

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

Memoria de Título

**PROSOPIS TAMARUGO PHIL. UN ÁRBOL ENDEMICO DEL DESIERTO DE
ATACAMA. PROPUESTA DE NIVELES UMBRALES DE PROFUNDIDAD
FREÁTICA PARA SU CONSERVACIÓN.**

GABRIELA BRUNA CALDERÓN JILES

Santiago, Chile
2016

UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

Memoria de Título

PROSOPIS TAMARUGO PHIL. UN ÁRBOL ENDEMICO DEL DESIERTO DE ATACAMA. PROPUESTA DE NIVELES UMBRALES DE PROFUNDIDAD FREÁTICA PARA SU CONSERVACIÓN.

PROSOPIS TAMARUGO PHIL. A NATIVE TREE FROM THE ATACAMA DESERT. WATER TABLE DEPTH THRESHOLDS FOR CONSERVATION.

GABRIELA BRUNA CALDERÓN JILES

Santiago, Chile
2016

UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

ESCUELA DE PREGRADO

Memoria de Título

**PROSOPIS TAMARUGO PHIL. UN ÁRBOL ENDEMICO DEL DESIERTO DE
ATACAMA. PROPUESTA DE NIVELES UMBRALES DE PROFUNDIDAD
FREÁTICA PARA SU CONSERVACIÓN.**

Memoria para optar al título profesional de
Ingeniero en Recursos Naturales Renovables

GABRIELA BRUNA CALDERÓN JILES

PROFESOR GUÍA	CALIFICACIONES
Sr. Edmundo Acevedo H. Ingeniero Agrónomo, M.Sc Ph. D.	7,0
PROFESORES EVALUADORES	
Sr. Rodrigo Fuster G. Ingeniero Agrónomo, M.Sc. Ph. D.	6,0
Ricardo Cabeza P. Ingeniero Agrónomo, Ph. D.	6,3
COLABORADOR	
Sr. Marco Garrido Ingeniero Agrónomo, M. Sc.	

Santiago, Chile

2016

Índice

Resumen	2
Abstract	3
Introducción	3
Ecofisiología del tamarugo	5
Profundidad de nivel freático, Respuesta fisiológica y Declinación del tamarugo. ...	9
Respuestas Fisiológicas	10
Conclusión. Umbrales para la conservación.	14
Bibliografía	17

PROSOPIS TAMARUGO PHIL. UN ÁRBOL ENDEMICO DEL DESIERTO DE ATACAMA. PROPUESTA DE NIVELES UMBRALES DE PROFUNDIDAD FREÁTICA PARA SU CONSERVACIÓN.

Resumen

Prosopis tamarugo Phil. es un árbol nativo del Desierto de Atacama, Chile. El Tamarugo presenta características y despliega mecanismos fisiológicos altamente adaptados a las condiciones extremas de La Pampa del Tamarugal. Siendo una especie estrictamente freatófita las perturbaciones sobre la disponibilidad de agua subterránea afectan directamente la condición hídrica de los individuos. Los acuíferos asociados a la Pampa del Tamarugal han presentado una disminución del nivel freático, evento asociado a una extracción de agua subterránea mayor a la recarga natural, para satisfacer la demanda doméstica de la región, la minería y agricultura. La revisión de trabajos realizados que asocian la profundidad freática con variables asociadas a la condición hídrica de los tamarugos ha demostrado que variables integradas tales como: Fracción Verde de Canopia, NDVI (Índice de la Diferencia de Vegetación Normalizada), enriquecimiento isotópico ^{18}O en tejido foliar y Crecimiento de Ramillas, probaron ser más reactivas a la profundidad del nivel freático y presentaron valores de error menores. Junto con ello, la compilación de estudios permite describir la estrategia del Tamarugo frente a la disminución de la oferta de agua, regulando su demanda (transpiración) y disminuyendo la biomasa verde; en una primera etapa con una senescencia temprana y disminución del crecimiento de ramillas, luego con un cierre parcial de estomas que, dada la naturaleza relativamente anisohídrica del tamarugo y frente a una condición de sequía, desembocaría en cavitación xilemática que produciría muerte de ramillas reduciendo la canopia verde del árbol. Así fue posible proponer umbrales asociados a las distintas etapas de la respuesta fisiológica del tamarugo, a los 4 metros de profundidad freática el tamarugo ya presenta senescencia temprana. Pasado un umbral de 10 metros de profundidad freática se registra un nulo crecimiento de ramillas y actividad fotosintética mínima. Cercano a los 20 metros el tamarugo es incapaz de realizar movimientos pulvinares y no puede evitar la fotoinhibición, esto, junto con una reducción de la fracción verde de canopia más allá del 0,25 llevaría a la muerte del Tamarugo. El conocimiento de la estrategia del Tamarugo frente a la escasez hídrica, las etapas que cursa enfrentado a ella y los umbrales de profundidad freática asociados a estas etapas es un insumo esencial para la correcta gestión ambiental de la zona y la conservación del tamarugo.

Palabras clave: árbol nativo, extracción de agua subterránea, profundidad de nivel freático, mecanismos fisiológicos, umbrales para la conservación.

Abstract

Prosopis tamarugo Phil. is a legume tree native to the Atacama Desert, Chile. Tamarugo has physiological characteristics that are highly adapted to extreme life conditions in the Pampa del Tamarugal. Null precipitation makes tamarugo completely dependent on groundwater, developing in areas where the ground water depth is closest to the surface. Ground water extraction for domestic consumption, mining and agriculture affects the desert ecosystem by lowering the water table. Measuring and describing impacts on vegetation through the monitoring of physiological variables along with ground water depletion in salt flats where extraction wells are located has contributed to better understanding Tamarugos response to this stress factor. Integrated variables such as Green Canopy Fraction, NDVI, ^{18}O isotope enrichment in foliar tissue and twig growth proved to be far more reactive toward Ground Water Depth increase and presented lower error values. These variables respond to mechanisms that Tamarugo has to maintain a stable water condition when water offer (Water Table Depth, WTD) decreases regarding water demand (Transpiration). Defoliation along with twig growth diminishment would combine towards a canopy reduction strategy in order to reduce water demand. Green biomass loss, beyond a certain WTD, would lead to complete drying of the Tamarugo. Beyond a threshold of 10 meters of ground water table depth Tamarugo presents nill twig growth, reduces to a minimum photosynthetic activity and the ability to perform pulvinary movements. Beyond 20 meter water table depth Tamarugo survival is compromised and hydraulic failure is inferred to occur. The current scenario is of ground water over-exploitation, if economic efforts will be made to conserve and/or restore Tamarugo, habitat ground water extraction is a key element in effective management. Reaching of the thresholds depends on adequate authority management of ground water.

Key words: Native tree, ground water exploitation, ground water depth, physiological mechanisms, thresholds for conservation.

Introducción

Prosopis tamarugo Phil. crece en La Pampa del Tamarugal ubicada en la Región de Tarapacá, Chile, en la depresión intermedia entre la Quebrada de Tiliviche y el Río Loa (Alamos y Peralta, 1982). Esta zona presenta un bio-clima tropical híper desértico (Pliscoff, 2006) con ausencia casi absoluta de lluvias, baja humedad relativa y una amplia oscilación térmica diaria (Campillo y Hojas, 1975). Es un ambiente híper árido y uno de los más extremos para el desarrollo de la vida. En lo hidrológico es un sistema endorreico compuesto por dos acuíferos (Habit et al., 1985). Los acuíferos se recargan por infiltración de precipitaciones que ocurren durante el verano Altiplánico (Acevedo y Pastenes, 1983). El flujo de agua subterráneo a través de suelos ricos en sales combinado con la alta evaporación superficial genera la presencia de salares en estado activo o parcialmente activo en la

depresión intermedia, a aproximadamente 1000 m de altitud (IREN, 1976). De esta forma la Pampa del Tamarugal está asociada a ecosistemas de salares. Los salares se caracterizan por presentar condiciones extremas de suelos y coinciden con los sectores donde el acuífero está más próximo a la superficie. (Santibañez et al., 1982).

