

Tesis defendida por
Elievf León Arizmendi
y aprobada por el siguiente comité

Dr. Rodrigo Vargas Ramos
Director del Comité

Dr. Stephen Holmes Bullock Runquist
Miembro del Comité

Dr. Alejandro Hinojosa Corona
Miembro del Comité

Dra. Rufina Hernández Martínez
Coordinador del programa de Posgrado
en Ciencias de la Vida

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales
Director de Estudios de Posgrado

29 de *Noviembre* de 2012

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA



Programa de Posgrado en Ciencias
en Ciencias de la Vida

Heterogeneidad espacial de la dinámica y controles de la
respiración del suelo en un ecosistema mediterráneo

Tesis

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

Presenta:

Elievf León Arizmendi

Ensenada, Baja California, México, 2012.

Resumen de la tesis de Elievf León Arizmendi, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental. Ensenada, Baja California. Noviembre, 2012.

Heterogeneidad espacial de la dinámica y controles de la respiración del suelo en un ecosistema mediterráneo

Resumen aprobado por:

Dr. Rodrigo Vargas Ramos
Director de Tesis

La principal emisión de CO₂ de los ecosistemas terrestres a la atmósfera es por la respiración en el suelo, la cual está compuesta por la respiración de raíces de plantas (i.e., autotrófica) y la de otros organismos descomponedores, principalmente microbios del suelo (i.e., heterotrófica). Se conoce poco sobre el funcionamiento de este flujo en las regiones áridas y semiáridas que cubren cerca del 30% de la superficie terrestre. Las estimaciones sobre los cambios de temperatura y precipitación en estas regiones hacen más urgente el estudio de los patrones de CO₂ del suelo. El objetivo del presente trabajo es estudiar la heterogeneidad espacial y temporal de la respiración del suelo así como sus controles bióticos y físicos bajo las distintas condiciones temporales de secas y lluvias. La presencia de humedad en el suelo por las lluvias promueve la relación entre la temperatura y el flujo de CO₂. Por otro lado, la dinámica espacial de los flujos de CO₂ tuvo relación, bajo condiciones de lluvias, con el tamaño de la vegetación, con la biomasa de hojarasca, con el porcentaje de carbono en hojarasca y con la humedad de suelo. Bajo condiciones de lluvias las tasas de flujos de CO₂ fueron de 2.1 μmol m²s⁻¹ y bajo condiciones secas de 0.5 μmol m²s⁻¹ la cual mostró una relación débil con la biomasa de raíces. Así mismo la heterogeneidad de los flujos de CO₂ y los puntos de calor (i.e., altas tasas de flujos de CO₂) emergieron con la presencia de agua, mientras que en condiciones de secas hubo más homogeneidad espacial en la magnitud de los flujos. Este trabajo es un estudio pionero en México sobre el acoplamiento de la dinámica de los flujos de CO₂ en dos dimensiones, la espacial horizontal y la temporal en un ecosistema mediterráneo y su análisis detallado en cuanto a factores que controlan este flujo.

Palabras Clave: **respiración del suelo, heterogeneidad, ecosistema semi-árido, kriging, estructura vegetal, biomasa de raíces, humedad del suelo, puntos de calor, semivariograma.**

Abstract of the thesis presented by Elievf León Arizmendi as a partial requirement to obtain the Master of Sinsce degree in en Life Sciences in Environmental Biology. Ensenada, Baja California, México, November 2012.

Spatial heterogeneity of the dynamics and controls of soil respiration in a Mediterranean ecosystem

Abstract approved by:

Dr. Rodrigo Vargas Ramos
Director de Tesis

Soil CO₂ efflux (i.e., soil respiration) is the main source of CO₂ emissions from terrestrial ecosystems to the atmosphere. Soil respiration is composed by respiration of plant roots and associated microorganisms (i.e., autotrophic), and by decomposer organisms (i.e., heterotrophic). There is still unclear which are the patterns and controls of this flux in arid and semiarid regions, which cover around 30% of land surface. The estimated changes in temperature and precipitation made urgent the study of soil CO₂ efflux patterns in these regions. The objective of this research was to study the spatial and horizontal heterogeneity of soil respiration, and the biophysical controls under dry and wet environmental conditions. Soil moisture by rains promotes a relationship between temperature and CO₂ efflux. On the other hands, under rains conditions, CO₂ efflux spatial dynamic has relation with vegetation size, biomass litter, carbon percentage of litter and moisture soil. While under wet conditions CO₂ efflux rates were 2.1 μmol m²s⁻¹ and under dry conditions were 0.5 μmol m²s⁻¹ which showed a weak relationship with root biomass. CO₂ efflux heterogeneity and hot spots (i.e, CO₂ efflux tall rates) emerged in water presence, while under dry conditions there was more spatial homogeneity in the efflux magnitude. This work is a pioneering study in Mexico on the CO₂ efflux dynamic coupling in two dimensions, horizontal spatial and temporal of the soil respiration in a Mediterranean ecosystem and its detail analysis about the factors that could controls this efflux.

Keywords: Soil respiration, heterogeneity, semi-arid ecosystem, kriging, vegetal structure, root biomass, soil moisture, hot spot, semivariogram

Dedicatorias

Con amor a mi madre Clara Arizmendi Yañez y querida familia
Victor E. Hernández Arizmendi, Alenhia León Arizmendi y Victor
Hugo Hernández Torres.
Gracias por creer en mí.

Agradecimientos

Agradezco al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada quien me dio la oportunidad de adquirir conocimientos para mi futuro, así como al CONACYT por haberme beneficiado con una beca durante el tiempo de maestría (CVU 359737). De igual manera a los proyectos de Ciencia Básica (“Efecto de la variación climática en los principales flujos de carbono en un ecosistema semiárido”) y de UCMEXUS (“Buscando la edad de las raíces de plantas longevas en ecosistemas áridos”) del Dr. Rodrigo Vargas Ramos, de los cuales recibí apoyo financiero para la realización de una estancia académica en el IPICYT y poder concluir mi tesis. Espero que esta investigación inspire a nuevas generaciones.

Agradezco a los académicos que contribuyeron a mi formación intelectual y científica; así como a su personal administrativo quienes, con la mejor actitud, agilizaron los trámites burocráticos.

Expreso mi gratitud y admiración al comité que me asesoro en la presente tesis: Rodrigo Vargas Ramos, Stephen H. Bullock y Alejandro Hinojosa Corona.

Expreso mi gratitud a mis compañeros del laboratorio de Plantas y Ecosistemas Terrestres por su apoyo en el trabajo de campo, laboratorio y de escritorio. Así mismo por la aportación de ideas durante la realización de éste trabajo y sus acertados consejos: Jesús Mario Salazar Caseña, Victor Manuel Rodríguez Moreno, Eulogio López Reyes y María Dolores Gasca.

Contenido

	Página
Resumen español.....	i
Resumen ingles.....	ii
Dedicatorias.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Lista de figuras.....	vi
Lista de tablas.....	vii
Capítulo 1 Introducción.....	1
1.1 Ciclo del Carbono.....	4
1.2 Controles biofísicos de la respiración del suelo.....	5
1.3 Heterogeneidad del Fs.....	8
Capítulo 2 Objetivos.....	11
2.1 Particular.....	11
2.2 Generales.....	11
Capítulo 3 Hipótesis.....	12
Capítulo 4 Sitio de Estudio.....	13
Capítulo 5 Materiales y Métodos.....	17
5.1 Variables Bióticas Y Físicas.....	17
5.1.2 <i>Biomasa de Raíces</i>	17
5.1.3 <i>Biomasa de Hojarasca</i>	18
5.1.4 <i>Índices de Vegetación</i>	18
5.1.5 <i>Efecto de la Estructura de la Vegetación</i>	20
5.1.6 <i>Humedad del Suelo (θ)</i>	21
5.1.7 <i>Fs y Temperatura del Suelo (Ts)</i>	22
5.1.8 <i>pH del Suelo</i>	22
5.2 Análisis Estadístico.....	23
Capítulo 6 Resultados.....	25
6.1 Variación Temporal.....	25
6.2 Variación Espacial.....	31
6.2.2 Heterogeneidad.....	34
Capítulo 7 Discusión.....	37
Conclusiones.....	43
Referencias bibliográficas.....	45
Anexo.....	52

Lista de figuras

Figura 1.	Rutas del carbono en un ecosistema terrestre, modificado de Chapin et al, 2006.	3
Figura 2.	Modelo conceptual de Semivariograma mostrando heterogeneidad.	9
Figura 3.	Modelo conceptual de Semivariograma que no muestra heterogeneidad.	10
Figura 4.	Ubicación de la parcela en el sitio de estudio en el Rancho el Mogor, Valle de Guadalupe, Municipio de Ensenada, Baja California, México.	13
Figura 5.	Cobertura relativa de la vegetación en El Mogor, Valle de Guadalupe, Baja California, México.	15
Figura 6	Promedio de precipitación (mm) y temperatura (°C) mensual durante el periodo de 1980-2008 en el Valle de Guadalupe, Baja California, México. El eje de las x representa la letra inicial del mes.	16
Figura 7.	Medición del IAF, dentro de la parcela en estudio.	19
Figura 8.	Variación temporal de la media y d.s (desviación estándar) del Fs del suelo, la humedad del suelo (θ) de 0-15 cm de profundidad, la temperatura del suelo (Ts) a 15 cm de profundidad y el índice de área foliar (IAF).	26
Figura 9.	Precipitación (mm) y temperatura promedio (°C) mensual durante el periodo del año de muestreo 2011-2012 estación meteorológica.	27

Lista de figuras

Figura 10. Variación temporal de la media mensual y desviación estándar de la R_{20} durante septiembre 2011 a agosto 2012.	27
Figura 11. Variación temporal de la media mensual del EVI durante septiembre 2011 – agosto 2012.	28
Figura 12. Relaciones entre la media mensual del F_s y su contenido de humedad (θ); la R_{20} y del contenido de humedad en el suelo.	28
Figura 13. Relaciones entre la media mensual en el suelo del flujo de CO_2 (F_s) y la temperatura (T_s).	29
Figura 14. Regresión de árbol de las mediciones obtenidas durante el año de muestreo del flujo de CO_2 (F_s).	30
Figura 15. Patrón espacial de R_{20} dentro de la parcela de estudio en la época de lluvias.	35
Figura 16. Distribución sin patrón espacial de R_{20} dentro de la parcela de estudio en época de secas	36

Lista de tablas

Tabla I.	Estudios relacionados al flujo de CO ₂ del suelo en zonas áridas y semiáridas alrededor del mundo.	4
Tabla II.	Categorías de la vegetación de El Mogor, por altura y rasgos de raíces.	21
Tabla III.	Prueba T-de Student para los datos de septiembre (secas) y febrero (lluvias) de todas las variables.	31
Tabla IV.	Coefficientes de la variación espacial, R ₂₀ = respiración basal, Ts= temperatura del suelo, θ= humedad del suelo, Bh= Biomasa de hojarasca, Br= Biomasa de raíces, IAF= Índice de área foliar.	31
Tabla V.	Resultados de ANOVA y Banferroni para las medias de R ₂₀ y Bh (biomasa de hojarasca) en las temporadas de lluvias y secas.	32
Tabla VI.	Respiración basal (β ₀) de cada clase de vegetación y del suelo sin cubierta vegetal (desnudo).	33
Tabla VII.	Prueba de correlación de Spearman (r _s) de R ₂₀ con todas las variables.	33
Tabla VIII.	Semivariogramas de la respiración del suelo y sus controles, en dos épocas del año en un ecosistema mediterráneo de Baja California, México.	34

Capítulo 1

Introducción

1.1 Ciclo del Carbono

El dióxido de carbono es un gas de efecto invernadero, que ha contribuido al calentamiento global (Dixon, 1994; Lai, 2004). La presencia de éste gas en la atmósfera es parte del ciclo del carbono, sin embargo, su concentración ha aumentado por las diferentes actividades antropogénicas como la combustión de reservas fósiles (56.6%) y el cambio de uso del suelo (17.3%) (IPCC, 2007). Sin embargo a una escala global el CO₂ liberado por la respiración de los ecosistemas terrestres (i.e., la pérdida de CO₂ de los ecosistemas hacia la atmósfera) es 10 veces el originado por la combustión de reservas fósiles (Raich y Schlesinger, 1992; Lai, 2004) pero parte del ciclo natural del carbono. Se ha reportado que la concentración de CO₂ ha aumentado el 36% en los últimos 250 años de un rango de 275 a 285 ppm, antes de la revolución industrial, a 379 ppm en el 2005 (IPCC, 2007). En este contexto se ha buscado identificar que controles influyen en la dinámica del C y cuando un ecosistema funciona como fuente (libera CO₂) o como sumidero (absorción/captura) de carbono (Raich y Potter, 1995; Raich et al., 2002; Huxman et al., 2004).

Chapin et al, 2006, propusieron un concepto que contempla todas las entradas y salidas importantes del C en un ecosistema terrestre, nominado Balance Neto del Carbono del Ecosistema (BNCE). Este concepto representa el total del carbono dentro del ecosistema menos el total del carbono fuera del ecosistema en un tiempo especificado. Finalmente, el BNCE a una escala espacial ha sido denominado como productividad neta del bioma (PNB) y por lo tanto este concepto describe las diferentes rutas del C en un ecosistema terrestre (Figura. 1). El BNCE se puede definir como:

$$\text{BNCE} = -\text{NEE} + \text{FCO}_2 + \text{FCH}_4 + \text{FVOC} + \text{FDIC} + \text{FDOC} + \text{FPC}$$

en donde NEE negativo es el intercambio neto del ecosistema, es decir el flujo de CO₂ neto liberado a la atmósfera (o capturado de la atmósfera, con signo positivo). El NEE es el balance entre el GPP (producción primaria bruta) que se refiere al C fijado por la fotosíntesis y la Reco (respiración del ecosistema) que se refiere al CO₂ liberado por procesos metabólicos de respiración en plantas, animales y el suelo. El FCO es flujo del monóxido; FCH₄ es el flujo de metano; FCOV es el flujo de carbono orgánico volátil ; FDIC es el flujo de disolventes inorgánicos de carbono incluyendo pérdida por lixiviación de DIC; FDOC es el flujo de disolventes orgánicos de carbono; FPC es el flujo lateral de partículas no disueltas entrando o saliendo del sitio por procesos como el movimiento de animales, de cenizas después de un evento de fuego, por agua y por deposición o erosión eólica, así como por del transporte antropogénico.

El BNCE contempla la pérdida de CO₂ en forma de gas y en forma de carbono inorgánico disuelto, con los diferentes movimientos laterales y verticales, los cuales alteran los reservorios de C en la biósfera. Este trabajo se enfoca en el CO₂ liberado por los suelos que corresponde a la respiración de raíces y microorganismos edáficos, es decir flujo de CO₂ del suelo (Fs); este flujo es influenciado por todas las rutas consideradas en el BNCE. La respiración autótrofa representa el CO₂ que proviene de raíces y sus asociaciones con hongos micorrízicos. La respiración heterótrofa engloba la respiración de los organismos en el suelo (microflora, meso- y macro-fauna) (Whitford, 1986).

