

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN
SUPERIOR DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA**



**PROGRAMA DE POSGRADO
CIENCIAS DE LA TIERRA CON ORIENTACIÓN EN
GEOCIENCIAS AMBIENTALES**

**Variabilidad estacional e interanual en la producción primaria
bruta y evapotranspiración en un ecosistema de clima
mediterráneo en Baja California**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos para obtener el grado de
Maestro en Ciencias de la Tierra

Presenta:

Carlos Alberto Aguirre Gutiérrez

Ensenada, Baja California, México,
2014

Tesis defendida por
Carlos Alberto Aguirre Gutiérrez

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Stephen Holmes Bullock
Director del Comité

Dr. Rodrigo Vargas Ramos
Director del Comité

Dra. María Tereza Cavazos Pérez
Miembro del Comité

Dr. David Alberto Rivas Camargo
Miembro del Comité

Juan García Abdeslem
Coordinador del Posgrado en
Ciencias de la Tierra

Dr. Jesús Favela Vara
Director de Estudios de Posgrado

Diciembre 2014

Resumen de la tesis de Carlos Alberto Aguirre Gutiérrez, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias de la Tierra con orientación en Geociencias Ambientales.

Variabilidad estacional e interanual en la producción primaria bruta y evapotranspiración en un ecosistema de clima mediterráneo en Baja California

Resumen elaborado por:

Carlos Alberto Aguirre Gutierrez

Debido a la extensión de los ecosistemas estresados por sequía y la importancia de sus servicios, es importante determinar la forma y fuerza de las relaciones entre la disponibilidad de agua, la productividad primaria y la pérdida de agua a la atmósfera. Este estudio evaluó los efectos de la variabilidad estacional e interanual de la precipitación sobre la productividad primaria bruta (GPP), evapotranspiración (ET) y eficiencia del uso de agua ($WUE = GPP/ET$) de un ecosistema semiárido en Baja California. El período estudiado comprendió seis años (2008 a 2013) con mediciones de CO_2 y H_2O en el aire y variables meteorológicas y del suelo, las cuales se integraron a flujos por los métodos de covarianza turbulenta.

El balance corrido de precipitación y ET mostró un déficit prolongado en cuatro de los seis años. La dependencia de GPP y ET anuales en la precipitación anual fue positiva y lineal, aunque la de ET fue marginal a significativa; WUE no mostró esta relación. La dependencia de GPP y ET en la precipitación estacional no fue significativa en la temporada de lluvias ni la de sequía mientras para WUE ambas relaciones fueron positivas. Exploración de múltiples factores afectando WUE estacional sugirió particular importancia para el déficit de presión de vapor y menores efectos para la radiación solar, precipitación y el contenido de agua en el suelo. La GPP por semana se mantuvo por encima de cero durante los seis años.

Palabras Clave: Hidrología de ecosistemas, metabolismo de ecosistemas, fenología de ecosistemas, eficiencia del uso de agua, productividad primaria, evapotranspiración, ecosistemas semi-áridos, covarianza turbulenta.

Abstract of the thesis of Carlos Alberto Aguirre Gutiérrez, presented as a partial requirement to obtain the degree of Master in Earth Sciences with orientation in Environmental Geosciences.

Seasonal and interannual variation in gross primary productivity and evapotranspiration in a mediterranean-climate ecosystem in Baja California

Abstract by:

Carlos Alberto Aguirre Gutierrez

Due to the extent of ecosystems stressed by drought and the importance of their services, it is important to determine the strength and form of the relationship between water availability, primary productivity and loss of water to the atmosphere.. This study evaluated the effects of seasonal and interannual variability of precipitation on gross primary productivity (GPP), evapotranspiration (ET) and water use efficiency ($WUE = GPP / ET$) in an semiarid ecosystem in Baja California. The study period was six years (2008-2013) with measurements of atmospheric CO_2 and H_2O , and soil and meteorological variables, which were integrated to fluxes by eddy covariance methods.

The cumulative balance of precipitation and ET for each year showed a prolonged deficit in four of the six years. The dependence of annual GPP and ET on annual precipitation was positive and linear although ET was marginally significant; WUE did not show this relation. The dependence of seasonal GPP and ET on precipitation was not significant in either wet or dry seasons. Exploration of multiple factors affecting seasonal WUE suggested particular importance for vapor pressure deficit and lesser roles for solar radiation, precipitation and soil water content. Weekly GPP remained above zero for the six years.

Keywords: Ecosystem hydrology, ecosystem metabolism, ecosystem phenology, water use efficiency, primary productivity, evapotranspiration, semi-arid ecosystems, eddy covariance.

Dedicatoria

He recibido de la vida el regalo más bello, mi familia, lo demás no tiene importancia.

Dedico esta tesis a mi familia, con especial cariño a mi mamá y mis hermanos.

*A mi prima Celeste Gonzales por sus consejos y por tú fuerza que me transmitiste,
gracias por todo.*

A mi tía Flor por apoyarme hasta el último momento, gracias.

*A todos y cada uno de mis familiares, porque sé que de alguna forma ustedes siempre me
apoyaran incondicionalmente.*

Agradecimientos

Le agradezco al Dr. Rodrigo Vargas por la experiencia y enseñanzas que me transmitió en el momento de realizar este proyecto, por la oportunidad de trabajar con él y poder realizar una estancia en la Universidad de Delaware.

Agradezco al Dr. Stephen Bullock por la paciencia en la ayuda y escritura de esta tesis, le agradezco por el apoyo y guiarme hasta el final de la tesis y por ayudarme a terminarla.

Al comité formado por Dr. David Rivas y Dra. Tereza Cavazos por sus observaciones en el manejo de los datos, por sus recomendaciones y por sus consejos que me ayudaron a terminar este trabajo.

En especial y con un gran aprecio al señor Eulogio López quien ha sobrellevado el mantenimiento de la torres de El Mogor, me acompañó al campo y me ayudó en aspectos técnicos, pero sobre todo por su apoyo y amistad cuando más se le necesito.

A Margarita Salazar y José Montoya quienes me ayudaron y soportaron por muchos días en su casa, les agradezco por su amistad.

Le agradezco a mi amiga Anabel del Toro que siempre encontró la manera de hacerme reír y hacerme sentirme mejor, por compartir tantos buenos momentos.

A Brenda Anda y Diego Alonso Padilla con ustedes aprendí demasiado, tuve demasiados buenos momentos y lo mejor de esta experiencia de la maestría fue tener amigos como ustedes.

Mario Salazar y Alejandro Cueva les agradezco por las buenas platicas intelectuales, las enseñanzas y la ayuda. A Samuel Villarreal por los scripts en Matlab y ayudarme a correrlos, le agradezco.

Mario Pérez gracias por tú sinceridad y apoyo moral, por tú ayuda desde tierras lejanas. Y por último, no por ser menos importante le agradezco Kevin Amador por su amistad y ayuda, Zulia Sánchez y Gilo Gonzales porque sin ellos me hubiera derrumbado en Delaware, Radha por su tiempo y compañía en momentos difíciles.

Al CICESE por el apoyo otorgado por medio de una beca de manutención y para asistir a congresos.

Agradezco al CONACyT por el financiamiento otorgada a través de una beca de posgrado.

Tabla de contenido

Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de Figuras.....	vii
Lista de Tablas.....	ix
Capítulo 1	1
1 Introducción	1
1.1 Producción primaria.....	3
1.2 Evapotranspiración.....	5
1.3 Eficiencia del uso del agua.....	5
Capítulo 2	7
2 Justificación	7
Capítulo 3	9
3 Objetivos.....	9
3.1 Objetivo general.....	9
3.2 Objetivos específicos.....	9
3.3 Hipótesis.....	9
Capítulo 4	10
4 Materiales y métodos.....	10
4.1 Sitio de estudio	10
4.2 Medición de flujos	12
4.3 Procesamiento inicial de datos	14
4.4 Interpolación de datos faltantes y filtrado de las series.....	16
4.5 Balance de Energía	18
4.6 Partición del intercambio neto del ecosistema.....	20
4.7 Cálculo de la eficiencia del uso del agua.....	22
4.7 Análisis estadístico	22
Capítulo 5	24
5 Resultados.....	24
5.1 Régimen climático	24
5.2 Fluctuación temporal y extremos de la GPP, ET y humedad del suelo	25
5.3 La eficiencia del uso del agua y la eficiencia inherente del agua.....	26
5.4 Respuesta de la eficiencia del uso del agua a la variación estacional.....	31
5.5 Producción primaria, evapotranspiración y el déficit de agua.....	32
5.6 Variación anual de GPP, ET y WUE respecto a la precipitación	33
5.7 Efectos de la precipitación estacional en GPP, ET y WUE	35
5.8 Análisis de Regresión Múltiple.....	37
Capítulo 6	39
6 Discusión	39
Literatura citada	49

Lista de Figuras

- 1 Principales flujos de carbono en ecosistemas terrestres. Intercambio neto del ecosistema (NEE), producción primaria bruta (GPP), respiración del ecosistema (R_{eco}), respiración de la planta (RAp), respiración del suelo (RS), respiración autotrófica del suelo (RAs) y respiración heterotrófica del suelo (Rh). Tomado de Vargas *et al.* (2013). 3
- 2 Sitio de estudio: la torre de flujos y su huella principal (arriba a la izquierda), el analizador de gas infrarrojo (IRGA) y anemómetro. 11
3. Distribuciones de frecuencia de la distancia y, en mapa, de la dirección de la parcela muestreada, resumidas a nivel de media hora, en condiciones estables y separadas entre el día y la noche (0700, 1900 hr), calculadas con el modelo de Hsieh *et al.* (2000). 14
4. Balance de energía de la estación El Mogor, que se representa como la suma de Le y H como función de $NR-G$, Cada punto representa una media hora y la recta representa la pendiente. 20
5. Promedio mensual de las variables climatológicas en El Mogor (2008-2013). a) Ciclo anual de la temperatura y la precipitación. b) Ciclo anual del déficit de presión de vapor (VPD) y la radiación solar. 24
6. Series de tiempo de valores diarios de a) la producción primaria bruta (GPP), b) evapotranspiración (ET) y c) precipitación (PPT) y contenido volumétrico de la humedad en el suelo (SWC). Las líneas verticales representan la transición de un año a otro. 28
7. Serie de tiempo de promedios diarios de la eficiencia de uso del agua (wue). Las líneas verticales representan la transición de un año a otro. 29
8. Serie de tiempo de promedios diarios de la eficiencia inherente de uso del agua ($IWUE = WUE / VPD$). Las líneas verticales representan la transición de un año a otro. 29
9. La razón de la producción primaria bruta y la evapotranspiración del ecosistema, para las temporadas de secas y lluvias. Cada punto corresponde a un valor del promedio diario. 30
10. Suma acumulada de a) producción primaria gruesa (GPP), b) evapotranspiración (ET) y c) la precipitación menos la evapotranspiración. 34

Lista de Figuras (Continuación)

11. Relaciones entre los valores anuales de precipitación y a) la producción primaria bruta (GPP), b) la evapotranspiración (ET) y c) la eficiencia de uso del agua (WUE)..... 35

12. Relaciones entre precipitación estacional y la producción primaria bruta (GPP), la evapotranspiración (ET) y la eficiencia de uso del agua (WUE)..... 36

Lista de Tablas

1. Regresión lineal del balance de energía para los seis años de mediciones.....19
2. Promedio anual y su desviación estándar (por día) de las principales variables meteorológicas del sitio (datos por medias horas) y precipitación total.....25
3. Regresión lineal entre la producción primaria bruta y evapotranspiración, por estación. La incertidumbre en la pendiente es el intervalo de confianza de 95%.....31
4. Suma acumulada de la producción primaria bruta, evapotranspiración y déficit, para el período de 5 años hidrológicos.....33
5. Resultados de la regresión múltiple para cada año y cada temporada del año, observándose que para cada año se tienen diferentes variables que tienen un efecto en la WUE.....38

Capítulo 1

1 Introducción

La variabilidad climática puede alterar la dinámica del metabolismo de las plantas al variar la disponibilidad y demanda de agua, particularmente en ecosistemas que padecen estrés debido a temperaturas altas, alto poder evaporativo de la atmósfera y escasez de agua en el suelo (Huenneke y Anderson, 2002; Bell *et al.*, 2012). Existen dos variables del metabolismo de la vegetación que son de importancia trascendente, la captura de carbono por fotosíntesis (productividad primaria gruesa, GPP) y la pérdida de agua a la atmósfera por transpiración y evaporación (evapotranspiración, ET). Dada la imposibilidad de las plantas para obtener CO₂ para la fotosíntesis sin perder agua, así como también los papeles centrales de las plantas y el agua para la vida terrestre, la relación entre la captura de carbono y pérdidas por transpiración y evaporación es tema fundamental. Esa relación está forzada por factores climáticos y sus variaciones forzadas, y también por adaptaciones y aclimatización de las plantas. Los patrones y forzamientos de GPP y ET son menos conocidos en ecosistemas semi-áridos y áridos, en ecosistemas de mediana a alta latitud; y la tecnología para medir estos flujos al aire libre en parcelas de varias hectáreas ha sido poco aplicada a estos ambientes, no obstante su susceptibilidad a efectos de los cambios climáticos en proceso.