Prosopis tamarugo Phil. (Tamarugo) es una leguminosa, árbol nativo de la Pampa del Tamarugal. De las 38,383 ha cubiertas por árboles de Tamarugo en la Pampa del Tamarugal, 22,689 ha son plantaciones de Tamarugo, 4,808 ha son bosques mixtos de Tamarugo y Algarrobo y 10,886 ha son bosques nativos de Tamarugo (PRAMAR, 2007). El Tamarugo ha sido descrito como una especie C₃ adaptada al clima de la pampa poseyendo rasgos fisiológicos que le confieren tolerancia al estrés salino e hídrico (Acevedo et al., 1985a; Acevedo et al., 1985b). Entre estos, la especie posee raíces profundas que alcanzan la napa, ajuste osmótico y un metabolismo activo aún bajo condiciones de aridez (Acevedo et al., 1985b). Además el tamarugo presenta heliotropismo (Chavez et al., 2013a), un mecanismo descrito en otras especies como un medio para evitar foto inhibición (Pastenes et al., 2004; Raven et al., 2005), y tiene un bajo número de estomas por mm² comparado con otras especies del mismo género (Delatorre, 1996). El tamarugo también tiene una alta concentración de antioxidantes (β -carotenos) y complejos proteína-clorofila estables (Lehner et al., 2001). Tiene alta tolerancia a la temperatura, relacionada a la tolerancia a la fotoinhibición y estrés oxidativo (Medina y Cardemil, 1993; Rodríguez and Cardemil, 1993; Rodríguez and Cardemil, 1995). Esta especie freatófita (Aravena y Acevedo, 1985) crece en los salares de la Pampa del Tamarugal con mayor frecuencia en zonas donde la profundidad del acuífero es mayor a los 4 metros pero se encuentran individuos en lugares donde la profundidad freática está entre los 2 y 18 m (Acevedo y Pastenes, 1983; Habit et al., 1985).

Las precipitaciones en el desierto de Atacama son casi nulas, por lo que el desarrollo del tamarugo depende exclusivamente de la disponibilidad de Agua Subterránea (AS). A pesar de ser una especie con estado de conservación “Vulnerable” (MMA, 2012) está en riesgo debido a la extracción de AS para el consumo humano y minero (Rojas y Desargues, 2007) que ha provocado importantes descensos del nivel freático especialmente en las zonas cercanas a los pozos de extracción. A nivel global los desiertos están bajo amenaza por este fenómeno (Ezcurra, 2006). La mayor fuente de agua en el desierto es subterránea y la Pampa del Tamarugal no es excepción.

La extracción de AS genera impactos sobre la vegetación natural (Elmore et al. 2006), particularmente si es sobreexplotada. Estos impactos pueden ser observados a varias escalas; plantas individuales pueden mostrar reducción de biomasa al enfrentar el estrés hídrico lo cual, a mayor escala, puede ser observado en valores menores de NDVI y escenarios de sequía más severos. Cuando los umbrales de tolerancia se sobrepasan, poblaciones vegetales específicas pueden verse reducidas, modificando la composición de la comunidad y las dinámicas ecosistémicas. Es importante monitorear estos impactos ya que la vegetación desértica provee funciones ecosistémicas como la regulación del ciclo hidrológico y servicios ecosistémicos como la conservación de especies endémicas y la provisión de un oasis para asentamientos locales, ganadería y agricultura de pequeña escala (Ezcurra, 2006).

El tamarugo está sujeto a múltiples factores de estrés, de naturaleza biótica y abiótica, que afectan la productividad de la planta. Si un factor de estrés excede el umbral de resistencia, la supervivencia de la planta dependerá de la activación de mecanismos fisiológicos y bioquímicos de resistencia, de la flexibilidad de estos mecanismos, de las capacidades compensatorias y de la intensidad y duración del factor estresante (Mandre 2002). Por lo tanto, es necesario comprender los mecanismos del tamarugo que son activados bajo situaciones de estrés para preservar los ecosistemas de bosques (Mandre et al., 2011). La metodología para esta investigación será la revisión de bibliografía que describa la respuesta fisiológica del tamarugo frente a la fluctuación del nivel freático para luego seleccionar la información necesaria para cumplir con los objetivos de (i) identificar niveles umbrales de profundidad freática que afecten la condición del tamarugo (ii) proponer una secuencia de eventos fisiológicos gatillados por el aumento de profundidad del nivel freático.

Ecofisiología del tamarugo

El conocimiento respecto a los mecanismos fisiológicos que regulan la supervivencia y mortalidad de especies leñosas está emergiendo. La sobrevivencia de plantas y su resistencia al estrés y perturbaciones antrópicas depende de múltiples factores cuya relevancia está asociada a la especie y en ocasiones al individuo, como su edad (Nilsen y Orcutt, 1996) y estado de desarrollo (Mittler, 2006). La investigación respecto a mecanismos de sobrevivencia y umbrales para la sobrevivencia vegetal es especialmente relevante para especies endémicas a áreas con condiciones extremas considerando el escenario actual de cambio global, en el que la variación en precipitación y temperatura someterá a prueba la adaptabilidad de las plantas (Williams et al., 2013). Las condiciones de suelo y clima en las cuales el Tamarugo se desarrolla se caracterizan por un clima desértico con una amplia oscilación térmica entre la noche y el día, temperaturas extremas, heladas invernales frecuentes, baja humedad relativa durante el día, alta radiación solar, ausencia casi absoluta de precipitaciones, suelos salinos y alcalinos y niveles freáticos variables (Acevedo et al. 2007). La fisiología del tamarugo se ha adaptado a estas condiciones y ha sido objeto de múltiples estudios, discusiones y controversias científicas (Acevedo et al., 2007).

Los tamarugos se distribuyen en áreas donde la Profundidad de Nivel Freático (PNF) supera los 4 m (Acevedo y Pastenes, 1983) específicamente en los salares de Bellavista, Zapiga, Pintados y Llamara (Figura 1). Esta distribución se debe al hecho de que en los salares el nivel frático está más próximo a la superficie (Castillo, 1960; 1966). El sistema radicular del tamarugo está compuesto por una larga raíz pivotante que se extiende hacia el agua subterránea y raíces fasciculadas a una profundidad menor a 1 metro desde la superficies del suelo (Sudzuki, 1969). La humedad del suelo es nula a nivel de superficie exceptuando las áreas donde se ubican las raíces fasciculadas del tamarugo (30 a 70 cm de profundidad). Mooney et al. (1980) propusieron que las variaciones en la demanda atmosférica generarían distintos potenciales hídricos entre la planta, las raíces fasciculadas y la franja capilar. Durante el día los potenciales hídricos más bajos se registrarían a nivel aéreo de la planta, seguido por las raíces fasciculadas, por lo que el agua se trasladaría desde la franja capilar

hacia la planta a través de la raíces. Durante la noche, al disminuir la demanda atmosférica por cierre de estomas, el potencial hídrico de la planta aumenta y el potencial más bajo se registra en la zona de raíces fasciculadas. El agua se mueve tanto del nivel freático como de la planta hacia esta zona. Esta zona serviría de reservorio para la estación de invierno cuando el nivel freático del acuífero disminuye (Mooney et al., 1980). A través del estudio de la composición isotópica del agua en las plantas de tamarugo, Aravena y Acevedo (1985) probaron que el agua del sistema suelo-agua-planta proviene del acuífero.

