

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



---

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

---

**Promotores abióticos de la riqueza específica y la biomasa  
sobre el suelo en un ecosistema de clima mediterráneo en el  
Valle de Guadalupe, B.C., México**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
Doctor en Ciencias  
Presenta:

**Samantha Dannet Díaz de León Guerrero**

Ensenada, Baja California, México  
2021

Tesis defendida por

**Samantha Dannet Díaz de León Guerrero**

Y aprobada por el siguiente comité

---

**Dr. Rodrigo Méndez Alonzo**  
Director de tesis

Dr. Stephen Holmes Bullock Runquist

Dra. Fadia Sara Ceccarelli

Dr. Frank William Ewers



---

**Dra. Patricia Juárez Camacho**  
Coordinador del Posgrado en Ciencias de la Vida

---

**Dr. Pedro Negrete Regagnon**  
Director de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta Samantha Dannet Díaz de León Guerrero como requisito parcial para la obtención del grado de Doctor en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental.

**Promotores abióticos de la riqueza específica y la biomasa sobre el suelo en un ecosistema de clima mediterráneo en el Valle de Guadalupe, B.C., México**

Resumen aprobado por:

---

**Dr. Rodrigo Méndez Alonzo**  
**Director de tesis**

Dos de las propiedades más importantes de los ecosistemas son la riqueza de especies ( $S$ ) y la biomasa sobre el suelo (AGB) las cuales, junto con ciertas características fenotípicas relacionadas con el uso de los recursos en plantas (rasgos funcionales), deben estar afectadas por la disponibilidad del agua en el ambiente o en los suelos, particularmente en los matorrales áridos y semiáridos. Para probar esta hipótesis determinaré a) si existe relación entre  $S$  y la AGB, con variables ambientales del suelo y su relieve, y b) si las variaciones de los rasgos fisiológicos asociados a la tolerancia a la sequía en las ocho especies más abundantes de un matorral semiárido se diferencian entre especies conservadoras (mayor costo foliar) y adquisitivas (menor costo foliar). Puse a prueba la relación de la AGB y la  $S$  con propiedades del suelo en 36 sitios de muestreo ( $12.5 \text{ m}^2$ ), dentro de 17 ha de matorrales de clima Mediterráneo del Valle de Guadalupe, Baja California, México. Evalué la  $S$ , distribución y abundancia relativa de cada especie por fotografía cercana al suelo, a partir de imágenes de un vehículo aéreo no tripulado y por fotografías a 5 m del suelo, en círculos de 2 m de radio espaciados cada 50 m. Posteriormente, junto con mis colaboradores, coseché la AGB en  $1 \text{ m}^2$  al margen de los círculos y se obtuvo una muestra de suelo. Encontré un total de 29 especies en 36 áreas de muestreo, de las cuales tres componen el 65% de la cobertura vegetal (*Ornithostaphylos oppositifolia* con 31.5%, *Adenostoma fasciculatum* con 17.08% y *Eriogonum fasciculatum* con 17.9%) mostrando alta desigualdad en cobertura total entre especies, con un coeficiente de Gini de 0.68. No hubo una relación positiva entre la  $S$  y la AGB, pero sí entre AGB y el potencial hídrico del suelo, la materia orgánica, el contenido de agua y arcillas en suelo. La  $S$  fue explicada por variables topográficas como el aspecto y la elevación. Esta información permitirá establecer mejores estimaciones de captación del carbono por unidad de área en chaparrales de Baja California. Posteriormente, evalué 14 rasgos funcionales asociados al uso de los recursos, para definir las estrategias adaptativas ante el estrés hídrico en las ocho especies más abundantes del área de estudio. Las especies con mayor proporción de xilema en cortes transversales se asocian con menor proporción de corteza y materia seca en la hoja (o *leaf dry mass content*, LDMC), así como los valores menos negativos de punto de pérdida de turgencia (o *turgor loss point*, TLP), mientras que el grupo contrario con bajas proporciones de xilema, si presentaban alta inversión en corteza y LDMC, siendo capaces de soportar los valores más negativos de TLP. El uso de rasgos funcionales como el área foliar y el valor Huber, nos permitirá predecir cuáles son los individuos con mayor cobertura o tamaño, siendo posibles controles para futuros estudios de alometría y biomasa.

**Palabras clave:** Chaparral, contenido de agua en el suelo, materia orgánica, potencial hídrico del suelo, xilema.

Abstract of the thesis presented by Samantha Diaz de León Guerrero as a partial requirement to obtain the Doctor of Science degree in Life Sciences with orientation in Environmental Biology

### **Abiotic promoters of species richness and aboveground biomass in a mediterranean-climate ecosystem**

Abstract approved by:

---

Dr. Rodrigo Méndez Alonzo  
Thesis Supervisor

Two of the most relevant ecosystem properties are species richness ( $S$ ), and aboveground biomass (AGB), which, in addition to the variation of phenotypic characteristics related with resource use in plants (functional traits), should be affected by water availability in the soil, particularly in arid and semi-arid shrubs. To test this hypothesis, I a) determined if there is a relationship between  $S$ , AGB with soil substrate and terrain properties in a semiarid shrubland, and b) show the relationships between physiological plant traits associated to drought tolerance, in the eight most abundant species, to identify conservative species (high foliar construction) and acquisitive species (low foliar construction). I evaluated  $S$ , distribution and relative abundance of all species present in 36 sample sites ( $12.5 \text{ m}^2$ ) in 17 ha of Mediterranean climate chaparral of Valle de Guadalupe, México. By using close-to-the-ground photography, via unmanned aerial vehicle photography and a photographic set taken at 5 m aboveground canopy, I delineated canopy cover per species in 2-meter circles located 50 m apart from each other. Then we harvested AGB at  $1 \text{ m}^2$  at the edge of every circle, to later extract soil samples. A total of 29 species were found in the 36 samples sites, of which only three species make up 65% of all vegetal cover (*Ornithostaphylos oppositifolia* with 31.5%, *Adenostoma fasciculatum* with 17.08%, and *Eriogonum fasciculatum* with 17.9%), thus cover was highly unequal between species, with a Gini coefficient of 0.68. No relationship was found between  $S$  and AGB, but there was a positive relationship between AGB with soil water potential, organic matter, soil water content, and clays.  $S$  covaried with aspect and elevation. This information will allow estimates of carbon sequestration per unit area in the chaparral of Baja California. We also evaluate 14 functional traits associated to the use of resources, to define the adaptive strategies towards hydric stress in the eight most abundant species in the study zone. We identified a group containing the species with higher xylem in transversal sections showed low investment to construct cortex tissue and leaf dry matter content (LDMC), as well as the lowest negative values of turgor loss point (TLP), while the other group with low xylem proportion, high investment in cortex and LDMC, being able to withstand the most negative TLP values. The use of functional traits like leaf area and Huber value, enable us to predict which individuals have higher coverage or size, being possible controls for future studies of allometry and biomass.

**Keywords:** Chaparral, organic matter, soil water content, soil water potential, xylem.

## Agradecimientos

---

Al CONACYT por haber otorgado la beca doctoral (274874).

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) y al Posgrado en Ciencias de la Vida, por prestar el espacio para llevar a cabo mis estudios (matrícula 16191244) y sus docentes para resolver cualquier detalle.

Al Proyecto CONACYT-INEGI 278755.

Al Proyecto Ecofisiología y ecología funcional de plantas de ambientes estresados, número de clave: B0F084-681-117.

Al comité de tesis, conformado por el Dr. Rodrigo Méndez, Dr. Stephen Bullock, Dra. Sara Ceccarelli y el Dr. Frank Ewers, por todo su apoyo, paciencia y dedicación para concluir este trabajo.

Al Dr. Enrique Vivoni, por su apertura y consejos para la escritura de artículo.

A Natalia Badán por permitirnos llevar a cabo el estudio en el Rancho El Mogor, nuestro sitio de estudio.

A Eulogio López, Mario Salazar, Luis Tellechea, Ramiro Santos-Cobos, Yadira Romero-Toledo, Emiliano Pérez, Jose Luis Sánchez-Dahlinger, Pablo López-Sarmiento y a Eva Pérez-Robles, por todo su apoyo para realizar las salidas de campo.

## Tabla de contenido

---

Resumen en español .....	ii
Resumen en inglés .....	iii
Agradecimientos .....	iv
Lista de figuras .....	vii
Lista de tablas.....	ix
<b>Capítulo 1. Introducción .....</b>	<b>1</b>
1.1 Biomasa sobre el suelo y riqueza de especies .....	1
1.2 Rasgos funcionales .....	3
1.3 Antecedentes .....	4
1.4 Justificación .....	6
1.5 Hipótesis.....	7
1.6 Objetivos .....	7
<b>Capítulo 2. Metodología.....</b>	<b>9</b>
2.1 Sitio de estudio.....	9
2.2 Riqueza de especies .....	10
2.2.1 Fotografía cercana al suelo .....	10
2.2.2 Presencia de especies y cobertura .....	11
2.3 Biomasa sobre el suelo.....	12
2.4 Propiedades de los suelos .....	12
2.5 Selección de individuos para medición de Rasgos funcionales .....	13
2.6 Rasgos estructurales .....	13
2.7 Rasgos foliares.....	14
2.8 Rasgos del tallo.....	14
2.9 Análisis estadísticos.....	15
2.9.1 Diversidad y Biomasa sobre el suelo.....	15
2.9.2 Rasgos funcionales .....	16

<b>Capítulo 3. Resultados</b> .....	18
3.1 Propiedades de los suelos .....	18
3.2 Diversidad y cobertura vegetal .....	19
3.3 Biomasa sobre el suelo (AGB) .....	20
3.4 Rasgos funcionales .....	30
3.4.1 Patrones de asociación de los rasgos funcionales .....	36
<b>Capítulo 4. Discusión</b> .....	42
4.1 Riqueza de especies: patrones de distribución y heterogeneidad del paisaje .....	42
4.2 Patrones de biomasa entre las especies y su papel en la fisiología y las condiciones locales. ....	46
4.3 Distribución de rasgos funcionales en la comunidad.....	48
<b>Capítulo 5. Conclusión</b> .....	52
<b>Literatura citada</b> .....	53

## Lista de figuras

- Figura 1.** (A) Localización del Rancho El Mogor, Baja California, México, en un mapa regional y topográfico del área de estudio (datos de INEGI) desplegado sobre imágenes por dron. (B) Diseño experimental para cuantificar la riqueza de especies, medir la cobertura vegetal total en el área circular de 2 m de radio, cosechar la biomasa sobre el suelo en un metro cuadrado y extraer la muestra del suelo a 25 cm de profundidad. Mapas con la retícula de sitios de muestreo, de interpolación (C) de la riqueza de especies (número de especies o  $S$ ) y (D) de biomasa sobre el suelo (AGB en  $\text{Kg m}^{-2}$ ), basado en Análisis Empírico de *Kriging* del área de estudio.....22
- Figura 2.** Clasificación de las muestras de suelo extraídas de los 36 puntos muestreo (círculos negros) dentro del diagrama del triángulo textural.....23
- Figura 3.** (A) Estimación de la riqueza de especies totales ( $S$ ) de la comunidad de chaparral en el Rancho El Mogor, Baja California, México, considerando a los tres estimadores de riqueza de especies conocidos como el estimador basado en incidencia de cobertura o *Incidence-Based Coverage Estimator* (ICE), Chao 1, y Jackknife 1. (B) Desigualdad en la distribución de biomasa sobre el suelo (AGB en  $\text{Kg m}^{-2}$ ) por sitio de muestreo. La biomasa sobre el suelo presentó un coeficiente de Gini de  $G = 0.6$ , con promedios de  $1.15 \pm 1.69 \text{ Kg m}^{-2}$ . (C) La cobertura relativa también presentó desigualdad ( $G = 0.68$ ) entre las 29 especies. Las abreviaturas por especie están especificadas en la Tabla 3. ....24
- Figura 4.** (A) Falta de correlación entre la riqueza de especies y la biomasa sobre el suelo (AGB en  $\text{Kg m}^{-2}$ ) de los 36 sitios de muestreo a lo largo de las 17 hectáreas de arbustos semiáridos en el Rancho El Mogor, Baja California, México. (B) Relación entre el potencial hídrico del suelo (MPa) y la biomasa sobre el suelo (AGB en  $\text{Kg m}^{-2}$ ) por sitio de muestreo.....29
- Figura 5.** (A) Repartición de la biomasa sobre el suelo (AGB, en Kg) con respecto a los diferentes órganos (tallos, hojas y tejido reproductivo), sumadas para todas las especies y de las seis especies con mayores valores de biomasa sobre el suelo dentro de los 36 sitios de muestreo. Las abreviaturas por especie están especificadas en la Tabla 3. (B) Inequidad en la AGB entre las especies colectadas ( $3.1 \pm 5.4 \text{ Kg}$ ,  $G = 0.76$ ). (C) Correlación entre la AGB y la cobertura relativa de cada especie para los 36 sitios de muestreo a lo largo de las 17 hectáreas de arbustos semiáridos en el Rancho El Mogor, Baja California, México. Los puntos rojos corresponden a especies herbáceas, mientras que los puntos negros pertenecen a especies leñosas.....30
- Figura 6.** Distribución de los seis individuos muestreados de cada especie en El Mogor, Valle de Guadalupe, Baja California. Se colocó la rejilla, con separación de 50 m por intersección usado para el registro de riqueza de especies.....32
- Figura 7.** (A) Cobertura por individuo, (B) número de tallos basales y altura ( $H$  en metros) de las especies muestreadas. Los puntos para cada especie corresponden a los promedios por especie y las barras corresponden a los intervalos de confianza al 95 %. Abreviatura de especies en Tabla 3. La línea punteada refiere a la media ponderada por comunidad (CWM). ....33

- Figura 8.** (A) Área foliar por segmento o rama terminal y (B) densidad foliar de las especies seleccionadas. Los puntos para cada especie corresponden a los promedios por especie y las barras corresponden a los intervalos de confianza al 95 %. Abreviatura de especies en Tabla 3. La Línea puntada refiere a la media ponderada por comunidad (CWM). .....33
- Figura 9.** (A) Área foliar (*leaf area*, LA), (B) masa por unidad de área foliar (*leaf mass per area*, LMA), (C) punto de pérdida de turgencia (*turgor loss point*, TLP) y (D) contenido de materia seca en la hoja (*leaf dry mass content*, LDMC) de las especies seleccionadas. Los puntos para cada especie corresponden a los promedios por especie y las barras corresponden a los intervalos de confianza al 95 %. Abreviatura de especies en Tabla 3. La línea punteada refiere a la media ponderada por comunidad (CWM). .....34
- Figura 10.** Proporciones de tejido de xilema (Xylem), corteza (Cortex) y médula (Pith) en tallos terminales de las especies seleccionadas. Abreviatura de especies en Tabla 3. ....34
- Figura 11.** (A) Contenido de materia seca en el tallo y (B) valor Huber para cada una de las especies seleccionadas. Los puntos para cada especie corresponden a los promedios por especie y las barras corresponden a los intervalos de confianza al 95 %. Abreviatura de especies en Tabla 3. La línea punteada refiere a la media ponderada por comunidad (CWM). .....36
- Figura 12.** Análisis de componentes principales (PCA) de los rasgos estructurales. Abreviaturas de las especies y de las variables en Tabla 3 y Tabla 4, respectivamente.....37
- Figura 13.** Análisis de componentes principales de los rasgos foliares. Abreviaturas de las especies y de las variables en Tabla 3 y Tabla 4, respectivamente. ....38
- Figura 14.** Análisis de componentes principales de los rasgos del tallo. Abreviaturas de las especies y de las variables en Tabla 3 y Tabla 4, respectivamente. ....38
- Figura 15.** Análisis de componentes principales de los rasgos estructurales y los rasgos del tallo. Abreviaturas de las especies y de las variables en Tabla 3 y Tabla 4, respectivamente. ....38

## Lista de tablas

- Tabla 1.** Conjunto de variables medidas en 36 sitios de muestreo en 17 hectáreas de matorral nativo en el Rancho El Mogor, Baja California, México. ND: No disponible debido a que la variable tiene rango negativo a positivo, lo que imposibilita el cálculo del índice Gini o no cuenta con una moda.....21
- Tabla 2.** Coeficientes de correlación de Pearson entre riqueza de especies (*S*), biomasa sobre el suelo (AGB), biomasa de tallos, cobertura vegetal por sitio de muestreo (cobertura), altura promedio de los arbustos (*H*), potencial hídrico del suelo ( $\Psi_{\text{soil}}$ ), materia orgánica (OM), contenido de agua en suelo (SWC), total de sólidos disueltos en solución (TDS) y el área foliar (LA) de los 36 sitios de muestreo, localizados en 17 hectáreas de matorral nativo del Rancho El Mogor, Baja California, México. Negritas:  $P < 0.05$ ; \*  $P < 0.01$ ; \*\*  $P < 0.001$ . .....26
- Tabla 3.** Lista de especies con abreviación (Abr), familia, autor y su contribución con cobertura relativa (cobertura), biomasa sobre el suelo (AGB), frecuencia (Frec), masa relativa de ramas (Ramas %), masa relativa de hojas (Hojas %) altura en metros (*H*) y fenología. ND: medida no disponible ya que la presencia de la especie no fue cosechada o fue observada fuera de nuestros sitios de muestreo, pero se decidió considerar dentro de la riqueza de especies.....27
- Tabla 4.** Rasgos funcionales cuantificados con su abreviación, unidad, media ponderada por comunidad (CWM), mediana, cuartil de 25 y 75% y el índice de Gini para las ocho especies más abundantes de El Mogor, Valle de Guadalupe, Baja California, México .....35
- Tabla 5.** Coeficiente de correlación de Pearson entre biomasa sobre el suelo (AGB), cobertura relativa (Rel\_cover) y los 14 rasgos funcionales medidos en seis individuos de las ocho especies más abundantes del matorral nativo del Rancho El Mogor, Baja California, México. Las abreviaturas de los rasgos están en la Tabla 4. Negritas:  $P < 0.05$ ; \*  $P < 0.01$ ; \*\*  $P < 0.001$ . .....39
- Tabla 6.** Contribución de cada rasgo para el primer componente (PC1) de los cuatro análisis de componentes principales (PCA de los rasgos estructurales, de hoja, de tallos y el conjunto de estructurales y tallos). Las abreviaturas de los rasgos están en la Tabla 4. ....40
- Tabla 7.** Correlación de los primeros componentes de los loadings de PCA de Hojas y PCA de tallos. Negritas:  $P < 0.05$ ; \*  $P < 0.01$ ; \*\*  $P < 0.001$ . .....41
- Tabla 8.** Correlación de los primeros componentes de los scores de PCA de hojas y PCA de tallos.....41

# Capítulo 1. Introducción

---

## 1.1 Biomasa sobre el suelo y riqueza de especies

El entendimiento de las relaciones entre la funcionalidad del ecosistema y la composición de las comunidades es un debate continuo en la ecología moderna. Dichas propiedades pueden ser evaluadas por medio de la cuantificación de la variación en características fenotípicas relacionadas con el uso de los recursos en plantas (rasgos funcionales), que nos permitirán entender y predecir los efectos de las variaciones climáticas sobre la productividad y la cobertura vegetal.

Un vínculo de suma importancia para cuantificar el potencial de los ecosistemas para almacenar carbono y su vulnerabilidad a los estresores antropogénicos (Bohman et al., 2018), es la relación entre la riqueza de especies ( $S$ ) y la productividad, o su sucedáneo, la biomasa aérea (AGB, por sus siglas en inglés *Aboveground biomass*). La biomasa es un indicador útil de la función de los ecosistemas terrestres (Jin et al., 2014) que denota la cantidad de carbono fijado en el ecosistema. Se ha observado que la riqueza de especies en ecosistemas áridos se relaciona a una mayor biomasa sobre el suelo (Gaitán et al., 2013). Para comprender los patrones de acumulación de AGB es necesario entender su relación con la  $S$  y con los factores ambientales. Esta relación depende de la competencia de especies por diferentes recursos, o la cantidad de recursos para las especies y los mecanismos de exclusión que suceden entre especies (Grime, 1973; Huston, 1979; Tilman y Pacala, 1993).

La disponibilidad de agua es fundamental en las funciones y propiedades ecosistémicas. En ecosistemas áridos la precipitación es el principal factor que impulsa el crecimiento vegetal y con ello, la diversidad y la riqueza de especies (Yan et al., 2015). A escalas continentales o nacionales, la biomasa vegetal y la diversidad de especies están correlacionadas entre sí, y covarían con variables climáticas (Chapin et al., 2012; Hector et al., 1999). Por ejemplo, la AGB varía desde  $1 \text{ ton ha}^{-1}$  en tundras y desiertos, hasta  $400 \text{ ton ha}^{-1}$  en bosques y selvas tropicales, y a su vez la diversidad de árboles puede variar desde menos de  $10 \text{ especies ha}^{-1}$  en taigas, a  $300$  en bosques tropicales (Chapin et al., 2012). En función de la latitud, nubosidad, elevación y exposición de laderas, las diferentes regiones pueden variar en disponibilidad de agua, provocando variaciones marcadas de la  $S$ , como ocurre en los bosques tropicales y los desiertos (Gillman y Wright, 2014; Hawkins et al., 2003; Li et al., 2013). Las propiedades del suelo relacionadas al agua también son determinantes en la fijación del carbono, de modo que el déficit de agua modificará la composición de las comunidades de plantas en zonas tropicales y subtropicales (Álvarez-Dávila et al., 2017; Engelbrecht et al., 2007).

La  $S$  de la vegetación de clima Mediterráneo, a escalas regionales, depende de la variación de microclimas generados por heterogeneidad topográfica y de las características del suelo (Harrison et al., 2006; Jiménez-Alfaro et al., 2014). Además, variables geográficas, históricas, físicas y biológicas, como la complejidad topográfica, la amortiguación climática, las bajas tasas de extinción y altas tasas de inmigración, han favorecido la diversificación de especies de plantas en la Provincia Florística de California (Lancaster y Kay, 2013). De manera similar, la AGB en otros ecosistemas áridos, está positivamente relacionada con precipitación anual (Ensslin et al., 2015), con el contenido de agua en el suelo de 0-100 cm de profundidad, y con la altura de la vegetación (Lou et al., 2016; Wang et al., 2011), lo cual hace que estas medidas sean buenos sustitutos para evaluar la productividad. Sin embargo, a escalas locales de metros o cientos de metros, se ha demostrado que la  $S$  y la AGB no estarán relacionadas (Adler et al., 2011), lo que sugiere que existen diferentes factores ambientales que modulan a estas dos propiedades ecosistémicas.

A escalas locales, se han propuesto dos hipótesis que explican la relación entre la biodiversidad y la función ecosistémica: a) la hipótesis de la proporción de masa o *mass ratio hypothesis* (Grime, 1998), que indica que la dinámica de los recursos está en función de rasgos estructurales y fisiológicos de las especies dominantes, de modo que las propiedades de los ecosistemas, que incluyen la biomasa sobre el suelo, dependen de especies clave; y, b) la hipótesis de la complementariedad de nicho (Tilman, 2007), que indica que los recursos están progresivamente divididos entre las especies, siendo que a mayor  $S$  maximiza las funciones ecosistémicas, incluyendo la biomasa y la productividad. Otros factores que contribuyen en la explicación de  $S$  son la elevación (Xu et al., 2016), heterogeneidad del paisaje, manejo del sitio de estudio, composición del hábitat (Bassa et al., 2012), competencia entre especies y los diferentes niveles de disturbio en el sistema (Huston, 1979).

Muy pocos estudios han explorado como la  $S$  y la AGB están asociadas con propiedades del suelo relacionadas al agua en condiciones de campo dentro de zonas áridas, lo cual resulta ser un paso crítico en la cuantificación potencial para la fijación del carbono y también para entender su vulnerabilidad ante factores de estrés antropogénicos (Álvarez-Dávila et al., 2017; Bohlman et al., 2018). Debido a la dificultad de medir la biomasa extensivamente, se han utilizado técnicas de percepción remota, que se han convertido en aproximaciones más eficientes para estimar la biomasa sobre el suelo (Gaitán et al., 2013; Jin et al., 2014), con ayuda de la validación de los datos con muestreo en campo. La llegada de nuevas tecnologías de percepción remota y métodos geoestadísticos, han incrementado las técnicas para cuantificar las características fisicoquímicas del suelo que permitirán probar cómo la  $S$ , la AGB y las propiedades del suelo covarían a lo largo de distancias de un metro a 1 km (Luo et al., 2019). Las nuevas

plataformas de percepción remota como los vehículos aéreos no tripulados y percepción remota cercana al suelo con el uso de cámaras digitales son útiles en la generación de cartografía de alta resolución de S y AGB y modelos de elevación digital de alta resolución (Anderson y Gaston, 2013; Ivošević et al., 2015). De manera conjunta con técnicas geoespaciales (Oliver, 2013), se pueden explorar los factores que influyen en la distribución, abundancia y los patrones de distribución de matorrales, como paso necesario para predecir el destino de estos ecosistemas bajo esquemas de cambio climático.