Las respuestas de flujos de CO₂ y H₂O a los cambios del medio físico han sido investigadas en múltiples escalas, pero todavía el modelar una parcela con datos de percepción remota no es confiable (Law, Falge, Gu, & Baldocchi, 2002; Turner *et al.*, 2005), por lo cual se depende de mediciones en campo. Una de las técnicas capaces de estimar el intercambio de masa y energía en sistemas abiertos es la técnica de covarianza turbulenta (CT) (*eddy covariance*; Swinbank, 1951). Las estimaciones realizadas por esta técnica requieren de tiempo del orden de minutos pero pueden integrarse periodos ilimitados (horas, días o incluso años), para un área de muestreo relativamente grande, con una huella de muestreo siendo de una longitud de entre 100-2000 m en contra de la dirección viento (Schmid, 1994).

1.1 Producción primaria

En la producción primaria de un ecosistema se reconocen dos variables esenciales, la producción primaria bruta (GPP) y la producción primaria neta (NPP). La GPP está definida como la tasa a la cual la vegetación captura el dióxido de carbono en un tiempo dado a través de la fotosíntesis, lo que resulta en productos primarios translocables y almacenables. La NPP está definida como la diferencia entre GPP y la respiración autotrófica (R_a), y en general es medida como producción neta o la acumulación de biomasa seca por la vegetación durante una temporada o un año (Roxburgh *et al.*, 2005);

$$NPP = GPP - R_a. \quad (1)$$

Existen diferentes instrumentos para medir la fotosíntesis de las plantas a nivel de hoja y cloroplastos de manera muy precisa (Taiz y Zeiger, 2002). Sin embargo, la GPP a escala dosel y ecosistema aún no pueden ser medida directamente por instrumentos, por lo que aún se sigue investigando como escalar las mediciones a nivel hoja a espacios y volúmenes más grandes por órdenes de magnitud. Se han reconocido grandes errores sistemáticos en tales extrapolaciones (Larcher, 1975) pero se ha perseguido el desarrollo de modelos biofísicos. Actualmente se usan dos tipos modelos: (1) modelos biogeoquímicos basados en métodos que incorporan procesos fisiológicos y que usan datos de clima como entrada (Matsushita *et al.*, 2004; Running, 1993) y (2) el modelo de eficiencia de producción (PEM) que utiliza el principio de la eficiencia en el uso de la radiación (RUE) o la eficiencia del uso de luz (LUE) con las entradas de imágenes satelitales y datos climáticos (D Sims *et al.*, 2008; Daniel a. Sims *et al.*, 2006; X Xiao, Zhang, & Hollinger, 2005; Xiangming Xiao *et al.*, 2005). Otra vertiente de métodos se dirige a medir el intercambio neto del ecosistema (NEE) de CO_2 , para luego estimar la GPP a nivel ecosistema. Para esto se han desarrollado mediciones en campo de intercambio de gases (CO_2 y H_2O), o en cámaras cerradas de diverso tamaño (Golley, Odum, & Wilson, 1962; Otieno *et al.*, 2009) o bien al aire libre por medio de las técnicas de covarianza turbulenta (Goulden *et al.*, 2011; Moureaux *et al.*, 2008; Verbeeck *et al.*, 2008). La cantidad total de carbono que ingresa al ecosistema a través de la fotosíntesis es la GPP, una porción de este carbono capturado por el ecosistema regresa a la atmósfera a través de la R_{eco} . El balance entre

el CO₂ capturado vía GPP y el perdido por medio de la R_{eco} es a lo que se llama NEE, la cual determina si el ecosistema es un sumidero o una fuente de carbono (Fig. 1; Vargas *et al.* 2013).

La técnica de la covarianza turbulenta mide el NEE, es decir, el balance entre el carbón liberado y el tomado durante la respiración del ecosistema (R_{eco}) y mide la GPP. NEE puede ser separado en sus componentes y esta separación sirve para entender a nivel de proceso el ciclo del carbono terrestre.

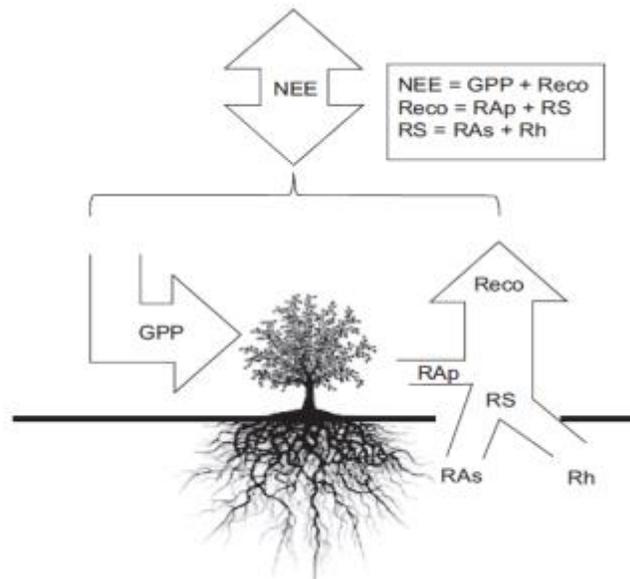


Fig. 1. Principales flujos de carbono en ecosistemas terrestres. Intercambio neto del ecosistema (NEE), producción primaria bruta (GPP), respiración del ecosistema (R_{eco}), respiración de la planta (RAp), respiración del suelo (RS), respiración autotrófica del suelo (RAs) y respiración heterotrófica del suelo (Rh). Tomado de Vargas *et al.* (2013).

1.2 Evapotranspiración

La evapotranspiración (ET) se define como el agua que es transferida de la superficie terrestre a la atmósfera, que es un término que integra los flujos de la transpiración de las plantas (T), la evaporación en el suelo (E_s) y parte de la evaporación de agua que queda sobre superficies de plantas (y animales) (I_p). Los flujos de E_s son regulados por condiciones físicas, mientras T está fuertemente influenciada por la fisiología de las plantas en combinación con condiciones de la atmósfera y del suelo. La variable T está afectada también por las características morfológicas y

anatómicas de la planta, sensibilidad en las estomas, enfermedades, condición del sistema vascular y las concentraciones de CO₂ y los nutrientes (Raz-Yaseef *et al.*, 2012). La conducción de agua por las plantas es necesaria para su crecimiento y el movimiento eficiente de nutrientes y para soportar la pérdida inevitable a la atmósfera, al exponer su tejido al abrir los estomas para permitir la entrada del CO₂ requerido para la fotosíntesis (Nobel, 2009).

En los ecosistemas áridos y semiáridos la ET es de suma importancia ya que puede ser igual o mayor a la precipitación en la escala anual. La variabilidad de la ET ha sido estudiada a escalas más cortas, y es fundamental entender esta variabilidad por sus efectos en el ciclo del agua, energía y carbono en estos ecosistemas. La ET es variable tanto en espacio como en tiempo. Es variable en el espacio debido a las diferencias en la distribución de la precipitación, a las características de los suelos y a los diferentes tipos de plantas y su estratificación en la vegetación, mientras que la variabilidad en tiempo se refiere a los cambios que ocurren en las condiciones climáticas y los que la vegetación presenta a lo largo del tiempo, por lo cual es complejo de cuantificar (Kurc y Small, 2004).

Existen diferentes métodos directos e indirectos para estimar la ET (Zhao *et al.*, 2013). Uno de estos métodos es el método de covarianza turbulenta el cual es utilizado para realizar estimaciones casi instantáneas del flujo de energía de la superficie a la atmósfera (Massman, 2000). No obstante, es típico que la diferencia entre los componentes de la ET no se midan por separado dados los problemas técnicos. Se ha propuesto que la ET anual global se ha reducido, correspondiente (si no debido) a los cambios en la humedad del suelo (Jung *et al.*, 2010). Las variaciones en la ET representan la variabilidad natural del clima o refleja que el ciclo del agua está sufriendo un cambio permanente.

Si se supone que la velocidad media del viento perpendicular a la superficie del suelo es cero, entonces el flujo de calor sensible se puede expresar como:

$$Le = \rho * w' * q' \quad (2)$$

donde w' y q' son las desviaciones (con respecto a un estado medio) instantáneas de la componente vertical del viento y de la humedad específica, respectivamente, y ρ es la densidad del aire (Burba, 2005). La técnica de covarianza turbulenta es una técnica con la que se puede obtener información precisa de ET en períodos cortos de tiempo. Estas observaciones generalmente se utilizan para comparar los valores de ET con otros métodos y validar estimaciones de modelos más simples en cuanto a mediciones básicas. En México se ha establecido el consorcio de científicos trabajando con la técnica de CT llamado MexFlux (Vargas et al., 2012, 2013).

1.3 Eficiencia del uso del agua

Es de gran importancia entender los factores que determinan la productividad y también del flujo de agua hacia la atmósfera. Estas funciones del ecosistema están ligadas por la necesidad de las plantas de poseer poros para absorber CO_2 y la imposibilidad de prevenir toda pérdida de agua por la misma porosidad. Que su gasto del agua o su devolución a la atmósfera tenga la mayor utilidad posible vuelve a ser una preocupación mayor en este contexto, tan extenso como la misma vegetación terrestre, así como también en contextos urbanos. El agua es un recurso natural imprescindible que cada vez resulta más escaso mientras que cada vez se requiere un mayor consumo para la población humana, su agricultura y otras actividades. En los ecosistemas mediterráneos la dificultad de abastecimiento de agua es una limitante para la agricultura en la que se usa el 70% del agua potable típicamente, o mucho más en algunas partes del mundo.

A nivel ecosistema, como se usa en el presente trabajo, se puede definir a la eficiencia de uso del agua (WUE) como el cociente entre CO_2 ganado (GPP, representando pero no midiendo la producción de biomasa) entre la pérdida de agua (ET) a plazo de horas a semanas. De acuerdo a estudios de ecosistemas ligeramente modificados WUE no tiene una definición precisa. La escala de tiempo es el factor que más afecta al parámetro, aunque la escala espacial también marca patrones mayores (Saurer et al., 2014). A una escala fina, la eficiencia de uso del agua puede ser definida como la proporción entre el CO_2 asimilado durante la fotosíntesis y la cantidad de agua

perdida vía transpiración a través de las estomas en el mismo lapso de tiempo corto. La fotosíntesis y la transpiración están reguladas en parte por la conductancia estomática al CO_2 y al agua y por sus respectivos gradientes de concentración entre el interior y el exterior de la hoja. Suponiendo que la razón de las concentraciones interna y externa en el vapor de agua es independiente de la razón de la concentración de CO_2 , le llamaremos eficiencia intrínseca de uso del agua (IWUE) a la razón de los flujos ponderado por el poder de evaporación del aire externo (VPD) (Bacon, 2004; Beer *et al.*, 2009). En el presente trabajo se refiere casi exclusivamente a WUE.