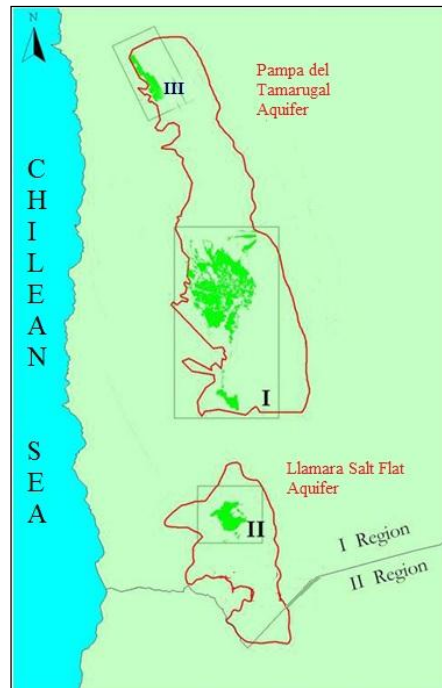


Figura 1. Ubicación de los Salares donde se distribuye el Tamarugo. Sector I: Salar de Pintados y Bellavista; Sector II: Salar de Llamara; Sector III: Salar de Zapiga (PRAMAR, 2007).

Los salares tienen condiciones de suelo con costras de sales superficiales que pueden alcanzar hasta un metro de grosor. Santibañez et al. (1982) analizaron perfiles de suelo y los caracterizaron por sus altos valores de pH (sobre pH 8,4), conductancia eléctrica (54 – 500 dSm⁻¹ en superficie) y bajo contenido de materia orgánica (0,01-0,57%). Con respecto a la tolerancia del tamarugo a la salinidad, Mooney et al. (1980) clasificaron el árbol como una especie halófila. Los mecanismos de tolerancia a la salinidad de *Prosopis tamarugo* no han sido estudiados directamente pero hay estudios en otras especies del género: los estudios de Kahn (1987) y Reinoso et al. (2004) sobre *P. strombulifera* junto con los de Ramoliya et al. (2006) sobre *P. cinerea* indican que ante un aumento en el nivel de salinidad se acumulan iones de Na⁺ en las raíces de las plantas y que el tallo de estas actúa como barrera para la translocación de los iones de las raíces a las hojas. Por otro lado, las raíces expuestas a mayor nivel de salinidad presentaron una mayor tasa de renovación en *P. strombulifera*, sugiriendo que la absorción de sales a nivel radicular actuaría como un mecanismo de desalinización

(Ramoliya et al. 2006). Meloni et al. (2004) describieron en *Prosopis alba*, otra especie del género con alta tolerancia a la salinidad, un mecanismo de adaptación a la salinidad basado en ajuste osmótico a través de la acumulación de betaína y carbohidratos en las raíces y hojas. *Prosopis tamarugo* tendría un mecanismo de exclusión de Na^+ a nivel radicular y la capacidad de realizar ajuste osmótico para sobrellevar una reducción del potencial hídrico del suelo por acción de la actividad osmótica de las sales en la solución suelo (Acevedo et al. 2007).

Acevedo et al. (1985c) demostraron, al construir curvas de presión-volumen, que el tamarugo tiene la habilidad de realizar ajuste osmótico manteniendo el turgor en 0.8 MPa mientras el potencial hídrico del suelo variaba entre -0.06 a -3.0 MPa. Este ajuste permite a la planta mantener mayor contenido relativo de agua en las hojas y valores bajos de potencial hídrico favoreciendo un potencial de presión positivo y un metabolismo activo. Se ha descrito el comportamiento de la resistencia estomática en el Tamarugo durante el transcurso del día. Durante las primeras horas de la mañana, la resistencia estomática presenta una disminución sostenida. Desde las 10 am hacia el mediodía el comportamiento de la resistencia de los estomas tiene un brusco cambio de dirección y aumenta linealmente junto con el aumento del déficit de presión de vapor (DPV) (Ortiz, 2010) (Figura 2). Mooney et al. (1980) describen un control estomático activo del balance hídrico del tamarugo, indicando que este proceso es clave en tamarugo al enfrentar las difíciles condiciones atmosféricas. En varias especies del género *Prosopis* se ha observado cierre estomático total al medio día, en respuesta a altos valores de DPV (Mooney et al., 1977).

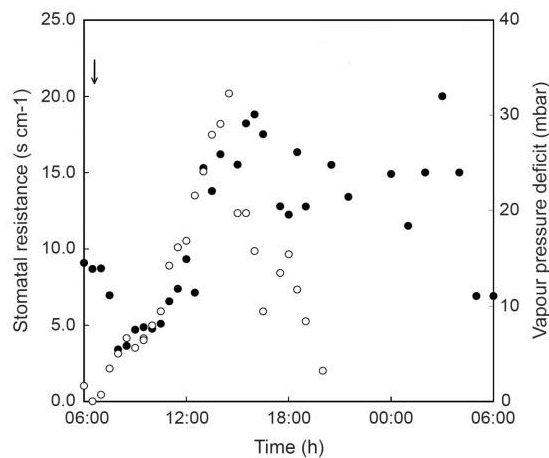


Figura 2. Ciclo Diario de resistencia estomática de un árbol de tamarugo (Ortiz, 2010). Los puntos llenos indican valores de resistencia estomática, los círculos vacíos muestran valores de DPV.

Las investigaciones de Chávez et al. (2013a, 2013b, 2014) describe cómo las plantas de Tamarugo ajustan el ángulo foliar para evitar la radiación directa pasado el mediodía. Este

movimiento descrito por Raven et al. (2005) como heliotropismo, es controlado por los folíolos basales del Tamarugo y es una habilidad común en las plantas leguminosas para evitar la foto inhibición (Liu et al. 2007, Pastenes et al. 2005, Pastenes et al.2004). Este proceso es probablemente controlado por cambios en el turgor en células pulvinares y por lo tanto, puede ser afectado por el estrés hídrico (Chávez et al. 2013a).

El crecimiento de ramillas está directamente relacionado con las condiciones hídricas necesarias para la elongación celular. Cuando hay restricción de agua o transporte de nutrientes se produce inhibición del crecimiento de ramillas (Wilson, 2000). Se ha observado que *P. tamarugo* responde al aumento de profundidad del nivel freático reduciendo la tasa de crecimiento de ramillas (Squella, 2013). Otro mecanismo de reducción de biomasa verde realizado por *P. tamarugo* ante un déficit hídrico es la defoliación. La degradación de clorofila, pérdida de follaje, y estructura irregular de canopia son síntomas típicos de degradación del bosque (Deshayes et al. 2006), pero hasta donde se conoce, estos elementos no han sido estudiados en *P. tamarugo*. La magnitud de la defoliación, observada a través de variables relacionadas al follaje, es aparentemente cuantitativa y refleja la severidad del estrés hídrico (Rood et al., 2003). Ortiz et al. (2012) asociaron negativamente la PNF con el vigor de *P. tamarugo*, sugiriendo una estrategia de reducción de biomasa como respuesta del tamarugo al estrés hídrico.

