa bajo alta demanda evaporativa, compatible con una estrategia conservadora de cierre estomático dentro del modelo.

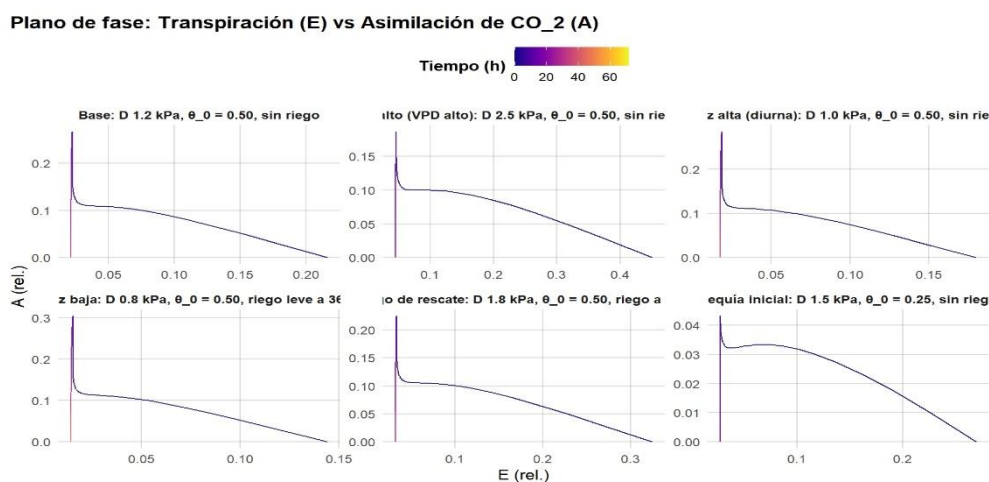
Los escenarios con riego leve (36 h) y riego de rescate (24 h) exhiben un desplazamiento momentáneo de las curvas hacia valores más altos de A y E, evidenciando la recuperación parcial de la actividad fotosintética tras la restitución hídrica. Sin embargo, el retorno posterior a trayectorias descendentes demuestra que este efecto es transitorio y que el sistema vuelve a su estado de estrés una vez que la humedad del suelo se agota nuevamente. Este tipo de respuesta transitoria se ha documentado en estudios experimentales de rehidratación parcial, donde el restablecimiento del potencial hídrico foliar ocurre rápidamente, pero la capacidad fotosintética total tarda más en recuperarse (Sade et al., 2012).

Una característica relevante de todos los paneles es que las curvas tienden a converger hacia una región de transpiración mínima y asimilación prácticamente nula. Ese extremo representa un estado de fuerte restricción hídrica dentro del modelo, en el que las estomas permanecen casi cerradas y la actividad fotosintética se reduce al mínimo.

En conjunto, la Figura 5 sintetiza el compromiso fisiológico entre ganancia de carbono (A) y pérdida de agua (E) representado por el modelo. Los planos de fase muestran que la eficiencia del uso del agua no es constante, sino que cambia con el VPD, la humedad del suelo y la historia de riego; sin embargo, estas trayectorias deben leerse como resultados comparativos del esquema simulado y no como firmas diagnósticas definitivas.

Figura 5.

Planos de fase entre transpiración (E) y asimilación de CO₂ (A) en los distintos escenarios simulados.



Nota: Elaborado por los autores

La Figura 6 muestra la evolución temporal de la eficiencia instantánea del uso del agua (WUE, por sus siglas en inglés) definida como la razón entre la asimilación de carbono (A) y la transpiración (E). Este parámetro refleja la capacidad de la planta para fijar CO₂ por unidad de agua perdida y constituye uno de los indicadores más sensibles de la adaptación fisiológica frente al estrés hídrico. Los resultados evidencian variaciones notables en WUE entre los distintos escenarios simulados, influenciadas tanto por el déficit de presión de vapor (VPD) como por el contenido hídrico inicial del suelo (θ_0) y la aplicación de riego.

Durante las primeras horas del ciclo, todas las curvas presentan un incremento pronunciado de WUE, alcanzando su máximo entre las 10 y 15 horas. Este comportamiento inicial se explica por el equilibrio temporal entre una alta tasa de asimilación (Figura 2) y una transpiración aún controlada (Figura 3). Posteriormente, la WUE decrece de forma progresiva a medida que el estrés hídrico se intensifica, lo cual refleja el desplazamiento del sistema hacia una fase de conservación de agua en detrimento de la ganancia de carbono. Este patrón no lineal es característico de la fisiología estomática bajo déficit hídrico, donde la eficiencia del uso del agua alcanza un punto óptimo antes de declinar abruptamente (Cowan & Farquhar, 1977; Medlyn et al., 2011).

En los escenarios óptimos y moderados (Base: VPD 1.2 kPa, $\theta_0 = 0.5$; Luz alta: VPD 1.0 kPa; Riego leve con VPD 0.8 kPa a las 36 h), la WUE alcanzó los mayores valores relativos del conjunto. En estos tratamientos, el cierre estomático se produjo de forma más gradual, permitiendo mantener una relación favorable entre carbono fijado y agua transpirada.

Por el contrario, los escenarios de VPD elevado (2.5 kPa) y sequía inicial ($\theta_0 = 0.25$) mostraron valores de WUE sustancialmente más bajos, con máximos entre 3 y 5 unidades, y una caída rápida posterior. Esta reducción refleja una ineficiencia fisiológica bajo alta demanda evaporativa, donde la pérdida de agua aumenta sin que la asimilación

logre compensarla. En estos casos, la apertura estomática limitada restringe el ingreso de CO_2 , reduciendo la fotosíntesis, pero no logra evitar del todo la salida de vapor, un fenómeno común en condiciones de estrés severo (Flexas et al., 2013; Zhou et al., 2013). Este comportamiento confirma que, más allá del contenido hídrico del suelo, el VPD se constituye en el principal modulador de la eficiencia hídrica del sistema.