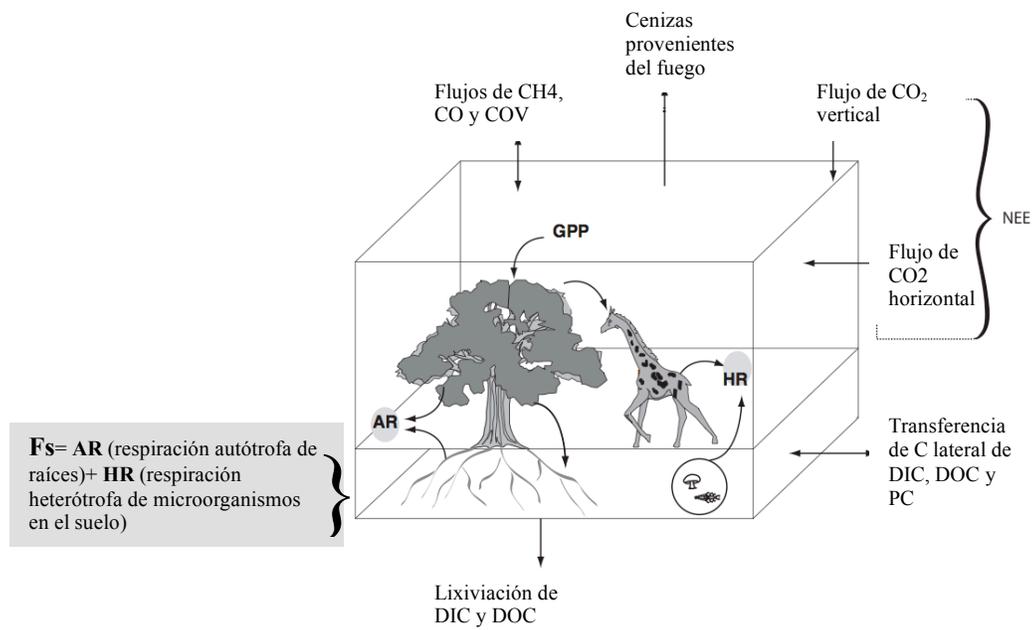


Figura 1. Rutas del carbono en un ecosistema terrestre, modificado de Chapin et al, 2006, 1044 p.

Tabla I. Estudios relacionados al flujo de CO₂ del suelo en zonas áridas y semiáridas alrededor del mundo. Nota:* Datos obtenidos de Cable et al., 2009

Desierto	Latitud y Longitud	Elevación (msnm)	Vegetación	Autores
Mediterráneo	38°53'42.9" N, 120°37'57.9" W,	1315	Bosque de <i>Pinus ponderosa</i> de sotobosque <i>Arctostaphylos</i> sp.) y <i>Ceanothus</i> sp.	Xu y Qi, 2001
Mediterráneo	-	640	<i>Pinus halepensis</i>). Although, <i>Rosmarinus officinalis</i> , <i>Quercus coccifera</i> , <i>Rhamnus lycioides</i> , y <i>Juniperus oxycedrus</i>)	Almagro et al., 2009
Arizona	Entre 35° 25' N, 111 ^a 34' W y 35° 26' N, 111° 40' W	1987- 2295	<i>Ceratoides lanata</i> , <i>Gutierrezia sarothrea</i> , (<i>Chrysothamnus nauseosus</i>), <i>Bouteloua gracilis</i>). (<i>Juniperus monosperma</i>) (<i>Pinus edulis</i>)	Conant et al., 1998
Hungría, semiárido	47° 37' N 19° 2' W	230	<i>Festuca rupicola</i> , <i>Chamaecytisus austriacus</i> , <i>Crataegus monogyn</i> , <i>Rosa canina</i>	Foti et al., 2008
España	38° 21' N, 0° 21' W	460	<i>S. tenacissim</i> ; <i>Brachypodium retusum</i>	Maestre y Cortina, 2002
Desierto de Chihuahua Sevilleta LTER	-	-	<i>Bouteloua eripoda</i>	Vargas et al., 2012
Chihuahua, Desierto Big Band National Park	29° 08' N, 102°83' -	1527	<i>Dasyilirion leiophyllum</i> , <i>Opuntia phaeacantha</i> , <i>Bouteloua curtipendula</i>	Cable J. M. sin publicar*
Sonora, Santa Rita, rango AZ	31° 78' N 110° 88' W	1070	<i>Heteropogon contortus</i> , <i>Eragrotis lahmmaniana</i>	Cable J. M. sin publicar*
Mojave Desierto de Nevada	36° 46' N, 115°57' W	955	<i>Larrea tridentata</i> y <i>Ambrosia dumosa</i>	Shaeffer, et al., 2003*
Great Basin, Mammoth Lakes, CA	37° 38' N 118° 58' W	2400	<i>Artemisa tridentata</i> , <i>Prusia tridentata</i> , arboles de <i>Pinus contorta</i> , <i>Pinus jeffreyi</i> , pastos de <i>Achnatherus thuberianum</i> , herbaceas de <i>Eriogonum spergulinum</i> , <i>Lupinus lepidus</i>	Cable J. M. sin publicar*
Estepa de Artemisa	41° 19' N 107° 24' W	2276	<i>Domina A. tridentata</i> , con presencia de <i>Pascopyrum smithii</i> , <i>Hesperostipa comats</i>	Ewers y Pendall, 2008*
Desierto de Chihuahua Sevilleta LTER	34° 20' 20" N 106° 43' 30" W	-	<i>Bouteloua eripoda</i>	Thomey et al., 2010

1.2 Controles bióticos y físicos de la respiración del suelo

En las regiones áridas y semiáridas, se ha demostrado que el Fs varía espacialmente y estacionalmente (Conant et al., 2004). Estas variaciones además de estar relacionadas con la distribución de la humedad (Austin et al., 2004; Carbone et al., 2011) y temperatura (Cable et al., 2009), también están controladas por la textura (Cable et al., 2008), los residuos orgánicos (provenientes del tipo de vegetación), la comunidad microbiana (Nuñez et al., 2001; Austin et al., 2004) y la frecuencia e intensidad de la precipitación (Vargas et al., 2012).

La tasa de Fs es relativamente baja en ecosistemas muy fríos, tundra (60 ± 6 gC m⁻² yr) y secos, desiertos (224 ± 38 gC m⁻² yr), mientras tanto en las selvas tropicales húmedas las tasas son mayores (1260 ± 57 gC m⁻² yr) donde la temperatura y humedad son altas a lo largo el año (Raich y Schlesinger, 1992). Por lo general se ha observado que el Fs aumenta en respuesta a la temperatura y es limitada por el bajo contenido de humedad en ecosistemas templados y boreales (Raich y Potter, 1995). En el caso de algunos sistemas áridos se ha observado que en temporada de monzón de Norte América el Fs es controlado por la temperatura (e.g., cuando no hay limitación por humedad), pero en la estación seca el principal control es la humedad del suelo (MacLain y Martnes, 2006). En las regiones mediterráneas se ha identificado que las lluvias estacionales controlan la relación de la temperatura y el Fs del suelo (Almagro et al., 2009).

Se ha sugerido que bajo condiciones de cambio global, en los sistemas áridos y semiáridos existe un incremento en la variabilidad de eventos de lluvia (e.g., disminuye la precipitación media anual pero aumenta los eventos fuertes seguidos de un periodo largo de sequía) (ICPP, 2007). Así mismo se ha demostrado que la frecuencia y magnitud de los eventos de precipitación y la textura del suelo afectan la dinámica del contenido de humedad en el suelo y con ello el Fs (Vargas et al., 2012). Cable et al., 2008 encontraron que en la época de monzón húmedo en el desierto de Sonora hubo un mayor potencial hídrico en suelos con textura fina que en los suelos de textura gruesa, éste potencial disminuyó conforme aumentaba la profundidad (55 cm) en el perfil edáfico,

también encontraron que bajo el monzón de Norte América el F_s fue mayor en los espacios con cubierta vegetal y textura fina que en los espacios sin cubierta vegetal y con textura gruesa. Por otro lado, Thomey et al., 2011 encontraron en el desierto de Chihuahua que a un incremento de la intensidad de la precipitación (20 mm), dentro de la temporada del monzón de Norte América, provocó una alteración en la dinámica del contenido de humedad en el suelo y en el balance del carbono. Ellos concluyeron que estos pulsos de lluvia extienden el tiempo de respuesta de la vegetación conduciendo a una mayor productividad primaria neta aérea y un aumento en el F_s .

La respiración de los autótrofos y los heterótrofos es mantenida por los sustratos y las deposiciones en el suelo de materia orgánica proveniente de la parte aérea de las plantas (i.e., hojas muertas, la corteza, tallo o tronco y la estructuras de reproducción originados de plantas) así como de material fecal, productos secretorios y cuerpos muertos de la fauna. Por otro lado la parte hipogea del suelo, las raíces y microorganismos muertos también sirven como sustratos para los organismos edáficos vivos (Lavelle y Spain, 2001) después de la humedad de una lluvia esporádica, debido a las condiciones secas los microorganismos acumulan solutos orgánicos en su citoplasma para tener un equilibrio osmótico con el ambiente y cuando se presenta la precipitación una fracción de la población rompe ese equilibrio y su citoplasma junto con los compuestos orgánicos son liberados al suelo, estos serán utilizados por los microorganismos sobreviviente (Austin et al., 2004; Sastre y Stark, 2005).

La estacionalidad en el clima que caracteriza a las zonas mediterráneas no sólo ejerce presión al metabolismo de las plantas sino también de los microorganismos edáficos, por ejemplo, existen grupos de organismos que tienen umbrales de activación diferentes y que ello depende de los niveles del contenido de agua en el suelo, de las características de la materia orgánica base y de la composición de la microflora presente en el suelo (Schaefer, 1973). Se ha observado que la complejidad del tejido vegetal influye en la respiración del suelo, un estudio de ello fue en Chihuahua donde las poblaciones microbianas del suelo

prefirieron usar el desecho de plantas anuales que el de las plantas perennes anuales, probablemente como resultado de la cantidad y calidad del carbono (C) contenido (Nuñez et al., 2001). Finalmente, se ha reportado para la zona mediterránea de California diferentes concentraciones de N y lignina en vegetación del chaparral mixto, lo cual depende de la especie y estado fenológico (Serrano et al., 2001). Cuando hay pulsos de precipitación la concentración de N, lignina y el uso eficiente de N y C por parte de la comunidad microbiana influyen en la tasa de descomposición o inmovilización del desecho orgánico (Austin et al., 2004). Raich y Schlesinger (1992) han sugerido que la pérdida del carbono por medio del Fs es de 2.5 a 2.9 veces el carbono suministrado sobre el suelo por medio del desecho orgánico de la vegetación, así mismo la producción primaria neta (PPN) esta fuertemente vinculada a la producción de detritos en el suelo, por lo que la tasa del Fs esta directamente correlacionada con la tasa de la PPN.

En regiones áridas y semiáridas existen micrositos que proveen recursos y condiciones favorables a la vida microbiana conocidas como islas de recursos o de fertilidad (e.g., parches de vegetación constituidos por plantas dominantes, generalmente leguminosas, y otras plantas de diferentes especies bajo su copa). Las islas de recursos favorecen a la heterogeneidad espacial de diferentes controles de Fs, como la temperatura, humedad, textura, materia orgánica y nutrimentos como N y P (García-Moya y McKell, 1970; García-Espino et al., 1989; Camargo-Ricalde, 2003; Perroni-Ventura et al., 2006 y Elievf-León, 2008). Por otro lado, no siempre en los micrositos se ha reportado un mayor crecimiento de raíces, esto depende de las características de la especie, de la competencia y de la humedad (Wilcox et al., 2004). Esto nos lleva a pensar que la variación temporal y espacial del Fs en los ecosistemas terrestres se ve influenciado no sólo por la dinámica estacional de los controles físicos sino también por la estructura espacial y características de los controles bióticos (i.e., la vegetación y microorganismos edáficos).

1.3 Heterogeneidad en Fs

El concepto de variabilidad indica los cambios en el espacio o tiempo de los valores de una propiedad de interés (e.g., Fs) y ésta puede ser azarosa o estructurada. Para su determinación se ha utilizado estadística paramétrica como el coeficiente de variación (CV), que es una medida de dispersión relativa y se define como la relación cociente entre la desviación estándar y la media (Ettema y Wardle, 2002, Ngao et al., 2012). Al concepto de variabilidad estructurada se le ha denominado heterogeneidad, donde la distribución espacial de la propiedad no es uniforme sino en agregados (Ettema y Wardle, 2002). Los patrones o escalas de la heterogeneidad pueden ser evaluados por medio de técnicas geoestadísticas (i.e., semivariogramas y kriging). La geoestadística utiliza funciones matemáticas para representar la variación espacial y en el caso del análisis por kriging para interpolar en el espacio el valor de la variable en sitios no muestreados (Ettema y Wardle, 2002; Gallardo, 2006).

En términos estadísticos la heterogeneidad se le denomina autocorrelación que cuantifica la semejanza entre los vecinos en función del espacio de la distancia de separación espacial. Cuando un vecino más cercano es más similar que un vecino más lejano la autocorrelación es mayor. Si la semejanza de alguna propiedad entre dos puntos no cambia con la distancia entre ellos, la autocorrelación es cero. La autocorrelación se determina calculando la semivarianza estadística por un rango de intervalos de distancia (1).

$$\hat{\gamma}(h) = \frac{1}{2n(h)} \sum_{x=1}^n (z_x - z_{x+h})^2 \quad (1)$$

z_x = Es el valor de una propiedad en una locación

z_{x+h} = Es el valor en una locación a distancia h de x

$n(h)$ = Es el número de observaciones pares separadas por una distancia h

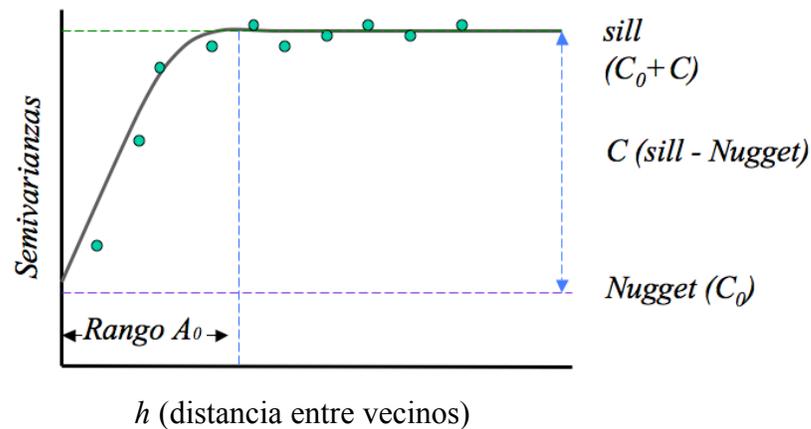


Figura 2. Modelo conceptual de Semivariograma mostrando heterogeneidad

Los semivariogramas (Figura 2) expresan la tasa de cambio de una variable regionalizada a lo largo de una orientación específica, por lo que proyectan la magnitud de la dependencia espacial de nuestros datos por medio de cuatro parámetros. 1) El *sill* (C_0+C), que es el punto máximo de dependencia espacial (semivarianza máxima formada por la estructura (C) y el *Nugget* (C_0) del semivariograma). 2) La varianza *Nugget* (C_0) es la que ocurre en un intervalo de distancia (lag) cero. 3) El *Rango* A_0 que es la distancia a la cual la semivarianza deja de aumentar, es decir es el tamaño del agregado que representa la variable en el espacio. Por último 4) la proporción de la varianza (C/C_0+C) que representa la relación que existe entre el *sill* (C_0+C) y la estructura del semivariograma (C), éste nos da el grado de variación espacial de la propiedad, entre mayor sea ésta proporción la variable tendrá una mayor predicción. (Nielsen and Wendroth, 2003) Cuando la propiedad está azarosamente distribuida existe una variación en el semivariograma pero ninguna tendencia con el incremento de la distancia. Es la varianza es la misma en todas las escalas del muestreo, en todos los rangos de distancia y por ende el semivariograma es básicamente plano (Figura 3). En este caso un valor grande de C relativo a C_0 corresponde a un menor grado de ruido (i.e., error impredecible) en los datos (Gallardo, 2006). Una alta varianza *Nugget* indica que la mayoría de la varianza se encuentra en distancia pequeñas y una

alta relación de la varianza Nugget (C_0) con *sill* de la varianza (C_0+C) indica que hay un patrón azaroso en los mapas. (Nielsen and Wendroth, 2003)

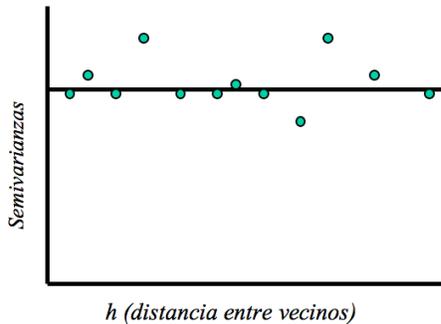


Figura 3. Modelo conceptual de Semivariograma que no muestra heterogeneidad

Utilizando esta técnica se han determinado los patrones de diferentes variables del suelo, entre ellas: organismos (Ettema y Wardle, 2002; Klironomos et al., 1999), parámetros químicos (Klironomos et al., 1999; Rodríguez et al, 2008), costras físicas, costras biológicas, moho, rocas y lombrices (Maestre *et al*, 2002; Dafonte et al., 2010) y trabajos donde variables químicas y biológicas se han relacionado con el tipo de vegetación (Jackson y Caldwell, 1993; Klironomos et al., 1999; Maestre et al., 2003).

