

**Centro de Investigación Científica y de Educación  
Superior de Ensenada, Baja California**



---

**Maestría en Ciencias  
Ciencias de la Vida con orientación en  
Biología Ambiental**

---

**Contraste de perspectivas remotas y cercanas de la  
productividad primaria de matorral cerrado**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
Maestra en Ciencias

Presenta:

**Teresa María Ibarra Montes**

Ensenada, Baja California, México

2018

Tesis defendida por

**Teresa María Ibarra Montes**

y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dr. Stephen Holmes Bullock Runquist**

Director de tesis

Miembros del comité

**Dr. Rodrigo Méndez Alonzo**

**Dra. Olga Sarychikhina**



---

**Dra. Clara Elizabeth Galindo Sánchez**

Coordinador del Posgrado en Ciencias de la Vida

---

**Dra. Rufina Hernández Martínez**

Directora de Estudios de Posgrado

*Teresa María Ibarra Montes © 2018*

*Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.*

Resumen de la tesis que presenta **Teresa María Ibarra Montes** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental.

### **Contraste de perspectivas remotas y cercanas de la productividad primaria de matorral cerrado**

Resumen aprobado por:

---

**Dr. Stephen Holmes Bullock Runquist**

Director de tesis

La Productividad Primaria Neta y Gruesa (GPP y NPP) son fundamentales en las dinámicas de los ecosistemas naturales y cultivados, debido a que la productividad primaria es la fuente principal de biomasa y energía metabólica para la vida en la tierra, así como una gran influencia en la química atmosférica y el balance global de calor. La productividad no puede ser medida directamente, así que su estimación se realiza por medio de modelos. Para áreas grandes, los modelos combinan percepción remota, clima y parámetros biológicos estandarizados aplicados a píxeles moderadamente pequeños. Los productos de los modelos de MOD17A2/A3 (MODIS) son ampliamente usados para los ecosistemas terrestres, pero “sacrifican” la complejidad biológica para tener un alcance global. Dada la importancia científica y social de estos productos, esta tesis tiene como objetivo verificar las bases biológicas de los modelos de MODIS con mediciones morfológicas y funcionales en campo, incluyendo modelos de Covarianza de vórtices (EC) y de índices fenológicos-ambientales (GSI). Los sitios de estudio se encuentran en matorrales cerrados semiáridos, con clima de invierno-húmedo verano-seco. El área foliar específica varió significativamente entre especies y la media ponderado por la cobertura relativa de las especies fue sólo del 61% del modelo estándar de MODIS. La eficiencia de uso de luz máxima estimada para 20 especies fue 164% del estándar del modelo de MODIS. El índice de área foliar del satélite y el que fue cuantificado en campo estuvieron correlacionadas ( $r=0.65$ ), pero no cercanos en valores, mientras la correlación de  $GPP_{MODIS}$  y  $GPP_{GSI}$  disminuyó en un año seco.  $NPP_{MODIS}$  anual estuvo linealmente relacionada con  $NEE_{EC}$  ( $r=0.83$ ) para seis años, aunque con un bajo valor de significancia que implica diferencias entre EC con GSI.  $NPP_{MODIS}$  tuvo un patrón espacial y temporal coherente: por alrededor de siete años su media disminuyó conforme aumentaba la elevación ( $r=0.72$ ), y el promedio de la cuenca varió conforme a la precipitación anual ( $r=0.94$ ). El alto valor del modelo espacialmente continuo de MOD17A2/A3 implica que deben considerarse siempre sus debilidades intrínsecas, tales como la inadecuada regionalización de parámetros biológicos o aparentes fallas en estimar la luz absorbida, para la correcta predicción de la GPP y NPP.

**Palabras clave:** Productividad primaria, diversidad funcional, flujos de carbono, covarianza de vórtices, matorral esclerófilo, clima mediterráneo semiárido, Baja California

Abstract of the thesis presented **by Teresa María Ibarra Montes** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Sciences with orientation in Environmental Biology

### **Contrast of remote and close perspectives of primary productivity of closed shrubland**

Abstract approved by:

---

**Dr. Stephen Holmes Bullock Runquist**

Thesis Director

Gross and Net Primary Productivity (GPP, NPP) are fundamental parameters in the dynamics of natural and agricultural ecosystems, because primary productivity is the main source of biomass and metabolic energy for life on earth as well as being influential in atmospheric chemistry and global heat balance. NPP and GPP cannot be measured directly so modeling contributes to their estimation. For broader areas, models combine remote sensing, weather and standardized biological parameters applied to moderately small pixels. Products of the MOD17A2/A3 ("MODIS") models are widely used for terrestrial ecosystems, but they sacrifice biological complexity for global scope. Given the scientific and social importance of these products, this thesis aimed at verifying some results and biological parameters with morphological and functional field data, and compare GPP and NPP between satellite-dependent and field methods (eddy covariance [EC] and a phenological-environmental model [GSI]) in closed shrublands in a semi-arid, winter-moist summer-dry climate. Actual specific leaf area differed significantly among species and the mean, weighted by the species' relative covers, was only 61% of the model standard. Maximum light use efficiency estimated from 20 species was 164% of the model standard. Leaf area index from satellite and ground measures were correlated ( $r = 0.65$ ) but the former was about 2x to 5x the latter.  $GPP_{MODIS}$  was correlated with  $GPP_{EC}$  ( $r = 0.82$ ) but with a seasonal anomaly, while the correlation of  $GPP_{MODIS}$  and  $GPP_{GSI}$  collapsed in a dry year. Annual  $NPP_{MODIS}$  was linearly related to  $NEE_{EC}$  ( $r = 0.83$ ) over 6 years although with inherent weaknesses, different from those of EC and GSI.  $NPP_{MODIS}$  had coherent spatial and temporal patterns: over 7 years its mean decreased toward higher elevations ( $r = 0.72$ ), and its watershed average varied with annual precipitation ( $r = 0.94$ ). The high value of the spatially-continuous MOD17A2/A3 does not obviate inherent weaknesses, such as not inadequate regionalization of biological parameters, or apparent failures in estimating light absorption.

**Key words** Primary productivity models, plant functional traits, carbon flux, Eddy Covariance, remote sensing, shrubland, semi-arid Mediterranean climate, Baja California

## Dedicatoria

A mis padres

Por ser mí ejemplo a seguir.

## Agradecimientos

Primero que nada me gustaría agradecer a CONACyT por brindarme el apoyo económico para realizar mis estudios de posgrado, y a CICESE por darme la oportunidad de hacer la maestría en el área que más me apasiona, el conocimiento adquirido y las excelentes instalaciones para llevar a cabo este proyecto. Al Posgrado en Ciencias de la Vida, en particular al Departamento de Biología de la Conservación, por ser mi hogar durante estos dos años en el cual aprendí muchas cosas e hice grandes amigos.

A mi director, Dr. Stephen Bullock, por aceptarme como su alumna, pero sobre todo por todas las horas de enseñanza, paciencia, risas y atenciones. Gracias por todo.

A mi comité de tesis: Dr. Rodrigo Méndez y Dra. Olga Sarychikhina por sus atenciones, su ayuda, disponibilidad y crítica constructiva en los avances.

Al Oc. Eulogio López “Elo”, por toda su ayuda en campo y capacitaciones de laboratorio, pero sobre todo por esta amistad que espero que perdure para siempre, y al Biol. Mario Salazar por toda su ayuda y paciencia en laboratorio.

Al Dr. Alejandro Cueva por su disponibilidad para explicarme y enseñarme en mis inicios y por brindarme los datos necesarios para realizar parte de esta tesis. Al Dr. Alejandro Hinojosa y al técnico Sergio Arregui por su ayuda en el procesamiento de imágenes. A Natalia Badan, por brindarnos el permiso para trabajar en su rancho, Rancho El Mogor.

A mis compañeros del laboratorio de Plantas y Ecosistemas Terrestres, Samantha, Ramiro y Anaid, por ayudarme en mis experimentos, acompañarme en campo y brindarme su amistad. Así como a todos mis compañeros del Departamento, por escuchar mi trabajo y cuestionarlo en los seminarios, especialmente a Khutzy, Rocío Oso y Ramiro por escucharme y ayudarme cada vez que lo necesitaba.

A los amigos que hicieron que estos dos años pasaran volando: Mitzu, Enrique, Daniel, Arturo, Brenda y Caro, siempre los llevaré conmigo.

A mis amigas Aileen, Karina, Analucía y Andrea, por estar ahí en todo momento.

A mis tíos y primos por mandarme ánimos cuando más lo necesitaba.

A mis padres, hermana, cuñado y mi bebé por ser mi apoyo incondicional y la base que me sostiene, los amo.

Y por último, pero no menos importante, a mis abuelos. Todo lo que soy y todo lo que tengo es gracias a ellos, me dieron la mejor familia que pude desear y el amor más grande que existe.

## Tabla de contenido

|                         | Página |
|-------------------------|--------|
| Resumen en español..... | ii     |
| Resumen en inglés.....  | iii    |
| Dedicatoria.....        | iv     |
| Agradecimientos.....    | v      |
| Lista de figuras.....   | viii   |
| Lista de tablas.....    | ix     |

### Capítulo 1. Introducción

|                                                                 |    |
|-----------------------------------------------------------------|----|
| Introducción.....                                               | 1  |
| 1.1 Antecedentes                                                |    |
| 1.1.1 Modelando la Productividad Primaria .....                 | 3  |
| 1.1.2 Modelos de MODIS – MOD17.....                             | 4  |
| 1.1.2.1 MOD17A2.....                                            | 5  |
| 1.1.2.2 MOD17A3.....                                            | 7  |
| 1.1.3 Covarianza de Vórtices.....                               | 8  |
| 1.1.4 Modelo empírico de GPP.....                               | 10 |
| 1.1.5 Productividad en un ecosistema de clima Mediterráneo..... | 11 |
| 1.2 Justificación.....                                          | 11 |
| 1.3 Hipótesis .....                                             | 12 |
| 1.4 Objetivos                                                   |    |
| 1.4.1 Objetivo general.....                                     | 12 |
| 1.4.2 Objetivos específicos.....                                | 13 |

### Capítulo 2. Metodología

|                                                            |    |
|------------------------------------------------------------|----|
| 2.1 Área de Estudio.....                                   | 14 |
| 2.2 Variables                                              |    |
| 2.2.1 Climatología y meteorología.....                     | 16 |
| 2.2.2 Terreno.....                                         | 16 |
| 2.2.3 Composición y estructura de la vegetación.....       | 17 |
| 2.2.4 Rasgos morfológicos, fisiológicos y fenológicos..... | 17 |
| 2.2.5 Productividad Primaria Gruesa.....                   | 18 |
| 2.2.6 Productividad Primaria Neta.....                     | 20 |

|                                                             |    |
|-------------------------------------------------------------|----|
| 2.3 Análisis estadísticos.....                              | 21 |
| <b>Capítulo 3. Resultados</b>                               |    |
| 3.1 Composición y estructura del matorral nivel cuenca..... | 22 |
| 3.2 Variación entre forma y función de las especies         |    |
| 3.2.1 SLA.....                                              | 24 |
| 3.2.2 LDMC.....                                             | 27 |
| 3.2.3 LUE.....                                              | 28 |
| 3.3 Índice de Área Foliar (LAI).....                        | 30 |
| 3.4 Índice de Verdor (Ig).....                              | 31 |
| 3.5 Productividad Primaria Gruesa.....                      | 35 |
| 3.6 Productividad Primaria Neta.....                        | 37 |
| <b>Capítulo 4. Discusión</b>                                |    |
| 4.1 Composición y estructura de la vegetación.....          | 40 |
| 4.2 Variación entre forma y función de las especies         |    |
| 4.2.1 SLA.....                                              | 41 |
| 4.2.2 LUE.....                                              | 42 |
| 4.3 LAI .....                                               | 44 |
| 4.4 Índice de verdor.....                                   | 44 |
| 4.5 Productividad Primaria Gruesa.....                      | 46 |
| 4.6 Productividad Primaria Neta.....                        | 47 |
| 4.7 Resumen.....                                            | 49 |
| <b>Capítulo 5. Conclusiones.....</b>                        | 50 |
| <b>Literatura citada.....</b>                               | 51 |
| <b>Anexos.....</b>                                          | 58 |

## Lista de figuras

|    |                                                                                                      |    |
|----|------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1  | Clasificación de cobertura del suelo de MOD12Q1.....                                                 | 5  |
| 2  | Propiedades bióticas asignadas (BPLUT).....                                                          | 6  |
| 3  | Diagrama de flujo del algoritmo de MOD17A2 para estimar GPP .....                                    | 6  |
| 4  | Funciones “rampa”.....                                                                               | 7  |
| 5  | Diagrama de flujo del algoritmo MOD17A3 para estimar NPP anual.....                                  | 8  |
| 6  | Área de estudio.....                                                                                 | 14 |
| 7  | Vistas del matorral de El Mogor.....                                                                 | 15 |
| 8  | Ejemplo del tamaño de pixel de MODIS.....                                                            | 20 |
| 9  | Cobertura total relativa y frecuencia por especie en los 67 sitios de la Cuenca de Todos Santos..... | 22 |
| 10 | Relación entre cobertura relativa total por especie y su frecuencia de aparición.....                | 23 |
| 11 | Curva de acumulación de especies.....                                                                | 23 |
| 12 | Comparación de SLA entre muestreos de 2017 y 2018 y base de datos de TRY.....                        | 25 |
| 13 | Comparación de SLA promedio y desviación estándar por año.....                                       | 26 |
| 14 | Distribución de frecuencias de SLA y la suma del porcentaje de la cobertura relativa.....            | 27 |
| 15 | LDMC para los muestreos de 2017 y 2018, así como datos de la base de TRY.....                        | 28 |
| 16 | Asimilación de carbono en respuesta a la intensidad de la luz para dos especies de El Mogor.....     | 30 |
| 17 | Comparación del índice de área foliar estimado por MODIS con la medición en campo                    | 31 |
| 18 | Series de tiempo de $I_g$ y $GPP_{MODIS}$ en las tres áreas de El Mogor.....                         | 33 |
| 19 | Correlación del índice de verdor de las cámaras de campo con $GPP_{MODIS}$ .....                     | 34 |
| 20 | Índice de verdor diario por especie para los años 2017-2018.....                                     | 34 |
| 21 | Comparación de $GPP_{MODIS}$ con $GPP_{GSI}$ .....                                                   | 35 |
| 22 | Comparación de $GPP_{MODIS}$ de El Mogor y la Cuenca de Todos Santos.....                            | 36 |
| 23 | Correlación de $NPP_{MODIS}$ con $NEE_{EC}$ para el sitio PM en El Mogor.....                        | 37 |

|    |                                                                                                    |    |
|----|----------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 24 | Distribución de valores de $NPP_{MODIS}$ de 67 sitios en la Cuenca de Todos Santos, 2008-2014..... | 38 |
| 25 | Correlación entre elevación y el promedio de $NPP_{MODIS}$ .....                                   | 38 |
| 26 | Comparación de $NPP_{MODIS}$ con la precipitación anual.....                                       | 39 |
| 27 | Regresión del promedio de NPP y precipitación para toda la cuenca.....                             | 39 |

## Lista de tablas

| Tabla |                                                                                                  | Página |
|-------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| 1     | Análisis de diversidad beta global.....                                                          | 24     |
| 2     | Estaciones meteorológicas.....                                                                   | 58     |
| 3     | Información de los sitios extensivos de la Cuenca de Todos Santos.....                           | 59     |
| 4     | Información de las especies que se tomaron del estudio de González-Botello & Bullock (2012)..... | 61     |
| 5     | Información de caracteres funcionales estimados en este estudio.....                             | 62     |
| 6     | Lista de claves y nombres.....                                                                   | 64     |

## Capítulo 1. Introducción

---

La Productividad Primaria (PP) es la fuente de todo el alimento disponible para el desarrollo de los organismos heterótrofos, además de que juega un papel importante en la química de la atmósfera, afectando la física de la misma. Ésta ha sido tema de investigación por décadas, con una evolución metodológica notable (Lieth, 1975; Whittaker & Marks, 1975; Jacobson *et al.*, 1981; Running *et al.*, 2004; Burba, 2013; Smart *et al.*, 2016; Cueva *et al.*, 2017). Estimaciones continuas en el espacio y frecuentes en el tiempo ya son más apremiantes por el interés en mitigar el cambio climático, predecir la pérdida de productividad agropecuaria y monitorear riesgos en ecosistemas agrestes. Con ese propósito, los modelos de alcance global basados en la combinación de observaciones satelitales, redes meteorológicas terrestres y modelos biológicos simplificados, han tomado mucha importancia. Sin embargo, la diversidad funcional dentro de algunos ecosistemas (Stewart & Webber, 1981; Cardinale *et al.*, 2007; Flombaum & Sala, 2008) y las diferencias físicas y biológicas entre regiones con la misma clasificación en los modelos (Poulter *et al.*, 2011) provocan cuestionamiento sobre la credibilidad de estos, un punto clave considerando su amplia aplicación (Brouwers & Coops, 2016; Xia *et al.*, 2015; Peng *et al.*, 2016).

Para la estimación del producto de la fotosíntesis (Productividad Primaria Gruesa o GPP) y la Productividad Neta (NPP, que resulta de la deducción de los costos metabólicos de todos los organismos a GPP) con apoyo de observaciones satelitales, existen los modelos globales MOD17A2H y MOD17A3H (Running & Zhao, 2015), que trabajan con insumos terrestres y satelitales del Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS), un sensor que se encuentra en el satélite Terra de la Administración Nacional de Aeronáutica y el Espacio (NASA, Estados Unidos de América). Los componentes biológicos del algoritmo incluyen una clasificación de la superficie terrestre con vegetación en 11 "tipos de cobertura" (Friedl *et al.*, 2010; Running & Zhao, 2015). Correspondientes a estos tipos de cobertura hay una tabla de parámetros fisiológicos (incluyendo la eficiencia cuántica de la fotosíntesis) y de la asignación de recursos, cada uno con un solo valor para cada tipo de ecosistema. Los modelos utilizan el concepto derivado de Monteith (1972) en donde GPP es una función de la radiación fotosintéticamente activa absorbida (APAR) por las plantas y la eficiencia de conversión de esa energía. Los mismos parámetros de MOD17A se pueden comparar con mediciones terrestres (Zhao *et al.*, 2005; Gokhale & Weber, 2010), aunque se ha dirigido más esfuerzo a comparaciones de la GPP y NPP modeladas con los resultados de las complejas técnicas de covarianza de vórtices (EC; Turner *et al.*, 2005, 2006; Gokhale & Weber, 2010; Burba, 2013; Sjöström *et al.*, 2013). Por otro lado, van surgiendo alternativas sencillas y económicas para reemplazar EC en la estimación de GPP (Migliavacca *et al.*, 2011; Cueva *et al.*, 2017) e incluso el Intercambio Neto del

Ecosistema (NEE; Kurc & Benton, 2010), aunque se calibran con la misma EC. Hay que enfatizar que GPP no resulta directamente de EC, sino que también requiere de un modelo de la respiración del ecosistema (Reichstein *et al.*, 2005), el cual enfrenta inconsistencias fuertes (Barba *et al.*, 2018).

El mapeo frecuente y continuo en el espacio de la productividad primaria es de enorme utilidad, de tal forma que evaluar sus bases y comparar sus productos con otros es importante para validar su uso. En el presente estudio se realizaron comparaciones de la productividad primaria gruesa y neta entre MOD17A, EC y un modelo fenológico-ambiental (GSI) así como entre valores de algunos parámetros biológicos fundamentales de los modelos y plantas in situ, para el tipo de cobertura de "matorral cerrado" en Baja California, México. Las preguntas de investigación fueron las siguientes. ¿Cuáles son las formas, utilidades predictivas y valores de parámetros de las relaciones de 1) NPP (MOD17A3) con NEE estimado por un sistema de covarianza de vórtices, 2) GPP (MOD17A2) con GPP estimado por un modelo de estimación terrestre, con variables espectrales y meteorológicas 3) ¿Cuánta es la heterogeneidad de GPP (GSI) entre sitios cercanos que difieren en orientación? 4) ¿Cuánto es la diferencia de GPP (GSI) estimada entre especies dentro de esos sitios? 5) ¿Cuánta variación a nivel cuenca hay en GPP y NPP (MOD17A)? 6) ¿Cuánto es la heterogeneidad entre especies de matorral cerrado en área específica de las hojas y cómo compara su promedio con el valor utilizado por MOD17A? 7) ¿Cuánto es la heterogeneidad entre especies de matorral cerrado en eficiencia del uso de la luz y cómo compara su promedio con el valor utilizado por MOD17A?

## 1.1 Antecedentes

La fotosíntesis es el proceso por el cual la energía lumínica es usada para reducir  $\text{CO}_2$  y sintetizar compuestos orgánicos (Lambers *et al.*, 2008). La tasa a la cual esto ocurre es importante debido a que la productividad vegetal es la fuente de casi toda comida, combustible, fibras, entre otras cosas disponibles para uso y desarrollo de los organismos autótrofos y heterótrofos, incluyendo a humanos, por lo que define la habitabilidad del planeta (Chapin *et al.*, 2002).

Cuando la fotosíntesis se escala a nivel ecosistema se le llama GPP ( $\text{g C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ ). Esta varía diaria, estacional y espacialmente en respuesta a los cambios de luz, temperatura, suministros de nitrógeno y agua, así como la fenología y aclimatación de las plantas en función de sus adaptaciones. No obstante, también se ha propuesto que la GPP está determinada por el área de la hoja, la longitud del tiempo que

esta área está fotosintéticamente activa, la luz y el agua (Chapin *et al.*, 2002; Yuan *et al.*, 2014), lo que implica que la eficiencia de uso de la luz (LUE) no varíe en el tiempo, entre hojas o entre especies. La cuestión se complica por diferencias notorias en las técnicas de medición que afectan las variables precisas a tratar, es claro que la eficiencia alcanzable puede disminuir, por ejemplo con la edad de una hoja o por efectos de estrés, pero el uso de un parámetro de la vegetación constante puede reducir una incertidumbre generada por una mala clasificación, ya que simplifica su uso (Yuan *et al.*, 2014).

Por otro lado, la NPP es la tasa de ganancia de carbono de las estructuras o almacenes de la vegetación, es decir, es el balance entre la tasa de captura (GPP) y la tasa de liberación del carbono por la respiración mitocondrial ( $R_A$ ) de la vegetación:

$$NPP = GPP - R_A \text{ (g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}) \quad (1)$$

La NPP se mide usualmente por el intervalo de un año para cubrir los ciclos básicos de fotosíntesis, respiración, crecimiento, reproducción y defensa. Esto no se limita a la celulosa y lignina formada sino que incluye los compuestos orgánicos solubles que son difundidos y secretados por las raíces hacia el suelo (exudados), el carbono transferido a los microbios que están asociados a las raíces y las emisiones volátiles que se pierden de las hojas a la atmósfera (Chapin *et al.*, 2002).

### 1.1.1. Modelando la Productividad Primaria

Cada componente de la asignación de biomasa o uso de energía es difícil de medir por impalpable, inaccesible, efímero o variante y mucho más difícil si tratamos de abarcar a varias especies. Entonces es entendible que GPP sea más atractivo para estudiar que NPP o en su caso que los métodos indirectos estén preferidos para NPP. No obstante a estos retos, hoy en día se tiende a buscar escalar y ligar nuestras observaciones locales a nivel global por la trascendencia de problemas transnacionales y globales, utilizando modelos globales de ecosistemas terrestres. Se intenta estimar la productividad terrestre, con alcance global y resolución de 1 km, por una combinación de principios físicos y fisiológicos del desarrollo, sensoria remota (que permite ver efectos del tiempo muy recientes) y generalización extensa de datos terrestres sobre el ciclo del carbono (Cramer *et al.*, 1999; Running *et al.*, 2004).

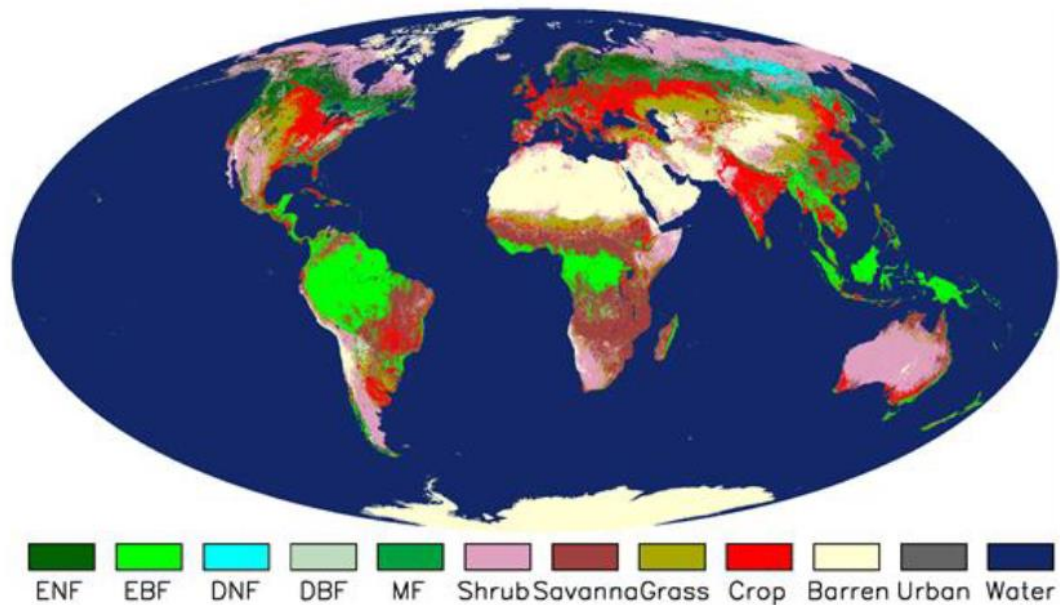
Los primeros modelos suponían que si bien el intercambio de carbono era controlado primeramente por radiación solar, los factores climáticos próximos que gobernaban la conversión de CO<sub>2</sub> en materia seca eran la temperatura y la precipitación. En un modelo temprano de alcance global, Lieth (1975) hizo una regresión empírica de NPP con temperatura y precipitación y no tomaba en cuenta la radiación solar. Los datos de productividad para entonces se basaban en cosecha y alometría, mientras los datos del ambiente eran factores climáticos de largo plazo (Cramer *et al.*, 1999). Al mismo tiempo se desarrolló un modelo dependiente de la eficiencia ( $\epsilon$ ) de uso de la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR) (Monteith, 1972), referente a tiempos más cortos y dirigido a GPP.