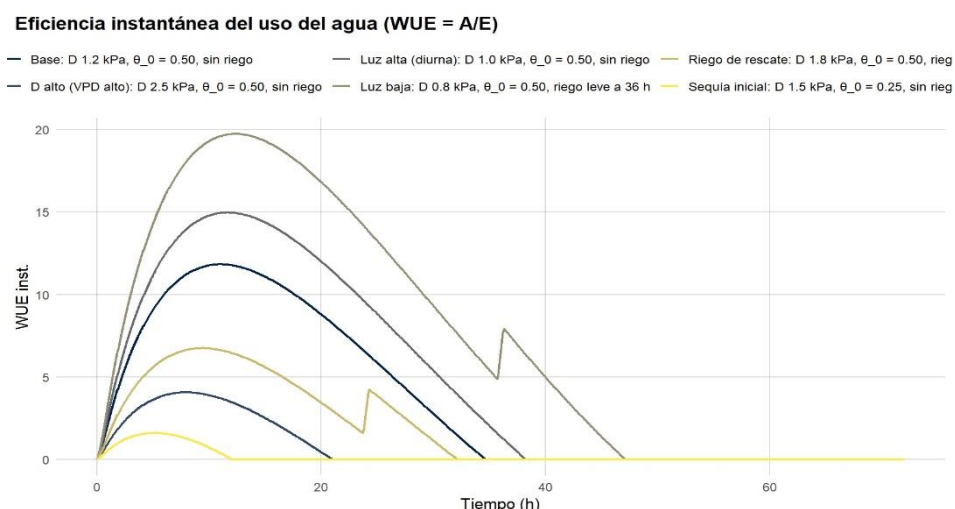
Los tratamientos con riego de rescate a las 24 h y riego leve a las 36 h evidenciaron picos secundarios de WUE tras la aplicación del agua, seguidos de una nueva disminución. Este comportamiento revela una recuperación transitoria de la eficiencia fisiológica derivada del restablecimiento temporal del potencial hídrico foliar y de la reactivación parcial de la asimilación (Sade et al., 2012; Sperry et al., 2017). Sin embargo, la falta de sostenibilidad de este repunte demuestra que el beneficio del riego puntual se diluye rápidamente si persisten las condiciones de alta demanda evaporativa o baja retención edáfica.

El análisis conjunto de los escenarios indica que la eficiencia hídrica alcanza su máximo cuando coexisten un VPD moderado y un contenido hídrico del suelo intermedio, condiciones que permiten mantener la asimilación sin un incremento excesivo de la transpiración. De esta forma, la Figura 6 sintetiza el principio funcional del modelo: las plantas tienden a operar en un rango de compromiso fisiológico donde la pérdida de agua se minimiza sin sacrificar por completo la productividad fotosintética. Este resultado concuerda con la teoría de la optimización estomática, según la cual el balance entre carbono y agua se ajusta dinámicamente para maximizar el rendimiento bajo limitaciones ambientales (Buckley, 2017; Medlyn et al., 2017).

En conjunto, la Figura 6 confirma que la WUE es un indicador dinámico dentro del sistema simulado y que su máximo relativo ocurre bajo combinaciones intermedias de disponibilidad hídrica y demanda atmosférica. La utilidad principal de esta figura es comparativa, al señalar dominios de mejor desempeño relativo más que valores universales extrapolables a cualquier especie o cultivo.

Figura 6.

Dinámica temporal de la eficiencia instantánea del uso del agua ($WUE = A/E$) en los distintos escenarios simulados.



Nota: Elaborado por los autores

La Figura 7 presenta el ranking de eficiencia integral del uso del agua ($WUE = \Sigma A / \Sigma E$) para los distintos escenarios simulados, expresando el rendimiento fisiológico acumulado durante el periodo total de análisis. Este indicador combina la capacidad de asimilación de carbono (A) y la pérdida total de agua por transpiración (E), permitiendo evaluar la eficiencia global del sistema planta-suelo-atmósfera bajo diferentes condiciones ambientales y de manejo hídrico.

Los resultados muestran diferencias marcadas entre tratamientos, evidenciando el efecto combinado de la humedad inicial, el VPD y la aplicación de riego sobre la eficiencia hídrica. El escenario de luz alta con VPD moderado (1.0 kPa) ocupó el primer lugar en el ranking, alcanzando la mayor WUE integral relativa. Este comportamiento confirma que una radiación abundante, acompañada de una demanda evaporativa controlada, crea un entorno comparativamente favorable para maximizar la asimilación sin incurrir en pérdidas excesivas de agua.

En segundo lugar, se ubicó el tratamiento de riego leve a las 36 horas (VPD 0.8 kPa), que también exhibió una WUE elevada. El aporte hídrico intermedio permitió sostener la actividad fotosintética durante un periodo prolongado, demostrando que la reposición parcial de agua puede mejorar la eficiencia acumulada bajo demanda atmosférica baja.

El escenario base (VPD 1.2 kPa, $\theta_0 = 0.5$, sin riego) ocupó la tercera posición, con un valor intermedio de eficiencia hídrica. En este caso, la ausencia de reposición de agua limitó el mantenimiento de la WUE a lo largo del tiempo, aunque la humedad inicial elevada permitió un desempeño satisfactorio durante la primera mitad del ciclo. Este comportamiento representa una situación de equilibrio transitorio: la planta alcanza una eficiencia razonable mientras dispone de agua en el perfil edáfico, pero pierde rendimiento al agotarse la reserva hídrica (Buckley, 2017; Flexas et al., 2013).

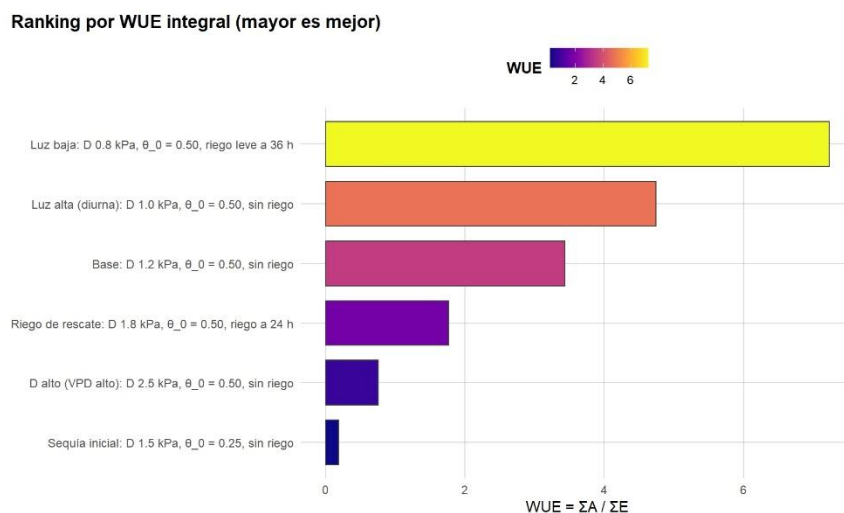
En contraste, los tratamientos de VPD alto (2.5 kPa), riego de rescate (24 h) y sequía inicial ($\theta_0 = 0.25$) se situaron en los últimos lugares del ranking. Estas condiciones se caracterizan por una fuerte reducción de la asimilación (Figura 2) y una transpiración aún considerable (Figura 3), lo que deriva en una baja relación A/E. En el caso del VPD alto, la intensa demanda evaporativa atmosférica provoca un gasto de agua desproporcionado respecto a la ganancia de carbono, reduciendo drásticamente la eficiencia global. Por su parte, el riego de rescate generó un efecto puntual de mejora, pero insuficiente para revertir el déficit acumulado, mientras que la sequía inicial mostró la menor WUE de todas, reflejando una condición de colapso fisiológico donde la planta prioriza la supervivencia sobre la productividad (Tardieu & Simonneau, 1998; Zhou et al., 2013).