Las investigaciones sobre la eficiencia del uso del agua en ecosistemas mediterráneos se han enfocado principalmente en la relación agua-planta a nivel de hoja por las tecnologías establecidas en los 1960s, enfatizando cómo diferentes especies usan el agua (Miller, 1981). Ahora la tecnología y los métodos de CT permiten estimar los flujos integrados sobre hectáreas y sobre intervalos de tiempo de entre horas y años. Por supuesto las dos vertientes de métodos serían complementarios en cuanto a entender los mecanismos tras las variaciones en WUE, pero la relevancia a escalas de paisaje y región dictó el uso de CT para el presente estudio.

Capítulo 2

2 Justificación

Los ecosistemas áridos y semiáridos comprenden el 45% de la superficie terrestre mundial (Asner, Archer, Hughes, Ansley, & Wessman, 2003; Lal, 2004) y sólo el 40% de la República Mexicana. Por consiguiente, su vegetación constituye el más vasto de los tipos de vegetación en México (INEGI, 2005). Las perturbaciones antropogénicas influyen en la expansión de estos ecosistemas por medio del cambio climático, desmonte, sobrepastoreo, erosión acelerada, sobrepastoreo y sobreexplotación del agua (Eswaran *et al.*, 2000, Schlesinger *et al.*, 1990; Schwartz y Notini, 1994; Geist y Lambin, 2004). En México, las zonas muy áridas, áridas, semiáridas y subhúmedas secas ocupan cerca de 128 millones de hectáreas. De esta superficie, alrededor del 44% presenta algún tipo de degradación en sus suelos (SEMARNAT, 2005). La degradación química abarca el 16%, le sigue la erosión eólica con el 13% y la erosión hídrica con un 10%. La degradación física corresponde sólo al 5% de la superficie de estas zonas. La mayor parte de los suelos de estas zonas muestran degradación ligera y moderada (SEMARNAT, 2005).

Los ecosistemas áridos y semiáridos son susceptibles al cambio climático especialmente a la variación en la precipitación (Heisler-White, Knapp, & Kelly, 2008; Thomey *et al.*, 2011). Los pulsos de precipitación son los que activan el metabolismo de las plantas y microorganismos y se ve reflejado en los flujos de los ecosistemas (Sala *et al.*, 1988; Knapp y Smith, 2001; Huxman *et al.*, 2004; Yang *et al.*, 2008). Para los ecosistemas áridos, los modelos climáticos proyectan una disminución en la precipitación y un aumento en la importancia de eventos más extremos en escenarios de cambio climático (Christensen *et al.*, 2007; Diffenbaugh *et al.*, 2008; Cavazos y Arriaga-Ramírez, 2012). A pesar de esto y de la importancia de estos ecosistemas, lamentablemente han sido poco estudiados desde el punto de vista de las mediciones de flujos de CO₂ y del agua (Turner *et al.*, 2006).

Para comprender los ciclos del agua y de energía en ambientes semiáridos, es necesario medir las fluctuaciones temporales de la ET y GPP. Estas las cuales son

fundamentales para entender la interacción entre los ecosistemas terrestres con el clima, para estimar el balance de energía en la superficie terrestre, así como en el manejo de los recursos hídricos y en la elaboración de planes de riego más eficientes (Kurc y Small, 2004). Además, los cambios climáticos pueden alterar el nivel y fenología de la captura del carbono y gasto de agua en los ecosistemas que ya se encuentran bajo el estrés hídrico y de temperatura. En consecuencia, entender las variaciones de WUE en relación con la precipitación y temperatura tiene importancia para prever cambios en el NEE y la hidrología de los ecosistemas semiáridos.

Capítulo 3

3 Objetivos

3.1 Objetivo general

Evaluar cómo distintos factores físicos (principalmente precipitación) regulan los procesos de productividad primaria bruta (GPP) y evapotranspiración (ET) y el parámetro de eficiencia de uso del agua (WUE) que relaciona estos procesos, en diferentes escalas temporales (estacional, anual, inter-anual) en un matorral mediterráneo en el noreste de México.

3.2 Objetivos específicos

- 1) Compilar y calcular, o en su caso interpolar, la historia de variables ambientales y de flujos de carbono y agua para el sitio de estudio, a través de seis años de mediciones con una resolución de media hora.
- 2) Evaluar la eficiencia del uso del agua (GPP/ET) a escala estacional, anual e interanual para conocer la relación entre flujos de carbono y agua del ecosistema.
- 3) Comparar la respuesta del ecosistema en cuanto a GPP y GPP/ET a la variabilidad de la precipitación, temperatura y déficit de presión de vapor, con particular atención a las anomalías a corto plazo y rezagos interanuales.

3.3 Hipótesis

En este ecosistema mediterráneo semiárido las magnitudes de GPP y ET anuales se verán influenciadas positivamente por la precipitación anual, pero WUE será negativamente afectada. Así mismo, en la escala estacional, para la estación de secas se espera tener menor GPP y ET mientras WUE aumente. Sin embargo, en la temporada de lluvias se espera que a mayor precipitación se presente mayor GPP y ET y menor WUE.

Capítulo 4

4 Materiales y métodos

4.1 Sitio de estudio

El sitio de estudio se encuentra dentro del rancho agropecuario El Mogor, localizado en el Valle de Guadalupe, Ensenada, Baja California, México (Fig. 2). Éste encuentra en una ladera de baja pendiente (7.3°) al pie de lomas pronunciadas al lado este y de sotavento del valle.

El material parental del suelo es principalmente granito. El suelo es de origen residual, somero (~ 27 cm de profundidad), clasificado como haploxerosol típico, con una textura areno-limosa, siendo 75% arena, 14% limo y 11% arcilla (Francisco-Vizcaíno y Sosa-Ramírez, 1997) con una densidad de ~ 0.93 g cm⁻³ (Leon et al., 2014). El pH del suelo es de entre 6.6 y 7.0. Esta densidad es menor pero el pH similar a unos sitios de estudio de matorral mediterráneo en el sur de California, EUA, como son Sky Oaks (densidad de 1.34 g cm⁻³ y pH entre 6 y 7) y Santa Margarita (1.22 g cm⁻³ y pH entre 6 y 7) (Vourlitis *et al.*, 2009). El suelo contiene 5% de carbono, 0.9% de nitrógeno y una biomasa de raíces finas de aproximadamente 0.5 kg m² (Leon *et al.*, 2014).

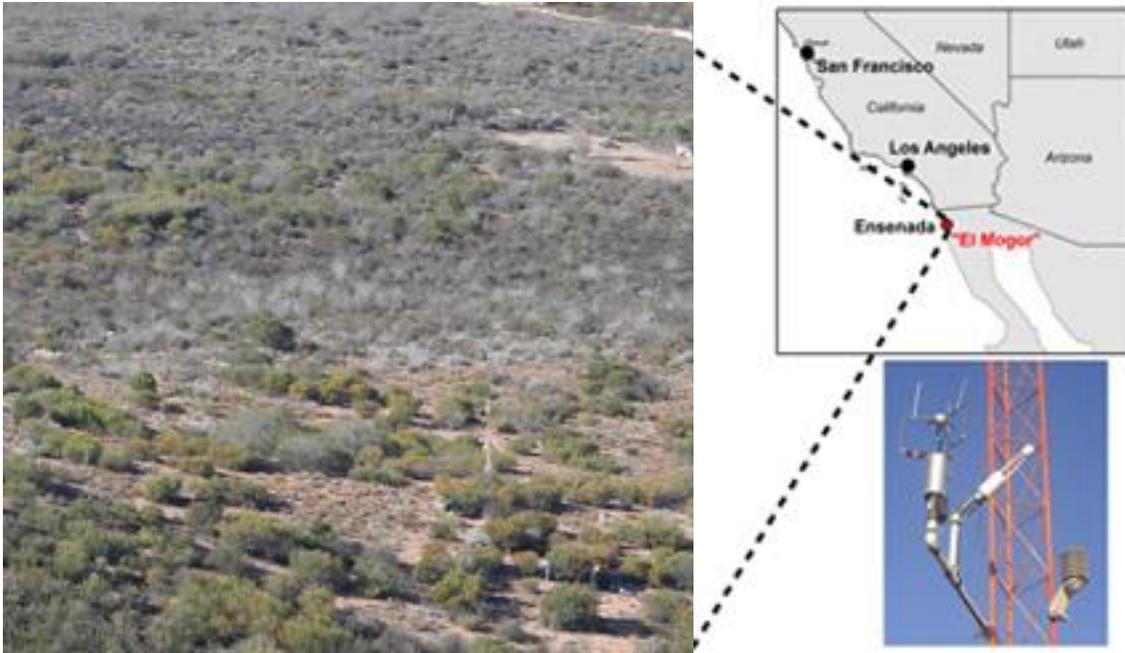


Fig.2 Sitio de estudio: la torre de flujos y su huella principal (arriba a la izquierda), el analizador de gas infrarrojo (IRGA) y anemómetro.

El clima de la zona de estudio es de tipo Mediterráneo semiárido (Köppen, 1936) con el invierno fresco y relativamente húmedo y el verano cálido y típicamente sin lluvia (García y Mosiño, 1968). El año hidrológico se puede dividir simplemente entre invierno (noviembre a abril) y verano (mayo a octubre) (e.g, Cavazos y Rivas, 2004) periodos usados en este trabajo y nombrados temporadas de lluvias y secas. Una estación meteorológica cercana (~755 m) a El Mogor presentó una precipitación media anual de 281 mm año⁻¹ (aproximadamente 89% entre noviembre y abril), una temperatura media anual de 16.6°C, una temperatura mínima promedio de invierno de 5.1°C y máxima promedio de verano de 28.6°C (climatología del período de: 1954-2008, Olivares Mexicanos; <http://peac-bc.cicese.mx/datosclim/dcbc.php>).

La vegetación del sitio es dominada matorral esclerófilo, típico de un clima mediterráneo (Franco-Vizcaíno y Sosa-Ramirez, 1997). El sitio fue severamente incendiado en 1988, suceso típico en este ecosistema (Hanes, 1971, Minnich, 1983) y del cual se sigue recuperando con la composición nativa. Ha habido pastoreo muy ocasional en estas décadas, sin invasión notable de plantas exóticas. La altura promedio del matorral fue de 1 m y el índice de área foliar durante los años de 2011-

2012 tuvo un promedio de 1.54 y máximo de 2.15 en noviembre (Leon *et al.*, 2014; medido con un LI-2200; LI-COR Inc., Lincoln, NE, EUA). Se estimó una cobertura del suelo de 57%, del cual 14% fue de plantas caducifolias. Las especies dominantes fueron *Ornithostaphylos oppositifolia*, *Cneodirium dumosum*, *Salvia apiana* y *Hazardia squarrosus*.