Se han construido marcos teóricos en base a trabajos sobre la fisiología vegetal frente a la sequía que describen como los mecanismos de mortalidad están relacionados a la capacidad de la planta de regular el balance de agua y carbono bajo condiciones de sequía de diferente intensidad y duración (McDowell et al. 2008). La hidráulica de la planta y las condiciones climáticas determinan la sequía fisiológica que la planta experimenta. Se produce falla hidráulica cuando la pérdida de agua por transpiración es mayor que la absorción de agua por medio de las raíces, lo que genera altos valores de tensión xilemática provocando cavitación. El hambre de carbono, por el otro lado, implica un cierre de estomas para evitar alcanzar estos altos valores de tensión; esto genera un balance de carbono negativo. Se espera que ocurra hambre de carbono en plantas que cierran sus estomas frente a tensiones xilemáticas relativamente bajas (plantas isohídricas) mientras que la falla hidráulica se espera en plantas que mantienen sus estomas abiertos frente a la sequía (plantas anisohídricas) (McDowell et al. 2008). Los mecanismos de mortalidad del Tamarugo están aún bajo investigación. Al comprender de mejor manera las relaciones hídricas de *P.tamarugo* será posible discriminar de mejor manera entre muerte por hambre de carbono o por falla hidráulica debido a condiciones hídricas extremas. A pesar de que el tamarugo presenta control estomático durante el día, cuando se ha monitoreado dicha variable en conjunto con el aumento de PNF las curvas de resistencia se han mostrado bastante estables. Garrido et al. (2016) realizaron un estudio en el Salar de Llamara por cuatro años Garrido et al. (2016), en el que observaron que los árboles de Tamarugo expuestos a una PNF de 7 m mantuvieron valores de potencial hídrico (pre-alba y medio día) y de contenido hídrico del suelo superiores a árboles expuestos a una PNF de 12 m. Sin embargo, no se observaron diferencias en los valores de conductancia estomática entre ambos grupos. Considerando el comportamiento registrado por estos investigadores, el Tamarugo, se comportaría anisohídicamente y por lo tanto, sería más susceptible a un mecanismo de mortalidad asociado a falla hidráulica.

Profundidad de nivel freático, Respuesta fisiológica y Declinación del tamarugo.

Para una gran extensión del Desierto de Atacama el acuífero de La Pampa del Tamarugal es la única fuente de agua potable. La extracción de agua subterránea ha estado ocurriendo por más de 50 años para proveer a las áreas urbanas, la minería y la agricultura. Desde 1988 las extracciones de agua autorizadas han excedido la recarga natural del acuífero generando un agotamiento de este (Rojas et al. 2010). El ecosistema del Tamarugo es totalmente dependiente del agua subterránea y por lo tanto se encuentra bajo amenaza por este desbalance hídrico. La recarga natural se estima en 880 l/s (DICTUC, 2006), para el año 2006 la extracción de agua total llegaba a 1849 l/s (DGA, 2006). La Dirección General de Aguas de Chile declaró al acuífero de la Pampa del Tamarugal como Zona de Restricción en el año 2009 (Res. DGA Número 245).

Chávez et al. (2014) describieron los patrones espaciales del impacto de la extracción de agua subterránea en el periodo de 1988-2013. El volumen extraído era menor a la recarga natural del acuífero hasta 1988, sin registro de cambios significativos en los bosques de tamarugo desde 1964-1984 (Canadell et al. 1966). Los tamarugos se ubicaban principalmente en áreas con una PNF menor a los 15 m y el 50% de los árboles estaba en áreas donde la PNF era menor a 10 m. Mapas de isóneas de PNF del periodo 1960-1993 construidos por JICA-DGA-PCI (1995) concluyeron que no ocurrió un agotamiento significativo del recurso hídrico en ese periodo. Para el periodo de 1993-1998 los pozos de extracción se ubicaron en la zona noroeste del área de estudio (Canchones), la PNF aumentó especialmente en esa zona dejando pocos lugares con una PNF menor a los 10 m. En el año 1998 no había tamarugos en los sectores donde la PNF superaba los 20 m. En el año 2005 un nuevo grupo de pozos de extracción se ubicaron en la zona norte del área de estudio (El Carmelo), el mayor aumento de PNF ocurrió en esa zona en el periodo 2005-2013. Los sectores aledaños a Canchones mostraron una recuperación, señalando que la mayor extracción está ocurriendo en El Carmelo. La mayoría de las zonas donde se desarrollaba el tamarugo experimentó un aumento de la PNF en este periodo. En el año 2013 pocas áreas de distribución de tamarugo tenían una PNF menor a los 10 m y la isónea de profundidad de 20 m se acercaba a las poblaciones del Norte y Este del área de estudio alcanzando las formaciones naturales del Norte. Aún hay cabida para investigación respecto al aumento de la PNF sobre el tamarugo, y si este es más sensible a la duración de la disminución de agua subterránea o a la intensidad de esta.

Las autoridades ambientales chilenas han llegado al consenso de que el empeoramiento de los árboles de tamarugo se debe al agotamiento de agua subterránea (Chávez et al. 2013b). Sin embargo, se requieren estudios que contribuyan a relacionar la magnitud y extensión de este empeoramiento y los impactos sobre el estado hídrico de los árboles. Se requieren estudios que dimensionen los impactos, su alcance y los umbrales para la supervivencia del tamarugo para evaluar el impacto ambiental y la gestión hídrica de La Pampa (Chávez et al. 2013b).

Respuestas Fisiológicas

Los árboles de tamarugo son genéticamente diversos y tienden a una respuesta diferencial al mismo aumento de la profundidad en el nivel freático (Chávez et al, 2013b; Ortiz, 2010), por lo que es necesario el estudio de árboles individuales. Más aún, los árboles maduros, de mayor tamaño, tienen un número de atributos que los ayudan a mantener homeostasis bajo estrés hídrico. Algunos de estos atributos son: mayor contenido de agua interna, mayores reservas de carbohidratos, sistemas radiculares más grandes, menor relación de transpiración por área foliar entre otras (Ryan et al., 2006, McDowell et al., 2011).

El flujo de agua a través del sistema radicular único del Tamarugo hacia la planta y luego hacía el ambiente extremo de la Pampa del Tamarugal es por transporte pasivo por lo que se requiere un gradiente de potencial hídrico (Kramer y Boyer, 1995). La mayor parte de la literatura describe una disminución del potencial hídrico de pre-alba y medio día frente a estrés hídrico. Al monitorear el potencial hídrico de pre-alba en 4 grupos de Tamarugo en distintos escenarios de PNF (dos grupos enfrentando un aumento de PNF y dos sin experimentar aumento), Squella (2013) observó que la media de valores de potencial hídrico de pre-alba tendía a no variar. Ortiz et al. (2010) también observó que no había diferencia significativa en valores de potencial hídrico de pre-alba en años consecutivos de aumento de PNF, sino sólo entre estaciones que puede deberse al ciclo fenológico del Tamarugo (Sudzuki, 1975; Mooney et al, 1980; Acevedo & Pastenes, 1983). Sin embargo, los valores mínimos se registraron en árboles del grupo con la PNF media más alta y que experimentaron descenso de la PNF más significativo en el tiempo de estudio.

La resistencia estomática, también monitoreada por Squella (2013) aumentó sutilmente a lo largo del tiempo especialmente en grupos de árboles más próximos a un pozo de extracción. Ortiz et al. (2010) no observaron diferencias significativas en el comportamiento de la variable en 12 individuos de *P. tamarugo* a distintos escenarios de PNF a lo largo de las estaciones. Potencial hídrico de pre-alba y resistencia estomática son ambas variables puntuales con resultados inconsistentes monitoreadas junto con la PNF, esto puede explicarse por el hecho de que estas variables son sensibles a la PNF pero pueden no variar con la intensidad requerida para establecer relaciones positivas o negativas con la PNF como variables integradas.

Squella (2013) y Ortiz (2010) monitorearon la discriminación de ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$) en plantas de Tamarugo. A través del uso de $\Delta^{13}\text{C}$ es posible conocer la actividad fotosintética en plantas (Farquhar et al., 1982), cuando un individuo es expuesto a estrés hídrico y cierra sus estomas total o parcialmente la discriminación de ^{13}C disminuye en los tejidos foliares. Medir la composición isotópica en tejido foliar permitiría inferir respecto a la actividad fotosintética puesto que mayores valores $\Delta^{13}\text{C}$ evidenciarían mayor tasa fotosintética. Ninguno de los estudios observaron variaciones en la discriminación isotópica de ^{13}C en árboles sujetos a aumento de la PNF. Puede haber un nivel umbral, pasado el cual la discriminación isotópica puede sufrir alteraciones (Squella, 2013).