Se han ido desarrollando más modelos de alcance global, con alta dependencia en percepción espectral por instrumentos satelitales. Estos modelos toman en cuenta procesos ecofisiológicos y biofísicos para estimar GPP y NPP con atención a variaciones en el tiempo y respuestas de la vegetación a plazo de minutos a días, o hasta un año para NPP, ejemplos de ellos son BIOME3, BIOME-BGC, FBM 2.2, MODIS, SDBM, entre muchos otros (Cramer *et al.*, 1999; Heinsch *et al.*, 2003). Estos modelos no se derivan ni se calibran con estudios terrestres pero hay intentos de verificar o comparar los resultados satelitales con estimaciones por cosecha y por modelos micro-meteorológicos del balance local (hectáreas) entre la asimilación y la emisión de CO<sub>2</sub> (Turner *et al.*, 2005).

### 1.1.2. Modelos de MODIS - MOD17

MOD17A2 y MOD17A3 estiman la GPP y NPP respectivamente, designados por los sensores MODIS, ambos con resolución espacial de 1 km. Utilizan una variedad de insumos para el estado del tiempo y de la vegetación además de parámetros bióticos especificados para los once biomas o ecosistemas terrestres que reconoce (Fig. 1; Running & Zhao, 2015), escogidos con base en revisiones de la literatura (Running & Hunt, 1993; White *et al.*, 2000; Zhao *et al.*, 2005). Se hace énfasis en esta estructura ya que MODIS reduce toda la diversidad de plantas terrestres a sólo 11 perfiles funcionales de planta, geográficamente exclusivos. Esta clasificación se ha plasmado en la Tabla de Consulta de Propiedades de Biomas (BPLUT), que es una base de datos que contiene parámetros específicos de LUE, área foliar específica (SLA) y coeficientes de respiración, entre otros, para estos tipos de vegetación (Fig. 2). En contraste, algunos modelos más mecanistas y observacionales de mediano a largo plazo demuestran el papel significativo o

determinante que juega la diversidad funcional en la productividad (Botkin *et al.*, 1972; Jacobson *et al.*, 1981, Cardinale *et al.*, 2007).



**Figura 1. Clasificación de cobertura del suelo de MOD12Q1;** ENF-bosque de coníferas perennifolio, EBF- bosque o selva perennifolio de hoja ancha, DNF-bosque decíduo de coníferas, DBF- bosque o selva caducifolio de hoja ancha, MF-bosque Mixto, Shrub-matorral, Savanna-sabana, Grass-pastizal, Crop- cultivo. La misma publicación (Running & Zhao, 2015) presenta la BPLUT con dos tipos de sabana y dos de matorral.

#### 1.1.2.1. MOD17A2

El modelo MOD17A2 (Fig. 3) realiza un cálculo diario referido a la Productividad Primaria Gruesa o básicamente el producto de la fotosíntesis a nivel parcela. Se obtiene un estimado diario de la Fracción Absorbida de la Radiación Fotosintéticamente Activa (FPAR) por percepción remota, así como estimados diarios de Radiación Fotosintéticamente Activa Incidente (IPAR) de la meteorología terrestre (de GMAO/NASA). Estos dos valores son multiplicados para producir un valor diario de Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida (APAR) para cada pixel (Running & Zhao, 2015).

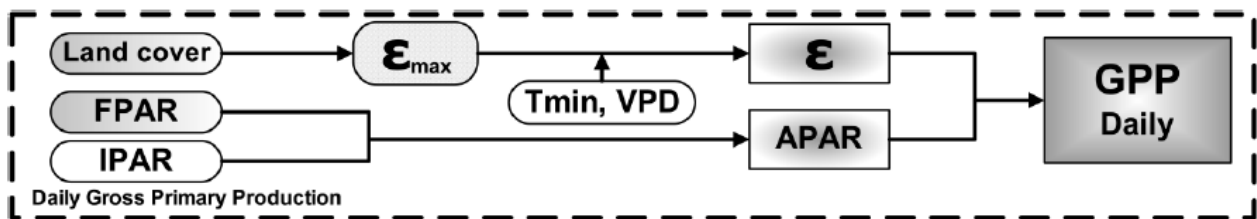
Para obtener el valor de  $\epsilon$  efectivo, se multiplican los valores de  $\epsilon_{\max}$  (máxima eficiencia cuántica de la fotosíntesis por perfil de la planta, de BPLUT) por la temperatura mínima y el déficit de presión de vapor ( $T_{\min}$  y VPD) convertidos en factores escalares (0 a 1) por funciones “rampa” (Fig. 4). Por último, se

obtiene un valor para GPP diaria a través de la fórmula 2 (Heinsch *et al.*, 2003; Running & Zhao, 2015) y posteriormente se hacen promedios de 8 días para GPP como producto disponible.

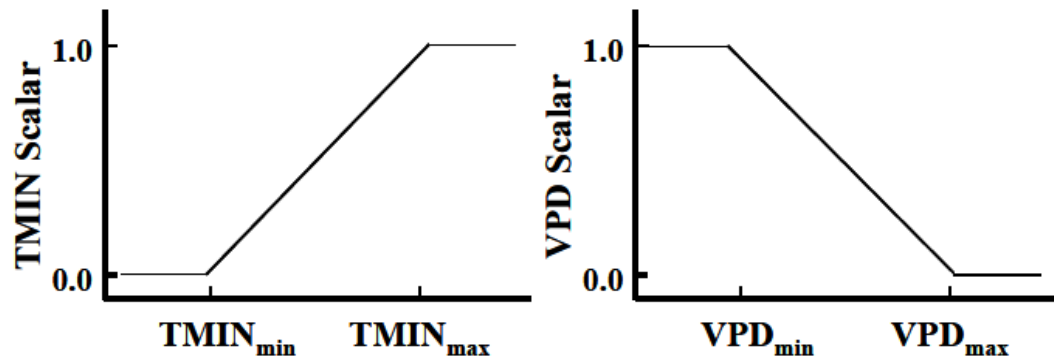
$$\text{GPP} = \epsilon * \text{APAR} \quad (2)$$

|                                      | EBF      | DBF      | CShrub   | OShrub   | WSavanna |
|--------------------------------------|----------|----------|----------|----------|----------|
| LUEmax<br>(KgC/m <sup>2</sup> /d/MJ) | 0.001268 | 0.001165 | 0.001281 | 0.000841 | 0.001239 |
| Tmin_min (C)                         | -8.00    | -6.00    | -8.00    | -8.00    | -8.00    |
| Tmin_max (C)                         | 9.09     | 9.94     | 8.61     | 8.80     | 11.39    |
| VPD_min (Pa)                         | 800.0    | 650.0    | 650.0    | 650.0    | 650.0    |
| VPD_max (Pa)                         | 3100.0   | 1650.0   | 4700.0   | 4800.0   | 3200.0   |
| SLA (LAI/KgC)                        | 25.9     | 21.8     | 9.0      | 11.5     | 27.4     |
| Q <sub>10</sub> *                    | 2.0      | 2.0      | 2.0      | 2.0      | 2.0      |
| froot_leaf_ratio                     | 1.1      | 1.1      | 1.0      | 1.3      | 1.8      |
| livewood_leaf_ratio                  | 0.162    | 0.203    | 0.079    | 0.040    | 0.091    |
| leaf_mr_base                         | 0.00604  | 0.00778  | 0.00869  | 0.00519  | 0.00869  |
| froot_mr_base                        | 0.00519  | 0.00519  | 0.00519  | 0.00519  | 0.00519  |
| livewood_mr_base                     | 0.00397  | 0.00371  | 0.00436  | 0.00218  | 0.00312  |

**Figura 2. Propiedades bióticas asignadas (BPLUT).** En esta tabla se incluyen cinco de los 11 ecosistemas o biomas que manejan MOD17A2 y A3 para la modelación de GPP y NPP, incluyendo umbrales de temperatura y déficit de presión de vapor del agua que afectan modificaciones a LUE según el estado del tiempo. Q<sub>10</sub> es el cambio proporcional en alguna tasa metabólica con un aumento de temperatura de 10°. Respiración de mantenimiento de hojas, raíces finas y madera viva están en unidades de Kg C Kg C<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>. De Running & Zhao (2015).



**Figura 3. Diagrama de flujo del algoritmo de MOD17A2 para estimar GPP.** “Land cover” refiere al tipo de ecosistema, FPAR e IPAR se derivan de mediciones por los sensores de MODIS de Radiación fotosintéticamente Activa. ε<sub>max</sub> es la eficiencia cuántica máxima de la fotosíntesis (kg C MJ<sup>-1</sup>), la cual se modifica a la eficiencia del uso de la luz del momento y lugar, ε, por promedios diarios de la temperatura y el déficit de presión de vapor de agua (VPD, Pa). De Running & Zhao (2015).



**Figura 4. Funciones “rampa”** para especificar factores de escalamiento en relación al promedio de TMIN y VPD a umbrales de las mismas (Heinsch *et al.*, 2003).

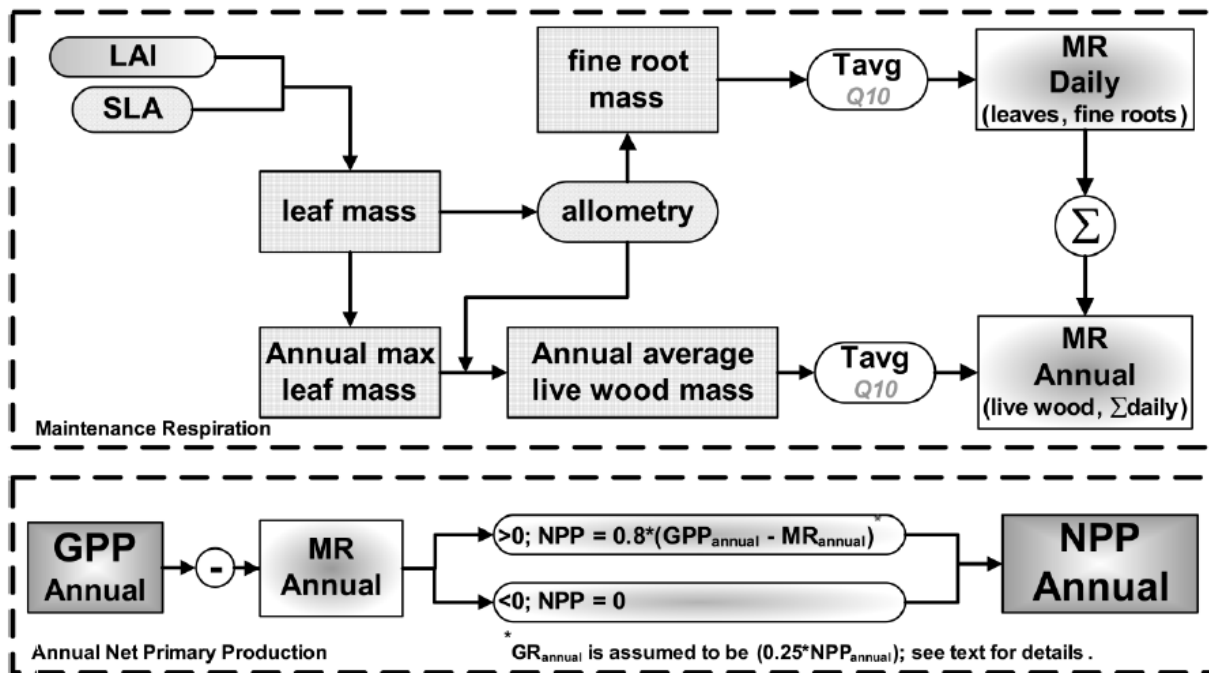
#### 1.1.2.2. MOD17A3

El modelo MOD17A3 (Figura 5) depende principalmente de BPLUT. Realiza un cálculo de la NPP anual con base en el índice de área foliar (LAI) diario, GPP diaria, SLA, peso (masa) máximo de hojas, radio de raíces finas por masa de hojas, madera viva por masa de hojas, respiración de mantenimiento (MR) de raíces, hojas y madera viva, factores de Q10 y temperaturas promedios. Cabe recalcar que el modelo es un conjunto de variables fisiológicas medidas ya sea por percepción remota o por constantes ya dadas en BPLUT. El cálculo se mantiene diariamente por pixel, si la suma anual de la respiración resulta ser mayor a la suma anual de GPP diaria, entonces se considera que  $NPP = 0$ , o si es menor, entonces:

$$NPP = 0.8 * (GPP_{anual} - MR_{anual}) \quad (\text{Running \& Zhao, 2015}) \quad (3)$$

Estas estimaciones de la productividad primaria tienen limitaciones, sobre todo por la gran cantidad de variables que toma en cuenta cada modelo. Sus ventajas más importantes son la disponibilidad y accesibilidad de los mapas digitales al público, ya que son gratuitos y están disponibles para todo el planeta, desde el año 2000 en adelante (NPP solamente hasta 2014). Dependiendo de las aplicaciones, las escalas espaciales a las cuales se trabaja, pueden ser ventajas o limitaciones; los modelos trabajan con pixeles de distintos tamaños.

De las limitaciones más importantes que se mencionan en la literatura, es el hecho de englobar una gran cantidad de ecosistemas en un solo modelo, pues el modelo que puede ser adecuado para un bosque boreal, puede no ser el más adecuado para una selva o un desierto, y es por eso que es necesario que se realicen validaciones repetidas de los mismos (Running *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2005; Heinsch *et al.*, 2006). Zhao *et al.* (2005) mencionan tres incertidumbres importantes en la modelación satelital de MODIS: la primera es la clasificación errónea de los ecosistemas, que resulta en un mal uso de las constantes otorgadas en la tabla de variables; la segunda es que los datos meteorológicos son datos asimilados y no datos observados, lo que resulta en errores sistemáticos en algunas regiones, y la última es que existen distintos parámetros difíciles de calcular, ya que son poco estudiadas inclusive in situ, como radio y respiración de raíces finas.



**Figura 5. Diagrama de flujo del algoritmo de MOD17A3 para estimar NPP anual.** Modula GPP anual por la respiración de mantenimiento (calculada por el algoritmo en la caja superior). MR considera solamente dos variables de percepción remota, el índice de área foliar (LAI) y la temperatura promedio. Los demás parámetros son cuantificados en tierra, con un solo valor por tipo de ecosistema (ver Fig. 3). De Running & Zhao (2015).

### 1.1.3. Covarianza de Vórtices

Mientras los modelos de alcance global y actualización frecuente de resultados son muy importantes para la ciencia, el manejo y la geopolítica, su veracidad es un tema crítico. El estándar de comparación, con sus

propias bondades y limitaciones, son los resultados del modelo de balance y flujos de carbono conocido como covarianza de vórtices (Eddy Covariance, "EC"; Swinbank, 1951; Baldocchi, 2003) con base en instrumentación y análisis con avanzada estandarización (Burba, 2013) aún con temas problemáticos como la partición de intercambio neto entre GPP y respiración del ecosistema.

EC tiene la característica de estimar el metabolismo del ecosistema, típicamente resumido a medias horas, a nivel de una parcela de varias hectáreas de extensión, dependiendo del viento. Un factor principal en limitar su distribución es el requerimiento de situarse en un espacio llano con vegetación uniforme hasta una distancia que depende del viento y de la altura de la vegetación. El establecimiento de más sitios también está limitado por los costos muy elevados del equipo, mantenimiento y del personal capacitado en su operación; estos se complementan con la necesidad de compromiso a plazo de varios años y objetivos que justifican los costos, por lo mismo, EC también presenta la limitación de replicación. Todas estas limitaciones han contribuido a mantener una muy escasa presencia de EC en los países "en desarrollo" y por ende en climas subtropicales y tropicales.

La técnica de EC está basada en mediciones de alta frecuencia (10-20 Hz) de velocidad y dirección del viento, así como mediciones de la concentración de gases ( $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$ , y a veces  $\text{CH}_4$  y  $\text{NO}_x$ ) a cierto punto de la capa límite de la vegetación, la radiación y el calor del suelo y del aire, utilizando un anemómetro sónico de tres ejes y un analizador de gases al infrarrojo (Papale *et al.*, 2006; Burba, 2013), entre otro equipo de meteorología. La modelación meteorológica con estos datos puede dirigirse a estimar el movimiento neto de  $\text{CO}_2$ , sea su captura por la vegetación o emisión a la atmósfera. Este NEE difiere de NPP por incluir la respiración de heterótrofos, y su uso en estimar GPP depende del modelaje de la respiración del ecosistema, la cual a su vez depende parcialmente de los resultados nocturnos de NEE (Reichstein *et al.*, 2005).

EC parece ser esencial para la verificación de MOD17A2 y A3, pero las limitaciones mencionadas en obtener, situar y operar una estación para EC, sugieren la gran utilidad de métodos más simples y adaptables, para desarrollar modelos empíricos, con calibración a resultados de EC en algunas instancias. Este fin se ha perseguido por combinar una estimación local de la eficiencia de uso de la luz (LUE) con un índice terrestre del verdor de la vegetación y variables meteorológicas en modelos empíricos (Kirc & Benton, 2010; Migliavacca *et al.*, 2011; Cueva *et al.*, 2017, Moore *et al.*, 2017).

Zhang y colaboradores (2005) mencionan que las torres de EC son de las variables más precisas para evaluar los modelos y sobre todo que a largo plazo, estas torres son adecuadas para estimar el

intercambio de carbono y desarrollar o probar modelos más complejos. Se ha aplicado en ecosistemas contrastantes e incluso en el área de estudio de la presente tesis.

#### 1.1.4. Modelo empírico de GPP

Cueva *et al.* (2017) modelaron GPP diaria por un año utilizando variables meteorológicas e índices de vegetación derivadas de fotografías repetidas (fenocámaras). Estas cámaras, aunque son de consumidor, permiten calcular un índice de verdor además de detectar cambios estacionales en la vegetación, o en otras palabras, su fenología. El modelo se deriva de aquellos de otros ecosistemas por características propias de factores forzantes, y se resume en la siguiente fórmula:

$$GPP = PAR * LUE_{max} * Ig * GSI \quad (4)$$

en donde PAR es la radiación fotosintéticamente activa, LUE es la eficiencia de uso de luz, e Ig es el índice de verdor calculado de las imágenes. GSI es un índice de la temporada de crecimiento compuesto por variables meteorológicas y la humedad del suelo, calculado mediante la siguiente:

$$GSI = VPD * Tmax * Pp * SWC \quad (5)$$

en donde la medición de cada variable se ha traducida por una función rampa en valores entre cero y uno. VPD es el déficit de presión de vapor, Tmax es la temperatura máxima del día, Pp es el fotoperiodo y SWC es el contenido de agua del suelo, parámetros que conforman factores limitantes de algunos procesos bioquímicos de las plantas. Umbrales para las rampas (Figura 4) fueron propuestos por Cueva *et al.* (2017). GSI en el modelo es importante, debido a que es esta variable la que marca la variación a corto plazo y la estacionalidad, mientras el verdor mantiene otro patrón. Con éste índice el modelo se ajustó muy bien a la GPP de la torre de EC (Cueva *et al.*, 2017).

Ésta clase de modelo ayudaría para estudiar sitios de ladera, que dominan muchos paisajes pero que no son factibles de estudiar por EC. Además, el método permite definir una parcela muy chica para estudiar, que facilita estimar los papeles de diferentes especies dentro del sitio, e inclusive también para intercalibrar modelos mucho más complejos.

### 1.1.5. Productividad en un ecosistema de clima mediterráneo

Lo que define al clima tipo mediterráneo son los inviernos frescos-húmedos y los veranos cálidos-secos, con una precipitación anual limitante (Miller & Poole, 1979). Por otro lado tiene una vegetación muy característica, principalmente representada por arbustos esclerófilos perennifolios, que presentan un dosel cerrado en ausencia de fuertes perturbaciones como incendios, pastoreo o aclareo (“chaparral” en la bioregión Californiana [Hanes, 1977]). El déficit de agua en el verano es considerado como la principal restricción hacia el crecimiento y el mantenimiento de las plantas. Sin embargo éstas presentan una respuesta a la sequía ajustando la cantidad de área foliar expuesta y reduciendo el intercambio gaseoso y la eficiencia fotosintética por medio del cierre de estomas (Tenhunen *et al.*, 1990; Galmés *et al.*, 2007).

Algo importante que hay que destacar de las plantas del chaparral, es que estas condiciones climáticas han desarrollado una gran cantidad de adaptaciones frente al estrés hídrico, obteniendo como resultado una numerosa variedad en formas y hábitos de vida, que así mismo dan lugar a una diversidad de caracteres funcionales, principalmente de las hojas (Galmés *et al.*, 2007).

Hablando de productividad, el chaparral no es un ecosistema con baja producción primaria como se esperaría por la limitación del agua. No es comparable con una selva o con un bosque, pero las adaptaciones de las especies a iniciar productividad en invierno y mantenerla a cierto nivel por el verano seco, hacen que el sistema sea más productivo que un desierto o una tundra (Hanes, 1977; Mooney, 1977).

## 1.2 Justificación

El estudio de la dinámica de la productividad primaria y su interacción con la atmósfera es fundamental para prever el futuro desde muy corto hasta mediano y largo plazo en cuanto a los impactos del ciclo del carbono. En nuestro caso, nos interesa conocer el papel de la productividad en un matorral cerrado (chaparral), que forma parte de un sistema árido-semiárido. Ecosistemas en semejantes condiciones cubren un tercio de la superficie terrestre global; contienen alrededor de un 36% del carbono almacenado de los ecosistemas terrestres y pueden dominar la variabilidad interanual de NPP terrestre (Poulter *et al.*, 2014). Las estimaciones de la productividad primaria seguirán siendo problemáticas, por lo que es

importante reconocer las limitantes de los métodos, compararlos y corroborar su base de parámetros biológicos.

### **1.3 Hipótesis**

1. Las especies dominantes del matorral de la cuenca de Todos Santos son substancialmente iguales en la razón masa-área de las hojas y en eficiencia de uso de luz.
2. Para matorral cerrado, MOD17 utiliza un valor de la razón masa-área de las hojas y eficiencia de uso de luz muy cercano a los promedios (ponderados por cobertura) de los matorrales de la cuenca de Todos Santos.
3. El índice de área foliar de MODIS está estrecha y linealmente relacionado con las estimaciones terrestres en El Mogor.
4. Estimaciones de GPP por especie (dominantes) con el modelo de Cueva *et al.* (2017) se relacionan estrechamente y linealmente con las estimaciones por el modelo MOD17A2-v6.
5. Las estimaciones de NPP anual por medio del modelo MOD17A3-v6 se relacionan estrecha y linealmente con las estimaciones por covarianza de vórtices en el sitio de El Mogor.

### **1.4 Objetivos**

#### **1.4.1 Objetivo general**

Evaluar el efecto de la diversidad funcional de las plantas sobre estimaciones de la productividad primaria gruesa y neta basadas en modelos de aplicación global (con parámetros espectrales y biológicos generalizados) en comparación con estimaciones terrestres basadas en los métodos de covarianza de turbulencias y con medición de los parámetros, en el matorral de clima mediterráneo de Baja California.

#### **1.4.2 Objetivos específicos**

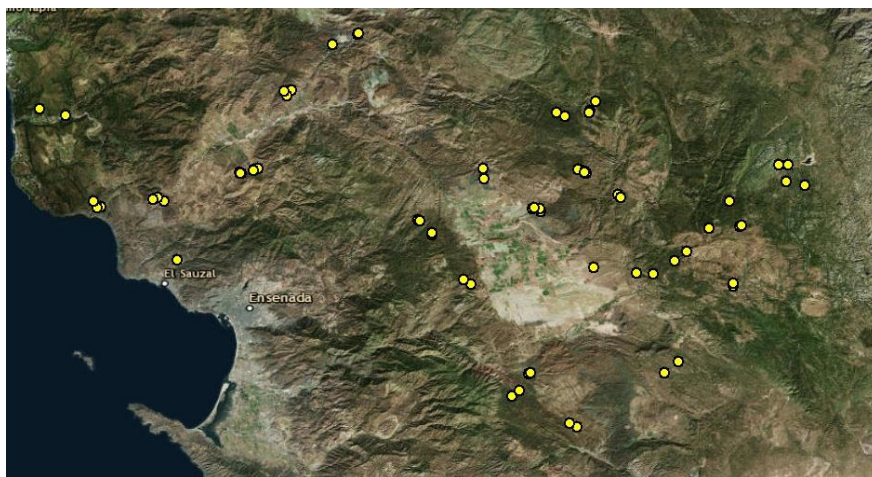
1. Evaluar la uniformidad funcional entre las especies dominantes de la vegetación y su grado de correspondencia a los valores de tales parámetros utilizados por los MOD17A2 y A3.
2. Evaluar la correspondencia entre la Productividad Primaria Gruesa (GPP) del ecosistema y las de diferentes especies dominantes por comparación entre estimaciones por el modelo biológico-ambiental de Cueva *et al.* (2017) y el modelo MOD17A2-v6.
3. Evaluar la utilidad del modelo MOD17A3-v6 para la estimación de la Productividad Primaria Neta (NPP) por su relación con el Intercambio Neto del Ecosistema (NEE) estimado por los métodos de Covarianza de Turbulencias (EC).

