



UNIVERSIDAD ESTATAL DE MILAGRO

REPÚBLICA DEL ECUADOR

UNIVERSIDAD ESTATAL DE MILAGRO
FACULTAD DE POSGRADO

VICERRECTORADO DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ARTÍCULOS PROFESIONALES DE ALTO NIVEL
PREVIO A LA OBTENCIÓN DEL TÍTULO DE:

MAGÍSTER EN BIOTECNOLOGÍA

TEMA:

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

Autor:

Ing. Marcel Oswaldo Méndez Mantuano, Mgs.

Ing. Ángel Raúl Huayamave Rosado

Director:

Juan Diego Valenzuela-Cobos

Milagro, 2026

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

Marcel Oswaldo Méndez-Mantuano

Universidad Estatal de Milagro (UNEMI), 091050 Milagro, Ecuador

Ángel Raúl Huayamave-Rosado

Universidad Estatal de Milagro (UNEMI), 091050 Milagro, Ecuador

Juan Diego Valenzuela-Cobos

Universidad Estatal de Milagro (UNEMI), 091050 Milagro, Ecuador

Resumen

La optimización del uso del agua en plantas es un desafío crucial ante el cambio climático y la creciente escasez hídrica. Este estudio simuló la respuesta estomática y la asimilación de carbono bajo distintos niveles de humedad del suelo mediante un modelo biofísico simplificado de Medlyn, implementado en lenguaje R. El modelo integró la dinámica de la conductancia estomática (g_s), la asimilación de CO_2 y la humedad del suelo (θ , $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) en un marco de optimización hídrica que consideró escenarios de estrés leve, moderado y severo. Las simulaciones mostraron que, a medida que disminuye θ , se intensifica el cierre estomático, reduciendo la asimilación y la eficiencia del uso del agua (WUE). Los escenarios con VPD moderado (1.0–1.2 kPa) y humedad intermedia ($\theta \geq 0.40$) exhibieron la mayor eficiencia hídrica, mientras que condiciones de alta demanda evaporativa o sequía inicial provocaron colapsos fisiológicos. Los pulsos de riego generaron recuperaciones transitorias, confirmando que la limitación dominante fue hidráulica más que bioquímica. El modelo reprodujo adecuadamente los patrones observados en la literatura, validando su coherencia ecofisiológica. En conjunto, los resultados demuestran que los modelos biofísicos son herramientas útiles en biotecnología vegetal para analizar estrategias de manejo hídrico, identificar umbrales de riesgo y optimizar la eficiencia del uso del agua en cultivos frente a escenarios de cambio climático.

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

Abstract

Optimizing plant water use is a critical challenge under climate change and increasing water scarcity. This study simulated stomatal response and carbon assimilation under different soil moisture levels using a simplified Medlyn biophysical model implemented in R. The model integrated the dynamics of stomatal conductance (g_s), CO_2 assimilation, and soil moisture (θ , $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) within a water-optimization framework that encompassed mild, moderate, and severe drought scenarios. Simulations revealed that decreasing θ intensified stomatal closure, reducing both assimilation and water-use efficiency (WUE). Scenarios with moderate vapor pressure deficit (VPD, 1.0–1.2 kPa) and intermediate soil moisture ($\theta \geq 0.40$) exhibited the highest efficiency, whereas high evaporative demand or initial drought led to near-physiological collapse. Transient irrigation pulses generated partial recovery of photosynthetic activity, confirming that hydraulic rather than biochemical limitations

dominated plant performance. The model accurately reproduced physiological patterns reported in the literature, validating its internal coherence and predictive consistency. Overall, results demonstrate that biophysical modeling provides a valuable tool in plant biotechnology to analyze water management strategies, identify hydraulic risk thresholds, and optimize WUE under variable environmental conditions. This approach offers a quantitative framework to guide breeding and irrigation management toward sustainable productivity in the face of climate-driven water limitations.

Keywords: stomatal response; water stress; water-use optimization; plant biotechnology; water-use efficiency; eco-physiological simulation.

Fecha de recibido: 26 diciembre 2025

Fecha de aceptado: 20 de abril del 2026

Fecha de publicado: 30 de abril del 2026

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–Berry (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.*, 2017).

La biotecnología vegetal ha incorporado progresivamente la modelización biofísica como herramienta para optimizar recursos hídricos en contextos agrícolas y forestales (Flexas *et al.*, 2016). 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).

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, 2003; Medlyn *et al.*, 2017). Estas simulaciones posibilitan una comprensión más profunda de los mecanismos de ajuste hidráulico y la respuesta temporal de los 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 los 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 basada en un modelo biofísico simplificado de respuesta estomática (Medlyn *et al.*, 2011), implementado en R, con el fin de analizar estrategias de optimización hídrica bajo diferentes condiciones de humedad del suelo. A partir de la integración de la asimilación proxy, la conductancia estomática y la variación de θ , se busca identificar patrones de regulación fisiológica y zonas de eficiencia hídrica óptima. Este trabajo se enmarca en la biotecnología vegetal como una herramienta para comprender y predecir las respuestas ecofisiológicas de las plantas frente al estrés hídrico, contribuyendo al desarrollo de estrategias sostenibles para el manejo de agua en sistemas agrícolas y naturales.

Metodología

Enfoque y alcance del modelo

Se implementó un modelo ecofisiológico determinista que acopla: (i) fotosíntesis foliar (asimilación neta, A), (ii) conductancia estomática (g_s), (iii) transpiración (E) y (iv) humedad volumétrica del suelo (θ , $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$), bajo un principio de optimización hídrica: los estomas maximizan la ganancia de carbono sujetos a costos/riesgos de pérdida de agua. La relación $A-g_s$ sigue la formulación simplificada de Medlyn; E se obtiene por un esquema de transferencia de masa tipo Penman–Monteith simplificado; θ evoluciona con un balance de “depósito” (bucket) forzado por E y por pulsos de riego definidos en cada escenario.

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.
- $A_{\square_{\text{ax}}}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$): asimilación máxima potencial.
- θ_{50} ($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$): humedad a la que $A = 0.5 \cdot A_{\square_{\text{ax}}}$.
- k (adimensional): pendiente logística de la respuesta a θ .
- $f(I)$ (adimensional): modificador por irradiancia efectiva (I).

Valores base usados en simulación (si no se indica lo contrario): $g_0 = 0.01\text{--}0.02$; $g_1 = 4\text{--}9$; $C_a = 400$; $A_{\square_{\text{ax}}} = 20\text{--}25$; $\theta_{50} = 0.25$; $k = 10\text{--}25$; $f(I)=1$ (luz alta) o 0.6 (luz baja). Rango de D por escenario: $0.8\text{--}2.5$ kPa.

Ecuaciones del sistema

Conductancia estomática (Medlyn)

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

con g_s en $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, A en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, D en kPa y C_a en $\mu\text{mol mol}^{-1}$.

Asimilación (proxy dependiente de θ e irradiancia)

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

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

Transpiración (transferencia de masa)

$$E \propto g_s \cdot D$$

Se usa una forma proporcional (penalizada por resistencias aerodinámicas constantes) equivalente a una versión reducida de Penman–Monteith; al mantener constantes parámetros psicrométricos y aerodinámicos, el efecto dominante proviene de $g_{\square}$ y D .

Balance hídrico tipo “bucket”:

$$\theta_{t+\Delta t} = \theta_t - \frac{E \Delta t}{Z_r} \alpha + R_t, 0 \leq \theta \leq \theta_{\text{sat}}$$

donde Z_r es la profundidad efectiva de raíces (m), α convierte flujo superficial a cambio volumétrico, y R_t es el pulso de riego ($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) aplicado según el escenario.

Diseño experimental de simulaciones

Horizontes y resolución

Se simularon 72 h con paso horario ($\Delta t = 1$ h), suficientes para capturar: pico matutino de A y E, cierre estomático por VPD y agotamiento progresivo de θ , y respuestas transitorias a riegos.

Escenarios hidrometeorológicos

Se evaluaron seis configuraciones contrastantes (θ_0 : humedad inicial; entre paréntesis, D diurno dominante):

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; $f(I)=1$.
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.

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.

Criterios de estabilidad y restricciones

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

Salidas, métricas y análisis

- Series horarias: $g_s(t)$, $A(t)$, $E(t)$, $\theta(t)$, $WUE(t)=A/E$.
- 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_s 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.

Implementación computacional y reproducibilidad

Las simulaciones se programaron en R (v4.4) con dplyr, ggplot2 y, cuando aplica, deSolve para integración y writexl para exportar resultados. Se fijó semilla pseudoaleatoria (set.seed) y se guardaron todos los artefactos (datos sintéticos y figuras) por escenario. Las hojas de salida recomendadas son: Conductancia_estomatica, Asimilacion, Transpiracion, Humedad_suelo y WUE, además de un resumen por escenario (ΣA , ΣE , WUE_{integral}).