Respecto a la conductancia estomática y cierre estomático las concentraciones isotópicas de ^{18}O en los tejidos foliares pueden describir los procesos que ocurren en árboles individuales. La conductancia estomática es la herramienta básica para comprender los flujos de agua en muchos estudios (Barbour, 2007). Al monitorear la respuesta al aumento de la PNF en Tamarugos, ^{18}O es una variable sensible. Un transecto de árboles en similares condiciones atmosféricas registran distintos valores $\delta^{18}\text{O}$, lo que lleva a inferir que estas diferencias están relacionadas a diferentes PNF. Squella (2013) estudió el efecto del aumento de la PNF en los parámetros hídricos de *P.tamarugo* en el Salar de Llamara. Los árboles más lejanos al pozo de extracción a lo largo del transecto (menor PNF) presentaron valores menores de $\delta^{18}\text{O}$ en el tejido foliar que aquellos árboles del transecto que experimentaron un aumento de la PNF en el mismo periodo. El estudio sugiere que los tamarugos enfrentan la sequía realizando control estomático que incrementaría $\delta^{18}\text{O}$.

Squella (2013), asoció el crecimiento de ramillas con la disponibilidad de agua en el Salar de Llamara. Su hipótesis era que a medida que la PNF aumentaba el crecimiento disminuiría. El crecimiento de ramillas es una variable que se comporta como un indicador sensible de estrés hídrico a medida que este se acerca a caídas sub-letales de la PNF (Scott et al. 1999). El monitoreo del crecimiento de ramillas tenía como objeto determinar la PNF que no afectara el crecimiento de los árboles y analizar los impactos de las perturbaciones del agua subterránea. La PNF fue modelada utilizando datos de 8 pozos de observación ubicados a una distancia creciente del pozo de extracción ubicado en el extremo norte del Salar de Llamara. Durante el experimento la PNF aumentó sostenidamente. El crecimiento de ramillas alcanzó valores nulos a una profundidad de 11,7 m.

Ortiz et al. (2010), llevaron a cabo una investigación para describir la relación entre la pérdida de follaje de árboles de Tamarugo y la profundidad del nivel freático. La hipótesis de esta investigación establecía que la mortalidad del Tamarugo se debía al agotamiento de agua subterránea. El foco estaba en la variabilidad temporal y espacial de la PNF y su impacto sobre los bosques ubicados en el Salar de Pintados. La profundidad del nivel freático se modeló utilizando los datos de 21 pozos de observación distribuidos en el salar. Se procesaron imágenes de Landsat para obtener los valores de NDVI de los bosques. El estudio revela que los valores de NDVI disminuyeron a medida que la PNF aumentaba. Los Tamarugos del Salar de Pintados redujeron la actividad fotosintética al mínimo (NDVI= 0,1) a los 10m de PNF. La reducción de actividad fue asociada, a la disminución de biomasa foliar observada también por Ortiz et al. (2010) en el Salar de Llamara cuando los Tamarugos respondieron al aumento de PNF reduciendo la Fracción Verde de Canopia.

A través del uso de herramientas de percepción remota, Chavez et al. 2013b, monitorearon índices vegetacionales del bosque de Tamarugo (NDVI y derivados) junto con el aumento de PNF en distintos salares de la Pampa del Tamarugal. Los niveles de profundidad fueron modelados utilizando pozos de observación de la Dirección General de Aguas (DGA). La extensa área de estudio requería del uso de imágenes de mediana y alta resolución durante un periodo de años. La serie temporal que grafica la relación entre la PNF y valores de NDVI

indicó que como consecuencia del agotamiento del agua subterránea del acuífero Pampa del Tamarugal (1988-2013), el estado hídrico de los tamarugos había empeorado en un 19% medido por Landsat $NDVI_{invierno}$ (indicador de biomasa verde) y en un 51% medido por Landsat $\Delta NDVI_{invierno-verano}$ (indicador del agua disponible en los árboles para realizar movimientos paraheliotrópicos) (Chavez et al 2013b). Los investigadores identificaron el rango hasta 12 m como un óptimo para la sobrevivencia del Tamarugo, considerando su distribución histórica y estado hídrico obtenido de métricas de NDVI. La investigación concluye sugiriendo un umbral de 20 m de profundidad como límite para la vida del Tamarugo; considerando el hecho de que árboles próximos al umbral presentaban una Fracción Verde de Canopia (FVC) de 0,25 (establecida como umbral para la conservación del tamarugo)¹ y que, pasado este umbral, los árboles ya no pueden realizar movimientos pulvinares acelerando el proceso de secado del árbol.

El déficit hídrico afecta todos los procesos fisiológicos de una planta. La secuencia temporal en la cual estos procesos se ven afectados es relevante al momento de establecer umbrales acorde al comportamiento de variables fisiológicas. Rood et al. (2000) describieron un modelo eco-fisiológico de la respuesta de un individuo arbóreo al estrés hídrico, en plantas que regulan la pérdida de agua a través de la reducción de superficie, similar a lo observado en *P. tamarugo* que defolia frente al aumento de PNF. De acuerdo al modelo, el déficit hídrico afecta dos procesos fisiológicos principales: cierre estomático y reducción de la tasa de crecimiento de ramillas. Los eventos secuenciales cuando el déficit hídrico aumenta sostenidamente inducen la cavitación que lleva a una senescencia temprana para finalmente terminar en muerte de ramillas. El comportamiento de variables asociadas al estado hídrico (Ψ) del Tamarugo: resistencia estomática, vigor y biomasa frente al aumento de PNF se presenta en el Cuadro 1.

¹ Se observa una respuesta espectral en la pérdida de biomasa foliar verde en condiciones de laboratorio. La firma espectral de árboles que presentaban una Fracción Verde de Canopia de 0,25 era similar a aquella de un árbol muerto. FVC 0,25 fue establecida como un umbral para la conservación del tamarugo por Chávez et al. (2013b) pues por debajo de aquella fracción el árbol no es capaz de mantener condiciones hídricas.

Variable de Respuesta (Y)	Sensibilidad	Comportamiento en relación a la variable PNF (pendiente o Δ)
Potencial hídrico de Pre-alba	Parcialmente sensible	$-\Delta$
Resistencia Estomática	Parcialmente sensible	$+\Delta$
^{18}O Concentración isotópica en tejido foliar	Parcialmente sensible	$+\Delta$
^{13}C Concentración isotópica en tejido foliar	Insensible	$\Delta=0$
Derivados de NDVI (Actividad y Defoliación)	Altamente sensible	$-\Delta$
Crecimiento de Ramillas	Altamente sensible	$-\Delta$
Fracción Verde de Canopia	Altamente sensible	$-\Delta$

Cuadro 1. Comportamiento de variables fisiológicas del tamarugo frente al aumento de PNF. Variables integradas como: $\delta^{18}\text{O}$, NDVI, crecimiento de ramillas y FVC son mucho más reactivas y presentan menores valores de error. Estas variables responden a mecanismos que *P. tamarugo* lleva a cabo para mantener una condición hídrica estable cuando la oferta hídrica (PNF) es deficiente respecto a la demanda hídrica (transpiración) (Calderón et al., 2015).

En un escenario de aumento de PNF, *P. tamarugo* responde con una estrategia para reducir la demanda hídrica. Considerando que el tamarugo se comportaría como una planta relativamente anisohídrica, frente al estrés hídrico, el tamarugo enfrentaría una disminución en las condiciones hídricas con un cierre parcial de estomas y una reducción de la FVC. Esto precedería un cierre estomático permanente, realizado con mayor seguridad hacia las etapas finales de la secuencia de respuesta. Utilizando la información disponible, la defoliación sería uno de los primeros elementos observados a nuestra escala de trabajo, de la secuencia de respuesta del tamarugo al estrés hídrico, junto con una disminución del crecimiento de ramillas (ya que el crecimiento es particularmente sensible a cambios en turgor celular asociado a la condición hídrica) (Hsiao y Acevedo, 1974). Más adelante en la secuencia, el cierre parcial de estomas generaría valores extremos de Ψ que llevarían a la cavitación del xilema y muerte de ramillas. La muerte de ramillas, en conjunto con una constante defoliación, contribuiría a cumplir la estrategia de reducción de biomasa. Esta situación se agravaría frente a la inhabilidad de *P. tamarugo* para realizar movimientos pulvinares para evitar la radiación directa desencadenando todo en una falla hidráulica y secado completo del tamarugo.