Capítulo 2

Objetivos

2.1 General

Determinar la heterogeneidad espacial horizontal del Fs así como de los controles bióticos y abióticos que lo controlan, bajo distintas condiciones de temporal (i.e., temporada de secas y lluvia).

La pregunta científica que motiva el presente trabajo es: ¿Cuál es la heterogeneidad espacial de Fs y de sus controles (abiótico y bióticos) en una zona semiárida, bajo dos condiciones temporales? Esto es importante porque hasta ahora no es claro cuáles son los controles espaciales de Fs en sistemas semiáridos y ningún estudio al respecto se ha realizado en México.

2.2 Particulares

- Describir la variación espacial de los controles bióticos y abióticos (e.g., temperatura, humedad, índice de área foliar) que regulan Fs en dos estaciones del año (secas y lluvias).
- Determinar cómo varía la relación entre la estructura espacial de cada uno de los controles bióticos y abióticos y del Fs en dos estaciones del año (secas y lluvias).
- Determinar si existen cambios de los controles bióticos y abióticos para determinar los puntos de calor (i.e., altas tasas de emisiones de CO₂) del Fs respecto a la estacionalidad.

Capítulo 3

Hipótesis

Se espera que la variación espacial y la relación con los controles bióticos y abióticos por parte del F_s sean diferentes para cada estación debido a forzamientos climáticos sobre la humedad y temperatura del suelo. Sin embargo pueden existir cambios pequeños en la ubicación de los puntos de calor (es decir, altas tasas de emisiones de CO_2) ya que la dependencia del F_s será pequeña respecto a los cambios en la humedad y temperatura del suelo pero alto con respecto a la distribución de la vegetación (i.e., altamente dependiente de la contribución autotrófica).

Capítulo 4

Sitio de Estudio

El sitio de estudio se encuentra en el rancho El Mogor ubicado en el Valle de Guadalupe del municipio de Ensenada, Baja California (3543810 N y 537370 W UTM zona 11 N) y se encuentra a una altitud de 406 m.s.n.m. (Figura 4).

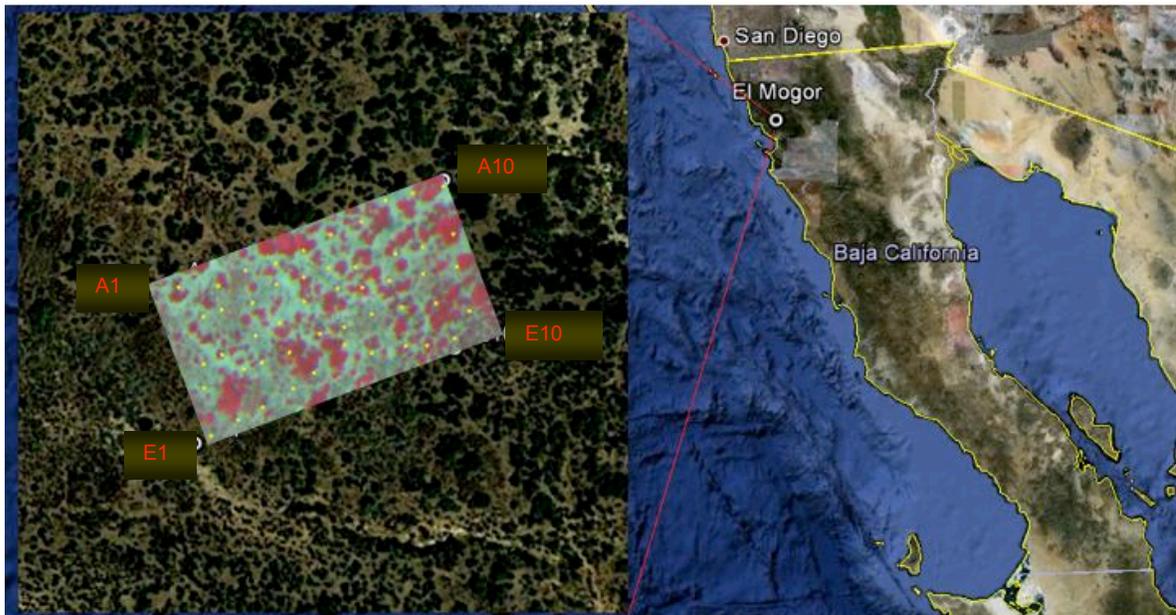


Figura 4. Ubicación de la parcela (40x100m) en el sitio de estudio en el Rancho El Mogor, Valle de Guadalupe, Municipio de Ensenada, Baja California, México. Los puntos amarillos son los sitios de muestreo, sobre fotografía infrarroja donde la vegetación aparece en color rojo siendo arbustos medianos y grandes dentro de la parcela de estudio, esta imagen aérea fue tomada por el INIFAP, campo experimental de “Pabellón”, en Mayo del 2011.

A1	537293 UTM E	3543813 UTM N
A10	537380 UTM E	3543844 UTM N
E1	537303 UTM E	3543763 UTM N
E10	537383 UTM E	3543793 UTM N

La vegetación es un chaparral mixto, con especies esclerófilas y se desarrolla sobre suelo de origen granítico rocoso con bajo contenido de nutrientes, es suelo poco profundo (27 cm) y presenta una textura franco arenoso (Franco-Vizcaíno y Sosa- Ramírez, 1997). Estos chaparrales son susceptibles a incendios (Keeley y Fotheringham, 2001) y en 1988 el rancho El Mogor, al igual que otros del Valle de Guadalupe, sufrió un incendio la vegetación actual comprende arbustos y subarbustos que rebrotaron de yemas subterráneas y arbustos de corta vida que pudieron haber estado presentes antes de este incendio siendo nativas o haber colonizado el sitio abierto (Mooney y Parsons, 1973)

En El Mogor los arbustos perennes tienen una mayor cobertura relativa (ver Figura 5) la cual se estimó haciendo un muestreo por transectos (Brower et al., 1977). Se establecieron 6 transectos de 30 m cada uno con dirección al sureste, 4 de ellos colocados dentro de la parcela. La altura promedio de los arbustos fue de 1 m. Las especies más abundantes en el sitio de estudio fueron: *Adenostoma fasciculatum*, *Ornithostaphylos oppositifolia*, *Cneoridium dumosum*, *Salvia apiana* y *Lotus scoparius*. En el Anexo se enlista las especies que no se mencionan pero que también se encuentran en el sitio de estudio.

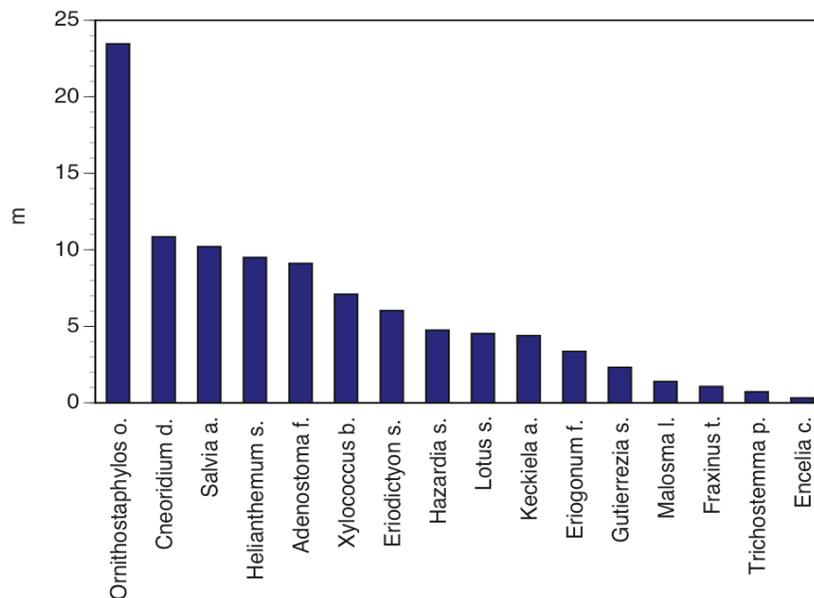


Figura 5. Cobertura relativa de la vegetación en El Mogor, Valle de Guadalupe, Baja California, México.

El clima se caracteriza por tener una temporada de invierno húmeda y relativamente fresca y una temporada de verano seca y cálida. Esto se puede distinguir en la gráfica de los datos del promedio mensual de temperatura y precipitación de los últimos 30 años (Figura 6), los cuales se obtuvieron utilizando la base de datos climáticos del Noroeste de México (<http://peac-bc.cicese.mx/datosclim/>). La temperatura de los meses fríos (noviembre-abril) fue de 11 a 14.4°C y su precipitación varió de 17.9 a 63.3 mm, mientras los meses cálidos (mayo- octubre) presentaron temperaturas que fueron de 16 a 21.6 °C y su precipitación de 1 a 5.7 mm en promedio.

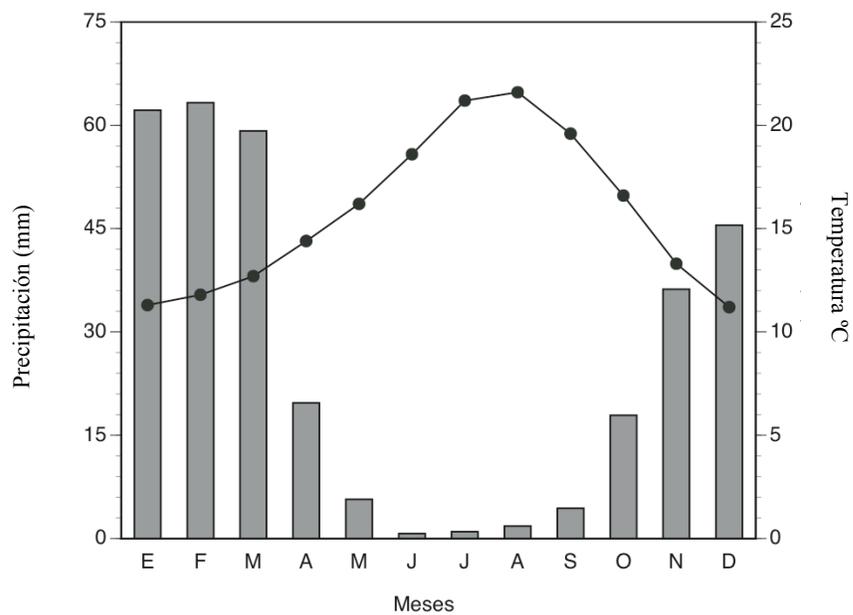


Figura 6. Promedio de precipitación en mm (barras) y temperatura en °C (puntos) mensual durante el periodo de 1980-2008 en el Valle de Guadalupe, Baja California, México, datos obtenidos de la base de datos climáticos del Noroeste de México. El eje de las x representa la letra inicial del mes.

Capítulo 5

Materiales y Métodos

En el sitio de estudio se estableció una parcela de 100 m x 40 m (aprox. 0.4 ha) donde se marcaron 5 transectos de 100 m de longitud y con una separación de 5 a 10 m. En cada uno de los transectos se establecieron 10 puntos a una distancia de 5 a 10 m entre ellos para un total de 50 puntos de muestreo (Figura 4). En los meses de febrero del 2012 (representando la época de lluvias) y septiembre del 2011 (representando la época de secas) se realizaron los muestreos en cada punto (n=50) de variables bióticas y físicas (es decir, muestras de raíces, hojarasca, suelo, el Fs, temperatura del suelo, humedad del suelo, y el índice de área foliar). En los demás meses del año de estudio (septiembre del 2011- agosto del 2012) se monitoreó el Fs, la temperatura del suelo, el contenido de humedad del suelo y el índice de área foliar en 25 puntos.

5.1 Variables Bióticas Y Físicas

5.1.2 Biomasa de Raíces

Las raíces finas (i.e., <2 mm de diámetro) se mantuvieron en refrigeración durante Septiembre a Octubre (las colectadas en época de secas) y durante Febrero a Marzo (las colectadas en época de lluvias) se colectaron con un nucleador de metal (8 cm de diámetro y 10 cm de altura). Dichos núcleos de suelo se tomaron a 10 cm de profundidad (Kummerow et al., 1978) teniendo un volumen de 502.6 cm³. Posteriormente se extrajeron las raíces manualmente por medio de unas pinzas y una lupa, éstas fueron ligeramente enjuagadas con agua desionizada para desprenderles partículas de suelo y materia orgánica. Se secaron a 65 °C,

luego se mantuvieron en un desecador a temperatura ambiente hasta tener su peso con una la balanza analítica. Se expresa el resultado por unidad de área superficial (g/m^2).

5.1.3 Biomasa de Hojarasca

Se colectó toda la hojarasca del horizonte O en un área de 30 cm^2 dentro de cada punto de muestreo en la parcela. En el laboratorio se utilizó un tamiz de 2 mm para separar cada muestra en: 1) muestra de hojarasca ligeramente descompuesta, la cual contenía la hojarasca del horizonte Oi; y 2) hojarasca altamente descompuesta (horizonte Oa). A cada una de las muestras de Oi se les quito todas las rocas utilizando pinzas y lupa, después fueron secadas a $65 \text{ }^\circ\text{C}$ (Franco-Vizcaíno y Sosa-Ramírez, 1997) y se obtuvo el peso seco utilizando una balanza analítica (g/m^2).