## 1.2 Rasgos funcionales

Varias líneas de investigación sugieren que los rasgos funcionales (características cuantitativas fenotípicas de las especies medidas a nivel individuo) son indicadores de la fisiología de las plantas que permiten entender el uso de los recursos. Por medio de los rasgos funcionales podemos clasificar a las especies y a las comunidades vegetales de acuerdo a su estrategia en el uso de recursos (Díaz et al., 2016; Reich, 2014). La cantidad de rasgos que se han medido globalmente apoyan nuestras expectativas sobre la producción de modelos dinámicos de la vegetación en la Tierra, bajo escenarios de cambio climático (Kattge et al., 2020). El entendimiento de la covariación entre los rasgos funcionales puede ser útil para predecir los efectos de las variables abióticas sobre la cobertura y la productividad vegetal, incluyendo los efectos del estrés por falta de agua, adquisición de luz y nutrientes, sobre tasas de crecimiento y sobrevivencia (Westoby et al., 2002; Wright et al., 2004). Dentro de los rasgos funcionales como el área foliar, longitud, grosor, el contenido de masa por unidad de área foliar (LMA, por sus siglas en inglés de *Leaf mass per area*), la mayoría de la variación dentro y entre comunidades (pool de especies), se encuentra distribuida en los niveles taxonómicos superiores a especies y en jerarquías taxonómicas superiores (Anderegg et al., 2018), demostrando que estos rasgos funcionales son relevantes en la adaptación de especies a condiciones ambientales específicas, aunque existe evidencia de proporciones significativas de variación dentro de especies (Siefert et al., 2015). Dicha variación sugiere que también se da una aclimatación intraespecífica o plasticidad fenotípica entre especies, poblaciones, rasgos y factores ambientales a los que responden las plantas para la ocupación de nichos particulares (Matesanz y Valladares, 2014).

Las especies de plantas de clima Mediterráneo presentan diferentes estrategias para afrontar los efectos negativos de la aridez, ya sea incrementando su resistencia o evitándola (Valencia et al., 2015). Dada la estacionalidad de los ecosistemas semiáridos, existen presiones competitivas que seleccionan a los

individuos, resultando en especies conservadoras, tolerantes a la sequía que mantienen hojas de construcción costosa, con altas proporciones de materia seca, que les permiten evitar la evapotranspiración excesiva (especies perennifolias), o especies que evitan o escapan de los efectos de la sequía, como son las especies con hojas de bajo costo de construcción, con altas tasas de transpiración, que tiran las hojas durante el inicio de la temporada seca (especies deciduas) para reducir el riesgo de disfunción hidráulica (Méndez-Alonzo et al., 2019).

### 1.3 Antecedentes

Los matorrales de climas semiáridos se enfrentan a sequía y la manera en que toleran este estrés ambiental es mediante la aclimatación por variación de la estructura foliar, ya sea con una alta inversión de construcción en sus hojas para evitar la excesiva evapotranspiración (especies perennifolias), mientras que otras especies evitan la sequía desprendiendo sus hojas de menor costo energético (especies caducifolias parciales o totales), para aminorar el riesgo de cavitación (Méndez-Alonzo et al., 2013). La vegetación de clima Mediterráneo está expuesta al estrés por sequías prolongadas de verano, que requieren adaptaciones específicas para sobrevivir como la reducción del área foliar, para disminuir la evaporación por medio de las hojas y garantizar mayor densidad de venas que protegen a la planta de alguna disfunción hidráulica causada por estrés hídrico (Nardini et al., 2014).

La variación de los rasgos de plantas permite entender la óptima adquisición y el uso de recursos como luz, agua y nutrientes. Dicha variación es analizada por medio del cálculo de estimadores de diversidad funcional en comunidades vegetales. Por ejemplo, los rasgos funcionales de la hoja que incluyen el área foliar, longitud, anchura, grosor, masa foliar por unidad de área (LMA) y el contenido de materia seca en la hoja (*leaf dry mass content* –LDMC), permiten entender esquemas de costo beneficio respecto a variables abióticas, al estrés hídrico, adquisición de nutrientes y tasa de crecimiento relativa (Westoby et al., 2002; Wright et al., 2004). En otros aspectos, la densidad de madera y el LMA se relacionan con la seguridad hidráulica, que permite su resistencia a los ambientes secos o en suelos con baja retención de humedad (Wright et al., 2004). Dichas características funcionales podrían explicar la distribución de la biomasa sobre el suelo, la variación en distribución y abundancia específica y puede ser una herramienta útil para determinar la composición biológica de distintos paisajes.

Debido a la variabilidad de los rasgos funcionales a escala intra e interespecífica, se han desarrollado métodos estadísticos para describir la diversidad funcional a escala comunidad. Uno de los métodos más usados son los valores medios ponderados por la comunidad vegetal (*Community Weight Mean* - CWM), los cuales variarán con respecto a la precipitación anual media, altitud y tipo de comunidad (Hernández-Calderón et al., 2014). La diversidad funcional es la variación en el valor de los rasgos medidos y ponderados promedio de las CWM a través de la mayor parte de las especies e individuos, por lo que es un factor que dilucida la repartición de nicho (Muscarella y Uriarte, 2016).

Particularmente, los rasgos estructurales (altura, cobertura, densidad de ramas y ramificaciones por tallo) se relacionan con la eficiencia de uso del agua y la habilidad competitiva (Küppers, 1985; Westoby et al., 2002) y son susceptibles de ser cartografiados con alta resolución espacial. En una comunidad vegetal con mayor diversidad de tamaños, los individuos se distribuyen de acuerdo a su volumen aprovechando el agua al máximo, lo que aumenta la diversidad de especies y el crecimiento vegetal al repartir los nichos hídricos y los nutrientes (Valencia et al., 2015). La diversidad funcional en las hojas manifiesta un espectro de estrategias foliares características de los sistemas mediterráneos, que van desde evitar hasta tolerar el estrés hídrico (Fyllas et al., 2020). Por tanto, una alta diversidad funcional implica que hay especies capaces de tener diferentes estrategias para amortiguar los efectos negativos de la aridez, ya sea aumentando la resistencia, o evitando ser afectado por la sequía (Valencia et al., 2015).

Sin embargo, no conocemos estudios que hayan realizado cartografía de alta resolución para riqueza específica, biomasa en vegetación de clima Mediterráneo, lo cual es posible en la actualidad gracias a las nuevas plataformas de percepción remota como drones y ultraligeros. Estas herramientas despliegan mapas de vegetación que facilitan la clasificación supervisada (la identificación de objetos en la imagen con supervisión de un experto) y la detección, registro y cuantificación de las propiedades espaciales (ubicación y tamaño) de los individuos (Homolová et al., 2013). Es especialmente importante poder expresar de manera visible y espacial la variación en propiedades biológicas como la riqueza de especies y la biomasa sobre el suelo, relacionados al uso del agua para poder extrapolar estudios locales a espacios regionales.

## 1.4 Justificación

Existen pocos estudios sobre la interrelación entre la diversidad específica y funcional con la fijación de carbono en arbustos de clima Mediterráneo (Cenzano et al., 2013). Se desconoce la relación entre los rasgos funcionales y las medidas de cobertura y biomasa sobre el suelo de las especies que componen la comunidad en ambientes mediterráneos. Un ejemplo de diversidad de dichas características serían las combinaciones de especies con niveles bajos de área foliar con hojas perennifolias coexistiendo localmente con especies de mayor área foliar, pero con hojas deciduas. La evaluación de los factores ambientales que controlan la diversidad, la biomasa y su distribución, así como la variación de rasgos, a escalas locales es imprescindible ya que permitirá predecir los efectos en la vegetación, ante escenarios de sequía (Fyllas et al., 2020) o de cambio climático. El cambio climático conduce a una mayor frecuencia e intensidad de los episodios de sequía en la vegetación de clima Mediterráneo, por lo que representan una amenaza para la conservación de estos ecosistemas, sobre todo si se superan sus límites de resistencia a la sequía (Nardini et al., 2014). El estudio puede ser relevante para indicar las clases de plantas para dirigir estudios de su persistencia y reproducción, para posibles contribuciones al manejo y conservación de la diversidad.

La comprensión de los mecanismos y los rasgos que promueven la mayor biomasa y cobertura en la vegetación de una zona semiárida de Baja California ofrece un medio para entender el balance hídrico de toda la región. La necesidad de conocer la serie de factores que intervienen en la composición, estructura y función de los ecosistemas para lograr su correcto manejo y conservación, se debe a que estos ecosistemas están experimentando fragmentación y pérdida acelerada del hábitat por el cambio de uso de suelo y por sequías más intensas y prolongadas (Barredo et al., 2016). La vegetación Mediterránea de California y Baja California es la que está más amenazada a perderse debido al aumento de población y expansión de la mancha urbana, con repercusiones extensivas como incremento en incidencia de incendios, contaminación y modificaciones climatológicas, y en menor medida debido al aumento de la superficie destinada a la actividad agrícola (Underwood et al., 2009).

Los resultados darán a conocer el potencial en que los matorrales de clima mediterráneo en Baja California pueden ayudar en la mitigación del cambio climático, funcionando como sumidero de carbono. De manera similar, el estudio nos indicará estimaciones de la cantidad de carbono que podría liberarse en caso de un incendio. Estas áreas cuentan con una larga historia evolutiva, son centros de diversificación de linajes de plantas por lo que albergan numerosos endemismos y sitios de concentración de diversidad de estrategias foliares (Maestre et al., 2021). La Provincia Florística de

California cuenta con un alto número de endemismos dada la diversidad de especies, debido a bajas tasas de extinción y tasas elevadas de especiación e inmigración (Lancaster y Kay, 2013) dado el reciente surgimiento del clima mediterráneo. Los resultados contribuirán al desarrollo de modelos de predicción dinámica de la vegetación, que son útiles para prever los efectos del cambio climático y el cambio de uso de suelo sobre las funciones biológicas y sus servicios ecosistémicos, con el fin de impulsar políticas informadas sobre el manejo de zonas áridas.

## **1.5 Hipótesis**

Dado que una mayor diversidad funcional de características relevantes permite mayor eficiencia del uso de recursos, se espera que haya una mayor biomasa y cobertura vegetal en sitios con alta diversidad específica. De manera conjunta, anticipamos que en sitios donde haya mayor disponibilidad hídrica, habrá mayor diversidad específica y mayor biomasa. El presente trabajo evaluó la relación entre diversidad específica y biomasa por medio de la estimación y la distribución de la riqueza de especies, la estimación de la biomasa sobre el suelo y la medición de rasgos funcionales, así como los factores ambientales (topográficos y fisicoquímicos del suelo) que modulan dichas propiedades. Se determinará si existe relación entre la diversidad de especies, la distribución de la biomasa sobre el suelo, los rasgos topográficos y fisiológicos intervinientes en la distribución de las especies.

## **1.6 Objetivos**

Evaluar cuáles son los grados de influencia de una serie de factores ambientales sobre la heterogeneidad espacial en la diversidad de especies y la biomasa sobre el suelo y los factores que promueven la variación fisiológica en especies de plantas de chaparral en un ecosistema de clima mediterráneo en el Valle de Guadalupe, B. C., México.

**Específicos:**

- Cuantificar si los patrones de variación topográfica y de propiedades físico-químicas e hidráulicas del suelo están relacionados con la riqueza de especies y biomasa sobre el suelo en el chaparral del Rancho El Mogor, Valle de Guadalupe, B.C., México.
- Determinar la variación inter-específica de un conjunto de 14 propiedades funcionales en las ocho especies de plantas más abundantes en el chaparral en el Rancho El Mogor, Valle de Guadalupe, B.C., México.

## Capítulo 2. Metodología

---

### 2.1 Sitio de estudio

El sitio de estudio se localiza en el Valle de Guadalupe ubicado a 26 km del noreste de la ciudad de Ensenada, Baja California. Como principal uso de suelo se tiene la agricultura de irrigación, predominantemente de vid y olivo (González-Ramírez y Vázquez-González, 2013). Las mediciones se realizaron en 17 ha dentro de la propiedad privada del rancho El Mogor, que es una zona de vegetación de clima Mediterráneo, compuesta de chaparral, con pendientes suaves y llanas (Del-Toro-Guerrero et al., 2014), ubicada a 406 m.s.n.m. (Montaño et al., 2016) y a 16.5 km de la costa del Pacífico (32.03054 N, -116.60461 W; Figura 1 A).

El Valle de Guadalupe presenta un clima semiárido Mediterráneo (González-Ramírez y Vázquez-González, 2013), propio de los 30-45° de latitud en el oeste de los continentes, asociado a precipitaciones invernales, opuestas a las de zonas continentales o intertropicales, con veranos cálidos y secos, mientras que los inviernos son frescos y lluviosos (Del-Toro-Guerrero et al., 2014), dado por el tipo de clima Csa Köppen (Peel et al., 2007). La temperatura anual media es de 17 °C y la precipitación media entre el periodo de 1980 y 2009 fue de 309 mm (León et al., 2014). Las lluvias suceden en seis meses de precipitación efectiva (Montaño et al., 2016) durante los inviernos y primaveras que abarcan desde noviembre a abril, con temperaturas y precipitaciones medias mensuales de 11 a 14 °C y 18 a 63 mm, respectivamente mientras que los veranos ocurren de mayo a octubre, con temperaturas medias mensuales de 16 a 21 °C y precipitaciones medias mensuales de 1 a 6 mm (León et al., 2014).

Localizamos nuestra área de estudio en la transición de una zona montañosa, escarpada localizada en rocas graníticas, con aspecto hacia el oeste e inclinación de 7.5°. El sitio está en una zona donde coexisten grandes cúmulos de matorral nativo compuesto de especies típicas de chaparral y matorral costero (Westman, 1983) con áreas de uso agrícola. El chaparral es la vegetación típica de los arbustos de clima Mediterráneos en el Norte de América, específicamente de California y Baja California que se caracteriza por plantas siempre verdes que experimentan sequías en el verano y lluvias en el invierno fresco (Ewers et al., 2007). La zona experimentó el incendio más reciente en el año de 1988. Desde entonces, la vegetación se ha mantenido en crecimiento y esporádicamente suele ser visitado por un grupo pequeño de ganado vacuno. El sitio se aproxima al centro del área de medición de una torre de flujos turbulentos (Cueva et al., 2016), que tiene un historial de registros micrometeorológicos que incluyen el contenido de humedad en el suelo, sin embargo, carece de réplicas espaciales.

## 2.2 Riqueza de especies

### 2.2.1 Fotografía cercana al suelo

Para conocer la composición y cobertura vegetal del sitio, se hizo un estudio por percepción remota y consecuente fotomapeo. Para esto se requirió estudiar la diversidad ecológica con técnicas de muestreo en campo con fotomapeo, usando una cámara RGB Sony EXMOR RGB 1/2.3" de 12.4 megapíxeles; FOV lente de 94° 20 mm (equivalente a formato de 35 mm), f/2.8, montado en un vehículo aéreo no tripulado (Phantom 3, FC300S, DJI, Shenzhen, China). Obtuvimos 108 imágenes a alturas aproximadas de 40 m sobre el suelo con fecha de octubre de 2016. Cada imagen fue convertida de formato DNG (*Digital NeGative* por sus siglas en inglés) a formato TIFF (*Tagged Image File Format* por sus siglas en inglés) con el uso de Adobe Photoshop (Adobe Systems, San Jose, California, EUA). Posteriormente se obtuvo el mosaico que representa el área de El Mogor con el programa AgiSoft PhotoScan software (AgiSoft LLC, St. Petersburg, Rusia) el cual ofrece el modelo de elevación, a partir de los datos geoetiquetados de cada imagen. El mosaico de El Mogor sirvió como información base para estandarizar sitios de muestreo por medio de percepción remota. Posteriormente se realizaron las ortocorrecciones de imágenes para poder establecer sus coordenadas x, y, z con el uso de 14 puntos de control tomados con el GPS Trimble Pathfinder modelo ProXH (Pathfinder model ProXH, Trimble, Sunnyvale, California, EUA). Adicionalmente se generó el modelo digital de elevación con el uso de Lastools (Isenburg, 2008) y las curvas de nivel derivadas, se obtuvieron ArcGIS 10.1 (Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, EUA) para detectar cambios en elevación. Con el mosaico se estableció una red con orientación al norte magnético (11.33° para abril de 2017), e intersecciones cada 50 m, en los que se desplegaron las 36 áreas circulares de estudio de 2 m de radio, de ahora en adelante llamadas como sitios de muestreo (Figura 1 A).

Para complementar los datos topográficos, descargamos el modelo de elevación del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) de la zona I11D82D4 con 5 m de resolución. Con la ayuda del software ArcGIS 10.1 (ESRI ArcGIS, 2014), obtuvimos el mapa de contorno, elevación, aspecto, pendiente y el índice topográfico. El índice topográfico es la medición relativa (que varía de -3 a 30) de la humedad registrada para un píxel de un modelo digital de elevación, donde la acumulación de agua es dada por la pendiente del suelo que contribuye a toda la red hidrológica de una zona dada, definida por  $\ln(\alpha/\tan\beta)$ , donde  $\alpha$  es el área de acumulación y escorrentía proveniente de la cuenca superior y  $\tan\beta$  es el valor de la pendiente. Por tanto los valores serán mayores conforme el área de cobertura sea mayor y la

pendiente sea más pronunciada, indicando mayor potencial de escorrentía (Beven y Kirkby, 1979; Buchanan et al., 2014; Thomas et al., 2016).

### 2.2.2 Presencia de especies y cobertura

Durante la temporada húmeda, se realizaron tres visitas al campo (5, 7 y 13 de abril 2017) a dichos sitios de muestreo para la clasificación supervisada de las especies, con la obtención de fotografías con cámara de celular de 5 megapíxeles (J5, Samsung Electronics Seoul, Korea) montada en un *selfie stick* de 5 m de altura (Figura 1 B). Las fotografías se obtuvieron en horarios de 8:00 a 15:00 horas y las especies identificadas fueron registradas en campo con códigos de las especies, además de que se registró en libreta, un listado de especies para cada sitio. En cada punto se instaló una estaca para la posterior cosecha de biomasa sobre el suelo y obtención de muestras de suelo. En gabinete se obtuvieron las coberturas de cada especie con el uso de *Image J* (*National Institutes of Health*, EUA; Reinking, 2007). Este procedimiento fue similar a las técnicas fotográficas usadas en identificación de sitios en arqueología (Verhoeven, 2009), pero en este caso permitió el cálculo del follaje de arbustos con mayor precisión, respecto al método convencional de cuantificación del área del follaje usando radio mayor y menor (Ansley et al., 2012; Conti et al., 2013). Además, fue posible la distinción de las especies que ocupaban el follaje dentro de las 36 áreas de muestreo, dada la resolución y los colores de la imagen.

De manera conjunta, se midieron las alturas de los individuos contenidos en el área de muestreo. La fecha de muestreo correspondió al final de la temporada lluviosa, cuando se puede esperar la manifestación del número máximo de especies. La nomenclatura de las especies fue avalada por autoridades taxonómicas (Rebman et al., 2016). La cobertura relativa se determinó dividiendo la cobertura total de cada especie entre la cobertura vegetal total de todas las especies presentes para determinar las especies más abundantes, a las cuales se medirán los rasgos estructurales, de hoja y de tallo.

### 2.3 Biomasa sobre el suelo

La biomasa sobre el suelo fue manualmente cosechada durante la temporada húmeda (febrero 2018) de un m<sup>2</sup> localizado a 2.2 m al norte del centro de cada área de muestreo (Figura 1 B). Las muestras cosechadas fueron transportadas al laboratorio y pesadas para registrar masa en fresco en el día de colecta y luego se secaron a 70 °C por un mínimo de 72 horas para obtener su masa seca. Se utilizó una báscula electrónica con resolución de 0.1 g (Polder KSC-348-95US, China). Se determinó la proporción de ramas, hojas y estructuras reproductivas (flores, frutos y botones florales). También se cuantificó la hojarasca y se hizo una estimación de área foliar a partir de la masa seca de hojas, considerando el área específica de la hoja para todas las especies cosechadas, de acuerdo a métodos estandarizados (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

### 2.4 Propiedades de los suelos

Durante el final de la temporada seca (agosto de 2018), se extrajeron las muestras de suelo hasta 25 cm de profundidad, lo más cercano posible al centro de cada m<sup>2</sup> cosechado (Figura 1 B) para registrar variables relacionadas al estrés hídrico, ya que es cuando la disponibilidad del agua se vuelve más limitada en las plantas (Kupers et al., 2019). Las muestras se extrajeron con una barrena, eliminando rocas y acumulación visible de materia orgánica. Particularmente, 2018 fue un año anormalmente seco en Baja California, con precipitación total de 95 mm en el Valle de Guadalupe, y durante el mes de muestreo no ocurrieron lluvias (datos de la estación meteorológica de CICESE a 3.3 km del área de estudio, 32° 0'0.00 N, 116°36'10.00" W). Las muestras fueron selladas en bolsas de plástico, las cuales se transportaron al laboratorio en el mismo día. En el laboratorio, se determinó el potencial hídrico del suelo (desde ahora referido como potencial hídrico) con un potenciómetro (WPC-4 Dew Point Potential, Meter Group, Pullman WA, USA); la materia orgánica se midió por la diferencia en pesos por ignición en una mufla a 300 °C por 3 horas (2-525, J.M. NEY furnace, Tucson, Arizona, EUA); el contenido de agua en suelo se obtuvo por diferencia de masa fresca y seca, dividida por la masa seca, tras 72 horas de secado a 70 °C (Kupers et al., 2019). El pH y la conductividad (o TDS por *total dissolved solids*) se midieron en una solución con relación 1:3, suelo: agua. El pH se midió con Oakton pH 450 (Oakton Instruments, Vernon Hills, Illinois, EUA) y el TDS con un conductímetro Starter 300C (Ohaus, Parsippany, Nueva Jersey, EUA).

La textura del suelo (distribución del tamaño de partícula) se cuantificó con el método de hidrómetro (Bouyoucos, 1936), usando 150 g de suelo por muestra de 25 cm de profundidad. Las muestras de suelo se combinaron con peróxido de hidrógeno al 10 % por 24 horas para eliminar la materia orgánica. Al día siguiente, se añadió agua destilada, y la solución de cada muestra fue decantada para seguir eliminando los restos de materia orgánica y hojarasca. Las muestras se secaron a 70 °C por las siguientes 24 horas, procurando esperar hasta que se hayan secado completamente. Una vez que las muestras ya estaban secas, se tomaron 100 g de dicha muestra, la cual se disolvió en 100 mL de hexametáfosfato de sodio (50 g L<sup>-1</sup>) durante otras 24 horas. Finalmente, con el uso del hidrómetro de inmersión, seguido de agitación (Soil Survey Staff, 2014) se calcularon los porcentajes de arenas, limos y arcillas para posteriormente identificarlos dentro del triángulo textural (Figura 2).

## 2.5 Selección de individuos para medición de Rasgos funcionales

El estudio se realizó en septiembre 2017. Se seleccionaron seis individuos de las ocho especies con mayor cobertura relativa, alejados entre sí por al menos 5 m. Las especies fueron las siguientes: *Adenostoma fasciculatum*, *Cneoridium dumosum*, *Eriogonum fasciculatum*, *Fraxinus parryi*, *Malosma laurina*, *Ornithostaphylos oppositifolia*, *Rhamnus crocea* y *Xylococcus bicolor*. En conjunto, estas especies componen más del 80% de la cobertura vegetal total del sitio.

## 2.6 Rasgos estructurales

Durante el final de la temporada seca (septiembre 2017), se obtuvieron datos estructurales de altura, cobertura por planta (considerando diámetro superior y diámetro inferior para definir el tamaño del arbusto), así como el número de tallos basales a 10 cm sobre el suelo, de acuerdo a métodos estandarizados (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) de seis individuos de las ocho especies dominantes. Los valores de los individuos fueron promediados por especies. La cobertura se obtuvo como  $\frac{\pi}{4} \left( \frac{D_{sup}}{100} \right)^2 + \frac{\pi}{4} \left( \frac{D_{inf}}{100} \right)^2$  (diámetro superior / 100) \* (diámetro inferior / 100). Los individuos seleccionados de cada especie se ubicaron en el pie de monte del Rancho El Mogor (Figura 6).

## 2.7 Rasgos foliares

Con una rama de tallo terminal colectada, de más de 20 cm expuesta al sol con al menos 20 hojas, se estimaron los rasgos foliares y rasgos del tallo en laboratorio. El día de colecta de ramas (septiembre 2017), las colocamos en bolsas oscuras con toallas humedecidas rodeando el corte del tallo para evitar que se dessequen durante su transporte al laboratorio. Una vez en laboratorio, los tallos se colocaron en agua durante 8 horas mínimas para lograr su hidratación. Trascurrido el tiempo de hidratación, se seleccionarán las hojas para la medición y se organizaron en bolsas etiquetadas, con papel secante humedecido. Cada bolsa fue sellada con vaho y un papel humedecido para evitar deshidratación.