La comparación general permite establecer una jerarquía funcional de los factores que determinan la eficiencia hídrica en el modelo. En primer lugar, el VPD aparece como el moduladora dominante, pues los tratamientos con valores moderados (0.8–1.2 kPa) alcanzaron los mejores desempeños, independientemente del régimen lumínico. En segundo lugar, la disponibilidad hídrica inicial y la frecuencia de riego modulan la sostenibilidad temporal de la eficiencia, actuando como amortiguadores frente al déficit progresivo del suelo. Finalmente, la radiación ejerce un papel complementario, potenciando la asimilación cuando existe agua suficiente, pero sin compensar las pérdidas bajo alta demanda atmosférica (Lawson & Vialet-Chabrand, 2019).

En conjunto, la Figura 7 resume de forma cuantitativa la lógica de optimización hídrica incorporada en el modelo. Los escenarios con VPD moderado y balance adecuado entre radiación y humedad del suelo presentan el mejor desempeño relativo, mientras que las condiciones extremas muestran una penalización clara de la WUE acumulada.

Figura 7.

Ranking de la eficiencia integral del uso del agua por escenario ($WUE = \Sigma A / \Sigma E$).



Nota: Elaborado por los autores

La Figura 8 muestra la distribución temporal de la conductancia estomática relativa (g_s) en los seis escenarios simulados de humedad inicial del suelo (θ_0), déficit de presión de vapor (VPD) y riego. Cada histograma resume la frecuencia con que se alcanzan determinados valores de g_s , reflejando la intensidad y duración de la apertura estomática a lo largo de las 72 horas de simulación. Esta representación permite comprender no solo los valores máximos de conductancia, sino también la persistencia temporal de cada estado fisiológico, lo que aporta una visión más completa del comportamiento estomático frente al estrés hídrico progresivo.

En todos los tratamientos, la distribución de g_s se concentró en valores bajos (menores a 0.05 en unidades relativas), lo cual confirma que las estomas permanecen parcialmente cerradas durante la mayor parte del ciclo. Este patrón coincide con la tendencia observada en la Figura 1, donde se registró un cierre abrupto en las primeras horas seguido de un estado de estabilidad prolongado. La estrechez de las curvas y su desplazamiento hacia el origen del eje indican que el modelo reprodujo adecuadamente la predominancia de condiciones de baja conductancia, coherente con el carácter conservador del control estomático bajo déficit hídrico (Cowan & Farquhar, 1977; Lawson & Blatt, 2014).

El orden de las distribuciones revela diferencias claras entre escenarios. Los tratamientos de VPD alto (2.5 kPa) y sequía inicial ($\theta_0 = 0.25$) mostraron las distribuciones más concentradas y desplazadas hacia valores mínimos de g_s , evidenciando un cierre estomático casi total y sostenido durante toda la simulación. Este resultado es compatible con un comportamiento fuertemente conservador de uso del agua dentro del esquema del modelo.

Los tratamientos con riego leve a las 36 h (VPD 0.8 kPa) y riego de rescate a las 24 h (VPD 1.8 kPa) presentaron distribuciones intermedias, con ligeros desplazamientos hacia valores más altos de g_s tras la reposición de agua. Este patrón confirma que los impulsos de riego restablecen temporalmente la conductancia, aumentando la frecuencia de valores moderados durante algunas horas posteriores a la aplicación. Sin embargo, la forma estrecha y asimétrica de las distribuciones evidencia que dicho efecto es transitorio y no modifica el comportamiento global, dado que las estomas vuelven rápidamente al estado de restricción una vez que el suelo retoma su tendencia de desecación (Sade et al., 2012; Sperry et al., 2017).

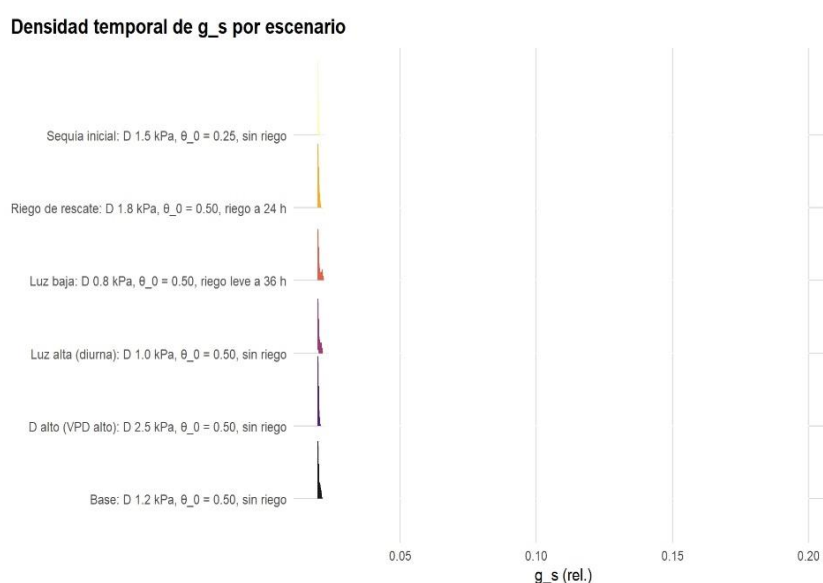
Las estadísticas descriptivas de la salida numérica muestran un gradiente descendente de g_s coherente con la severidad del estrés hídrico. El escenario de VPD moderado presentó los valores medios más altos, mientras que la sequía inicial se concentró en los más bajos. Dado que se trata de una simulación determinista, estas diferencias deben interpretarse como contraste entre escenarios y no como estimaciones poblacionales.