5.1.4 Índices de Vegetación

El índice de área foliar (IAF) fue definido por Watson (1947) como la relación entre el área de follaje y la unidad de la superficie de suelo ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$). En nuestro caso el IAF se determinó midiendo la radiación que es atenuada cuando pasa a través del dosel, es decir se midió la reflectancia y transmitancia de la luz ($<490 \text{ nm}$) por medio de un sensor, usando el equipo LI-COR LAI-2200 (Licor, Lincoln, EEUU). Para las mediciones se le colocó una tapa con abertura de 90° para bloquear la presencia del operador del instrumento y al reducir la visión para detectar los espacios sin cubierta vegetal. Esta técnica generó información de la magnitud del IAF en la parcela de estudio. Las mediciones mensuales fueron en los mismos 50 puntos, donde se midió el flujo de CO_2 , con dirección sureste, se realizaron lecturas a 20 cm separado del suelo y arriba de la vegetación (Figura 9). La obtención del IAF en los meses de septiembre y febrero fue de la medición en los 50 puntos y en los demás meses en 25 puntos. Estos datos se utilizaron para saber la tendencia temporal de la vegetación durante el año en estudio. Las

mediciones se realizaron en condiciones de luz difusa en la mañana entre las 6:30 y 7:30 am hora local con la misma orientación.

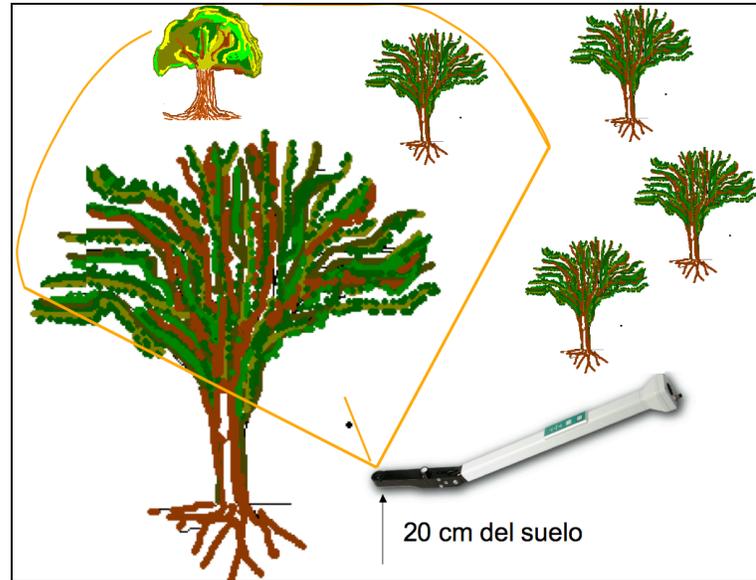


Figura 7. Medición del IAF, dentro de la parcela en estudio.

El EVI (Enhanced Vegetation Index) fue obtenido de la página web de la NASA (<http://modis.gsfc.nasa.gov/index.php>) siendo derivado de mediciones del instrumento satelital MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer), para el sitio de estudio se eligió un píxel con una resolución de 1 Km. Los datos que arroja MODIS son de cada 16 días, por lo tanto se determinó el promedio de los dos datos de cada mes.

Este índice da información sobre la capacidad fotosintética de la vegetación de un lugar determinado (píxel georreferenciado) la cobertura vegetal de un lugar determinado (píxel), por medio de las longitudes de onda de la luz solar visible e infrarroja cercana reflejada por las plantas. Es decir, cuando la vegetación es vigorosa y densa contiene altas cantidades de pigmentos de clorofila, los cuales absorben las ondas de luz entre 400 a 700 nm para la fotosíntesis y a la vez hay un mayor reflejo de la luz infrarroja cercana entre 700 a 1,100 nm. Pero cuando la vegetación no es densa o vigorosa contiene bajas cantidades de clorofila y refleja

la mayor parte de la luz en su rango visible e infrarrojo cercano. Si la diferencia del reflejo entre los dos tipos de luz es grande la vegetación tiene una alta capacidad fotosintética, pero si la diferencia es baja la vegetación no es tan densa o tan vigorosa (Huete et al., 2002). Se calcula de la siguiente manera:

$$EVI = 2.5 * (IR - R) / (IR + C1 * R - C2 * A + L) \quad (2)$$

Donde A, R e IR son las reflectancias corregidas atmosféricamente correspondientes a la porción del azul (459-479 nm), del rojo y del infrarrojo cercano del espectro electromagnético, respectivamente. L es el ajuste de acuerdo al sustrato que tiene en cuenta la transferencia de la radiancia roja e infrarroja a través de la cubierta vegetal. C1 y C2 son coeficientes que tienen en cuenta la presencia de aerosoles y que usan la banda correspondiente a azul para corregir la reflectancia en la porción roja. Los coeficientes adoptados en el algoritmo del sensor MODIS son L= 1, C1= 6 y C2= 7.5.

5.1.5 Efecto de la Estructura de la Vegetación

Tomando en cuenta que la cubierta vegetal influye en el Fs como donante de materia orgánica, prolonga la disponibilidad de humedad y modera la temperatura disminuyendo la radiación solar. Se categorizó la vegetación (por altura y rasgos de raíces) tomando en cuenta las especies con mayor cobertura relativa en el sitio de estudio, según el muestro por transectos. Es decir, en los 50 puntos de muestreo se registro, mediante observación, la especie con mayor cobertura relativa del sitio. Los puntos donde no hubo vegetación se contemplaron en la Clase Desnudo (Tabla II). Con estas clases se determinó posteriormente la respiración basal (β_0) y la R_{20} .

Tabla II. Categorías de la vegetación de El Mogor, por altura y rasgos de raíces.

Clase	Altura promedio	Rasgos de raíces	Especies
I.- Arbustos Perennes Grandes	150 cm	Raíces gruesas, crecimiento vertical pueden alcanzar más de 2 pies de profundidad, pueden penetrar las rocas fácilmente	<i>Ornithostaphylos oppositifolia</i> , <i>Xylococcus bicolor</i> , y <i>Eriodictyon sessilifolium</i> **
II.- Arbustos Medianos	92.8 cm	Raíces gruesas, crecimiento lateral pueden alcanzar menos de 2 pies de profundidad,	<i>Cneoridium dumosum</i> , <i>Rhamnus crocea</i> (Nutt.), y <i>Eriogonum fasciculatum</i> .
III.- Sub-arbustos (Chicos)	54 cm	Raíces leñosas, crecimiento lateral, rara vez penetran corta profundidad, se mantienen mayormente en la superficie.	<i>Lotus scoparius</i> y <i>Helianthemum scoparius</i>
IV.- Desnudo	0 cm	Desconocido	No presenta

Nota: * Clasificación en base a Hellmers et al, 1955 y Kummerow J, 1981b

**de *Eriodictyon sessilifolium*, esta especie se comporta como la clase III (sub-arbustos) pero su altura es mayor a un metro en el sitio de estudio

5.1.6 Humedad del Suelo (θ)

Éste factor se determinó mensualmente para los 50 puntos de muestreo. Para los meses de Septiembre, Octubre y Noviembre del 2011 se utilizó un método gravimétrico, el cual consistió en coleccionar suelo (aproximadamente 30 g) con una pala (perteneciente a un perfil de 0-10 cm de profundidad) y ponerlo en un crisol de peso conocido (NOM-21-2002). El suelo junto con el crisol se pesó en campo. El crisol se cubrió con parafina para su traslado al laboratorio. En el laboratorio cada muestra se introdujo a la estufa a 105°C, después de 24 horas se sacaron, se dejaron a temperatura ambiente en el desecador y posteriormente se pesaron. Esto se repitió hasta que se obtuvo un peso constante para cada muestra. Por medio de una diferencia de pesos se obtuvo el contenido de humedad en gramos. Estos resultados se transformaron a volumétricos, según la siguiente fórmula:

$$\theta_v = \theta_g / (\rho_{H_2O} / \rho_s) \quad (3)$$

θ_g = contenido de agua gravimétrico

θ_v = contenido de agua volumétrico

ρ_{H_2O} = densidad del agua = 1

ρ_s = densidad de la muestra de suelo

Para los meses de diciembre a agosto se utilizó un sensor de humedad (Theta Probe type ML2x, fabricado por Delta-T Devices, England), para determinar el contenido de humedad del suelo *in situ*. Éste sensor genera una señal eléctrica de 100 MHz la cual viaja a través del suelo pero con cierta impedancia (propiedad de cualquier componente para limitar el paso de la corriente eléctrica), la cual aumenta conforme se seca el suelo, la onda eléctrica reflexiona al sensor, teniendo así una onda constante entre los dos puntos, ésta va a determinar el contenido de humedad volumétrico del suelo

5.1.7 Fs y Temperatura del Suelo (Ts)

Se determinaron el Fs y Ts mensualmente para los 50 puntos de muestreo. Para la determinación del Fs se utilizó el sistema automatizado LI-COR 8100A (Licor, Lincoln, EEUU) utilizando una cámara de 10 cm de diámetro (modelo 8100-102). Esta se colocó sobre un collar de PVC enterrado permanentemente en el suelo hasta una profundidad de 5 cm y permitió estimar Fs. Al poner la cámara en el collar también se colocó el Termopar hasta 15 cm de profundidad (Tipo E6, con capacidad de inmersión de 25.4 cm de profundidad). La Ts, humedad y Fs se midieron al mismo tiempo a través del LI-COR 8100A.

5.1.8 pH del Suelo

El pH del suelo se midió con un potenciómetro de (Spectrum Technologies, Inc. modelo 8601A0, Bredgend, UK) y los electrodo para medir el pH directamente al suelo. La determinación se obtuvo llevando una relación 1:1 (suelo: agua) agitando 5 minutos y dejando reposar 15 minutos, 4 veces durante una hora. Se dejó reposar 20 minutos antes de la medición (NOM-21-2002).

5.2 Análisis Estadístico

Para evaluar la variación temporal del Fs y de las variables biofísicas (e.g., temperatura, humedad e IAF) monitoreadas en el año de estudio, se recrearon gráficas de tiempo con los promedios y desviaciones estándar. De la misma manera se manejaron los datos del índice de vegetación EVI (Enhanced Vegetation Index) obtenidos a partir del sensor MODIS.

Para encontrar una posible relación temporal entre el Fs y los factores (i.e., temperatura, humedad e IAF) se realizaron regresiones lineales y árboles de regresión con las medias de cada mes, tomando en cuenta una significancia de $P < 0.05$ y $P \leq 0.1$. Los árboles de regresión son una técnica de análisis discriminante jerárquica que selecciona las variables que explican de mejor manera la variable de respuesta dentro de distintos grupos, mediante un proceso de división de datos usando las variables predictoras que explican el máximo aumento de la desviación de la variable de respuesta (Vargas et al., 2010).

Se realizó estadística descriptiva (media, desviación estándar, Kolmogorov-Smirnov). Para estimar la variación espacial en las dos épocas se determinó el Coeficiente de Variación (CV), que es la relación entre la desviación estándar y la media de cada mes. Se realizaron correlaciones de Spearman (prueba no paramétrica) para encontrar una respuesta espacial del flujo de CO_2 en función de los factores biofísicos en las dos épocas del año. Por otro lado, la relación entre categorías de la vegetación y especies con el Fs y las demás variables se realizó por medio de un ANOVA con Post-hoc Banferroni ($\alpha = 0.05$).

Finalmente se obtuvieron los semivariogramas para determinar si existía la variación espacial estructurada del Fs y sus posibles controles biofísicos espaciales (i.e., si las variables presentaban heterogeneidad en la parcela) y se identificó los puntos de calor (i.e., las áreas de altas tasas de emisiones de CO_2). Los semivariogramas se determinaron con un modelo isotrópico, ya que la parcela presenta una topografía homogénea de 8° de inclinación. El intervalo de distancia mínima fue de 6 m, y la máxima de 55.88 m. Estos datos los determinó automáticamente el programa. Cada variable fue ajustada a un modelo esférico o

exponencial para su posterior comparación. Para las pruebas paramétricas se utilizó el programa Statistic versión 7 y para los semivariogramas el GS+ versión 9, y Matlab versión 2010b para los árboles de regresión.

Todos los datos del Fs se normalizaron a la Ts registrada durante la medición espacial, esto para determinar la contribución de las demás variables sobre el Fs independientemente de los cambios de la temperatura temporal. Sabemos que la radiación solar es igual en todos los puntos espaciales y que durante el muestreo también se obtuvo la temperatura cambiante (durante dos horas). Sin embargo, los micrositos influyeron en la temperatura del suelo. Y por eso se obtuvo la respiración basal de cada clase de vegetación, que posteriormente se utilizó para la determinación de los datos del Fs normalizado a 20 grados centígrados (R_{20}) (4)

$$R_{20} = \beta_0 \exp(\beta_1 (20 - T_s)) \quad (4)$$

En donde β_0 es la respiración basal de cada clase de vegetación y β_1 es una constante.

Capítulo 6

Resultados

6.1. Variación Temporal

El Fs tuvo un patrón de respuesta estacional (Figura 8a), variando notablemente en sus valores mínimos y máximos, entre la temporada de secas y la de lluvias. En los meses secos (i.e., Mayo, Junio, Julio, Agosto, Septiembre y Octubre) se registró un rango de variación de 0.4 a 0.8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que en los meses húmedos (i.e., Noviembre, Diciembre, Enero, Febrero, Marzo y Abril) la tasa varió de 0.9 μmol a 2.1 $\text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

La Ts y la θ presentaron variaciones estacionales (Figura 8b y 8c). En los meses calientes cuando la Ts fue entre 21° y 34 °C, la θ fue $\leq 0.094 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$, excepto en agosto ($\theta = 0.123 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$). En ese mes se presentó una precipitación pequeña dos días antes del muestreo, es posible que las condiciones de suelo húmedo se hayan mantenido hasta la fecha del muestreo (Figura 9). En los meses fríos la Ts vario de 7 a 16 °C con una θ de 0.14 a 0.36 $\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$ excepto en noviembre con θ de 0.122 $\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$. En éste mes se presentaron las primeras lluvias y el primer pico del Fs durante el año de estudio. Este pico fue de 2.09 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

El promedio anual del IAF fue de 1.54 (± 0.29 d.s.). El valor máximo (Fig. 8d) se observó en los meses de enero y marzo con 1.9 mientras el mínimo fue de 1.1 en el mes de diciembre.

Al calcular R_{20} resultó que los promedios mensuales fueron similares a los del Fs (Figura 10) y por lo tanto respetan el mismo patrón de variación temporal.