Conclusión. Umbrales para la conservación.

¿Es posible identificar los niveles de profundidad freática asociados a cada paso de la secuencia de eventos fisiológicos? Los niveles umbrales presentados por Squella (2013), Ortiz (2010 y 2012) y Chávez (2013^a, 2013^b y 2014) pueden estar relacionados a distintos procesos fisiológicos en esta secuencia de respuesta al estrés hídrico.

El seguimiento de valores de NDVI para monitorear la defoliación, de Ortiz (2012), propone un umbral cuando los valores de NDVI tienden a cero y la actividad fotosintética del tamarugo es casi nula (10 m). El umbral de Squella (2013) tiene relación con un proceso análogo en la secuencia, la disminución en el crecimiento de ramillas y describe un nivel de agua subterránea al cual la tasa de crecimiento tiende a cero (11,7 m). Chávez (2014) propone un umbral de 20 m de PNF, frente al cual los árboles están expuestos a secarse y poseen las propiedades reflectivas de un árbol muerto, describiendo, adecuadamente, la última etapa de la secuencia previa a la muerte (20 m) (Figura 3).

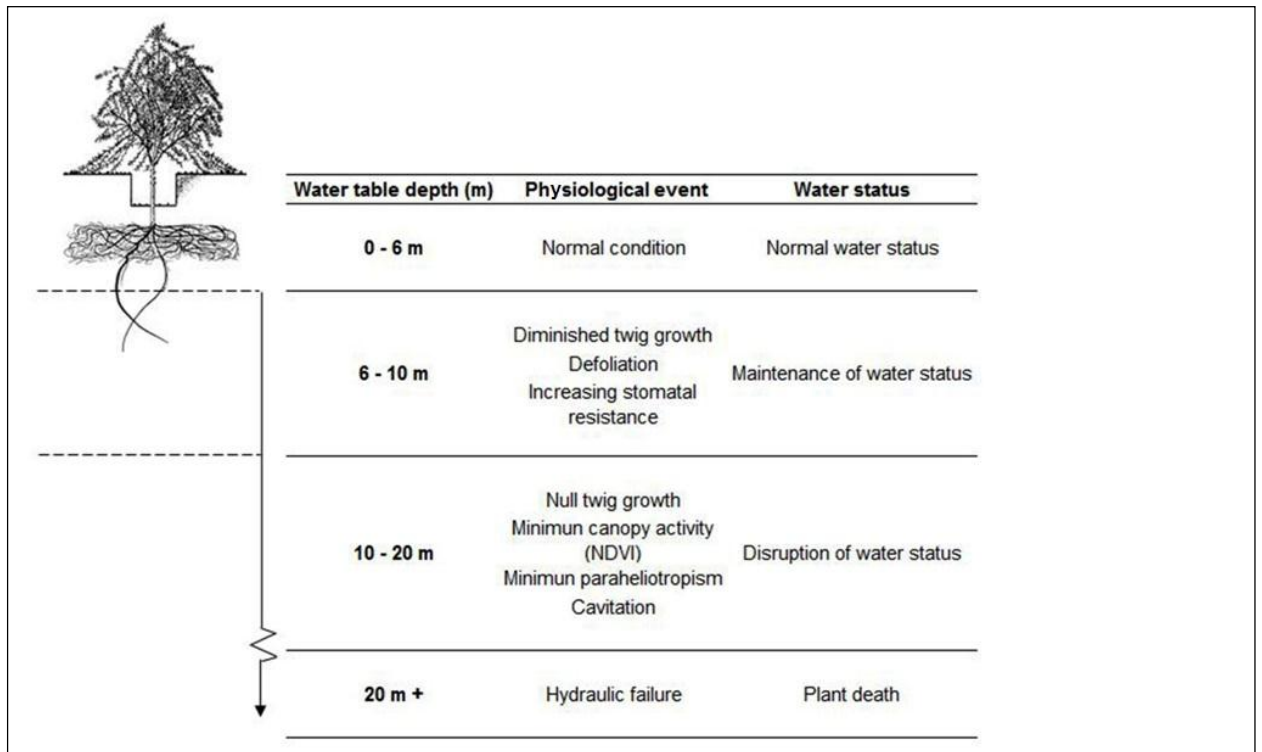


Figura 3. Eventos fisiológicos gatillados a varias profundidades de nivel freático en *P. tamarugo* Phil.

El Tamarugo mantiene su estado hídrico hasta una profundidad de aproximadamente 10 m al disminuir la demanda hídrica a través de la defoliación parcial y una disminución en el crecimiento. Más allá de esta profundidad los árboles comienzan a mostrar una disminución en el potencial hídrico de pre-alba. Una caída del nivel freático afecta negativamente el estado hídrico del tamarugo y gatilla la secuencia de respuesta fisiológica al estrés hídrico. El tamarugo enfrenta la sequía con un cierre estomático parcial. La senescencia temprana y una disminución en la tasa de crecimiento de ramillas son los primeros mecanismos de la secuencia, seguidos por muerte de ramillas producto de cavitación. Esta estrategia de reducción de biomasa contribuye a reducir la demanda hídrica. Dibujo de Tamarugo extraído de Sudzuki (1969) (Calderón et al., 2015).

Con respecto a la información recopilada, y con el objetivo de comprender de mejor manera el mecanismo de sobrevivencia y mortalidad de *P. tamarugo* Phil., las variables integradas probaron ser más asertivas y sensibles en relación a la PNF. El monitoreo ambiental del bosque de Tamarugo podría enfocar sus esfuerzos hacia perfeccionar e implementar metodologías que incluyan la medición de las variables presentadas que están relacionadas a las respuestas fisiológicas ubicadas en cada umbral de PNF.

Se han realizado esfuerzos por comprender de mejor manera porqué y cómo los tamarugos mueren debido al agotamiento de agua subterránea. Aunque la investigación reciente no sea enteramente concluyente, ayuda a la comprensión sobre la relación directa entre la PNF y las relaciones hídricas del Tamarugo, así como su conservación. El escenario actual es de sobre-explotación del recurso hídrico en la zona; por lo tanto, si los esfuerzos económicos están dirigidos hacia la conservación o restauración del hábitat de *P. tamarugo*, la extracción de agua subterránea es un elemento clave para un manejo efectivo. Alcanzar los umbrales presentados depende del adecuado manejo de las tasas de extracción de agua subterránea de empresas privadas y una adecuada fiscalización por parte de las autoridades; este es un tema especialmente sensible considerando el actual Código de Aguas Chileno y puede requerir esfuerzos políticos.