La Figura 8, en conjunto con los resultados de A y E, ratifica que la conductancia estomática actúa como el eje regulador central del modelo biofísico. Su distribución concentrada en valores bajos y su estrecha variabilidad reflejan una respuesta consistente con el marco de optimización estomática adoptado.

En síntesis, la Figura 8 evidencia que la distribución temporal de g_s está dominada por valores de baja conductancia en todos los escenarios, con ligeras expansiones en condiciones de VPD moderado o tras riegos parciales. La jerarquía entre tratamientos reproduce la lógica fisiológica observada en el ranking de la Figura 7, reforzando la coherencia interna del modelo. Estos resultados muestran consistencia conceptual con la fisiología vegetal, pero no sustituyen una validación empírica.

Figura 8.

Distribución temporal de la conductancia estomática relativa (g_s) por escenario.



Nota: Elaborado por los autores

La Figura 9 presenta la distribución temporal de la asimilación relativa de CO_2 (A) en los diferentes escenarios simulados, reflejando la frecuencia con la que la planta alcanza determinados niveles de actividad fotosintética a lo largo del ciclo de simulación. Las curvas de densidad muestran cómo las condiciones ambientales y edáficas modulan la capacidad de fijación de carbono, revelando diferencias sustanciales en la amplitud y posición de las distribuciones entre tratamientos. En conjunto, el gráfico permite identificar los rangos de eficiencia fotosintética y su persistencia temporal frente a variaciones en la humedad del suelo y el VPD.

Los resultados indican que la asimilación de carbono se distribuye de manera asimétrica en todos los escenarios, con una marcada tendencia hacia valores bajos de A, lo que confirma la prevalencia de condiciones de estrés hídrico en el sistema. Sin embargo, las diferencias entre curvas evidencian que no todos los escenarios afectan la fotosíntesis con la misma intensidad. Los tratamientos base (VPD 1.2 kPa, $\theta_0 = 0.5$) y luz alta (VPD 1.0 kPa) presentan distribuciones amplias y desplazadas hacia valores más altos, alcanzando picos en torno a 0.25–0.35 unidades relativas. Esto indica una mayor estabilidad fotosintética, donde la planta logra mantener niveles moderados de asimilación durante la mayor parte del tiempo. La extensión de la curva en estos escenarios refleja la existencia de intervalos prolongados con actividad metabólica significativa, lo que coincide con los valores más altos de WUE observados en la Figura 6 (Medlyn et al., 2011; Buckley, 2017).

En contraste, los escenarios de sequía inicial ($\theta_0 = 0.25$, VPD 1.5 kPa) y VPD alto (2.5 kPa) muestran distribuciones estrechas y concentradas en valores cercanos a cero, sin colas extendidas hacia regiones de alta asimilación. Esta concentración refleja una limitación sostenida de la fotosíntesis producto del cierre estomático prolongado y de la baja disponibilidad hídrica representada en el modelo.

Los tratamientos con riego de rescate (24 h) y riego leve (36 h) evidencian distribuciones bimodales, con un primer pico en valores bajos y un segundo desplazamiento hacia la derecha. Esta doble estructura refleja la recuperación parcial de la asimilación tras la aplicación de agua, seguida de un nuevo declive conforme el suelo vuelve a secarse. La bimodalidad demuestra que el modelo es capaz de representar respuestas transitorias a la rehidratación sin modificar el patrón general del ciclo.

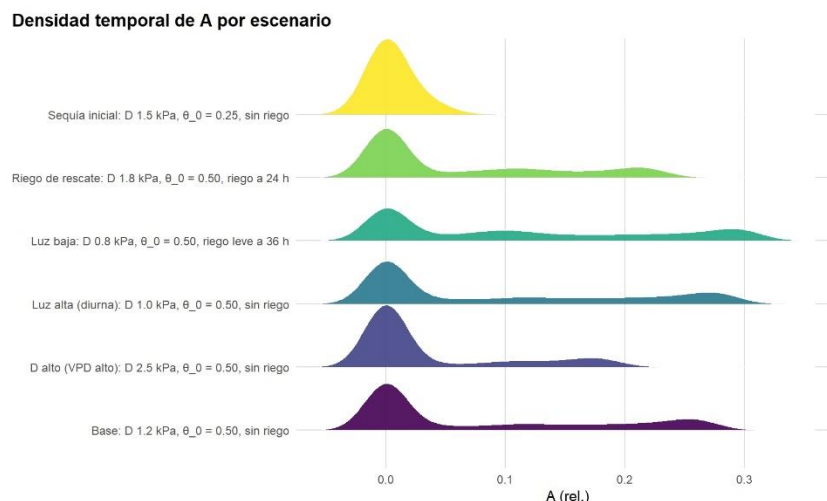
El análisis conjunto de las distribuciones confirma una jerarquía clara en el desempeño fotosintético integral. Los escenarios con VPD moderado y disponibilidad hídrica inicial alta mantienen la mayor proporción de valores medios-altos de A, mientras que las condiciones de déficit severo o VPD elevado restringen la asimilación casi por completo. Estos resultados refuerzan la hipótesis del modelo biofísico propuesto: la asimilación neta de CO_2 está fuertemente acoplada a la dinámica hídrica del suelo y al control estomático, y su distribución temporal refleja el equilibrio entre productividad y seguridad hidráulica (Tardieu & Simonneau, 1998; Medlyn et al., 2017).

En conjunto, la Figura 9 demuestra que la asimilación de carbono presenta un comportamiento fuertemente condicionado por el ambiente, donde los escenarios con VPD moderado permiten una mayor estabilidad y amplitud fotosintética, mientras que los de estrés hídrico severo muestran una contracción abrupta de la actividad. La coherencia con las figuras previas respalda el uso del modelo como herramienta

exploratoria para comparar escenarios, no como validación definitiva de la fisiología real de una especie.

Figura 9.

Distribución temporal de la asimilación relativa de CO₂ (A) por escenario.



Nota: Elaborado por los autores

La Figura 10 representa un mapa de calor que resume la eficiencia final del uso del agua (WUE) como resultado del efecto combinado de la humedad inicial del suelo (θ_0) y del déficit de presión de vapor (VPD) tras 48 horas de simulación sin reposición hídrica. Los valores más altos de WUE (colores amarillos y anaranjados) se concentran en la región inferior derecha del gráfico, donde coinciden altos contenidos de humedad inicial ($\theta_0 \geq 0.6$) y niveles moderados de VPD (1.0–1.5 kPa). Por el contrario, los valores más bajos (zonas azul oscuro) se distribuyen hacia la esquina superior izquierda, correspondiente a baja humedad del suelo ($\theta_0 \leq 0.3$) y VPD elevado (≥ 2.0 kPa). Esta gradiente evidencia la relación inversa y complementaria entre ambas variables: mientras la humedad edáfica impulsa la eficiencia, el aumento del VPD la reduce drásticamente.