## Capítulo 2. Metodología

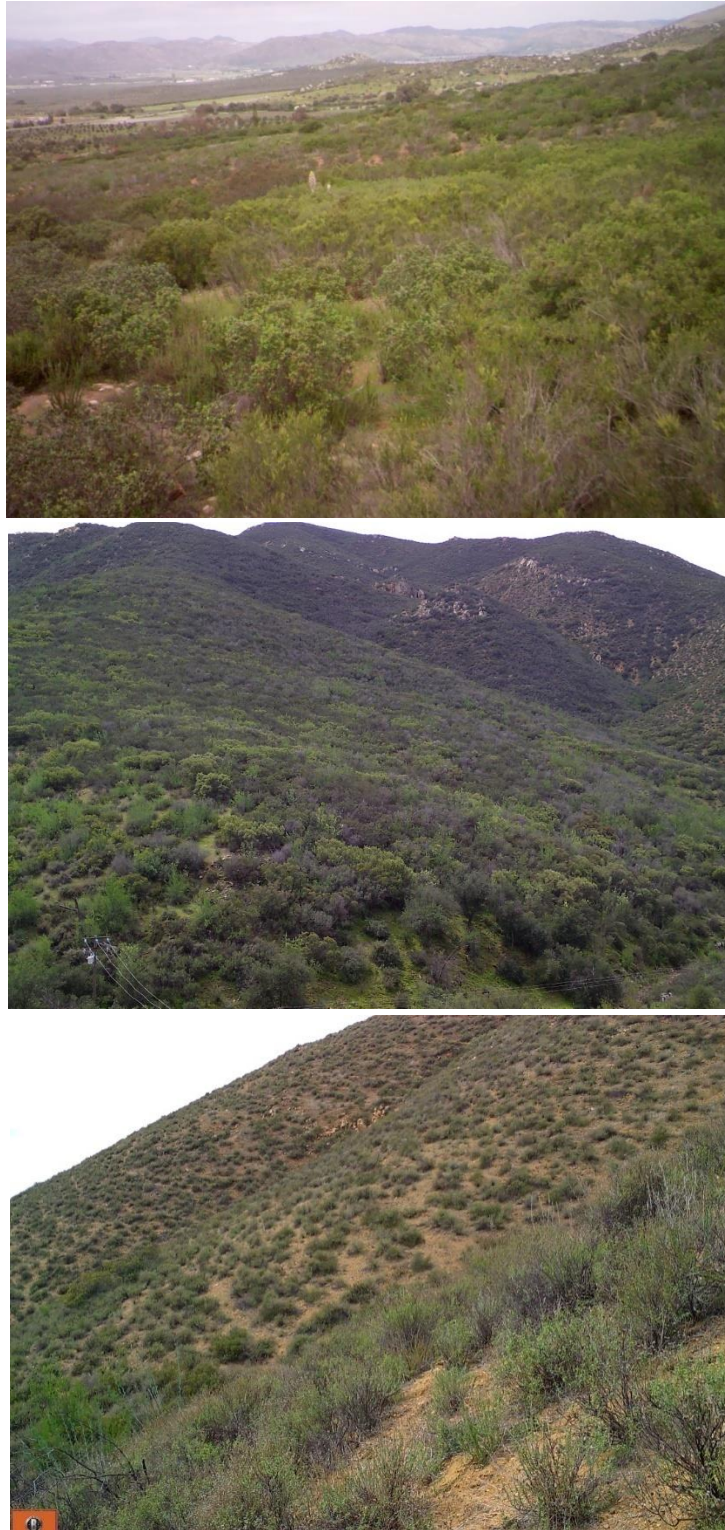
### 2.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra en la región de Ensenada, Baja California, México, sobre la vertiente del Pacífico en la Cuenca de "Todos Santos" (CTS, Figura 6; Smith *et al.*, 2007). El clima es del tipo mediterráneo, caracterizado por veranos cálidos y secos e inviernos frescos y húmedos. La cuenca alcanza una altitud de 1736 metros sobre el nivel del mar tras un paisaje de valles, serranías y una sierra. La vegetación principal es arbustiva, con elementos perennifolios, caducifolios, herbáceas, suculentas y geófitas, típicamente referida como chaparral o matorral costero según la altura de las especies dominantes y estacionalidad de su follaje. En un sistema simplificado global de biomas (Friedl *et al.*, 2010; MCD12Q1) se clasifica como "matorral cerrado." El estado de desarrollo aéreo de la vegetación es afectado por incendios, erráticos en su frecuencia espacial y temporal (Aguilar, 2016).

El estudio fue abordado a partir de un grupo extensivo de sitios y un sitio de estudio intensivo. El grupo extensivo de sitios consistió en 67 puntos en toda la cuenca (Figura 6), tratando de representar el conjunto de variaciones en elevación, exposición, pendiente y grado de cobertura de la CTS (González-Botello & Bullock, 2012). El sitio intensivo (Figura 6, 7), se compone de un pie de monte (PM), una ladera expuesta al norte (LN) y otra expuesta al sur (LS), todos entre 380 y 470 m de elevación, en el Rancho El Mogor (Franco-Vizcaíno & Sosa-Ramírez, 1997; León *et al.*, 2014; Del Toro Guerrero *et al.*, 2016; Del Toro-Guerrero & Kretschmar, 2016). En este sitio, las plantas más abundantes fueron *Adenostoma fasciculatum*, *Ornithostaphylos oppositifolia*, *Xylococcus bicolor*, *Eriogonum fasciculatum* y *Bahiopsis laciniata*. En el sitio PM, El Mogor cuenta con una torre de EC desde el año 2008.



**Figura 6. Área de estudio.** Situada en el noroeste de México, dentro del municipio de Ensenada, Baja California; los puntos amarillos marcan los sitios de muestreo.



**Figura 7. Vistas del matorral de El Mogor.** Arriba, pie de monte (PM) y área que aporta al sistema de covarianza de vórtices; en medio, sitio de exposición al Norte (LN); abajo, sitio de exposición al sur (LS). Todas las fotografías son del 21 de marzo de 2018.

## 2.2 Variables

### 2.2.1 Climatología y meteorología

Para el grupo extensivo de sitios, fueron extraídos datos de precipitación promedio anual de la base de WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005). Para conformar una serie de tiempo de precipitación se tomaron los datos de 11 estaciones en el noroeste de Baja California, resumidos en Anexo 1.

También fueron utilizados datos de temperatura y radiación total de la estación meteorológica del Valle de Guadalupe, monitoreada por CICESE, para los años 2017-2018 otorgados por el meteorólogo Santiago Alfonso Higareda Cervera. Estos datos se utilizaron para rellenar datos faltantes de Radiación Fotosintéticamente Activa PAR de la torre EC; se hizo una relación entre los datos de la torre y de esta estación para hacer equivalencias.

Para los puntos intensivos en El Mogor (Figura 7), se contó con instrumentación in situ. El sitio PM cuenta, desde 2008, con un sistema EC para estimar balances de flujos de la atmósfera o al ecosistema de CO<sub>2</sub>, vapor de agua y energía (Burba, 2013; Escoto-Rodríguez *et al.*, 2009). Sus componentes incluyeron mediciones cada media hora de temperatura y humedad del aire y suelo (0.05, 0.2 y 0.4 m profundidad), así como PAR. Se calcularon otras variables a partir de estos datos, como el déficit de presión de vapor de agua (VPD), la suma de días-grado calor (iHDD) y horas de luz (Cueva *et al.*, 2017). En los sitios LN y LS se instalaron sensores de temperatura y humedad del aire, humedad del suelo a 20 cm (uno bajo arbusto y el otro bajo suelo desnudo) en septiembre de 2017; sólo en LS se instaló un piranómetro.

### 2.2.2 Terreno

Para el grupo extensivo de sitios, se utilizaron datos de elevación, aspecto y pendiente que fueron obtenidos a partir de modelos digitales de elevación de INEGI de resolución de 30m por González-Botello & Bullock (2012) en un estudio anterior. Adicionalmente se tomó en cuenta la rugosidad de terreno, definida como un parámetro que influye en el perfil vertical del viento y el agua, que por lo tanto tiene un efecto en la emisión, dispersión y retención de partículas en el suelo durante eventos de erosión (García-Moreno, 2006). Los datos de la rugosidad fueron desarrollados con los mismos MDE de INEGI por Siordia-

González (2015); para el presente trabajo estos fueron promediados por pixel de MODIS propio de los productos MOD17A2 y MOD17A3. Los datos de los sitios se resumen en Anexo 2.

### **2.2.3 Composición y estructura de la vegetación**

Se resumieron los datos de cobertura por especie, tomados sobre un transecto lineal de 30 metros en cada uno de los 67 sitios (enero a mayo 2007; González-Botello & Bullock, 2012). Estos datos permitieron ponderar los rasgos funcionales por su cobertura (lineal, no por área foliar) a nivel de sitio como también en representación de los matorrales de la cuenca.

### **2.2.4 Rasgos morfológicos, fisiológicos y fenológicos**

Se realizaron muestreos en los meses de mayo-junio del 2017 y marzo-abril del 2018 de 33 especies entre ocho de los 67 sitios, para caracterizar las hojas con datos cualitativos de su forma y área foliar (lado adaxial, sin considerar el grosor de la hoja), peso fresco y seco. Luego se calculó el área foliar específica (SLA,  $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ) y contenido de materia seca de las hojas (LDMC,  $\text{mg g}^{-1}$ ) (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016).

Se colectó una rama de la superficie superior de la copa de tres individuos por especie y se guardaron en una bolsa grande de plástico negro con un papel previamente humedecido, exhalando para generar un aumento ligero de la concentración de  $\text{CO}_2$  al interior de la bolsa. Ya en el laboratorio, las ramas fueron rehidratadas por al menos 8 horas para luego tomar hojas maduras y que no presentaban afectaciones por patógeno o herbívoro. Se siguió su procesamiento con repeticiones de a 1, 3, 5 o 10 hojas por individuo según su tamaño. Fueron pesadas en una balanza analítica Mettler Toledo (peso fresco) y luego escaneadas para medir área, ancho y largo en el programa de IMAGE J (Schneider *et al.*, 2012). Se desecaron en un horno con abanico a una temperatura de 70 °C por 72 horas, y finalmente se registró su peso seco. Cabe recalcar que no se tomaron en cuenta los peciolos para que todas las hojas sean medidas por igual, siguiendo las recomendaciones de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2016).

Se estimó la eficiencia de uso de la luz (Quantum use efficiency, LUE) por mediciones de fotosíntesis en condiciones controladas en una serie descendiente de intensidades de luz (ramas

colectadas 12, 15 y 20 junio 2018 en cinco de los sitios, recortadas bajo agua para transporte y rehidratadas en laboratorio) con el instrumento LI-6400XT (LI-COR Biosciences, 2012: 4-24). Tomando solamente las mediciones a 0, 50 y 75  $\mu\text{mol Photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , se estimó LUE como el pendiente de una recta ajustada a los datos de 1 a 3 hojas de distintos individuos. Se resumen los datos en el Anexo 4.

Con los datos de SLA y LUE, se calcularon los promedios ponderados por la cobertura total relativa de cada especie, en donde se multiplicó el valor de SLA o LUE de cada especie por su cobertura total relativa, se sumaron los totales y se dividieron entre 100.

Para las mismas especies de la cuenca y de El Mogor se hizo una recopilación de los rasgos antes mencionados en la base de datos de “TRY—a global database of plant traits” (Kattge *et al.*, 2011).

Por otro lado, se estimó también el índice de área foliar (LAI), definiéndolo como el área de un lado de las superficies foliares por área de superficie del suelo ( $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ ); la cantidad de follaje puede ser deducido por mediciones de la radiación que pasa a través de éste. Para medir LAI se utilizó el instrumento LAI-2200 (LI-COR) con unidades de  $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$ , que mide la atenuación de la radiación difusa del cielo en cinco ángulos cenitales de forma simultánea a través de un sensor tipo “ojo de pez” (LI-COR Biosciences, 2009). Las mediciones se realizaron repetidamente en 25 puntos; se fijó la altura y orientación de la medición para reducir errores aleatorios.

También se recopilaron datos de Índice de Área Foliar satelital ( $\text{LAI}_{\text{MODIS}}$ , MOD15A) para los años 2016-2018 calculado a través del modelo MOD15A2 que tiene una resolución temporal de cada 8 días. El algoritmo MOD15 estima LAI y FPAR (radiación fraccionada); se interpreta este LAI como el número de capas equivalentes de hojas relativas a una unidad de área del suelo, y para FPAR se estima la proporción disponible de radiación en ondas fotosintéticamente activas que son absorbidas por el dosel (Running & Zhao, 2015; Myneni *et al.*, 2015). Tanto LAI terrestre como satelital pueden ser sistemáticamente bajos por la orientación del follaje.

### **2.2.5. Productividad primaria gruesa**

Se obtuvieron imágenes del producto  $\text{GPP}_{\text{MODIS}}$  (MOD17A2, Running & Zhao, 2016) con una resolución temporal de 8 días y una resolución espacial de 500 m (Figura 8) para los años 2016-2017. Las imágenes

fueron descargadas de la plataforma de Earth Explorer (<https://earthexplorer.usgs.gov/>). Los datos de las imágenes fueron procesados por medio de scripts del programa OSGeo 4W Shell, en donde se obtuvieron los valores de los píxeles de los 67 sitios.

Complementario a GPP estimado con el equipo y protocolos de covarianza de vórtices, se hicieron estimaciones para El Mogor con un sistema más sencillo (aquí  $GPP_{GSI}$ , Cueva *et al.*, 2017), basado en datos de verdor de la vegetación, humedad del suelo, duración de la luz, el inverso de la acumulación de días-grado calor, déficit de presión de vapor del agua, temperatura y LUE. Se calcularon valores para 2017 y hasta junio de 2018 y se recalcularon todos usando tres valores de LUE, el aplicado en MOD17, el estimado con datos de la torre (Cueva *et al.*, 2017 basado en Gilmanov, 2010) y el promedio ponderado de los datos encontrados con el LI-6400. Para el periodo de 2017 a 2018 se hicieron estas estimaciones de  $GPP_{GSI}$  para las tres áreas en El Mogor: pie de monte (PM), una ladera expuesta al Norte (LN) y otra al Sur (LS).

Además de las mediciones del ambiente físico arriba mencionadas, datos del Índice de Verdor (Ig) fueron calculados de los números digitales de las bandas de rojo, verde y azul de cámaras automáticas convencionales (Moultrie M550, Bushnell 119836C) según la fórmula:

$$Ig = (2 * \text{verde}) - (\text{rojo} + \text{azul}) \quad (\text{Richardson } et al., 2007) \quad (6)$$

Las tres cámaras (PM, LN, LS) tomaron fotos de 0800 a 1600 horas, pero el análisis incorporó una sola imagen por día por cámara. Las imágenes fueron analizadas con el software (basado en Mat-Lab) PhenoCam GUI (<https://phenocam.sr.unh.edu/webcam/tools/>), en regiones de interés (ROI), para toda la vegetación visible y para manchones delimitadas y agrupados según la especie o especies dominantes. (Para la zona LS, inicialmente se seleccionaron dos ROI generales, por diferencia de distancia, pero resultaron esencialmente iguales y se combinaron para el análisis.) Para PM, se pudo aislar ROI de *Adenostoma fasciculatum*, *Eriogonum fasciculatum*, *Ornithostaphylos oppositifolia* y *Xylococcus bicolor*. Para LS se distinguieron *E. fasciculatum* y *Bahiopsis laciniata*. No fue posible analizar especies por separado para LN.

### 2.2.6. Productividad primaria neta

Se obtuvieron las estimaciones anuales de  $NPP_{MODIS}$  (MOD17A3, Running & Zhao, 2016) con una resolución espacial de 500 m (Fig. 8), para los años 2008-2014. Las imágenes fueron descargadas de la plataforma de Earth Explorer (<https://earthexplorer.usgs.gov/>). Los datos fueron procesados por medio de scripts del programa OSGeo 4W Shell, en donde se obtuvieron los valores de los píxeles de los 67 sitios. No se han publicado MOD17A3 posteriores a 2014 e incluso los de años anteriores han sido retirados por problemas persistentes con corregir las imágenes por la nubosidad y parece que BPLUT también está en revisión ([https://lpdaac.usgs.gov/dataset\\_discovery/modis/modis\\_products\\_table/mod17a3h\\_v006](https://lpdaac.usgs.gov/dataset_discovery/modis/modis_products_table/mod17a3h_v006)).



**Figura 8. Ejemplo del tamaño de pixel de MODIS** para el sitio intensivo del muestreo, con píxeles de 500 x 500 metros. Los píxeles originales se encuentran en las imágenes con proyección sinusoidal, por lo que en proyección WGS84, los píxeles se distorsionan.

## 2.3 Análisis estadísticos

Se realizó un análisis de diversidad con el programa EstimateS (Colwell & Elsensohn, 2014) en donde se estimó la diversidad alfa de los 67 sitios de la cuenca, se realizó una curva de acumulación de especies y se tomaron en cuenta dos estimadores asintóticos, siguiendo el ejemplo de Tellechea Robles (2017), de Chao 2 y Jackknife 1.

Chao 2 es un índice que se basa en la presencia-ausencia de las especies, en las cuales contabiliza el número de especies que ocurren una sola vez (singletons) y dos veces (doubletons) y así realizar la curva de acumulación de especies, con la fórmula:

$$S_{est} = S_{obs} + (L^2/2M) \quad (7)$$

en donde L es el número de especies que ocurren sólo en una muestra y M es el número de especies que ocurren en exactamente dos muestras. Jackknife 1 es un estimador que se basa en datos de incidencia, con la fórmula:

$$S_{jack1} = S_{obs} + Q_1(m-1/m) \quad (8)$$

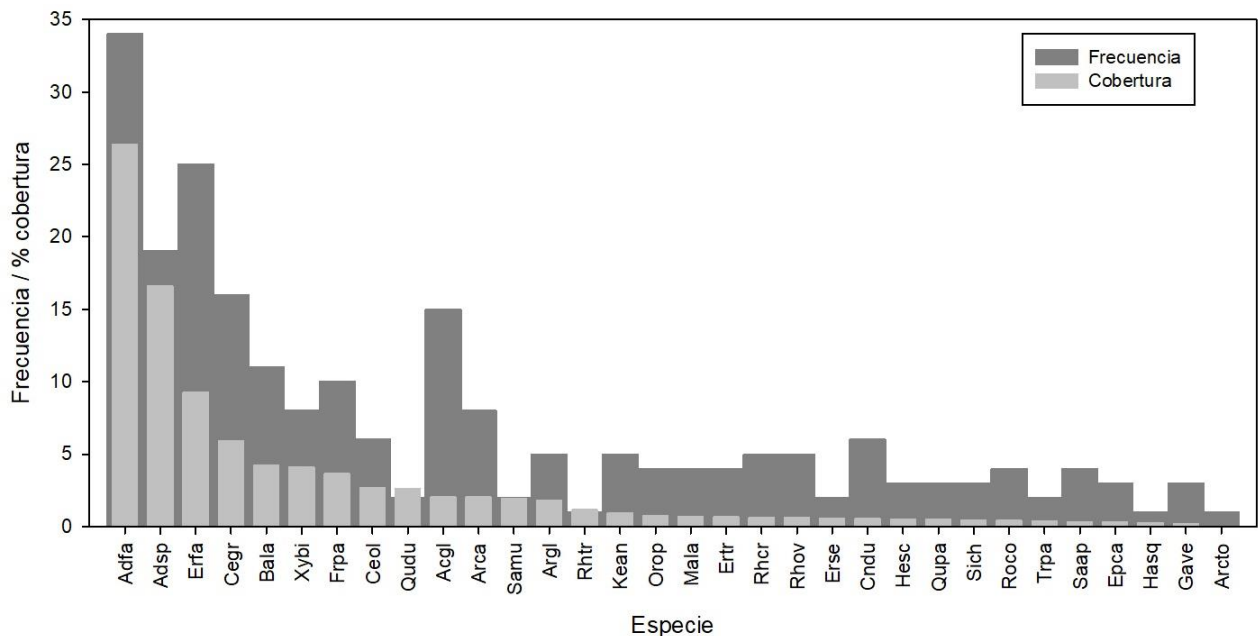
en donde Q1 es la frecuencia de únicos (singletons y doubletons) y m es el número total de muestras (Williams *et al.*, 2005).

Se utilizó el programa SIGMA PLOT para análisis estadísticos, los cuales comprendieron principalmente regresiones y correlaciones de Pearson para observar el comportamiento de la productividad entre métodos, así como pruebas de t de Student de una y dos colas, ANOVAS, y pruebas de normalidad entre las variables.

## Capítulo 3. Resultados

### 3.1 Composición y estructura del matorral a nivel cuenca

Un total de 57 especies fueron encontradas sobre los transectos en los 67 sitios; cinco de los transectos presentaron una sola especie, pero la mayoría tuvieron de tres a cuatro especies y el máximo fue 12 especies por transecto. El 80% de la cobertura total de los transectos estaba compuesta por 10 especies y las tres de mayor cobertura presentaron más del 9% cada una; por otro lado, unas 30 especies tuvieron menos de 0.5% de la cobertura vegetal. Las especies más frecuentes tuvieron mayor porcentaje de cobertura total relativa (Figura 9) y la relación entre la suma de cobertura por especie y su frecuencia de aparición fue lineal (Figura 10). La intercepción total de las plantas fue solamente 70% del total de los transectos y menor en cobertura del suelo por solapamiento de las copas. En promedio, hubo 40% del transecto sin cobertura (González-Botello & Bullock, 2012). Se estudiaron características foliares en 32 de las 57 especies, más una que no fue parte del estudio anterior (Anexo 3).



**Figura 9. Cobertura total relativa y frecuencia por especie en los 67 sitios de la CTS (Cuenca de Todos Santos).** Se muestran sólo las especies incluidas en este estudio, ordenadas por cobertura. Se indican por las siguientes claves: Adfa, *Adenostoma fasciculatum*; Adsp, *Adenostoma sparsifolium*; Erfa, *Eriogonum fasciculatum*; Cegr, *Ceanothus greggii*; Bala, *Bahiopsis laciniata*; Xybi, *Xylococcus bicolor*; Frpa, *Fraxinus parryi*; Ceol, *Ceanothus tomentosus olivaceus*; Qudu, *Quercus dumosa*; Acgl, *Acmispon glaber*; Arca, *Artemisia californica*; Samu, *Salvia munzii*; Argl, *Arctostaphylos glandulosa*; Rhtr, *Rhus aromatica trilobata*; Kean, *Keckiella antirrhinoides*; Orop, *Ornithostaphylos oppositifolia*; Mala, *Malosma laurina*; Ertr, *Eriodictyon trichocalyx*; Rhcr, *Rhamnus crocea*; Rhov, *Rhus ovata*; Erse, *Eriodictyon sessilifolium*; Cndu, *Cneoridium dumosum*; Hesc, *Helianthemum scoparium*; Qupa, *Quercus palmeri*; Sich, *Simmondsia chinensis*; Roco, *Romneya coulteri*; Trpa, *Trichostema parishii*; Saap, *Salvia apiana*; Epca, *Ephedra californica*; Hasq, *Hazardia squarrosa*; Gave, *Garrya veatchii*; Arcto, *Arctostaphylos* sp.

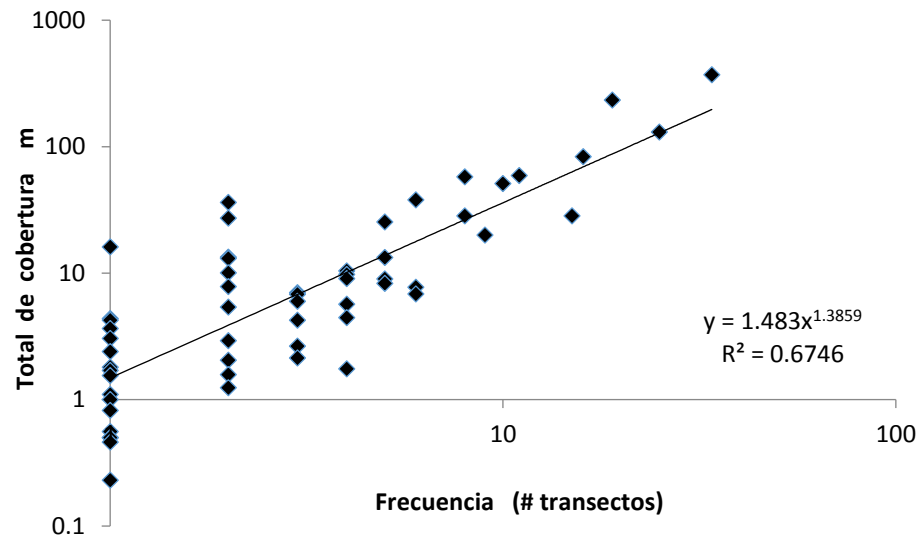


Figura 10. Relación entre cobertura relativa total por especie y su frecuencia de aparición entre los 67 sitios.

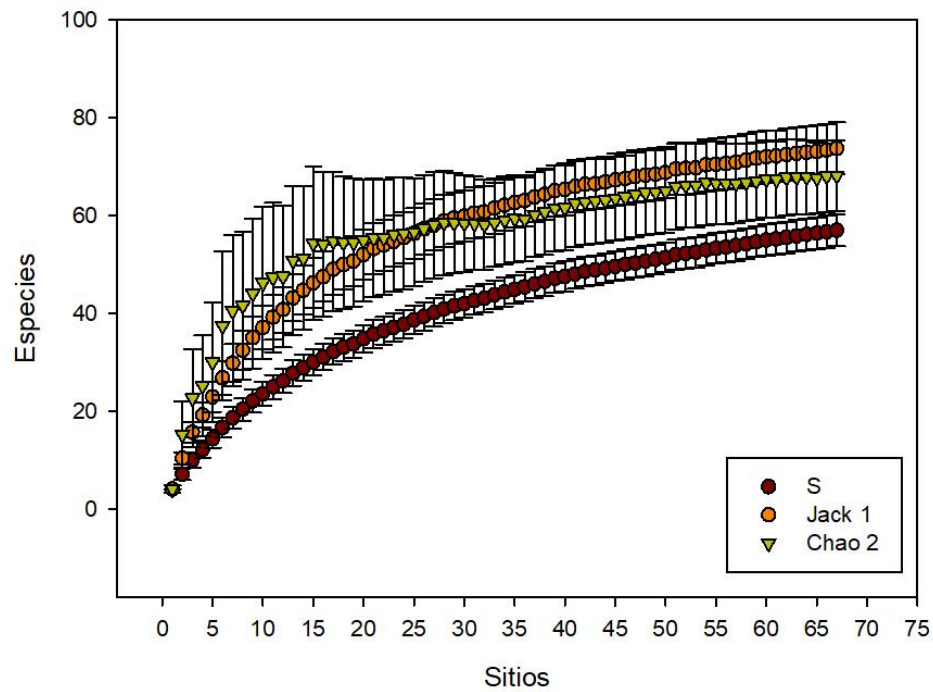


Figura 11. Curva de acumulación de especies. Comparando la riqueza estimada (S) con dos estimadores del total de diversidad alfa (Chao 2 y Jackknife 1).