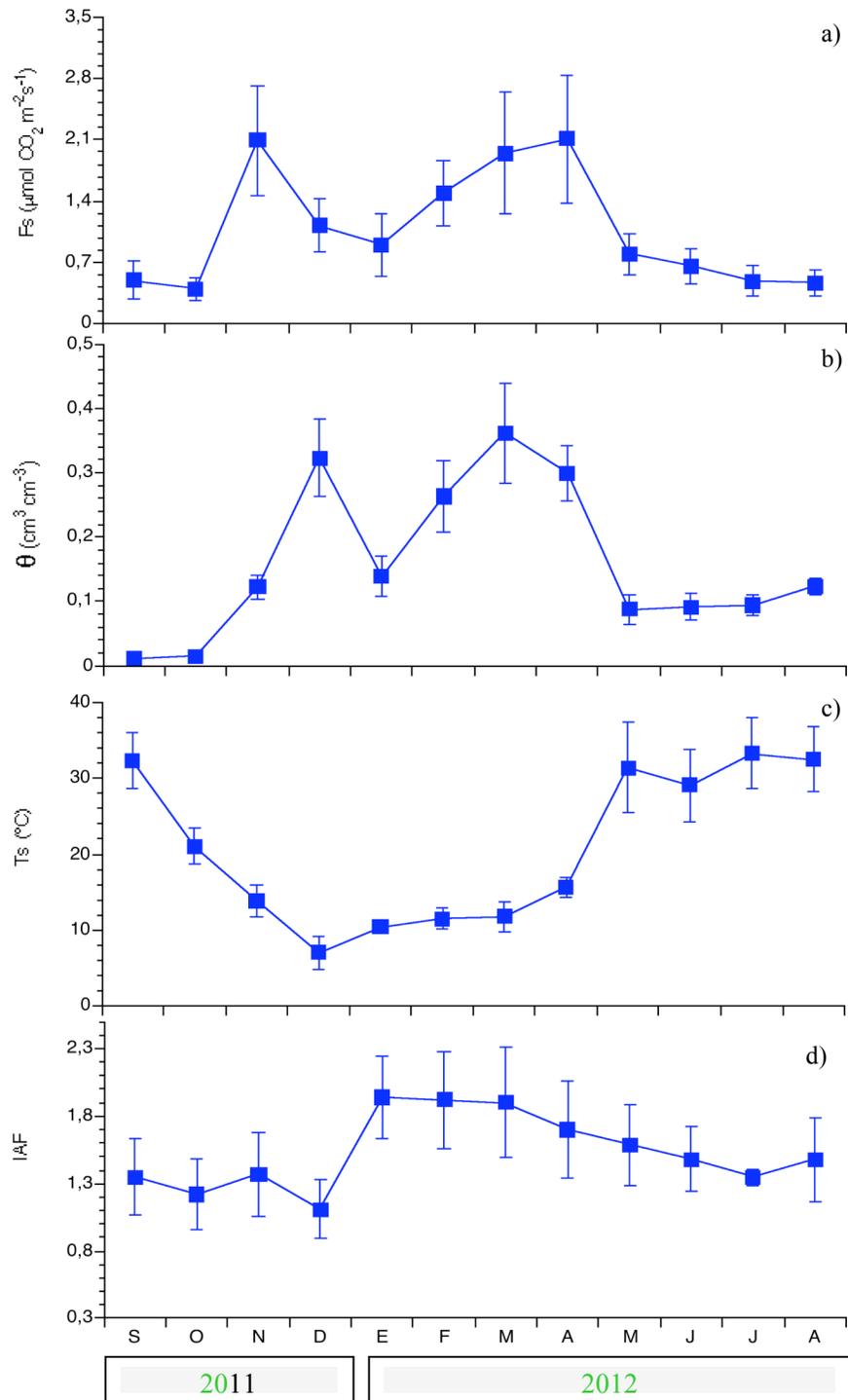


Figura 8. Variación temporal de la media y d.s (desviación estándar) del F_s del suelo (a), la humedad del suelo (θ) de 0-15 cm de profundidad (b) la temperatura del suelo (T_s) a 15 cm de profundidad (c) y el índice de área foliar IAF (d). Cada punto representa la media y d.s de 50 o 25 puntos de muestreo (ver métodos para detalles). Letras en el eje de las X representan los meses del año entre Septiembre 2011 y Agosto 2012.

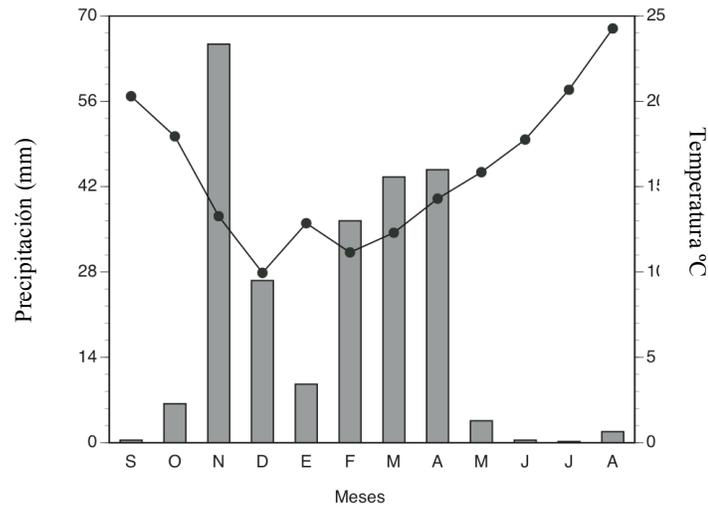


Figura 9. Precipitación (mm) y temperatura promedio (°C) mensual durante el periodo del año de muestreo 2011-2012 estación meteorológica Valle de Guadalupe (32° 01' 31"N 116° 36' 50" W), Baja California, México. El eje de las X representa la letra inicial del mes.

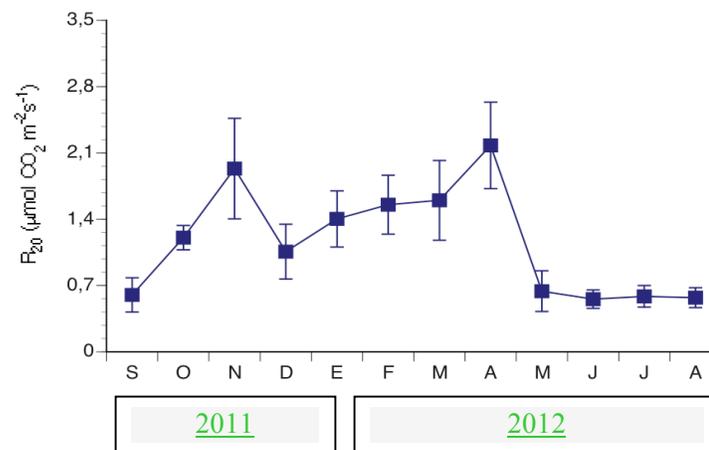


Figura 10. Variación temporal de la media mensual y d.s del Fs normalizado a 20 °C (R₂₀) durante septiembre 2011 a agosto 2012.

Durante el año de muestreo el EVI que se registró en los meses de enero y febrero fue el valor más alto (0.24), mientras que en agosto- septiembre se presentó el valor más bajo (0.16) (Figura 11).

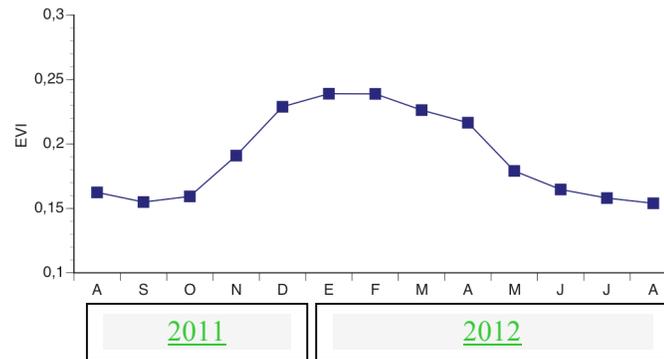


Figura 11. Variación temporal de la media mensual del EVI durante septiembre 2011 – agosto 2012.

Los resultados sugieren que existe una relación lineal entre el flujo del suelo con respecto a la θ (Figura 12a). De semejante manera se observa una relación entre la θ con el R_{20} sólo que esta última tiene una significancia marginal (Figura 12b). En ambas gráficas se puede ver que aún cuando no haya humedad en el suelo existe $0.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de Fs en el sitio. La tasa promedio de Fs más alta ($2.11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se encontró en la época con mayor lluvia y el punto que sale de la recta, unos de los flujos más grandes, se registró en Noviembre donde se observó una alta precipitación (Figura 12a).

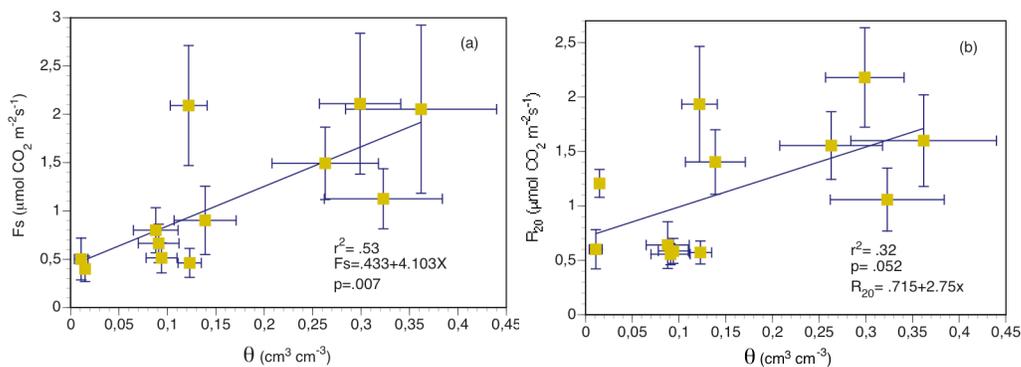


Figura 12. Relaciones entre la media mensual del Fs y su contenido de humedad (θ) (a); la R_{20} y del contenido de humedad en el suelo (b). Las barras de error describen 1 d.s.

En los meses con lluvias (que presentan una temperatura máxima de 16 °C y mínima de 4 °C) se observó una relación lineal marginalmente significativa entre la temperatura y el flujo de CO₂ ($p < 0.063$), mientras tanto en los meses secos (con temperaturas mayores a 21°C) no se observó relación alguna con la temperatura, es decir en esta época del año el flujo se mantiene a $< 1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 13).

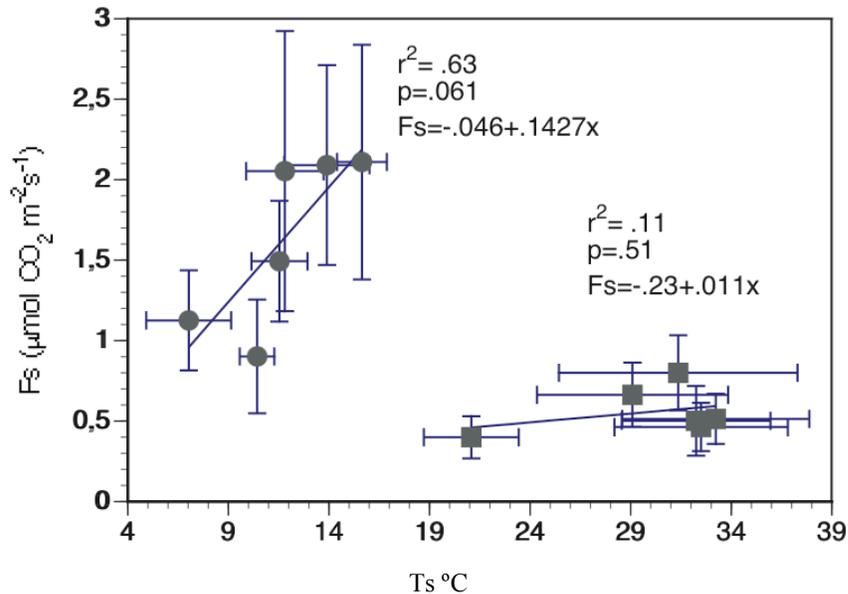


Figura 13. Relaciones entre la media mensual en el suelo del flujo de CO₂ (Fs) y la temperatura (Ts). Los círculos representan los meses húmedos – fríos con temperaturas menores a 19 °C y los cuadrados representan los meses secos-calientes con temperaturas mayores a 19 °C. Las barras de error describen 1 d.s.

El árbol de regresión se utilizó para definir cómo distintos umbrales de Ts y humedad del suelo regulan la magnitud de la R₂₀. La regresión de árbol muestra que cuando se presentan Ts mayores de 18.3°C existen una media de R₂₀ de 0.59 μmol m⁻² s⁻¹ y en Ts menores de 18.3°C con una θ menor a .059 cm³ cm⁻³ los flujos tienen una media de 0.5 μmol m⁻² s⁻¹ (Figura 14). Así mismo, con Ts menores de 18.3 °C pero con un θ mayor de 0.59 los flujos tienen una media de 2.33 μmol m⁻² s⁻¹; siendo esta la tasa más alta. Este árbol muestra que la humedad es el

principal control que separa las tasas bajas y altas de respiración, seguido por la temperatura.

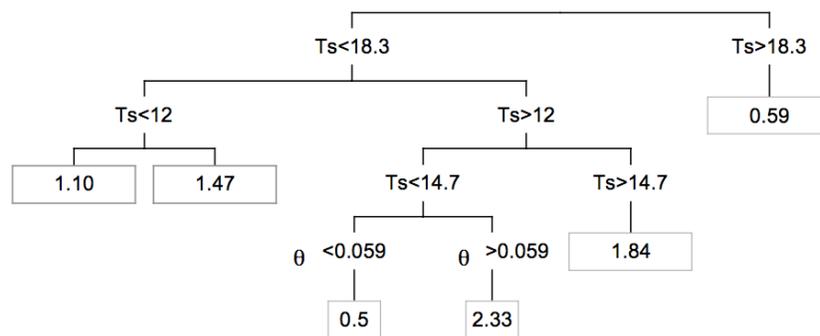


Figura 14. Regresión de árbol de las mediciones obtenidas durante el año de muestreo del flujo de CO_2 (F_s). Los recuadros finales del árbol indican las medias de F_s de cada grupo. T_s = temperatura del suelo ($^{\circ}C$), θ = humedad en el suelo ($cm^3 cm^{-3}$).

6.2 Variación Espacial

En la Tabla III se presentan los resultados de la prueba de comparación de medias T de Student; se destacan las diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las dos temporadas, secas (septiembre) y lluvias (febrero), de la R_{20} , humedad y biomasa de hojarasca y la temperatura del suelo tuvo una significancia marginal ($p \leq 0.1$). La biomasa de raíces y el índice de área foliar no presentaron diferencias estadísticas entre las dos épocas.

Tabla III. Prueba T-de Student para los datos de septiembre (secas) y febrero (lluvias) de todas las variables. Fs= Flujo de CO₂, R₂₀= Fs normalizado a 20 °C, Ts= temperatura del suelo, θ = humedad del suelo, Bh= Biomasa de hojarasca, Br= Biomasa de raíces, IAF= Índice de área foliar. ** $p < 0.001$. * $p < 0.1$. Se presentan las medias y desviaciones estándar (en paréntesis) para las muestras de temporada de secas (Septiembre) y húmedas (Febrero).

Variable	Media Septiembre	Media Febrero	Valor de t
Fs	0.502 (0.22)	1.492 (0.37)	16.16**
R ₂₀	0.601 (0.18)	1.553 (0.30)	18.71**
θ	0.011 (0.007)	0.263(0.26)	31.28**
Ts	32.227 (3.7)	11.575 (1.36)	36.25**
Bh	677(895)	394.18 (502)	-1.85*
Br	53.87 (74)	50.23 (62)	0.26
IAF	1.35(.28)	1.9 (.41)	1.55

El coeficiente de variación (CV) de cada variable en las dos épocas se presenta en la Tabla IV, donde se muestra que la R_{20} tuvo más variación en época seca que en lluvias, de igual manera se encontró la biomasa de hojarasca y la de raíces, mientras tanto la variación espacial de θ fue mayor en lluvias que en secas.