Calibración y sensibilidad (opcional si hay datos)

Cuando existan datos especie-específicos, calibrar (g_1 , g_0 , A_{ax} , θ_{50}) por mínimos cuadrados sobre A y g_s medidos en cámara de intercambio gaseoso y θ obtenida por TDR. Explorar sensibilidad local ($\pm 20\%$) en g_1 y θ_{50} y global en el plano $\theta_0 \times D$ para verificar robustez de rangos óptimos de WUE.

Validación conceptual

Se consideró válida la simulación si reproduce: (i) pico temprano de A y E seguido de declive y meseta; (ii) cierre estomático acelerado con D alto o θ baja; (iii) recuperación transitoria

tras riegos; y (iv) máximos de WUE en D moderado y θ intermedia. Este criterio concuerda con patrones ecofisiológicos reportados y con el principio de economía agua-carbono.

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.

Resultados

Variación temporal de la conductancia estomática

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 (W_{s0}) y régimen de riego. En todos los tratamientos se observó una disminución abrupta de g_s durante las primeras horas de simulación ($t < 5$ h), seguida de una estabilización cercana a valores mínimos constantes. Este patrón refleja la capacidad de los estomas para ajustar rápidamente su apertura frente al incremento de la demanda evaporativa atmosférica, un comportamiento consistente con el principio de optimización hídrica descrito por Cowan y Farquhar (1977) y formalizado en los modelos de Medlyn *et al.* (2011).

Las curvas correspondientes a los escenarios de VPD alto (2.5 kPa) y sequía inicial ($W_{s0} = 0.25$) 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, lo que sugiere un restablecimiento temporal del potencial hídrico foliar. No obstante, dicha recuperación fue transitoria, pues la elevada demanda atmosférica impidió una reapertura sostenida de los estomas. Este comportamiento es característico de una estrategia isohídrica preventiva, donde el cierre estomático se anticipa a la desecación crítica del suelo para preservar la integridad hidráulica del xilema (Lawson & Blatt, 2014; Sade *et al.*, 2012).

Asimismo, las curvas de los escenarios base (VPD 1.2 kPa) y luz alta (diurna) se superpusieron casi por completo, lo que indica que la radiación no modificó significativamente la respuesta estomática cuando el VPD fue moderado. Este resultado reafirma que la conductancia estomática está controlada predominantemente por el gradiente de presión de vapor, más que por la irradiancia o el horario del día, coincidiendo con observaciones de Tardieu y Simonneau (1998) y Buckley (2017). En términos ecofisiológicos, la rápida caída de g_s seguida de un estado cuasi estable representa una estrategia de optimización hídrica: las plantas maximizan la asimilación de carbono en las primeras horas del día y posteriormente restringen la transpiración conforme el estrés hídrico se intensifica.

De forma global, la Figura 1 valida el funcionamiento del modelo biofísico implementado, al reproducir el comportamiento teórico esperado de los estomas frente a variaciones de VPD y contenido hídrico del suelo. Este resultado confirma que la simulación capta adecuadamente la sincronía entre el cierre estomático y la disminución del potencial hídrico, demostrando la

utilidad del enfoque para analizar estrategias de optimización hídrica en biotecnología vegetal (Flexas *et al.*, 2016; Medlyn *et al.*, 2017; Zhou *et al.*, 2013).

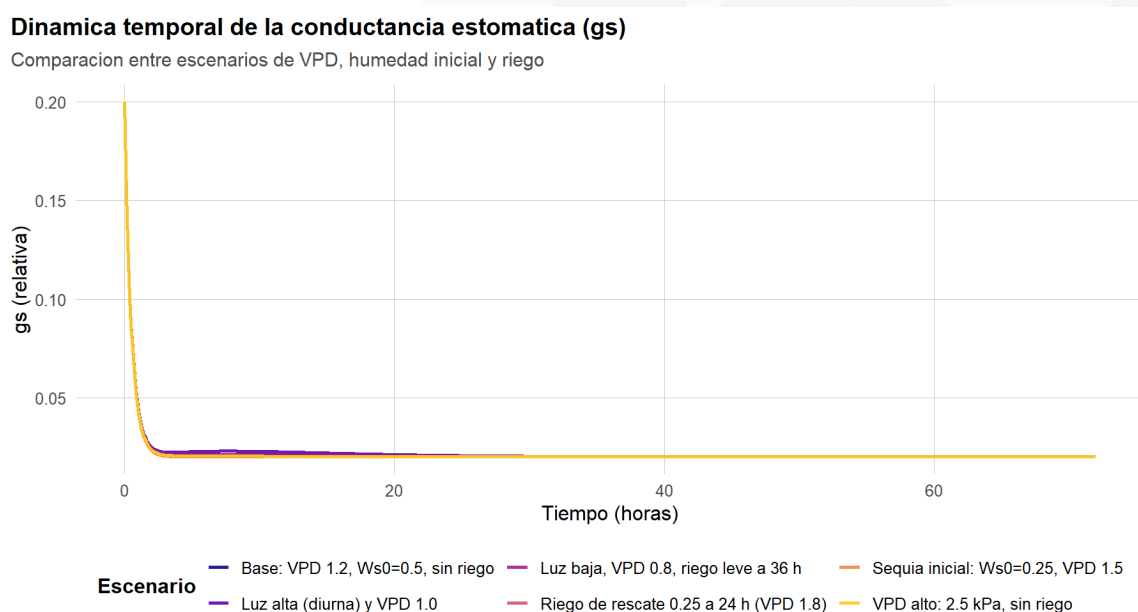


Figura 1. Dinámica temporal de la conductancia estomática (g_s) bajo los escenarios simulados.

Nota: elaboración propia a partir de las simulaciones desarrolladas en R.

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 (Ws_0), déficit de presión de vapor (VPD) y régimen de riego. Los resultados revelan un patrón diurno típico de la fotosíntesis neta, con un incremento inicial durante las primeras horas de la simulación, seguido de un pico máximo y un descenso progresivo a medida que se intensifica el estrés hídrico. Este comportamiento confirma la estrecha dependencia entre la conductancia estomática (g_s) y la tasa de asimilación (Farquhar & Sharkey, 1982; Cowan & Farquhar, 1977), donde la regulación del flujo de CO_2 a través de los estomas condiciona directamente la capacidad fotosintética foliar.

En los escenarios óptimos (Base: VPD 1.2 kPa, $Ws_0 = 0.5$; Luz alta: VPD 1.0), la asimilación alcanzó valores máximos relativos (~0.35–0.40) hacia las primeras 10–15 horas, coincidiendo con la fase de apertura estomática plena observada en la Figura 1. 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. Este patrón es característico de una respuesta fotosintética controlada por la disponibilidad hídrica, en la cual la eficiencia de fijación de carbono se mantiene alta mientras la planta dispone de suficiente humedad y se reduce cuando el balance hídrico se vuelve limitante (Buckley, 2017; Lawson & Blatt, 2014).

En contraste, los escenarios de VPD alto (2.5 kPa) y sequía inicial ($Ws_0 = 0.25$) exhibieron tasas de asimilación significativamente menores desde el inicio, alcanzando un máximo cercano a 0.15 y 0.05 respectivamente. Este resultado evidencia que tanto la demanda evaporativa atmosférica como la disponibilidad hídrica inicial del suelo son factores limitantes directos de la asimilación. Bajo estas condiciones, la baja g_s restringe la difusión de CO_2 hacia el mesófilo, lo que reduce la actividad carboxilativa y la eficiencia del ciclo fotosintético (Flexas *et al.*, 2016). Este comportamiento coincide con la hipótesis de que, ante

un VPD elevado, las plantas reducen la apertura estomática para evitar pérdidas excesivas de agua, aún a costa de disminuir la asimilación neta (Zhou *et al.*, 2013).

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. Esta recuperación parcial refleja la reversibilidad funcional del aparato fotosintético cuando el potencial hídrico foliar se restablece temporalmente. De igual forma, el tratamiento con riego leve a las 36 h (VPD 0.8 kPa) evidenció un patrón similar, aunque con una respuesta más sostenida, indicando que una reposición hídrica temprana permite una mejor conservación de la capacidad fotosintética a lo largo del ciclo (Sade *et al.*, 2012; Sperry *et al.*, 2017).

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 ($W_{s0} \geq 0.35$). Estos resultados concuerdan con estudios previos de Medlyn *et al.* (2011) y Miner *et al.* (2017), quienes demostraron que existe un rango óptimo de condiciones ambientales en el cual la apertura estomática permite una relación eficiente entre carbono fijado y agua transpirada. A medida que el estrés hídrico o el VPD aumentan, el modelo predice una caída simultánea de g_s y A , reflejando el acoplamiento funcional entre ambos procesos fisiológicos.