A seis de las hojas se les determinaron los siguientes rasgos foliares: el grosor foliar, con un calibre de Vernier para poder calcular la densidad foliar; el área foliar (*Leaf area* - LA), al escanearlas al primer día después de su colecta (scanner Perfection 4490; Epson Corp. Nagano, Japón) para estimarlas por medio del software *Image J* (*National Institutes of Health*, EUA). Posteriormente las hojas se pesaron en fresco en una balanza analítica (Mettler Toledo) y secadas a 70 °C durante mínimo 72 horas para obtener la masa seca contenida en la hoja (*leaf mass dry content* - LMDC). La masa de hoja por unidad de área (*Leaf mass per unit area* - LMA) y las demás mediciones fueron basadas de acuerdo a métodos estandarizados (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Con las hojas de las ramas colectadas, se destinaron dos hojas por individuo para calcular el punto de pérdida de turgencia en la hoja (*turgor loss point* - TLP). De una sola hoja, se tomaron dos muestras de 4 mm de diámetro con ayuda de un sacabocado, las cuales se envolvieron en papel aluminio y se colocaron en nitrógeno líquido por al menos 10 minutos. Las muestras se retiraron del nitrógeno líquido y en menos de 15 segundos se perforaron con una pinza delgada y se colocaron en el osmómetro Wescor Vapro 5600 *Vapor Pressure Osmometer* para su medición (Bartlett et al., 2012).

## 2.8 Rasgos del tallo

Entre los rasgos del tallo se consideraron la materia seca de todo el tallo (*twig dry matter content*), los promedios de porción de xilema, médula y corteza para los 10, 20 y 30 cm de distancia con respecto a la hoja terminal, y el valor Huber (relación entre albura y el área foliar) el cual indica la capacidad hidráulica relativa de un segmento del tallo por unidad de área de hoja (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Las proporciones de xilema, médula y corteza fueron cuantificadas por medio de una fotografía con el uso

de cortes a mano en el plano transversal. Después del corte, las muestras fueron inmediatamente observadas en estereomicroscopio a 2-5 X, con cámara adaptada que permite asignar escalas de referencia a nivel de micrómetros (Nikon SMZ-745T, Tokio, Japón; Infinity 1 microscope camera; Lumenera Corporation, Ottawa, Ontario, Canadá), lo que permitió estimar las áreas y proporciones de cada tejido por medio del software *Image J* (Reinking, 2007) así como los promedios entre las tres distancias (10, 20 y 30 cm de tallo terminal).

## 2.9 Análisis estadísticos

### 2.9.1 Diversidad y Biomasa sobre el suelo

Se obtuvo la precisión del muestreo de especies con la generación de curvas de acumulación de especies de acuerdo a los individuos identificados en el software EstimateS 8.2 (Colwell et al., 2012), para estimar el tope máximo de riqueza de especies. Nuestra curva de acumulación de especies se comparó con tres estimadores asintóticos: el de cobertura basado en incidencia o *Incidence-Based Coverage Estimator* (ICE), un modelo con ajuste no paramétrico basado en Jackknife de primer orden, Chao 1 como modelo asintótico (Colwell y Coddington, 1994). ICE se basa en el número de especies raras (aquellas que están presentes en menos de 10 sitios de muestreo), Chao 1 es otro estimador basado en la abundancia de especies raras, y Jackknife 1 es una función del número de especies encontradas en un solo punto de muestreo (Figura 3 A).

Las distribuciones espaciales de la riqueza de especies y la biomasa sobre el suelo fueron obtenidas con mapas de interpolación de *Kriging* Empírico Bayesiano con el uso de ArcGIS 10.1 (Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, EUA), que se basan en el mapeo por autocorrelación para conjuntos de datos pequeños. Para probar la relación de riqueza de especies y biomasa, se usaron modelos de regresión lineal, así como las relaciones de dichas propiedades con las mediciones de suelo, mediciones topográficas, altura de la vegetación y cobertura vegetal con una matriz de correlación de Pearson frecuentista y Bayesiana, en JASP 0.8.6.0 (JASP Team, 2019, JASP Versión 0.10.2). El análisis Bayesiano resulta en la proporción de la probabilidad de la hipótesis alternativa sobre la hipótesis nula (Jarosz y Wiley, 2014), con un indicador llamado Factor de Bayes Inverso ( $BF_{10}$ ). Para todos los análisis, propusimos un mínimo de  $P < 0.05$  y también de  $BF_{10} = 3$  como criterio para elegir la correlación altamente probable. Para explorar el conjunto de variables abióticas con la biomasa y la riqueza de

especies, se generó un análisis de regresión múltiple o *stepwise analysis*, con el uso del paquete *mass* en R.

Para cuantificar la inequidad en la distribución de la biomasa, se calculó el índice de Gini (G), un índice comúnmente usado en economía que denota la acumulación de los recursos. Se calculó G para la cobertura relativa de las especies y para la biomasa por especies y por sitio de muestreo, utilizando el paquete 'ineq' en R 3.4.4. Todas las gráficas fueron generadas con Sigma Plot 11.0 (Systat Software Inc., San Jose, California, EUA).

### 2.9.2 Rasgos funcionales

Las variables tomadas en la fecha más estresada (septiembre 2017), comprenden a los rasgos estructurales, foliares y de tallo y se promediaron entre seis individuos para cada especie. Se buscaron asociaciones entre las variables (promedios por especie) con matrices de correlación de Pearson frecuentista y Bayesiana, en JASP 0.8.6.0, para determinar cuáles variables son las que permiten que una especie tenga más o menos cobertura y biomasa. Se obtuvieron análisis de componentes principales (*Principal Component Analysis*, PCA) en R 3.4.4 para ver si existen diferencias marcadas entre las especies dadas por los rasgos medidos. Debido a la cantidad de variables, no logramos sintetizar todos los rasgos en un solo PCA, pero si fue posible analizar de manera separada los rasgos estructurales, de hoja y de tallo. Incluimos la biomasa y cobertura relativa por especie dentro de las variables estructurales. Posteriormente se correlacionaron los primeros componentes principales (PC1) del PCA de hojas y del PCA de tallos, para observar tendencias entre las variables.

Para cada rasgo funcional medido, se calculó el valor más probable de ser encontrado, al seleccionar un individuo de manera aleatoria en una comunidad, denominado como medias ponderadas por comunidad (*Community Weight Mean* - CWM):

CWM que es el valor promedio del rasgo de una comunidad ponderado por la abundancia relativa de cada especie. Se considera que el CWM es un indicador de los valores de los rasgos de las especies de plantas más dominantes en una comunidad, de forma que si se cuantificara el valor de la característica  $i$  de un individuo  $j$ , asumiendo que  $j$  es un individuo tomado al azar dentro de la comunidad de estudio, el valor debería acercarse a CWM. Se calcula tras obtener el promedio del valor del rasgo de interés por

especie, ponderador por la abundancia en cada sitio (generalmente multiplicando el área basal total de cada especie por el valor promedio del rasgo (Lohbeck et al., 2013; Miller et al., 2019).

## Capítulo 3. Resultados

---

### 3.1 Propiedades de los suelos

La elevación varió de 395.6 a 429 m.s.n.m. Como pie de ladera, el aspecto se distribuyó entre los 166° y los 301°, así como la pendiente varió de 4° a 26°. El índice topográfico, el cuál es una medida sin unidad, mostró valores de -0.39 a 0.21. El potencial hídrico varió de -5.66 MPa en un sitio cubierto por *Quercus berberidifolia*, a -71.47 MPa con incidencia de especies como *Ornithostaphylos oppositifolia*, *Eriodictyon sessilifolium* y *Ceanothus greggii*. La materia orgánica en el suelo osciló desde 2.2 a 15.2 % (2.2 a 11.6 % sin datos sobresalientes o *outliers*). Las muestras de suelo fueron ligeramente ácidas, ya que mostraron valores de pH de 6.09 a 6.97. Los sólidos disueltos totales variaron entre 10.67 y 188.58 mS. El contenido de arenas varió entre 67 y 88 %, mientras que las arcillas y los limos variaron desde 6 al 14 y del 1 al 22 %, respectivamente (Tabla 1).

No encontramos diferencias en clasificación de la textura del suelo de las 36 muestras (Figura 2). La materia orgánica estaba relacionada positivamente con el potencial hídrico del suelo ( $R = 0.47$ ,  $P = 0.004$ ,  $BF_{10} = 11.2$ ), con los sólidos totales disueltos ( $R = 0.45$ ,  $P = 0.006$ ,  $BF_{10} = 7.7$ ) y con el contenido de humedad en suelo ( $R = 0.82$ ,  $P < 0.001$ ,  $BF_{10} < 1000$ ; Tabla 2), pero no mostró correlaciones con las proporciones de arena, arcilla ni limos, ni las variables topográficas. El potencial hídrico del suelo mostró relación positiva con el pH ( $R = 0.42$ ,  $P = 0.01$ ,  $BF_{10} = 4.7$ ) y con el contenido de agua en suelo ( $R = 0.37$ ,  $P = 0.02$ ,  $BF_{10} = 2.3$ ), pero no correlacionó con ninguna otra variable edafológica o topográfica. El pH covarió negativamente con el índice topográfico ( $R = -0.39$ ,  $P = 0.016$ ,  $BF_{10} = 3.4$ ). Los sólidos totales disueltos se asociaron positivamente con el contenido de agua ( $R = 0.46$ ,  $P = 0.004$ ,  $BF_{10} = 10.3$ ; Tabla 2), pero no se asociaron con las demás variables edafológicas y topográficas. El porcentaje de arenas y de limos no se relacionaron con las otras variables edafológicas ni topográficas, pero las arcillas si presentaron una ligera relación positiva con la pendiente ( $R = 0.37$ ,  $P = 0.02$ ,  $BF_{10} = 2.2$ ). La pendiente también se asoció positivamente con la elevación ( $R = 0.41$ ,  $P = 0.01$ ,  $BF_{10} = 4.2$ ).

### 3.2 Diversidad y cobertura vegetal

Se encontraron 29 especies en los 36 sitios de muestreo de 2 m de radio (Tabla 3). Los sitios de estudio presentaron entre una y siete especies (Tabla 1). Algunas especies como *Q. berberidifolia*, *Ceanothus greggii* y *Acourtia microcephala* solo fueron encontrados en un solo sitio, mientras que *Ornithostaphylos oppositifolia*, *Eriogonum fasciculatum*, *Adenostoma fasciculatum* y *Gutierrezia sarothrae* estuvieron presentes en 12 o más sitios (ver frecuencia en Tabla 3).

El sitio de muestreo con mayor cobertura vegetal (93%) solo mantuvo una sola especie (*Q. berberidifolia*), con el potencial hídrico del suelo más alto (-5.66 MPa), el mayor contenido de agua en suelo (0.0013 %), y fue el tercer sitio con mayor materia orgánica (11 %). Al considerar variables abióticas por parte del análisis de regresión múltiple o *stepwise analysis*, por su nombre en inglés, encontramos que la riqueza de especies estaba afectada por el aspecto del terreno y por la elevación (múltiple  $R^2 = 0.53$ , aspecto  $P = 0.035$ , elevación  $P = 0.05$ ).

Nuestra estimación de riqueza de especies, por medio de la curva de acumulación de especies y los estimadores asintóticos de riqueza, convergieron en aproximadamente 30 especies (Figura 3 A). Los sitios con mayor riqueza de especies fueron localizados en las partes con mayor altitud en el área de estudio, de acuerdo con el muestreo y el *kriging* derivado (Figura 1 C). Dichos sitios de muestreo presentaron una mezcla tanto de especies leñosas como herbáceas. Sin embargo, no encontramos correlación significativa entre la riqueza de especies con las variables bióticas de biomasa y altura de la vegetación, pero hubo una correlación negativa con la cobertura vegetal (19-93 %;  $R = -0.38$ ,  $P = 0.02$ ,  $BF_{10} = 2.8$ ).

Solo tres especies (11% del total de riqueza) comprendieron el 65 % de la cobertura relativa (*O. oppositifolia*, *A. fasciculatum* y *E. fasciculatum*), mientras que las otras 26 especies (89 % del total de especies) corresponden al 35 % de la cobertura vegetal. De esta manera, la distribución de la cobertura relativa mostró una alta desigualdad ( $G = 0.68$ , Figura 3 C). La cobertura vegetal por sitio de muestreo fue distribuida de forma homogénea entre los sitios ( $G = 0.16$ ) y se relacionó significativamente con la altura promedio vegetal de cada área de muestreo (0.89 – 2.42 m;  $R = 0.43$ ,  $P = 0.009$ ,  $BF_{10} = 5.3$ ), mientras que hubo ligera relación entre la materia orgánica ( $R = 0.33$ ,  $P = 0.04$ ,  $BF_{10} = 1.4$ ), con el contenido de agua en suelo ( $R = 0.37$ ,  $P = 0.03$ ,  $BF_{10} = 2.1$ ) y relación negativa con el aspecto ( $R = -0.37$ ,  $P = 0.03$ ,  $BF_{10} = 2.2$ ) pero no mantuvo ninguna relación significativa con la biomasa sobre el suelo ni las demás variables.

### 3.3 Biomasa sobre el suelo (AGB)

La biomasa por sitio de muestreo varió entre 0.006 Kg m<sup>-2</sup> a 9.17 Kg m<sup>-2</sup>, con promedios de 1.15 Kg m<sup>-2</sup> y mediana de casi 0.7 Kg m<sup>-2</sup> para toda el área de estudio (Tabla 1). La distribución de la biomasa en el área de estudio no fue homogénea ya que el 30% de los sitios (11 sitios) de muestreo concentraron el 75% de la biomasa ( $G = 0.6$ ; Figura 3 B), los cuales se localizaron en sitios con menor elevación, de acuerdo con la cosecha y el *kriging* derivado (Figura 1 D). El sitio de muestreo con mayor biomasa fue dominado por *Malosma laurina*, acompañado de otras cuatro especies; sin embargo, al omitir este dato y volver a realizar el análisis, la distribución de biomasa siguió mostrando una alta desigualdad ( $G = 0.54$ ). Los siguientes sitios de muestreo con la mayor cantidad de biomasa, mostraron menos de 4 kg m<sup>-2</sup>, que incluyeron arbustos como *Adenostoma fasciculatum*, *Eriogonum fasciculatum*, *O. oppositifolia* y *Q. berberidifolia*.

La biomasa sobre el suelo no se correlacionó significativamente con la riqueza de especies ( $P = 0.51$ ,  $BF_{10} = 0.25$ ; Figura 4 A), pero estaba asociada positivamente con el potencial hídrico ( $R = 0.39$ ,  $P = 0.01$ ,  $BF_{10} = 3$ ; Figura 4 B), materia orgánica ( $R = 0.74$ ,  $P < 0.001$ ,  $BF_{10} > 1000$ ) y con el contenido de agua o humedad en suelo ( $R = 0.67$ ,  $P < 0.001$ ,  $BF_{10} > 1000$ ; Tabla 2). A su vez, la biomasa se relacionó negativamente al porcentaje de arcillas ( $R = -0.35$ ,  $P = 0.04$ ,  $BF_{10} = 1.6$ ). El potencial hídrico del suelo covarió positivamente con la altura de la vegetación ( $R = 0.46$ ,  $P = 0.004$ ,  $BF_{10} = 10.5$ ). La materia orgánica se relacionó positivamente con la altura de la vegetación ( $R = 0.51$ ,  $P = 0.001$ ,  $BF_{10} = 32.1$ ; Tabla 2) y con la hojarasca ( $R = 0.43$ ,  $P = 0.009$ ,  $BF_{10} = 5.7$ ). El *stepwise analysis* mostró que la combinación de potencial hídrico del suelo y los porcentajes de arcilla son los principales factores abióticos asociados a la cantidad de biomasa sobre el suelo ( $R^2 = 0.51$ ,  $P = 0.02$ ,  $AIC = 36.1$ ).

Aunque *M. laurina* estaba presente en solo seis sitios de muestreo, fue la especie con mayor representación en biomasa, con 10.5 Kg de tallos (92.9 %), 0.73 de hojas (6.5 %) y 0.06 Kg de estructuras reproductivas (0.5 %, considerando a la biomasa de *M. laurina* como 100 %). Las tres especies más abundantes que incluyen a *O. oppositifolia*, *A. fasciculatum* y *E. fasciculatum* mostraron valores de 3.5, 7.8 y 7.08 Kg de tallos (66.9, 90.3 y 88.8 % respectivamente para la biomasa de cada especie), 1.6, 0.8 y 0.88 Kg de masa foliar (30.3, 9.7 y 11.1 %, respectivamente). De las tres especies, solo *O. oppositifolia* y *E. fasciculatum* presentaron 0.15 y 0.003 Kg de masa de estructuras reproductivas (2.8 y 0.03 % de biomasa por especie). *Q. berberidifolia* mostró 3.4 Kg totales de masa de tallos, 0.25 kg de masa foliar y 0.01 kg de masa de estructuras reproductivas (93, 6.6 y 0.3 %). *C. dumosum* mantuvo 2 Kg de masa de tallos, 0.45 Kg de masa foliar y 0.01 Kg de estructuras reproductivas (81.5, 17.9 y 0.6 %, Figura 5 A). El 94

% de la biomasa (39.45 Kg) se concentró en el 28 % de las 21 especies cosechadas (seis especies,  $G = 0.76$ , Figura 5 B). Dichas seis especies (*M. laurina*, *A. fasciculatum*, *E. fasciculatum*, *O. oppositifolia*, *Q. berberidifolia* y *Cneoridium dumosum*) abarcaron la mayor representación de biomasa en el ecosistema, sobre todo por la masa seca de tallos y de la hojarasca compuesta por hojas, virutas de tallos y madera, así como materia en descomposición.

Tabla 1. Conjunto de variables medidas en 36 sitios de muestreo en 17 hectáreas de matorral nativo en el Rancho El Mogor, Baja California, México. ND: No disponible debido a que la variable tiene rango negativo a positivo, lo que imposibilita el cálculo del índice Gini o no cuenta con una moda.

Variable	Abreviación	Unidad	Media	Min	Max	Mediana	Moda	Gini
Riqueza	S	Número de especies	3.2	1	7	3.22	3	0.24
Biomasa sobre el suelo	AGB	kg m <sup>-2</sup>	1.15	0.006	9.17	0.69	ND	0.6
Cobertura	Cover	% por sitio	62.43	19.71	93.6	0.63	ND	0.16
Altura	H	m	1.47	0.89	2.42	1.35	1.14	0.16
Potencial hídrico del suelo	Ψsoil	MPa	-37.94	-71.47	-5.66	-32.26	ND	0.28
Materia orgánica	OM	%	5.54	2.2	15.2	4.93	5.5	0.22
pH	pH	Log H <sup>+</sup>	6.42	6.09	6.97	6.45	6.56	0.02
Sólidos Disueltos Totales	TDS	mS	29.15	10.67	188.58	21.25	ND	0.33
Contenido de agua en suelo	SWC	%	0.0002	0	0.0013	0.000085	0	0.64
Área foliar	LA	m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup>	0.76	0.02	4.92	0.57	ND	0.49
Arena	Sand	%	74.87	67.1	88.2	74.1	79.1	0.04
Arcillas	Clay	%	9.77	6.54	13.18	9.9	10.18	0.09
Limos	Silt	%	15.35	1.62	22.04	16.16	19.6	0.14
Elevación	Elev	m.s.n.m.	408.8	395.6	429.2	407.7	ND	0.01
Aspecto	Aspect	°	228.1	166.1	301.8	228.3	ND	0.06
Pendiente	Slope	°	8.9	4.08	26.08	7.85	11.8	0.2
Índice topográfico	TopoIndex	Sin unidad	-0.04	-0.39	0.21	-0.03	0.08	ND

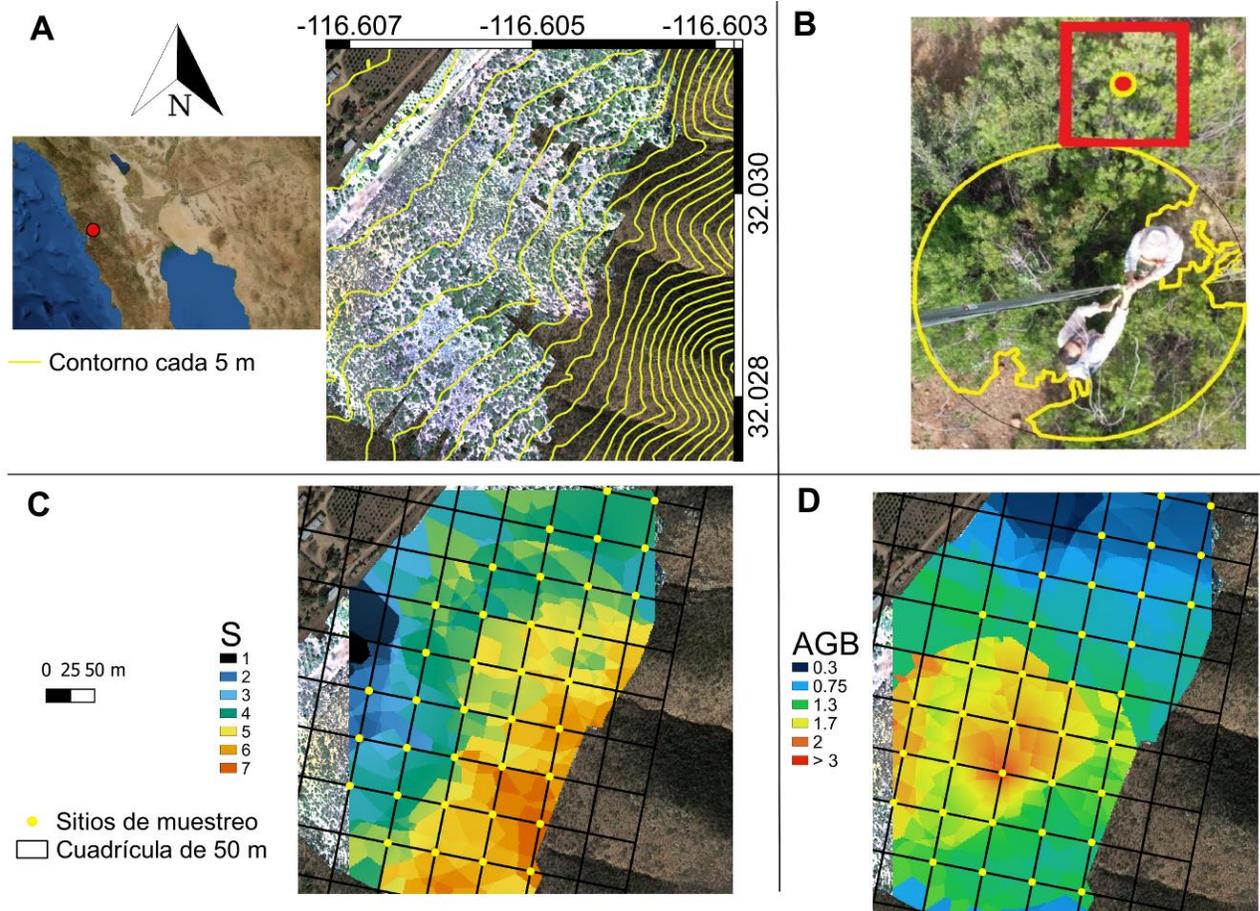


Figura 1. (A) Localización del Rancho El Mogor, Baja California, México, en un mapa regional y topográfico del área de estudio (datos de INEGI) desplegado sobre imágenes por dron. (B) Diseño experimental para cuantificar la riqueza de especies, medir la cobertura vegetal total en el área circular de 2 m de radio, cosechar la biomasa sobre el suelo en un metro cuadrado y extraer la muestra del suelo a 25 cm de profundidad. Mapas con la retícula de sitios de muestreo, de interpolación (C) de la riqueza de especies (número de especies o  $S$ ) y (D) de biomasa sobre el suelo (AGB en  $\text{Kg m}^{-2}$ ), basado en Análisis Empírico de *Kriging* del área de estudio.