Se realizó un análisis de acumulación de diversidad con el número acumulado de los transectos con el programa EstimateS (Figura 11). La curva “S” representa simplemente al promedio por remuestreo de datos, mientras Jackknife 1 y Chao 2 representan otros modelos basados en incidencia y presencia de singletons y doubletons. A pesar de que la curva de Chao 2 se estabiliza después de haber acumulado aproximadamente 15 sitios, las especies raras siguen aumentando el total de especies muy lentamente, correspondiente a la gran cantidad de especies poco frecuentes de la Figura 9, un rasgo que domina la curva de Jack 1 y de S.

Para la diversidad beta global se estimó el recambio de especies entre los 67 sitios por cuatro índices comunes, con resultados concordantes entre sí:

**Tabla 1. Análisis de diversidad beta global**

| Prueba           | Media  | Desviación estándar |
|------------------|--------|---------------------|
| Jaccard Classic  | 0.1141 | 0.1496              |
| Sorensen Classic | 0.1778 | 0.2055              |
| Morisita-Horn    | 0.1738 | 0.2055              |
| Bray-Curtis      | 0.1726 | 0.2047              |

Cuando el valor de cualquier de estas es cercano a cero, indica que casi no hay diferencias en la composición a la vegetación y los cercanos a 1 indican que la composición entre sitios es totalmente diferente (Tellechea Robles, 2017). En el presente caso, el bajo valor de los índices puede corresponder a un número típicamente bajo de especies menores o a que la mayor parte de los sitios comparten las mismas especies dominantes.

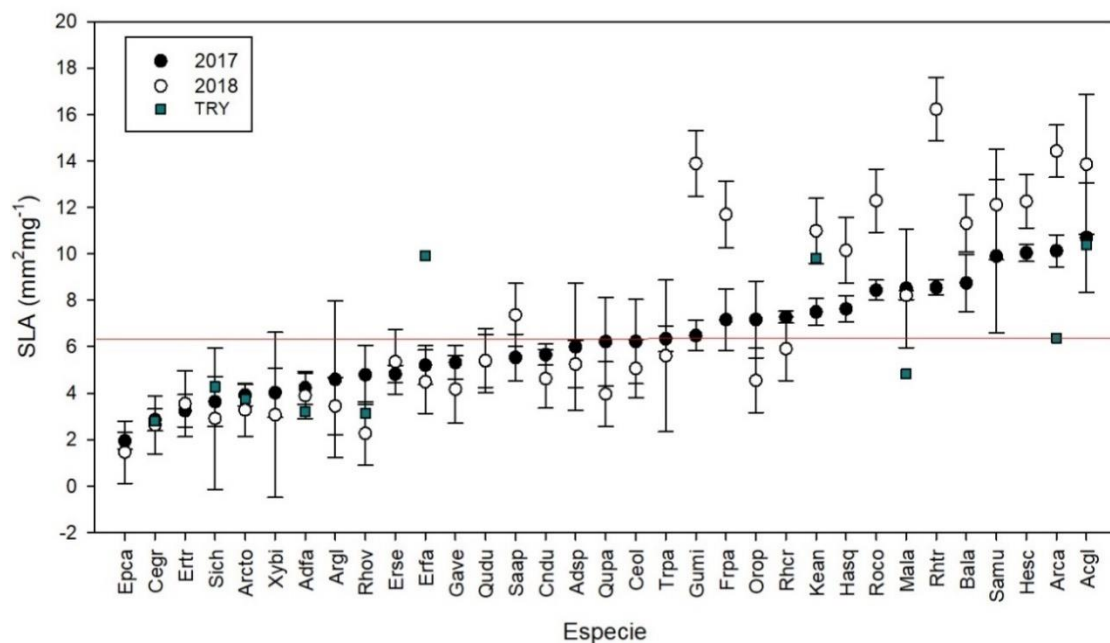
## 3.2 Variación de forma y función entre las especies

### 3.2.1 Área Foliar Específica (SLA)

La gama total de Área Foliar Específica (SLA, Figura 12, Anexo 4) fue de 1.46 a 16.23 mm<sup>2</sup>mg<sup>-1</sup> (incluyendo tallos afilos de *Ephedra*). Se hizo una prueba de ANOVA no paramétrica de Kruskal-Wallis, para determinar

si la razón masa:área entre especies es homogénea y se encontró que las diferencias entre las medias de las especies es mayor a lo esperado ( $p < 0.001$ ). También se realizó una comparación entre los datos de SLA y la base de datos de TRY (cuadros en Figura 12, Kattge *et al.*, 2011) y se encontró que, de las 10 especies compartidas, solamente tres resultaron distintas entre las bases de datos: *Malosma laurina* y *Artemisia californica* tuvieron hojas de menor SLA en TRY mientras *Eriogonum fasciculatum* presentó valores mayores. Es importante notar que ninguna de estas muestras en TRY tuvo procedencia de México.

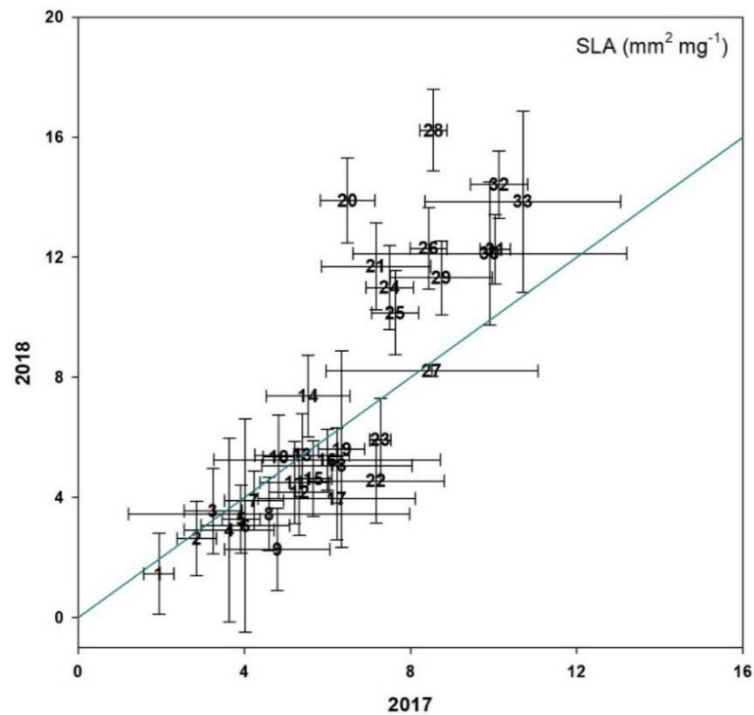
Se encontró un promedio de SLA de  $6.31 \pm 2.24 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$  para el año 2017 y de  $7.14 \pm 4.28 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$  para el 2018, con un promedio general de todas las especies y años de  $6.36 \pm 4.62 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$  (línea roja, Fig. 12). Se comparó el SLA de las especies entre los años 2017 y 2018 y no se encontró diferencia significativa ( $p = 0.602$ , prueba de ANOVA Friedman RM). Sin embargo, se notó que para ocho de las 14 especies con SLA más alta en 2017, SLA fue mayor en 2018 (Figura 12).



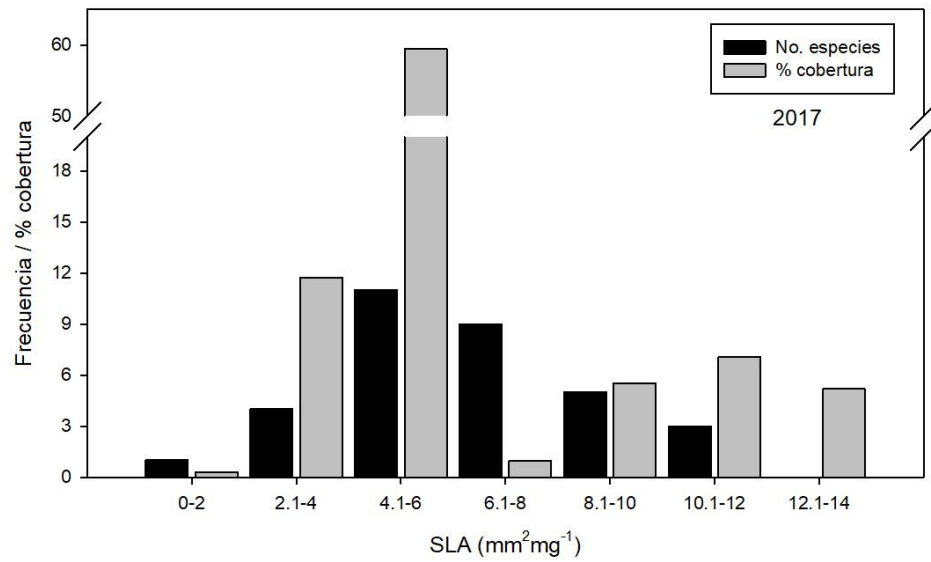
**Figura 12. Comparación de SLA entre muestreos de 2017 y 2018 y la base de datos de TRY.** Las claves para las especies son las mismas que en Figura 9.

En la Figura 13 podemos observar las diferencias de SLA por especies entre los dos años, en donde se aprecia que las especies con un área foliar mayor, son las que presentan mayor diferencia entre años.

Las especies analizadas en este estudio forman el 90.25% de cobertura de toda la cuenca. En la Figura 14, podemos observar que el SLA más frecuente se encuentra entre 4.1 y 6 mm<sup>2</sup>mg<sup>-1</sup> y coincide que este grupo es el que forma más del 60% de la cobertura vegetal de este estudio; el segundo grupo más frecuente de área foliar específica, fue de 6 a 8 mm<sup>2</sup>mg<sup>-1</sup>. Para SLA ponderado por la abundancia relativa de cada especie, se obtuvo un promedio para la cuenca de  $5.52 \pm 2.48$  mm<sup>2</sup>mg<sup>-1</sup>. Se comparó el promedio de SLA para los dos años con el valor de BPLUT (9.0 mm<sup>2</sup>/mg), en donde se encontró que las medias de ambas pruebas son diferentes ( $p < 0.05$ , prueba de t de dos colas).



**Figura 13. Comparación de SLA promedio y desviación estándar por año.** La línea marca igualdad entre años. Los números corresponden a especies de la siguiente manera: 1. Epca, 2. Cegr, 3. Ertr, 4. Sich, 5. Arcto, 6. Xybi, 7. Adfa, 8. Argl, 9. Rhov, 10. Erse, 11. Erfa, 12. Gave, 13. Qudu, 14. Saap, 15. Cndu, 16. Adsp, 17. Qupa, 18. Ceol, 19. Trpa, 20. Gumi, 21. Frpa, 22. Orop, 23. Rhcr, 24. Kean, 25. Hasq, 26. Roco, 27. Mala, 28. Rhtr, 29. Bala, 30. Samu, 31. Hesc, 32. Arca, 33. Acgl.



**Figura 14.** Distribución de frecuencias de SLA y la suma del porcentaje de la cobertura relativa.

### 3.2.2 Contenido de materia seca de la hoja (LDMC)

La gama total del Contenido de Materia Seca de la Hoja (LDMC, Figura 15, Anexo 4) fue de 45.7 a 712.4 mg peso seco / g peso fresco. LDMC mostró un promedio entre especies de  $297.03 \pm 184.5$  en 2017 y  $435.7 \pm 109.9$  en 2018, valores parecidos al promedio de las tres de estas especies representadas en TRY. Hubo diferencias significativas de LDMC entre años ( $p < 0.05$ ), aparentemente en 67% de las especies y la gran mayoría de éstas mostraron hojas de mayor LDMC en 2018. No hubo correlación negativa ni positiva entre LSA y LDMC.

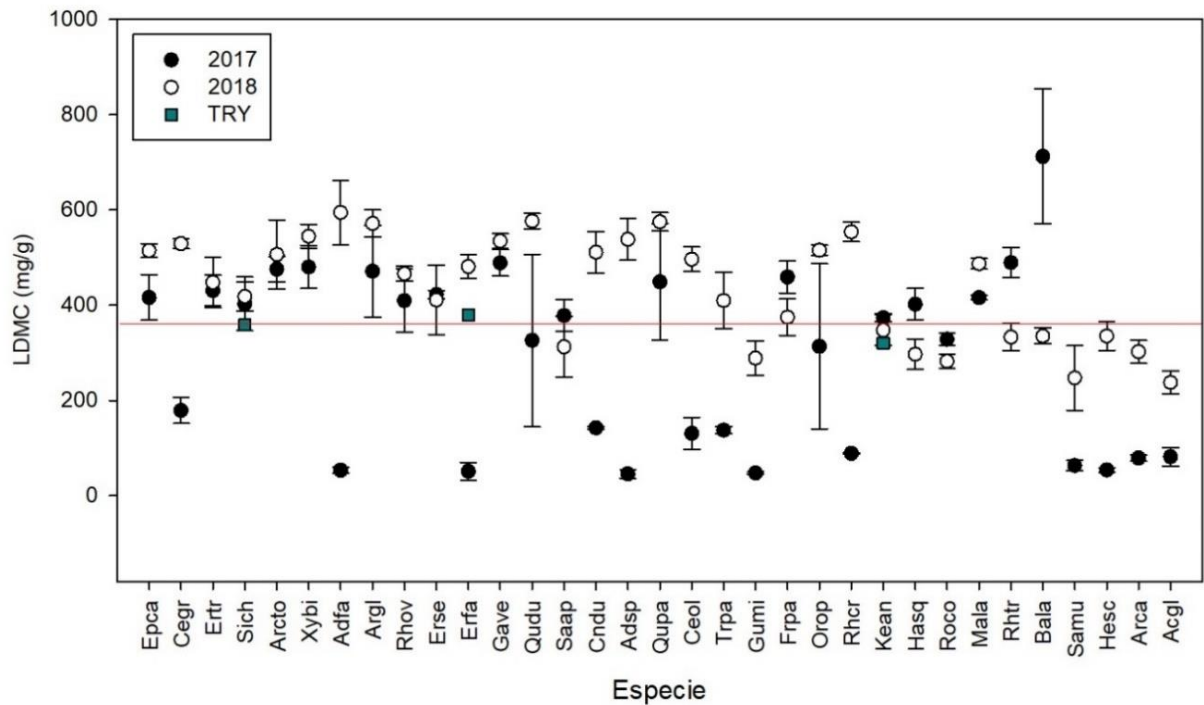


Figura 15. Contenido de materia seca de la hoja para los muestreos de 2017 y 2018, así como datos de la base de TRY.

### 3.2.3 Light use efficiency (LUE)

Se intentaron realizar curvas de respuesta a la luz para 26 especies con éxito parcial (Anexo 4). Es importante mencionar que la colecta fue al principio de la temporada seca, lo que afectó la presencia y condición de las hojas y su variabilidad dentro y entre especies. Se experimentó con una hoja de tres individuos por especie, aunque hubo algunas especies de las cuales se obtuvieron menos; obtuvimos datos para calcular LUE para 20 especies.

Algunas especies tuvieron el mismo o muy parecido comportamiento en todas las hojas analizadas como fue el caso de *Salvia munzii* (Figura 16), pero hubo algunas en que las curvas fueron bastante diferentes, probablemente debido a la distinta maduración de las hojas que presentaron y daños acumulados, como fue el caso de *Ceanothus tomentosus ssp. olivaceus*. Sin embargo, fue notorio que la

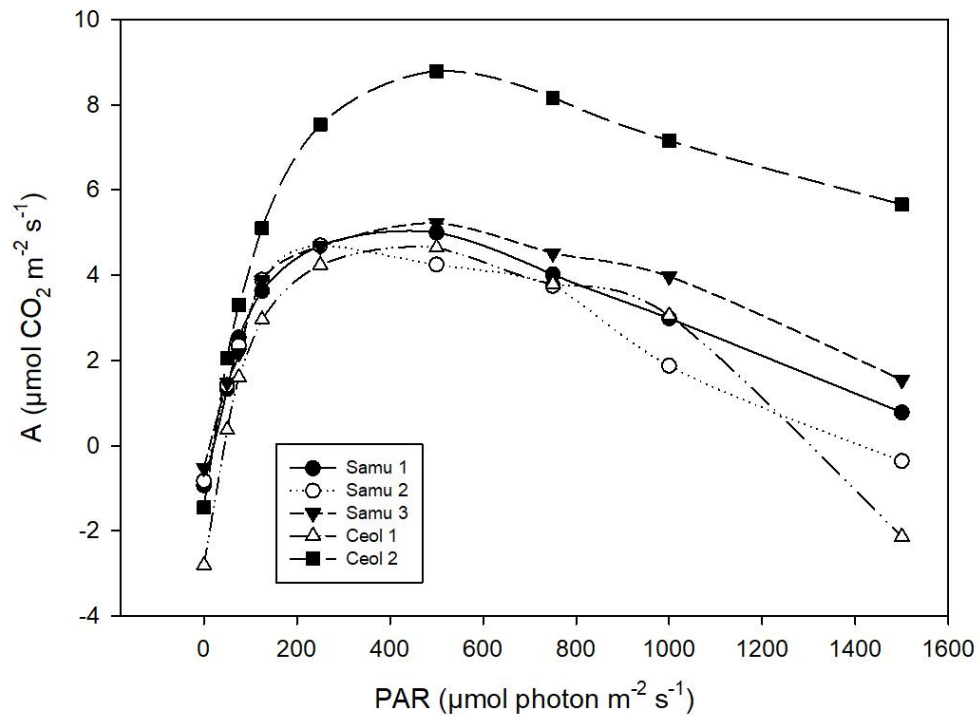
asimilación máxima en la mayoría de las especies se alcanzó cerca de los 500  $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y que frecuentemente se encontró una fuerte indicación de fotoinhibición (Figura 16).

El rango de LUE aparente en estos experimentos fue muy amplia, de 0.001 a 0.1  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Sin embargo hubo una sola especie arriba de 0.07 (*Artemisia californica*) y solo dos abajo de 0.01 (dos especies de *Quercus*); los demás estaban en el rango de 0.013 a 0.062  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Para éste análisis también se realizó una prueba de ANOVA de Kruskal-Wallis para observar la homogeneidad entre especies y se encontró que la diferencia entre las medias de las especies fue mayor a la esperada, con una  $p < 0.001$ .

El LUE que MODIS utiliza en BPLUT es de 0.001281  $\text{Kg C MJ}^{-1}$  y el LUE promedio estimado para este estudio fue de 0.002105  $\text{Kg C MJ}^{-1} \pm 0.00149$ . Se realizó una prueba de t de dos colas para comparar con el valor de BPLUT, en la cual se encontró que hubo diferencia significativa entre las medias observadas y el valor de referencia de BPLUT ( $p < 0.05$ , prueba de t de dos colas).

Desafortunadamente, las 26 especies que fueron analizadas en estos experimentos conforman sólo aproximadamente 58% de la cobertura total de la vegetación de los 67 sitios. Esto se debe a la dificultad técnica de medir el intercambio de gases de las hojas de *Adenostoma fasciculatum*, por las hojas pequeñas y su muy compacta presentación, como también la dificultad de iluminarlas de manera natural o uniforme. Estos problemas, aparentemente, no han sido superados por algún grupo de investigación todavía. Se encontraron otras dificultades como *Acmispon glaber*, en donde las hojas fueron rápidamente caducas.

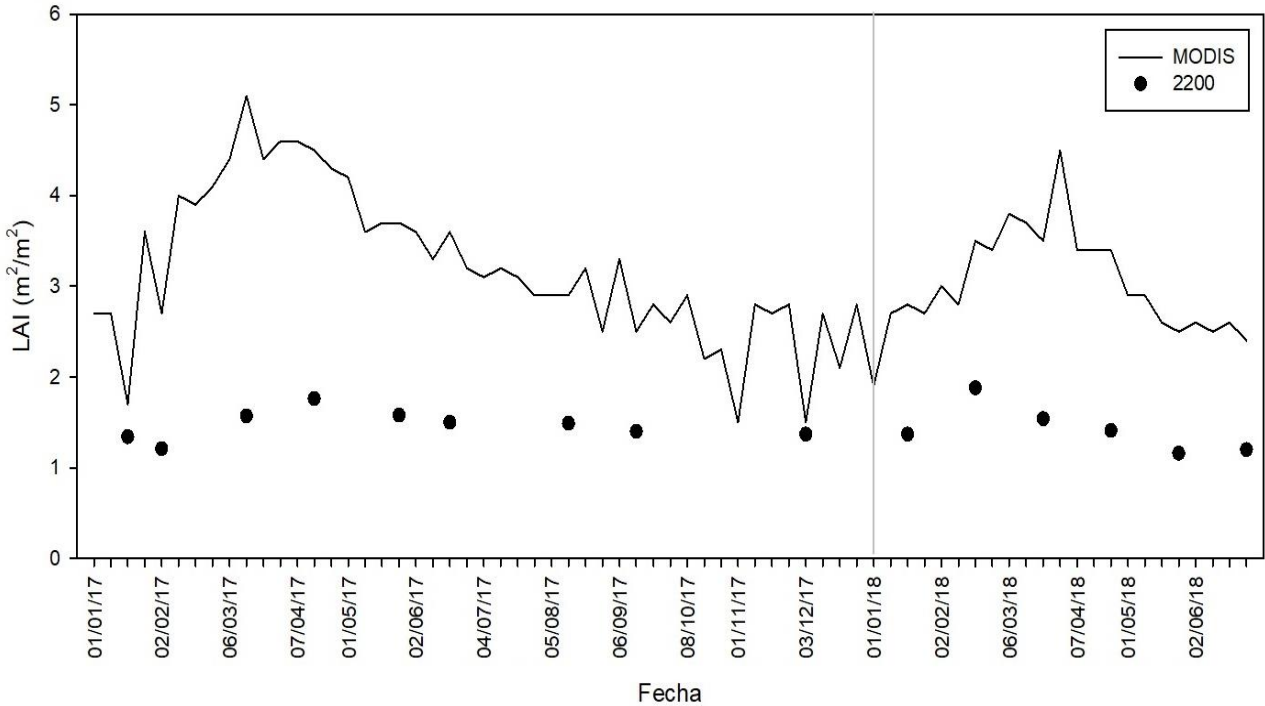
Se calculó el promedio ponderado con los datos de cobertura, obteniendo un resultado de 0.0020  $\text{Kg C MJ}^{-1}$ , dato que casi dobla el valor de BPLUT para matorral cerrado.



**Figura 16. Asimilación de carbono en respuesta a la intensidad de la luz para dos especies de El Mogor.** Las curvas se usaron para estimar Light Use Efficiency, aquí un ejemplo de las especies *Salvia munzii* y *Ceanothus tomentosus ssp. olivaceus*.

### 3.3 Índice de Área Foliar (LAI)

Se hizo una comparación entre  $LAI_{MODIS}$  para el pixel MODIS del sitio PM con  $LAI_{2200}$  del muestreo alrededor de la torre. Las series de tiempo (Figura 17) muestran el índice para dos años (2017 y 2018); sus promedios fueron  $3.14 \pm 0.76 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$  ( $LAI_{MODIS}$ ) y de  $1.45 \pm 0.20 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$  ( $LAI_{2200}$ ). Aunque la tendencia anual fuera parecida, es aparente que hubo un problema de escalamiento no-lineal. Sin considerar esto y la seriación, hubo correlación lineal significativa ( $r = 0.649$ ,  $p = 0.009$ ).



**Figura 17. Comparación del índice de área foliar estimado por MODIS con la medición en campo (LAI-2200) para el sitio PM en El Mogor.**

### 3.4 Índice de Verdor (Ig)

Se comparó el índice de verdor de los tres sitios de El Mogor con las estimaciones de  $GPP_{MODIS}$  (Figura 18, 19), debido a que es posible que un simple índice de verdor represente la absorción o uso de la luz y ofrezca datos muy locales sobre la GPP y por su exposición los sitios difieren en vegetación (Del Toro *et al.*, 2016) como en régimen radiativo. (Notamos que en el periodo hubo dos valores de  $GPP_{MODIS}$  extremadamente anómalos en los tres sitios; fueron suprimidos de las series presentadas aquí.)