4.2 Medición de Flujos

Los flujos verticales de CO₂, H₂O y energía fueron monitoreados usando el método de covarianza turbulenta. La estación de observación se instaló en 2007 como parte del proyecto “Flujos Termar” de Stephen Smith y colaboradores del CICESE (Amiro, 2009) y se reconoce como parte de la red de sitios mexicanos de estudio de flujos de carbono (Vargas *et al.*, 2013b). Se localiza en 32° 03' 0.03"N y 116° 60' 42.6"W, a 406 m.s.n.m. y a 16 km del Océano Pacífico (Fig. 2). El sistema de flujos está montado ~3.5 m por encima el suelo y consiste en un analizador de gas infrarrojo de trayectoria abierta (“IRGA”; LI-7500, LI-COR) y un anemómetro tridimensional sónico (81000V, R.M. Young Co., Traverse City, MI, EEUU). Los datos crudos del sistema de EC fueron guardados a 10 Hz para el año 2008 hasta abril del 2009 y a 20 Hz para el resto del año de 2009 hasta 2013. Adicionalmente se instalaron sensores que miden la temperatura y humedad del aire (HMP-45A, Vaisala, Helsinki, Finlandia), radiación neta (Rn; NR Lite2, Kipp and Zonen, Delft, Países Bajos), precipitación (tipo “tipping bucket”; TR-52USW, Texas Electronics, Dallas, TX, EUA), presión barométrica (PTB101B, Vaisala), flujo de calor del suelo a una profundidad de 8cm (HFP01, Hukseflux, Delft, Países Bajos), contenido volumétrico del agua mediante reflectómetros en el dominio del tiempo a profundidad de 5, 10, 20 y 40 cm (10HS, Decagon Devices, Pullman, WA, EEUU), temperatura del suelo a profundidades de 2, 6, 6 cm (thermistor NTC). La señal de CO₂ del IRGA se calibró cada mes contra un gas de referencia estándar y el vapor de agua se calibró con un generador de punto de rocío (LI-610, LI-COR) como parte del control de calidad del sistema.

Dada la variabilidad del movimiento del aire, el área de que la torre de EC muestrea no se mantiene constante. Por lo tanto es importante hacer una aproximación

de la densidad de muestreo circundante para reconocer el área y ecosistema representados. La nube de puntos representados lleva nombre de la huella del flujo (*flux footprint*) y depende de tres factores principales que afectan el tamaño y la forma de la huella del flujo y son: La altura de muestreo, la rugosidad de la superficie y la estabilidad térmica de la atmósfera. Por esta misma complejidad, la huella es estimada por algún modelo y no es determinista. En el presente caso se usó el modelo de Hsieh *et al.* (2000). Se compilaron los datos por el “día” y la “noche” (separados a 0700 y 1900 hrs) dada la percepción *a priori* que estos periodos se caracterizan por valores muy distintos de los parámetros; mientras tanto, en la presente aproximación no se distinguieron estaciones del año. Los resultados (Fig. 3) sugieren que 80% de las muestras de día (periodo de GPP y ET apreciables) pertenecieron a puntos dentro de 0 a 400 metros de la torre y que un 25% representan direcciones entre de 45° y 90° y un 30% representan direcciones de entre 180° y 225° . La huella para horas nocturnas está más distribuida entre las distancias de 200 a 800 metros con 65% de las muestras y un 41% representaron direcciones entre 45° a 90° .

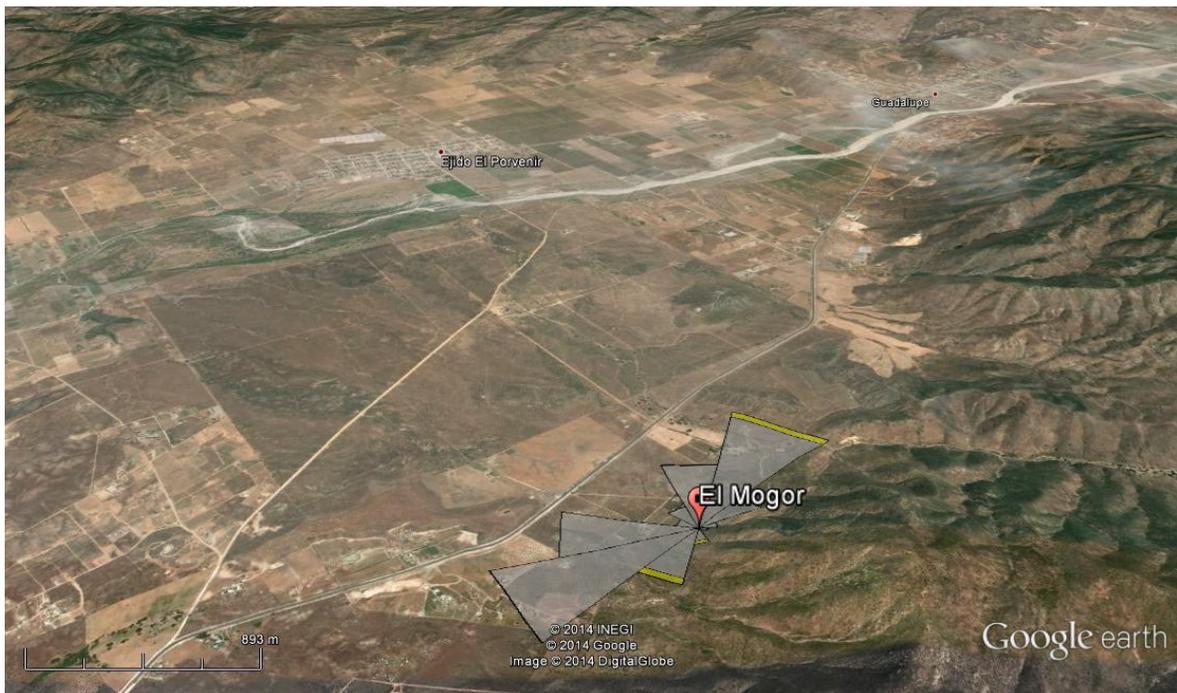
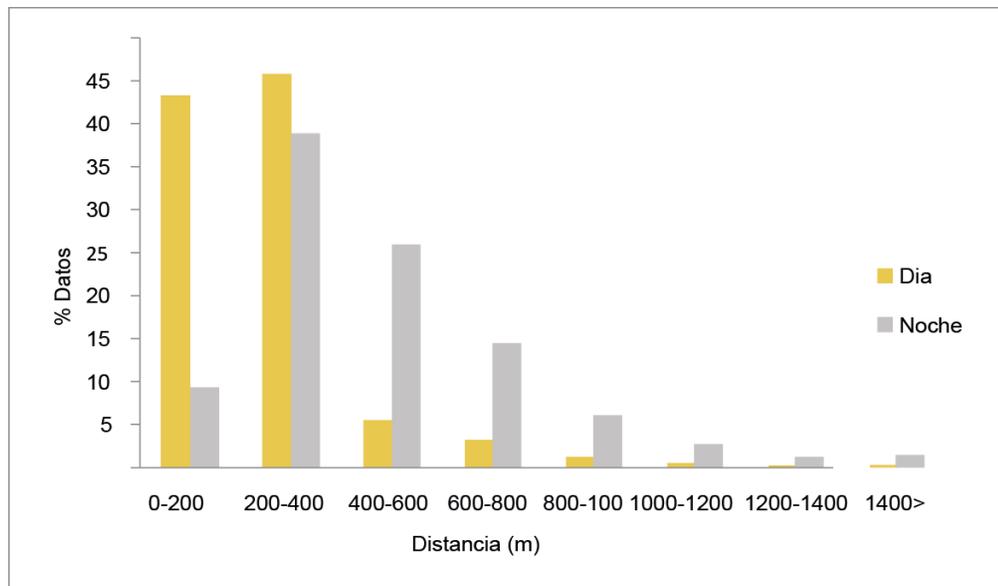


Fig. 3. Distribuciones de frecuencia de la distancia y, en mapa, de la dirección de la parcela muestreada, resumidas a nivel de media hora, en condiciones estables y separadas entre el día y la noche (0700, 1900 hr), calculadas con el modelo de Hsieh *et al.* (2000).

4.3 Procesamiento inicial de datos

Para realizar el procesamiento de los datos se separaron los archivos crudos de los sensores IRGA y anemómetro por medio de un programa de Matlab que divide el

archivo de entrada en archivos de 20Hz y se generan nuevos archivos de una hora. Los datos micrometeorológicos se procesaron a medias horas usando el programa EddyPro 4.7 (LI-COR), que aplica la técnica de covarianza turbulenta (EF) la cual permite determinar los flujos verticales de CO₂, H₂O a medias horas. El programa incluye remoción de picos, rotación de coordenadas y correcciones por fluctuaciones en la densidad del aire (Burba, 2013; Webb, Pearman, & Leuning, 1980). El programa calcula los flujos como la covarianza entre la velocidad vertical del viento (w) por un lado y de la concentración de dióxido de carbono, de vapor de agua o de la temperatura por otro lado. Ésta se expresa como

$$F \approx \overline{\rho_a} \overline{w's'} \quad (3)$$

donde F es el flujo de CO₂, $\overline{\rho_a}$ (kg m⁻³) es la media de la densidad del aire seco, w' (ms⁻¹) la variación instantánea de la velocidad vertical del viento y s' es la variación instantánea de la fracción mol del gas de estudio; el termino $\overline{w's'}$ indica la covarianza entre dichos términos. El sistema de EF también permite evaluar directamente los flujos de calor latente (L_e) y calor sensible (H) a partir de las fluctuaciones o cambios en la velocidad de la componente vertical del viento y de la densidad de vapor de agua y de la temperatura (Burba, 2013). Se calculan con las covarianzas:

$$L_e = \lambda E = \lambda * \overline{w'\rho'} \quad (4)$$

$$H = C_p * \rho_a * \overline{w'T'} \quad (5)$$

donde, λE (W m⁻²) es el flujo de la calor latente; λ (J Kg⁻¹) el calor latente de evaporación; w' (m s⁻¹) la variación instantánea de la velocidad vertical del viento; ρ' (Kg m⁻³) la variación de la densidad del vapor de agua; H (W m⁻²) el flujo de calor sensible; C_p (1013 Kj Kg⁻¹ °C⁻¹) el calor específico del aire; ρ_a (Kg m⁻³) la densidad del aire y T' (°C) la variación de la temperatura del aire. Las barras sobre las letras indican medias temporales y las primas indican desviaciones de los valores con respecto a las medias temporales.

Posteriormente, como parte del control de calidad de los datos se eliminaron datos para la variable de calor latente considerados como fuera de rango ($\lambda E < -30$ W

m^{-1}), así como los días en que NEE presentaba valores faltantes fueron considerados como faltantes para Le : el flujo de H_2O fue corregido de la misma forma.

4.4 Interpolación de datos faltantes y filtrado de las series

La técnica de EC permite hacer mediciones continuas de masa y energía entre el ecosistema y la atmósfera. Sin embargo, es inevitable tener pérdida de datos por fallas en los equipos y debido a condiciones meteorológicas no ideales durante la noche. Se utilizó un método estandarizado para el filtrado (de flujos con baja turbulencia donde se excluyen datos con valores por debajo del límite de la velocidad de fricción del viento), para la interpolación de datos faltantes y para la partición de flujos de CO_2 utilizando la herramienta en línea “Eddy covariance gap-filling y flux-partitioning tool” disponibles en <http://www.bgc-jena.mpg.de/~MDIwork/eddyproc/> (Reichstein *et al.*, 2005). La herramienta en línea realiza el llenado de huecos en las series considerando tanto la covarianza de los flujos con variables meteorológicas y la auto-correlación temporal de los flujos. La herramienta identifica tres condiciones diferentes:

1. Sólo falta el dato de interés, pero ninguna de las variables meteorológicas presenta huecos.
2. Faltan las variables meteorológicas temperatura del aire y déficit de presión de vapor (VPD), pero la radiación no presenta huecos.
3. Cuando faltan todas las variables.