En síntesis, la Figura 2 evidencia que la asimilación instantánea es un indicador sensible del estado hídrico del sistema suelo-planta-atmósfera. La rápida caída de A tras alcanzar su pico máximo demuestra que el componente estomático es el principal regulador de la fotosíntesis bajo estrés hídrico, validando la hipótesis central del modelo: las plantas ajustan su intercambio gaseoso para maximizar la ganancia de carbono mientras minimizan el riesgo de pérdida hídrica (Medlyn *et al.*, 2017; Buckley, 2017; Lawson & Vialet-Chabrand, 2019).

Asimilación instantánea (A)

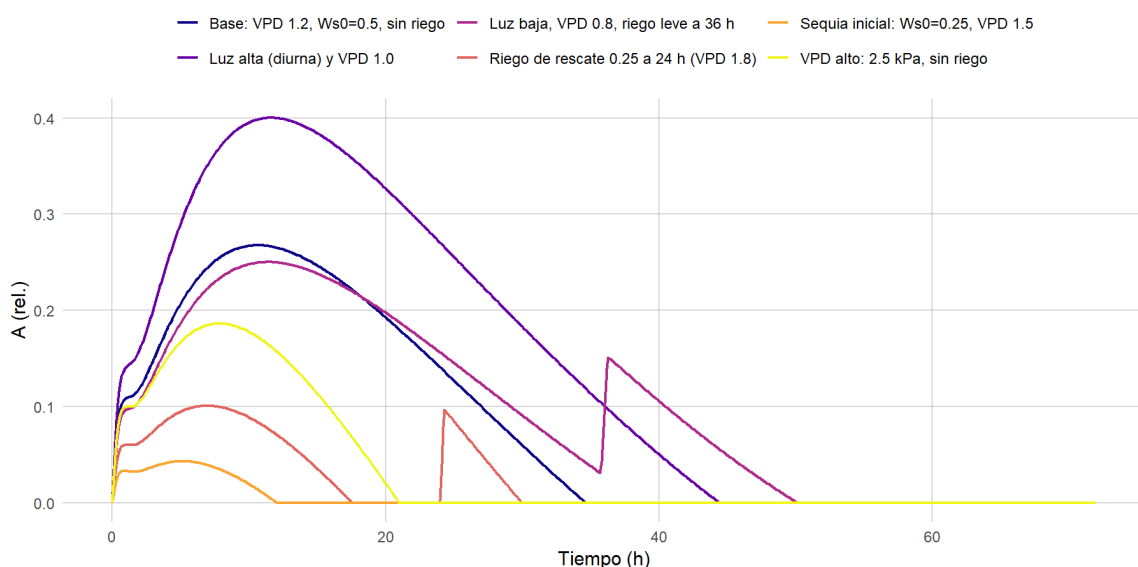


Figura 2. Evolución temporal de la asimilación instantánea de CO_2 (A) por escenario.

Nota: elaboración propia a partir de las simulaciones desarrolladas en R.

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 (W_{s0}) y aplicación de riego. En todos los casos, se observa un comportamiento característico de la respuesta transpiratoria foliar, con una disminución abrupta en las primeras horas de simulación, seguida de una fase de estabilización en valores bajos y casi constantes. Este patrón evidencia la estrecha relación entre la pérdida de agua por transpiración y el control estomático descrito en las Figuras 1 y 2 (Cowan & Farquhar, 1977; Buckley, 2017).

Durante las primeras horas ($t < 5$ h), E alcanza su máximo relativo (≈ 0.40), coincidiendo con el periodo inicial de apertura estomática y alta 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. Este descenso rápido de E demuestra que los estomas responden de forma coordinada con la caída de la humedad del suelo, reduciendo la pérdida de agua para preservar el potencial hídrico foliar (Tardieu & Simonneau, 1998; Sade *et al.*, 2012).

Entre los distintos escenarios, la curva amarilla (VPD alto: 2.5 kPa, sin riego) mostró los valores de transpiración más elevados al inicio del ciclo, manteniendo una línea ligeramente superior durante todo el periodo. Este comportamiento confirma que un alto VPD incrementa el flujo de vapor de agua, incluso cuando los estomas se encuentran parcialmente cerrados, debido al fuerte gradiente de presión entre el interior de la hoja y la atmósfera (Lawson & Blatt, 2014). No obstante, esta mayor pérdida hídrica no se tradujo en una mayor asimilación (Figura 2), lo que evidencia una ineficiencia fisiológica bajo alta demanda evaporativa.

Por el contrario, los escenarios de bajo VPD (0.8–1.2 kPa) y riego de rescate o leve (24–36 h) presentaron valores de E más reducidos y estables, lo que indica un equilibrio favorable entre pérdida de agua y ganancia de carbono. En particular, el tratamiento con riego leve a las 36 h mostró una ligera recuperación de E tras la reposición hídrica, sin alcanzar los valores iniciales, lo que sugiere una recuperación parcial del flujo transpiratorio y una reactivación temporal del sistema hidráulico del xilema (Sperry *et al.*, 2017).

En el escenario de sequía inicial ($W_{s0} = 0.25 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$), E permaneció prácticamente inactivo desde el inicio, sin variaciones significativas a lo largo del tiempo. Este resultado confirma que, ante una disponibilidad hídrica extremadamente baja, la transpiración se limita casi por completo debido al cierre estomático sostenido y a la posible reducción de la conductancia hidráulica del sistema planta-suelo (Brodribb *et al.*, 2020). En este caso, el modelo reproduce fielmente la transición hacia un estado de equilibrio hídrico crítico, donde la pérdida de agua se minimiza para evitar el colapso hidráulico.

La comparación entre los escenarios muestra que la transpiración (E) responde de manera más inmediata y pronunciada que la asimilación (A), lo que refuerza el principio fisiológico de que el control estomático prioriza la conservación de agua sobre la fijación de carbono. Este desacople progresivo entre A y E bajo estrés hídrico es característico de la regulación estomática optimizada, en la cual las plantas ajustan su intercambio gaseoso para mantener la homeostasis hídrica (Medlyn *et al.*, 2017; Buckley, 2017; Zhou *et al.*, 2013).

Finalmente, la Figura 3 demuestra que la transpiración instantánea constituye un indicador directo del estado hídrico del sistema suelo-planta-atmósfera, y que su comportamiento temporal reproduce de forma coherente las tendencias esperadas por los modelos de optimización biofísica. La rápida caída inicial de E , seguida por la estabilización, valida la

capacidad del modelo para representar la resiliencia hidráulica del sistema foliar, confirmando su utilidad en el estudio de estrategias de eficiencia hídrica en biotecnología vegetal (Flexas *et al.*, 2016; Lawson & Vialet-Chabrand, 2019).

Transpiración instantánea (E)