Tabla IV. Coeficientes de la variación espacial, R₂₀= respiración basal, Ts= temperatura del suelo, θ = humedad del suelo, Bh= Biomasa de hojarasca, Br= Biomasa de raíces, IAF= Índice de área foliar

Variables	CV secas (%)	CV lluvias (%)
R ₂₀	30.0	19.3
θ	63.6	98.9
Ts	11.5	11.8
Bh	75.6	71.8
Br	66.4	47.8
IAF	20.7	21.6

Al realizar el ANOVA con las tres clases de vegetación y el suelo donde no hay cubierta vegetal (Clase 0) no hubo diferencias significativas. Se presentaron diferencias significativas (con $F=2.76$) en R_{20} y Bh tomando en cuenta la categorización por especie (Tabla. V). Esta prueba muestra que la R_{20} y la Bh en secas fueron diferentes entre *Ornithostaphylos oppositifolia* y los espacios desnudos. En la época de lluvias hay un gradiente de la R_{20} donde las tasas altas se identifican en *Ornithostaphylos oppositifolia* y *Eriodictyon sessilifolium* seguido por arbustos medianos, chicos y al final por zona sin cobertura vegetal. En cuanto a la Bh hubo una mayor biomasa debajo de *Ornithostaphylos oppositifolia* que en *Eriogonum fasciculatum*, *Helianthemum scoparium*, *Xylococcus bicolor* y la zona desnuda.

Tabla V. Resultados de ANOVA y Banferroni para las medias de R_{20} y Bh (biomasa de hojarasca) en las temporadas de lluvias y secas. No se encontró diferencias significativas en biomasa de raíces, Ts y θ .

Categoría	R_{20} secas	Bh secas	R_{20} lluvias	Bh lluvias
<i>Helianthemum scoparium</i>	ab	ab	b	b
<i>Ornithostaphylos oppositifolia</i>	a	a	a	a
<i>Eriogonum fasciculatum</i>	ab	ab	b	b
<i>Eriodictyon sessilifolium</i>	ab	ab	a	ab
<i>Xylococcus bicolor</i>	ab	ab	ab	b
<i>Cneoridium dumosum</i>	ab	ab	ab	ab
<i>Rhamnus crocea</i> (Nutt.)	ab	ab	ab	ab
<i>Lotus scoparius</i>	ab	ab	ab	ab
desnudo	b	b	b	b

En la Tabla VI se puede notar el gradiente de la respiración basal (β_0 ; es el F_s que es influenciado por la disponibilidad del sustrato e independiente a la temperatura) según la clase de vegetación.

Tabla VI. Respiración basal (β_0) de cada clase de vegetación y del suelo si cubierta vegetal (desnudo), con un intervalo de confianza de 95%, para la temporada de secas y de húmedas.

Clase	Constante	Húmeda	Secas
Desnudo	β_0	2.7 ± 0.8	0.3 ± 0.07
Grande	β_0	4.02 ± 0.82	0.58 ± 0.1
Medianas	β_0	2.68 ± 0.88	0.58 ± 0.13
Pequeñas	β_0	2.59 ± 0.69	0.42 ± 0.13

Las correlaciones de Spearman muestran que la R_{20} tuvo una correlación positiva débil con la biomasa de raíces y una correlación moderada con la biomasa de hojarasca. No hubo correlación con la humedad del suelo, la densidad y el pH (Tabla. VII).

En temporada de lluvias la R_{20} y el contenido de humedad mostraron una correlación positiva débil, mientras tanto con la biomasa de hojarasca y el C% en Bh presentaron correlaciones moderadas con R_{20} (Tabla VII).

Tabla VII. Prueba de correlación de Spearman (r_s) de R_{20} con todas las variables
* indica relaciones significativa ($p < 0.05$). No determinado (nd). Débil= $r_s < \pm 0.4$. Moderado= $\pm 0.4 > r_s < \pm 0.6$.

	Controles	Lluvias	Secas		
		R_{20}	Rangos	R_{20}	Rangos
Br		0.153	367.3-9.0	0.281*	320.0-3.67
θ		0.366*	0.39-0.16	0.214	0.04-0.0
ρ		-0.012	0.93-0.61	-0.207	0.93-0.61
pH		nd	nd	0.050	7.50-5.60
Bh		0.543*	2224.4-1.1	0.477*	4521.8-17.78
N% en Bh		0.011	1.75-0.51		
C% en Bh		-0.424*	65.2-40.7		
C/N g en Bh		-0.170	95.53-23.23		

6.2.2 Heterogeneidad

La heterogeneidad, es decir la variabilidad con una estructura espacial se pudo apreciar realizando los semivariogramas de todas las variables para las dos épocas del año. Los datos de θ , Bh, Br, r, Ts y %C en Bh se transformaron a su raíz cuadrada de x, con esto se buscó una mayor homogeneidad de varianzas y acercar las observaciones a una distribución normal (Soe y Buchmann, 2005).

Tabla VIII. Semivariogramas de la respiración del suelo y sus controles, en dos épocas del año en un ecosistema mediterráneo de Baja California, México. Efecto Nugget= (C/ C+Co)=0.

Época	Controles	Nugget	Sill	Rango	Residuales	r^2	C/(C+Co)(%)	modelo
secas	R ₂₀	<i>Efecto</i>	<i>Nugget</i>		-	-	-	-
secas	θ	0	.001	13.2	0.001	.06	91.7	esférico
secas	Ts	0.12	.11	20.1	0.007	.34	89.7	exponencial
secas	Bh	160	324.6	73.5	3022.0	.79	50.5	esférico
secas	Br	<i>Efecto</i>	<i>Nugget</i>		-	0	-	-
lluvias	R ₂₀	.001	.088	14.4	0.002	.20	99.9	esférico
lluvias	θ	0	.003	13.8	0.004	.35	97.0	esférico
lluvias	Ts	0.0031	.04	21.6	0.002	.37	92.2	exponencial
lluvias	Bh	97.8	195.8	115.4	599.0	.77	50.1	esférico
lluvias	Br	1.3	8.1	22	6.2	.47	84.0	esférico
lluvias	C% en Bh	0.00009	.001	39	0.01	.39	84.6	exponencial

Los semivariogramas fueron ajustados a los modelos esférico y exponencial ya que con ellos se evidenciaron valores altos en el coeficiente de determinación y valores bajos en residuales. El R₂₀ y Br en secas mostraron una $r^2 = 0.0$ y por lo tanto no mostraron interdependencia espacial. Los semivariogramas muestran dependencias espaciales con diferentes r^2 y C/ C+Co (%) (Tabla VIII). En secas, la varianza estructural (C/ C+Co) fue de 50.5% a 91.7% y el r^2 (sin incluir Br y R₂₀) fue de .06 a .79. En lluvias el porcentaje total de la varianza explicada por la varianza estructural (C/ C+Co) fue de 50.1% a 99.9% mientras que el r^2 fue de 0.20 a 0.77. La distancia (el rango) a la cual las variables permanecieron sin correlación espacial en la época secas varió entre 13.2 y 73.5 m entre las diferentes variables y en lluvias varió entre 13.8 y 115.4 m y para. Todas las

variables se encontraron con un rango y r^2 mayor en época de lluvias que en secas.

Por otro lado la varianza atribuida al modelo explicada por la estructura espacial de R_{20} en la época de lluvias fue muy alta ($C/C+Co= 99\%$) más no en secas ($C/C+Co= 0\%$).

Posteriormente se realizó el modelado de las serie de datos de campo en ambiente GS+ aplicando la técnica de interpolación de kriging ordinario. Se muestra el mapa de R_{20} de la época de lluvias (Figura 15) y secas (Figura 16). Las zonas más claras muestran las tasas más grandes de R_{20} .

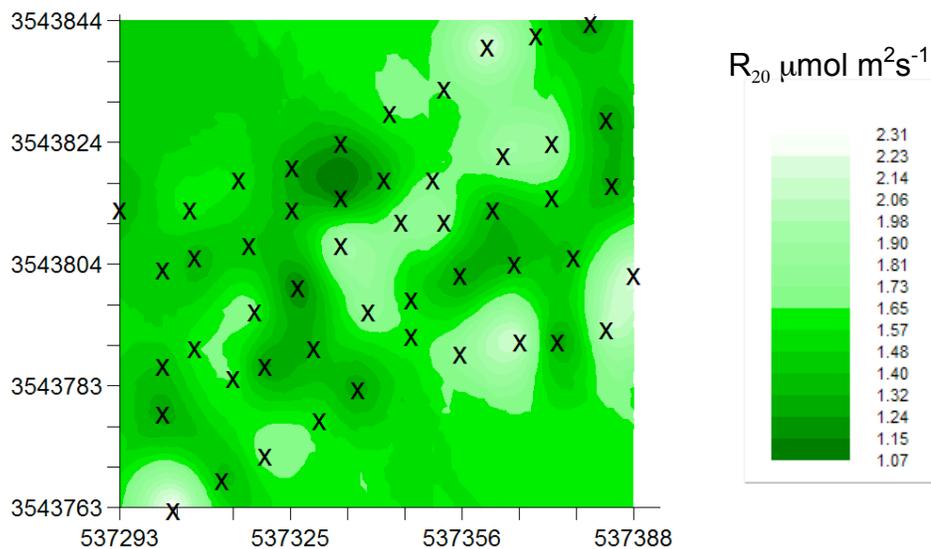


Figura 15. Patrón espacial de R_{20} dentro de la parcela de estudio en la época de lluvias. Las zonas más claras representan una mayor tasa y las zonas más oscuras las tasas más bajas de R_{20} .

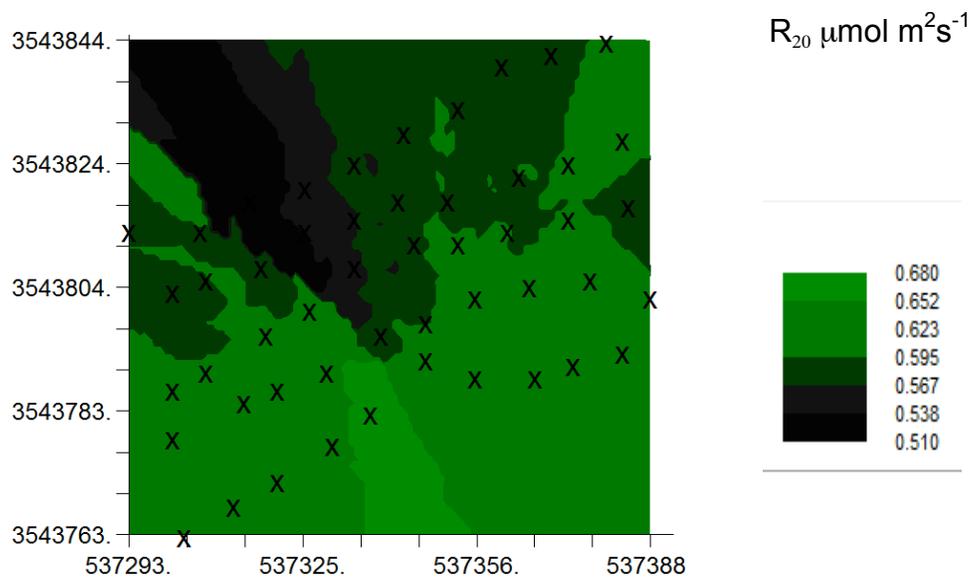


Figura 16. Distribución sin patrón espacial de R_{20} dentro de la parcela de estudio en época de secas.

Capítulo 7

Discusión

Las hipótesis formuladas al principio del trabajo son las siguientes: 1) que la variación espacial del F_s y su relación con los controles bióticos y físicos son diferentes para cada época del año (secas y lluvias) debido a la dinámica temporal de la humedad y temperatura del suelo; y 2) que los cambios en la ubicación de los puntos de calor, es decir altas tasas de emisiones de CO_2 , iban a ser pequeños, ya que era probable que la dependencia de F_s estaría más influenciada por la distribución de la vegetación que de los cambios en la humedad y temperatura. Este trabajo apoya la primera hipótesis en que el F_s y su relación con algunos controles bióticos (biomasa de hojarasca y de raíces) y físicos (θ) son diferentes entre las dos épocas del año de estudio. Sin embargo los resultados no apoyan por completo la segunda hipótesis ya que los puntos de calor influenciados por la estructura de la vegetación no se mantuvieron en la época seca sino que solo se presentaron en la época de lluvias, por lo que se sugiere que los puntos de calor no sólo dependen de los controles biológicos en una dimensión espacial sino también de la dinámica temporal de los físicos. Estos resultados abren nuevas preguntas de investigación sobre la dinámica del flujo de CO_2 de los suelos en sistemas semiáridos como se discute a continuación.

Variación Temporal

Se identificaron dos períodos de transición, para el F_s , y EVI. El primero es de Octubre a Noviembre (secas cambia a lluvias) y el segundo de Abril a Mayo (lluvias cambia a secas). El primer pico durante el año de muestreo del F_s y de la R_{20} , se muestra en Noviembre y es posible que se deba a tres eventos: Primero, al “priming effect” o “Birch effect (Jarvis et al., 2007) que es la activación de

microorganismos edáficos al rehumedecimiento del suelo por las primeras lluvias después de un largo período de sequía y en donde los microorganismos descomponen la materia orgánica con una relación C/N baja, es decir, materia orgánica menos compleja (Kuzyakov et al., 2000; Placella et al., 2012) este evento es apoyado por los promedios mensuales del IAF a través del año de muestreo, que muestran que en el mes de Noviembre no hubo aumento en la biomasa aérea de las plantas y por tanto suponemos que no hubo aumento en la actividad fotosintética. Segundo, por un incremento a la actividad de las raíces finas de los arbustos, ya que se ha reportado que algunos arbustos perennes (ej. *A. fasciculatum*, *A. glauca*, *Ceanotus greggii*, *R. ovata*) en un chaparral de California mostraron una alta densidad de raíces finas vivas y muertas en el mes de Noviembre (primeras lluvias de invierno) (Kummerow et al., 1981). Así mismo esto coincide con los datos de evapotranspiración que indican un incremento en la actividad metabólica por parte de las plantas bajo las primeras lluvias de Noviembre (Villarreal, 2012). Tercero, una combinación en un rápido incremento en el metabolismo auto y heterotrófico del ecosistema debido a la disponibilidad de humedad después de un largo periodo de sequía en donde pueden responder diferentes grupos biológicos (Placella et al., 2012) y las plantas (Vargas et al., 2011).

Por otro lado el segundo pico de R_{20} fue en Abril y también puede ser explicado por la combinación de los dos tipos de respiración (heterótrofa y autótrofa), ya que bajo el período de transición (de lluvias a secas) aumenta la temperatura y disminuye la precipitación y con ello la humedad del suelo. Bajo estas condiciones la microbiota edáfica trata de fijar la mayor cantidad de iones, como el nitrato, en su interior para poder estar en un equilibrio osmótico (Schaefer, 1973; Placella et al., 2012), pero así mismo existe una posible mayor actividad de las plantas ya que se presenta una alta evapotranspiración en el periodo de transición (Abril-Mayo) (Villarreal, 2012) y existe un mayor IAF. Estos resultados se asemejan a los reportados por Almagro y otros (2009) donde en una zona mediterránea de España con dos años consecutivos se presentó un pico de F_s en

el mes de Abril, lo cual compaginaba con la productividad primaria neta. Sin embargo, resulta claro que es indispensable hacer estudios de partición de los componentes de la respiración (i.e., auto y heterotrófica) para entender mejor los controles en los flujos de CO₂ del suelo.