En el caso 1, se rellena cada dato faltante con por el valor promedio bajo condiciones meteorológicas similares con una ventana de tiempo de 7 días. El programa considera condiciones meteorológicas similares cuando R_g , T_{air} y VPD no se desvían más de 50 Wm^{-2} , $2.5 \text{ }^\circ\text{C}$ y 5 hpa mayor o igual respectivamente. Si en esta ventana no se encuentran las condiciones meteorológicas similares se abre la ventana de tiempo a 14 días; de no haber similares en ese tiempo, no se rellena. En el caso 2, es el mismo procedimiento pero sólo se utiliza la R_g . En el caso 3, cuando no se cuenta con ningún dato para aproximar condiciones iguales, el programa reemplaza el dato faltante con el valor promedio del mismo día a la misma hora del día. En este caso la

ventana de tiempo comienza con 0.5 días. Si después de haber realizado este paso y el hueco no ha sido llenado, se repite el proceso pero se abre la ventana hasta que se llena el hueco.

Se realiza un filtrado durante la estratificación estable y la mezcla de baja turbulencia ya que el método de covarianza turbulenta enfrenta varios problemas que introducen sesgos e incertidumbres. Estos problemas ocurren principalmente durante la noche y llevan a una subestimación del flujo nocturno, es decir, la respiración del ecosistema. Estos problemas pueden ser detectados a través de un control de calidad micrometeorológicas, un método ampliamente aceptado el cual supone que un umbral de velocidad de fricción (u^*), la cual se define como:

$$u_* = \left(\frac{\overline{u'w'^2} + \overline{v'w'^2}}{\overline{u'w'^2} + \overline{v'w'^2}} \right)^{1/4} \quad (6)$$

Esta puede ser usado para el sitio y temporada específicamente, estableciendo que por encima de ese umbral los flujos en la noche se consideran válidos. Este umbral se establece generalmente relacionando el flujo nocturno a la u^* , mientras se use la temperatura como covariable, usando los datos de media hora. Para el filtrado de la u^* se divide la temperatura en seis clases del mismo tamaño y para cada clase de temperatura la u^* es dividida en 20 clases. El umbral de cada clase de u^* es definido cuando los flujos nocturnos alcanzan más del 95% del flujo promedio en la clase más alta u^* . El umbral es aceptado sólo si para la clase de la temperatura y la clase de u^* no están débilmente correlacionadas ($|r| < 0.3$). El umbral final es definido como la media de los umbrales de seis clases de temperatura.

Posteriormente se cambiaron los valores irreales fisiológicamente, como los son valores negativos de producción primaria bruta (GPP) cuando el intercambio neto del ecosistema (NEE) de la noche es superado por la respiración del ecosistema (Reco). En esos casos se eliminaron los valores de GPP. Se reemplazaron otros valores irreales diurnos mayores a 3 desviaciones estándar por el valor promedio de los años tomado de las sumas anuales.

El porcentaje promedio anual de datos perdidos de las variables que se utilizaron para el llenado de huecos fue de 30% a 40%, con un período máximo de 2.5 meses de datos faltantes en 2009. Las variables de humedad relativa y temperatura se reemplazaron por completo con los datos de una estación cercana El Porvenir. Se espera que las condiciones meteorológicas no cambien significativamente entre ambos sitios (separados por 7 km de distancia y 124 m de altura).

4.5 Balance de Energía

Como indicio del balance meteorológico local representado por el sistema de la torre, se realizó un cálculo del “cierre del balance de energía” (Twine et al., 2000) analizando la relación de la suma de calor latente (L_e) y el calor sensible (H) con la energía disponible como radiación neta (R_n) menos el flujo de calor del suelo (G) y el almacenamiento de calor en el dosel (S). El método más usado para evaluar el balance de energía fue empleado en este estudio (Wilson et al., 2002). Éste obtiene la pendiente e intercepto en una regresión lineal de la suma de los flujos dependientes ($H+L_e$) contra la variable independiente que es la energía disponible en el sistema (R_n-G-S). Para lugares en el que se tiene muy poca biomasa, S puede despreciarse. Un balance de energía ideal sería al tener una pendiente de 1 y una ordenada de cero (Wilson et al., 2002). Los valores típicos de FLUXNET tienen una pendiente de ~ 0.8 . Es de notar que valores mayores de 1 no pueden traducirse en errores específicos en los cálculos de GPP o ET, sino que pueden indicar heterogeneidad apreciable en el paisaje que afectaría la turbulencia, o posibles problemas instrumentales. En este estudio se analizó el balance por año calendario, iniciando el mes de enero y terminando en diciembre, con intervalos de datos de media hora, tanto diurno como nocturno.

El balance del cierre de energía de la torre de flujos de El Mogor se obtuvo usando la relación lineal entre los flujos de energía. Se encontró que en cinco de los seis años la pendiente en el balance fue entre 0.48 y 0.58 con interceptos cercanos a 16 y coeficientes de determinación entre 0.89 y 0.9. Para un año no excepcional, 2009, la pendiente fue 0.83 con un intercepto de -28.95 y un coeficiente de determinación alto ($r^2 = 0.88$) (Tabla 1, Fig. 4) Los resultados obtenidos son bajos al compararlos con otros

sitios de FLUXNET que en promedio tienen un valor de 0.8 (Wilson *et al.*, 2002). La congruencia del resultado sugiere un sesgo sistemático aún desconocido, con una desafortunada excepción.

Tabla 1. Regresión lineal del balance de energía para los seis años de mediciones. Para la primera columna se tienen los años de mediciones; en la segunda columna se tiene la pendiente $m = (\sum Le+H) / (\sum NR-G)$; en la tercera columna tenemos B que es la ordenada; cuarta columna coeficiente de correlación y quinta columna el estadístico p valor.

<i>Año</i>	<i>m</i> Wm ⁻²	<i>B</i> Wm ⁻²	<i>r</i> ²	<i>p</i> _{valor}
2008	0.58 ± 0.02	15.47	0.80	<0.005
2009	0.83 ± 0.02	-28.95	0.88	<0.001
2010	0.50 ± 0.04	12.13	0.87	<0.001
2011	0.48 ± 0.01	12.28	0.90	<0.001
2012	0.48 ± 0.01	14.07	0.90	<0.001
2013	0.53 ± 0.02	15.21	0.87	<0.001

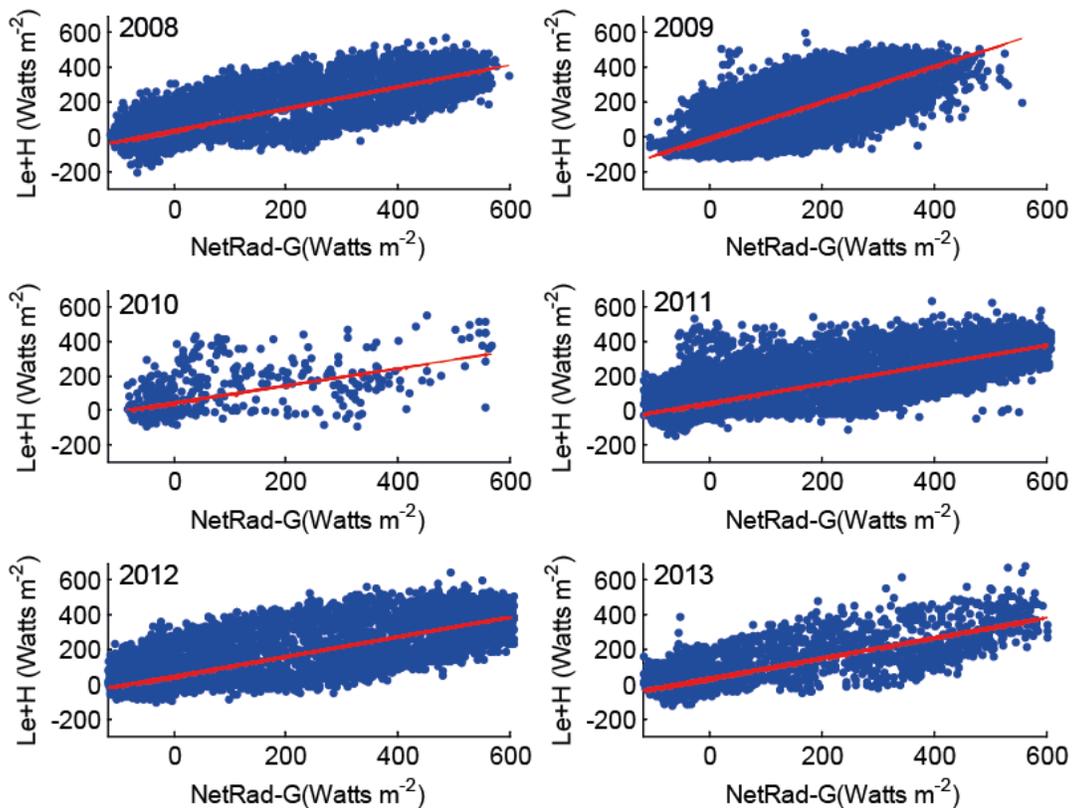


Fig. 4. Balance de energía de la estación El Mogor, que se representa como la suma de Le y H como función de NR-G, Cada punto representa una media hora y la recta representa la pendiente.

4.6 Partición del intercambio neto del ecosistema

El sistema de análisis explicado arriba permite estimar NEE, el intercambio neto del ecosistema. NEE resume el balance entre GPP y la respiración del ecosistema ($R_{\text{ecosistema}}$). La respiración del ecosistema es la suma de la respiración realizada por la planta y la respiración heterotrófica.

$$NEE = GPP - (R_{\text{planta}} - R_{\text{heterotrófica}}) = GPP - R_{\text{ecosistema}} \quad (7)$$

GPP es cero en la noche, por lo tanto, NEE es una medición directa de la respiración del ecosistema bajo esas condiciones:

$$NEE_{Noche} = -R_{ecosistema} \quad (8)$$

El total diario de $R_{ecosistema}$ puede ser estimada de modelos simples de $R_{ecosistema}$ como una función exponencial de temperatura, pero hay que reconocer el defecto de no considerar la humedad del suelo en estos modelos (por ejemplo sobreestimando $R_{ecosistema}$ en períodos cálidos y secos). Durante el día, NEE es aproximadamente igual a la diferencia entre GPP y la respiración del ecosistema.

$$NEE_{Día} \approx GPP - R_{ecosistema} \quad (9)$$

Los resultados de estos cálculos son sólo aproximados, porque la respiración mitocondrial en hojas decae durante el día, cuando mucha de la energía para el metabolismo proviene directamente de la fijación del carbono (un componente de GPP). Sin embargo, es la mejor medición directa de GPP que está disponible actualmente a nivel ecosistema.

El algoritmo usado para la partición de NEE en GPP y R_{eco} fue el método de la estimación basada en datos nocturnos. Esta estimación es de acuerdo a Reichstein *et al.* (2005) y se utiliza actualmente para datos de la partición en la compilación de bases de datos FLUXNET y está disponible como herramienta en línea. GPP es supuesta cero durante los períodos nocturnos (definida en la herramienta como radiación global (R_g) $< 20 \text{ W m}^{-2}$) y por lo tanto las mediciones de NEE corresponden enteramente a R_{eco} , con lo que se ajusta el modelo y extrapola a los períodos del día. El modelo utilizado es un modelo tipo Arrhenius después de que Lloyd y Taylor (1994) lo utilizaron para describir la dependencia de la temperatura de R_{eco} :

$$R_{eco} = rb e^{E_0 \left(\frac{1}{T_{ref}-T_0} - \frac{1}{T_{air}-T_0} \right)} \quad (10)$$

donde rb ($\mu\text{molC m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) es la respiración base a una temperatura de referencia [T_{ref} ($^{\circ}\text{C}$), ajustada a $10 \text{ }^{\circ}\text{C}$], cual respiración es estimada para un período de 4 días consecutivos por medio de una regresión exponencial usando el modelo de Lloyd y

Taylor (1994) (Reichstein et al., 2005). E_0 es la sensibilidad a la temperatura ($^{\circ}\text{C}$); se utiliza un valor constante para el período del año entero que aquí se fija en 308.56 K con base en la fórmula de Kavanu para la respiración del suelo. T_{air} es la temperatura del aire y el parámetro T_0 ($^{\circ}\text{C}$) se mantiene constante a -46.02 $^{\circ}\text{C}$, tal como Lloyd y Taylor (1994) lo obtiene de la regresión lineal usando la fórmula de Kavanu para la respiración del suelo. El parámetro rb cambia cada 5 días usando una ventana de 15 días. Finalmente, usando la temperatura de horas diurnas, se extrapola la respiración correspondiente y la diferencia entre la R_{eco} modelada y el NEE medido resulta en la estimación de GPP.