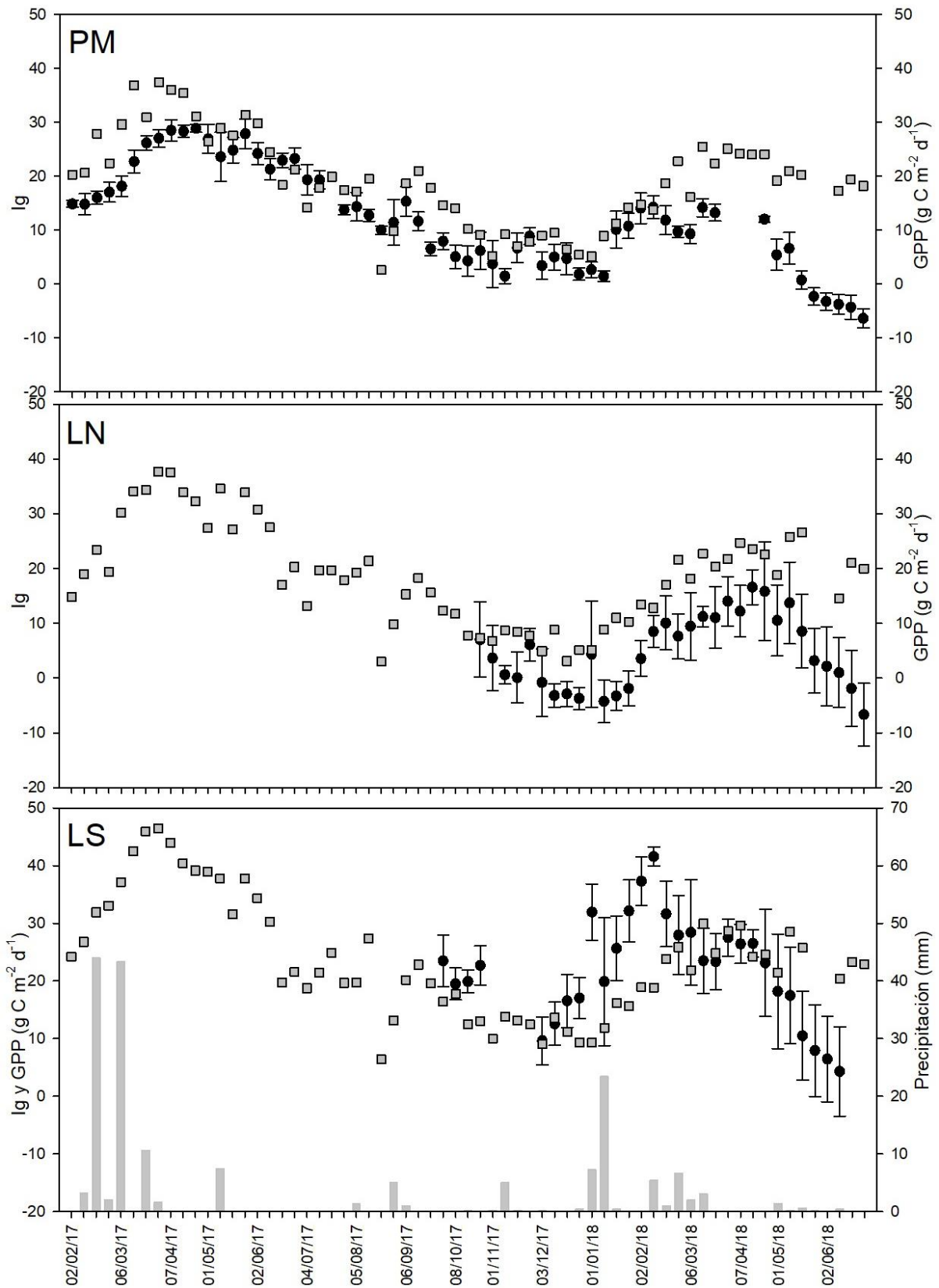
En la Figura 18 podemos notar que para el ROI general de PM hubo comportamiento similar entre Ig y  $GPP_{MODIS}$ , con excepción de marzo-abril de los dos años en donde  $GPP_{MODIS}$  fue relativamente mayor y hubo una dramática diferencia en sus descensos en 2018. En el sitio LN, Ig mostró un descenso invernal, desde principios de noviembre hasta medianos de enero, más profundo que los otros sitios y relativo a  $GPP_{MODIS}$ ; aumentó abruptamente en febrero y alcanzó su máximo hasta abril, atrasado tanto de  $GPP_{MODIS}$  como de Ig, y cayó en abril y mayo como los otros sitios. Para la LS hubo mayor diferencia entre Ig y  $GPP_{MODIS}$ , y en Ig hubo un alza fuerte desde principios de diciembre y una temprana caída detenida en

marzo y abril para luego caer antes de  $GPP_{MODIS}$  al igual que PM y LN. Tal como en PM, LS mostró mayor  $GPP_{MODIS}$  en primavera de 2017 que 2018, pero  $Ig$  fue relativamente mucho mayor al  $GPP_{MODIS}$  en LS.

Las concordancias sin las anomalías entre las series también se puede apreciar por el grado de correlación entre  $Ig$  y  $GPP_{MODIS}$ . Para reducir la autocorrelación se partieron las semanas en pares e impares y después se hicieron las correlaciones. Para las semanas impares (Figura 19) hubo correlaciones significativas en los casos de PM y LN ( $p < 0.001$ ,  $r = 0.760$  y  $p < 0.008$ ,  $r=0.658$  respectivamente) pero en el sitio de LS no hubo correlación significativa ( $p > 0.05$ ,  $r = 0.160$ ); para las semanas pares se obtuvieron valores muy similares.

En el análisis por especie de  $Ig$  (Figura 20), podemos observar que las especies al inicio del año tuvieron un verdor bastante similar excepto las de LS. Fueron contrastantes los años en PM donde  $Ig$  en 2017 siguió en aumento hasta valores arriba de 30 en marzo y abril, mientras en 2018  $Ig$  solamente alcanzó valores cercanos a 20, desde enero. También fue notorio que la variación de  $Ig$  de día en día mostró mucha similitud entre especies en PM, aunque a partir de junio *E. fasciculatum* perdió verdor más rápidamente y hasta extremos bajos. *E. fasciculatum* de PM mostró una acelerada y más profunda pérdida de verdor, aunque en enero 2018 recuperó rápidamente el nivel de las otras especies. El verdor relativo de las otras especies fue variable pero sus altibajos fueron muy similares.

En LS, tanto *E. fasciculatum* como *Bahiopsis laciniata* mostraron mayor  $Ig$  que las especies de PM; aumentaron desde principios de diciembre de 2017 y siguieron hasta niveles del doble que PM en febrero 2018 y acercaron a los valores de PM hasta junio. En esos seis meses el patrón de variación a corto plazo en  $Ig$  no fue parecido en PM y LS. *B. laciniata* casi siempre se mantuvo más verde que *E. fasciculatum*.



**Figura 18. Series de tiempo de  $\lg$  y  $\text{GPP}_{\text{MODIS}}$  en las tres áreas de El Mogor (Pie de Monte, Ladera Norte y Ladera Sur) para los años 2017-2018. Los cuadros grises representan  $\text{GPP}_{\text{MODIS}}$ . Las barras indican la variación entre días.**

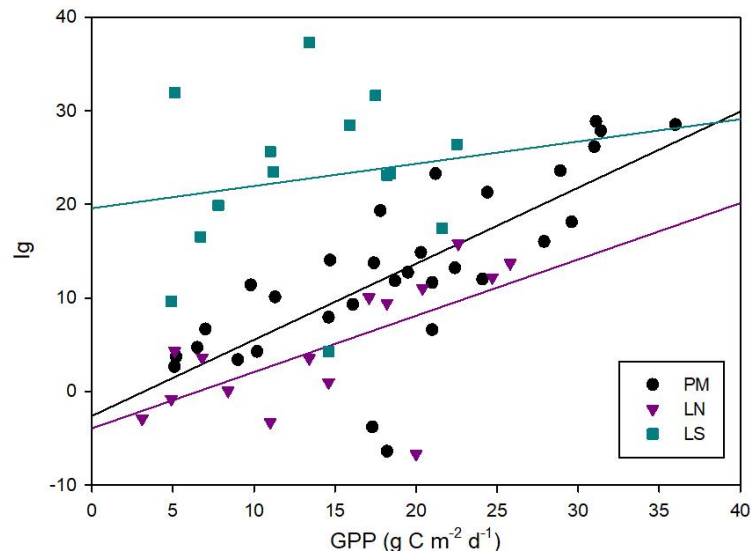


Figura 19. Correlación del índice de verdor de las cámaras de campo con  $GPP_{MODIS}$  para semanas impares.

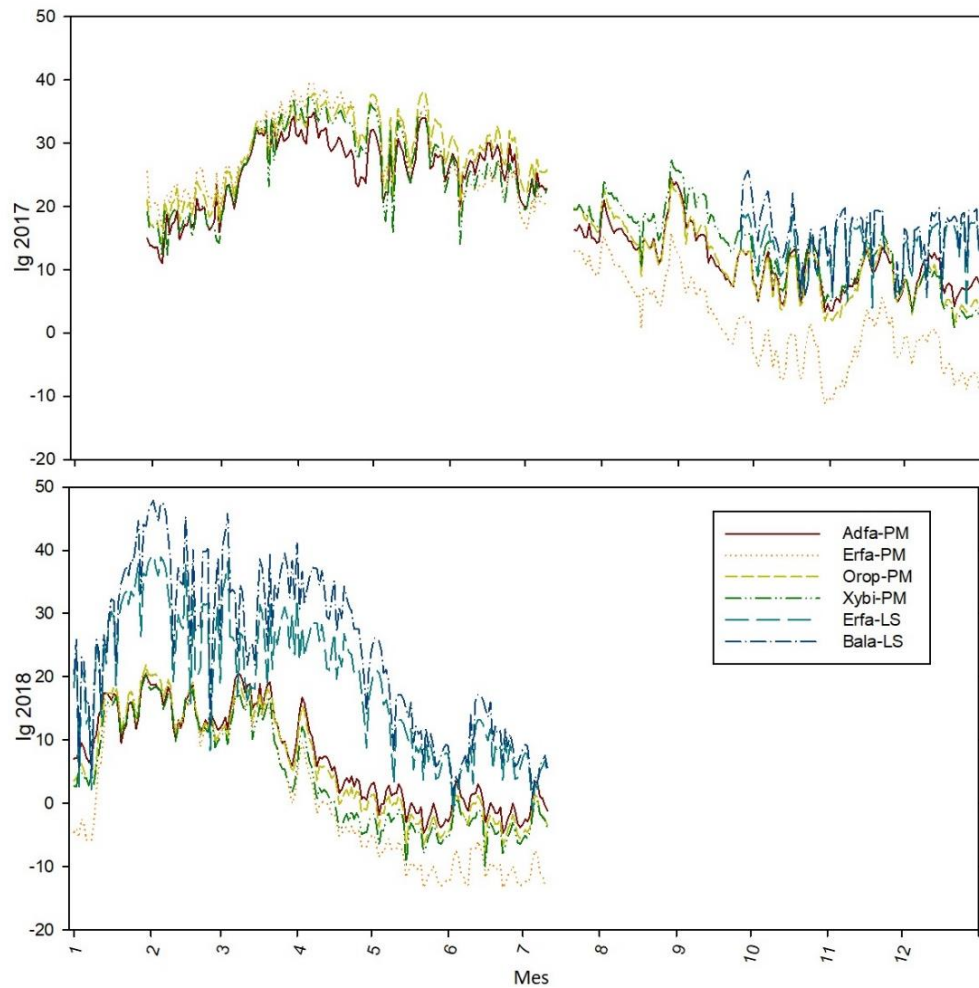


Figura 20. Índice de verdor diario por especie para los años 2017 (arriba) – 2018 (abajo). Sitio PM: Adfa 4, *Adenostoma fasciculatum*; Erfa 4, *Eriogonum fasciculatum*; Orop 4, *Ornithostaphylos oppositifolia*; Xybi 4, *Xylococcus bicolor*. Sitio LS: Erfa 6, *Eriogonum fasciculatum*; Bala 6, *Bahiopsis laciniata*.

### 3.5 Productividad Primaria Gruesa

Para el sitio PM en 2016, se comparó  $GPP_{MODIS}$  con  $GPP_{GSI}$  de Cueva *et al.* (2017; Figura 15). Al conjunto de datos (ignorando su seriación temporal) se ajustó un modelo lineal con buen resultado ( $r = 0.822$ ,  $p = 0.002$ , Figura 21). Sin embargo,  $GPP_{MODIS}$  sufrió una caída grande entre mayo y junio y luego osciló poco entre julio y noviembre, mientras  $GPP_{GSI}$  no cambió de mayo a junio y luego decreció paulatinamente hasta noviembre. Los modelos coincidieron que de marzo a mayo fue el periodo de mayor productividad. Cabe enfatizar que  $GPP_{GSI}$  fue ajustado al GPP de 2016 de la torre EC en El Mogor con buen resultado (Cueva *et al.* 2017).

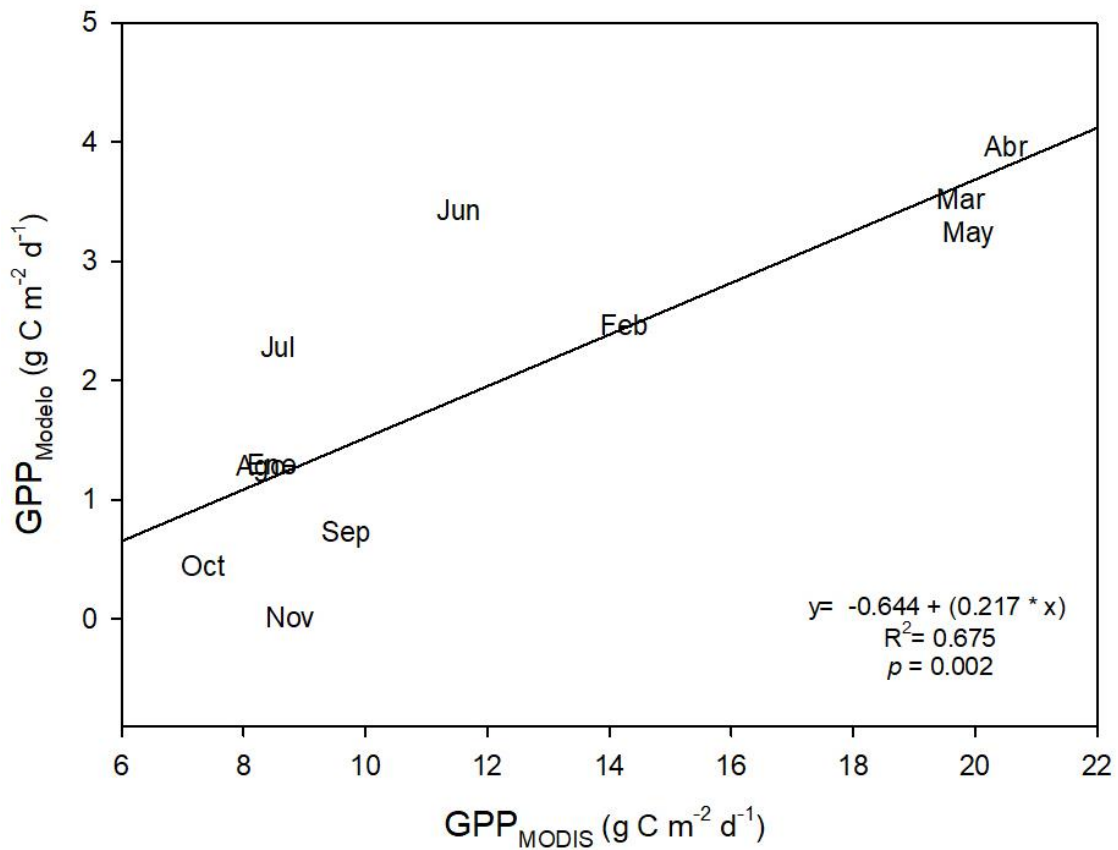
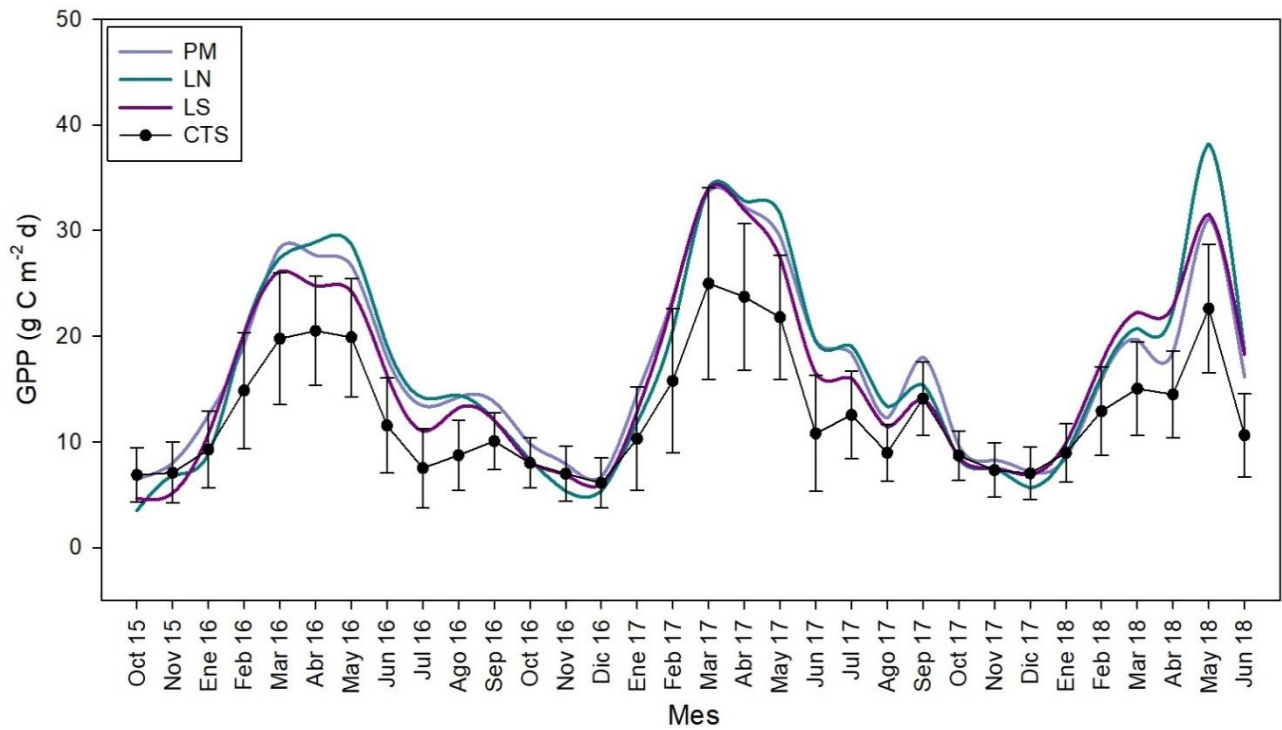


Figura 21. Comparación de  $GPP_{MODIS}$  con  $GPP_{GSI}$  (Cueva *et al.* 2017) para El Mogor en el año 2016.

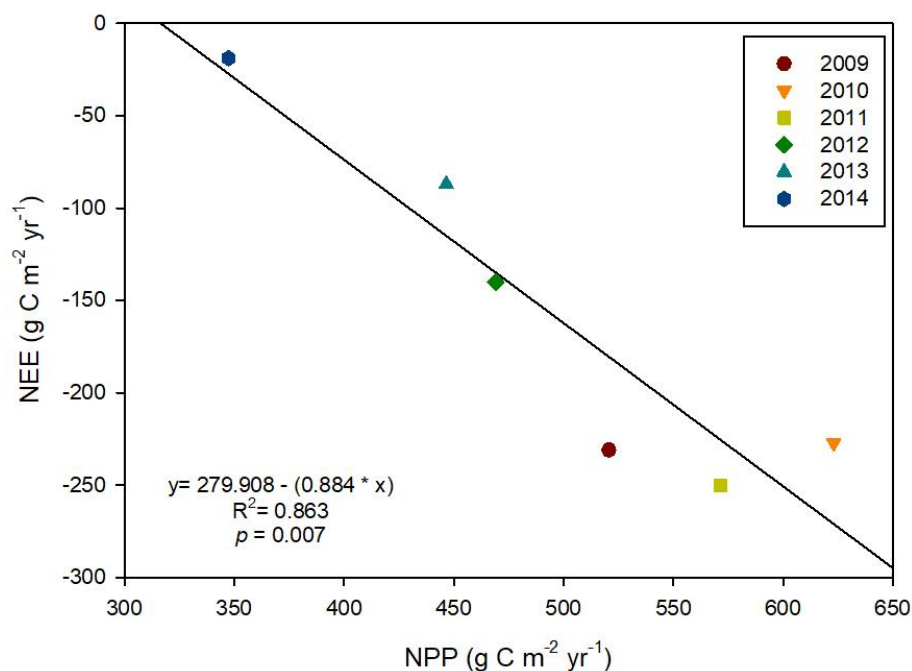
El sistema de MODIS parece producir un panorama regional coherente de GPP. Al comparar  $GPP_{MODIS}$  de quincenas pares entre los tres sitios de El Mogor y el promedio de los 67 sitios de toda la cuenca, para el periodo de octubre de 2015 a junio 2018, se encontraron fluctuaciones sincrónicas algo distintas en magnitud (Figura 22). Los valores de los sitios en El Mogor y de la cuenca eran parecidos entre agosto o septiembre y enero, con mayor productividad en El Mogor en otros meses. Los sitios en El Mogor no mostraron diferencias consistentes, con la posible excepción de menor GPP en LS entre mayo y julio. Otra cosa interesante a notar, fueron los pequeños brotes de productividad en otoño tanto en el año 2016 como en el año 2017, en particular para la cuenca y PM.



**Figura 22. Comparación de  $GPP_{MODIS}$  de El Mogor y la Cuenca de Todos Santos** (promedio y desviación estándar de 67 sitios), octubre de 2015 a junio de 2018.

### 3.6 Productividad Primaria Neta

La relación entre  $NPP_{MODIS}$  y  $NEE_{EC}$  estimada con la torre en El Mogor fue moderada y lineal (Figura 23). Se encontró que el año más productivo según la torre, no fue el año más productivo según el satélite (2011 y 2010, respectivamente). Sin embargo, ambas coincidieron en que el año menos productivo fue el año 2014. Se obtuvo un promedio general de los 67 sitios de toda la cuenca para todos los años.

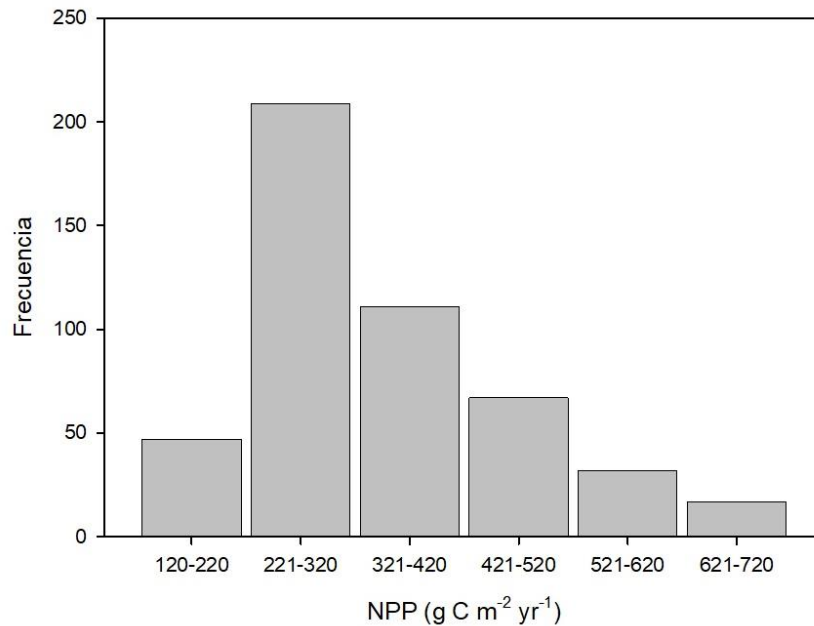


**Figura 23.** Correlación de  $NPP_{MODIS}$  con  $NEE_{EC}$  para el sitio PM en El Mogor, 2009-2014.

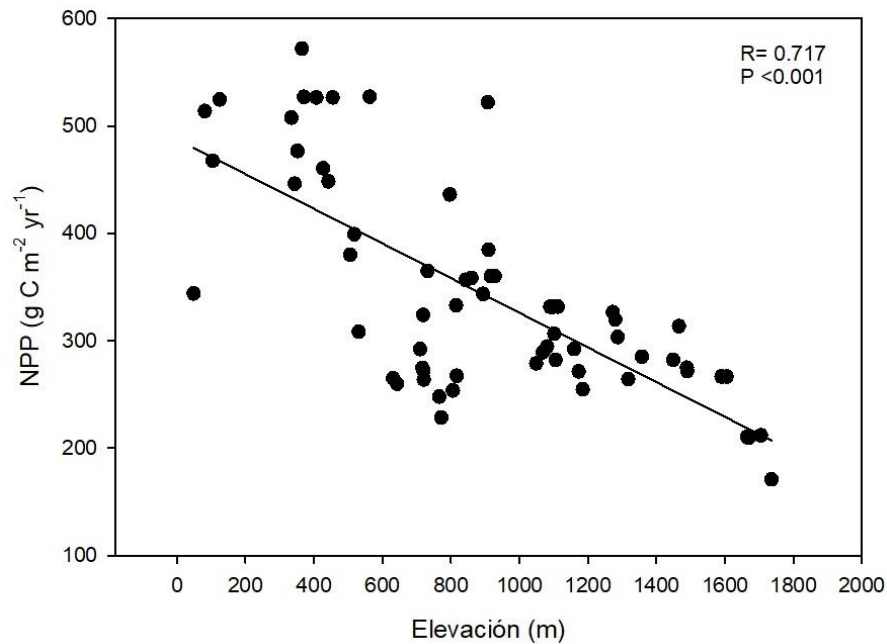
En perspectivas espaciales y temporales, entre los 67 sitios y siete años 2008-2014,  $NPP_{MODIS}$  tuvo un rango de 120 a 720 g C m⁻² yr⁻¹. La moda fue entre 221 y 320 g C m⁻² yr⁻¹ y el promedio general fue  $341.51 \pm 96.80$  g C m⁻² yr⁻¹, aunque la distribución no fue normal (Figura 24). Se encontró que el promedio de  $NPP_{MODIS}$  por sitio de siete años tuvo una decente relación con la elevación ( $r = 0.717$ ,  $p < 0.001$ , Figura 25) con tendencia a disminuir a mayor elevación, tal que la productividad cercana a la costa fue más del doble que la de la alta sierra, sin embargo la relación más “estrecha” fue en los sitios de mayor elevación.