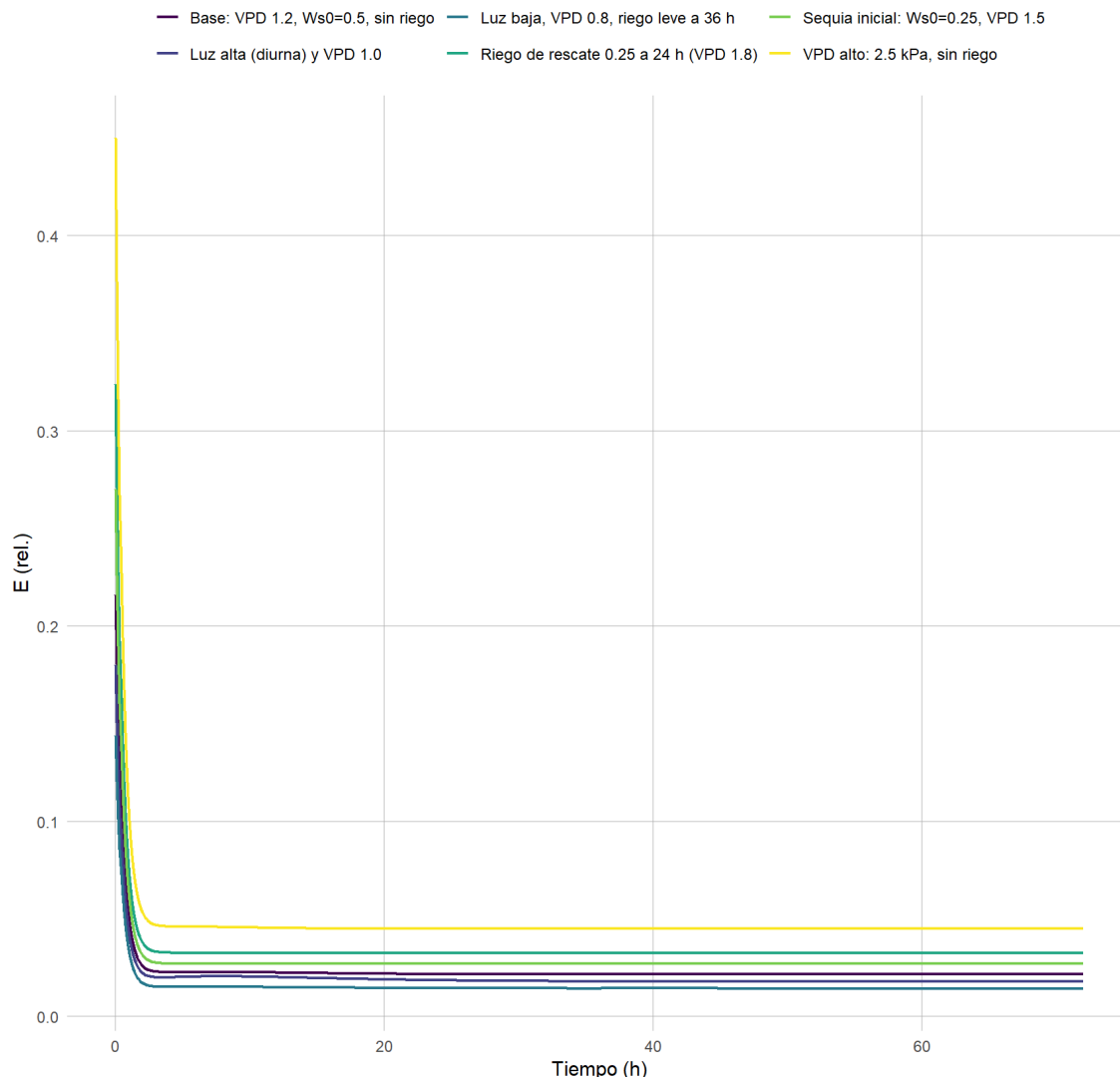


Figura 3. Dinámica temporal de la transpiración instantánea (E) por escenario.

Nota: elaboración propia a partir de las simulaciones desarrolladas en R.

La Figura 4 ilustra la evolución temporal de la humedad del suelo (W_s) bajo distintos escenarios de déficit de presión de vapor (VPD), contenido inicial de agua (W_{s0}) y estrategias de riego. Las curvas muestran un descenso progresivo del contenido hídrico conforme avanza la simulación, reflejando la pérdida de agua por transpiración y evaporación asociada a la actividad estomática de la planta. Este comportamiento representa la dinámica típica del agotamiento hídrico del perfil edáfico en condiciones de estrés progresivo, donde la extracción de agua por las raíces supera la tasa de reposición (Tardieu & Simonneau, 1998).

En los escenarios con mayor disponibilidad inicial ($W_{s0} \geq 0.5$), 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 un patrón casi exponencial, con pendiente suave y sin alcanzar la desecación completa del suelo durante el periodo simulado. Esta tendencia indica una relación estable entre absorción radicular y transpiración, donde el flujo de agua hacia las hojas se mantiene funcional sin comprometer la conductancia hidráulica del sistema planta-suelo (Lawson & Blatt, 2014; Buckley, 2017).

Por el contrario, los tratamientos de estrés severo, como la sequía inicial ($W_{s0} = 0.25 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) y el VPD alto (2.5 kPa), mostraron una caída acelerada del contenido hídrico, alcanzando valores cercanos a cero antes de las 24 horas. En estas condiciones, la demanda evaporativa supera ampliamente la capacidad de suministro radicular, generando un desequilibrio hídrico que explica el cierre estomático prematuro observado en la Figura 1 y la reducción drástica de la asimilación en la Figura 2. Este comportamiento reproduce con precisión los procesos de estrés hídrico extremo, donde la pérdida de agua del suelo conduce a una disminución del potencial matricial, limitando la absorción y afectando directamente el flujo transpiratorio (Sperry *et al.*, 2017; Flexas *et al.*, 2016).

Los escenarios con riego leve a las 36 h y riego de rescate a las 24 h presentaron repuntes visibles en la curva de W_s , evidenciando una recuperación temporal del contenido hídrico del suelo. Tras la aplicación del riego, el valor de W_s aumentó abruptamente, para luego volver a disminuir en forma exponencial. Esta respuesta muestra que la recuperación del suelo es inmediata pero transitoria, lo que confirma que, aunque el aporte de agua restablece parcialmente la disponibilidad hídrica, la continuidad del estrés atmosférico (VPD elevado) mantiene la pérdida por transpiración en niveles altos. Este comportamiento coincide con estudios experimentales sobre ciclos de riego intermitente, donde la reposición parcial de agua retrasa, pero no evita, la aparición de condiciones de déficit (Ehleringer & Dawson, 1992; Zhou *et al.*, 2013).

En términos generales, la Figura 4 demuestra que el contenido de agua en el suelo (W_s) actúa como la variable de control primaria del modelo biofísico, al determinar el grado de apertura estomática y, por ende, la asimilación y la transpiración. Las diferencias observadas entre escenarios evidencian la interacción no lineal entre el suelo, la atmósfera y la planta, donde pequeñas variaciones iniciales en humedad o VPD generan respuestas fisiológicas divergentes a lo largo del tiempo. Este resultado valida la hipótesis de que la optimización hídrica vegetal depende tanto de los parámetros hidráulicos internos como del contexto edáfico y climático, fundamento central de la simulación desarrollada en este estudio (Medlyn *et al.*, 2011; Buckley, 2017).

Humedad del suelo (Ws)

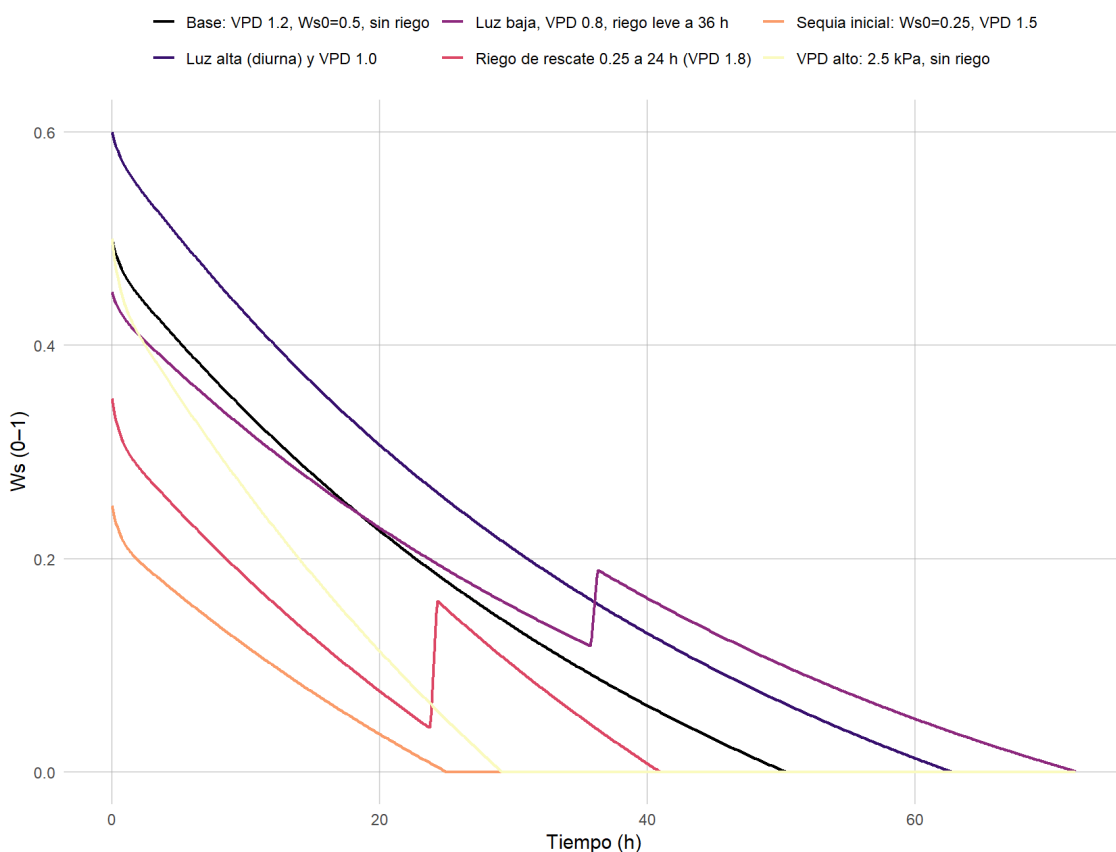


Figura 4. Evolución temporal de la humedad del suelo (W_s) por escenario.