Bibliografía

- Acevedo E. and Pastenes, J. 1983. Distribución de *Prosopis tamarugo* Phil. En la Pampa del Tamarugal (Desierto de Atacama). *Terra Aridae*, 2: 317-335.
- Acevedo, E., Sotomayor, D. and Zenteno, V. 1985a. Parámetros hídricos de tejidos foliares de *Prosopis tamarugo* Phil. En: Mario Habit (Ed.) Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Acevedo, E., Sotomayor, D. and Zenteno, V. 1985b. Antecedentes de mecanismos de fijación de CO₂ en *Prosopis tamarugo* Phil. En: Mario Habit (Ed.) Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Acevedo, E., Sotomayor, D. and Zenteno, V. 1985c. Parámetros ambientales y comportamiento hídrico de *Prosopis tamarugo* Phil. en la localidad de Refresco (Pampa del Tamarugal) En: Mario Habit (Ed.) Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Acevedo, E., Ortiz, M., Franck, N. y Sanguinetti, P. 2007. Relaciones hídricas de *Prosopis tamarugo* Phil..Uso de isótopos estables. Universidad de Chile, serie Ciencias Agronómicas N°14.
- Aguirre, J. y Wrann, J. 1985. Especies del género *Prosopis* y su manejo en la Pampa del Tamarugal. En: Mario Habit (Ed.) Estado actual sobre el conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Álamos, S. y Peralta, F. 1982. Evolución de los niveles de agua subterránea, sector reforestado del Salar de Bellavista. Santiago, Chile: SACOR-CORFO. 42p.
- Aravena, R. y Acevedo, E. 1985. Estudio de la relación hídrica de *Prosopis tamarugo* Phil. mediante isótopos estables, oxígeno-18 y deuterio. (Study of the water relations of *Prosopis Tamarugo* Phil using stable isotopes, oxigen-18 and deuterium) En: Mario Habit (Ed.) Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Barbour, M. 2007. Stable oxygen isotope composition of plant tissue: a review. *Functional Plant Biology*, 27(7): 624-637.
- Bestelmeyer, B.T. 2006. Threshold concepts and their use in rangeland management and restoration: the good, the bad, and the insidious. *Restor. Ecol.* 14: 325–329.
- Calderon, G., Garrido, M. and Acevedo, E. 2015. *Prosopis tamarugo* Phil.: a native tree from the Atacama Desert groundwater table depth thresholds for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* , 88:18.

- Canadell, J., Jackson, R.B., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E. and Schulze, E.D. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecología*, 108: 583-595.
- Castillo, O. 1960. El agua subterránea en el norte de la Pampa del Tamarugal. Santiago, Instituto de Investigaciones Geológicas. Boletín N°5:5-73.
- Castillo, O. 1966. Profundidad, sentido de escurrimiento y calidad química de la superficies freática del agua subterránea del Salar de Pintados. Santiago, Corporación de Fomento de la Producción. 10p.
- Campillo, U.R. and Hojas, A. 1975. Hidrogeología de la Pampa del Tamarugal. Instituto de Investigación de Recursos Naturales. Santiago, Chile: Corporación de Fomento de la Producción. 61p.
- Chávez, R. O. 2014. Assessing water stress of desert vegetation using remote sensing: the case of the Tamarugo forest in the Atacama Desert (Northern Chile). PhD thesis Wageningen University for the degree of doctor in the year 2014: 174 p.
- Chávez, R. O., Clevers, J. G., Herold, M., Acevedo, E., and Ortiz, M. 2013b. Assessing Water Stress of Desert Tamarugo Trees Using in situ Data and Very High Spatial Resolution Remote Sensing. *Remote Sensing*, 5(10): 5064-5088.
- Chávez, R. O., Clevers, J. G., Herold, M., Ortiz, M., and Acevedo, E. 2013a. Modelling the spectral response of the desert tree *Prosopis tamarugo* to water stress. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 21: 53-65.
- CIDERH. 2013. *Recursos hídricos de la región de Tarapacá. Diagnóstico y sistematización de la información*. Universidad Arturo Prat, Iquique (Chile).
- Delatorre, J. 1996. Efecto de la temperatura y del déficit hídrico sobre la fotosíntesis de *Prosopis chilensis* (Mol) Stuntz y *Prosopis tamarugo* (Phil), Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Master Dissertation.
- Delatorre, J., Pinto, M. and Cardemil, L. 2008. Effects of water stress and high temperature on photosynthetic rates of two species of Prosopis. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 92:67-76
- DGA. 2006. Catastro de obras en cauces naturales y áreas de restricción. Volumen I. Santiago, Len & Asociados Ingenieros Consultores, Pontificia Universidad Católica de Chile DICTUC. Ministerio de Obras Públicas, Dirección General de Aguas: 92.
- DICTUC. 2006. Estudio hidrológico para actualización de la estimación de la recarga de los acuíferos de la Pampa del Tamarugal, Sur Viejo y Llamara. Santiago, Chile, Pontificia

Universidad Católica de Chile, Escuela de Ingeniería, Departamento de Ingeniería Hidráulica y Ambiental. SOQUIMICH.

Elmore, A. J., Manning, S. J., Mustard, J. F., and Craine, J. M. 2006. Decline in alkali meadow vegetation cover in California: the effects of groundwater extraction and drought. *Journal of Applied Ecology*, 43(4): 770-779.

Ezcurra, E. 2006. Global deserts outlook. San Diego, USA. UNEP/Earthprint: 154p.

Farquhar, G.D., O'Leary, M. and Berry, J. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9:121-137.

Fensholt, R., Rasmussen, K., Nielsen, T.T., & Mbow, C. 2009. Evaluation of earth observation based long term vegetation trends — Intercomparing NDVI time series trend analysis consistency of Sahel from AVHRR GIMMS, Terra MODIS and SPOT VGT data. *Remote Sensing of Environment*, 113: 1886-1898

Frelich, L. E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 266p.

Garrido, M., Silva, P. and Acevedo E. 2016. Water relations and foliar isotopic composition of *Prosopis tamarugo* Phil., an endemic tree of the atacama desert Growing at three levels of water table depth. *Frontiers Plant Science*, 7:375.

Groeneveld, D. P. 1992. Owens Valley, California, Plant Ecology: Effects from Export Groundwater Pumping and Measures to Conserve the Local Environment. White Mountain Research Station Symposium IV Proceedings: «The History of Water: Eastern Sierra, Owens Valley, White-Inyo Range», Los Angeles, California, University of California Regents.

Habit, M. (Ed.) 1985. Estado Actual del Conocimiento sobre *Prosopis tamarugo* Phil. Santiago, Chile: FAO. Oficina Regional para América Latina y El Caribe. 483p.

Hsiao,TC., Acevedo,E., Fereres, E. and Henderson DW. 1976. Water stress, growth, and osmotic adjustment. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, *Biological Sciences* 273: 479–500.

IREN (Instituto de Investigación de Recursos Naturales), Chile. 1976. Inventario de los recursos naturales de la Primera Región, Tarpacá. Convenio IREN-SERPLAC, Primera Región. Informe No 36, Vol. I. (Mimeografiado)

JICA-DGA-PCI. 1995. Study on the Development of Water Resources in northern Chile. Santiago, Chile: Gobierno de Chile.

Kahn, D. 1987. Physiological survey of Pakistan coast with special reference to pasture and forest development through biosalines technique. PhD Thesis, University of Karachi, Department of Botany. 543p

Karnieli, A., & Dall'Olmo, G. 2003. Remote-sensing monitoring of desertification, phenology, and droughts. *Management of Environmental Quality: An International Journal*, 14(1), 22-38.

Kramer P. and Boyer J., 1995. Water relations of plants and soil. Academic Press; San Diego.

Lehner, G., Delatorre, J., Lutz and C., Cardemil, L. 2001. Field studies on the photosynthesis of two desert Chilean plants: *Prosopis chilensis* and *Prosopis tamarugo*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 64: 36–44

León, M., 2002. ¿Hay ocurrencia de levantamiento hidráulico en los árboles nativos del secano costero del Norte Chico de Chile?. Seminario de Título para optar al título de Ingeniero Agrónomo y al grado académico de Licenciado de Agronomía. Departamento de Agronomía, Facultad de Ciencias, Universidad de la Serena, 141pp.

Liu, H., Williams, A.P., Allen, C.D., Guo, D., Wu, X., Anenkhonov, O.A., Liang, E., Qi, Z., Sandanov, D.V. and Korolyuk, A.Y. 2013. Rapid warming accelerates tree growth decline in semi-arid forests in Inner Asia. *Global Change Biology*, 19: 2500–2510.