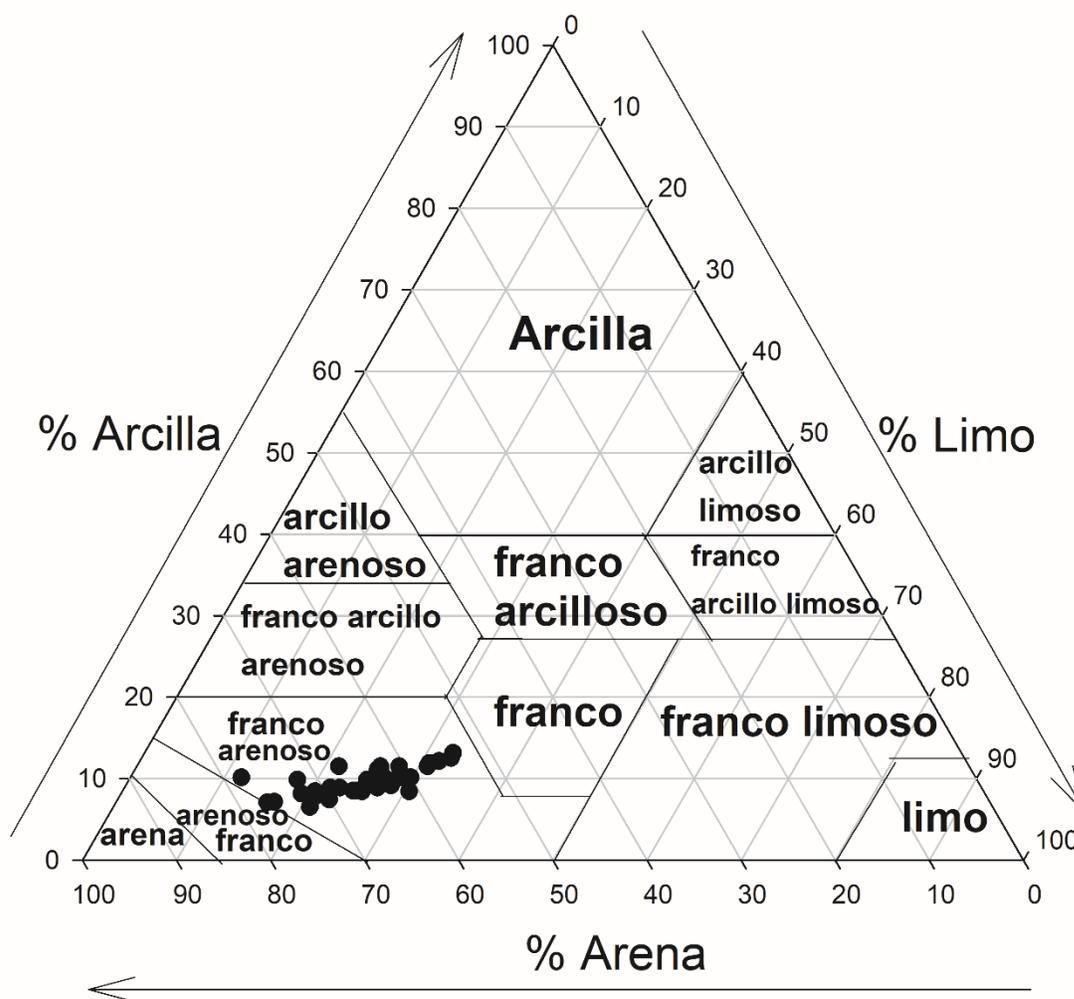


Figura 2. Clasificación de las muestras de suelo extraídas de los 36 puntos muestreo (círculos negros) dentro del diagrama del triángulo textural.

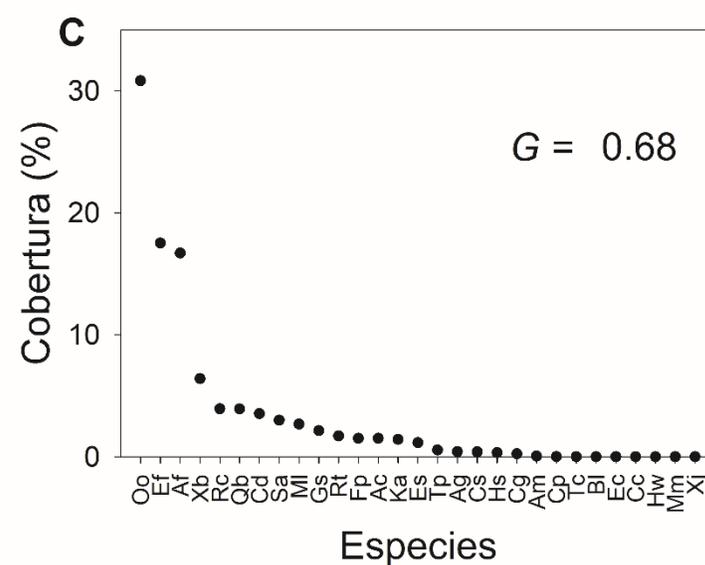
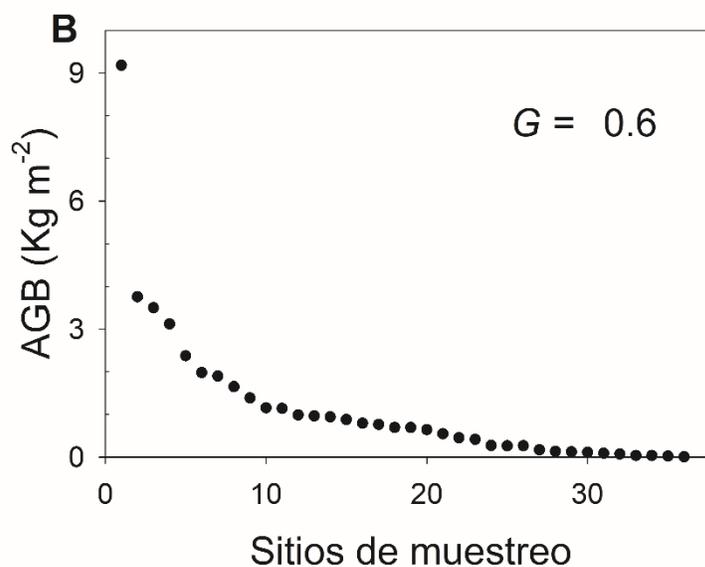
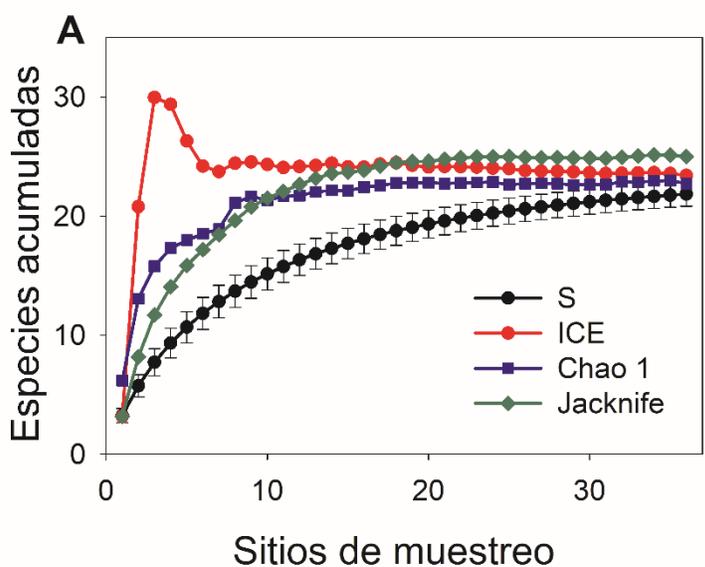


Figura 3. (A) Estimación de la riqueza de especies totales ( $S$ ) de la comunidad de chaparral en el Rancho El Mogor, Baja California, México, considerando a los tres estimadores de riqueza de especies conocidos como el estimador basado en incidencia de cobertura o *Incidence-Based Coverage Estimator* (ICE), Chao 1, y Jackknife 1. (B) Desigualdad en la distribución de biomasa sobre el suelo (AGB en  $\text{Kg m}^{-2}$ ) por sitio de muestreo. La biomasa sobre el suelo presentó un coeficiente de Gini de  $G = 0.6$ , con promedios de  $1.15 \pm 1.69 \text{ Kg m}^{-2}$ . (C) La cobertura relativa también presentó desigualdad ( $G = 0.68$ ) entre las 29 especies. Las abreviaturas por especie están especificadas en la Tabla 3.

El área foliar estimada para cada sitio de muestreo mostró valores de 0.02 a 4.9 m<sup>2</sup> m<sup>-2</sup>. 55 % del área foliar se concentró en 22 % de los sitios de muestreo (ocho sitios;  $G = 0.49$  y  $G = 0.42$ , sin el *outlier* de biomasa) de modo que se mostró distribuido de manera más homogénea entre los sitios de muestreo, en relación con la biomasa sobre el suelo. Además, el 87% del área foliar se distribuyó en seis especies (*O. oppositifolia*, *M. laurina*, *E. fasciculatum*, *A. fasciculatum*, *C. dumosum* y *Q. berberidifolia*,  $G = 0.71$ ). El área foliar no se correlacionó con la riqueza de especies ( $P = 0.25$ ), pero si estaba fuertemente relacionado con la biomasa sobre el suelo ( $R = 0.86$ ,  $P < 0.001$ ,  $BF_{10} > 1000$ ), materia orgánica ( $R = 0.72$ ,  $P < 0.001$ ,  $BF_{10} > 1000$ ), contenido de agua en suelo ( $R = 0.62$ ,  $P < 0.001$ ,  $BF_{10} = 520$ ) y con la masa seca de tallos ( $R = 0.83$ ,  $P < 0.001$ ,  $BF_{10} > 1000$ ).

La masa seca de tallos por sitio de muestreo varió de 0.004 a 8.41 kg m<sup>-2</sup> (promedio de 0.997 Kg m<sup>-2</sup> y mediana de 0.574 Kg m<sup>-2</sup>) y mostró relación positiva con el potencial hídrico del suelo ( $R = 0.39$ ,  $P = 0.01$ ,  $BF_{10} = 2.9$ ), pero negativamente relacionado con el porcentaje de arcilla en suelos ( $R = -0.35$ ,  $P = 0.03$ ,  $BF_{10} = 1.7$ ). La masa de hojas seca (0.002 – 0.718 Kg m<sup>-2</sup>) mostró promedio de 0.146 Kg m<sup>-2</sup> y mediana de 0.125 Kg m<sup>-2</sup>, correlacionando con la masa seca de estructuras reproductivas (0 – 0.052 Kg m<sup>-2</sup>;  $R = 0.626$ ,  $P < 0.001$ ,  $BF_{10} = 626$ ). La masa seca de tallos correlacionó positivamente con la masa seca de hojas por sitio de muestreo ( $R = 0.76$ ,  $P < 0.001$ ,  $BF_{10} > 1000$ ).

La masa seca de tallos representó el 86.4 % del total de biomasa, seguido por hojas (12.7 %) y estructuras reproductivas (0.8 %) de todas las especies (Figura 5 A). Las mismas seis especies que contribuyeron con el 87 % del área foliar estimada, también contribuyeron con el 95 % de la biomasa sobre el suelo total, compuesto principalmente de masa seca de tallos. Estas mismas especies representaron el 28 % del total de especies cosechadas ( $G = 0.76$ ; Figura 5 B). *M. laurina* aportó la mayor cantidad de biomasa sobre el suelo (29 %), aunque mostró una baja cobertura vegetal (la novena especie en orden descendente, Figura 5 C).

La masa seca de tallos por especie varió de 0 a 10.5 Kg con promedio de 1.7 kg y mediana de 0.095. La biomasa foliar mostró valores de 0.0001 a 1.59 Kg, con promedio de 0.25 kg y mediana de 0.02 kg por especie. La masa seca de estructuras reproductivas varió de 0 a 0.14 Kg, con promedio de 0.017 y mediana de 0.0002. Las mayores cantidades de hojas y de estructuras reproductivas fueron atribuidas a *O. oppositifolia*. La masa foliar está positivamente relacionada con la masa de órganos reproductivos de cada especie ( $R = 0.69$ ,  $P < 0.001$ ,  $BF_{10} = 74$ ).



Tabla 3. Lista de especies con abreviación (Abr), familia, autor y su contribución con cobertura relativa (cobertura), biomasa sobre el suelo (AGB), frecuencia (Frec), masa relativa de ramas (Ramas %), masa relativa de hojas (Hojas %) altura en metros (H) y fenología. ND: medida no disponible ya que la presencia de la especie no fue cosechada o fue observada fuera de nuestros sitios de muestreo, pero se decidió considerar dentro de la riqueza de especies.

Especies	Abr	Familia	Autor	Cobertura (%)	AGB	Frec	Ramas (%)	Hojas (%)	H	Fenología
<i>Ornithostaphylos oppositifolia</i>	Oo	Ericaceae	(Parry) Small.	30.8	5.25	13	9.8	26.4	2.2	Perenne
<i>Eriogonum fasciculatum</i>	Ef	Polygonaceae	Benth.	17.52	7.97	19	19.7	14.5	1.1	Caducifolia
<i>Adenostoma fasciculatum</i>	Af	Rosaceae	Hook & Arn.	16.7	8.65	12	21.7	11.9	1.8	Perenne
<i>Xylococcus bicolor</i>	Xb	Ericaceae	Nutt.	6.4	0.69	3	5.7	3	1.6	Perenne
<i>Rhamnus crocea</i>	Rc	Rhamnaceae	Nutt.	3.94	0.03	4	0.06	0.07	1.6	Perenne
<i>Quercus berberidifolia</i>	Qb	Fagaceae	Liebmann	3.93	3.75	1	9.7	4.5	2.1	Perenne
<i>Cneoridium dumosum</i>	Cd	Rutaceae	(Nutt. ex Torr. & Gray) Baill.	3.53	2.53	9	5.7	7.6	1.3	Caducifolia
<i>Salvia apiana</i>	Sa	Lamiaceae	Jeps.	3	0.1	4	0.2	1	1.0	Caducifolia
<i>Malosma laurina</i>	MI	Anacardiaceae	(Nutt.) Nutt. ex Abrams	2.6	11.29	6	29.2	22	2.2	Perenne
<i>Gutierrezia sarothrae</i>	Gs	Asteraceae	(Pursh) Britton & Rusby	2.1	0.08	12	0.1	1	0.4	Perenne
<i>Romneya trichocalyx</i>	Rt	Papaveraceae	Eastw.	1.7	ND	2	ND	ND	2.9	Perenne
<i>Fraxinus parryi</i>	Fp	Oleaceae	Moran	1.5	0.55	3	1.3	2.6	3.6	Caducifolia
<i>Artemisia californica</i>	Ac	Asteraceae	Less.	1.5	0.16	2	0.3	2.1	1.1	Perenne
<i>Keckiella antirrhinoides</i>	Ka	Plantaginaceae	(Benth.) Straw	1.4	0.05	5	0.06	0.07	1.2	Perenne
<i>Eriodictyon sessilifolium</i>	Es	Boraginaceae	Greene	1.1	0.07	3	0.1	0.3	2.2	Perenne
<i>Trichostema parishii</i>	Tp	Lamiaceae	Vasey	0.5	ND	2	ND	ND	0.5	Perenne
<i>Acmispon glaber</i>	Ag	Fabaceae	(Vogel) Brouillet	0.4	0.07	7	0.1	0.5	0.7	Perenne

<i>Crocanthemum scoparium</i>	Cs	Cistaceae	(Nutt.) Millsp.	0.4	0.21	5	0.4	2.4	0.5	Perenne
<i>Hazardia squarrosa</i>	Hs	Asteraceae	(Hook. & Arn.) Greene	0.3	0.02	5	0.03	0.3	0.6	Perenne
<i>Ceanothus greggii</i>	Cg	Rhamnaceae	A. Gray	0.2	0.02	1	0.02	0.1	1.6	Perenne
<i>Acourtia microcephala</i>	Am	Asteraceae	DC.	0.04	0.003	1	ND	ND	0.3	Perenne
<i>Chlorogalum parviflorum</i>	Cp	Agavaceae	S. Watson	0.01	0.0008	3	ND	ND	0.03	Perenne
<i>Bahiopsis laciniata</i>	Bl	Asteraceae	(A. Gray) E: E. Shilling & Panero	<0.01	ND	ND	ND	ND	ND	Perenne
<i>Encelia californica</i>	Ec	Asteraceae	Nutt.	<0.01	ND	ND	ND	ND	ND	Perenne
<i>Cuscuta californica</i>	Cc	Convolvulaceae	Hook. & Arn.	<0.01	ND	ND	ND	ND	ND	Perenne
<i>Hesperoyucca whipplei</i>	Hw	Asparagaceae	(Torr.) Trel.	<0.01	ND	ND	ND	ND	ND	Perenne monocárpico
<i>Marah macrocarpa</i>	Mm	Cucurbitaceae	Greene	<0.01	ND	ND	ND	ND	ND	Perenne
<i>Tetradymia comosa</i>	Tc	Asteraceae	A. Gray	<0.0001	0.007	ND	ND	ND	0.3	Perenne
<i>Xanthisma junceum</i>	Xj	Asteraceae	(Greene) D. R. Morgan & R. L. Hartm	<0.0001	ND	ND	ND	ND	ND	Perenne

---

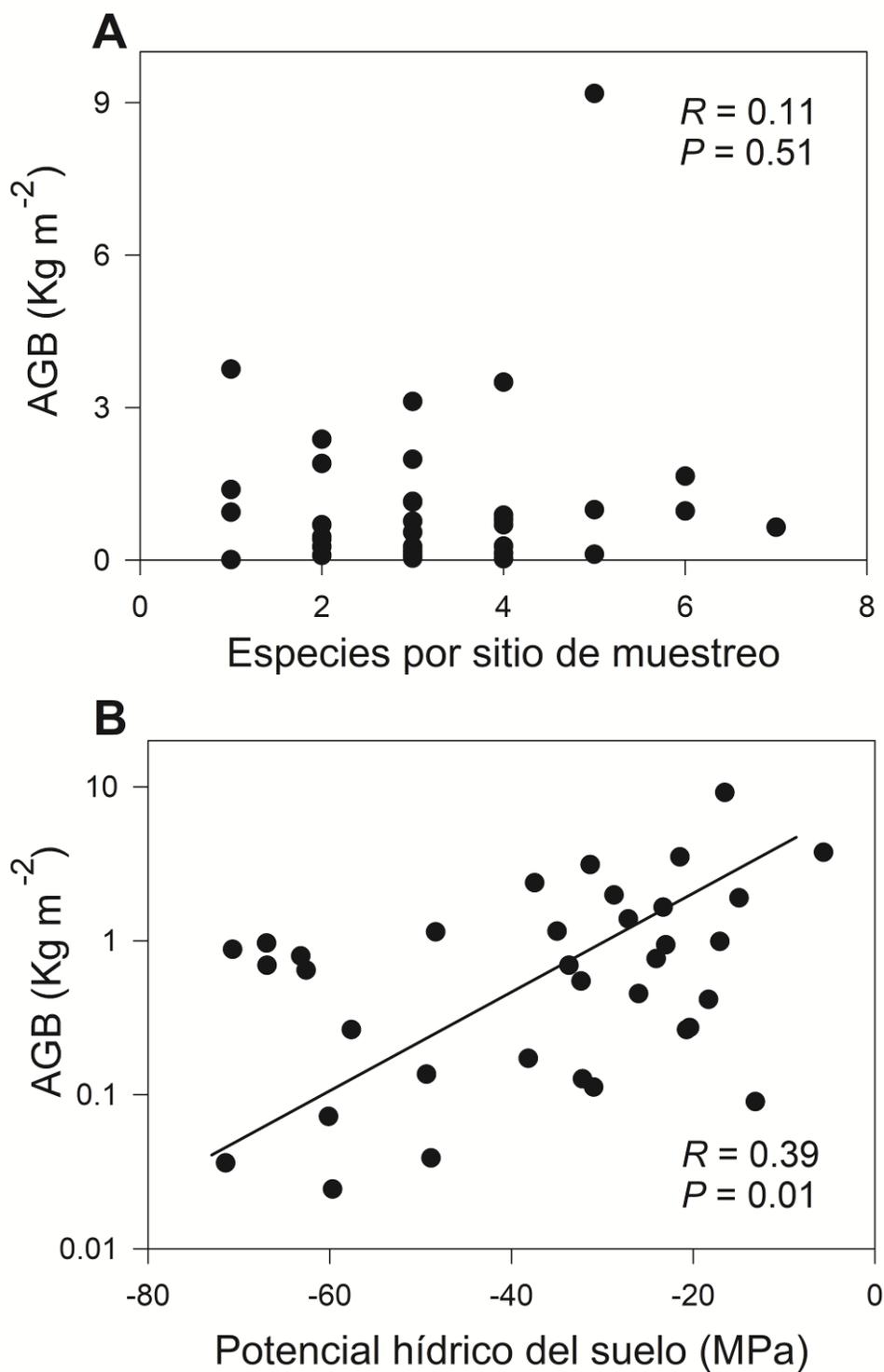


Figura 4. (A) Falta de correlación entre la riqueza de especies y la biomasa sobre el suelo (AGB en  $\text{Kg m}^{-2}$ ) de los 36 sitios de muestreo a lo largo de las 17 hectáreas de arbustos semiáridos en el Rancho El Mogor, Baja California, México. (B) Relación entre el potencial hídrico del suelo (MPa) y la biomasa sobre el suelo (AGB en  $\text{Kg m}^{-2}$ ) por sitio de muestreo.

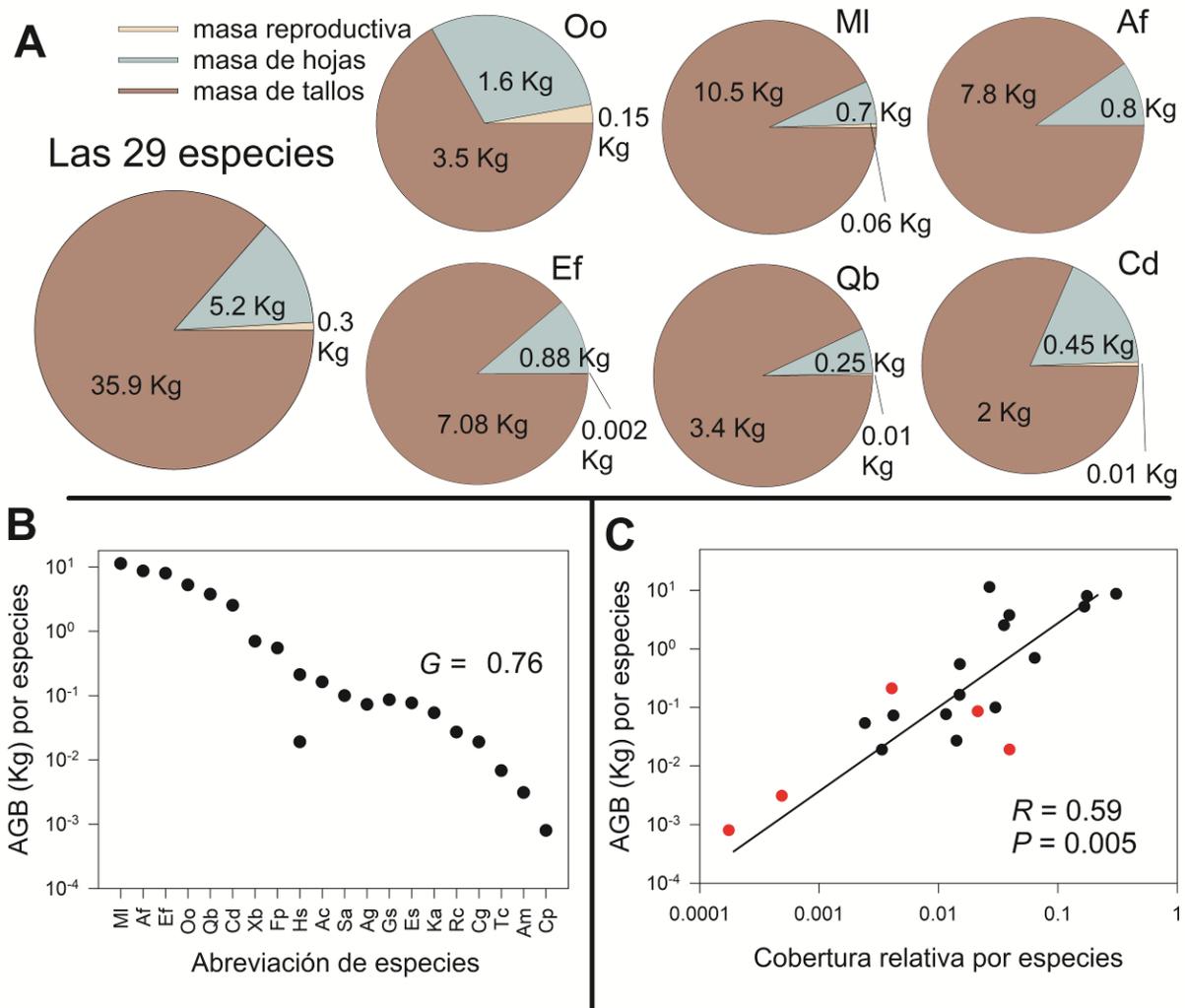


Figura 5. (A) Repartición de la biomasa sobre el suelo (AGB, en Kg) con respecto a los diferentes órganos (tallos, hojas y tejido reproductivo), sumadas para todas las especies y de las seis especies con mayores valores de biomasa sobre el suelo dentro de los 36 sitios de muestreo. Las abreviaturas por especie están especificadas en la Tabla 3. (B) Inequidad en la AGB entre las especies colectadas ( $3.1 \pm 5.4$  Kg,  $G = 0.76$ ). (C) Correlación entre la AGB y la cobertura relativa de cada especie para los 36 sitios de muestreo a lo largo de las 17 hectáreas de arbustos semiáridos en el Rancho El Mogor, Baja California, México. Los puntos rojos corresponden a especies herbáceas, mientras que los puntos negros pertenecen a especies leñosas.