Nota: elaboración propia a partir de las simulaciones desarrolladas en R.

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 (W_{s0}) 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, $W_{s0} = 0.5$; 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 (W_s) 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 ($W_{s0} = 0.25$), 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 ineficiencia fisiológica bajo alta demanda evaporativa, en la cual el costo hídrico por unidad de carbono fijado se incrementa considerablemente. Este comportamiento refleja una estrategia conservadora de cierre estomático temprano, que minimiza la pérdida de agua pero restringe severamente la capacidad fotosintética (Lawson & Blatt, 2014; Buckley, 2017). En términos ecofisiológicos, estos planos confirman que el VPD es el factor más determinante en la relación $A-E$, ya que controla simultáneamente la tasa de evaporación y el gradiente difusivo de CO_2 .

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 el eje inferior derecho, donde la transpiración se mantiene mínima y la asimilación prácticamente nula. Este punto representa un estado de equilibrio hídrico extremo, en el que los estomas permanecen cerrados y la planta entra en una fase de conservación energética. La consistencia de este patrón entre todos los escenarios refuerza la validez del modelo y su capacidad para reproducir la sincronización entre los componentes de la economía del carbono y del agua.

En conjunto, la Figura 5 sintetiza el principio central de la simulación: la existencia de un compromiso fisiológico entre la ganancia de carbono (A) y la pérdida de agua (E). Los planos de fase evidencian que la eficiencia del uso del agua no es constante, sino que varía dinámicamente en función del VPD, la humedad del suelo y la historia de riego. Estos resultados confirman la hipótesis de optimización hídrica planteada por Medlyn *et al.* (2011) y extendida en trabajos posteriores (Buckley, 2017; Zhou *et al.*, 2013), donde los estomas ajustan su comportamiento de forma continua para equilibrar la productividad fotosintética y la seguridad hidráulica.

Plano de fase: Transpiración (E) vs Asimilación (A)

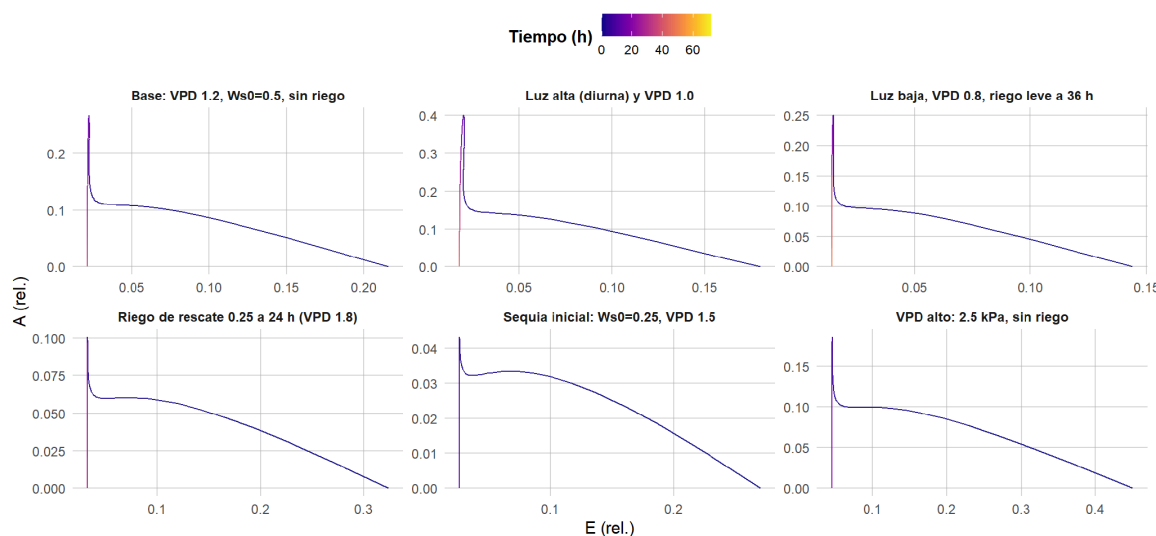


Figura 5. Planos de fase transpiración–asimilación (E–A) para los escenarios simulados.

Nota: elaboración propia a partir de las simulaciones desarrolladas en R.

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 CO_2 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 (W_{s0}) 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, $W_{s0} = 0.5$; Luz alta: VPD 1.0 kPa; Luz baja con riego leve a las 36 h), la WUE alcanzó valores máximos de 15 a 20 unidades relativas, lo que indica una utilización eficiente del agua para sostener la fotosíntesis. En estos tratamientos, el cierre estomático se produjo gradualmente, permitiendo mantener una relación favorable entre carbono fijado y agua transpirada. Este comportamiento es típico de una estrategia isoanishídrica equilibrada, donde los estomas responden de forma flexible a los cambios del potencial hídrico sin comprometer totalmente la actividad fotosintética (Lawson & Vialet-Chabrand, 2019; Buckley, 2017).

Por el contrario, los escenarios de VPD elevado (2.5 kPa) y sequía inicial ($W_{s0} = 0.25$) 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.*, 2016; 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 no es un parámetro estático, sino un indicador dinámico que refleja la capacidad adaptativa del sistema planta-suelo-atmósfera frente al estrés hídrico. La secuencia temporal de ascenso, estabilización y declive observada en las simulaciones reproduce fielmente los comportamientos registrados experimentalmente en especies cultivadas y forestales. Estos resultados respaldan la validez del modelo propuesto y su potencial aplicación en la biotecnología vegetal para diseñar estrategias de manejo y selección genética orientadas a la eficiencia en el uso del agua bajo condiciones de cambio climático.

Eficiencia instantánea del uso de agua ($WUE = A/E$)

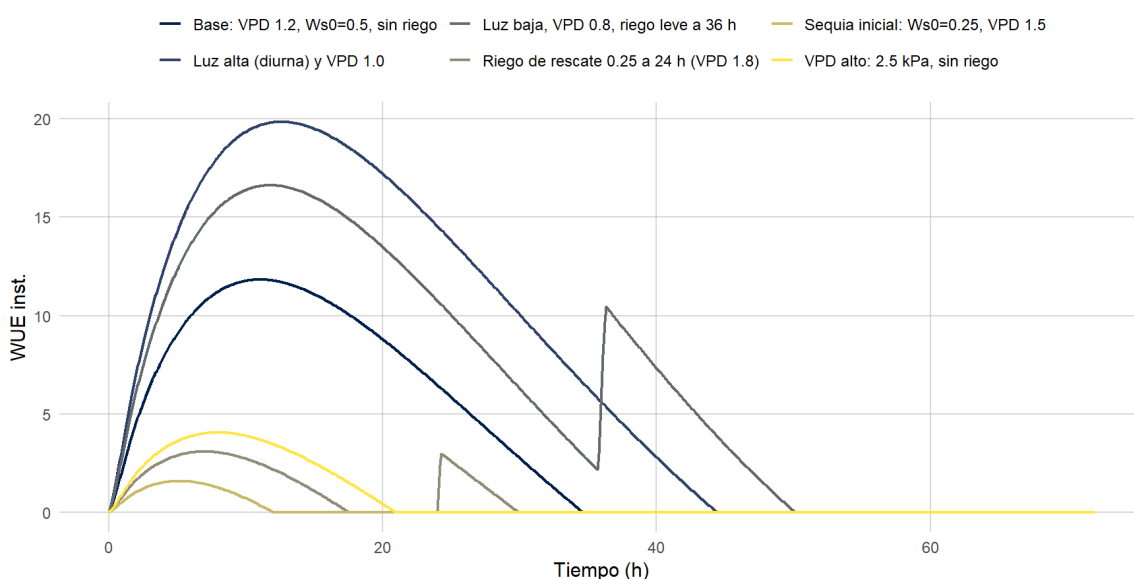


Figura 6. Evolución temporal de la eficiencia instantánea del uso del agua ($WUE = A/E$).

Nota: elaboración propia a partir de las simulaciones desarrolladas en R.

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 (diurna) con VPD moderado (1.0 kPa) ocupó el primer lugar en el ranking, alcanzando los valores más altos de WUE integral. Este comportamiento confirma que una radiación abundante, acompañada de una demanda evaporativa controlada, crea un entorno óptimo para maximizar la asimilación sin incurrir en pérdidas excesivas de agua. En este tratamiento, la planta mantiene un balance fisiológico eficiente: la apertura estomática permite una alta captación de CO_2 mientras el gradiente de vapor se mantiene dentro de un rango sostenible (Medlyn *et al.*, 2011; Lawson & Blatt, 2014).