Mandre, M. 2002. Stress concepts and plants. *Forestry Studies*, 36: 9–17.

Mandre, M., Kisitre, A. and Kostre, K. 2011. Environmental stress and forest ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 262:53-55.

McDowell, N. , Pockman, WT., Allen, CD., Breshears, DD., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A. and Williams, DG. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178: 719–739.

McDowell, NG., Beerling, DJ., Breshears, DD., Fisher, RA., Raffa, KF. and Stitt M. 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology & Evolution*, 26: 523–532.

McKay, C.P., Friedmann, E.I., Gómez-Silva, B., Cáceres-Villanueva, L., Andersen, D.T. y Landheim, R. 2003. Temperature and moisture conditions for life in the extreme arid región of the Atacama Desert: Four years of observation including El Niño of 1997-1998. *Astrobiology*, 3, 393-406.

Medina, C. and Cardemil, L. 1993. *Prosopis chilensis* is a plant highly tolerant to heat shock. *Plant Cell Environment*, 16:305-310.

Meloni, D.A., Gulotta, M.R., Martínez, C.A. and Oliva, M.A. 2004. The effect of salt on growth, nitrate reduction and proline and glycinebetaine accumulation in *Prosopis alba*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 16(1):39-46

Ministerio del medio ambiente, Gobierno de Chile. 2012. Clasificación de especies, fichas de proceso, *Prosopis tamarugo*. 6p.

Mitchell, P., O'Grady, A., Tissue, D., White, D., Ottenschlaeger, M. and Pinkard, E. 2013. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist*, 197(3): 862-872.

Mittler, R. 2006. Abiotic stress, the field environmental and stress combination. *Trends in Plant Science*, 11:15-19.

Mooney H., Gulmon S., Rudel P. and Ehleringer J.1980. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama Desert. *Oecologia* ,44: 177-180.

Mooney, H.A., Simpson, B.B., Solbrig and O.T. 1977. Phenology, morphology, physiology. In: Mesquite. Its biology in two desert ecosystems (B.B. Simpson, ed.), pp. 26-43.

Navarro-González, R., Rainey, F.A., Molina, P., Bagaley, D.R., Hollen, B.J., De La Rosa, J., Small, A.M., Quinn, R.C., Grunthaner, F.J., Cáceres, L., Gomez-Silva, B., & McKay, C.P. 2003. Mars-Like Soils in the Atacama Desert, Chile, and the Dry Limit of Microbial Life. *Science*, 302, 1018-1021

Nilsen, E.T. and Orcutt, D.M. 1996. The Physiology of Plants Under Stress: Abiotic Factors. John Wiley & Sons, New York, 689 pp

Ortiz, 2010. Nivel Freático en la Pampa del Tamarugal y crecimiento de *Prosopis tamarugo* Phil. Tesis doctoral programa de doctorado en ciencias silvoagropecuarias y veterinarias, Universidad de Chile, 92p.

Ortiz, M., Morales, L., Silva, P., and Acevedo, E. 2012. Estimación del nivel freático a partir del NDVI Landsat en La Pampa del Tamarugal (Chile). *Teledetección*, 37, 42-50.

Pallardy, S.G. 2008. Physiology of Woody Plants. Elsevier, Amsterdam/Boston/Heidelberg, 454 pp.

Pastenes, C., Porter, V., Baginsky, C., Norton, P. and González, J. 2004. Paraheliotropism can protect waterstressed bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants against photoinhibition. *Journal of Plant Physiology*, 161:1315-1323.

Peng, CH., Ma, ZH., Lei, XD., Zhu, Q., Chen, H., Wang, WF., Liu, SR., Li, WZ., Fang, XQ. and Zhou, XL. 2011. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 1: 467-471.

- Pliscoff, P. y Leubert, F. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Santiago, Chile: Editorial Universitaria. 316 pp.
- PRAMAR, 2007. Existencias y estado vital de Tamarugos y Algarrobos Blancos en la Pampa del Tamarugal y Salar de Llamara 58° Congreso de la Sociedad Agronómica de Chile, Arica, Chile, PRAMAR Ambiental Consultores.
- Ramoliya, P., Patel, H., Joshi, J. and Pandey, A. 2006. Effect of salinization of Soil on Growth and Nutrient Accumulation in Seedling of *Prosopis cineraria*. *Journal of Plant Nutrition*. 29(2):283-303.
- Reinoso, H., Sosa, L., Ramírez, L., and Luna, V. 2004. Salt-induced changes in the vegetative anatomy of *Prosopis strombulifera* (Leguminosae). *Canadian Journal of Botany*. 82(5):618-628.
- Raven, P.H., Evert, R.F. and Eichhorn, S.E. 2005. Biology of Plants. Freeman, New York, NY.
- Rice, K.J., Matzner, S.L., Byer, W. and Brown, J.R. 2004. Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia*, 139:190–198.
- Riedemann, P., Aldunate, G. y Teillier, S. 2006. Flora nativa de valor ornamental. Chile, Zona Norte. Identificación y propagación. Santiago, Chile: Productora Gráfica Andros Ltda
- Rodríguez, J. G., & Cardemil, L. (1994). Cell wall proteins in seedling cotyledons of *Prosopis chilensis*. *Phytochemistry*, 35(2), 281-286.
- Rodríguez, J.G. and Cardemil, L. 1995. Tissue specific expression of cell wall proteins of seedlings of *Prosopis chilensis* during development and wound stress. *Physiologia Plantarum*, 93: 457–463.
- Rojas, R. and Dassargues, A. 2007. Groundwater flow modelling of the regional aquifer of the Pampa del Tamarugal, northern Chile. *Hydrogeology Journal* ,15: 537–551.
- Rood, S. B., Braatne, J. H., & Hughes, F. M. R. 2003. Ecophysiology of riparian cottonwoods: stream flow dependency, water relations and restoration. *Tree Physiology* 23: 1113-1124.
- Ryan, M.G., Phillips, N. and Bond, B.J. 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell & Environment* 29: 367–381.
- Santibañez, F., Luzio, W., Verw, W., Etienne, M. y Lailhacar, S. 1982. Análisis de los Ecosistemas de la I Región. Santiago, Chile: CORFO. 195p.

Scott, M., Shafroth, P. and Auble, G. 1999. Response of riparian cottonwoods to alluvial water table declines. *Environmental Management*, 23(3): 347-358.

Sperry JS. 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 104: 13-23.

Squella. C. 2013. Respuestas de Tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.) a un estado hídrico decreciente en el Salar de Llamara. Msc these Universidad de Chile for the degree on Master in the year 2013: 94pp.

Suding, K., Gross, K. and Houseman, G. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 193: 46-53

Suding, K. N., & Hobbs, R. J. (2009). Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in ecology & evolution*, 24(5), 271-279.

Sudzuki, F. 1969. Absorción foliar de humedad atmosférica en tamarugo, *Prosopis tamarugo* Phil. Universidad de Chile, Facultad de Agronomía, Boletín Técnico 30, 1-23.

Sudzuki, F. 1985. Utilización de humedad ambiental por *Prosopis tamarugo* Phil. En: Estado actual sobre el conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.

Thomas, P.A. and Packham, J.R., 2007. Ecology of Woodlands and Forests. Description, Dynamics And Diversity. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 528 pp.

Williams, A.P., Allen, C.D., Macalady, A.K., Griffin, D., Woodhouse, C.A., Meko, D.M., Swetnam, T.W., Rauscher, S.A., Seager, R., Grissino-Mayer, H.D. 2013. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, 3: 292-297.

Wilson, 2000. Apical control of branch growth and angle in Woody plants. *Journal of Botany*, 87(5): 601-607