### 3.4 Rasgos funcionales

Para la medición de rasgos funcionales, obtuvimos 48 individuos totales a partir de las ocho especies seleccionadas (Figura 6). La cobertura por individuo fue mayor en *M. laurina*, *O. oppositifolia* y *F. parryi*, mientras que el arbusto con menor cobertura de follaje fue *E. fasciculatum* con valor cercano a la media ponderada por la comunidad que fue de  $15.79 \text{ m}^2$  (Figura 7 A). La especie con mayor número de tallos basales (cuantificados entre 0 y 10 cm del suelo) fue *C. dumosum*, mientras que las demás especies

estuvieron muy cerca del valor medio de comunidad de 16.1 tallos (Figura 7 B). La especie con mayor altura (H, en metros) fue *F. parryi* superando los 3.5 m en promedio, sin embargo, las demás especies estuvieron muy cerca de la media ponderada por la comunidad (1.49 m; Tabla 4 y Figura 7 C).

La especie con mayor valor de área foliar total por segmento o tallo terminal fue *M. laurina*, seguido de *X. bicolor*, aunque con una gran variabilidad (Figura 8 A). Las especies muestreadas presentaron una densidad foliar media ponderada por comunidad de  $0.011 \text{ g/cm}^3$ , *A. fasciculatum* presentó las hojas más densas, mientras que *F. parryi* tuvo las hojas con menor densidad (Figura 8 B). El valor de área foliar para el fin de la temporada seca presentó valor medio ponderado por comunidad de  $0.97 \text{ cm}^2$ , donde la mayoría de las especies se aproximaron a dicho valor, mientras que *M. laurina* fue la especie con mayor área foliar (Figura 9 A). La especie con mayor LMA fue *X. bicolor*, mientras que las demás especies, estaban cercanas a la media de la comunidad de  $0.022 \text{ g cm}^{-2}$  (Figura 9 B). El punto de pérdida de turgencia o *Turgor loss point* (TLP) mostró un valor medio ponderado por comunidad de  $-3.1 \text{ MPa}$ , donde *A. fasciculatum* fue la especie que presentó los valores más negativos (Figura 9 C). En la fecha del muestreo que comprendió el fin de la temporada seca, *F. parryi* presentó la mayor cantidad de materia seca (Figura 9 D), mientras que *R. crocea* fue la especie con los menores valores para esa fecha.

Las especies que presentaron mayores proporciones de xilema y a su vez, menores proporciones de corteza fueron *O. oppositifolia*, seguido por *M. laurina* (con valores cercanos a la media ponderada por comunidad de proporción de corteza), mientras que los menores valores de xilema, con los valores más altos de proporción de corteza, los mantuvo *A. fasciculatum*, con valores de proporción de xilema cercanos a la media ponderada por la comunidad (47 %, Tabla 4; Figura 10). Entre todas las especies, la proporción de médula fue mayor en *R. crocea* y menor en *X. bicolor*. De entre los rasgos estudiados, sólo el LA, LAseg y la proporción de xilema, presentaron índice de Gini superior a 0.5, lo que nos denota que fueron las tres variables con mayor desigualdad entre las ocho especies más abundantes de El Mogor (Tabla 4).

Observamos una distinción de dos grupos entre las especies estudiadas, de modo que el grupo con mayores proporciones de xilema, incluyendo *O. oppositifolia*, *M. laurina*, *X. bicolor* y *R. crocea*, presentó las menores proporciones de corteza. El grupo con menores proporciones de xilema presentó mayores cantidades de corteza y en él se ubican las especies *A. fasciculatum*, *C. dumosum*, *E. fasciculatum* y *F. parryi* (Figura 10 B) aunque no hay una evidente dicotomía. Los valores de contenido de materia seca en tallos terminales de todas las especies presentaron valores muy cercanos a la media ponderada por comunidad ( $459.3 \text{ mg g}^{-1}$ ; Figura 11 A). El valor Huber fue mayor en *M. laurina*, seguido de *O.*

*oppositifolia*, mientras que el menor valor fue presentado por *C. dumosum* (Figura 11 B). En el caso del TLP y del LDMC, observamos la separación de estos dos grupos. El primero conformado por *A. fasciculatum*, *C. dumosum*, *E. fasciculatum* y *F. parryi*, el cual presentó los valores más negativos de TLP y los valores más altos de contenido de materia seca en la hoja (LDMC). El segundo grupo, que reúne a *O. oppositifolia*, *M. laurina*, *X. bicolor* y *R. crocea*, mantiene valores menos negativos de TLP y valores menores de LDMC (Figura 9 C y D). Del primer grupo, hay dos especies que quedan meses sin hojas (*C. dumosum* y *F. parryi*), una facultativamente caducifolia (*E. fasciculatum*) y otra perennifolia (*A. fasciculatum*). En el segundo grupo se integran sólo especies perennifolias aunque difieren en la duración de solapamiento de cohortes de hojas.

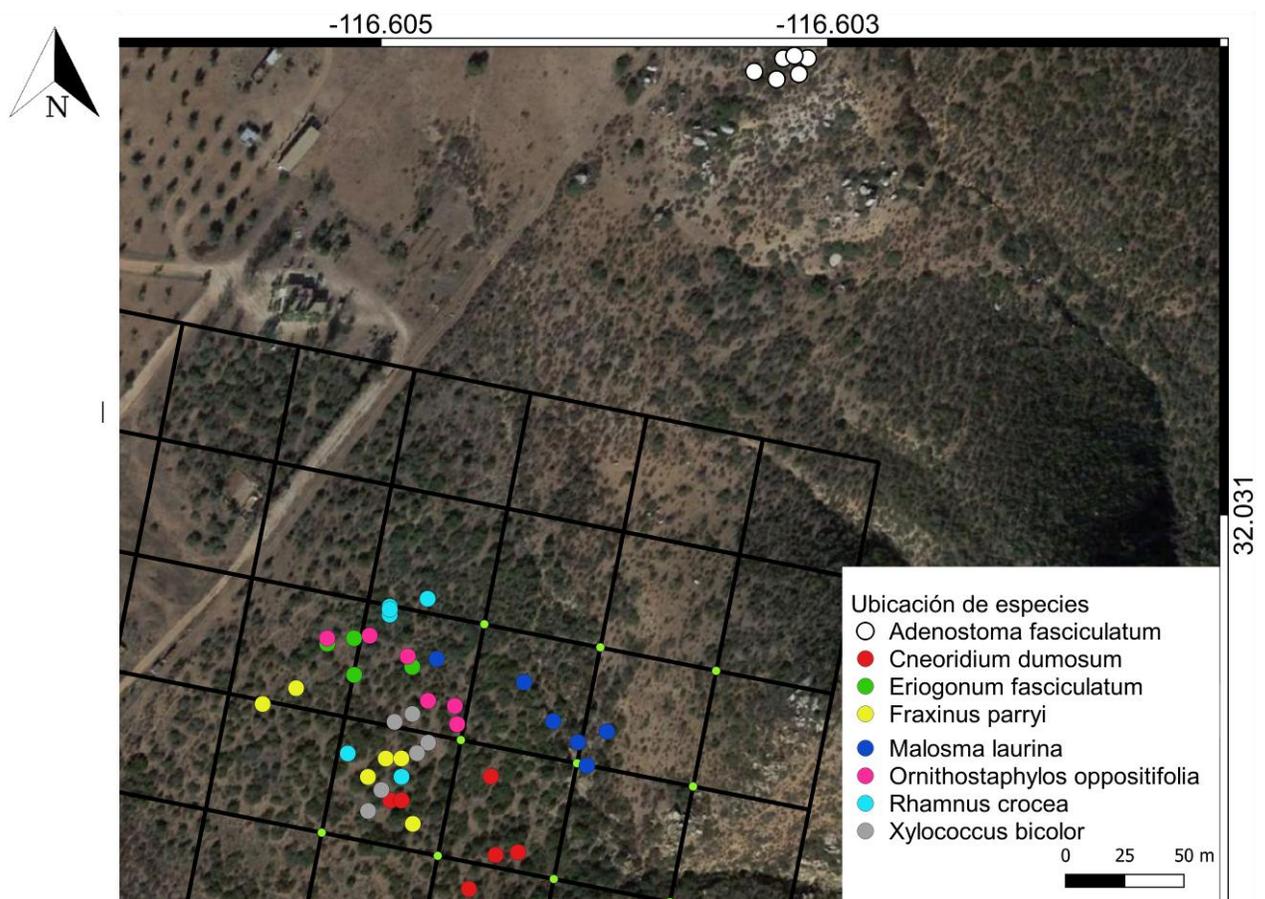


Figura 6. Distribución de los seis individuos muestreados de cada especie en El Mogor, Valle de Guadalupe, Baja California. Se colocó la rejilla, con separación de 50 m por intersección usado para el registro de riqueza de especies.

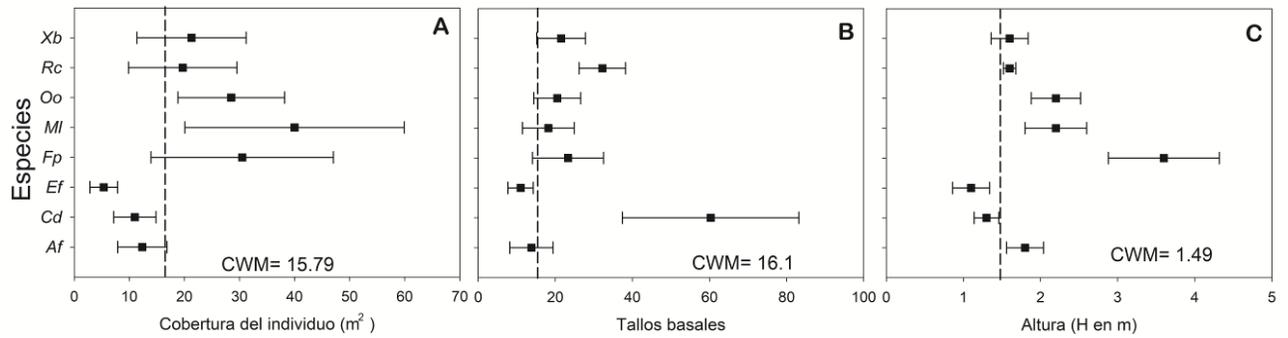


Figura 7. (A) Cobertura por individuo, (B) número de tallos basales y altura (H en metros) de las especies muestreadas. Los puntos para cada especie corresponden a los promedios por especie y las barras corresponden a los intervalos de confianza al 95 %. Abreviatura de especies en Tabla 3. La línea punteada refiere a la media ponderada por comunidad (CWM).

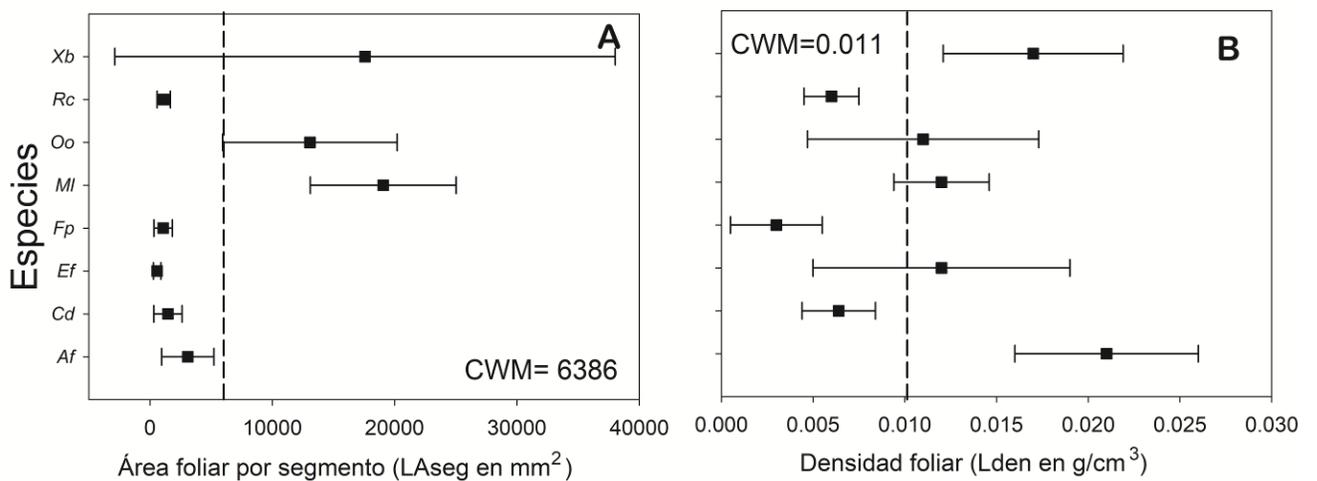


Figura 8. (A) Área foliar por segmento o rama terminal y (B) densidad foliar de las especies seleccionadas. Los puntos para cada especie corresponden a los promedios por especie y las barras corresponden a los intervalos de confianza al 95 %. Abreviatura de especies en Tabla 3. La Línea punteada refiere a la media ponderada por comunidad (CWM).

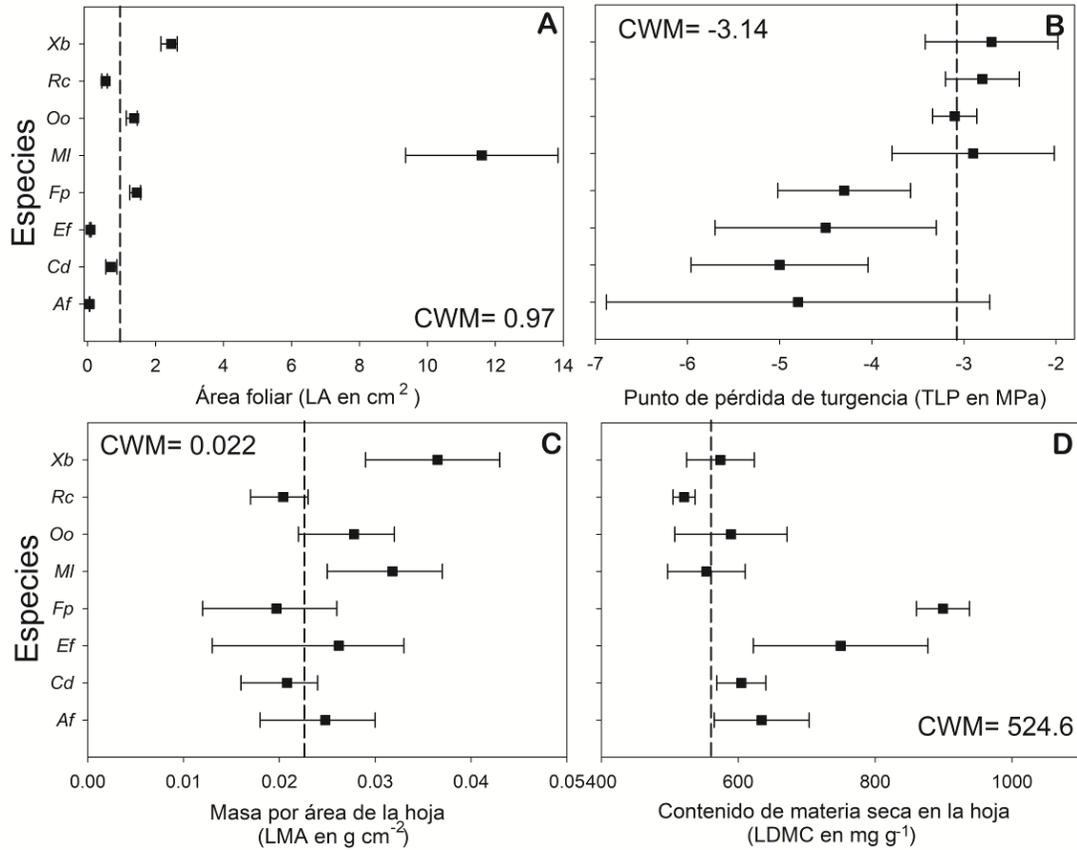


Figura 9. (A) Área foliar (*leaf area*, LA), (B) punto de pérdida de turgencia (*turgor loss point*, TLP), (C) masa por unidad de área foliar (*leaf mass per area*, LMA) y (D) contenido de materia seca en la hoja (*leaf dry mass content*, LDMC) de las especies seleccionadas. Los puntos para cada especie corresponden a los promedios por especie y las barras corresponden a los intervalos de confianza al 95 %. Abreviatura de especies en Tabla 3. La línea punteada refiere a la media ponderada por comunidad (CWM).

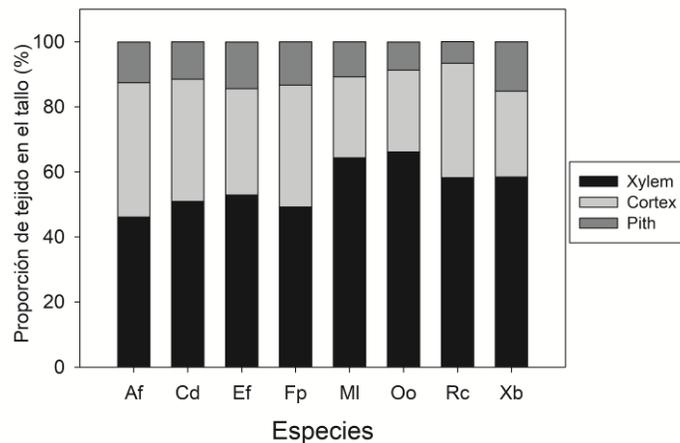


Figura 10. Proporciones de tejido de xilema (Xylem), corteza (Cortex) y médula (Pith) en tallos terminales de las especies seleccionadas. Abreviatura de especies en Tabla 3.

Tabla 4. Rasgos funcionales cuantificados con su abreviación, unidad, media ponderada por comunidad (CWM), mediana, cuartil de 25 y 75% y el índice de Gini para las ocho especies más abundantes de El Mogor, Valle de Guadalupe, Baja California, México.

Variable	Rasgo	Abreviación	Unidad	CWM	Mediana	Cuartil 25	Cuartil 75	Gini
Estructurales	Cobertura	Cover	m <sup>2</sup>	15.79	20.5	11.35	30	0.29
	Tallos basales	Basal_stem	---	16.1	21	14.9	29.9	0.28
	Altura promedio	H	m	1.49	1.7	1.37	2.2	0.19
Hoja	Punto de pérdida de turgencia	TLP	MPa	-3.14	-3.7	-4.72	-2.82	0.13
	Área foliar por cada hoja	LA	cm <sup>2</sup>	0.97	1.02	0.196	2.2	0.66
	Área foliar por segmento	LAseg	mm <sup>2</sup>	6386	2275	1085	16480	0.55
	Densidad foliar	Lden	g cm <sup>-3</sup>	0.011	0.012	0.006	0.01	0.26
	Masa por unidad de área foliar	LMA	g cm <sup>-2</sup>	0.022	0.025	0.02	0.03	0.12
	Contenido de materia seca en la hoja	LDMC	mg g <sup>-1</sup>	524.6	597	558.6	720.8	0.09
	Proporción de Xilema	Xylem	%	47.5	55.5	49.63	62.8	0.68
	Proporción de Corteza	Cortex	%	25.9	33.9	25.5	37.5	0.1
Tallo	Proporción de Médula	Pith	%	9.3	12	9.15	14	0.13
	Valor Huber	Huber	---	0.019	0.024	0.014	0.031	0.25
	Contenido de materia seca en tallos	twig_dry	mg g <sup>-1</sup>	459.3	589	492	634	0.08

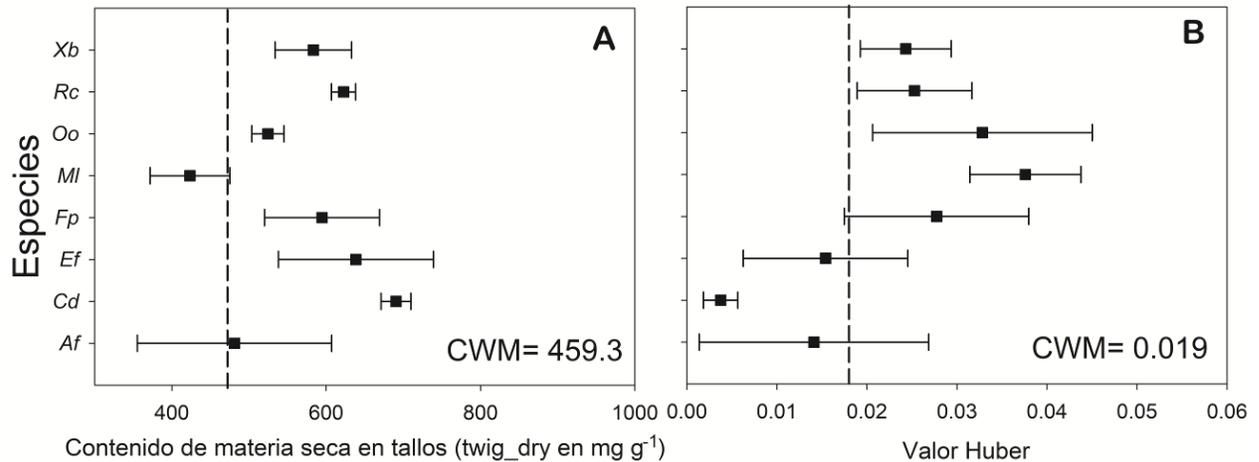


Figura 11. (A) Contenido de materia seca en el tallo y (B) valor Huber para cada una de las especies seleccionadas. Los puntos para cada especie corresponden a los promedios por especie y las barras corresponden a los intervalos de confianza al 95 %. Abreviatura de especies en Tabla 3. La línea punteada refiere a la media ponderada por comunidad (CWM).

### 3.4.1 Patrones de asociación de los rasgos funcionales

La cobertura por individuo y la proporción de xilema presentaron relación positiva con el valor Huber ( $R = 0.88$ ,  $P = 0.004$ ,  $BF_{10} = 14.3$  y  $R = 0.73$ ,  $P = 0.038$ ,  $BF_{10} = 2.7$ ). El TLP mostró relación positiva con las proporciones de xilema ( $R = 0.83$ ,  $P = 0.01$ ,  $BF_{10} = 7.2$ ) y negativamente con la corteza ( $R = -0.77$ ,  $P = 0.025$ ,  $BF_{10} = 3.63$ ), así como con el valor Huber ( $R = 0.78$ ,  $P = 0.022$ ,  $BF_{10} = 4$ ). Las especies con mayor cobertura por individuo mostraron una alta área foliar (LA;  $R = 0.75$ ,  $P = 0.031$ ,  $BF_{10} = 3.1$ ). La proporción de corteza en tallos mostró relación negativa con la masa por área foliar (LMA,  $R = -0.77$ ,  $P = 0.024$ ,  $BF_{10} = 3.7$ ). Las especies que mantienen alta área foliar por segmento (LAseg) mostraron mayores proporciones de xilema ( $R = 0.74$ ,  $P = 0.033$ ,  $BF_{10} = 3$ ) y menores cantidades de corteza ( $R = -0.86$ ,  $P = 0.005$ ,  $BF_{10} = 10.9$ ). De igual manera LAseg presentó correlación positiva con el TLP ( $R = 0.7$ ,  $P = 0.04$ ,  $BF_{10} = 2.3$ ), con el área foliar por cada hoja (LA,  $R = 0.72$ ,  $P = 0.044$ ,  $BF_{10} = 2.4$ ) y con el LMA ( $R = 0.88$ ,  $P = 0.004$ ,  $BF_{10} = 14.3$ ). No encontramos ninguna relación entre los rasgos funcionales y la cobertura relativa o la biomasa colectada en el área de estudio (Tabla 5).

En el PCA, los rasgos estructurales se separaron en tres polos, separando a la cobertura, los tallos basales y la altura en cada extremo y en cuanto a las especies, estas se agruparon en *O. oppositifolia*, *R. crocea*,

*X. bicolor* y *A. fasciculatum*, dejando a *F. parryi* y a *M. laurina* en extremos opuestos y a *E. fasciculatum* y *C. dumosum* en otro extremo. Para este análisis el primer componente presentó 99.4 % de explicación del modo de agregación de las variables (Figura 12). La mayoría de las variables de hoja no lograron separarse, al observarse agregadas al centro, dejando a la masa por unidad de área (LMA) y a la densidad foliar (Lden) en polos separados. Las especies no mostraron un patrón de segregación claro de acuerdo con sus rasgos foliares y el primer componente explicó el 58 % de los patrones de conglomeración (Figura 13). Los rasgos de tallo se separaron entre xilema y corteza por un extremo, y Valor Huber y materia seca en el tallo por el otro extremo, dejando a la médula fuera del patrón de agregación. Las especies se agruparon entre *A. fasciculatum*, *E. fasciculatum*, *R. crocea*, *X. bicolor* y *F. parryi*, dejando de lado a *M. laurina*, *O. oppositifolia* y *C. dumosum*. El componente principal mostró un 99 % de explicación sobre los rasgos del tallo (Figura 14).