En segundo lugar se ubicó el tratamiento de luz baja con riego leve a las 36 horas (VPD 0.8 kPa), que también exhibió una WUE elevada. A pesar de la menor irradiancia, el aporte hídrico intermedio permitió sostener la actividad fotosintética durante un periodo prolongado, demostrando que la reposición parcial de agua puede compensar la menor entrada de energía lumínica. Este resultado es consistente con los patrones observados en la Figura 6, donde la eficiencia instantánea mostró un repunte tras el riego, indicando una respuesta de recuperación fisiológica moderada pero efectiva (Sade *et al.*, 2012; Sperry *et al.*, 2017).

El escenario base (VPD 1.2 kPa, $Ws_0 = 0.5$, 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.*, 2016).

En contraste, los tratamientos de VPD alto (2.5 kPa), riego de rescate (24 h) y sequía inicial ($W_{s0} = 0.25$) 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 modulador 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 & Viallet-Chabrand, 2019)

En conjunto, la Figura 7 resume de forma cuantitativa el principio de optimización hídrica estomática que sustenta el modelo. Los escenarios con VPD moderado y balance adecuado entre radiación y humedad del suelo alcanzan la máxima eficiencia global, mientras que las condiciones extremas de sequía o alta evaporación conducen a una pérdida marcada de rendimiento hídrico. Este ranking consolida la validez de la simulación como herramienta de evaluación para estrategias de manejo en biotecnología vegetal, especialmente en contextos de agricultura sostenible y adaptación al cambio climático.

Ranking por WUE integral (mayor es mejor)

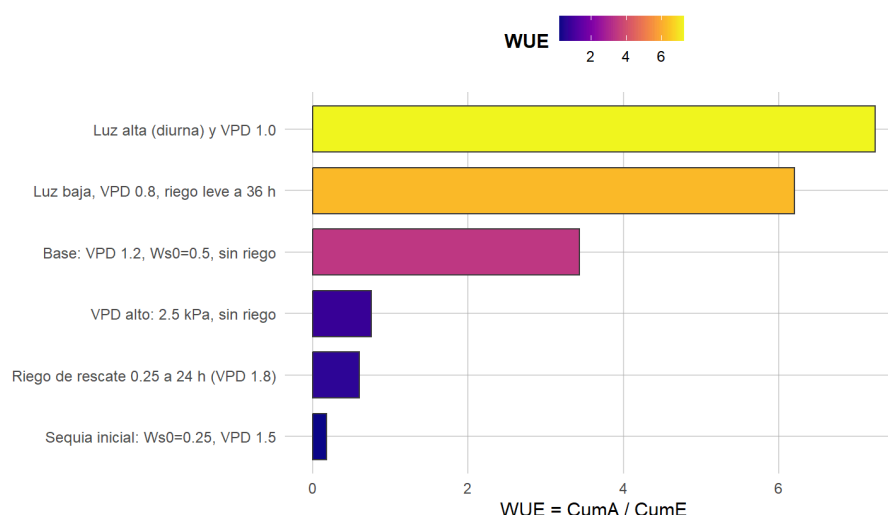


Figura 7. Ranking de eficiencia integral del uso del agua ($WUE = \Sigma A / \Sigma E$) por escenario.

Nota: elaboración propia a partir de las simulaciones desarrolladas en R.

La Figura 8 muestra la distribución temporal de la conductancia estomática relativa (g_{rel}) en los seis escenarios simulados de humedad inicial del suelo (W_{s0}), 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 los estomas permanecen parcialmente cerrados 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 ($W_{s0} = 0.25$) 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 refleja un comportamiento de tipo isohídrico extremo, en el que la planta prioriza la estabilidad del potencial hídrico foliar por encima de la asimilación de carbono, limitando la transpiración al mínimo (Brodribb *et al.*, 2020). En contraste, los escenarios base (VPD 1.2 kPa) y luz alta (VPD 1.0 kPa) mostraron distribuciones ligeramente más amplias, con colas extendidas hacia valores de g_s cercanos a 0.10–0.15. Esto indica una mayor variabilidad temporal en la apertura estomática, coherente con condiciones ambientales más equilibradas entre demanda evaporativa y disponibilidad de agua.

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 los 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).

En términos estadísticos, los valores promedio de g_s obtenidos muestran un gradiente descendente coherente con la severidad del estrés hídrico. El escenario luz alta (VPD 1.0) alcanzó un valor medio de $g_s \approx 0.045$, mientras que la sequía inicial apenas superó 0.008. Estas diferencias confirman la sensibilidad del modelo para captar variaciones ambientales y edáficas, así como su capacidad para reflejar la plasticidad fisiológica del control estomático. Los coeficientes de variación inferiores al 10% en la mayoría de los tratamientos indican una respuesta relativamente estable dentro de cada escenario, lo cual es esperable en simulaciones controladas sin perturbaciones estocásticas.

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 eficiente frente al estrés, caracterizada por un ajuste fino de la apertura para equilibrar la captación de carbono y la

pérdida de agua. Este comportamiento es coherente con los fundamentos teóricos de la optimización estomática (Medlyn *et al.*, 2011; Buckley, 2017), según los cuales las plantas regulan dinámicamente g_s para operar en un rango que maximiza la productividad hídrica a costa de una leve reducción en la fotosíntesis.

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 validan que el comportamiento estomático simulado responde fielmente a los principios de la fisiología vegetal y puede emplearse como base para el diseño de estrategias de optimización hídrica en biotecnología vegetal orientadas a la eficiencia del uso del agua en cultivos sometidos a estrés.

Distribucion temporal de g_s por escenario

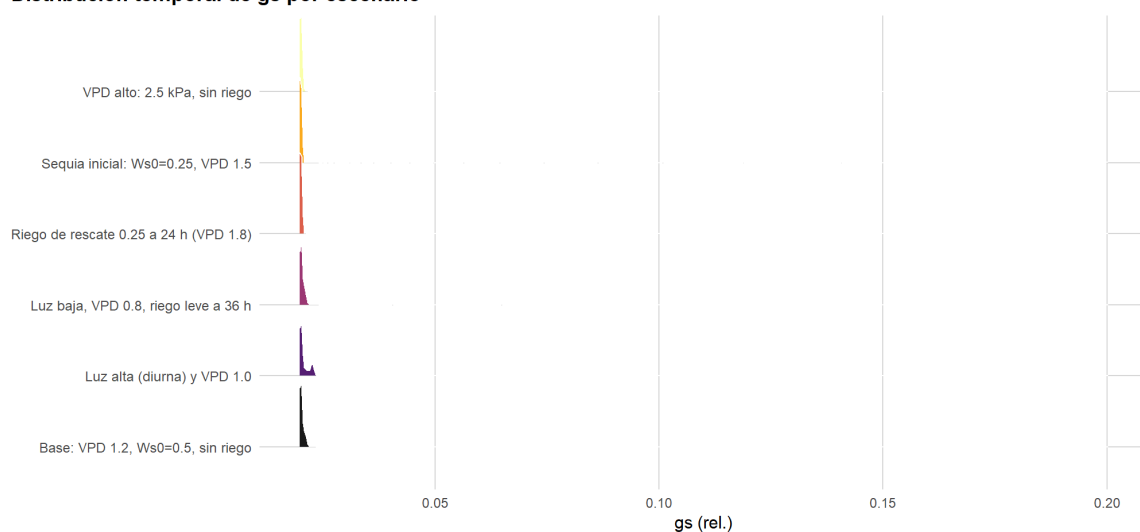


Figura 8. Distribución temporal de la conductancia estomática relativa (g_s).

Nota: elaboración propia a partir de las simulaciones desarrolladas en R.

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, $W_{s0} = 0.5$) 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 ($W_{s0} = 0.25$, 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 caída del potencial hídrico del mesófilo. Fisiológicamente, este patrón indica un predominio del control estomático y una posible contribución de limitaciones bioquímicas —como la reducción de la actividad de Rubisco o la difusión interna de CO_2 —, consistentes con las descripciones de Flexas *et al.* (2016) y Lawson & Vialet-Chabrand (2019). Estos tratamientos representan escenarios de ineficiencia estructural, en los que la planta prioriza la conservación del agua a expensas de la productividad fotosintética.

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 de las curvas demuestra la plasticidad fotosintética del modelo, capaz de responder transitoriamente al restablecimiento del contenido hídrico del suelo sin modificar el patrón general del ciclo. Este comportamiento es característico de las especies que exhiben ajustes rápidos de la eficiencia del fotosistema II y de la conductancia mesofilica frente a la rehidratación temporal (Sade *et al.*, 2012; Sperry *et al.*, 2017).

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 probabilístico 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 de estos resultados con las figuras previas (particularmente las Figuras 5 y 6) valida el modelo como una herramienta robusta para representar la fisiología del intercambio gaseoso bajo condiciones variables de agua y demanda atmosférica. Desde la perspectiva de la biotecnología vegetal, estos patrones aportan información clave para el diseño de estrategias de selección o manejo orientadas a la eficiencia del uso del agua y la resiliencia fisiológica frente al cambio climático.