El IAF en los chaparrales de California tiene un promedio de 2.0 (Mooney y Miller, 1985) y en este estudio el valor fue de 1.5 (± 0.29 d. s.) para las plantas perennes. El IAF es menor en temporada de secas y aumenta en los meses de Enero, Febrero y Marzo, dos meses después del inicio de las lluvias lo que refleja el desarrollo de la vegetación. Es importante mencionar que la dinámica temporal del IAF no coincide con el EVI, por que éste último esta contemplando todas las plantas (herbáceas, arbustos y árboles) y suelo y tiene una resolución espacial mucho menor (10 000 m²). Es por eso que en las primeras lluvias empieza aumentar el EVI y el IAF, que solo contempla los arbustos perennes y caducifolios que se encuentran dentro de la parcela, aumenta 2 meses después de la lluvia. Sin embargo es importante calibrar las mediciones in situ con las mediciones de desarrollo de vegetación por sistemas remotos para poder hacer interpretaciones a escalas temporales y espaciales mayores (Youngryel Ryu et al., 2010).

La variación temporal de la θ y T_s fue clara, cuando se presentó una T_s baja la θ fue mayor y cuando la T_s fue alta la θ fue menor lo que demuestra un desfaseamiento en sincronía. La relación entre las medias de los datos espaciales del F_s con las medias espaciales de la θ , indica que hay un mayor F_s conforme la humedad aumenta, sin embargo también muestra que la dinámica temporal entre el F_s y la θ no es lineal, ya que se distingue un valor atípico (del mes de Noviembre) que no sigue este patrón. De hecho la relación que se muestra entre el F_s sin el efecto de la temperatura (R_{20}) y la θ , muestra que no hay una relación directa entre estas dos variables, con la presencia de otros valores atípicos. Este estudio sugiere que nuestros datos no tienen la resolución temporal requerida para proponer un modelo con los dos controles físicos (T_s y θ) para explicar la dinámica del F_s , en donde los pulsos de precipitación son muy importantes y con un

comportamiento no lineal en sistemas semiáridos (Kim et al 2012, Vargas et al 2012).

El F_s se relacionó con la temperatura positivamente hasta los 19°C, después el F_s disminuyó radicalmente a temperaturas más altas de 19°C, posiblemente a la ausencia de la precipitación y baja humedad en el suelo que resulta en la disminución del potencial hídrico. Aunado a esto en la regresión de árbol se observó que el control físico que influye en diferenciar las tasas bajas ($0.5 \mu\text{mol m}^2\text{s}^{-1}$) y tasas altas ($2.33 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) de la R_{20} es la θ seguido por la T_s que presenta relación con una gama más amplia de tasas de la R_{20} . Esto sugiere que el F_s sea menos sensitivo a la temperatura en condiciones bajas de humedad en sistemas semiáridos (Xu y Qi, 2001; Cable et al., 2011).

El F_s registrado ($<0.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en los meses secos (Figura 9) indican que el ecosistema se mantiene activo todo el año pero que baja su actividad en ausencia de la humedad, una posible explicación, es que el F_s independiente de la temperatura (β_0) en la época seca sea mantenida por el sustrato disponible (Tabla III) y de la presencia de surgencias, las cuales son un importante aporte de humedad a la zona (Villarreal, 2012). Por otro lado la producción de raíces finas en diferentes momentos del año, pueden aportar F_s en época de secas (Kummerow, 1981a; Mooney y Millar, 1985; Mooney y Ehleringer, 1997). Sin embargo, esta hipótesis está siendo probada en el sitio de estudio mediante un experimento de partición de la respiración autotrófica y heterotrófica (Vargas et al datos no publicados).

Variación Espacial

Los resultados de R_{20} respecto a la categorización de la vegetación, las correlaciones de Spearman y los mapas de interpolación muestran que en los espacios donde existe una mayor tasa de R_{20} en época de lluvias hay presencia de cubierta vegetal, una mayor cantidad de biomasa de hojarasca, mayor humedad y menor porcentaje de C de biomasa de la hojarasca. Estos resultados contrastan con los de la temporada de secas en donde no hubo un patrón espacial

de la R_{20} , y sólo se relacionó débilmente con la biomasa de raíces así mismo se aprecia la ausencia de los puntos de calor en la parcela bajo esta temporada. Estos datos apoyan por una parte la primera hipótesis encontrando una diferencia significativa en la dinámica espacial de R_{20} así como de su relación con los controles bióticos y físicos entre las dos épocas del año de estudio (lluvias y secas). Sin embargo los datos no apoyan por completo a la segunda hipótesis que postula un cambio pequeño en los puntos calientes entre épocas, sino que demuestran que en secas son ausentes estos puntos de calor y no solo los controles bióticos (estructura de la vegetación, biomasa de hojarasca y biomasa de raíces) son decisivos para la presencia de estas altas tasas de Fs sino también los físicos (θ) son importantes.

La relación de la estructura vegetal y la biomasa de hojarasca con la dinámica espacial de la R_{20} en época de lluvias, se puede apreciar con los datos del análisis de varianzas (ANOVA) y la respiración basal (β_0). En el ANOVA muestra los puntos con mayor tasa de R_{20} bajo la influencia de dos especies de tamaño grande *Ornithostaphylos oppositifolia* y *Eriodictyon sessilifolium*, la primera es arbustiva y la segunda es un sub-arbusto de talla grande, sin embargo no sabemos de donde proviene el flujo de CO_2 (heterótrofa o autótrofa) las zonas desnudas mostraron las tasas más bajas. Así mismo la respiración basal (β_0), sin la influencia de la temperatura, se encuentran en los espacios bajo los arbustos más grandes que en los espacios sin cubierta vegetal, lo que puede indicar que el aporte de sustratos de los arbustos sean importantes. A si mismo el comportamiento espacial de la R_{20} mostró una relación con la humedad del suelo en la misma época lo que puede sugerir que estos espacios (micrositios) tengan un sustrato y humedad necesarios para la actividad metabólica heterótrofa (García-Moya y McKell, 1970). Lo que influye en el patrón espacial observado para R_{20} durante la temporada de lluvias. Por otro lado los datos sugieren que una mayor complejidad de la materia depositada (alto porcentaje de C en biomasa de hojarasca) tiene una relación negativa con la R_{20} , esto genera una pregunta importante: ¿Por qué los puntos de calor de R_{20} se encuentran bajo la influencia

de las plantas grandes en época de lluvias si la complejidad química de la biomasa de hojarasca es mayor? Una probable respuesta es que en el micrositio proporcionado por esta clase de plantas, en el horizonte donde se encuentra la hoja altamente descompuesta (Oa) (detritos) la relación C/N es baja, y que estos sean los sustratos en los que los microorganismos del suelo actúen en época de lluvias, por lo que la distribución de la R_{20} es posible que este relacionada a la cantidad y distribución de la biomasa de hojarasca (Raich y Tufekcioglu, 2000) y también contribuya a la distribución de nutrientes bajo los doseles de los arbustos grandes (Shlesinger, 1996; Ryel et al., 1996).

Finalmente en época de secas la relación débil de la R_{20} con la biomasa de raíces es posible que sea influenciado por las características fenológicas de la comunidad vegetal, es importante mencionar que la comunidad vegetal al ser heterogénea puede tener diferentes momentos de crecimiento tanto en la parte aérea y como en la subterránea a lo largo del año (Kummerow et al., 1981). Por mencionar algunos ejemplos esta *Rhus ovata* que empieza a crecer y se ve un aumento de raíces vivas en junio cuando el contenido de humedad es casi nula en la capa superficial del suelo. Otros ejemplos son la *Adenostoma fasciculatum* y *Actostaphylos glauca* (de la misma Familia que *Ornithostaphylos oppositifolia*, reportada en el sitio de estudio); la primera especie su floración es en verano y la mayor cantidad de raíces vivas se encuentran entre mayo-junio. Datos de la segunda especie indican que la cantidad de raíces vivas en el suelo es gradual de abril (mínimo) a agosto (máximo) (Kummerow et al., 1978; Kummerow et al., 1981b). Esta dinámica temporal en la fenología de las plantas puede influir en el patrón espacial de los flujos de CO_2 del ecosistema (Richardson et al 2012). Por lo tanto es indispensable entender la relación entre la fenología, la variabilidad climática y los ciclos biogeoquímicos, especialmente en sistemas áridos y semiáridos en donde los pulsos de precipitación regulan el metabolismo del ecosistema (Noy-Meir, 1973).

Conclusiones

Se concluye que la variación temporal del flujo de CO₂ del suelo (Fs) depende de la variación temporal del contenido de humedad y la temperatura del suelo. Bajo condiciones de humedad la temperatura es un factor importante para describir la variación temporal del Fs; sin embargo este patrón no es válido durante la época de secas con bajo contenido de humedad. Así mismo los procesos biológicos dominantes cambian temporalmente y con esto, varían las relaciones entre el Fs y la humedad θ .

Se confirmó que hay diferencias en el flujo de CO₂, humedad, temperatura del suelo y biomasa de hojarasca entre las dos épocas (lluvias y secas), pero no se hubo en biomasa de raíces ni en el índice de área foliar. Se mostró que hay una actividad metabólica continua (más no constante) durante el año, probablemente por parte de los arbustos grandes y medianos, y por lo tanto es importante contemplar características de la comunidad vegetal y realizar trabajos relacionado a ello.

La variación y la estructura espacial del flujo de CO₂ en época de lluvias dependieron positivamente de la biomasa de hojarasca, seguido de la humedad y negativamente del porcentaje de C en la biomasa de hojarasca. Mientras tanto en la época de secas, cuando el flujo de CO₂ tuvo relación débil con la biomasa de raíces, no presentó heterogeneidad espacial. Por lo que los puntos de calor del flujo de CO₂ emergentes en condiciones de agua, se ubicaron bajo el dosel de las plantas perennifolias grandes donde es posible que haya más actividad de raíces y micorrizas, además de mayor aporte de sustrato que pueda beneficiar a la actividad metabólica heterótrofa y una mayor humedad en el suelo manteniendo una condición idónea para éstas actividades.

Cabe destacar que el coeficiente de variación espacial de cada variable no muestra información de la estructura espacial, por ejemplo la variación de R_{20} en secas fue de 29% y en lluvias de 19%. Al parecer podría haber una mayor variación espacial en temporada de sequía; sin embargo, su distribución fue azarosa.

En este trabajo la información arrojada por los semivariogramas funcionó más para saber sobre el patrón espacial de cada variable y principalmente para la ubicación de los puntos calientes del flujo de CO_2 . Los patrones espaciales del flujo de CO_2 y los puntos de calor, emergentes en condiciones de lluvias, tuvieron relación con controles bióticos del ecosistema (estructura de la vegetación y desechos orgánicos), así como con controles físicos especialmente la humedad.

Estos resultados apoyan parcialmente las hipótesis iniciales. La variación y dinámica espacial del flujo de CO_2 si fue diferente en condiciones de lluvia respecto a secas. Sin embargo, el flujo de CO_2 fue más dependiente en la presencia de humedad en el suelo que en los controles bióticos. Así mismo la existencia de los puntos calientes dependió de la presencia de agua

Finalmente este trabajo abre nuevas preguntas científicas como: ¿En qué proporción participan los dos tipos de respiración (heterótrofa o autótrofa) en la época de lluvias en un ecosistema mediterráneo? ¿Cómo es la dinámica espacial de la respiración del suelo en los períodos de transición (después del primer pulso de agua y después de la última lluvia)? ¿Qué relación existe entre la dinámica temporal y espacial de la fenología de la comunidad vegetal en un ecosistema mediterráneo, así mismo cuál es la relación en estas dos dimensiones con el flujo de CO_2 ? Finalmente, este trabajo sugiere que la estructura espacial del flujo de CO_2 es a una escala muy fina. Hace falta más estudio en ecosistemas semi-áridos alrededor del mundo a la escala de las plantas individuales para el desarrollo de modelos robustos de la dinámica espacio-temporal del flujo de CO_2 .

Referencias bibliográficas

- Almagro M., J. López., J.I Querejeta, M Martínez-Mena. 2009. Temperature dependence of soil CO₂ efflux is strongly modulated by seasonal patterns of moisture availability in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*. 41: 594-605 p.
- Austin T. A., L. Yahdjian, J. M. Stark, J. Belnap, A. Porporato, U. Norton, D. A. Ravetta, S. M. Schaeffer. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*. 141:221-235 p.
- Brower J. E., Za J. H. y C. N von Ende. 1977. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown Publishers.
- Cable J.M., Ogle K., Williams G.D., Weltzin F.J. y Huxman T.E. 2008. Soil texture drives responses of soil respiration to precipitation pulses in the Sonora Desert: Implications for Climate Change. *Ecosystems*. (11): 961-979 p.
- Cable J.M., Ogle K., Lucas W.R., Huxman T.E., Loik M.E., Smith S.D, Tissue D.Y., Ewer B.E, et al. 2009. The temperature responses of soil respiration in desert: a seven desert synthesis. *Biogeochemistry*. 103: 71-90 p.
- Camargo-Ricalde L. 2003. Endemic *Mimosa* species can serve as michorrhizal resource island within semiarid communities of the Tehuacan-Cuicatlán Valley, México. Tesis de Doctorado. Universidad de Agricultura de Noruega.
- Carbone M.S, Christopher J.S, Ambrose A.R., Dawson T.E., Williams A.P., Boot C.M, Schaeffer S.M y Schimel J.P. 2011. Seasonal and episodic moisture controls on plant and microbial contribution to soil respiration. *Oecologia*. 167: 265-278 p.
- Chapin F. S., Woodwell G.M., Randerson J. T., Rastetter EB, Lovett G.M, Baldocchi D.D, Clark D.A., Harmon M.E., et al. 2006. Reconciling Carbon-cycle concepts, terminology, and methods. *Ecosystems* (9): 1041-1050 p.

- Conant R. T., Dalla-Betta P., Klopatek C. C. y Klopatek J. M. 2004. Controls on soil respiration en semiarid soils. *Soil Biology & Biochemistry*. 36:945-951 p.
- Conant R.T., J. M. Klopatek, R. C. Malin y C. C. Klopatek. 1998. Carbon pools and fluxes along an environmental gradient in northern Arizona. *Biochemistry* 43: 43-61 p.
- Maestre T . F. y J. Cortina. 2002. Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plan and soil*. 241: 279-291 p.
- Dixon R.K, S. Brown, R. A. Houghton, A. M. Solomon, M. C. Trexler, J. Wisnieski. 1994. Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems. *Sciense*. 263:185-190 p.
- Elievf-León A. 2008. Evaluación de la Actividad Microbiana en las islas de recursos formados por *Mimosa biuncifera* y *Prosopis laevigata* en Matorrales Xerófilos del Valle de Mezquital, Hidalgo. Tesis de licenciatura. FES- Zaragoza, UNAM. México.
- Ettema H. C. y Wardle A. D. 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution*. 17(4): 177-183 p.
- Foti S., J Balogh, Z. Nagy, Z. Ürmös, S. Bartha y Z. Tuba. 2008. Temporal and spatial variability and patterns of soil respiration in losses. *Community Ecology*. 9: 57-64.
- Franco-Vizcaíno E. y Sosa-Ramírez J. 1997. Soil properties and nutrient relations in Burned and unburned Mediterranean-climate shrublands of Baja California, México. *Acta Ecológica*. 18 (4): 503-517 p.
- Gallardo A. 2006. Geoestadística. *Ecosistemas*. 15(3): 48-58 p.
- Gallardo A., Covelo F., Morillas L. y M. Delgado. 2009. Ciclos de nutrientes y procesos edáficos en los ecosistemas terrestres: especificidades del caso mediterráneo y sus implicaciones para las relaciones suelo-planta. *Ecosistemas*. 18(2): 4-19 p.
- García-Espino; J. R. Reynaga; J. Medina y R. Jasso. 1989. Características físicas y químicas de suelos de islas de fertilidad y áreas adyacentes de Mezquite

(*Prosopis glandulosa Torr.*) en un matorral mediano espinoso en el Norte de Coahuila. *Agraria, revista científica UAAAN*. 5(1): 39-47 p.