4.7 Cálculo de la eficiencia del uso del agua

Debido a la relación intrínseca entre la difusión de CO_2 y H_2O por los estomas, se calcula la eficiencia de uso del agua a nivel ecosistema como la razón entre el carbono asimilado por unidad de agua perdida:

$$\text{WUE} = \text{GPP}/\text{ET} \text{ en unidades de } \text{gC} (\text{Kg H}_2\text{O})^{-1}. \quad (11)$$

Sin embargo, dados los gradientes de presión que mueven el agua, también se calculó la eficiencia inherente de uso del agua (IWUE; Beer et al., 2009) como:

$$\text{IWUE} = \text{GPP}/\text{ET} * \text{VPD} (\text{gC} * \text{hpa} (\text{Kg H}_2\text{O})^{-1}). \quad (12)$$

Para el cálculo de WUE y IWUE se utilizaron sólo los datos diurnos ya que representa la asimilación de carbono. No tiene sentido calcular estas relaciones usando datos nocturnos ya que ET y GPP tienen valores teóricos de cero.

4.7 Análisis estadístico

Para evaluar las relaciones lineales entre las variables de GPP, ET, WUE y PPT, se usó el paquete computacional *Statistica* Version 7 (Stat Soft, Inc.). Para encontrar las

posibles relaciones entre GPP, ET, WUE y PPT se realizaron las regresiones lineales con los valores de medias horas y con el promedio anual de la estación de secas y lluvias y con el promedio anual, tomando en cuenta una significancia de $p < 0.05$ y $p < 0.01$.

Se realizó estadística descriptiva (media, desviación estándar, máximos y mínimos). Para las relaciones lineales se determinó el nivel de significancia, con la estadística F. El coeficiente de determinación (r^2) se estimó por medio de regresión lineal.

Se realizó un análisis de regresión múltiple, suponiendo que la variable dependiente (WUE) responde de manera lineal, aditiva e independiente a una o más variables climatológicas de interés (en este caso: VPD, SWC, precipitación, radiación y temperatura). El Análisis de Regresión Lineal Múltiple permite establecer el grado de efecto de cada variable independiente. Se hace hincapié en el intervalo de los datos de medias horas en horas diurnas (radiación $> 20 \text{ Watts m}^{-2}$) y que corresponde a promedios diarios (24 horas), en la grave falta del supuesto de independencia de los datos por lo mismo de pertenecer a series de tiempo, aunque cada regresión representaría medio año. Un 38 % de todos los datos fueron derivados de las estimaciones del algoritmo de "gap-filling".

Capítulo 5

5 Resultados

5.1 Régimen climático

Los datos colectados de la estación El Mogor durante este estudio mostraron inviernos (Noviembre-Abril) con precipitación de 27.1 mm promedio mensual y temperatura de 15.52 °C promedio mensual; la temperatura mínima promedio del mes más frío fue de 2.2 °C. Se presentaron las mayores temperaturas en la temporada de secas con una temperatura máxima promedio de 31.4 °C para el mes más cálido (Agosto), junto con una precipitación de 2.3 mm (Fig. 5).

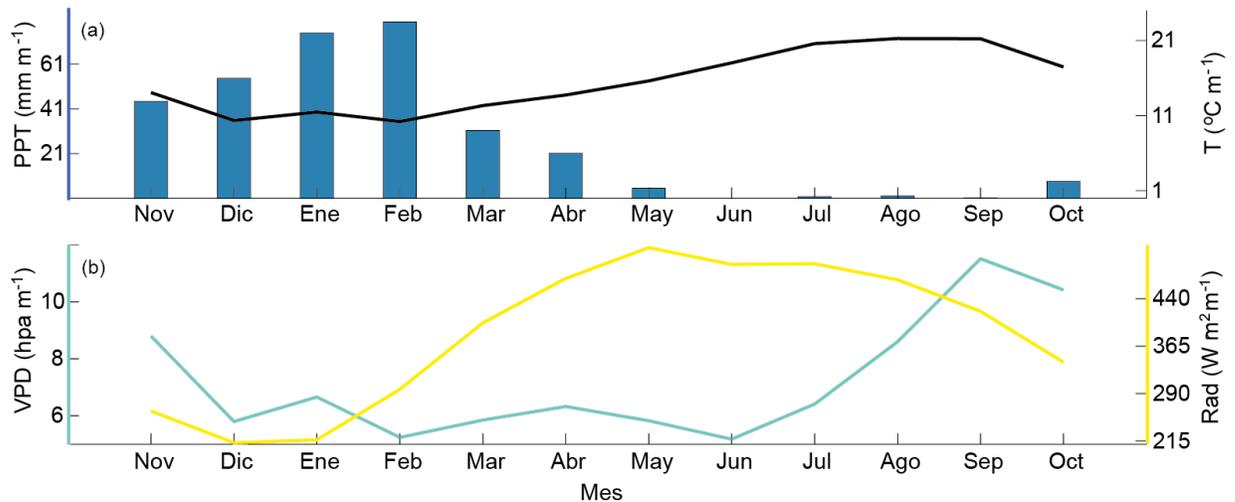


Fig. 5. Promedio mensual de las variables climatológicas en El Mogor (2008-2013). a) Ciclo anual de la temperatura y la precipitación. b) Ciclo anual del déficit de presión de vapor (VPD) y la radiación solar.

Para el período de estudio los años más secos fueron 2009 con una precipitación de ~236 mm y 2013 con ~194 mm. El año con mayor precipitación fue 2010 con 581 mm (Tabla 2). Cerca del 98% de la precipitación se presentó entre noviembre y abril. Durante esos meses hubo un promedio de 40.6 ± 5.7 (d.e.) días con lluvia y 10.0 ± 3.2 días con más de 10 mm.

El déficit de presión de vapor de agua presenta un mayor déficit durante el año de 2009, con un déficit de 12.41 hPa y el menor se presenta durante el 2011 con -8.36 hpa. Los valores mayores de radiación se presentan durante los meses de marzo a septiembre, mayor de 520 Watt m^{-2} y presentando los valores menores durante diciembre y enero, de 216 Watt m^{-2} .

Tabla 2. Promedio anual (de los valores diarios) y su desviación estándar (por día) de las principales variables meteorológicas del sitio (datos por medias horas) y precipitación total.

	<i>Temperatura promedio*</i> °C	<i>Temperatura máxima diaria</i> °C	<i>Temperatura mínima diaria</i> °C	<i>Déficit de presión de vapor</i> hPa α^{-1}	<i>Radiación promedio diario</i> $W \alpha^{-1} m^{-2}$	<i>Precipitación total anual</i> $mm \alpha^{-1}$
2008	15.6 ± 4.8	25.0 ± 4.9	9.5 ± 3.9	9.6 ± 4.2	469.0 ± 142.0	356.3
2009	14.7 ± 4.2	25.0 ± 5.2	8.6 ± 4.4	9.8 ± 4.1	465.8 ± 139.5	236.0
2010	14.8 ± 3.5	23.5 ± 4.3	7.8 ± 3.4	8.3 ± 2.1	464.9 ± 158.2	581.5
2011	15.2 ± 3.8	22.7 ± 4.4	7.8 ± 2.9	7.3 ± 2.2	472.7 ± 136.3	333.8
2012	16.2 ± 4.7	23.8 ± 5.9	5.4 ± 2.3	8.7 ± 3.5	456.9 ± 158.1	251.8
2013	16.7 ± 4.4	24.7 ± 5.8	7.1 ± 3.7	9.4 ± 3.5	478.3 ± 123.4	194.9

5.2 Fluctuación temporal y extremos de la GPP, ET y humedad del suelo

La producción primaria estuvo fuertemente influenciada por las lluvias ya que observamos que la GPP se incrementó durante el período de lluvias y disminuyó durante las secas a mucho menor velocidad que la humedad del suelo (Fig. 6a). Se presentó una GPP máxima de 6.4 gC m^{-2} en un día del año 2010 (siendo el año con mayores precipitaciones). Para el año con menor precipitación hubo un mínimo de 0.11

gC m⁻² en un día de 2013. En promedio en El Mogor hubo una productividad de 1.9 gC m⁻² d⁻¹, pero el promedio para la temporada de lluvias fue 2.16 ± 0.37 gC m⁻² d⁻¹ (1.53 a 2.48 gC m⁻² d⁻¹ entre años) y el promedio en la temporada cálida-seca fue 1.85 ± 0.63 gC m⁻² d⁻¹ (1.26 a 2.89 gC m⁻² d⁻¹ entre años).

La evapotranspiración (ET) tuvo una máxima de 3.2 mm en un día durante los seis años de muestreo. Los valores máximos de la ET se presentaron después de los fuertes eventos de precipitación (Fig. 6b). Los valores mínimos de ET se presentaron durante la temporada de secas; para el período de estudio hubo un mínimo de 0.03 mm d⁻¹. Durante la temporada de secas la ET decreció rápidamente, manteniéndose muy baja hasta otro evento de precipitación. Sin embargo, ni esa disminución ni la mínima alcanzada son iguales entre años (Fig. 6b). El promedio para la temporada de lluvias fue 1.18 ± 0.16 mm d⁻¹ (0.93 a 1.36 mm d⁻¹ entre años) y el promedio en la temporada cálida-seca fue 0.67 ± 0.21 mm d⁻¹ (0.50 a 0.99 mm d⁻¹ entre años).

Además de las tendencias estacionales y las diferencias interanuales en GPP y ET, es importante señalar la variabilidad de las dos durante la plena sequía en cada año (Fig. 6a y b), particularmente en contraste al patrón de humedad del suelo. Investigar los contextos climáticos de estos aumentos queda fuera del alcance de este trabajo, pero se puede notar que los aumentos de los dos no estuvieron estrechamente ligados.

La respuesta del contenido volumétrico de agua en el suelo a la precipitación fue notable al tratarse de 10 mm o más de precipitación, pero la velocidad de su pérdida también fue alta. Durante la temporada de lluvias el contenido volumétrico de la humedad del suelo fue de 0.21 m³m⁻³ y en la temporada de secas decayó hasta 0.01 m³m⁻³.

5.3 La eficiencia del uso del agua y la eficiencia inherente de uso del agua

La WUE como se ha calculado aquí como la razón de la suma diaria (GPP/ET), presentó un promedio de 2.46 gC (Kg H₂O)⁻¹ para el período de estudio. WUE mostró una apreciable variación entre días en todo el año pero también una tendencia a

mayores valores durante la temporada seca (Fig. 7), cuando ambas GPP y ET estaban bajas. Los valores mínimos de WUE se presentaron durante el período de lluvias. Se obtuvo un WUE máximo de $23.99 \text{ gC (Kg H}_2\text{O)}^{-1}$ en la temporada de seca de 2013 y un mínimo de $0.2 \text{ gC (Kg H}_2\text{O)}^{-1}$ para la temporada de lluvias a final de 2013. El promedio para la temporada de lluvias fue $1.95 \pm 0.21 \text{ gC (Kg H}_2\text{O)}^{-1}$ (1.67 a $2.04 \text{ gC (Kg H}_2\text{O)}^{-1}$ entre años) mientras el promedio en la temporada cálida-seca fue $3.03 \pm 0.44 \text{ gC (Kg H}_2\text{O)}^{-1}$ (2.51 a $3.72 \text{ gC (Kg H}_2\text{O)}^{-1}$ entre años).