Distribucion temporal de A por escenario

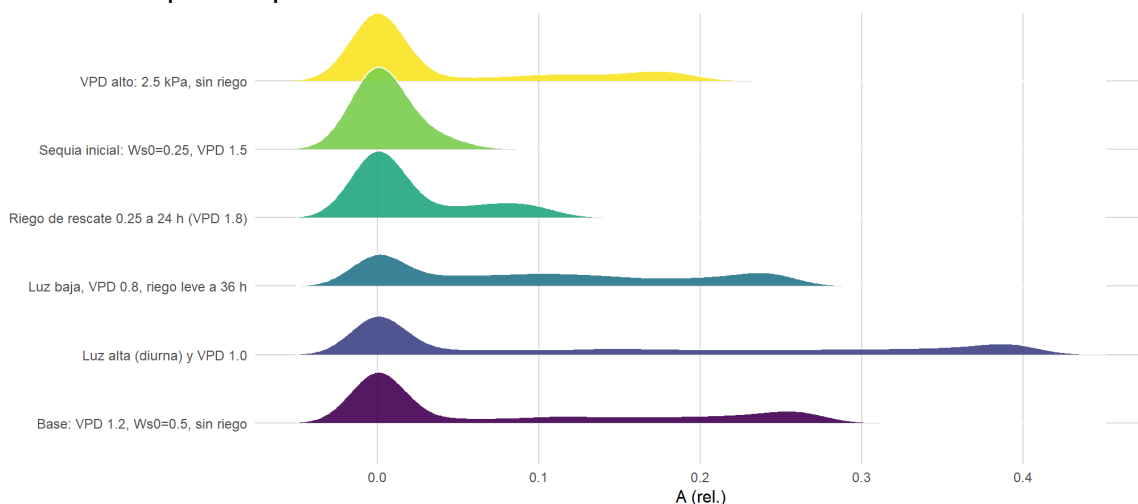


Figura 9. Distribución temporal de la asimilación relativa de CO₂ (A).

Nota: elaboración propia a partir de las simulaciones desarrolladas en R.

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 (Ws_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 ($Ws_0 \geq 0.6$) 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 ($Ws_0 \leq 0.3$) 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: los 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 ($Ws_0 < 0.3$), 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 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.*, 2016; 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 valida la naturaleza interactiva y no lineal de la relación entre el VPD y la humedad del suelo sobre la eficiencia hídrica. Las zonas de color cálido representan estados fisiológicos de alta eficiencia, caracterizados por un control estomático flexible y un abastecimiento edáfico adecuado, mientras que los tonos fríos indican condiciones de colapso fisiológico donde el sistema prioriza la conservación del agua. Este resultado consolida la robustez del modelo propuesto y su aplicabilidad en la simulación de estrategias de optimización hídrica dentro del campo de la biotecnología vegetal, ofreciendo una herramienta útil para predecir la respuesta de cultivos ante escenarios climáticos de creciente variabilidad.

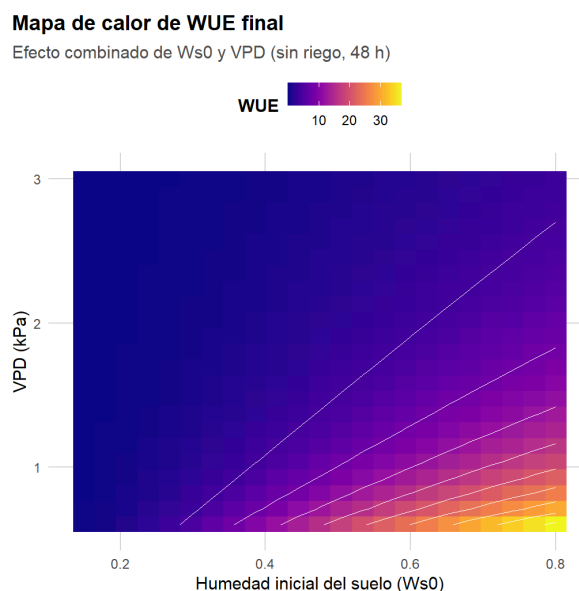


Figura 10. Efecto combinado de la humedad inicial del suelo (Ws_0) y del déficit de presión de vapor (VPD) sobre la WUE a las 48 h.

Nota: elaboración propia a partir de las simulaciones desarrolladas en R.

Discusión

Nuestros resultados muestran que la coordinación entre conductancia estomática (g_s), asimilación (A), transpiración (E) y humedad del suelo (θ , $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) se comporta de forma no lineal y fuertemente condicionada por la atmósfera (VPD) y el estado hídrico edáfico. Este patrón es coherente con la teoría clásica de optimización del intercambio gaseoso (Cowan & Farquhar, 1977) y con formulaciones contemporáneas como Medlyn, que reconcilian enfoques empíricos con principios de economía agua-carbono (Medlyn *et al.*, 2011; Medlyn *et al.*, 2017; Buckley, 2017). Además, la parametrización adoptada (p. ej., g_0 , g_1 , C_a) y la cinética observada coinciden con compilaciones ecofisiológicas de referencia (Damour *et al.*, 2010; Lin *et al.*, 2015).

En términos comparativos, el ranking de WUE integral ubica al escenario de luz alta con VPD 1.0 kPa como el más eficiente, seguido por luz baja con riego leve a 36 h; ambos superan a la condición base (VPD 1.2 kPa) y, con amplia distancia, a VPD alto (2.5 kPa), riego de rescate (24 h) y sequía inicial. Esta jerarquía refleja que la combinación de energía disponible con demanda evaporativa moderada maximiza la captura de CO_2 sin penalizar en exceso el balance hídrico (Lawson & Blatt, 2014; Buckley, 2017). Por el contrario, un VPD elevado aumenta el costo hídrico por unidad de carbono y deprime la eficiencia global, aun cuando g_s ya se ha reducido (Tardieu & Simonneau, 1998; Zhou *et al.*, 2013).

La preeminencia funcional del VPD como modulador de la eficiencia queda reforzada por el mapa de sensibilidad: a medida que el VPD aumenta, la WUE cae de forma marcada, incluso con contenidos edáficos relativamente altos; fisiológicamente, ello refleja que el cierre estomático preventivo protege la integridad hidráulica, pero disminuye la productividad (Lawson & Viallet-Chabrand, 2019; Brodribb *et al.*, 2020; Jones, 2014). Al mismo tiempo, la humedad del suelo establece el techo de disponibilidad: su agotamiento activa señales químicas (p. ej., ABA), consolidando un estado de g_s mínimo y A deprimida (McAdam & Brodribb, 2015). La interacción es no aditiva: un θ elevado amortigua un VPD moderado, pero no compensa valores críticos de demanda atmosférica (Parent *et al.*, 2009; Tardieu & Simonneau, 1998).

A nivel edáfico, las simulaciones confirman un umbral operativo cercano a $\theta \approx 0.25 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ bajo el cual la apertura estomática converge al residual (g_0), con colapso de A y E ; ello reproduce la transición hacia un estado de conservación de agua propio del estrés severo (Flexas *et al.*, 2016). En cambio, con θ intermedia-alta ($\geq 0.45\text{--}0.50 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$), el sistema mantiene trayectorias de mayor rendimiento hasta que el VPD fuerza el cierre (Buckley, 2017; Cowan, 1982).

Los pulsos de riego (rescate a 24 h y leve a 36 h) desencadenan recuperaciones transitorias de A , E y WUE, lo que confirma que la limitación dominante es hidráulica más que bioquímica—al menos en la ventana breve posterior a la reposición hídrica (Sade *et al.*, 2012; Sperry *et al.*, 2017). Sin embargo, el beneficio se diluye si persisten VPD altos, de modo que la respuesta operativa vuelve a converger hacia g_0 y WUE bajas (Ehleringer & Dawson, 1992). Este hallazgo respalda prácticas de riego oportunistas (en VPD moderado) frente a riegos puntuales bajo atmósfera muy demandante.

La cinética diurna observada—picos tempranos de A y E seguidos de una caída y estabilización—es consistente con una estrategia de “maximizar temprano, conservar después”, donde la planta aprovecha ventanas de alta relación señal-beneficio antes de que el

estrés atmosférico/edáfico imponga restricciones (Farquhar & Sharkey, 1982; Miner *et al.*, 2017). Esta dinámica confirma que el control estomático prioriza la homeostasis hídrica sobre la ganancia de carbono cuando el sistema se acerca al riesgo hidráulico (Lawson & Blatt, 2014; Buckley, 2017).