-García-Moya E. y Mckell C. M. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology*. 51 (1): 81-88.

-Hellmers H., J. S. Horton; G Juhren y J. O'Keefe. (1955). Root systems of some Chaparral Plants in Southern California. *Ecology*. 36 (4): 667-678.

-Huete A., Diidan K., Miura T., Rodriguez E. P., Gao X. y Ferreira L. G. (2002) Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. *Remote Sensing of Enviroment*. 83: 195-213.

-Huxman T. E.; Keirith A. S.; D. Tissue; A. J. Leffler; K. Ogle; W. T. Pockman; D. R. Sandquist; D L. Potts y Susan Schwinning. 2004. Precipiatin pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*. 141: 254-268.

-Intergovernameltal Panel on Climate Change (IPCC). 2007. Cambio climático 2007: informe de síntesis. Documento en linea (http://www.ipcc.ch/publications_and_data/ar4/wg1/en/contents.html).

-Jackson R. B. y Caldwell M. M. 1993. Geoestatistical patterrns of soil hetogeneity around perennial plants. *Journal of Ecology* 81(4): 683-693.

-Jarvis P., A. Rey, C. Pesikos, L. Wingate, M. Rayment, J. Pereira, J. Banza et al. 2007. Drying and wetting of Mediterranean soils stimulates decomposition and carbon dioxide emission: the "Birch effect". *Tree Physiology*. 27: 929-940.

-Keeley, J. E. and C. J. Fotheringham. 2001. Historic fire regime in Southern California shrublands. *Conservation Biology*.15(6): 1536-1548.

-Kim D. G., R. Vargas, B. Bond-Lamberty y M. R. Turetsky. 2012. Effects of soil rewetting and thawing on soil gas fluxes: a review of current literature and suggestions for future research. *Biogeosciences*. 9:2459-2483.

-Klironomos J. N., Rillig M. C. y Allen M. F. 1999. Designing belowground field experiments with the help of semi-variance a power analices. *Applied Soil Ecology* 12: 227-238.

- Kummerow J; D. Krause y William Jow.1978. Seasonal change of root density in the southern California Chaparral. *Oecologia*. 37: 201-221.
- Kummerow, Jochen. 1981a. The relation between root and shoot systems in chaparral shrubs. Presentado en: Symposium on Dynamic and Management of Mediterranean-type Ecosystems. Junio 22, San Diego, California.
- Kummerow Jochen. 1981b. Structure of root and root systems. En: di Castri, D. W. Goodall y R. L. Specht (eds.). *Mediterranean-Type Shrublands*. Elsevier Scientific. Amsterdam. 269-287 pp.
- Kummerow J., Montenegro G. and Krause D. 1981. Biomass, phenology and growth. En: PC. Miller (ed.) Resource use by Chaparral and Matorral. A comparison of vegetation function in two mediterranean type ecosystems. Springer. New York. 280 p.
- Kuznyakov Y.; J. K. Friedel; K. Stahr. 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology & Biochemistry*. 32: 1485-1498.
- Lavelle P. y A. V. Spain. 2001. Soil Ecology. *Kluwer Academia Publishers*.
- Lai R. 2004. Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma*. 123: 1-22.
- MacLain E.T.J. y Martnes D.A. 2006. Moisture controls on trace gas fluxes in semiarid riparian soils. Soil Science Society of America Journal. Published online (<https://www.crops.org/publications/sssaj/articles/70/2/367>).
- Maestre T. F. y J. Cortina. 2002. Spatial patterns of surface soil properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil*. 241:279-291.
- Maestre F. T., Cortina J., Bautista S., Bellot J. y Vallejo R. 2003. Small-scale environmental heterogeneity and spatiotemporal dynamics of seedling establishment in a semiarid degraded ecosystem. *Ecosystems*. 6: 630-643.
- Mooney H. A. y Parsons D. J. 1973. Structure and Function of the California Chaparral, an example from San Dimas. En: di Castro Francesco y A. Mooney (eds.). *Harold Mediterranean Type Ecosystem, Origin and Structure*. Springer, New York.

- Mooney H. A. y J. R. Ehleringer. 1997. Photosíntesis. En: Michael J. Crawley (ed.). *Plant Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Mooney H.A. y P.C. Millar. 1985. Chaparral. En: Chabot y H.A. Mooney (eds.). *Physiological Ecology of North American Plant Communities*. Chapman and Hall, New York.
- Nielsen R.D. y Wendroth O. 2003. *Spatial and temporal statistics*. GeoEcology. Reiskirchen. 91-119 pp.
- Ngao Jérôme; Epron E.; N. Delpierre; N. Bréda; A. Granier; B. Longdoz . 2012. Spatial variability of soil efflux linked to soil parameters and ecosystem characteristics in a temperate beech forest. *Agricultural and Forest Meteorology*. 154-155: 136-146.
- Nuñez S., Martínez-Yrizar A., Búrquez A. y García-Oliva F. 2001. Carbon Mineralization in the southern Sonora Desert. *Acta Oecológica*. (22):1-8.
- Perroni-Ventura Y. 2007. Islas de fertilidad en un ecosistema semiárido: nutrientes en el suelo y su relación con la diversidad vegetal. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C. México.
- Placella A. S.; E. L. Brodie y Mary K. Firestone. 2012. Rainfall-induced carbon dioxide pulses result in sequential resuscitation of phylogenetically clustered microbial groups. *PNAS*. 109 (27): 10931-10936.
- Raich J. W. y W. H. Schlesinger. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 4B: 81-99.
- Raich J.M y Potter C.S. 1995. Global Patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*. 9(1) :23-36.
- Raich W. J. y A. Tufekcioglu. 2000. Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry*. 48: 71-90.
- Raich J.W y Potter C.S. y Bahagawati D. 2002. Interannual variability in global soil respiration, 1980-94. *Global Change Biol*. (8): 800-812.
- Richardson, A. D., R. S. Anderson, M. A. Arain, A. G. Barr, G. Bohrer, G. S. Chen, J. M. Chen, P. Ciais, et al. 2012. Terrestrial biosphere models need better

representation of vegetation phenology: results from the North American Carbon Program Site Synthesis. *Global Change Biology*. 18:566-584.

-Ryel R.J.; M. M Caldwell y J.H Manwaring. 1996. Temporal dynamics of soil spatial heterogeneity in sagebrush-wheatgrass steppe during a growing season. *Plan and Soil*. 184:299-309.

-Saetre P. y Stark J. M. 2005. Microbial dynamics and carbon and nitrogen cycling following re-wetting of soils beneath two semi-arid plant species. *Ecosystem Ecology*. 142: 247-260.

-Schaefer Roger. 1973. Microbial activity under seasonal conditions of drought in mediterranean climate. En: di Castro Francesco y A. Mooney (eds.). *Harold Mediterranean Type Ecosystem, Origin and Structure*. Springer, New York.

-Serrano L., Peñuelas J., S. L. Ustin. 2002. Remote sensing of nitrogen and lignin in Mediterranean vegetation from AVIRIS data: Decomposing biochemical from structural signals. *Remote Sensing of Environment*. 81: 355- 364.

-Soe A. R. B. y N. Buchmann. 2005. Spatial and temporal variations in soil respiration in relation to stand structure and soil parameters in an unmanaged beech forest. *Tree Physiology*. 25: 1427-1436.

-Shlesinger W. H, J. A. Raikes, A. E. Hartley y A. F. Cross. 1996. On the spatial Patterns of soil in desert ecosystems. *Ecology*. 77 (2) 364-374.

-Thomey M.L., Collins S., Vargas R., Johnson E.J., Brown R., Nating O.D. y Friggens M.T. 2011. Effect of precipitation variability on net primary production and soil respiration in a Chihuahua Desert grassland. *Global Change Biology*. 17: 1505-1515.

-Vargas R., Allen F.M. y Allen B.E. 2008. Biomass and carbon accumulation in fire chronosequence of seasonally dry tropical forest. *Global Change Biology*. (14): 109-124.

-Vargas R., S. L. Collins, M. L. Thomey, J. E. Johnson, R. F. Brown, D. O. Natvig, y M. T. Friggens. 2012. Precipitation variability and fire influence the temporal dynamics of soil CO₂ efflux in an arid grassland. *Global Change Biology*. (18):1401–1411.

- Vargas R., M. S. Carbone, M. Reichstein, y D. D. Baldocchi. 2011. Frontiers and challenges in soil respiration research: from measurements to model-data integration. *Biogeochemistry*. (102):1-13.
- Vargas R., S. Collins, M. Thomey, J. Jonson, R. Brown, D. Natving y M. Friggens. Precipitation variability and fire influence the temporal dynamics of soil CO₂ efflux in an arid grassland. *Global Change Biology*. (2012) 18, 1401–1411.
- Villarreal Rodríguez S. 2012. Variabilidad interanual de la evapotranspiración en dos ecosistemas semiáridos del noroeste de México con patrones de precipitación distintos. Tesis de Maestría. CICESE. México.
- Watson, D.J. 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops variation in net assimilation rate and leaf between species and varieties and within and between years. *Annals of Botany*. 11: 41–76.
- Wilcox S. C., J. W. Ferguson, G. C. J. Fernández y R. S. Nowark. 2004. Fine root growth dynamics of four Mojave Desert shrubs as related to soil moisture and microsite. *Journal of Arid Environments*. 56: 129-148.
- Whitford W. G. (1986). Descompositon and nutrient cycling in deserts. En: W. G. Whitford (eds.). *Pattern and Process in desert ecosystems*. University of New Mexico Press.
- Xu Ming y Qi Ye. 2001. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology*. 7: 667-677.
- Youngryel R.; Sonnentag O.; T. Nilson; R. Vargas; H. Kobayashi; R. Wenk y D. D. Baldocchi. 2010. On the correct estimation of effective leaf area index: Does it reveal information on clumping effects? *Agric. Forest Meteorol.* 63-76 doi:10.1016/j.agrformet.2010.01.009.
- Zinke P. J. 1973. Analogies between the soil and Vegetation Types of Italy, Greece and California. En: di Castro Francesco y A. Mooney (eds.). *Harold Mediterranean Type Ecosystem*. Springer, New York.

Anexo

LISTADO DE ESPECIES DE PLANTAS

CHELECHOS Y RELATIVOS

PTERIDACEAE

Pellaea mucronata (D. C. Eaton) D. C. Eaton

SELAGINELLACEAE

Selaginella bigelovii L. Underw.

DICOTILEDÓNEAS

ANACARDIACEAE

Malosma laurina Nutt. ex Abrams

Rhus ovata S. Watson

APIACEAE

Daucus pusillus Michx.

ASTERACEAE

Acourtia microcephala DC.

Artemisia californica Less.

Encelia californica Nutt.

Eriophyllum confertiflorum (DC) A. Gray

Gutierrezia sarothrae (Pursh) Btitt. & Rusby

Hazardia squarrosa (Hook. & Arn.) E. Greene var. **grindelioides** (D.C.) W. Clark

Heterotheca grandiflora Nutt.

Hypochaeris glabra L. *

Machaeranthera juncea (Greene) Shinn.

Pseudognaphalium californicum (DC.) Anderb.

***Pseudognaphalium* sp.**

Tetradymia comosa A. Gray

BORAGINACEAE

***Cryptantha* sp.**

CAPRIFOLIACEAE

Lonicera subspicata Hook. & Arn. var. ***denudata*** Rehd.

CISTACEAE

Helianthemum scoparius Nutt.

CONVOLVULACEAE

Calystegia macrostegia (E. Greene) Brummitt ssp. ***tenuifolia*** (Abrams)
Brummitt

***Cuscuta* sp.**

CRASSULACEAE

Crassula connata Ruiz Lopez & Pavon

CUCURBITACEAE

Marah macrocarpus (Greene) Greene

ERICACEAE

Ornithostaphylos oppositifolia (C. Parry) Small +ca

Xylococcus bicolor Nutt.

FABACEAE

Lotus scoparius (Nutt.) Ottley

***Lupinus* sp.**

GENTIANACEAE

Centaurium venustum (A. Gray) Robinson

GERANIACEAE

Erodium botrys (Cav.) Bertol. *

Erodium cicutarium (L.) L'H-r. *

HYDROPHYLLACEAE

Eriodictyon sessilifolium Greene +

Phacelia distans Benth.

LAMIACEAE

Salvia apiana Jepson

Trichostema parishii Vasey

OLEACEAE

Fraxinus parryi Moran

OROBANCHACEAE [SCROPHULARIACEAE]

Castilleja exserta (A. A. Heller) Chuang & Heckard subsp. ***exserta***

Castilleja subinclusa E. Greene

Cordylanthus orcuttianus A. Gray

PAPAVERACEAE

Eschscholzia californica Cham.

PLANTAGINACEAE [SCROPHULARIACEAE]

Keckiella antirrhinoides (Benth.) Straw

POLEMONIACEAE

Navarretia sp.

POLYGONACEAE

Chorizanthe fimbriata Nutt.

Chorizanthe procumbens Nutt.

Eriogonum fasciculatum (Benth.) Torrey & A. Gray

Pterostegia drymarioides Fischer & C. Meyer

PRIMULACEAE

Anagalis arvensis L. *

RANUNCULACEAE

Clematis pauciflora Nutt.

Delphinium cf. ***parryi*** A. Gray

RANUNCULACEAE

Ceanothus tomentosus Parry var. ***olivaceus*** Jepson

RHAMNACEAE

Rhamnus crocea (Nutt.)

ROSACEAE

Adenostoma fasciculatum Hook. & Arn.

RUBIACEAE

Galium porrigens Dempster

RUTACEAE

Cneoridium dumosum (Nutt.) Hook.f.

SOLANACEAE

Solanum sp.

MONOCOTILEDÓNEAS

AGAVACEAE

Hesperoyucca whipplei (Torr.) Baker***Yucca schidigera*** Roez. ex Ortega

CYPERACEAE

Carex triquetra Boott

LILIACEAE

Chlorogalum parviflorum S. Wats.

POACEAE

Achnatherum coronatum (Thurber) Barkworth***Avena sp.*** ****Bromus madritensis*** L. ****Vulpia octoflora*** (Walter) Rydb.

THEMIDACEAE

Dichelostemma capitatum (Benth.) Alph. Wood

Nota:

+ = endémica

+ ca = casi endémica

* = especie exótica