La eficiencia intrínseca del uso del agua del ecosistema reflejó las tendencias en WUE pero también presentó mucha mayor variabilidad en la estación seca (Fig. 8), con valores altos no siempre correspondientes a la variación en WUE. Por definición se espera que esta variación esté ligada al cambio estacional en la variabilidad y extremos de VPD. El promedio de IWUE para los seis años de estudio fue de $19.90 \pm 7.04 \text{ gC hPa (Kg H}_2\text{O)}^{-1}$. Durante la temporada de secas (mayo-octubre) el promedio de IWUE fue de $25.61 \pm 3.80 \text{ gC hPa (Kg H}_2\text{O)}^{-1}$ y para el resto del año se tuvo un promedio de $14.25 \pm 4.16 \text{ gC hPa (Kg H}_2\text{O)}^{-1}$.

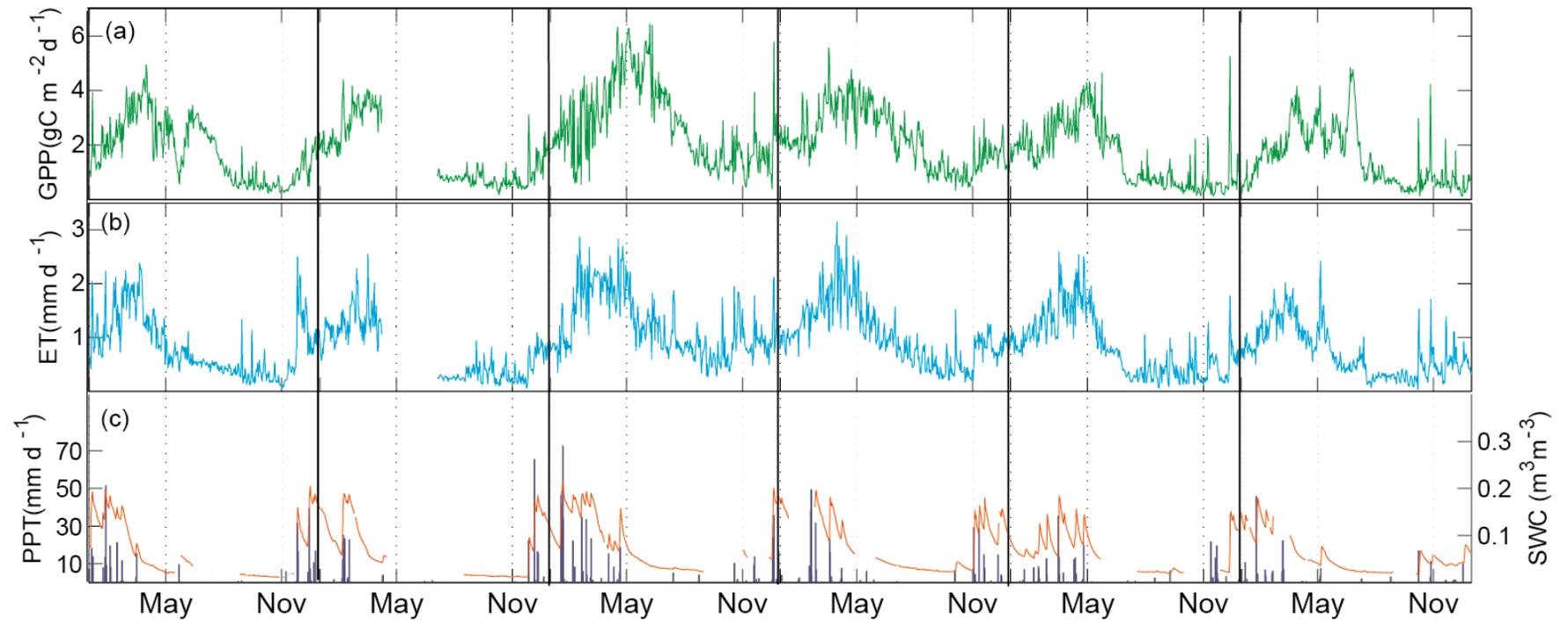


Fig. 6. Series de tiempo de valores diarios de a) la producción primaria bruta (GPP), b) evapotranspiración (ET) y c) precipitación (PPT) y contenido volumétrico de la humedad en el suelo (SWC). Las líneas verticales representan la transición de un año a otro.

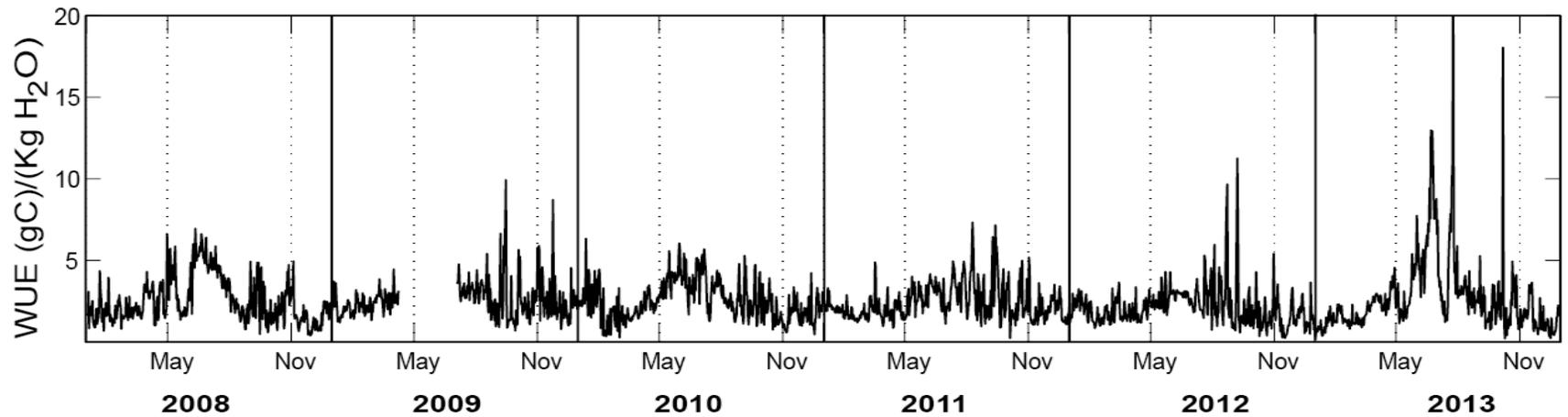


Fig. 7. Serie de tiempo de promedios diarios de la eficiencia de uso del agua (wue). Las líneas verticales representan la transición de un año a otro

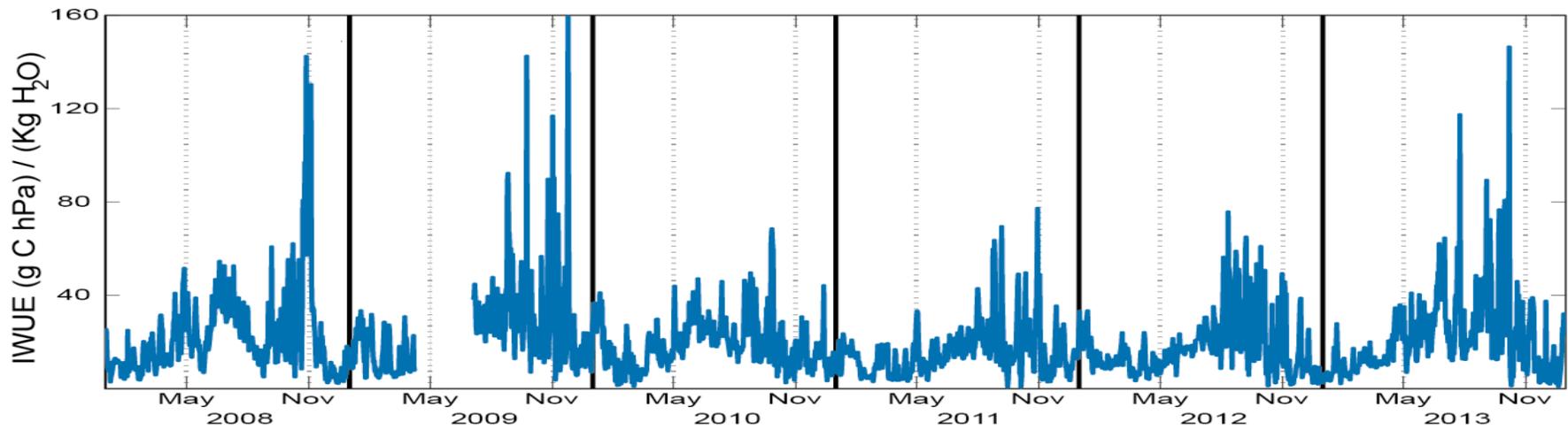


Fig. 8. Serie de tiempo de promedios diarios de la eficiencia inherente de uso del agua (IWUE = WUE / VPD). Las líneas verticales representan la transición de un año a otro.

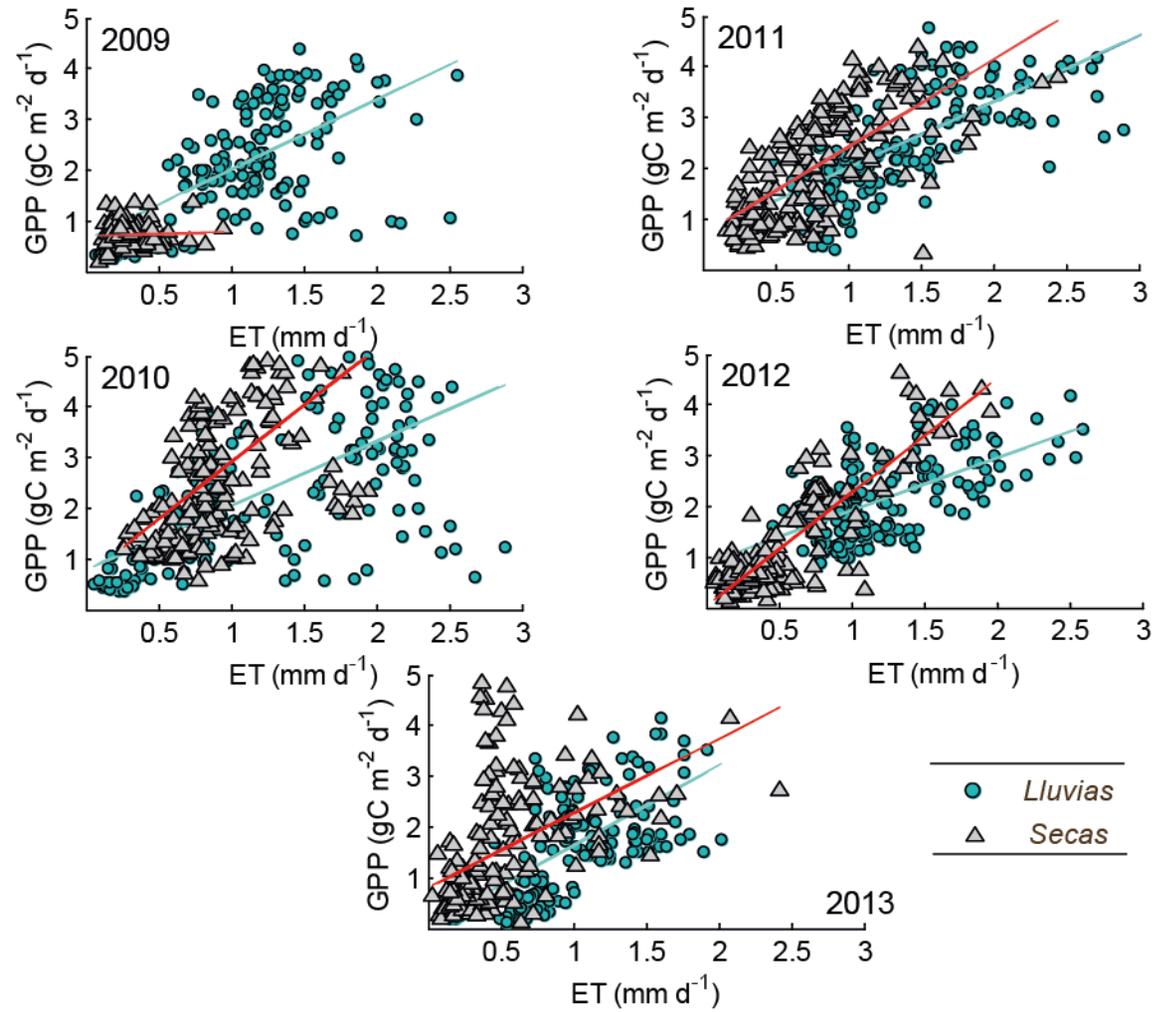


Fig. 9. La razón de la producción primaria bruta y la evapotranspiración del ecosistema, para las temporadas de secas y lluvias. Cada punto corresponde a un valor del promedio diario.