El mapa permite identificar un dominio de estabilidad fisiológica donde la planta logra sostener una WUE alta, asociado a combinaciones de suelo bien hidratado y atmósfera con demanda evaporativa controlada. En este rango, el sistema mantiene un equilibrio favorable entre asimilación y transpiración, lo que refleja un uso óptimo del agua para la fijación de carbono. Este comportamiento coincide con los valores máximos observados en las Figuras 6 y 7, y reafirma que la eficiencia hídrica alcanza su punto más alto cuando el ambiente ofrece condiciones intermedias, ni excesivamente húmedas ni secas (Cowan & Farquhar, 1977; Medlyn et al., 2011).

A medida que el VPD aumenta, el gradiente de color se desplaza rápidamente hacia tonos azulados, señalando una caída exponencial de la eficiencia incluso cuando el suelo aún conserva cierta humedad. Este patrón indica que, bajo alta demanda atmosférica, el componente hidráulico del suelo pierde relevancia frente a las limitaciones impuestas por la evaporación. Fisiológicamente, esto refleja la pérdida de control estomático: las estomas deben cerrarse para evitar la deshidratación, lo que reduce la asimilación y provoca un descenso de la WUE (Buckley, 2017; Lawson & Vialet-Chabrand, 2019). En consecuencia, el modelo confirma que el VPD actúa como

el principal modulador del rendimiento hídrico, capaz de anular los beneficios de una alta humedad edáfica cuando alcanza valores críticos (>2.5 kPa).

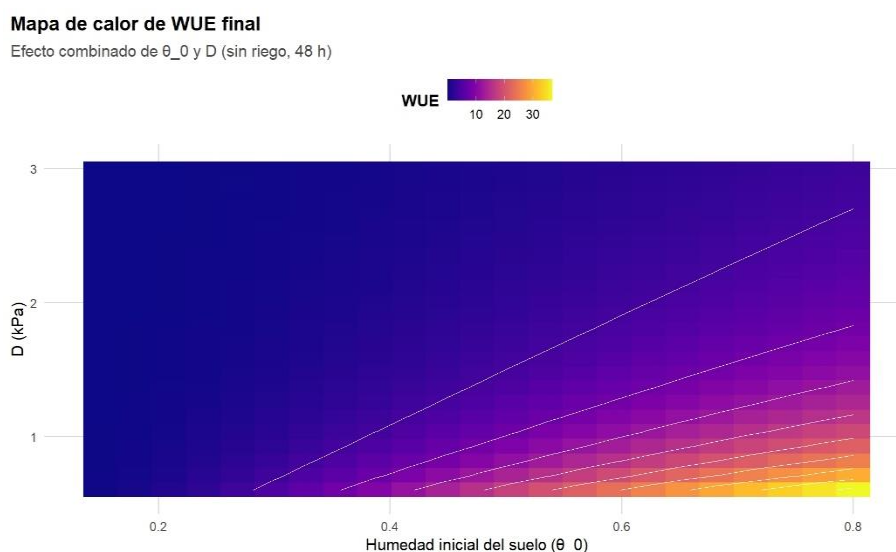
En la región de baja humedad inicial ($\theta_0 < 0.3$), el mapa muestra un colapso generalizado de la eficiencia, independiente del VPD. En este dominio, la limitación del flujo de agua desde el suelo impide sostener la transpiración y la asimilación, generando un estado fisiológico de estrés crónico. Este resultado es congruente con las distribuciones observadas en las Figuras 8 y 9, donde $g_{\square}$ y A se concentraron en valores cercanos a cero en los escenarios de sequía. De forma práctica, esta zona representa el umbral inferior de funcionamiento del sistema, donde la planta entra en modo de supervivencia, priorizando la estabilidad hidráulica sobre la productividad (Flexas et al., 2013; Sperry et al., 2017).

Un aspecto destacable es la presencia de isoclinas diagonales suaves que delimitan el gradiente entre zonas de alta y baja eficiencia. Estas líneas sugieren que pequeñas variaciones en la humedad inicial pueden compensar parcialmente aumentos moderados del VPD, siempre que este no exceda el umbral crítico. En términos aplicados, esta observación tiene implicaciones directas para el manejo de riego: mantener el contenido hídrico del suelo por encima de $0.45\text{--}0.50\text{ m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ puede permitir un uso eficiente del agua incluso bajo condiciones atmosféricas menos favorables. Así, el modelo identifica un rango operativo óptimo en el que la planta mantiene un equilibrio funcional entre rendimiento y seguridad hídrica.

En síntesis, la Figura 10 refuerza la naturaleza interactiva y no lineal de la relación entre el VPD y la humedad del suelo sobre la eficiencia hídrica dentro del modelo. Las zonas de mayor WUE corresponden a estados de equilibrio favorable entre disponibilidad de agua y demanda atmosférica, mientras que las zonas frías describen dominios de desempeño limitado que requieren validación empírica antes de cualquier extrapolación aplicada.

Figura 10.

Mapa de calor de la eficiencia final del uso del agua (WUE) en función de θ_0 y VPD (D) a 48 h sin riego.



Nota: Elaborado por los autores

4. Discusión

Los resultados de la simulación muestran una relación no lineal y fuertemente acoplada entre la conductancia estomática (g_s), la asimilación de CO_2 (A), la transpiración (E) y la humedad del suelo (θ), modulada de manera dominante por el déficit de presión de vapor (VPD). Esta dinámica es coherente con la teoría de optimización estomática y con formulaciones biofísicas consolidadas, aunque en el presente trabajo dicha coherencia debe entenderse como consistencia conceptual del esquema adoptado y no como validación experimental frente a datos observados.