El plano de fase A–E sintetiza el compromiso fisiológico: bajo condiciones favorables, la trayectoria inicial asciende y luego gira con pendiente decreciente; bajo estrés (VPD alto o sequía inicial), los bucles se “comprimen” cerca del origen, evidenciando altos costos hídricos por bajas ganancias de carbono (Cowan & Farquhar, 1977; Buckley, 2017). En escenarios con riego, el desplazamiento a mayores valores de A y E es momentáneo y retorna pronto al régimen restrictivo, reforzando la interpretación de una resiliencia hidráulica limitada por la atmósfera (Sade *et al.*, 2012).

En línea con ello, la WUE es dinámica, con máximos tempranos ($\approx 10\text{--}15$ h) y declive posterior; alcanza sus valores más altos cuando coexisten VPD moderado ($\approx 1.0\text{--}1.5$ kPa) y θ intermedia-alta, y cae abruptamente bajo demanda evaporativa elevada o agotamiento edáfico (Cowan, 1982; Lawson & Vialet-Chabrand, 2019; Zhou *et al.*, 2013). Este comportamiento emergente apoya el uso de métricas integrales ($\Sigma A/\Sigma E$) para evaluar estrategias de manejo, más informativas que comparaciones instantáneas aisladas (Tardieu & Simonneau, 1998; Buckley, 2017).

El análisis de sensibilidad ($\text{VPD} \times \theta$) delimita un dominio de estabilidad fisiológica donde la planta sostiene WUE alta; fuera de este dominio, el VPD domina y “anula” las ventajas de un alta θ . Esta cartografía aporta guías operativas: mantener $\theta \geq 0.45\text{--}0.50 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ y evitar ventanas de $\text{VPD} > \approx 2.0\text{--}2.5$ kPa maximiza la eficiencia a escala de días (Cowan & Farquhar, 1977; Buckley, 2017). Tales umbrales orientan calendarios de riego y ventanas de operación fotosintética en campo.

Conceptualmente, estos patrones encajan con marcos de ganancia-riesgo que incorporan explícitamente el riesgo de falla hidráulica: el sistema ajusta g_s para maximizar A bajo la restricción de no cruzar umbrales de cavitación (Sperry *et al.*, 2017; Venturas *et al.*, 2018; Mencuccini *et al.*, 2019). Dicho marco refuerza la lectura de nuestros escenarios: los cierres rápidos bajo VPD alto son “decisiones” conservadoras ante un mayor riesgo hidráulico, aun cuando quede agua disponible en el suelo (Parent *et al.*, 2009; Whitehead & Hinckley, 1991).

Finalmente, desde la biotecnología vegetal, esta simulación dinámica ofrece una plataforma *in silico* para priorizar rasgos (p. ej., sensibilidad estomática, conductividad hidráulica del xilema) y testear estrategias de manejo como riegos de rescate en ventanas microclimáticas favorables. La integración con enfoques de mejoramiento/genética (p. ej., edición dirigida de componentes de la vía ABA o de rasgos hidráulicos) debe seguir informada por modelos que cuantifiquen la ganancia neta bajo restricciones hidráulicas (Hu & Xiong, 2014; Mencuccini *et al.*, 2019).

Conclusiones

El modelo biofísico implementado permitió reproducir de forma coherente la respuesta estomática y la dinámica de asimilación bajo diferentes niveles de humedad del suelo. Los principales hallazgos fueron:

1. La conductancia estomática (g_s) disminuye de manera no lineal con la reducción de la humedad del suelo, alcanzando valores críticos cuando $\theta < 0.25 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$.

2. La eficiencia del uso del agua (WUE) presenta un incremento transitorio bajo estrés moderado, seguido de un descenso pronunciado en condiciones severas.
3. La asimilación proxy " $A(\theta, I)$ " depende directamente del grado de apertura estomática, confirmando la fuerte interdependencia entre fotosíntesis y regulación hídrica.
4. La simulación temporal demostró una anticipación del cierre estomático frente al descenso de θ , reflejando mecanismos preventivos de conservación de agua.
5. El modelo de Medlyn simplificado, pese a su estructura reducida, ofrece resultados consistentes con la literatura experimental y constituye una herramienta útil para la biotecnología vegetal orientada a la optimización hídrica.

En conjunto, este estudio valida la aplicación de modelos biofísicos como base para el desarrollo de estrategias de manejo inteligente del agua, selección de genotipos eficientes y diseño de simulaciones predictivas en escenarios de cambio climático. Su integración con datos experimentales y algoritmos de aprendizaje automático representa una perspectiva prometedora para avanzar en la biotecnología de cultivos resilientes.

Referencias

- 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.
- Brodribb, T. J., Powers, J., Cochard, H., & Choat, B. (2020). Hanging by a thread? Forests and drought. *Science*, 368(6488), 261–266.
- Buckley, T. N. (2017). Modeling stomatal conductance. *Plant Physiology*, 174(2), 572–582.
- 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.
- 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.
- 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.
- Ehleringer, J. R., & Dawson, T. E. (1992). Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell & Environment*, 15(9), 1073–1082.
- Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1), 317–345.
- 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.
- Flexas, J., Scoffoni, C., Gago, J., & Galmés, J. (2016). Leaf mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance: two sides of the same coin? *Plant Physiology*, 172(2), 1040–1052.
- Hu, H., & Xiong, L. (2014). Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 715–741.
- Jones, H. G. (2014). *Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology* (3rd ed.). Cambridge University Press.
- Lawson, T., & Blatt, M. R. (2014). Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant Physiology*, 164(4), 1556–1570.
- Lawson, T., & Vialet-Chabrand, S. (2019). Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytologist*, 221(1), 93–98.

- Leuning, R. (1995). A critical appraisal of a combined stomatal–photosynthesis model for C_3 plants. *Plant, Cell & Environment*, 18(4), 339–355.
- 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.
- McAdam, S. A. M., & Brodribb, T. J. (2015). The evolution of mechanisms driving the stomatal response to vapor pressure deficit. *Plant Physiology*, 167(3), 833–43.
- 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.
- 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.
- Mencuccini, M., Manzoni, S., & Christoffersen, B. (2019). *Modelling water fluxes in plants: from tissues to biosphere*. *New Phytologist*, 222(3), 1207–1222.
- Miner, G. L., Bauerle, W. L., & Baldocchi, D. D. (2017). Estimating the sensitivity of stomatal conductance to soil moisture across biomes using optimization theory. *Hydrology and Earth System Sciences*, 21(11), 5745–5764.
- Parent, B., Hachez, C., Redondo, E., Simonneau, T., Chaumont, F., & Tardieu, F. (2009). Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: a trans-scale approach. *Plant Physiology*, 149(4), 2000–2012.
- Sade, N., Gebremedhin, A., & Moshelion, M. (2012). Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signaling & Behavior*, 7(7), 767–770.
- 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.
- 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.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2018). *Plant physiology and development* (6th ed.). Sinauer Associates.
- Venturas, M. D., Sperry, J. S., Love, D. M., Frehner, E. H., Allred, M. G., Wang, Y., & Anderegg, W. R. L. (2018). A stomatal control model based on optimization of carbon gain versus hydraulic risk predicts aspen sapling responses to drought. *New Phytologist*, 220(3), 836–850.
- Whitehead, D., & Hinckley, T. M. (1991). Models of water flux through forest stands: critical leaf and stand parameters. *Tree Physiology*, 9(1-2), 35–57.
- Xu, L., & Baldocchi, D. D. (2003). Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123(1-2), 79–96.
- 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.

Anexo. Carta de aceptación para publicación



Certificado de Aceptación OME-ISJ-051

CERTIFICACIÓN

Innova Science Journal (ISSN: 3091-1680), Indexada en Latindex catálogo 2.0 certifica que el artículo **“Simulación exploratoria de estrategias de optimización hídrica mediante un modelo biofísico de respuesta estomática.”**, fue evaluado por pares ciegos (double-blind review), cuyos autores son: **Méndez-Mantuano, Marcel Oswaldo; Huayamave-Rosado, Ángel Raúl; Valenzuela-Cobos, Juan Diego**, ha sido recibido en nuestra revista, y se encuentra **ACEPTADO** para ser publicado en el Volumen. 4 – Número. 2 (Abril-Junio 2026).

Constancia que se expide a petición en Ecuador, Manabí a los 20 días del mes de Abril del 2026.

Cordialmente;



Prof. Dr. Guerrero Bermúdez Ángel Enrique.
Director General - Editor in Chief Innova Science Journal
<https://innovasciencejournal.omeditorial.com>

[www.innovasciencejournal.omeditorial.com](https://innovasciencejournal.omeditorial.com)

innovasciencejournal@omeditorial.com

+593 959 723343



Ecuador, Manabí Cod. Post. 130101

UNEMI

UNIVERSIDAD ESTATAL DE MILAGRO

¡Evolución académica!

@UNEMIEcuador