El PCA que sintetizó las variables estructurales y tallo mostró la separación del valor Huber, el contenido de materia seca, la cobertura por individuo y el número de tallos basales en un extremo, agregando al tejido de xilema y a la corteza en otro extremo y dejando fuera a la médula y a la altura de los individuos. En el caso de las especies, el PCA no muestra los dos grupos de especies con mayores tejidos de corteza o de hoja (Figura 15). El conjunto de datos para el primer componente de cada análisis está sintetizado en la Tabla 6. No se demostró una correlación marginal entre variables de hoja y tallo (*loadings* y *scores* respectivamente, Tabla 7 y 8). Sin embargo, encontramos una correlación significativa entre el primer componente del PCA de hojas y el segundo componente del PCA de tallos, los cuales son influidos principalmente por densidad de hoja y el LMA para hojas y valor Huber y contenido de masa seca en tallo para las variables de tallo (Tabla 7).

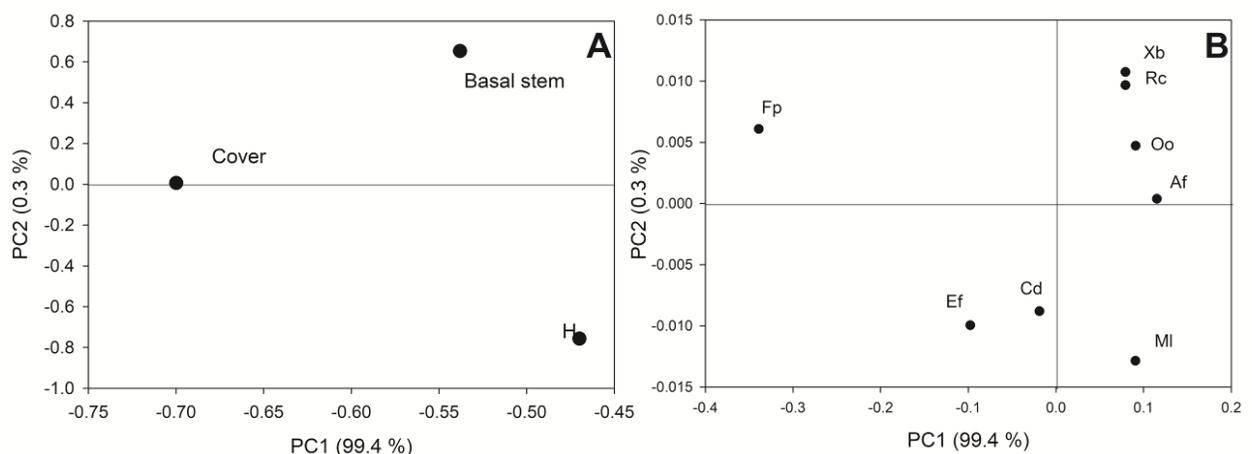


Figura 12. Análisis de componentes principales (PCA) de los rasgos estructurales. Abreviaturas de las especies y de las variables en Tabla 3 y Tabla 4, respectivamente.

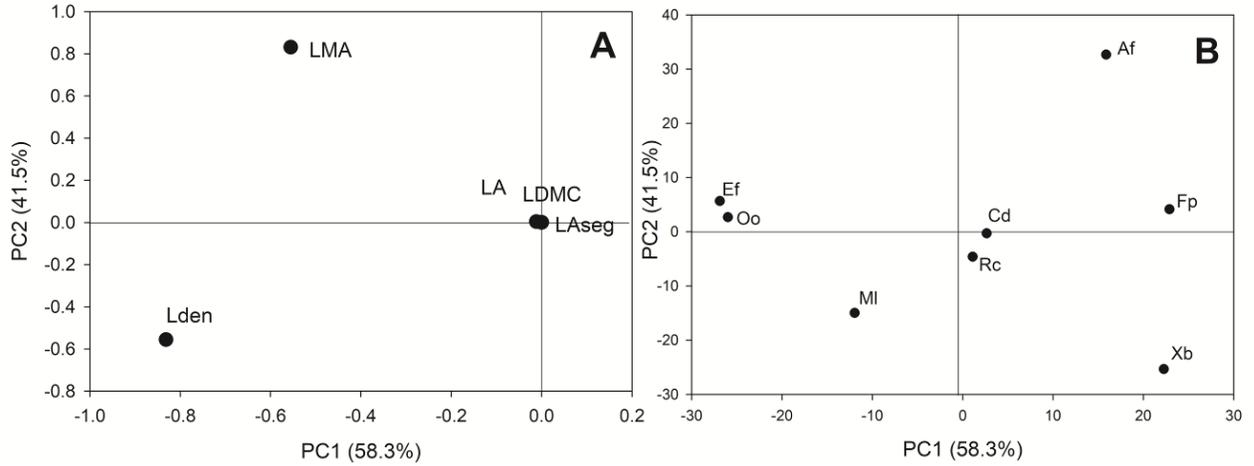


Figura 13. Análisis de componentes principales de los rasgos foliares. Abreviaturas de las especies y de las variables en Tabla 3 y Tabla 4, respectivamente.

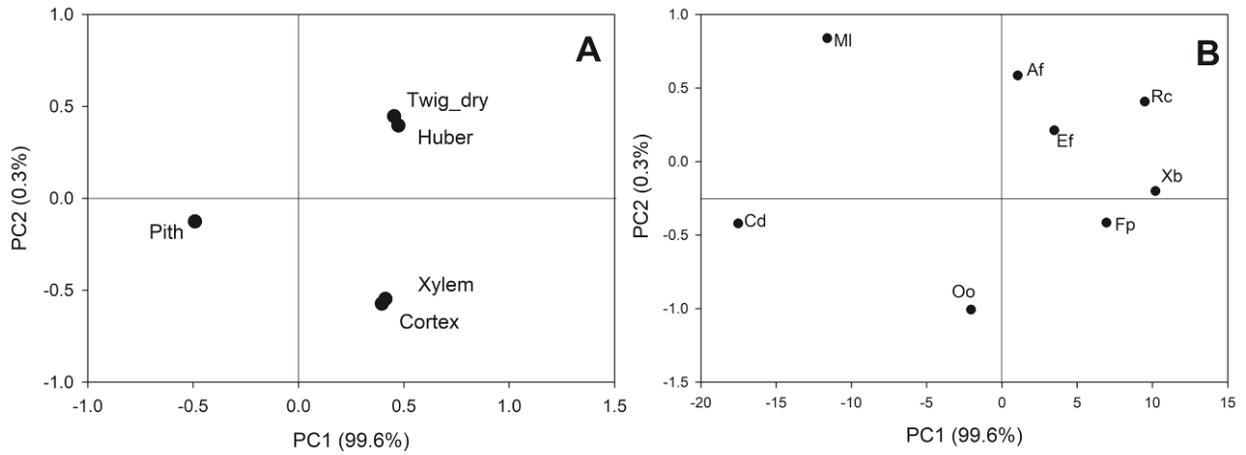


Figura 14. Análisis de componentes principales de los rasgos del tallo. Abreviaturas de las especies y de las variables en Tabla 3 y Tabla 4, respectivamente.

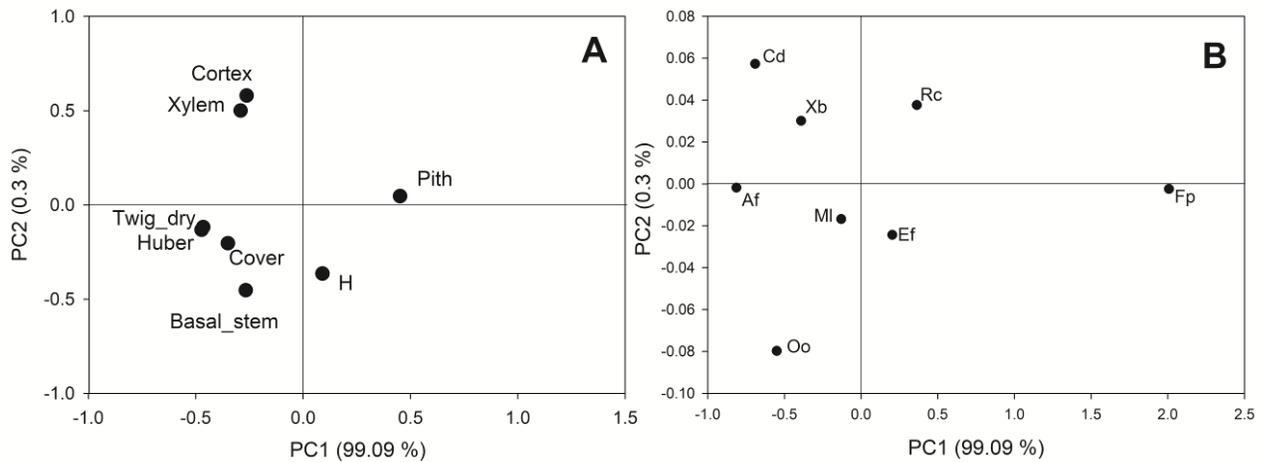


Figura 15. Análisis de componentes principales de los rasgos estructurales y los rasgos del tallo. Abreviaturas de las especies y de las variables en Tabla 3 y Tabla 4, respectivamente.

Tabla 5. Coeficiente de correlación de Pearson entre biomasa sobre el suelo (AGB), cobertura relativa (Rel\_cov) y los 14 rasgos funcionales medidos en seis individuos de las ocho especies más abundantes del matorral nativo del Rancho El Mogor, Baja California, México. Las abreviaturas de los rasgos están en la Tabla 4. Negritas: P < 0.05; \* P < 0.01; \*\* P < 0.001.

	AGB	Rel_cov	Cover	Basal_stem	H	Xylem	Cortex	Pith	Huber	twig_dry	TLP	LA	Lden	LMA	LDMC
<b>Rel_cov</b>	0.34	—													
<b>Cover</b>	0.09	-0.2	—												
<b>Basal_stem</b>	-0.48	-0.4	-0.18	—											
<b>H</b>	-0.17	-0.18	0.69	-0.19	—										
<b>Xylem</b>	0.14	0.25	0.6	-0.14	-0.02	—									
<b>Cortex</b>	-0.2	-0.23	-0.56	0.28	0.03	<b>-0.91**</b>	—								
<b>Pith</b>	0.09	-0.13	-0.27	-0.27	-0.001	-0.46	0.07	—							
<b>Huber</b>	0.14	0.06	<b>0.88*</b>	-0.51	0.55	<b>0.73</b>	-0.69	-0.3	—						
<b>twig_dry</b>	-0.67	-0.2	-0.63	0.6	-0.32	-0.37	0.38	0.09	-0.65	—					
<b>TLP</b>	-0.15	-0.03	0.61	-0.25	0.07	<b>0.84</b>	<b>-0.77</b>	-0.37	<b>0.78</b>	-0.35	—				
<b>LA</b>	0.51	-0.33	<b>0.75</b>	-0.17	0.21	0.55	-0.59	-0.06	0.6	-0.67	0.47	—			
<b>Lden</b>	0.53	0.41	-0.19	-0.55	-0.37	-0.009	-0.15	0.34	-0.03	-0.56	0.06	0.08	—		
<b>LMA</b>	0.32	0.17	0.28	-0.44	-0.21	0.54	<b>-0.77</b>	0.37	0.4	-0.48	0.56	0.5	0.65	—	
<b>LDMC</b>	-0.12	-0.07	-0.07	-0.22	0.57	-0.56	0.39	0.52	-0.1	0.24	-0.54	-0.28	-0.35	-0.4	—
<b>LAseg</b>	0.28	0.08	0.65	-0.27	0.06	<b>0.75</b>	<b>-0.87*</b>	0.06	0.65	-0.63	<b>0.71</b>	<b>0.72</b>	0.41	<b>0.88*</b>	-0.48

Tabla 6. Contribución de cada rasgo para el primer componente (PC1) de los cuatro análisis de componentes principales (PCA de los rasgos estructurales, de hoja, de tallos y el conjunto de estructurales y tallos). Las abreviaturas de los rasgos están en la Tabla 4.

Rasgo	PC1 estructurales	PC1 hojas	PC1 tallos	PC1 estructurales y tallos
Cover	-0.6998722	---	---	-0.35034751
Basal_stem	-0.5379676	---	---	-0.26676310
H	-0.4698613	---	---	0.09008407
TLP	---	-0.08951406	---	---
LA	---	-0.53341877	---	---
LAseg	---	-0.65796633	---	---
Lden	---	0.39528726	---	---
LMA	---	-0.31686617	---	---
LDMC	---	0.13370028	---	---
Xylem	---	---	0.4130764	-0.29098592
Cortex	---	---	0.3961982	-0.26255917
Pith	---	%	-0.4905090	0.45185061
Huber	---	---	0.4749142	-0.47277883
twig_dry	---	0-1	0.4541501	-0.46548900

Tabla 7. Correlación de los primeros componentes de los loadings de PCA de Hojas y PCA de tallos. Negritas:  $P < 0.05$ ; \*  $P < 0.01$ ; \*\*  $P < 0.001$ .

Componente	PC1 hojas	PC2 hojas	PC1 tallos
PC1 hojas	---		
PC2 hojas	0.08	---	
PC1 tallos	-0.463	0.054	---
PC2 tallos	<b>-0.893</b>	0.178	0.123

Tabla 8. Correlación de los primeros componentes de los scores de PCA de hojas y PCA de tallos.

Componente	PC1 hojas	PC2 hojas	PC1 tallos
PC1 hojas	---		
PC2 hojas	0	---	
PC1 tallos	0.331	-0.039	---
PC2 tallos	0.059	0.091	0

## Capítulo 4. Discusión

---

### 4.1 Riqueza de especies: patrones de distribución y heterogeneidad del paisaje

Este estudio permitió evaluar la relación entre diferentes factores edafológicos e hidrológicos con la cantidad de biomasa aérea y la riqueza de especies a nivel local en un matorral semiárido. Nuestros resultados mostraron que la biomasa sobre el suelo (AGB) está asociada con la disponibilidad de agua, materia orgánica y propiedades del suelo, mientras que la riqueza de especies ( $S$ ) está asociada con el aspecto de ladera, la elevación del terreno y la apertura del estrato de arbustos mayores. Sin embargo, no hubo relación entre AGB y  $S$ .

La falta de relación entre la riqueza de especies y la biomasa sobre el suelo puede deberse a la influencia de los distintos factores ambientales que controlan a cada una de estas propiedades ecológicas y por las diferencias en el tamaño y forma de las especies, así como por factores bióticos no cuantificados que controlan a la riqueza de especies. Encontramos que la riqueza de especies responde de manera aleatoria al conjunto de factores bióticos (propiedades de la vegetación como la biomasa, altura) y abióticos (topografía y mediciones del suelo). La riqueza observada, compuesta por 29 especies, normalmente en nuestra área de estudio, sólo puede ser identificada durante las temporadas de lluvias, ya que algunas especies pueden marchitarse a principios de la estación seca. Cuando se limita la disponibilidad de agua durante la temporada seca, puede haber una reducción de riqueza de especies en pleno desarrollo foliar, dado que existe un filtro de composición de especie por estrés ambiental y competencia hídrica, tal y como sucede en otros sitios de California (Harrison et al., 2006).

Otros estudios donde si comprobaron la relación de la disponibilidad del agua con la riqueza de especies en ambientes secos, se han realizado en escalas regionales, que les proveen un punto de vista diferente al nuestro (Harrison et al., 2006; Li et al., 2013). Nuestros resultados fueron consistentes con otros reportes de California, donde la riqueza de especies es mayor en sitios donde incrementa la heterogeneidad topográfica (Cowling et al., 1996) debido a que en nuestro caso la riqueza se relacionó con una menor cobertura vegetal (parches en vegetación), con el aspecto y la elevación. La heterogeneidad topográfica puede inducir diferentes condiciones ambientales, desde diferentes niveles de radiación hasta diferentes intensidades de escorrentía, promoviendo un mosaico de oportunidades de colonización para las especies locales (Desimone y Burk, 1992). Sin embargo, a diferentes escalas

espaciales, de cientos a miles de km<sup>2</sup>, la riqueza de especies se asocia principalmente con la disponibilidad de agua (Harrison et al., 2006; Kelemen et al., 2013; Li et al., 2013).

Con el uso de tecnologías de percepción remota a escalas nacionales y regionales, otros estudios han corroborado la hipótesis de diversidad-productividad en ecosistemas áridos como los de Patagonia (Gaitán et al., 2013). En otros sitios con clima Mediterráneo, demostraron que la riqueza de especies se asocia negativamente a la altitud (Jiménez-Alfaro et al., 2014), al igual como sucede en el clima Mediterráneo de Chile, donde la riqueza de especies es mayormente explicada con la humedad relativa debido a la reducción de la evapotranspiración durante altas humedades relativas (Becerra, 2016). Sin embargo, dichos estudios se realizaron en una escala regional que comprendió un gradiente altitudinal de 500 m y 1700 m, respectivamente, y es difícil hacer inferencias de las relaciones entre la riqueza de especies y factores abióticos a escala local, ya que no hay cambios marcados en pendiente, elevación o índices topográficos, por lo cual es posible esperar que los factores abióticos más relevantes sean edafológicos.

En cuanto a la relación de la riqueza de especies y las propiedades de los suelos, globalmente se han demostrado asociaciones positivas entre la riqueza de especies y el pH (Pärtel, 2002). Esta relación también se ha encontrado a escala regional en arbustos del Mediterráneo griego donde la riqueza de especies variaba fuertemente a lo largo de un gradiente de pH (Chytrý et al., 2010). Sin embargo, en nuestro sitio de estudio, la *S* y la AGB no se asociaron al pH del suelo. Esta discrepancia es debido a que en otros estudios han explorado la relación entre el pH del suelo y otros factores abióticos (materia orgánica, conductividad, etc.) a lo largo de gradientes más extensos (Cheesman et al., 2018; Zhang et al., 2017), los cuales no son comparables a nuestro gradiente.

En el presente trabajo demostramos que el aspecto del terreno era la única variable abiótica asociada con la distribución espacial de la riqueza de especies dentro de este paisaje. Observamos también que cuatro especies dominantes ocuparon casi el 71% de nuestra cobertura vegetal medida, y cada una de estas especies cubrió por completo algunas parcelas. Sin embargo, la mayoría de las especies eran relativamente raras en el paisaje (en su estado actual de desarrollo post incendio). Nuestros resultados coincidieron con investigaciones previas en chaparral, que muestran que la riqueza de especies también es influenciada por la escala, la temporada y la edad de la cobertura vegetal (Cowling et al., 1996; Hanes, 1971). Los factores a los que se le atribuye la variabilidad y la baja diversidad de especies que se encuentran en los chaparrales son los diversos tipos de suelos californianos y los intervalos entre incendios (Cowling et al., 1996). Sin embargo, los chaparrales albergan a una flora funcionalmente

diversa debido a la variedad de adaptaciones para hacer frente a los regímenes posteriores al incendio, la variedad de historias y periodos de vida, la alta permanencia de algunas especies como parte del banco de semillas y la capacidad de rebrote tras incendios, entre otras características (Zedler, 1995).

De manera similar, nuestro sitio de estudio aún conserva suelo desnudo de 6% a 38% en nuestras parcelas pequeñas, 30 años después del último incendio, y la riqueza específica se correlacionó moderadamente con la apertura ( $R = 0.38$ , la inversa de la cobertura de los sitios de muestreo). Esto puede ocurrir en condiciones de menor productividad en un clima más seco, menos N y P en el suelo (Franco-Vizcaino y Sosa-Ramirez, 1997), en intervalos de fuego más cortos (Minnich, 1983) y con el mantenimiento de algunos espacios abiertos mediante pastoreo ligero el cual reduce la cubierta de arbustos en el corto plazo, y en el largo plazo puede reducir las probabilidades de incendios (Potts et al., 2010). Encontramos que la geometría del paisaje afecta a la riqueza específica, incluso con un espaciamiento de 50 m de los sitios de muestreo, lo que refleja los patrones irregulares de vegetación que se encuentran comúnmente en áreas semiáridas (Del-Toro-Guerrero et al., 2019; Gutiérrez-Jurado et al., 2013).

En otros sitios áridos, la disponibilidad de agua en los suelos es el principal impulsor de la cobertura del dosel, debido a la menor evaporación del suelo por la sombra, lo que mejora la oportunidad para el establecimiento de plántulas cerca de los árboles facilitadores, promoviendo asociaciones comunitarias de plantas dependientes de la densidad (Scanlon et al., 2007). Como muestran muchos estudios en matorrales semi áridos a la escala de nuestras parcelas, la presencia de arbustos se asocia con menor evaporación debido a una mayor sombra, menor movimiento de aire y mayor presencia de hojarasca debido a una menor radiación solar (Liu et al., 2018), lo que puede promover procesos de facilitación para el establecimiento de especies raras. Las laderas inclinadas al norte tienen una mayor riqueza de especies que las que están dirigidas al sur, dentro de la cuenca que incluye el Rancho El Mogor (Del-Toro-Guerrero et al., 2019). Estudios previos encontraron que los valores más altos del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) se encuentran en las laderas orientadas al norte debido a una combinación de menor exposición a la radiación solar, que se traduce en una mayor infiltración de agua en los suelos, una mayor densidad de vegetación y mayor verdor general (Del-Toro-Guerrero et al., 2018, 2019; Flores-Cervantes et al., 2014). Como nuestros sitios de muestreo estaban ubicados en una suave pendiente orientada al norte, no pudimos discriminar comparando riqueza de especies entre laderas. Sin embargo, encontramos correlaciones de la riqueza con el aspecto del terreno a pesar del relieve poco profundo.

También demostramos que la AGB del chaparral de nuestra zona de estudio es altamente inequitativa en riqueza de especies, dada la fuerte dominancia de solo tres especies (Cowling et al., 1996). Los estudios fisiológicos en plantas de chaparral tienden a aventajarse de esta condición, limitando el estudio a solo considerar las especies dominantes en términos de su abundancia o biomasa, las cuales serán las que reflejen las tendencias de los valores de rasgos funcionales de la comunidad (Goldsmith y Miller, 1984). Sin embargo, la flora persistente muestra mayor diversidad, aún en características funcionales vegetativas (Ibarra-Montes, 2018) y del ciclo de vida (Zedler, 1995) que repercute en el funcionamiento del ecosistema. Nuestro trabajo no nos permitió encontrar el factor biológico relacionado a la riqueza de especies, dada la proximidad espacial entre cada punto de estudio (50 m de distancia), pero sí detectamos la influencia de factores topográficos. Por esta razón, sospechamos que el ensamblaje de especies dentro de la escala local en este ecosistema pueda estar dado a factores estocásticos (Auerbach y Shmida, 1987), incluyendo el efecto de dispersión de semillas y el éxito en el establecimiento de las plántulas. Así es como concluimos que, a escala de metros cuadrados a hectáreas, no hay evidencia que soporte la hipótesis de productividad-diversidad en arbustos de clima Mediterráneo.

La disponibilidad de agua determinó la biomasa en chaparrales de clima mediterráneo, pero no la riqueza de especies, dado que tenemos evidencia de la relación positiva entre la biomasa sobre el suelo y el potencial hídrico del suelo, así como con el contenido de humedad en suelo. Encontramos una relación positiva entre la biomasa y el potencial hídrico del suelo, tal y como se identificó en otras áreas semiáridas (Rietkerk et al., 2000), y asociaciones no significativas entre la riqueza específica y la biomasa dentro del sitio de estudio. La diversidad varió de una a siete especies a escala de parcela (ca. 12.5 m<sup>2</sup>), y las especies fueron muy desiguales en abundancia relativa, ya que tres especies fueron desproporcionadamente dominantes. Dada la variabilidad en el tamaño de individuos entre especies, la biomasa sobre el suelo también fue desigual y no relacionada con la riqueza de especies. Por ejemplo, en los sitios de muestreo que albergan la mayor riqueza de especies, encontramos biomasa de 0.64 kg m<sup>-2</sup>; para aquellas parcelas que tienen seis especies, hubo 0.96 y 1.65 kg m<sup>-2</sup>, y para las de cinco especies, encontramos 0.11, 0.98 y 9.17 kg m<sup>-2</sup>, la parcela con mayor biomasa.

En otros estudios, la riqueza de especies y el área foliar mostraron efecto significativo con el contenido de humedad en el suelo los primeros 10 cm de suelo (Fischer et al., 2019). Sin embargo, aunque encontramos relación positiva entre el área foliar estimada por sitio de muestreo y el contenido de humedad en suelo, no encontramos efecto de la riqueza de especies con el potencial hídrico ni en el contenido de humedad en suelos. Es importante recordar que estas medidas fueron puntuales en el tiempo y espacio, por lo cual no conocemos todavía los procesos dinámicos que determinan la

variabilidad de la distribución de los recursos hídricos en este tipo de paisajes. En otros bosques esclerófilos, la riqueza de especies y la riqueza funcional promueven una mayor producción de madera (Vilà et al., 2007). Para la cuenca aguas abajo y arriba de El Mogor ( $2.4 \cdot 10^3 \text{ km}^2$ ), hay evidencia preliminar de una relación positiva entre la diversidad funcional sobre la productividad primaria neta (Ibarra-Montes, 2018) del orden de las correlaciones encontradas con variables topográficas en el presente estudio. Tales resultados implican la complementariedad entre especies para aumentar la biomasa sobre el suelo. Sin embargo, a escala de parcelas pequeñas, nuestros datos no mostraron tal relación. Demostramos que diferentes controles abióticos determinan la falta de asociaciones entre riqueza y la biomasa dentro de este chaparral, en el rango de metros cuadrados a hectáreas. De hecho, la alteración de la acumulación de AGB puede favorecer a la riqueza. Un factor plausible que favorece la riqueza de especies, más allá del alcance de nuestro estudio, puede ser que el disturbio de la actividad de los mamíferos pequeños (conejos, ardillas) o grandes (ciervos, ganado) limite la dominancia y promueve condiciones heterogéneas de micrositios, favoreciendo la riqueza (Hobbs y Huenneke, 1992).