El patrón de cierre rápido de las estomas en las primeras horas de simulación, seguido de una estabilización en valores bajos de g_s , coincide con hallazgos recientes en modelos biofísicos de conductancia estomática. Liu et al. (2024) demostraron que los marcos estáticos de estado estacionario subestiman los retrasos dinámicos en la respuesta estomática, y que las variaciones de g_s en ciclos horarios pueden introducir sesgos sistemáticos en la predicción de los flujos de carbono y vapor de agua; este resultado respalda la utilidad de esquemas simplificados como el aquí propuesto para capturar tendencias relativas sin la complejidad numérica de los modelos de superficie terrestre. En la misma línea, Egipto et al. (2024) validaron un modelo biofísico de conductancia de dosel en viñedos bajo clima árido y confirmaron que g_s presenta una tendencia inversamente proporcional al VPD diurno, con máximos observados entre las 10:00 y las 12:00 horas, patrón que se reproduce en términos relativos en los escenarios de VPD moderado de esta simulación.

En lo que respecta al papel del VPD como moduladora dominante, el mapa de calor $\theta \times D$ (Figura 10) muestra que incrementos en la demanda evaporativa atmosférica anulan progresivamente los beneficios de una humedad edáfica elevada, incluso cuando θ supera el umbral interno del modelo ($\approx 0.45 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$). Esta observación es consistente con la literatura ecofisiológica reciente: Feldman et al. (2018) describieron, a partir de observaciones satelitales a escala global, que la variabilidad espacial de la sensibilidad estomática (S) está explicada principalmente por el VPD medio durante la temporada de crecimiento, con ecosistemas más áridos mostrando cierres más pronunciados en respuesta a descensos de la humedad del suelo. Dicho comportamiento refleja una estrategia conservadora orientada a prevenir el fallo hidráulico, que el modelo biofísico simplificado reproduce de forma conceptualmente coherente a través del parámetro g_1 de la formulación de Medlyn.

El umbral operativo interno del modelo, fijado en $\theta \approx 0.25 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$, marca la transición hacia un régimen de fuerte restricción estomática donde g_s converge hacia su valor mínimo residual (g_0) y A colapsa. Este valor es coherente con las estimaciones globales de umbrales críticos de humedad del suelo (θ_{crit}) recientemente publicadas por Fu et al. (2024), quienes, mediante observaciones satelitales sistemáticas de temperatura superficial y humedad edáfica durante periodos de secado, encontraron un promedio global de $\theta_{\text{crit}} \approx 0.19 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$, con variación entre $0.12 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ en ecosistemas áridos y $0.26 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ en ecosistemas húmedos. Aunque el valor adoptado en esta simulación ($0.25 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) corresponde al extremo húmedo de dicho rango, debe interpretarse como un parámetro interno plausible y no como un umbral universal aplicable a cualquier cultivo o condición edáfica, tal como lo enfatizan los propios autores al destacar que θ_{crit} depende fuertemente de la textura del suelo y de la demanda evaporativa regional.

Wang et al. (2024) estudiaron explícitamente la regulación conjunta de la hidráulica foliar y la conductancia estomática en trigo de invierno sometido a tres niveles de disponibilidad hídrica, y reportaron que la conductancia estomática se redujo en un 21.2 % y un 43.4 % bajo condiciones moderada y baja de humedad, respectivamente, en comparación con el tratamiento bien irrigado. Este gradiente de respuesta es cualitativamente análogo al observado en la Figura 1 del presente estudio, donde los escenarios de sequía inicial ($\theta_0 = 0.25$) y VPD alto generaron los valores más bajos de g_s desde el inicio del ciclo, y confirma que la disponibilidad hídrica del suelo actúa como modulador de primera instancia sobre la apertura estomática, incluso antes de que los efectos atmosféricos se vuelvan determinantes.

En cuanto a la eficiencia del uso del agua (WUE), los resultados de la simulación muestran que su máximo relativo se alcanza bajo combinaciones de VPD moderado (1.0–1.2 kPa) y humedad inicial intermedia-alta ($\theta_0 \geq 0.40 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$), mientras que tanto el VPD elevado como la sequía severa deterioran el desempeño acumulado. Este comportamiento es coherente con la teoría de optimización estomática y con el marco de estimación de WUE a escala de hoja y ecosistema discutido por Medlyn et al. (2017), quienes demostraron que la métrica intrínseca de eficiencia hídrica (iWUE) está inversamente asociada al parámetro g_1 e integra información sobre la estrategia hidráulica y el acoplamiento carbono-agua de la planta. La coherencia entre los patrones simulados y las predicciones teóricas del modelo de Medlyn refuerza la validez conceptual del esquema, aunque no reemplaza la calibración específica por especie.

Un aspecto destacado del análisis es la respuesta transitoria de A, E y WUE ante los pulsos de riego aplicados en los escenarios de riego de rescate (24 h) y riego leve (36 h). Las recuperaciones observadas en las Figuras 5, 6 y 7 son compatibles con la evidencia experimental sobre rehidratación de plantas estresadas. Ke et al. (2025) revisaron los mecanismos fisiológicos que gobiernan la transición desde el estrés hídrico hacia la recuperación tras la rehidratación, y describieron que la re-apertura estomática y la aceleración del crecimiento ocurren en las etapas tempranas de la rehidratación, aunque la capacidad fotosintética total puede tardar horas o días en restaurarse completamente dependiendo de la intensidad del estrés previo. En la misma dirección, Liu et al. (2024) evaluaron el efecto de ciclos repetidos de sequía-rehidratación en plántulas de maíz y reportaron una respuesta supercompensatoria en la tasa fotosintética y g_s tras la segunda ronda de rehidratación, atribuida a mecanismos de memoria epigenética y regulación hormonal (ABA). El modelo aquí presentado no incorpora estos mecanismos de memoria de estrés ni la dinámica de ABA, por lo que las recuperaciones simuladas deben leerse como una respuesta funcional simplificada al restablecimiento hídrico, consistente en su dirección, aunque no en su magnitud real.

La naturaleza transitoria de la recuperación también está sustentada por estudios en los que se documentó que la fotosíntesis puede recuperarse rápidamente tras la rehidratación, mientras que g_s mantiene niveles inferiores al control durante períodos prolongados, elevando la WUE intrínseca (Luo et al., 2016). Este asincronismo entre A y g_s posr-riego es una limitación reconocida en modelos proxy como el utilizado en este trabajo, ya que la función logística de asimilación no captura la inercia hidráulica ni las limitaciones de conductancia mesofílica que condicionan la recuperación real. Sin embargo, el patrón general mejora transitoria seguida de nuevo deterioro conforme se

agota θ es cualitativamente consistente con la evidencia experimental disponible y constituye la principal utilidad exploratoria del modelo.