Se encontró también que el año más productivo fue 2010 y el menos productivo fue 2014 (Figura 26), coincidiendo respectivamente con el año más lluvioso y el más seco. Se podría interpretar la poca reducción de 2010 a 2011 como un efecto extendido de la lluvia de 2010. Se precisó esta comparación de

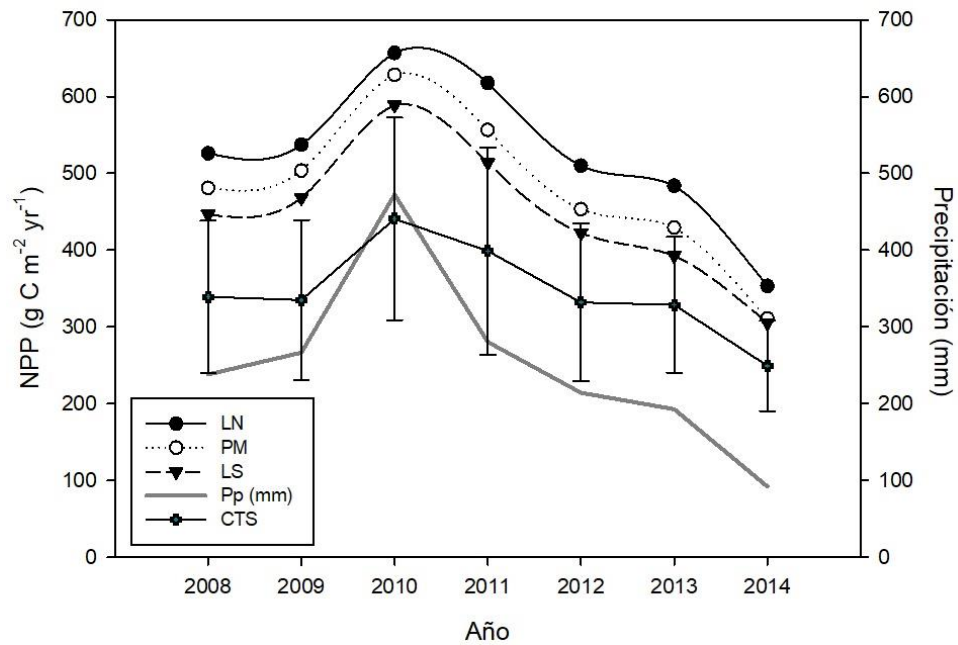
clima y productividad a los tres sitios en El Mogor (Figura 26): estos mostraron el mismo patrón interanual, además que la  $NPP_{MODIS}$  fue mayor al promedio de la cuenca, cercana a la que correspondería por su relativamente baja elevación. La mayor productividad fue en LN, mientras LS tuvo menor productividad que PM, de menor pendiente y sombra al lado este.



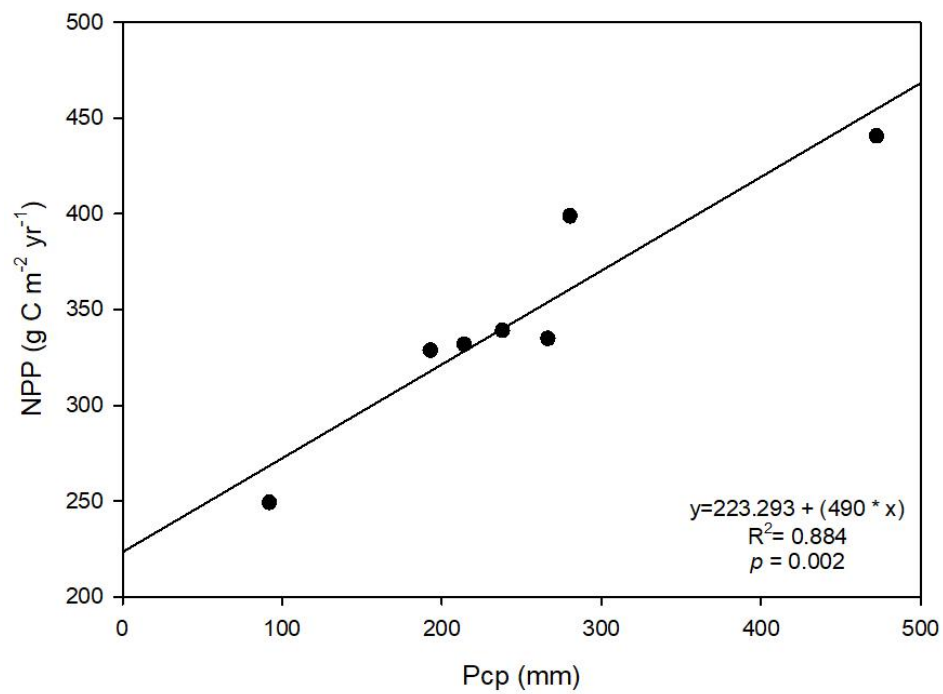
**Figura 24.** Distribución de valores de  $NPP_{MODIS}$  de 67 sitios en la Cuenca de Todos Santos, 2008-2014.



**Figura 25.** Correlación entre elevación y el promedio de  $NPP_{MODIS}$ , 2008-2014 para los 67 sitios en Cuenca de Todos Santos



**Figura 26. Comparación de NPP<sub>MODIS</sub> con la precipitación anual.** Promedio y desviación estándar para los 67 sitios en Cuenca de Todos Santos y para los tres sitios de El Mogor, y la precipitación regional.



**Figura 27. Regresión del promedio de NPP y precipitación para toda la cuenca.**

## Capítulo 4. Discusión

---

### 4.1. Composición y estructura de la vegetación

El chaparral californiano se ha considerado único entre la vegetación arbustiva de Norteamérica por la combinación de caracteres morfológicos, fenológicos y ambientales (Hanes, 1977). Se han hecho muchos estudios de comparación con otras regiones del mundo con el clima “mediterráneo” para enfatizar sus convergencias, a pesar de sus distintas bases evolutivas, y contrastar respuestas a la perturbación (Mooney, 1977; Moreno & Oechel, 1995; MEDECOS, 2011). La convergencia global de vegetación arbustiva, como se contemplan en los modelos de productividad asociados a MODIS, no se ha tomado como una línea de investigación. Dentro del mismo chaparral californiano, los patrones de diferenciación florística, fisionómica y fisiológica según factores del terreno han sido sujetos a investigación (por ej. Steward & Webber, 1981; Franklin, 1998; Meentemeyer *et al.*, 2001), y son escasos ejemplos de integrar el metabolismo del sistema a escala de hectáreas (Luo *et al.*, 2007). Entre los principales factores que influyen la productividad del chaparral, tanto la fotosíntesis, transpiración y respiración se diferencian también como la asignación de carbono y nutrientes (Kummerow, 1977; Oechel & Lawrence, 1981).

La región del sur de California y norte de Baja California ha sido considerada la que mejor representa el chaparral de la Provincia Florística de California, por ser la región con mayor continuidad y diversidad (Epling & Lewis, 1942; Westman, 1983); no obstante, a pesar de la mayor diversidad y número de endemismos, la cobertura del terreno no se comparte equitativamente a través del sistema. La especie que domina el chaparral de la cuenca de Todos Santos es *Adenostoma fasciculatum*, la cual presentó mayor cobertura y frecuencia en los 67 sitios de estudio. Ésta especie es dominante en el chaparral al sur de California (aproximadamente 33% la cobertura, con una frecuencia de 71% en las Transverse Ranges de California; Hanes, 1977) y norte de Baja California. Se asocia generalmente con sitios calientes y con poca disponibilidad de agua, es una especie que presenta un amplio rango de cobertura y la capacidad de dominar áreas bastante grandes (Zedler, 1995). Las otras dos especies de mayor cobertura dominantes también son de una distribución amplia, *Adenostoma sparsifolium* y *Eriogonum fasciculatum*, aunque no necesariamente están asociadas entre ellas; las tres tienen hojas más pequeñas y de menor SLA que el promedio a nivel comunidad en nuestra zona, lo que indica que invierten más en mantenimiento y resistencia y probablemente almacenamiento de recursos.

Los análisis de diversidad realizados en este estudio, nos indican que el recambio de especies en toda la cuenca es muy bajo. En la curva de acumulación de especies (Fig. 11) podemos observar que con los primeros sitios se obtiene un número elevado de especies y a partir de ahí la curva se estabiliza. Los 67 sitios no son suficientes para llegar a la estimación de la riqueza total de toda la cuenca, pero es importante recalcar que de las 57 especies encontradas en el estudio, 10 de ellas forman el 80% de la cobertura total. Este resultado coincide con el estudio de Steward & Webber (1981) situado en el sur de California en donde con sólo 10 especies se obtuvo el 70% de la cobertura total; de igual manera en ese estudio se comparó el chaparral de California con el matorral de Chile en un análisis de diversidad parecido al de este estudio, encontrando que efectivamente la diversidad local del chaparral es menor a la encontrada en el matorral.

## 4.2 Variación entre forma y función de las especies

### 4.2.1. SLA

Conocer el área foliar específica es importante dentro de los modelos que estiman la productividad, pues está altamente relacionado con la tasa de crecimiento relativa y la capacidad fotosintética (Chapin *et al.*, 2002; Díaz *et al.*, 2001; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016). Las especies que tienen un SLA alto generalmente son las que tienen una mayor inversión en fotosíntesis, así como un rápido crecimiento y las de menor SLA son aquellas que prefieren asignar sus recursos al mantenimiento, defensa y almacenamiento, que por lo mismo tienen una baja cantidad de nitrógeno y resisten más a la sequía. *Adenostoma fasciculatum* y *Xylococcus bicolor*, por ejemplo, son especies perennifolias de lento crecimiento, al contrario de *Acmispon glaber*, *Bahiopsis laciniata*, *Artemisia californica* y *Salvia munzii*, que son especies que tiran todas sus hojas en pocos meses, tienen un SLA relativamente elevado.

El área foliar específica promedio que se encontró fue muy parecido a los valores encontrados en la literatura para el chaparral ( $6.9 \text{ mm}^2\text{mg}^{-1}$ , Schulze *et al.*, 1994; Lymburner *et al.*, 2000), incluyendo los encontrados en la base de datos de TRY (Kattge *et al.*, 2011); todos los valores encontrados en la literatura corresponden al chaparral del sur de California, pero incluían varias especies analizadas en este estudio.

Al momento de calcular SLA a nivel de la vegetación, ponderado por la cobertura de cada especie, encontramos que más de aproximadamente 60% de la cobertura vegetal total de los sitios, tuvieron un SLA promedio entre 4.1 y 6 mm<sup>2</sup>mg<sup>-1</sup>, por lo que es representativo utilizar valores de SLA para la zona ponderados por cobertura (5.6 mm<sup>2</sup>mg<sup>-1</sup>, en el caso de este estudio) que un promedio general de todas las especies (6.31 mm<sup>2</sup>mg<sup>-1</sup>). Los dos valores son significativamente más bajos que los valores utilizado por MOD17A2 y A3 para matorral cerrado (9.0) y matorral abierto (11.5).

#### 4.2.3. LUE

No se encontró una homogeneidad de la máxima eficiencia de uso de luz ( $\epsilon_{\max}$ ) entre las especies del matorral, hubo diferencias entre especies e inclusive entre individuos, por lo que eso redujo la cantidad de especies a analizar. No fue posible estimar  $\epsilon$  para la especie más común por el tamaño de las hojas, la falta de peciolo, la gran cantidad de hojas en cada nudo, el largo (casi nulo) de entrenudos y anatomía cilíndrica; lo mismo es causa de su pobre representación en estudios fisiológicos en chaparral. Queda para futuro estudio probar si los presentes resultados fueron sesgados por la fecha avanzada del muestreo. Por otro lado, queda para mayor estudio determinar si la fracción inicial de la curva de respuesta a la luz es relativamente estable, como también si hay estabilidad en el nivel máximo de la tasa fotosintética ( $A_{\max}$ ), el nivel de luz a que este se alcanza, y en la aparente fotoinhibición.

Aunque  $\epsilon_{\max}$  sea un parámetro de MOD12A2/A3, los mismos modelos reconocen que la eficiencia realizada es afectada por muchas condiciones y que la máxima en condiciones óptimas depende de la historia de la hoja, además de sus adaptaciones. Field *et al.* (1998) mencionan que  $\epsilon$  varía entre el tipo de ecosistema y sobre todo que depende de los niveles de estrés causados por temperatura, nutrientes y disponibilidad de agua. La eficiencia fotosintética del chaparral disminuye progresivamente durante la temporada seca, así que depende en gran medida de factores ambientales, incluyendo la hora del día, pero la actividad vegetativa puede seguir a través del año, siempre y cuando no haya una limitación en los factores (Hanes, 1977; Tenhunen *et al.*, 1990).

Se sigue utilizando el concepto de eficiencia fotosintética, sin acuerdo metodológico ni de escalas ya que se trata de medir el parámetro desde moléculas hasta hectáreas. Sin embargo la hoja seguramente es la escala más apropiada, ya que se presta para la integración de diversas adaptaciones fisiológicas. La

siguiente escala relevante corresponde a la especie, que es una unidad fundamental para comprender los patrones de adaptaciones, haciendo la comparación de especies un objetivo importante para entender el funcionamiento del ecosistema. Esa diversidad debería traducirse en variaciones entre sitios dependiendo de la mezcla y abundancia de las especies.

Contrastante con la perspectiva específica, también se usa eficiencia en referencia a un parche de vegetación, basándose en las torres de covarianza de vórtices: se refiere a  $\epsilon_{\max}$  y  $\epsilon$  con base en la GPP estimada de la parcela grande (y variable) que registran los instrumentos, así como la luz entrante. Resumimos los valores mismos de la siguiente manera. 1) MOD17A2/A3 utilizan 0.001281 y 0.000841 Kg C MJ<sup>-1</sup> para matorral cerrado y abierto, respectivamente, con base en una revisión de la literatura sobre especies pertinentes a estas regiones. 2) Aquí se calcula 0.0020 Kg C MJ<sup>-1</sup> como promedio ponderado para el muestreo de matorrales de la cuenca (faltando la especie más abundante y con otras limitantes del muestreo). 3) Basados en covarianza de vórtices y modelos asociados Madani *et al.* (2014) y Cueva *et al.* (unpubl.) especificaron 0.00081 Kg C MJ<sup>-1</sup>, como la máxima eficiencia entre medias horas del año. Al comparar con nuestro valor ponderado con el de MOD17A2/A3, podemos decir que estos modelos globales subestiman la eficiencia de uso de luz para las especies de nuestra región. Madani *et al.* (2014) indican una gran mejoría en la relación GPP<sub>EC</sub> con GPP de modelos de LUE al usar LUE derivado de EC y no el estándar tabulado por bioma. De igual manera se esperaría que usar valores ponderados por región en MOD17A2, basado en estudios de especies, mejoraría sus estimaciones.

La asimilación máxima sin respecto a eficiencia no es parámetro para comparación con MOD17A2/A3 pero tiene un interés intrínseco con respecto a la diversidad funcional local. Se encuentra una extensión del protocolo experimental para  $\epsilon_{\max}$ , el punto a resaltar aquí no es el nivel de asimilación, sino el nivel de luz al que se presenta este máximo. Esto ocurrió a intensidades bajas de luz (c. 500  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  dado que la luz puede superar 1200 en febrero y 1800 en abril). Sin embargo, el clima de invierno húmedo y verano seco puede haber favorecido un máximo aprovechamiento de luz en diciembre o enero a marzo. Además se reporta en la literatura que, en especies de estos ambientes durante la temporada seca, la asimilación máxima ocurre durante periodos de baja intensidad de luz (entre 200 y 600  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y menor temperatura (Tenhunen *et al.*, 1990).

### 4.3 LAI

El área foliar específica es importante debido a que sirve para escalar la capacidad que el dosel tiene para fotosintetizar, así como el transporte de agua y energía a la atmósfera (Chapin *et al.*, 2002). La literatura reporta un rango de LAI de 0.5 a 3.6  $\text{m}^2\text{m}^{-2}$  para el chaparral de California, pero generalmente se hace énfasis en que varía conforme a la precipitación, la pendiente de la ladera, la composición de la vegetación y su edad (Grier & Running, 1977; Kummerow *et al.*, 1977; Miller & Poole, 1979; Tenhunen *et al.*, 1990). Para El Mogor las mediciones en campo oscilaron entre 1 y 2  $\text{m}^2\text{m}^{-2}$  mientras las estimaciones satelitales oscilaron entre 1.5 y 5  $\text{m}^2\text{m}^{-2}$ .

En este estudio encontramos una correlación entre las estimaciones terrestres y satelitales ( $r = 0.65$ ) que seguramente refleja el ritmo estacional. Este nivel de similitud no sería muy útil, particularmente viendo que las mediciones terrestres tuvieron valores mucho más bajos, aunque generalmente la vegetación de la región presenta LAI (como también NDVI y GPP) relativamente bajo en el periodo de sequía (Mooney, 1977; Aguilar 2016; Figuras 20, 22). Hay que considerar que las mediciones terrestres provinieron de 0.25 ha, espacio muy por arriba de la copa de las plantas pero muy inferior a variaciones del sustrato o de perturbaciones que podrían afectar la cobertura. Por otro lado, habría que recordar que las estimaciones terrestres incluyen ramas en su medición de cobertura; un estudio anterior de los 67 sitios resultó por mayoría, que el primer obstáculo para la lluvia (o luz) fue una rama, no una hoja (González-Botello & Bullock, 2012).

### 4.4 Índice de verdor

La importancia de considerar al índice de verdor, como un excelente representante de la GPP proviene para esta zona del estudio de Cueva *et al.* (2017), donde mencionan que: 1) el Ig es un buen representante de las dinámicas estacionales gracias a su buena correlación con GPP de EC, 2) las cámaras son baratas a comparación de los sensores y *dataloggers* de EC, y 3) permiten mediciones relevantes en casi cualquier tipo de terreno. En este estudio se realizó la comparación entre Ig y GPP de MODIS al incorporar dos sitios adicionales que presentan aspecto u orientación de la ladera claramente definida, a diferencia del sitio PM de muy baja pendiente. Mientras es reconocido que la biomasa en pie e índices de vegetación son mayores por las laderas orientadas hacia el Norte (por ej. Del Toro-Guerrero *et al.*, 2016), sería útil

comparar el modelo terrestre calibrado a EC con la estimación remota de  $GPP_{MODIS}$ . La primera aproximación sería sin factores otros que el verdor.

Un rasgo notorio de la comparación de las series del índice de verdor de los tres sitios fue que presentaron un decaimiento pronunciado y persistente, a partir de la última semana de abril 2018 que no correspondió a la continuidad de valores medios “de primavera” de  $GPP_{MODIS}$  en los tres sitios. Las otras destacadas anomalías fueron el desfaseamiento del verdor en LS respecto a  $GPP_{MODIS}$  tanto en su aumento como su descenso, y la discrepancia de valores relativos de  $Ig$  y  $GPP_{MODIS}$  entre los tres sitios. Considerando las consistencias entre  $Ig$  por sitios y por especies, resultados del  $GPP_{GSI}$  en LN y LS, y la similitud de  $GPP_{MODIS}$  entre los sitios, sugerimos que el error probablemente está en el cálculo de FPAR por el sistema MODIS, sea o no en su algoritmo teórico básico (Cheng et al., 2006). Hay que recordar que la temporada húmeda 2017-2018 corresponde a un año de extrema sequía.

Para el sitio de menor pendiente (PM), la correspondencia entre  $GPP_{MODIS}$  e  $Ig$  fue buena durante la mayor parte del estudio, aunque  $GPP_{MODIS}$  llegó a valores relativamente altos en las dos primaveras, y la anomalía de otoño 2017 fue mayor. Excluyendo las fechas a partir de mayo 2018, se podría calibrar  $Ig_{PM}$  a  $GPP_{MODIS}$  con la siguiente relación:  $Ig_{PM} = -2.596 + 0.813 GPP_{MODIS}$  ( $r^2 = 0.0578$ ,  $p = <0.001$ ).

También se realizó la comparación del verdor entre especies, por si la diversidad funcional extendiera a este parámetro. Desafortunadamente no fue posible este nivel de análisis para la ladera norte dado el grado de entremezcla de las copas y la distancia a la cámara. La entremezcla también limitó el número de especies representadas para la ladera sur (notablemente faltando separar *Artemisia californica*). De las series obtenidas, remarcamos las frecuentes oscilaciones sincrónicas de uno a diez días, entre todas las especies: podrían deberse a variaciones en la cantidad y calidad de la luz. Para probar esa hipótesis faltarían curvas de onda larga, estacionales-anales, para poder especificar las desviaciones.

En ambos años y sitios notamos que *E. fasciculatum* tuvo una disminución de verdor más notoria que las otras especies; esto podría deberse efectivamente a la desecación de hojas (especialmente las “primarias” nuevas “ramas largas”), y también al color en seco de sus abundantes frutos. Hubo otros cambios a corto plazo debidos a las lluvias. Todas las especies enverdecieron con una lluvia anómala de finales de agosto. Todas volvieron a responder a un evento de 6 mm de precipitación al principio de noviembre, pero solamente en LS se mantuvieron en aumento.

Kummerow *et al.* (1981), encontraron que *A. fasciculatum*, *C. greggii* y *Acemispom glaber* empezaban a crecer entre el día 80 y el 120 (finales de marzo a mediados de abril); lo de *A. fasciculatum* coincide con lo encontrado a través del índice de verdor en este estudio. Otra cosa también notable que encontraron fue que las especies del chaparral de California y Baja California, tienen un periodo de crecimiento corto comparado con otros matorrales de clima mediterráneo; un ejemplo es *A. fasciculatum* para cual se registró aproximadamente 69 días de crecimiento (Kummerow *et al.*, 1981). Sin embargo, es importante distinguir entre crecimiento y verdor, como también entre crecimiento y fotosíntesis, que no necesariamente varían juntos.

## 4.5 Productividad Primaria Gruesa

La relación entre  $GPP_{GSI}$  y  $GPP_{MODIS}$  se pudo analizar sólo para 2016 (Figura 21) con los datos de Cueva *et al.* (2017). Comparaciones de  $GPP_{MODIS}$  con  $GPP_{EC}$  son comunes en la literatura debido a la importancia de validar MODIS. Aquí se encontró una relación lineal entre  $GPP_{MODIS}$  y  $GPP_{GSI}$  (con factores ajustados para aproximar  $GPP_{EC}$ ), al igual que en la literatura (Zhang *et al.*, 2005; Zhao *et al.*, 2005; Turner *et al.*, 2005, 2006; Heinsch *et al.*, 2006). Ambas estimaciones coincidieron que el mes más productivo fue el mes de abril, pero para el resto de los meses variaba entre datos de GSI y el satélite.

Las torres de flujo no son viables para el cálculo global de GPP debido a su corto alcance y a su alto costo, así como el limitado rango de condiciones topográficas para su aplicación, además de que sus estimaciones varían conforme cambia la dirección y la velocidad del viento, y sobre todo la estabilidad atmosférica; por estas razones se cree que EC puede subestimar la GPP (Zhang *et al.*, 2005; Heinsch *et al.*, 2006).

Sin embargo, el cálculo de GPP mediante NEE estimada depende de otras y más débiles cálculos de la respiración del ecosistema (Reichstein *et al.*, 2005; Barba *et al.*, 2018). No obstante,  $GPP_{EC}$  brinda oportunidades importantes para comparar los modelos del ecosistema y datos satelitales, con muy distintos limitantes y supuestos (Zhao *et al.*, 2005). Por otro lado,  $GPP_{MODIS}$  tiene otras restricciones, principalmente incertidumbres en la estimación de datos meteorológicos, que generalmente incita a una sobreestimación de la productividad, como es el caso del déficit de presión de vapor en zonas en donde el agua es limitante. Esto ha dado pie a una sobreestimación de 30% de GPP para un periodo del año (Turner *et al.*, 2005, 2006; Heinsch *et al.*, 2006). Por supuesto la interpolación de meteorología superficial

es otro tema que afectaría la estimación de FPAR, aunque relevante a GPP, está lejos del tema del presente trabajo. Por otro lado, se queda todavía sin conocer el procedimiento para asignar GPP a un pixel cuando ningún día de los ocho de muestreo y reporte, se presenta condiciones despejadas.

En la Figura 22 pudimos observar el comportamiento de la productividad gruesa del chaparral según MODIS. Las tasas varían a través de las estaciones, así como entre años y esto es una de las fortalezas del modelo MOD17A2, la habilidad de proyectar las dinámicas estacionales de la producción fotosintética (Heinsch *et al.*, 2006) de forma continua sobre el paisaje. Según  $GPP_{MODIS}$ , los matorrales de la región no están limitados a ser productivos en invierno-primavera, sino que presentan anomalías amplias por eventos esporádicos y leves de lluvia en la estación seca, hasta dos o tres veces en seis meses. Se enfatiza también la mayor productividad en El Mogor, respecto a la cuenca, correspondiente a su baja elevación y tal vez la combinación de especies. También habría que notar que en este ecosistema, aunque las condiciones de humedad del suelo sean óptimas, hay una productividad relativamente limitada en el invierno debida a la reducción del fotoperiodo (Hanes, 1977), no por la temperatura, y hasta primavera se le da mayor asignación de recursos al desarrollo del dosel.

Una parte importante de analizar los cambios de la productividad a través del año, es que son indicadores importantes para el manejo forestal y de agropastoril, pero sobre todo es clave en los modelos para relacionar los flujos de agua y energía en el ecosistema (Zhang *et al.*, 2006). Es por eso la importancia que le damos a la correlación entre el índice de verdor y GPP, que no resultó consistente entre sitios de contrastante orientación ni al contrastar un año casi normales con otro de extrema sequía.

## 4.6 Productividad Primaria Neta

Se encontró una relación lineal entre la  $NPP_{MODIS}$  y el intercambio neto del ecosistema de la torre de EC ( $R^2=0.694$ ,  $p=0.040$ ). El promedio general para toda la cuenca ( $341.51 \pm 96.80$  g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>; 67 sitios, 2008-2014) fue más bajo de lo encontrado en la literatura para matorral cerrado de MODIS (500 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> según Chapin *et al.*, 2002; 405 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> según Zhao *et al.*, 2005, respectivamente). Se cree que las mediciones en campo (EC) subestiman la NPP en alrededor de un 30% debido a que se basan generalmente en biomasa nueva, y por eso los autores creen que es mejor la estimación del satélite. En el caso del satélite se asume que el crecimiento de las raíces es proporcional 1:1 al crecimiento de los tallos, por lo que también pudiera haber una mala estimación debido a la pérdida de recursos hacia micorrizas o

rizodeposición. Turner *et al.* (2005) y Papale *et al.* (2006) mencionan que en realidad NEE puede ser subestimada durante periodos con menor turbulencia y menor flujo de aire, principalmente en la noche y como consecuencia se cree que hay un NEE sobreestimado y un secuestro de carbono subestimado en la mayoría de análisis de EC.