## **4.2 Patrones de biomasa entre las especies y su papel en la fisiología y las condiciones locales.**

En el presente trabajo, encontramos que la distribución de la biomasa se concentra en solo unos pocos sitios y pocas especies, y dichos sitios focales podrán ser críticos en los procesos ecosistémicos, así como se ha encontrado con termitas en África y bosques neotropicales (Bonachela et al., 2015). Sin embargo, no existen estudios previos que detallan las causas ambientales de la desigualdad en la distribución de la biomasa sobre el suelo en vegetación de clima Mediterránea a escala de paisaje.

En ambientes secos a mayor escala, la precipitación, la temperatura y la textura del suelo son los principales factores que explican la AGB (Yang et al., 2009). Nuestros resultados a escala de metros cuadrados, por lo tanto, apoyan la hipótesis de que la AGB de plantas de regiones limitadas por sequía responden a una mayor disponibilidad de agua (Bohlman et al., 2018; Hawkins et al., 2003; Li et al., 2013) con la estructura de soporte correspondiente y un índice de área foliar más alto. Además, estas plantas también contribuyen a la materia orgánica del suelo y probablemente a la humedad del suelo en retroalimentaciones positivas (Rietkerk et al., 2000).

Nuestros resultados promedios de biomasa sobre el suelo por metro cuadrado fueron menores que los obtenidos en matorrales californianos (Bohlman et al., 2018) de 30 años ( $4.93 \text{ Kg m}^{-2}$  vs.  $1.15 \text{ Kg m}^{-2}$ ), e intermedios con aquellos reportados en el desierto de Sonora con valores de 0.63, 1.14, y  $2.56 \text{ Kg m}^{-2}$ , para planicies, colinas y arroyos (Búrquez et al., 2010). También obtuvimos mayores niveles de biomasa sobre el suelo, que los esperados considerando la precipitación media anual de otros matorrales en California (Bohlman et al., 2018). De manera similar, se ha demostrado que los matorrales de desierto presentaban biomasa sobre el suelo de  $0.1 \text{ Kg}$  en  $0.25$  de metro cuadrado, lo que equivale a  $0.4 \text{ Kg m}^{-2}$ , para lo cual demostraron que la biomasa sobre el suelo estaba negativamente relacionada a la riqueza de especies en Portal, Arizona (Guo y Berry, 1998).

Los suelos de nuestros sitios de muestreo mostraron tendencias que coinciden con otros estudios en zonas áridas (Liu et al., 2016), en particular que con mayor AGB, había un alto contenido de materia orgánica, menor contenido de arcilla y mayor humedad del suelo. Notoriamente para unos sitios, los valores de materia orgánica en el suelo fueron mayores que otros matorrales en Baja California o Alta California (Fong-López, 2019). Desafortunadamente no hay estudios sobre la profundidad de los suelos en El Mogor, ya que han sido frustrados por la pedregosidad a poca profundidad.

La idea de que la biomasa sobre el suelo responda monotónicamente a la disponibilidad del agua, nos ha dado interpretaciones fisiológicas como el que las plantas localizadas en suelos con altos potenciales hídricos sustentarán mayor asimilación fotosintética y temporadas más largas de crecimiento vegetal. También puede que haya otros efectos de retroalimentación para esta relación causal, como el que las plantas de mayor tamaño en este ambiente, podrán desarrollar sistemas radiculares más profundos, que le ayuden a la redistribución hidráulica en las capas más superficiales del suelo (Burgess et al., 1998; Caldwell y Richards, 1989) lo que incrementaría la productividad primaria neta a lo largo de toda la vida de estos sitios con mayores cantidades de biomasa sobre el suelo (Domec et al., 2010). Como se ha mencionado, también se espera menor evaporación del suelo en micrositios de alta cobertura por el follaje y la hojarasca, contribuyendo a la conservación de humedad.

Los resultados de este estudio apoyan la generalización de que los matorrales de clima Mediterráneo (excluyendo los matorrales sudafricanos) están altamente dominados por unas pocas especies, aunque sorpresivamente, las especies dominantes en términos de cobertura relativa no son las especies con la más alta biomasa sobre el suelo en nuestra área. Observamos que *Malosma laurina* presentó los mayores niveles de biomasa sobre el suelo debido a sus tallos más masivos, a pesar de que otro estudio en California demostró que *Quercus berberidifolia* mantenía la mayor cantidad de biomasa sobre el suelo

(Bohlman et al., 2018), la cual en nuestra base de datos resultó ser la cuarta especie con los mayores valores de biomasa sobre el suelo. *M. laurina* es conocida por presentar raíces muy profundas (Jacobsen y Pratt, 2018) y no es especie típica de chaparral sino de matorral costero a esta latitud, y no forma manchones o parajes monoespecíficos que son comunes en otros dominantes de chaparral. Ninguna de estas dos especies estuvo en los principales valores de cobertura relativa. Surge la duda sobre el grado de impacto funcional que tengan las especies raras con individuos grandes dentro de esta área. Como ejemplo ajeno, solo el 1 % de las especies en las selvas del Amazonas provee el 50 % del carbono total almacenado (Ter Steege et al., 2013). En nuestro estudio, cinco especies (17 % del total de riqueza de especies) conformaron el 91 % de la biomasa sobre el suelo.

Un tema relevante para poder comprender los patrones espaciales de la cobertura de especies son las interacciones planta-planta. Diferentes estudios han observado que varios de los géneros presentes en este estudio tienen metabolitos alelopáticos, tales como *Salvia*, *Adenostoma* y algunos afines a especies dominantes, como *Arctostaphylos* (Chou y Muller, 1972; Halsey, 2004; Keeley et al., 1985; McPherson y Muller, 1969), sin embargo, es difícil predecir exactamente el sentido de estas interacciones. Habría que mencionar la posibilidad de que los arbustos grandes no se quemaron completamente en el último incendio. Los incendios suelen dejar manchones pequeños a grandes, dependiendo de factores aleatorios en el siniestro o en características del manchón o de sus especies. Al futuro, además, se puede esperar un mejor entendimiento de la productividad neta e histórica local, si es que la dendrocronología provee índices de crecimiento anual histórico, del avance de la resolución y reducción del costo de medición con LIDAR, y tal vez del desarrollo de nuevos métodos para hacer factible y precisa la estimación de la biomasa por datos históricos de sensores satelitales.

### **4.3 Distribución de rasgos funcionales en la comunidad**

Los resultados sobre rasgos funcionales parecen indicar diferentes tipos de morfologías en cuanto a la inversión de recursos por parte de las especies del sitio de estudio. Las especies con mayor proporción de xilema (*Ornithostaphylos oppositifolia*, *Malosma laurina*, *Xylococcus bicolor* y *Rhamnus crocea*), mostraron menores proporciones de corteza y menor contenido de materia seca en la hoja (LDMC), así como los valores menos negativos de TLP, los cuales corresponden a valores de sitios semidesérticos (Bartlett, Scoffoni, y Sack, 2012). Las especies del grupo contrario, con bajas proporciones de xilema (*Adenostoma fasciculatum*, *Fraxinus parryi*, *Eriogonum fasciculatum* y *Cneoridium dumosum*),

presentaban alta inversión en corteza y LDMC, siendo capaces de soportar los valores más negativos de TLP. Sin embargo, los gráficos derivados de los distintos análisis de componentes principales (PCA's), no mostraron tal distinción. Con nuestros datos no logramos demostrar una correlación marginal entre variables de hoja y tallo, sólo una influencia mayor por parte de la densidad de hojas, el LMA (que conforman el PC1 de hojas), el valor Huber y el contenido de materia seca en el tallo (dado por el PC2 de tallos). Aun así, no reunimos la evidencia de que estos parámetros sean suficientes para establecer la relación entre hojas y tallos, por lo que se sugiere realizar otra investigación focalizada en variables del sistema hídrico, en particular aquellos asociados a la vulnerabilidad a la disfunción hidráulica de hojas y de tallos. Además, algunas especies como *Adenostoma fasciculatum*, *Eriogonum fasciculatum* y *Xylococcus bicolor* mostraron una alta variación en rasgos foliares como el TLP, LDMC y el área foliar por segmento, que suponemos que pudieron ser causados por haber muestreado durante la temporada seca, momento en que hay mayor senescencia de hojas en nuestra área de estudio.

y Las especies de la cuenca Mediterránea que no rebrotan después de los incendios, generalmente se asocian a una mayor resistencia estructural en hojas, que le permite mayor tolerancia a la sequía (Paula y Pausas, 2006). Se esperaría que aquellas especies de nuestro estudio, que mostraron mayor inversión en tejidos de resistencia, no logren rebrotar después del próximo incendio. Sin embargo, bajo la experiencia del último incendio suscitado en 1988, las ocho especies utilizadas en este estudio si lograron rebrotar. Únicamente *Eriogonum fasciculatum* y *Cneoridium dumosum* mostraron menor frecuencia en rebrote. Por otra parte, la alta cantidad de tallos basales encontrados en las ocho especies de chaparral estudiadas, nos denota la necesidad de recurrir a estrategias de redundancia, debido a su constante exposición al estrés hidráulico y con el fin de aumentar el número de tallos a consecuencia de posible muerte por patógenos o por el efecto de la herbivoría (Davis et al., 2002; Ewers et al., 2007).

*Malosma laurina* ha sido reconocida por tener raíces muy profundas (Jacobsen y Pratt, 2018), razón por la que quizás fue la especie que mostró la mayor cobertura por individuo, el menor valor de contenido de materia seca en tallos, la mayor área foliar (LA), de los valores más altos en punto de pérdida de turgencia (TLP) y la menor proporción de corteza. Dichas raíces profundas explican sus valores menos negativos, con respecto a las otras especies de chaparral que fueron evaluadas, por lo que suponemos que sean menos vulnerables a morir con sequías prolongadas que serán más frecuentes con el cambio climático (Esch et al., 2019).

Considerando la hipótesis de proporción de masa o *mass ratio hypothesis* (Grime, 1998), se sabe que los rasgos de las especies dominantes determinan la estabilidad y resistencia de la comunidad estudiada, en

este caso el chaparral del Valle de Guadalupe. Las variables de cobertura por individuo, área foliar, LMA, TLP, xilema, corteza y valor Huber, estuvieron presentes en los casos de asociación, demostrando que son indicadores de covarianza de varios procesos fisiológicos que estén coordinados en las plantas. Se tiene establecido que el área foliar está relacionado al crecimiento y a la captura de la luz, mientras que el tejido de materia seca en hojas se ha asociado a la resistencia física y tolerancia al estrés; el tejido de materia seca en tallos se asocia a la resistencia a impactos físicos y la altura es ligada a la competencia para la captura lumínica (De La Riva et al., 2017). El LMA se asocia a la resistencia de la hoja en ambientes donde la disponibilidad hídrica es limitada, contribuyendo en la seguridad hidráulica de la planta (Wright et al., 2004). En particular, el valor Huber (proporción de área de hoja a albura) modula la demanda de evaporación y el suministro de agua a través del xilema (Burgess et al., 2006), de modo que es un indicador de uso del agua en ecosistemas con limitada disponibilidad de agua.

Con base en nuestros resultados podemos decir que los valores de CWM del matorral estudiado son de  $0.97 \text{ cm}^2$  para el caso del área foliar, lo que indica que las plantas en su mayoría presentan área foliar menor al centímetro cuadrado. Sin embargo se han reportado áreas foliares promedios de  $2.6 \text{ cm}^2$  en sitios cercanos a nuestra área de estudio (aproximadamente a 20 km de distancia), pero aledaños a la costa (Díaz de León-Guerrero et al., 2020). Las diferencias pueden deberse a que en dicho estudio no utilizaron valores de área foliar medios ponderados por comunidad, además de que, en las zonas costeras, el clima es más templado. En otros sitios con vegetación Mediterránea y precipitaciones mayores a nuestra área de estudio, se han encontrado que las especies presentan menor LMA, con rango de  $0.006$  a  $0.015 \text{ g cm}^{-2}$  (Yavad et al., 2004), mientras que en nuestro caso, al tener que tolerar mayor estrés hídrico, el rango abarca de  $0.02$  a  $0.03 \text{ g cm}^{-2}$ . Usualmente en este tipo de ecosistemas, donde la precipitación promedio es menor, la vegetación manifestará menores tallas y menor área foliar (Miller, 1983).

Así mismo el área foliar específico (*specific leaf area* - SLA), el cuál es el inverso del LMA, tienden a declinar al incrementar la insolación (Ackerly et al., 2002), por lo que se infiere que el LMA incrementará con mayor insolación. En vegetación Mediterránea de Marruecos a escala regional, se ha demostrado que existe una relación positiva entre la altura de los arbustos y el tamaño foliar (Navarro et al., 2010), sin embargo en nuestro estudio a escala local, dicha relación no fue significativa, pero si lo fue la relación de área foliar y cobertura por individuo.

La cantidad de materia seca en la hoja media ponderada por comunidad fue de  $524.6 \text{ mg g}^{-1}$ , siendo mayor que en una comunidad de vegetación Mediterránea en Cataluña que varió entre  $300$  y  $400 \text{ mg g}^{-1}$ .

<sup>1</sup>, donde los valores altos pertenecen a especies que rebrotan después de los incendios, lo que sugiere conservación más eficiente de los recursos (Saura-Mas y Lloret, 2007). Dentro de las especies estudiadas, *Fraxinus parryi* es una especie caducifolia (Rodríguez-Bastarrachea, 2019), la cual mostró el mayor contenido de materia seca en la hoja debido a que en la fecha de colecta, los individuos carecían de hojas disponibles y la mayoría estaban en proceso de senescencia. Asumimos que este resultado puede ser un artefacto ocasionado por la estacionalidad del muestreo, de modo que, en futuros estudios, se recomienda el uso de varios muestreos dentro de un año. En la comunidad que estudiamos, la cantidad de materia seca en tallos fue cercana a  $459.3 \text{ mg g}^{-1}$  y la competencia por capturar la luz y mantener la biomasa, es de 1.5 m de altura.

Con respecto a las proporciones de tejido del tallo, en vegetación Mediterránea cercana a la costa, se han encontrado proporciones de xilema del 50 %, muy similar a nuestro caso (47%), proporciones de corteza de 42 %, valor mucho mayor a nuestro caso (casi del 26 %) y 7 % de tejido de médula (9 %) (Díaz de León-Guerrero et al., 2020). Otros rasgos de relevancia hidráulica como el TLP son indicadores de la tolerancia a la sequía a nivel hoja, por lo que son útiles para predecir las respuestas de la planta ante aridez (Bartlett, Scoffoni, y Sack, 2012). Los rasgos asociados a la tolerancia a la sequía (alta inversión en tejidos, baja área foliar y valores más negativos de TLP) permiten que las especies sobrevivan durante periodos de sequía, sin embargo bajo eventos de sequía de largo plazo, con duración de más de cuatro años, se podría suscitar la muerte de las especies tolerantes a la sequía, siendo sustituidas por plantas con estrategias que evitan o escapan de las sequías (Griffin-Nolan et al., 2019). Dichas especies están caracterizadas por mayores áreas foliares, hojas con menor inversión en tejido, valores menos negativos de TLP, así como la finalización de su ciclo de vida previo a la temporada seca. La diversidad de especies y diversidad funcional encontradas en nuestro sitio de estudio, nos indica que puede ser un ecosistema más resiliente ante eventos climáticos extremos como las sequías (De La Riva et al., 2017).

Por último, dado que este trabajo se realizó en escala local, es necesario expandir estas mediciones a escala de toda la Provincia Florística de California. Dado que esta región incluye un marcado gradiente latitudinal, abarcando desde cerca de la población de El Rosario, en Baja California, hasta regiones intermontanas en el Estado de Oregón, EUA, se requiere evaluar cómo la latitud modifica la composición, riqueza y biomasa de los ecosistemas de matorral costero y chaparral, para poder hacer inferencias sobre los efectos del cambio climático antropogénico sobre esta importante comunidad biótica. Una alternativa serán los estudios cuantitativos, multi especies a lo largo de distintos sitios locales a lo largo de la zona.

## Capítulo 5. Conclusión

---

Nuestro estudio muestra que diferentes condiciones bióticas y abióticas se correlacionaron con la biomasa y la riqueza de especies en 17 ha de matorral semiárido en Baja California, México. La riqueza de especies y la biomasa sobre el suelo (principalmente compuesta por masa de tallos) no fueron correlacionadas y mostraron sus máximos valores en distintas zonas limitadas. La heterogeneidad espacial de estas propiedades ecológicas se puede atribuir parcialmente a varios controles ambientales: la biomasa sobre el suelo está más fuertemente asociada a la disponibilidad del agua y por ende a la estructura hidrológica, pero la riqueza de especies depende del aspecto del terreno y de la estructura física de la misma vegetación. Por la relación agua-biomasa, se esperaría una reducción del almacén de carbono en futuros escenarios de sequía persistente. La gran mayoría de las especies fueron pocas comunes, tal que la biomasa y cobertura son dominadas por pocas especies, aunque esto incluye dos raras con individuos muy grandes. La mayoría de las especies presentan una baja área foliar (con valor medio ponderado por comunidad menor a un  $\text{cm}^2$ ) y baja estatura (1.5 m), que le permite tolerar las sequías durante los veranos. Demostramos que el área foliar y el valor Huber son medidas que se encuentran asociadas con la cobertura individual o el tamaño de los arbustos en nuestra área de estudio.

## Literatura citada

---

- Ackerly, D. D., Knight, C. A., Weiss, S. B., Barton, K. and Starmer, K. P. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130(3). doi:10.1007/s004420100805
- Adler, P. B., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, A., Stanley Harpole, W., O'Halloran, L. R., Grace, J. B., Michael Anderson, T., Bakker, J. D., Biederman, L. A., Brown, C. S., Buckley, Y. M., Calabrese, L. B., Chu, C. J., Cleland, E. E., Collins, S. L., Cottingham, K. L., ... Yang, L. H. 2011. Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, 333(6050), pp. 1750–1753. doi:10.1126/science.1204498
- Álvarez-Dávila, E., Cayuela, L., González-Caro, S., Aldana, A. M., Stevenson, P. R., Phillips, O., Cogollo, Á., Peñuela, M. C., Von Hildebrand, P., Jiménez, E., Melo, O., Londoño-Vega, A. C., Mendoza, I., Velásquez, O., Fernández, F., Serna, M., Velázquez-Rua, C., Benítez, D. and Rey-Benayas, J. M. 2017. Forest biomass density across large climate gradients in northern South America is related to water availability but not with temperature. *PLoS ONE*, 12(3), p. e0171072. doi:10.1371/journal.pone.0171072
- Anderegg, L. D. L., Berner, L. T., Badgley, G., Sethi, M. L., Law, B. E. and HilleRisLambers, J. 2018. Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*. Vol. 21. Issue 5 . doi:10.1111/ele.12945
- Anderson, K. and Gaston, K. J. 2013. Lightweight unmanned aerial vehicles will revolutionize spatial ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*. Vol. 11. Issue 3. pp. 138–146 . doi:10.1890/120150
- Ansley, R. J., Mirik, M., Surber, B. W. and Park, S. C. 2012. Canopy area and aboveground mass of individual redberry juniper (*Juniperus pinchotii*) trees. *Rangeland Ecology and Management*, 65(2), pp. 189–195. doi:10.2111/REM-D-11-00112.1
- Auerbach, M. and Shmida, A. 1987. Spatial scale and the determinants of plant species richness. *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 2. Issue 8 . doi:10.1016/0169-5347(87)90005-X
- Barredo, J. I., Caudullo, G. and Dosio, A. 2016. Mediterranean habitat loss under future climate conditions: Assessing impacts on the Natura 2000 protected area network. *Applied Geography*, 75. doi:10.1016/j.apgeog.2016.08.003
- Bartlett, M. K., Scoffoni, C., Ardy, R., Zhang, Y., Sun, S., Cao, K. and Sack, L. 2012. Rapid determination of comparative drought tolerance traits: Using an osmometer to predict turgor loss point. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5). doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00230.x
- Bartlett, M. K., Scoffoni, C. and Sack, L. 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5). doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01751.x

- Bassa, M., Chamorro, L., José-María, L., Blanco-Moreno, J. M. and Sans, F. X. 2012. Factors affecting plant species richness in field boundaries in the Mediterranean region. *Biodiversity and Conservation*, 21(4), pp. 1101–1114. doi:10.1007/s10531-012-0245-y
- Becerra, P. I. 2016. Relationship between climate and geographical variation of local woody species richness within the Mediterranean-type region of Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 89(1), pp. 1–11. doi:10.1186/s40693-016-0062-x
- Beven, K. J. and Kirkby, M. J. 1979. A physically based, variable contributing area model of basin hydrology. *Hydrological Sciences Bulletin*, 24(1). doi:10.1080/02626667909491834
- Bohlman, G. N., Underwood, E. C. and Safford, H. D. 2018. Estimating biomass in California's chaparral and coastal sage scrub shrublands. *Madroño*, 65(1), pp. 28–46. doi:10.3120/0024-9637-65.1.28
- Bonachela, J. A., Pringle, R. M., Sheffer, E., Coverdale, T. C., Guyton, J. A., Caylor, K. K., Levin, S. A. and Tarnita, C. E. 2015. Termite mounds can increase the robustness of dryland ecosystems to climatic change. *Science*, 347(6222). doi:10.1126/science.1261487
- Bouyoucos, G. J. 1936. Directions for making mechanical analyses of soils by the hydrometer method. *Soil Science*, 42(3), pp. 225–230. doi:10.1097/00010694-193609000-00007
- Buchanan, B. P., Fleming, M., Schneider, R. L., Richards, B. K., Archibald, J., Qiu, Z. and Walter, M. T. 2014. Evaluating topographic wetness indices across central New York agricultural landscapes. *Hydrology and Earth System Sciences*, 18(8), pp. 3279–3299. doi:10.5194/hess-18-3279-2014
- Burgess, S. S. O., Adams, M. A., Turner, N. C. and Ong, C. K. 1998. The redistribution of soil water by tree root systems. *Oecologia*, 115(3), pp. 306–311. doi:10.1007/s004420050521
- Burgess, S. S. O., Pittermann, J. and Dawson, T. E. 2006. Hydraulic efficiency and safety of branch xylem increases with height in *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns. *Plant, Cell and Environment*, 29(2). doi:10.1111/j.1365-3040.2005.01415.x
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Núñez, S., Quintero, T. and Aparicio, A. 2010. Aboveground biomass in three Sonoran Desert communities: variability within and among sites using replicated plot harvesting. *Journal of Arid Environments*, 74(10), pp. 1240–1247. doi:10.1016/j.jaridenv.2010.04.004
- Caldwell, M. M. and Richards, J. H. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia*, 79(1), pp. 1–5. doi:10.1007/BF00378231
- Cenzano, A. M., Varela, M. C., Bertiller, M. B. and Luna, M. V. 2013. Effect of drought on morphological and functional traits of *Poa ligularis* and *Pappostipa speciosa*, native perennial grasses with wide distribution in Patagonian rangelands, Argentina. *Australian Journal of Botany*, 61(5). doi:10.1071/BT12298