Desde una perspectiva metodológica, el presente trabajo sigue la línea de estudios recientes que utilizan modelos ecofisiológicos simplificados y herramientas de simulación computacional para explorar estrategias de manejo hídrico antes de emprender ensayos de campo costosos. Ye et al. (2025) compararon el modelo de Medlyn con formulaciones alternativas en tres especies C_3 bajo condiciones variables de irradiancia y CO_2 , y concluyeron que, si bien los modelos biofísicos simplificados presentan limitaciones bajo irradiancia fluctuante, son robustos para análisis de sensibilidad hidrológica, precisamente el objetivo del presente trabajo. De manera complementaria, Egipto et al. (2024) subrayaron que la simplificación del enfoque de Penman-Monteith para estimar g_c en vid, asumiendo una relación proporcional con la energía disponible e inversa con la resistencia estomática, permite capturar las tendencias dominantes en la regulación hídrica del dosel sin requerir calibraciones bioquímicas extensas, conclusión que respalda el diseño metodológico adoptado en esta simulación.

Las limitaciones más importantes del estudio se relacionan con la ausencia de calibración con datos experimentales, la omisión de cavitación, conductancia mesofílica y retroalimentaciones térmicas, y el uso de una función proxy para la asimilación en lugar del modelo bioquímico completo de Farquhar-von Caemmerer-Berry. Estas simplificaciones priorizan la estabilidad numérica y la trazabilidad comparativa frente a la fidelidad mecánica, lo que es apropiado para el objetivo exploratorio del trabajo, pero impide extraer conclusiones cuantitativas especie-específicas. En estudios futuros, la integración de datos experimentales de intercambio gaseoso para calibrar g_1 , g_0 , A_{max} y θ_{50} , junto con análisis de sensibilidad local y global, permitiría avanzar hacia modelos predictivos operacionales para cultivos específicos en condiciones de estrés hídrico.

En conjunto, el modelo biofísico simplificado implementado en R demuestra ser un instrumento útil para identificar dominios de alta eficiencia hídrica relativa, delimitar umbrales operativos y formular hipótesis verificables en condiciones de estrés hídrico contrastantes. Su articulación con fuentes bibliográficas recientes en modelización estomática (Liu et al., 2024; Egipto et al., 2024), umbrales críticos de humedad edáfica (Fu et al., 2024; Feldman et al., 2018) y respuestas a la rehidratación (Ke et al., 2025; Liu et al., 2024) confirma que los patrones simulados son conceptualmente plausibles y abre vías concretas para su validación experimental y refinamiento en escenarios agronómicos reales.

5. Conclusiones

El estudio demuestra que, dentro del marco del modelo biofísico simplificado implementado, la respuesta estomática constituye el eje central de regulación del sistema suelo-planta-atmósfera. A medida que disminuye la humedad del suelo, la conductancia estomática, la asimilación de carbono y la eficiencia del uso del agua descenden de manera acoplada y no lineal, lo que confirma que la disponibilidad hídrica no solo condiciona la pérdida de agua, sino también la capacidad de sostener una ganancia de carbono fisiológicamente rentable. En este sentido, el trabajo logra mostrar con claridad que la planta simulada transita desde estados de desempeño relativamente favorable hacia estados progresivos de restricción hidráulica, hasta aproximarse a un

umbral crítico en el que predomina una lógica de conservación por encima de la productividad.

Uno de los hallazgos más consistentes del análisis es que el déficit de presión de vapor emerge como la moduladora dominante del desempeño hídrico del sistema. Aun cuando el suelo conserva niveles aceptables de humedad, una demanda atmosférica elevada reduce de forma marcada la eficiencia del uso del agua, limita la asimilación y acelera el cierre estomático. Por el contrario, los mejores desempeños relativos se concentran en escenarios de VPD moderado y contenidos hídricos intermedios o altos, donde el modelo identifica una zona funcional de equilibrio entre fijación de carbono y pérdida de agua. Esta convergencia de resultados en las series temporales, en los planos de fase, en las distribuciones de conductancia y asimilación, y en el mapa de calor final, refuerza la solidez interna del comportamiento simulado y permite reconocer un rango operativo de mayor conveniencia fisiológica.

Asimismo, los escenarios con pulsos de riego evidencian que la reposición hídrica puede restaurar parcialmente la actividad del sistema, pero solo de manera transitoria. La recuperación observada en la conductancia estomática, la asimilación y la eficiencia hídrica no modifica la tendencia general al deterioro cuando persisten las condiciones atmosféricas desfavorables o cuando el suelo vuelve a agotarse con rapidez. Este resultado tiene una importancia conceptual relevante, porque sugiere que no basta con reintroducir agua de forma puntual; la eficacia del riego depende de su oportunidad, de la intensidad del estrés previo y del contexto evaporativo en que se aplica. Desde la lógica del modelo, la gestión hídrica más eficiente no sería aquella que responde tardíamente al colapso, sino la que evita que el sistema cruce umbrales de restricción severa.

En conjunto, el trabajo cumple adecuadamente su propósito exploratorio y ofrece una base metodológica útil para analizar estrategias de manejo hídrico en condiciones contrastantes. Su mayor fortaleza no radica en generar predicciones absolutas para una especie particular, sino en permitir la comparación ordenada de escenarios, la identificación de umbrales operativos y la formulación de hipótesis fisiológicas plausibles. Precisamente por ello, su valor científico reside en mostrar que un modelo simplificado, aun con una asimilación proxy y sin calibración experimental, puede capturar patrones coherentes de interacción entre agua, atmósfera y respuesta estomática. No obstante, esa misma naturaleza exploratoria obliga a interpretar sus resultados con prudencia: las conclusiones son robustas como tendencias comparativas, pero aún requieren validación empírica y una futura integración con parámetros calibrados para avanzar hacia aplicaciones predictivas con mayor alcance agronómico y biotecnológico.