El principal factor que gobierna, o bien, limita la NPP es la precipitación, traducida en humedad del suelo, seguida por la temperatura (Chapin *et al.*, 2002; Nemani *et al.*, 2003). Eso lo pudimos observar al comparar por años (Figura 26), que el comportamiento de todos los sitios comparados eran similares a la precipitación anual y los datos observados concordaban con que el año 2014 fue un año más seco y menos productivo según MOD17A3 y por el contrario, el año 2010 fue el año más húmedo y fue el año más productivo, al igual que encontraron Cueva *et al.* (2017). Se recuerda que la limitación hasta 2014 es por la actual falta de disponibilidad de NPP posterior. Cualquier estimación de NPP puede ser subestimada en relación a la diferencia real entre GPP y la respiración (Chapin *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2005), pero la estimación de NPP anual satelital es la única aproximación de la realidad extensa e instrumental (a diferencia de interpolaciones estadísticas; Lieth, 1975). Permite analizar los cambios de uso de suelo, urbanización, etc. que nuestros ecosistemas están “sufriendo”, ya que NPP es sensible a estos factores (Deyong *et al.*, 2009). Por lo tanto su comparación con la alternativa instrumental pero local, covarianza de vórtices, es de suma importancia como es la validación de las bases del modelo.

Por último, se hace hincapié en la relación interesante de NPP con respecto a la elevación: mientras mayor elevación, menor productividad, dentro de una cuenca de menos de 5000 km<sup>2</sup> y menos de 2000 m rango de elevación. Muy pocos artículos mencionan a la elevación como un factor. Un ejemplo es Girardin *et al.* (2010), el cual no encontró tal efecto en un bosque tropical del Amazonas. Los análisis globales de NPP refieren directamente a precipitación y temperatura, sin puntualizar o separar su relación con elevación (por ej. Nemani *et al.*, 2003). Desafortunadamente, la cuenca de Todos Santos todavía carece de una red mínima de estaciones meteorológicas. Sin embargo es relevante notar la consistente posición de El Mogor sobre el rango alto de la variación mensual de GPP (Figura 23) y que algunas especies típicas de bajas elevaciones, como *Artemisia californica*, *Bahiopsis laciniata* y *Salvia munzii*, destacan por capacidad productiva a nivel hoja aunque tienden a ser caducifolias.

## 4.7 Resumen

Los distintos métodos para estimar la productividad del ecosistema tienen sus limitaciones, como la mala clasificación o la generalización de valores, para el caso del satélite, la necesidad de mantenimiento constante y errores de programación para el caso de EC o la mala representación (o subestimación) del ecosistema en el caso de las mediciones en campo. En este trabajo, al igual que en la literatura, se encontró una relación lineal entre métodos, que a pesar de que no necesariamente sea una relación estrecha, significa que los tres métodos son verisímiles entre sí como estimadores de la productividad, aunque no con alta precisión.

Es bueno que los métodos globales se encuentren en constante validación, pero es importante que no solamente el modelo en general se esté revisando, ya que se encontraron diferencias significativas entre los parámetros analizados en este estudio, se sugiere que los promedios para cada ecosistema sean ponderados por las especies con mayor cobertura y representación. Para el caso del índice de área foliar, se obtuvieron valores muy distintos, pero ambos tuvieron el mismo comportamiento para la misma área, lo cual indica que es necesario escalar las mediciones, a un área más pequeña (en el caso del satélite) o más grande (en el caso de las estimaciones terrestres).

Dentro del ecosistema del chaparral, la razón masa-área de las hojas fue muy variante, así como la eficiencia de uso de luz, indicando las distintas formas de crecimiento y asignación de recursos de las especies, mostrando así que el efecto de la diversidad funcional de las plantas sobre estimaciones de la productividad en distintos modelos, si marca una diferencia entre ellos.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

El modelo de MODIS es un buen estimador de la productividad global y el hecho de que se hagan validaciones con métodos más simples le da un mayor peso. La torre de covarianza de vórtices es una herramienta útil y sensible que brinda información muy importante y complementaria a los modelos más complejos. Por otro lado, los modelos más simples brindan información relevante de variación estacional y diaria de una pequeña parte del sistema. La convergencia de estas tres escalas es ideal para una estimación más confiable de la productividad.

La resolución espacial de los productos de MODIS tiene ventajas, como es el alcance global y el fácil procesamiento y disponibilidad, pero dificulta el entendimiento y manejo de los ecosistemas en las regiones de serranías o montañas; los resultados de este trabajo sugieren que lo ideal sería que se sigan utilizando métodos complementarios a los satélites y covarianza de vórtices. A pesar de las diferencias entre los parámetros biológicos que encontramos, lo ideal sería también que el modelo de MODIS validara constantemente las variables fisiológicas, no obstante, son tantas variables y algunas de ellas son tan complejas, que es muy poco probable que se haga un mejoramiento de la información o de la clasificación sobre el mismo modelo.

Los modelos globales de la productividad (MOD17A2/A3), conllevan a errores sistemáticos, no calibrados, al representar a la vegetación mediante parámetros con valores fijos según sólo 11 perfiles. En un mismo tipo de vegetación los valores pueden ser distintos entre regiones y localidades, como entre especies de un mismo sitio. El sesgo en la abundancia relativa de las especies justifica el uso de pocos perfiles fisiológicos para caracterizar una región; sin embargo, es importante mencionar que las discordancias entre estimaciones satelitales y terrestres de la productividad, no solamente se deben a cuestiones de escala, o generalización, si no a complicaciones desconocidas o errores en las mediciones. Es posible que con el avance de métodos estadísticos y con el incremento de trabajos que comparen o validen los modelos satelitales, se pueda mejorar la precisión de las estimaciones, no necesariamente aumentando el número de biomas, pero posiblemente con factores de corrección que puedan acercarse a valores reales de la productividad de subecosistemas tales como el matorral de clima mediterráneo de California y Baja California.

## Literatura citada

---

- Aguilar Zavaleta, E.I. 2016. Distribución de incendios y recuperación de matorrales en el noroeste de Baja California. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 66 pp.
- Baldocchi, D.D. 2003. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology* 9(4):479-492.
- Barba, J., Cueva, A., Bahn, M., Barron-Gafford, G.A., Bond-Lamberty, B., Hanson, P.J., Jaimes, A., Kulmala, L., Pumpanen, J., Scott, R.L., Wohlfahrt, G. & Vargas, R. 2018. Comparing ecosystem and soil respiration: Review and key challenges of tower- based and soil measurements. *Agricultural and Forest Meteorology* 249:434-443.
- Botkin, D.B., Janak, J.F. & Wallis, J.R. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology* 60:849-872.
- Brouwers, N. C. & Coops, N. C. 2016. Decreasing net primary production in forest and shrub vegetation across southwest Australia. *Ecological Indicators* 66: 10-19.
- Burba, G. 2013. Eddy Covariance Method for Scientific, Industrial, Agricultural and Regulatory Applications. LI-COR Biosciences, Lincoln.
- Cardinale, B. J., Wright, J. P., Cadotte, M. W., Carroll, I. T., Hector, A., Srivastava, D. S., Loreau, M., & Weis, J. J. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(46): 18123-18128.
- Chapin, F.S., Matson, P.A., Mooney, H.A. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York.
- Cheng, Y.F., Gamon, J.A., Fuentes, D.A., Mao, Z., Sims, D.A., Qiu, H.-L., Claudio, H., Huete, A. & Rahman, A.F. 2006. A multi-scale analysis of dynamic optical signals in a Southern California chaparral ecosystem: A comparison of field, AVIRIS and MODIS data. *Remote Sensing of Environment* 103(3): 369-378.
- Colwell, R.K. & Elsensohn, J.E. 2014. EstimateS turns 20: statistical estimation of species richness and shared species from samples, with non-parametric extrapolation. *Ecography* 37:609-613.
- Cramer, W., Kicklighter, D.W., Bondeau, A., Iii, B.M., Churkina, G., Nemry, B., Ruimy, A., Schloss, A.L. and Model, P.O.T.P.N. 1999. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. *Global Change Biology* 5(S1):1-15.
- Cueva, A., Bullock, S.H., Méndez-Alonzo, R., López-Reyes, E. & Vargas, R. 2017. Modelación de la productividad primaria bruta diaria mediante cámaras digitales y datos meteorológicos. Pp. 25-29 en Paz, F. Torres, R., & Velázquez, A. (eds.), *Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México. Síntesis a 2017*. Programa Mexicano de Carbono, CICESE, UABC, Ensenada.

- Cueva, A., Bullock, S.H., Méndez-Alonzo, R., López-Reyes, E., & Vargas, R. no publi. Gross primary productivity in a dryland ecosystem: models with greenness, meteorological factors and a proxy of foliage senescence
- Del Toro Guerrero, F.J., Hinojosa-Corona, A., & Kretschmar, T.G. 2016. A comparative study of NDVI values between North-and South-facing slopes in a semiarid mountainous region. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing* 9(12): 5350-5356.
- Del Toro-Guerrero, F. J. D., &Kretschmar, T. G. 2016. Identificación de periodos de sequía histórica en una región de clima tipo semiárido mediterráneo. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 7(6): 1311-1320.
- Deyong, Y., Hongbo, S., Peijun, S., Wenquan, Z., &Yaozhong, P. 2009. How does the conversion of land cover to urban use affect net primary productivity? A case study in Shenzhen city, China. *Agricultural and Forest Meteorology* 149(11): 2054-2060.
- Díaz, S., & Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology &Evolution* 16(11):646-655.
- Epling, C. & Lewis, H. 1942. The centers of distribution of the chaparral and coastal sage associations. *American Midland Naturalist* 10:445-462.
- Escoto-Rodríguez, M., Smith, S.V. &Bullock, S.H. 2009. Lateral versus vertical carbon fluxes in Baja California, México. *Flux Letter* 2(4): 13-15.
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281(5374): 237-240.
- Flombaum, P. & Sala, O. E. 2008. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(16): 6087-6090.
- Franco-Vizcaíno, E., & Sosa-Ramírez, J. 1997. Soil properties and nutrient relations in burned and unburned Mediterranean-climate shrublands of Baja California, Mexico. *Acta Oecologica* 18(4): 503-517.
- Franklin, J. 1998. Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables. *Journal of Vegetation Science* 9: 733-748.
- Friedl, M.A., Sulla-Menashe, D., Tan, B., Schneider, A., Ramankutty, N., Sibley, A. & Huang, X. 2010. MODIS Collection 5 global land cover: Algorithm refinements and characterization of new datasets. *Remote Sensing of Environment* 114(1): 168-182.
- Galmés, J., Medrano, H., & Flexas, J. 2007. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytologist* 175(1): 81-93.
- García Moreno, R. 2006. Desarrollo de una metodología para la medición de la rugosidad superficial del suelo. Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Madrid. 120 pp.
- Gilmanov, T. G., Aires, L., Barcza, Z., Baron, V. S., Belelli, L., Beringer, J., Billesbach, D., Bonal, D., Bradford, J., Ceschia, E., Cook, D., Corradi, C., Frank, A., Gianelle, D., Gimeno, C., Gruenwald, T., Haiqiang Guo, Hanan, N., Guangsheng Zhou. 2010. Productivity, respiration, and light-response parameters of

world grassland and agroecosystems derived from flux-tower measurements. *Rangeland Ecology & Management* 63(1): 16-39.

- Girardin, C. A. J., Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Mamani, M., Huaraca Huasco, W., Durand, L., Feeley, K.J., Rapp, J., Silva-Espejo, J.E., Silman, M., Salinas, N & Whittaker, R.J. 2010. Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology* 16(12): 3176-3192.
- Gokhale, B. & Weber, K.T. 2010. Correlation between MODIS LAI, GPP, PsnNet, and FPAR and Vegetation Characteristics of Three Sagebrush-Steppe Sites in Southeastern Idaho. Pp. 75-86 en Weber, K.T. & Davis, K. (eds.). *Final Report: Forecasting Rangeland Condition with GIS in Southeastern Idaho (NNG06GD82G)*.
- González Botello, M. Á. & Bullock, S.H. 2012. Erosion-reducing cover in semi-arid shrubland. *Journal of Arid Environments* 84(9): 19-25.
- Grier, C. G., & Running, S. W. 1977. Leaf area of mature northwestern coniferous forests: relation to site water balance. *Ecology* 58(4): 893-899.
- Hanes, T. 1977. California Chaparral. Pp. 139-174 en: Di Castri F., Goodall D. & Specht R. (eds.), *Ecosystems of the World. Volume 11. Mediterranean-Type Shrublands*. Elsevier Scientific, Netherlands.
- Heinsch, F. A., Reeves, M., Votava, P., Kang, S., Milesi, C., Zhao, M., Glassy, J., Jolly, W. M., Loehman, R., Bowker, C. F., Kimball, J. S., Nemani, R. R. & Running, S.W. (2003). GPP and NPP (MOD17A2/A3) Products NASA MODIS Land Algorithm. *MOD17 User's Guide*, 1-57.
- Heinsch, F. A., Zhao, M., Running, S. W., Kimball, J. S., Nemani, R. R., Davis, K. J., Bolstad, P. V., Cook, B. D., Desai, A. R., Ricciuto, D. M., Law, B. E., Oechel, W. C., Kwon, H., Luo, H., Wofsy, S.C., Dunn, A.L., Munger, J. W., Baldocchi, D. D., Xu, L., Hollinger, D. Y., Richardson, A. D., Stoy, P. C., Siqueira, M. B. S., Monson, R. K., Burns, S. P. & Flanagan, L. B. 2006. Evaluation of remote sensing based terrestrial productivity from MODIS using regional tower eddy flux network observations. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 44(7): 1908-1925.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15): 1965-1978.
- Jacobson, M.B., Stoner, W.A., & Richards, S.P. 1981. Models of plant and soil processes. Pp. 287-368 en: Miller, P.C. (ed.), *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Springer, Berlin.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P. B., Wright, I. J., Cornelissen, J. H. C., Violle, C., Harrison, S. P., Bodegom, P. M. V., Reichstein, M., Enquist, B. J., Soudzilovskaia, N. A., Ackerly, D. D., Anand, M., Atkin, O., Bahn, M., Baker, T. R., Baldocchi, D., Bekker, R., Blanco, C., Blonder, B., Bond, W. J., Bradstock, R., Bunker, D. E., Casanoves, F., Cavender-Bares, J., Chambers, J. Q., Chapin, F. S., Chave, J., Coomes, D., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Dobrin, B. H., Duarte, L., Durka, W., Elser, J., Esser, G., Estiarte, M., Fagan, W. F., Fang, J., Fernández-Méndez, F., Fidelis, A., Finegan, B., Flores, O., Ford, H., Frank, D., Freschet, G. T., Fyllas, N. M., Gallagher, R. V., Green, W. A., Gutierrez, A. G., Hickler, T., Higgins, S., Hodgson, J. G., Jalili, A., Jansen, S., Joly, C., Kerkhoff, A. J., Kirkup, D., Kitajima, K., Kleyer, M., Klotz, S., Knops, J. M. H., Kramer, K., Kühn, I., Kurokawa, H., Laughlin, D., Lee, T. D., Leishman, M., Lens, F., Lenz, T., Lewis, S. L., Lloyd, J., Llusia, J., Louault, F., Ma, S., Mahecha, M. D., Manning, P., Massad, T., Medlyn, B., Messier, J., Moles, A. T., Müller, S. C., Nadrowski, K., Naeem, S., Niinemets, Ü., Nollert, S., Nüske, A., Ogaya, R., Oleksyn, J.,

- Onipchenko, V. G., Onoda, J., Ordoñez, G., Overbeck, G., Ozinga, W. A., Patiño, S., Paula, S., Pausas, J. G., Peñuelas, J., Phillips, O. L., Pillar, V., Poorter, H., Poorter, L., Poschlod, P., Prinzing, A., Proulx, R., Rammig, A., Reinsch, S., Reu, B., Sack, L., Salgado-Negret, B., Sardans, J., Shiodera, S., Shipley, B., Siefert, A., Sosinski, E., Soussana, J.-F., Swaine, E., Swenson, N., Thompson, K., Thornton, P., Waldram, M., Weiher, E., White, M., White, S., Wright, S. J., Yguel, B., Zaehle, A. E., Zanne, A. E. & Wirth, C. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905-2935.
- Kummerow, J., Krause, D., & Jow, W. 1977. Root systems of chaparral shrubs. *Oecologia* 29(2): 163-177.
- Kummerow, J., Montenegro, G., & Krause, D. 1981. Biomass, phenology, and growth. Pp. 69-96 en: Miller, P.C. (ed.), *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Springer, New York.
- Kurc, S.A. & Benton, L.M. 2010. Digital image-derived greenness links deep soil moisture to carbon uptake in a creosotebush-dominated shrubland. *Journal of Arid Environments* 74(5):585-594.
- Lambers, H., Chapin III, F. S., & Pons, T. L. 2008. Photosynthesis. Pp. 11-99 en: *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York.
- León, E., Vargas, R., Bullock, S., López, E., Panosso, A. R., & La Scala Jr, N. 2014. Hot spots, hot moments, and spatio-temporal controls on soil CO<sub>2</sub> efflux in a water-limited ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 77:12-21.
- LI-COR Biosciences. 2009. LAI-2200 Plant Canopy Analyzer. Instruction Manual. LI-COR Biosciences, Lincoln.
- LI-COR Biosciences. 2012. Using the LI-6400/LI-6400XT Portable Photosynthesis System. Version 6. LI-COR Biosciences, Lincoln.
- Lieth, H. 1975. Modeling the primary productivity of the world. Pp. 237-263 en: Lieth, H. & Whittaker, R.H. (eds.), *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, New York.
- Luo, H., Oechel, W.C., Hastings, S.J., Zulueta, R., Qian, Y. & Kwon, H. 2007. Mature semiarid chaparral ecosystems can be a significant sink for atmospheric carbon dioxide. *Global Change Biology* 13:386-396.
- Lymburner, L., Beggs, P. J., & Jacobson, C. R. 2000. Estimation of canopy-average surface-specific leaf area using Landsat TM data. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 66(2): 183-192.
- Madani, N., Kimball, J.S., Affleck, D.L., Kattge, J., Graham, J., Bodegom, P.M., Reich, P.B. & Running, S.W. 2014. Improving ecosystem productivity modeling through spatially explicit estimation of optimal light use efficiency. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences* 119(9):1755-1769.
- Meentemeyer, R., Moody, A. & Franklin, J. 2001. Landscape-scale patterns of shrub-species abundance in California chaparral: the role of topographically mediated resource gradients. *Plant Ecology* 156(1):19-41.
- Migliavacca, M., Galvagno, M., Cremonese, E., Rossini, M., Meroni, M., Sonnentag, O., Cogliati, S., Manca, G., Diotri, F., Busetto, L. & Cescatti, A. 2011. Using digital repeat photography and eddy covariance data to model grassland phenology and photosynthetic CO<sub>2</sub> uptake. *Agricultural and Forest Meteorology* 151(10):1325-1337.

- Miller, P. C., & Poole, D. K. 1979. Patterns of water use by shrubs in southern California. *Forest Science* 25(1): 84-98.
- Monteith, J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9(3):747-766.
- Moore, C.E., Beringer, J., Evans, B., Hutley, L.B. & Tapper, N.J. 2017. Tree-grass phenology information improves light use efficiency modelling of gross primary productivity for an Australian tropical savanna. *Biogeosciences* 14(1):111-129.
- Moreno, J. M., & Oechel, W. 1995. *Global Change and Mediterranean-type Ecosystems*. Springer-Verlag, New York.
- Myneni, R., Knyazikhin, Y., & Park, T. 2015. MOD15A2H MODIS/Terra Leaf Area Index/FPAR 8-Day L4 Global 500 m SIN Grid V006. NASA EOSDIS Land Processes DAAC. Available online: [https://lpdaac.usgs.gov/dataset\\_discovery/modis/modis\\_products\\_table/mod15a2h\\_v006](https://lpdaac.usgs.gov/dataset_discovery/modis/modis_products_table/mod15a2h_v006) (accessed on 16 October 2016).
- Nemani, R. R., Keeling, C. D., Hashimoto, H., Jolly, W. M., Piper, S. C., Tucker, C. J., Myneni, R. B. & Running, S. W. 2003. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science* 300(5625): 1560-1563.
- Oechel, W. C., & Lawrence, W. 1981. Carbon allocation and utilization. Pp. 185-235 en: Miller, P.C. (ed.), *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Springer, New York.
- Papale, D., Reichstein, M., Aubinet, M., Canfora, E., Bernhofer, C., Kutsch, W., Longdoz, B., Rambal, S., Valentini, R., Vesala, T. & Yakir, D. 2006. Towards a standardized processing of Net Ecosystem Exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation. *Biogeosciences* 3(4):571-583.
- Peng, D., Wu, C., Zhang, B., Huete, A., Zhang, X., Sun, R., Lei, L., Huang, W., Liu, L., Li, J., Luo, S. & Fang, B. 2016. The influences of drought and land-cover conversion on inter-annual variation of NPP in the Three-North Shelterbelt Program zone of China based on MODIS data. *PLoS One* 11(6): e0158173.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., van der Heijden M. G. A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S. & Cornelissen, J. H. C. 2016. Corrigendum to: new handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 64(8): 715-716.
- Poulter, B., Ciais, P., Hodson, E., Lischke, H., Maignan, F., Plummer, S. & Zimmermann, N. E. 2011. Plant functional type mapping for earth system models. *Geoscientific Model Development* 4(4): 993-1010.
- Poulter, B., Frank, D., Ciais, P., Myneni, R.B., Andela, N., Bi, J., Broquet, G., Canadell, J.G., Chevallier, F., Liu, Y.Y., & Running, S.W. 2014. Contribution of semi-arid ecosystems to interannual variability of the global carbon cycle. *Nature* 509(7502):600-603.

- Richardson, A. D., Jenkins, J. P., Braswell, B. H., Hollinger, D. Y., Ollinger, S. V., & Smith, M. L. 2007. Use of digital webcam images to track spring green-up in a deciduous broadleaf forest. *Oecologia* 152(2): 323-334.
- Reichstein, M., Falge, E., Baldocchi, D., Papale, D., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Gilmanov, T., Granier, A., Grünwald, T., Havránková, K., Ilvesniemi, H., Janous, D., Knohl, A., Laurila, T., Lohila, A., Loustau, D., Matteucci, G., Meyer, T., Miglietta, F., Ourcival, J. M., Pumpanen, J., Rambal, S., Rotenberg, E., Sanz, M., Tenhunen, J., Seufert, G., Vaccari, F., Vesala, T., Yakir, D. & Valentini, R. 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology* 11(9): 1424-1439.
- Running, S.W., Nemani, R.R., Heinsch, F.A., Zhao, M., Reeves, M. & Hashimoto, R. 2004. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *Bioscience* 54(6):547-560.
- Running, S.W. & Hunt Jr, E.R. 1993. Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, BIOME-BCG, and an application for global-scale models. Pp. 141-158 en: Ehleringer, J.R & Field, C.B. (eds.), *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*. Academic Press Inc., San Diego.
- Running, S. W., & Zhao, M. 2015. User's Guide. Daily GPP and Annual NPP (MOD17A2/A3) Products. NASA Earth Observing System MODIS Land Algorithm. [http://ntsg.umd.edu/sites/ntsg.umd.edu/files/modis/MOD17UsersGuide2015\\_v3.pdf](http://ntsg.umd.edu/sites/ntsg.umd.edu/files/modis/MOD17UsersGuide2015_v3.pdf).
- Schneider, C. A., Rasband, W. S. & Eliceiri, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9(7): 671-675.
- Schulze, E., Kelliher, F. M., Korner, C., Lloyd, J., & Leuning, R. 1994. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25(1): 629-662.
- Siordia-González, N. 2015. Modelado de la distribución potencial de dos especies de ardillas en la península de Baja California: *Tamias obscurus* y *Xerospermophilus tereticaudus*. Tesis de M.C., Ensenada.
- Sjöström, M., Zhao, M., Archibald, S., Arneth, A., Cappelaere, B., Falk, U., De Grandcourt, A., Hanan, N., Kergoat, L., Kutsch, W. & Merbold, L. 2013. Evaluation of MODIS gross primary productivity for Africa using eddy covariance data. *Remote Sensing of Environment* 131:275-286.
- Smart, S. M., Glanville, H. C., Blanes, M. D. C., Mercado, L. M., Emmett, B. A., Jones, D. L., Cosby, B. J., Marrs, R.H., Botler, A., Marshall, M.R. & Reinsch, S. 2017. Leaf dry matter content is better at predicting above-ground net primary production than specific leaf area. *Functional Ecology* 31(6): 1336-1344.
- Smith, S.V., Bullock, S.H., Hinojosa-Corona, A., Franco-Vizcaíno, E., Escoto-Rodríguez, M., Kretschmar, T.G., Farfán, L.M. & Salazar-Ceseña, J.M. 2007. Soil Erosion and its Potential Significance for Carbon Fluxes in a Mountainous Mediterranean—Climate Watershed. *Ecological Applications* 17(5):1379-1387.
- Steward, D., & Webber, P. J. 1981. The plant communities and their environments. Pp. 43-68 en: Miller, P.C. (ed.), *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Springer, New York.