- Chapin, F. S., Matson, P. A. and Vitousek, P. M. 2012. Principles of terrestrial ecosystem ecology. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. doi:10.1007/978-1-4419-9504-9
- Cheesman, A. W., Preece, N. D., van Oosterzee, P., Erskine, P. D. and Cernusak, L. A. 2018. The role of topography and plant functional traits in determining tropical reforestation success. *Journal of Applied Ecology*, 55(2). doi:10.1111/1365-2664.12980
- Chou, C.-H. and Muller, C. H. 1972. Allelopathic Mechanisms of *Arctostaphylos glandulosa* var. *zacaensis*. *American Midland Naturalist*, 88(2). doi:10.2307/2424358
- Chytrý, M., Danihelka, J., Axmanová, I., Božková, J., Hettenbergerová, E., Li, C. F., Rozbrojová, Z., Sekulová, L., Tichý, L., Vymazalová, M. and Zelený, D. 2010. Floristic diversity of an eastern Mediterranean dwarf shrubland: The importance of soil pH. *Journal of Vegetation Science*, 21(6). doi:10.1111/j.1654-1103.2010.01212.x
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L. and Longino, J. T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5(1), pp. 3–21. doi:10.1093/jpe/rtr044
- Colwell, R. K. and Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 345(1311), pp. 101–118. doi:10.1098/rstb.1994.0091
- Conti, G., Enrico, L., Casanoves, F. and Díaz, S. 2013. Shrub biomass estimation in the semiarid Chaco forest: A contribution to the quantification of an underrated carbon stock. *Annals of Forest Science*, 70(5), pp. 515–524. doi:10.1007/s13595-013-0285-9
- Cowling, R. M., Rundel, P. W., Lamont, B. B., Arroyo, M. K. and Arianoutsou, M. 1996. Plant diversity in mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 11. Issue 9. pp. 362–366 . doi:10.1016/0169-5347(96)10044-6
- Cueva, A. H., Bullock, S. H., López Reyes, E. and Vargas, R. 2016. La influencia de sequía y humedad anormales en el intercambio neto de carbono en un matorral semiárido. R. (Eds) Paz Pellat, F., Torres Alamilla (Ed.), *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2016*. Programa Mexicano del Carbono & Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, México, pp. 37–42 .
- Davis, S. D., Ewers, F. W., Sperry, J. S., Portwood, K. A., Crocker, M. C. and Adams, G. C. 2002. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: A possible case of hydraulic failure. *American Journal of Botany*, 89(5). doi:10.3732/ajb.89.5.820
- De La Riva, E. G., Lloret, F., Pérez-Ramos, I. M., Marañón, T., Saura-Mas, S., Díaz-Delgado, R. and Villar, R. 2017. The importance of functional diversity in the stability of Mediterranean shrubland communities after the impact of extreme climatic events. *Journal of Plant Ecology*, 10(2). doi:10.1093/jpe/rtw027

- Del-Toro-Guerrero, F. J., Kretzschmar, T. and Bullock, S. H. 2019. Precipitation and topography modulate vegetation greenness in the mountains of Baja California, México. *International Journal of Biometeorology*, 63(10), pp. 1425–1435. doi:10.1007/s00484-019-01763-5
- Del-Toro-Guerrero, F. J., Kretzschmar, T. and Hinojosa-Corona, A. 2014. Estimación del balance hídrico en una cuenca semiárida, El Mogor, Baja California, México. *Tecnología y Ciencias Del Agua*, 5(6), pp. 69–81.
- Del-Toro-Guerrero, F. J., Vivoni, E. R., Kretzschmar, T., Bullock, S. H. and Vázquez-González, R. 2018. Variations in soil water content, infiltration and potential recharge at three sites in a Mediterranean mountainous region of Baja California, Mexico. *Water (Switzerland)*, 10(12), p. 1844. doi:10.3390/w10121844
- Desimone, S. A. and Burk, J. H. 1992. Local variation in floristics and distributional factors in Californian coastal sage scrub. *Madroño*, 39(3), pp. 170–188. doi:10.1161/CIRCULATIONAHA.111.018820
- Díaz de León-Guerrero, S. D., González-Rebeles Guerrero, G., Ibarra-Montes, T. M., Rodríguez Bastarrachea, A., Santos Cobos, R., Bullock, S. H., Sack, L. and Méndez-Alonzo, R. 2020. Functional traits indicate faster resource acquisition for alien herbs than native shrubs in an urban Mediterranean shrubland. *Biological Invasions*, 22(9). doi:10.1007/s10530-020-02290-w
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönsch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., ... Gorné, L. D. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585). doi:10.1038/nature16489
- Domec, J. C., King, J. S., Noormets, A., Treasure, E., Gavazzi, M. J., Sun, G. and McNulty, S. G. 2010. Hydraulic redistribution of soil water by roots affects whole-stand evapotranspiration and net ecosystem carbon exchange. *New Phytologist*, 187(1). doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03245.x
- Engelbrecht, B. M. J., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L. and Hubbell, S. P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447(7140). doi:10.1038/nature05747
- Ensslin, A., Rutten, G., Pommer, U., Zimmermann, R., Hemp, A. and Fischer, M. 2015. Effects of elevation and land use on the biomass of trees, shrubs and herbs at Mount Kilimanjaro. *Ecosphere*, 6(3), pp. 1–15. doi:10.1890/ES14-00492.1
- Esch, E. H., Lipson, D. A. and Cleland, E. E. 2019. Invasion and drought alter phenological sensitivity and synergistically lower ecosystem production. *Ecology*, 100(10), p. e02802. doi:10.1002/ecy.2802
- ESRI ArcGIS. 2014. ArcGIS Desktop: Release 10.2 (10.2. 2.). Environmental Systems Research Institute.
- Ewers, F. W., Ewers, J. M., Jacobsen, A. L. and López-Portillo, J. 2007. Vessel redundancy: Modeling safety in numbers. *IAWA Journal*, 28(4). doi:10.1163/22941932-90001650

- Fischer, C., Leimer, S., Roscher, C., Ravenek, J., de Kroon, H., Kreuziger, Y., Baade, J., Beßler, H., Eisenhauer, N., Weigelt, A., Mommer, L., Lange, M., Gleixner, G., Wilcke, W., Schröder, B. and Hildebrandt, A. 2019. Plant species richness and functional groups have different effects on soil water content in a decade-long grassland experiment. *Journal of Ecology*, 107(1). doi:10.1111/1365-2745.13046
- Flores-Cervantes, J. H., Istanbuluoglu, E., Vivoni, E. R., Holifield Collins, C. D. and Bras, R. L. 2014. A geomorphic perspective on terrain-modulated organization of vegetation productivity: analysis in two semiarid grassland ecosystems in southwestern United States. *Ecohydrology*, 7(2), pp. 242–257. doi:10.1002/eco.1333
- Fong-López, L. F. 2019. Efectos de factores topográficos sobre la profundidad de suelos y la estructura vertical de su textura, capacidad de campo y almacenes de carbono en el noroeste de Baja California. Tesis de Maestría en Ciencias en Ciencias de la Tierra. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, pp. 77 .
- Franco-Vizcaino, E. and Sosa-Ramirez, J. 1997. Soil properties and nutrient relations in burned and unburned Mediterranean-climate shrublands of Baja California, México. *Acta Oecologica*, 18(4), pp. 503–517. doi:10.1016/S1146-609X(97)80037-9
- Fyllas, N. M., Michelaki, C., Galanidis, A., Evangelou, E., Zaragoza-Castells, J., Dimitrakopoulos, P. G., Tsadilas, C., Arianoutsou, M. and Lloyd, J. 2020. Functional Trait Variation Among and Within Species and Plant Functional Types in Mountainous Mediterranean Forests. *Frontiers in Plant Science*, 11. doi:10.3389/fpls.2020.00212
- Gaitán, J. J., Bran, D., Oliva, G., Ciari, G., Nakamatsu, V., Salomone, J., Ferrante, D., Buono, G., Massara, V., Humano, G., Celdrán, D., Opazo, W. and Maestre, F. T. 2013. Evaluating the performance of multiple remote sensing indices to predict the spatial variability of ecosystem structure and functioning in Patagonian steppes. *Ecological Indicators*, 34. doi:10.1016/j.ecolind.2013.05.007
- Gillman, L. N. and Wright, S. D. 2014. Species richness and evolutionary speed: the influence of temperature, water and area. *Journal of Biogeography*, 41(1), pp. 39–51. doi:10.1111/jbi.12173
- Goldsmith, F. B. and Miller, P. C. 1984. Resource Use by Chaparral and Matorral: A Comparison of Vegetation Function in Two Mediterranean-Type Ecosystems. *The Journal of Ecology*, 72(1). doi:10.2307/2260040
- González-Ramírez, J. and Vázquez-González, R. 2013. Modeling of the Water Table Level Response Due to Extraordinary Precipitation Events: The Case of the Guadalupe Valley Aquifer. *International Journal of Geosciences*, 04(06). doi:10.4236/ijg.2013.46088
- Griffin-Nolan, R. J., Blumenthal, D. M., Collins, S. L., Farkas, T. E., Hoffman, A. M., Mueller, K. E., Ocheltree, T. W., Smith, M. D., Whitney, K. D. and Knapp, A. K. 2019. Shifts in plant functional composition following long-term drought in grasslands. *Journal of Ecology*, 107(5). doi:10.1111/1365-2745.13252

- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242(5396). doi:10.1038/242344a0
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*. Vol. 86. Issue 6. pp. 902–910 . doi:10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x
- Guo, Q. and Berry, W. L. 1998. Species richness and biomass: Dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology*, 79(7). doi:10.1890/0012-9658(1998)079[2555:SRABDO]2.0.CO;2
- Gutiérrez-Jurado, H. A., Vivoni, E. R., Cikoski, C., Harrison, B. J., Bras, R. L. and Istanbuluoglu, E. 2013. On the observed ecohydrologic dynamics of a semiarid basin with aspect-delimited ecosystems. *Water Resources Research*, 49(12), pp. 8263–8284. doi:10.1002/2013WR014364
- Halsey, R. W. 2004. In search of allelopathy: An eco-historical view of the investigation of chemical inhibition in California coastal sage scrub and chamise chaparral. *Journal of the Torrey Botanical Society*. Vol. 131. Issue 4 . doi:10.2307/4126940
- Hanes, T. L. 1971. Succession after fire in the chaparral of southern California. *Ecological Monographs*, 41(1), pp. 27–52. doi:10.2307/1942434
- Harrison, S., Safford, H. D., Grace, J. B., Viers, J. H. and Davies, K. F. 2006. Regional and local species richness in an insular environment: serpentine plants in California. *Ecological Monographs*, 76(1), pp. 41–56. doi:10.1890/05-0910
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J. F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O’Brien, E. M., Porter, E. E. and Turner, J. R. G. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*. Vol. 84. Issue 12. pp. 3105–3117 . doi:10.1890/03-8006
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., ... Lawton, J. H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286(5442). doi:10.1126/science.286.5442.1123
- Hernández-Calderón, E., Méndez-Alonzo, R., Martínez-Cruz, J., González-Rodríguez, A. and Oyama, K. 2014. Altitudinal changes in tree leaf and stem functional diversity in a semi-tropical mountain. *Journal of Vegetation Science*, 25(4). doi:10.1111/jvs.12158
- Hobbs, R. J. and Huenneke, L. F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology*. Vol. 6. Issue 3. pp. 324–337 . doi:10.1046/j.1523-1739.1992.06030324.x
- Homolová, L., Malenovský, Z., Clevers, J. G. P. W., García-Santos, G. and Schaepman, M. E. 2013. Review of optical-based remote sensing for plant trait mapping. *Ecological Complexity*. Vol. 15 . doi:10.1016/j.ecocom.2013.06.003

- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113(1), pp. 81–101. doi:10.1086/283366
- Ibarra-Montes, T. M. 2018. Contraste de perspectivas remotas y cercanas de la productividad primaria de matorral cerrado. Tesis de Maestría en Ciencias en Ciencias de la Vida. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE), pp. 76 .
- Ivošević, B., Han, Y. G., Cho, Y. and Kwon, O. 2015. The use of conservation drones in ecology and wildlife research. *Journal of Ecology and Environment*, 38(1), pp. 113–118. doi:10.5141/ecoenv.2015.012
- Jacobsen, A. L. and Pratt, R. B. 2018. Extensive drought-associated plant mortality as an agent of type-conversion in chaparral shrublands. *New Phytologist*, 219(2), pp. 498–504. doi:10.1111/nph.15186
- Jarosz, A. F. and Wiley, J. 2014. What are the odds? A practical guide to computing and reporting bayes factors. *Journal of Problem Solving*, 7(1). doi:10.7771/1932-6246.1167
- Jiménez-Alfaro, B., Marcenó, C., Bueno, Á., Gavilán, R. and Obeso, J. R. 2014. Biogeographic deconstruction of alpine plant communities along altitudinal and topographic gradients. *Journal of Vegetation Science*, 25(1), pp. 160–171. doi:10.1111/jvs.12060
- Jin, Y., Yang, X., Qiu, J., Li, J., Gao, T., Wu, Q., Zhao, F., Ma, H., Yu, H. and Xu, B. 2014. Remote sensing-based biomass estimation and its spatio-temporal variations in temperate Grassland, Northern China. *Remote Sensing*, 6(2). doi:10.3390/rs6021496
- Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Tautenhahn, S., Werner, G. D. A., Aakala, T., Abedi, M., Acosta, A. T. R., Adamidis, G. C., Adamson, K., Aiba, M., Albert, C. H., Alcántara, J. M., Alcázar, C. C., Aleixo, I., Ali, H., ... Wirth, C. 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1). doi:10.1111/gcb.14904
- Keeley, J. E., Morton, B. A., Pedrosa, A. and Trotter, P. 1985. Role of Allelopathy, Heat and Charred Wood in the Germination of Chaparral Herbs and Suffrutescents. *The Journal of Ecology*, 73(2). doi:10.2307/2260486
- Kelemen, A., Török, P., Valkó, O., Migléc, T. and Tóthmérész, B. 2013. Mechanisms shaping plant biomass and species richness: Plant strategies and litter effect in alkali and loess grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 24(6), pp. 1195–1203. doi:10.1111/jvs.12027
- Kupers, S. J., Engelbrecht, B. M. J., Hernández, A., Wright, S. J., Wirth, C. and Rüger, N. 2019. Growth responses to soil water potential indirectly shape local species distributions of tropical forest seedlings. *Journal of Ecology*, 107(2). doi:10.1111/1365-2745.13096
- Küppers, M. 1985. Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow - IV. Growth form and partitioning. *Oecologia*, 66(3). doi:10.1007/BF00378296
- Lancaster, L. T. and Kay, K. M. 2013. Origin and diversification of the California flora: Re-examining classic hypotheses with molecular phylogenies. *Evolution*, 67(4). doi:10.1111/evo.12016

- León, E., Vargas, R., Bullock, S., López, E., Panosso, A. R. and La Scala, 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, pp. 12–21. doi:10.1016/j.soilbio.2014.05.029
- Li, L., Wang, Z., Zerbe, S., Abdusalih, N., Tang, Z., Ma, M., Yin, L., Mohammad, A., Han, W. and Fang, J. 2013. Species richness patterns and water-energy dynamics in the drylands of Northwest China. *PLoS ONE*, 8(6), p. e66450. doi:10.1371/journal.pone.0066450
- Liu, G., Wang, L., Jiang, L., Pan, X., Huang, Z., Dong, M. and Cornelissen, J. H. C. 2018. Specific leaf area predicts dryland litter decomposition via two mechanisms. *Journal of Ecology*, 106(1), pp. 218–229. doi:10.1111/1365-2745.12868
- Liu, L., Zhang, R. and Zuo, Z. 2016. The relationship between soil moisture and LAI in different types of soil in central eastern China. *Journal of Hydrometeorology*, 17(11), pp. 2733–2742. doi:10.1175/JHM-D-15-0240.1
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Nez-Ramos, M. M., Meave, J. A., Paz, H., Perez-Garcia, E. A., Romero-Perez, I. E., Tauro, A. and Bongers, F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94(6). doi:10.1890/12-1850.1
- Lou, Y., Pan, Y., Gao, C., Jiang, M., Lu, X. and Xu, Y. J. 2016. Response of plant height, species richness and aboveground biomass to flooding gradient along vegetation zones in floodplain wetlands, Northeast China. *PLoS ONE*, 11(4). doi:10.1371/journal.pone.0153972
- Luo, W., Liang, J., Cazzolla Gatti, R., Zhao, X. and Zhang, C. 2019. Parameterization of biodiversity–productivity relationship and its scale dependency using georeferenced tree-level data. *Journal of Ecology*, 107(3), pp. 1106–1119. doi:10.1111/1365-2745.13129
- Maestre, F. T., Benito, B. M., Berdugo, M., Concostrina-Zubiri, L., Delgado-Baquerizo, M., Eldridge, D. J., Guirado, E., Gross, N., Kéfi, S., Le Bagousse-Pinguet, Y., Ochoa-Hueso, R. and Soliveres, S. 2021. Biogeography of global drylands. *New Phytologist*. doi:10.1111/nph.17395
- Matesanz, S. and Valladares, F. 2014. Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental Botany*, 103. doi:10.1016/j.envexpbot.2013.09.004
- McPherson, J. K. and Muller, C. H. 1969. Allelopathic Effects of *Adenostoma fasciculatum*, “Chamise”, in the California Chaparral. *Ecological Monographs*, 39(2). doi:10.2307/1950741
- Méndez-Alonzo, R., Ewers, F. W., Jacobsen, A. L., Pratt, R. B., Scoffoni, C., Bartlett, M. K. and Sack, L. 2019. Covariation between leaf hydraulics and biomechanics is driven by leaf density in Mediterranean shrubs. *Trees - Structure and Function*, 33(2). doi:10.1007/s00468-018-1796-7
- Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J. A. and Olson, M. E. 2013. Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees - Structure and Function*, 27(3). doi:10.1007/s00468-012-0829-x

- Miller, J. E. D., Damschen, E. I. and Ives, A. R. 2019. Functional traits and community composition: A comparison among community-weighted means, weighted correlations, and multilevel models. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(3). doi:10.1111/2041-210X.13119
- Miller, P. C. 1983. Canopy Structure of Mediterranean-Type Shrubs in Relation to Heat and Moisture. doi:10.1007/978-3-642-68935-2\_8
- Minnich, R. A. 1983. Fire mosaics in southern California and northern Baja California. *Science*, 219(4590), pp. 1287–1294. doi:10.1126/science.219.4590.1287
- Montaño, N. M., Ayala, F., Bullock, S. H., Briones, O., Oliva, F. G., Sánchez, R. G., Maya, Y., Perroni, Y., Siebe, C., Torres, Y. T. and Troyo, E. 2016. Almacenes Y Flujos De Carbono En Ecosistemas Áridos Y Semiáridos De México : Síntesis Y Perspectivas. *Terra Latinoamericana*, 34.
- Muscarella, R. and Uriarte, M. 2016. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1827). doi:10.1098/rspb.2015.2434
- Nardini, A., Lo Gullo, M. A., Trifilò, P. and Salleo, S. 2014. The challenge of the Mediterranean climate to plant hydraulics: Responses and adaptations. *Environmental and Experimental Botany*, 103. doi:10.1016/j.envexpbot.2013.09.018
- Navarro, T., El Oualidi, J., Taleb, M. S., Pascual, V., Cabezudo, B. and Milla, R. 2010. Leaf patterns, leaf size and ecologically related traits in high Mediterranean mountain on the Moroccan High Atlas. *Plant Ecology*, 210(2). doi:10.1007/s11258-010-9756-3
- Oliver, M. A. 2013. Precision agriculture and geostatistics: How to manage agriculture more exactly. *Significance*, 10(2), pp. 17–22. doi:10.1111/j.1740-9713.2013.00646.x
- Pärtel, M. 2002. Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, 83(9). doi:10.1890/0012-9658(2002)083[2361:LPDPAE]2.0.CO;2
- Paula, S. and Pausas, J. G. 2006. Leaf traits and resprouting ability in the Mediterranean basin. *Functional Ecology*, 20(6). doi:10.1111/j.1365-2435.2006.01185.x
- Peel, M. C., Finlayson, B. L. and McMahon, T. A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 11(5), pp. 1633–1644. doi:10.5194/hess-11-1633-2007
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, 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., ... Cornelissen, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), pp. 167–234. doi:10.1071/BT12225

- Potts, J. B., Marino, E. and Stephens, S. L. 2010. Chaparral shrub recovery after fuel reduction: a comparison of prescribed fire and mastication techniques. *Plant Ecology*, 210(2), pp. 303–315. doi:10.1007/s11258-010-9758-1
- Rebman, J. P., Gibson, J. and Rich, K. 2016. Annotated checklist of the vascular plants of Baja California, México. In: *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, 45.
- Reich, P. B. 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2). doi:10.1111/1365-2745.12211
- Reinking, L. 2007. ImageJ Basics. *Word Journal Of The International Linguistic Association*, June.
- Rietkerk, M., Ketner, P., Burger, J., Hoorens, B. and Olf, H. 2000. Multiscale soil and vegetation patchiness along a gradient of herbivore impact in a semi-arid grazing system in West Africa. *Plant Ecology*, 148(2), pp. 207–224. doi:10.1023/A:1009828432690
- Rodríguez-Bastarrachea, A. 2019. Asociación entre fenología foliar, crecimiento de tallos y patrones espectrales foliares en diez especies de vegetación mediterráneas. Tesis de Maestría en Ciencias en Ciencias de la Vida. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, pp. 70 .
- Saura-Mas, S. and Lloret, F. 2007. Leaf and shoot water content and leaf dry matter content of Mediterranean woody species with different post-fire regenerative strategies. *Annals of Botany*, 99(3). doi:10.1093/aob/mcl284
- Scanlon, T. M., Caylor, K. K., Levin, S. A. and Rodriguez-Iturbe, I. 2007. Positive feedbacks promote power-law clustering of Kalahari vegetation. *Nature*, 449(7159), pp. 209–212. doi:10.1038/nature06060
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L. D. S., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., ... Wardle, D. A. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*. Vol. 18. Issue 12 . doi:10.1111/ele.12508
- Soil Survey Staff. 2014. Keys to soil taxonomy, United States Department of Agriculture (USDA). Soil Conservation Service, 12.
- Ter Steege, H., Pitman, N. C. A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., Phillips, O. L., Castilho, C. V., Magnusson, W. E., Molino, J. F., Monteagudo, A., Vargas, P. N., Montero, J. C., Feldpausch, T. R., Coronado, E. N. H., Killeen, T. J., Mostacedo, B., Vasquez, R., Assis, R. L., ... Silman, M. R. 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science*, 342(6156). doi:10.1126/science.1243092

- Thomas, I. A., Jordan, P., Mellander, P. E., Fenton, O., Shine, O., Ó hUallacháin, D., Creamer, R., McDonald, N. T., Dunlop, P. and Murphy, P. N. C. 2016. Improving the identification of hydrologically sensitive areas using LiDAR DEMs for the delineation and mitigation of critical source areas of diffuse pollution. *Science of the Total Environment*, 556. doi:10.1016/j.scitotenv.2016.02.183
- Tilman, D. 2007. Resource competition and plant traits: a response to Craine et al. 2005. *Journal of Ecology*, 95(2), pp. 231–234. doi:10.1111/j.1365-2745.2007.01201.x
- Tilman, D. and Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. *Species Diversity in Ecological Communities*.
- Underwood, E. C., Viers, J. H., Klausmeyer, K. R., Cox, R. L. and Shaw, M. R. 2009. Threats and biodiversity in the mediterranean biome. *Diversity and Distributions*, 15(2). doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00518.x
- Valencia, E., Maestre, F. T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Quero, J. L., Tamme, R., Börger, L., García-Gómez, M. and Gross, N. 2015. Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *New Phytologist*, 206(2). doi:10.1111/nph.13268
- Verhoeven, G. J. J. 2009. Providing an archaeological bird's-eye view - An overall picture of ground-based meansto execute low-altitude aerial photography (LAAP) in archaeology. *Archaeological Prospection*, 16(4), pp. 233–249. doi:10.1002/arp.354
- Vilà, M., Vayreda, J., Comas, L., Ibáñez, J. J., Mata, T. and Obón, B. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters*, 10(3), pp. 241–250. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01016.x
- Wang, J. G., Fan, J., Wang, Q. J. and Wang, L. 2011. Vegetation above-ground biomass and its affecting factors in water / wind erosion crisscross region on Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22(3).
- Westman, W. E. 1983. Xerie Mediterranean-type shrubland associations of Alta and Baja California and the community/continuum debate. *Vegetatio*, 52(1), pp. 3–19. doi:10.1007/BF00040012
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. and Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Vol. 33 . doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985). doi:10.1038/nature02403

- Xu, H., Cao, M., Wu, Y., Cai, L., Cao, Y., Wu, J., Lei, J., Le, Z., Ding, H. and Cui, P. 2016. Disentangling the determinants of species richness of vascular plants and mammals from national to regional scales. *Scientific Reports*, 6(1), pp. 1–13. doi:10.1038/srep21988
- Yan, H., Liang, C., Li, Z., Liu, Z., Miao, B., He, C. and Sheng, L. 2015. Impact of precipitation patterns on biomass and species richness of annuals in a dry steppe. *PLoS ONE*, 10(4). doi:10.1371/journal.pone.0125300
- Yang, Y. H., Fang, J. Y., Pan, Y. D. and Ji, C. J. 2009. Aboveground biomass in Tibetan grasslands. *Journal of Arid Environments*, 73(1), pp. 91–95. doi:10.1016/j.jaridenv.2008.09.027
- Yavad, R. K., Bozabalidis, A. and Vokou, D. 2004. Leaf structural features of Mediterranean perennial species. *Journal of Biological Research*, 2, pp. 21–24.
- Zedler, P. H. 1995. Plant life history and dynamic specialization in the chaparral/coastal sage shrub flora in Southern California. doi:10.1007/978-1-4612-2490-7\_4
- Zhang, B., Lu, X., Jiang, J., DeAngelis, D. L., Fu, Z. and Zhang, J. 2017. Similarity of plant functional traits and aggregation pattern in a subtropical forest. *Ecology and Evolution*, 7(12). doi:10.1002/ece3.2973