Referencias Bibliográficas

- Ball, J. T., Woodrow, I. E., & Berry, J. A. (1987). A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *Progress in Photosynthesis Research*, 4, 221–224. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0519-6_48
- Buckley, T. N. (2017). Modeling stomatal conductance. *Plant Physiology*, 174(2), 572–582. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01772>

- Cowan, I. R. (1982). Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 298(1090), 451–460. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68150-9_18
- Cowan, I. R., & Farquhar, G. D. (1977). Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 31, 471–505. Recuperado de: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/756635/>
- Damour, G., Simonneau, T., Cochard, H., & Urban, L. (2010). An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell & Environment*, 33(9), 1419–1438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02181.x>
- Egipto, R. J. L., Aquino, A., & Andújar, J. M. (2024). Predicting the canopy conductance to water vapor of grapevines using a biophysical model in a hot and arid climate. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1334215. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1334215>
- Ehleringer, J. R., & Dawson, T. E. (1992). Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell & Environment*, 15(9), 1073–1082. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb01657.x>
- Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1), 317–345. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40(1), 503–537. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.002443>
- Feldman, A. F., Short Gianotti, D. J., Konings, A. G., McColl, K. A., Akbar, R., Salvucci, G. D., & Entekhabi, D. (2018). Moisture pulse-reserve in the soil-plant continuum observed across biomes. *Nature Plants*, 4(12), 1026–1033. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0304-9>
- Flexas, J., Scoffoni, C., Gago, J., & Galmés, J. (2013). Leaf mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance: two sides of the same coin? *Plant Physiology*, 172(2), 1040–1052. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert319>
- Fu, Z., Ciais, P., Wigneron, J.-P., Gentile, P., Feldman, A. F., Makowski, D., Viovy, N., Kemanian, A. R., Goll, D. S., Stoy, P. C., Prentice, I. C., Yakir, D., Liu, L., Ma, H., Li, X., Huang, Y., Yu, K., Zhu, P., Li, X., Zhu, Z., Lian, J., & Smith, W. K. (2024). Global critical soil moisture thresholds of plant water stress. *Nature Communications*, 15, 4826. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-49244-7>
- Jones, H. G. (2014). *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology* (3rd ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511845727>
- Kaiser-Flores, B. J., Pilojo-Jimenez, K. K., Hernández-Cajas, J. D., & Burgos-Chiriguay, E. T. (2026). Servicios ecosistémicos de los bosques tropicales frente al cambio climático. *Innova Science Journal*, 4(1), 371–382. <https://doi.org/10.63618/omd/isj/v4/n1/235>

- Ke, X., Yao, J., Jiang, Z., Gu, X., & Xu, P. (2025). Recover and surpass: The mechanisms of plants transition upon rehydration from drought. *Plant Stress*, 15, 100782. doi:10.1016/j.stress.2025.100782
- Lawson, T., & Blatt, M. R. (2014). Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant Physiology*, 164(4), 1556–1570. <https://doi.org/10.1104/pp.114.237107>
- Lawson, T., & Vialet-Chabrand, S. (2019). Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytologist*, 221(1), 93–98. <https://doi.org/10.1111/nph.15330>
- Leuning, R. (1995). A critical appraisal of a combined stomatal–photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell & Environment*, 18(4), 339–355. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00370.x>
- Lin, Y. S., Medlyn, B. E., Duursma, R. A., Prentice, I. C., Wang, H., Baig, S., & McVicar, T. R. (2015). Optimal stomatal behaviour around the world. *Nature Climate Change*, 5(5), 459–464. <https://doi.org/10.1038/nclimate2550>
- Liu, K., Wang, Y., Magney, T. S., & Frankenberg, C. (2024). Non-steady-state stomatal conductance modeling and its implications: from leaf to ecosystem. *Biogeosciences*, 21(6), 1501–1516. <https://doi.org/10.5194/bg-21-1501-2024>
- Luo, H. H., Zhang, Y. L., & Zhang, W. F. (2016). Effects of water stress and rewatering on photosynthesis, root activity, and yield of cotton with drip irrigation under mulch. *Photosynthetica*, 54(1), 65–73. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0165-7>
- Medlyn, B. E., De Kauwe, M. G., Lin, Y. S., Knauer, J., Duursma, R. A., Williams, C. A., & Wingate, L. (2017). How do leaf and ecosystem measures of water-use efficiency compare? *New Phytologist*, 216(1), 758–770. <https://doi.org/10.1111/nph.14626>
- Medlyn, B. E., Duursma, R. A., Eamus, D., Ellsworth, D. S., Prentice, I. C., Barton, C. V. M., & Wingate, L. (2011). Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. *Global Change Biology*, 17(6), 2134–2144. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02375.x>
- Miner, G. L., Bauerle, W. L., & Baldocchi, D. D. (2016). Estimating the sensitivity of stomatal conductance to soil moisture across biomes using optimization theory. *Hydrology and Earth System Sciences*, 21(11), 5745–5764. <https://doi.org/10.1111/pce.12871>
- Palacios-López, L. A., Pinargote-Bravo, V. J., Mielles-Giler, J. W., & Zapata-Velasco, M. L. (2026). Medidas de adaptación al cambio climático frente a inundaciones y sequías en contextos urbanos y rurales de países en desarrollo. *Innova Science Journal*, 4(1), 227–240. <https://doi.org/10.63618/omd/isj/v4/n1/224>
- Sade, N., Gebremedhin, A., & Moshelion, M. (2012). Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signaling & Behavior*, 7(7), 767–770. <https://doi.org/10.4161/psb.20505>
- Sperry, J. S., Venturas, M. D., Anderegg, W. R. L., Mencuccini, M., & Bartlett, M. K. (2017). Predicting stomatal responses to the environment from the optimization of

- photosynthetic gain and hydraulic cost. *Plant, Cell & Environment*, 40(5), 816–830. <https://doi.org/10.1111/pce.12852>
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2018). *Plant physiology and development* (6th ed.). Sinauer Associates.
- Tardieu, F., & Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand. *Plant, Cell & Environment*, 21(3), 293–301. https://doi.org/10.1093/jxb/49.Special_Issue.419
- Wang, L., Zhang, Y., Luo, D., Hu, X., Feng, P., Mo, Y., Li, H., & Gong, S. (2024). Integrated Effects of Soil Moisture on Wheat Hydraulic Properties and Stomatal Regulation. *Plants*, 13(16), 2263. <https://doi.org/10.3390/plants13162263>
- Xu, L., & Baldocchi, D. D. (2004). Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123(1–2), 79–96. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2003.10.004>
- Ye, Z., An, T., Yang, X., Kang, H., & Wang, F. (2025). Novel Model for Stomatal Conductance: Enhanced Accuracy Under Variable Irradiance and CO₂ in C₃ Plant Species. *Biology*, 14(11), 1501. <https://doi.org/10.3390/biology14111501>
- Zhou, S., Duursma, R. A., Medlyn, B. E., Kelly, J. W. G., & Prentice, I. C. (2013). How should we model plant responses to drought? An analysis of stomatal and nonstomatal responses to water stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, 182, 204–214. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.05.009>

CONFLICTO DE INTERESES

“Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses”.