- Swinbank, W.C. 1951. The measurement of vertical transfer of heat and water vapor by eddies in the lower atmosphere. *Journal of Meteorology* 8(3): 135-145.
- Tenhunen, J. D., Serra, A. S., Harley, P. C., Dougherty, R. L., & Reynolds, J. F. 1990. Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought. *Oecologia* 82(3): 381-393.
- Tellechea Robles, L. E. 2017. Comparación de la hidrofobicidad de la cutícula foliar en las plantas de tres humedales costeros de Baja California, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 73 pp.
- Turner, D.P., Ritts, W.D., Cohen, W.B., Maeirsperger, T.K., Gower, S.T., Kirschbaum, A.A., Running, S.W., Zhao, M., Wofsy, S.C., Dunn, A.L., Law, B.E., Campbell, J.L., Oechel, W.C., Kwon, H.J., Meyers, T.P., Small, E.E., Kurc, S.A. & Gamon, J.A. 2005. Site-level evaluation of satellite-based global terrestrial gross primary production and net primary production monitoring. *Global Change Biology* 11 (4): 666-684.
- Turner, D.P., Ritts, W.D., Cohen, W.B., Gower, S.T., Running, S.W., Zhao, M., Costa, M.H. Kirschbaum, A.A., Ham, J.M., Saleska, S.R., & Ahl, D.E. 2006. Evaluation of MODIS NPP and GPP products across multiple biomes. *Remote Sensing of Environment* 102(3-4):282-292.
- Westman, W.E. 1983. Xeric mediterranean-type shrubland associations of alta and Baja California and the community/continuum debate. *Vegetatio* 52:3-19.
- White, M., P. Thornton, Running, S.W. & Nemani, R.R. 2000. Parameterization and Sensitivity Analysis of the BIOME-BGC Terrestrial Ecosystem Model: Net Primary Production Controls. *Earth Interactions* 4:003.
- Whittaker, R.H. & Marks, P.L. 1975. Methods of Assessing Terrestrial Productivity. Pp. 55-118 en Lieth, H. & Whittaker, R.H. (eds.), *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer, Berlin.
- Xia, L., Wang, F., Mu, X., Jin, K., Sun, W., Gao, P. & Zhao, G. 2015. Water use efficiency of net primary production in global terrestrial ecosystems. *Journal of Earth System Science* 124(5): 921-931.
- Yuan, W., Cai, W., Liu, S., Dong, W., Chen, J., Arain, M. A., Blanken, P. D., Cescatti, A., Wohlfahrt, G., Georgiadis, T., Genesio, L., Gianelle, D., Grelle, A., Kiely, G., Knohl, A., Liu, D., Marek, M. V., Merbold, L., Montagnani, L., Panferov, O., Peltoniemi, M., Rambal, S., Raschi, A., Varlagin, A. & Xia, J. 2014. Vegetation-specific model parameters are not required for estimating gross primary production. *Ecological Modelling* 292: 1-10.
- Zedler, P. H. 1995. Plant life history and dynamic specialization in the chaparral/coastal sage shrub flora in southern California. Pp. 89-115 en: Kalin Arroyo, M.T. & Zedler, P.H. (eds.), *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia*. Springer, New York.
- Zhang, L., Wylie, B., Loveland, T., & Ji, L. 2005. Comparative analysis of GPP products estimated from an empirical model and MODIS. ASPRS Conference Pecora 16 "Global Priorities in Land Remote Sensing", October 23 – 27, 2005. ASPRS, Sioux Falls.
- Zhao, M., Heinsch, F.A., Nemani, R.R. & Running, S.W. 2005. Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set. *Remote Sensing of Environment* 95:164–176.

## ANEXOS

**Tabla 2. Estaciones meteorológicas.** Coordenadas, elevación y precipitación anual (noviembre a octubre) promedio de datos disponibles (al menos 20 años) entre 1949 y 2014.

| Nombre              | Latitud | Longitud  | Elevación<br>(m) | Precipitación<br>Promedio (mm) |
|---------------------|---------|-----------|------------------|--------------------------------|
| Ensenada            | 31.8916 | -116.6030 | 39               | 255                            |
| Ejido México        | 31.0722 | -116.2067 | 56               | 196                            |
| San Vicente         | 31.3289 | -116.2484 | 110              | 216                            |
| Santo Tomas         | 31.5519 | -116.4069 | 163              | 268                            |
| Ejido Uruapan       | 31.6220 | -116.4424 | 185              | 296                            |
| El Carrizo          | 32.4801 | -116.6988 | 288              | 245                            |
| Valle de las Palmas | 32.3700 | -116.6202 | 293              | 209                            |
| Agua Caliente       | 32.1124 | -116.4639 | 384              | 274                            |
| Ejido Carmen Serdán | 32.2438 | -116.5848 | 457              | 285                            |
| La Puerta           | 32.5451 | -116.6789 | 471              | 351                            |
| El Hongo            | 32.5149 | -116.3047 | 1055             | 316                            |

**Tabla 3. Información de los sitios extensivos de la Cuenca de Todos santos.** El valor de NPP representa el promedio del sitio de los años 2008-2014.

| Sitio | Latitud  | Longitud   | Elevación (m) | Pendiente (°) | Rugosidad | Aspecto | NPP (g C m <sup>-2</sup> yr <sup>-1</sup> ) |
|-------|----------|------------|---------------|---------------|-----------|---------|---------------------------------------------|
| 1     | 32.03306 | -116.58783 | 427           | 21.5          | 22.271061 | 320     | 460.5                                       |
| 2     | 32.03516 | -116.58297 | 442           | 24.5          | 34.17601  | 131     | 448.2                                       |
| 3     | 31.99584 | -116.69759 | 344           | 23            | 17.406891 | 178     | 446.2                                       |
| 4     | 32.00042 | -116.70611 | 334           | 9             | 13.56466  | 288     | 507.6                                       |
| 5     | 31.99722 | -116.71138 | 352           | 19            | 29.35984  | 95      | 476.6                                       |
| 6     | 32.18696 | -116.49117 | 531           | 29.5          | 25.65151  | 193     | 308.4                                       |
| 7     | 32.19941 | -116.46069 | 631           | 29            | 38.561642 | 0       | 265.1                                       |
| 8     | 32.20134 | -116.45878 | 643           | 32.5          | 28.495609 | 192     | 259.9                                       |
| 9     | 31.92366 | -116.68176 | 104           | 20            | 7.348469  | 141     | 467.6                                       |
| 10    | 31.98880 | -116.77562 | 563           | 7             | 8.717798  | 340     | 527.1                                       |
| 11    | 31.98787 | -116.78065 | 371           | 9             | 10.81665  | 167     | 527                                         |
| 12    | 32.10029 | -116.81872 | 81.8          | 7             | 6.324555  | 10      | 513.9                                       |
| 13    | 32.10834 | -116.85157 | 125           | 9             | 10.63015  | 216     | 524.5                                       |
| 14    | 31.99495 | -116.78490 | 365           | 8.5           | 21.35416  | 65      | 571.8                                       |
| 15    | 31.79935 | -116.06654 | 1106          | 2.5           | 7.937254  | 15      | 282.2                                       |
| 16    | 31.78539 | -116.08351 | 1081          | 23.5          | 37.920971 | 190     | 294.6                                       |
| 17    | 31.90629 | -116.09673 | 1160          | 5.5           | 11.61895  | 109     | 292.2                                       |
| 18    | 31.90762 | -116.11733 | 1049          | -             | 8.062258  | 335     | 278.8                                       |
| 19    | 31.91471 | -116.16995 | 817           | 1.5           | 2.236068  | 231     | 267.3                                       |
| 20    | 31.92229 | -116.07100 | 1318          | 3.5           | 5.656854  | 262     | 264.2                                       |
| 21    | 31.93368 | -116.05598 | 1358          | 4             | 5.385165  | 219.5   | 285.1                                       |
| 22    | 31.96428 | -115.99064 | 1590          | 5             | 6.928203  | 240     | 266.7                                       |
| 23    | 31.96544 | -115.98818 | 1605          | 2.5           | 3.464102  | 240     | 266.7                                       |
| 24    | 31.99524 | -116.00362 | 1490          | 21            | 4.89898   | 50      | 271.8                                       |
| 25    | 31.98254 | -116.23503 | 772           | 15.5          | 14.96663  | 151     | 228.5                                       |
| 26    | 31.98591 | -116.23678 | 766           | 27            | 9.69536   | 338     | 247.9                                       |
| 27    | 31.98584 | -116.24564 | 710           | 2             | 3.316625  | 320     | 292.2                                       |
| 28    | 31.98735 | -116.24368 | 720           | 6.5           | 2.645751  | 200     | 272.1                                       |
| 29    | 32.03569 | -116.30618 | 806           | 23            | 12.49     | 273     | 253.5                                       |
| 30    | 32.02325 | -116.30544 | 719           | 1.75          | 10.0995   | 197.1   | 324.1                                       |
| 31    | 31.71921 | -116.19138 | 894           | 9             | 7.416198  | 20      | 343.5                                       |
| 32    | 31.72340 | -116.19951 | 860           | 3             | 3.316625  | 33.5    | 358.4                                       |
| 33    | 31.78462 | -116.25074 | 717           | 13            | 7.81025   | 115     | 274.6                                       |
| 34    | 31.75659 | -116.27082 | 797           | 32.5          | 52.345009 | 7       | 436.1                                       |
| 35    | 31.76384 | -116.26149 | 732           | 26.5          | 36.78315  | 194     | 365                                         |
| 36    | 31.78540 | -116.24851 | 721           | 16.5          | 18.76166  | 247     | 263.9                                       |
| 37    | 31.89409 | -116.32086 | 815           | 22.5          | 18.86796  | 301     | 332.9                                       |
| 38    | 31.89985 | -116.33024 | 843           | 10.5          | 9.486833  | 216     | 356.7                                       |
| 39    | 31.97240 | -116.38599 | 928           | 18            | 15.77973  | 148     | 360.1                                       |

|    |          |            |      |      |           |     |       |
|----|----------|------------|------|------|-----------|-----|-------|
| 40 | 31.95388 | -116.36874 | 908  | 28   | 25.159497 | 153 | 521.8 |
| 41 | 31.95639 | -116.36958 | 910  | 21   | 21.794491 | 273 | 384.8 |
| 42 | 31.97114 | -116.38403 | 916  | 27   | 11.83216  | 320 | 360.1 |
| 43 | 32.02957 | -116.18076 | 1090 | 14   | 5.477226  | 101 | 331.7 |
| 44 | 32.02950 | -116.17911 | 1095 | 11   | 2.828427  | 288 | 331.7 |
| 45 | 32.03199 | -116.18218 | 1100 | 22.5 | 2         | 349 | 331.7 |
| 46 | 32.11760 | -116.16784 | 1287 | 25   | 4.690416  | 249 | 303.4 |
| 47 | 32.10594 | -116.17470 | 1280 | 2.5  | 2.44949   | 278 | 319.8 |
| 48 | 32.10383 | -116.17569 | 1273 | 1.5  | 3.162278  | 260 | 326.5 |
| 49 | 32.09990 | -116.20570 | 1185 | 3.5  | 3.872983  | 180 | 254.7 |
| 50 | 32.10383 | -116.21632 | 1173 | 15   | 6.855655  | 315 | 271.4 |
| 51 | 32.03460 | -116.18801 | 1102 | 3    | 2.828427  | 78  | 306.4 |
| 52 | 32.03466 | -116.18958 | -    | -    | 3         | 304 | 293.3 |
| 53 | 32.03118 | -116.18164 | 1112 | 10   | 0         | 198 | 331.7 |
| 54 | 32.00394 | -116.14015 | 1069 | 11   | 3.464102  | 145 | 289.3 |
| 55 | 32.00009 | -116.13741 | 1068 | 50   | 6         | 261 | 289.3 |
| 56 | 31.89172 | -115.99901 | 1449 | 7    | 17.635189 | 230 | 282.1 |
| 57 | 31.89486 | -115.99874 | 1489 | 29   | 17.406891 | 215 | 274.9 |
| 58 | 31.96236 | -116.02903 | 1466 | 24   | 7.874008  | 75  | 313.7 |
| 59 | 32.01981 | -115.93428 | 1665 | 3.5  | 1.732051  | 255 | 210.6 |
| 60 | 32.03946 | -115.93152 | 1670 | 5    | 4.358899  | 210 | 209.8 |
| 61 | 32.03946 | -115.94304 | 1705 | 5.3  | 3.872983  | 90  | 212   |
| 62 | 32.01480 | -115.91104 | 1736 | 16   | 3.464102  | 104 | 170.9 |
| 63 | 32.13131 | -116.54114 | 49   | 20   | 21.26029  | 208 | 343.9 |
| 64 | 32.12455 | -116.54741 | 506  | 15.5 | 10.86278  | 347 | 380.1 |
| 65 | 32.13073 | -116.55037 | 518  | 22   | 21.817419 | 350 | 399.1 |
| 66 | 32.01380 | -116.3618  | 407  | 7.5  | 10.24695  | 275 | 526.4 |
| 67 | 32.02982 | -116.60449 | 455  | 30   | 33.27161  | 345 | 526.4 |

**Tabla 4. Información de las especies que se tomaron del estudio de González-Botello & Bullock (2012).**

| Clave | Especie                                    | Altura (cm)     | Frecuencia | Cobertura (%) |
|-------|--------------------------------------------|-----------------|------------|---------------|
| Acgl  | <i>Acmispon glaber</i>                     | 66.91 ± 29.49   | 15         | 2.01          |
| Adfa  | <i>Adenostoma fasciculatum</i>             | 134.49 ± 69.16  | 34         | 26.34         |
| Adsp  | <i>Adenostoma sparsifolium</i>             | 215.20 ± 77.46  | 19         | 16.62         |
| Argl  | <i>Arctostaphylos glandulosa</i>           | 164.10 ± 71.35  | 5          | 1.80          |
| Arcto | <i>Arctostaphylos sp</i>                   | -               | 1          | 0.03          |
| Arca  | <i>Artemisia californica</i>               | 75.14 ± 41.22   | 8          | 2.02          |
| Bala  | <i>Bahiopsis laciniata</i>                 | 71.87 ± 20.65   | 11         | 4.20          |
| Cegr  | <i>Ceanothus greggii</i>                   | 147.49 ± 87.03  | 16         | 5.93          |
| Ceol  | <i>Ceanothus tomentosus ssp. olivaceus</i> | 200.98 ± 83.25  | 6          | -             |
| Cndu  | <i>Cneoridium dumosum</i>                  | 90.20 ± 87.03   | 6          | 0.55          |
| Epca  | <i>Ephedra californica</i>                 | 85.00 ± 16.83   | 3          | 0.30          |
| Erse  | <i>Eriodictyon sessilifolium</i>           | 217.00 ± 56.60  | 2          | 0.56          |
| Ertr  | <i>Eriodictyon trichocalyx</i>             | 130.27 ± 46.82  | 4          | 0.64          |
| Erfa  | <i>Eriogonum fasciculatum</i>              | 78.00 ± 31.20   | 25         | 9.26          |
| Frpa  | <i>Fraxinus parryi</i>                     | 290.92 ± 115.14 | 8          | 3.63          |
| Gave  | <i>Garrya veatchii</i>                     | 133.67 ± 54.68  | 3          | 0.15          |
| Gumi  | <i>Gutierrezia microcephala</i>            | -               | -          | -             |
| Hasq  | <i>Hazardia squarrosa</i>                  | 70.00 ± 15.81   | 1          | 0.26          |
| Hesc  | <i>Helianthemum scoparium</i>              | 40.62 ± 10.43   | 3          | 0.50          |
| Kean  | <i>Keckiella antirrhinoides</i>            | 102.06 ± 37.73  | 5          | 0.94          |
| Mala  | <i>Malosma laurina</i>                     | 129.27 ± 56.77  | 4          | 0.69          |
| Orop  | <i>Ornithostaphylos oppositifolia</i>      | 179.56 ± 63.34  | 4          | 0.74          |
| Qudu  | <i>Quercus dumosa</i>                      | 241.92 ± 127.45 | 2          | 2.58          |
| Qupa  | <i>Quercus palmeri</i>                     | 145.00 ± 49.81  | 3          | 0.49          |
| Rhcr  | <i>Rhamnus crocea</i>                      | 111.43 ± 35.97  | 5          | 0.64          |
| Rhov  | <i>Rhus ovata</i>                          | 164.17 ± 85.00  | 5          | 0.59          |
| Rhtr  | <i>Rhus trilobata</i>                      | 89.67 ± 32.36   | 1          | 1.15          |
| Roco  | <i>Romneya coulteri</i>                    | 175.50 ± 106.73 | 4          | 0.40          |
| Saap  | <i>Salvia apiana</i>                       | 63.33 ± 22.14   | 4          | 0.32          |
| Samu  | <i>Salvia munzii</i>                       | 78.98 ± 12.71   | 2          | 1.94          |
| Sich  | <i>Simmondsia chinensis</i>                | 123.75 ± 109.65 | 3          | 0.43          |
| Trpa  | <i>Trichostema parishii</i>                | 66.4 ± 17.02    | 2          | 0.38          |
| Xybi  | <i>Xylococcus bicolor</i>                  | 143.38 ± 77.72  | 8          | 4.11          |

**Tabla 5. Información de caracteres funcionales estimados en este estudio.** Los valores son promedios de los años 2017-2018, los valores con asterisco (\*) indican datos sólo del año 2018

| Clave | Especie                                    | LA (cm <sup>2</sup> ) | SLA (mm <sup>2</sup> /mg) | LDMC (mg/g)     | LUE (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> / μmol photon m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) | Amax (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) |
|-------|--------------------------------------------|-----------------------|---------------------------|-----------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|
| Acgl  | <i>Acmispon glaber</i>                     | 0.397 ± 0.166         | 12.64 ± 3.16              | 177.25 ± 79.89  | -                                                                                                         | -0.332                                                       |
| Adfa  | <i>Adenostoma fasciculatum</i>             | 0.084 ± 0.027         | 4.04 ± 0.89               | 357.54 ± 274.61 | -                                                                                                         | 1.794                                                        |
| Adsp  | <i>Adenostoma sparsifolium</i>             | 0.052 ± 0.024         | 5.65 ± 2.15               | 276.52 ± 249.52 | 0.042                                                                                                     | 4.446                                                        |
| Argl  | <i>Arctostaphylos glandulosa</i>           | 3.884 ± 0.608         | 3.68 ± 0.52               | 487.20 ± 50.49  | 0.031                                                                                                     | 4.475                                                        |
| Arcto | <i>Arctostaphylos sp</i>                   | 6.374 ± 2.150         | 4.10 ± 2.61               | 514.21 ± 89.65  | -                                                                                                         | 1.486                                                        |
| Arca  | <i>Artemisia californica</i>               | 0.436 ± 0.200         | 14.43 ± 1.12*             | 302.22 ± 24.11* | 0.100                                                                                                     | 14.173                                                       |
| Bala  | <i>Bahiopsis laciniata</i>                 | 1.581 ± 0.686         | 10.67 ± 1.40              | 429.59 ± 180.18 | 0.029                                                                                                     | 5.827                                                        |
| Cegr  | <i>Ceanothus greggii</i>                   | 1.229 ± 0.305         | 2.79 ± 0.42               | 274.52 ± 159.14 | 0.013                                                                                                     | 2.142                                                        |
| Ceol  | <i>Ceanothus tomentosus ssp. olivaceus</i> | 1.556 ± 0.570         | 5.55 ± 1.37               | 344.12 ± 183.96 | 0.062                                                                                                     | 8.789                                                        |
| Cndu  | <i>Cneoridium dumosum</i>                  | 0.721 ± 0.111         | 4.88 ± 0.90               | 419.11 ± 167.93 | 0.026                                                                                                     | 2.357                                                        |
| Epca  | <i>Ephedra californica</i>                 | 1.037 ± 0.327         | 1.73 ± 0.39               | 458.41 ± 61.81  | 0.015                                                                                                     | 2.820                                                        |
| Erse  | <i>Eriodictyon sessilifolium</i>           | 18.083 ± 4.878*       | 5.22 ± 0.86               | 414.01 ± 62.79  | 0.049                                                                                                     | 6.353                                                        |
| Ertr  | <i>Eriodictyon trichocalyx</i>             | 4.337 ± 1.722         | 3.40 ± 0.76               | 439.27 ± 43.89  | -                                                                                                         | -                                                            |
| Erfa  | <i>Eriogonum fasciculatum</i>              | 0.201 ± 0.061         | 4.82 ± 0.89               | 285.81 ± 217.15 | 0.016                                                                                                     | 4.427                                                        |
| Frpa  | <i>Fraxinus parryi</i>                     | 4.633 ± 2.182*        | 11.70 ± 1.45*             | 374.75 ± 38.19* | 0.034                                                                                                     | 2.953                                                        |
| Gave  | <i>Garrya veatchii</i>                     | 4.256 ± 0.818         | 4.46 ± 0.68               | 523.13 ± 27.49  | -                                                                                                         | -                                                            |
| Gumi  | <i>Gutierrezia microcephala</i>            | 0.325 ± 0.189         | 13.89 ± 1.41*             | 289.05 ± 35.94* | -                                                                                                         | -                                                            |
| Hasq  | <i>Hazardia squarrosa</i>                  | 2.513 ± 0.564         | 10.15 ± 1.41*             | 296.90 ± 31.99* | -                                                                                                         | -                                                            |
| Hesc  | <i>Helianthemum scoparium</i>              | 0.142 ± 0.073         | 12.27 ± 1.15*             | 335.46 ± 30.18* | -                                                                                                         | -                                                            |
| Kean  | <i>Keckiella antirrhinoides</i>            | 0.333 ± 0.066         | 10.99 ± 1.40*             | 347.60 ± 31.76* | -                                                                                                         | -                                                            |
| Mala  | <i>Malosma laurina</i>                     | 10.401 ± 2.097        | 2.44 ± 3.79               | 469.35 ± 33.21  | 0.024                                                                                                     | 3.159                                                        |
| Orop  | <i>Ornitostaphylus oppositifolia</i>       | 1.920 ± 0.945         | 5.20 ± 1.44               | 465.08 ± 121.91 | 0.038                                                                                                     | 4.028                                                        |
| Qudu  | <i>Quercus dumosa</i>                      | 2.210 ± 0.909         | 5.40 ± 0.91               | 420.03 ± 188.09 | 0.001                                                                                                     | 0.021                                                        |
| Qupa  | <i>Quercus palmeri</i>                     | 3.302 ± 1.264         | 5.07 ± 1.27               | 559.68 ± 90.18  | 0.005                                                                                                     | 4.471                                                        |
| Rhcr  | <i>Rhamnus crocea</i>                      | 0.820 ± 0.187         | 6.26 ± 0.72               | 437.66 ± 207.31 | -                                                                                                         | 0.772                                                        |
| Rhov  | <i>Rhus ovata</i>                          | 13.162 ± 3.898        | 3.63 ± 2.02               | 435.69 ± 56.81  | 0.014                                                                                                     | 1.335                                                        |
| Rhtr  | <i>Rhus aromatica ssp. trilovata</i>       | 3.293 ± 1.043         | 16.23 ± 1.36*             | 333.25 ± 27.88* | -                                                                                                         | -                                                            |

|      |                             |                |               |                 |       |       |
|------|-----------------------------|----------------|---------------|-----------------|-------|-------|
| Roco | <i>Romneya coulteri</i>     | 4.760 ± 1.481* | 12.29 ± 1.36* | 282.55 ± 14.72* | 0.035 | 5.338 |
| Saap | <i>Salvia apiana</i>        | 8.150 ± 1.925  | 6.64 ± 1.54   | 338.84 ± 62.27  | 0.033 | 4.038 |
| Samu | <i>Salvia munzii</i>        | 0.592 ± 0.232  | 10.40 ± 3.42  | 105.02 ± 84.11  | 0.042 | 5.228 |
| Sich | <i>Simmondsia chinensis</i> | 4.768 ± 1.794  | 3.27 ± 0.97   | 410.40 ± 45.62  | -     | 1.275 |
| Trpa | <i>Trichostema parishii</i> | 0.809 ± 0.456  | 5.79 ± 1.23   | 341.81 ± 129.79 | -     | 5.705 |
| Xybi | <i>Xylococcus bicolor</i>   | 4.333 ± 1.513  | 3.45 ± 0.91   | 518.94 ± 46.50  | 0.016 | 1.269 |
|      |                             |                |               |                 |       |       |
|      | * Datos 2018                |                |               |                 |       |       |

Tabla 6. Lista de claves y nombres

| Clave                   | Nombre                                                       |
|-------------------------|--------------------------------------------------------------|
| APAR                    | Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida                |
| BPLUT                   | Tabla de Reconocimiento de Propiedades del Bioma             |
| CTS                     | Cuenca de Todos Santos                                       |
| EC                      | Torre de Covarianza de Vórtices                              |
| EM                      | El Mogor                                                     |
| $\epsilon_{\text{max}}$ | Máxima Eficiencia Cuántica de la fotosíntesis                |
| FPAR                    | Fracción Absorbida de la Radiación Fotosintéticamente Activa |
| GPP                     | Productividad Primaria Gruesa                                |
| GSI                     | Índice de Temporada de Crecimiento                           |
| Ig                      | Índice de Verdor                                             |
| iHDD                    | Días grado-calor                                             |
| INEGI                   | Instituto Nacional de Estadística y Geografía                |
| IPAR                    | Radiación Fotosintéticamente Activa Incidente                |
| LAI                     | Índice de Área Foliar                                        |
| LDMC                    | Contenido de Materia Seca de la Hoja                         |
| LN                      | Ladera Norte                                                 |
| LS                      | Ladera Sur                                                   |
| LUE ( $\epsilon$ )      | Eficiencia de Uso de Luz                                     |
| MOD12Q1                 | Modelo de tipo de cobertura                                  |
| MOD15A                  | Modelo de LAI/FPAR                                           |
| MOD17A2                 | Modelo de GPP                                                |
| MOD17A3                 | Modelo de NPP                                                |
| MODIS                   | Espectroradiómetro de Imágenes de Resolución Moderada        |
| MR                      | Respiración de Mantenimiento                                 |
| NASA                    | Administración Nacional de Aeronáutica y el Espacio          |
| NEE                     | Intercambio Neto del Ecosistema                              |
| NPP                     | Productividad Primaria Neta                                  |
| PAR                     | Radiación Fotosintéticamente Activa                          |
| PM                      | Pie de Monte                                                 |
| Pp                      | Fotoperíodo                                                  |
| PP                      | Productividad Primaria                                       |
| Q10                     | Coeficiente de temperatura                                   |
| RA                      | Respiración autotrófica                                      |
| SLA                     | Área Foliar Específica                                       |
| SWC                     | Contenido de Agua del Suelo                                  |
| T                       | Temperatura                                                  |
| Tmax                    | Temperatura máxima                                           |
| Tmin                    | Temperatura mínima                                           |
| VPD                     | Déficit de Presión de Vapor                                  |