5.4 Respuesta de la eficiencia del uso del agua a la variación estacional

La relación entre GPP y ET para los 5 años de estudio y en las dos temporadas se presenta en la Fig. 9, donde se nota la variabilidad de pendiente y dispersión. Al no apreciarse lo contrario, se cuantificaron las relaciones como lineales. Se observaron relaciones significativas entre GPP y ET con un rango de r^2 entre 0.22 y 0.74 (Tabla 3; se reporta r^2 correspondiente a las regresiones calculadas para obtener otros parámetros). La pendiente fue mayor en la estación de lluvias en solamente dos años (dejando de lado 2009 con su registro incompleto) pero no hubo congruencia en el grado de diferencia entre estaciones. De haber tratado los datos por año, no es claro que el modelo lineal sería apropiado, o significativo, en todos los años.

Tabla 3. Regresión lineal entre la producción primaria bruta y evapotranspiración, por estación. La incertidumbre en la pendiente es el intervalo de confianza de 95%.

<i>Año</i>	<i>Temporada</i>	<i>Pendiente</i> gC (Kg H ₂ O) ⁻¹	<i>Ordenada</i> gC (Kg H ₂ O) ⁻¹	<i>r</i> ²	<i>p</i>
2009	Secas	0.07 ± 0.32	0.703	N.S	N.S
	Lluvias	1.382 ± 0.192	0.269	0.35	<0.001
2010	Secas	2.246 ± 0.243	0.661	0.39	<0.001
	Lluvias	1.267 ± 0.313	0.783	0.42	<0.001
2011	Secas	1.728 ± 0.243	0.686	0.49	<0.001
	Lluvias	1.301 ± 0.187	0.708	0.43	<0.001
2012	Secas	2.23 ± 0.195	0.035	0.74	<0.001
	Lluvias	1.304 ± 0.2	0.882	0.37	<0.001
2013	Secas	1.467 ± 0.45	0.801	0.22	0.0015
	Lluvias	1.576 ± 0.268	0.055	0.47	<0.001

5.5 Producción primaria, evapotranspiración y el déficit de agua

La suma acumulada de GPP diaria para los cinco años (Fig. 10a) ayuda a entender cuánto fue el total de carbono fijado por fotosíntesis en el ecosistema y a observar que el ecosistema no dejó de fijar carbono incluso durante los meses de las temporadas de secas. Para el periodo enero-marzo no se logra distinguir la productividad entre años, excepto en el año más seco (2013). Se obtuvo la menor producción para el año 2013 con $557 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ y la mayor producción se presentó en el año 2010 con $963 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$. Esta productividad está directamente relacionada con la cantidad de precipitación ocurrida durante el año.

Se obtuvo una ET de 411 mm a^{-1} para el 2010 y la mínima ET fue de 260 mm a^{-1} para 2013, con un promedio de 325 mm a^{-1} (Fig. 10b, Tabla 4). Se acumuló ET a mayor tasa que GPP temprano en el año; esa tasa disminuyó antes que la de GPP y hubo menos diferencia entre años que en el caso de GPP.

Con la diferencia entre la precipitación y la evapotranspiración acumuladas, se obtuvo el déficit del agua. Así se destacó el patrón de balance positivo en invierno y el prolongado y paulatino descenso del balance. Se hizo más aparente que el patrón de balance de agua, medido arriba del suelo, no se reflejaba en GPP. El ecosistema presentó un exceso de agua en 2010, pero en tres de los años presentó un déficit a partir del mes de abril, incluso tuvieron déficit en enero-febrero. Los déficits duraron hasta más de ocho meses y llegaron a más de 100 mm.

Tabla 4. Suma acumulada de la producción primaria bruta, evapotranspiración y déficit, para el período de 5 años hidrológicos. Las dos primeras columnas contienen la suma acumulada anual de GPP y ET, la tercera columna es el déficit máximo para el año y la cuarta columna muestra el déficit mínimo.

	<i>GPP</i> <i>acumulada</i> $gC\ m^{-2}\ a^{-1}$	<i>ET</i> <i>acumulada</i> $mm\ a^{-1}$	<i>Déficit</i> <i>(PPT-ET)</i> $mm\ a^{-1}$ <i>máximo</i>	<i>Déficit</i> <i>(PPT-ET)</i> $mm\ a^{-1}$ <i>mínimo</i>
2009	704.2 ± 1.2	310.7 ± 0.5	135.35	-60.51
2010	963.4 ± 1.5	411.3 ± 0.6	381.11	-4.57
2011	818.02 ± 1.1	387.1 ± 0.5	174.46	-14.27
2012	619.37 ± 1	318.1 ± 0.5	72.34	-46.48
2013	557.64 ± 1.09	260.1 ± 0.4	95.18	-24.47

5.6 Variación anual de GPP, ET y WUE respecto a la precipitación.

Se encontró que la producción primaria bruta anual estuvo relacionada linealmente a la cantidad de precipitación que recibe el ecosistema en el mismo año hidrológico.

$$GPP = 1.71 * PPT + 175.3 \quad (12)$$

El coeficiente de determinación fue de 0.85 ($p < 0.024$; Fig. 11a).

También se encontró una relación lineal entre la evapotranspiración del ecosistema y la precipitación total anual:

$$ET = 0.428 * PPT + 110.1 \quad (13)$$

($p = 0.051$, $r^2 = 0.767$; Fig. 10b). Esto indica que un incremento en una unidad de precipitación aumenta en un promedio 0.428 unidades a la evapotranspiración.

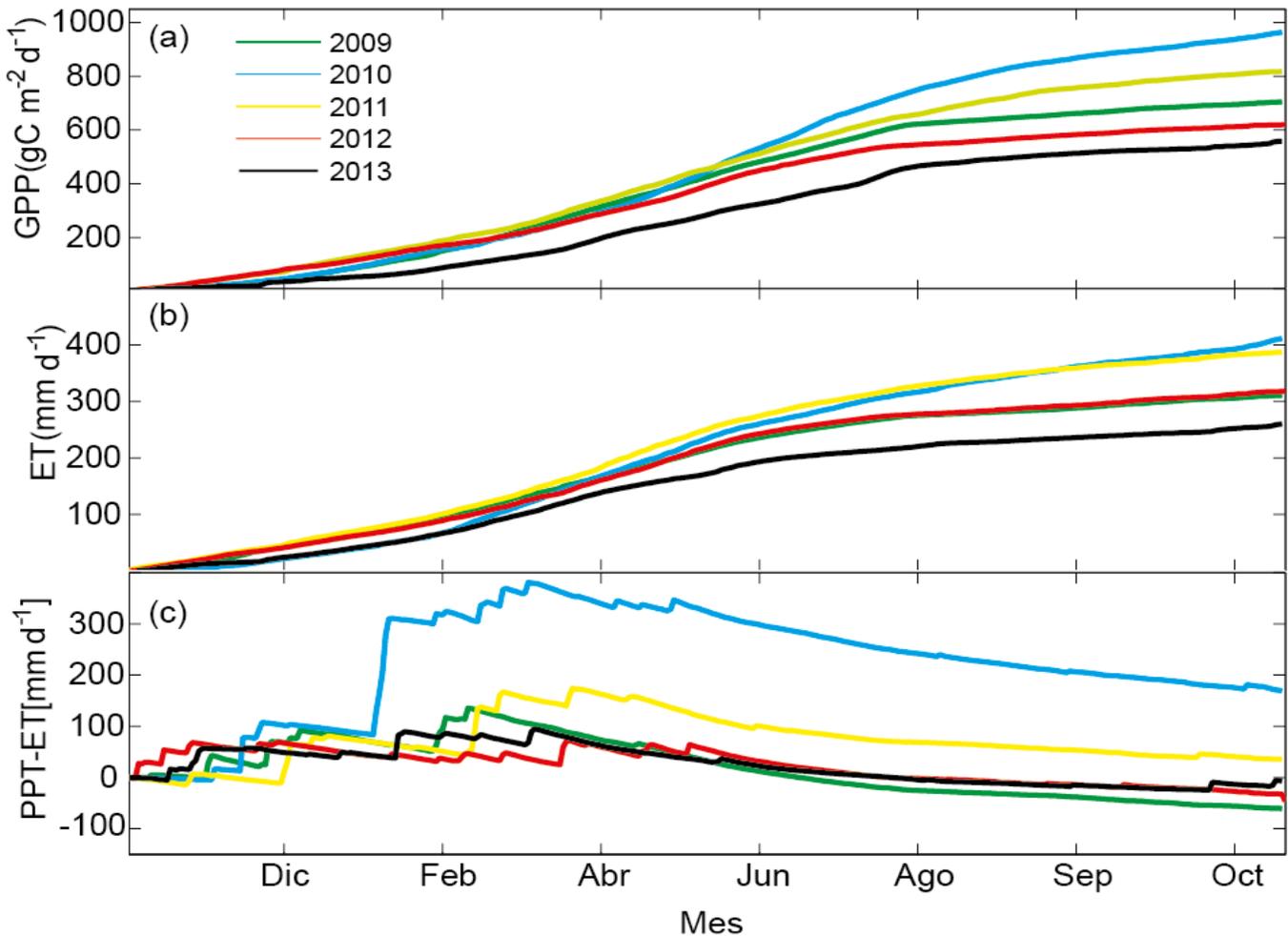


Fig. 10. Suma acumulada de a) producción primaria gruesa (GPP), b) evapotranspiración (ET) y c) la precipitación menos la evapotranspiración.

Además se obtuvo un intercepto de 110.1 mm, es decir, aunque la precipitación sea cero, existe una evapotranspiración de 110.1 mm. Dentro de los límites del uso de tal modelo, se observa que en el año promedio, con 350 mm de precipitación, habría una recarga de 39 mm. La cifra anual de eficiencia en el uso del agua no tenía relación significativa con la precipitación anual ($p = 0.1$; Fig. 11c), al menos en la forma lineal probada.

5.7 Efectos de la precipitación estacional en GPP, ET y WUE

Las regresiones lineales de la GPP, ET y WUE de la temporada de lluvias de cada año, así como las de secas, mostraron una relación lineal significativa con la precipitación correspondiente (Fig. 12; $p > 0.05$). Para la temporada de secas la GPP y ET fueron explicadas por el modelo. Sin embargo, para el WUE el 69% de la variación en una temporada entre años fue explicado por la precipitación. En la temporada de lluvias la variabilidad de GPP y ET fue explicada en un 34% por la lluvia de la temporada y la del WUE en un 69%.

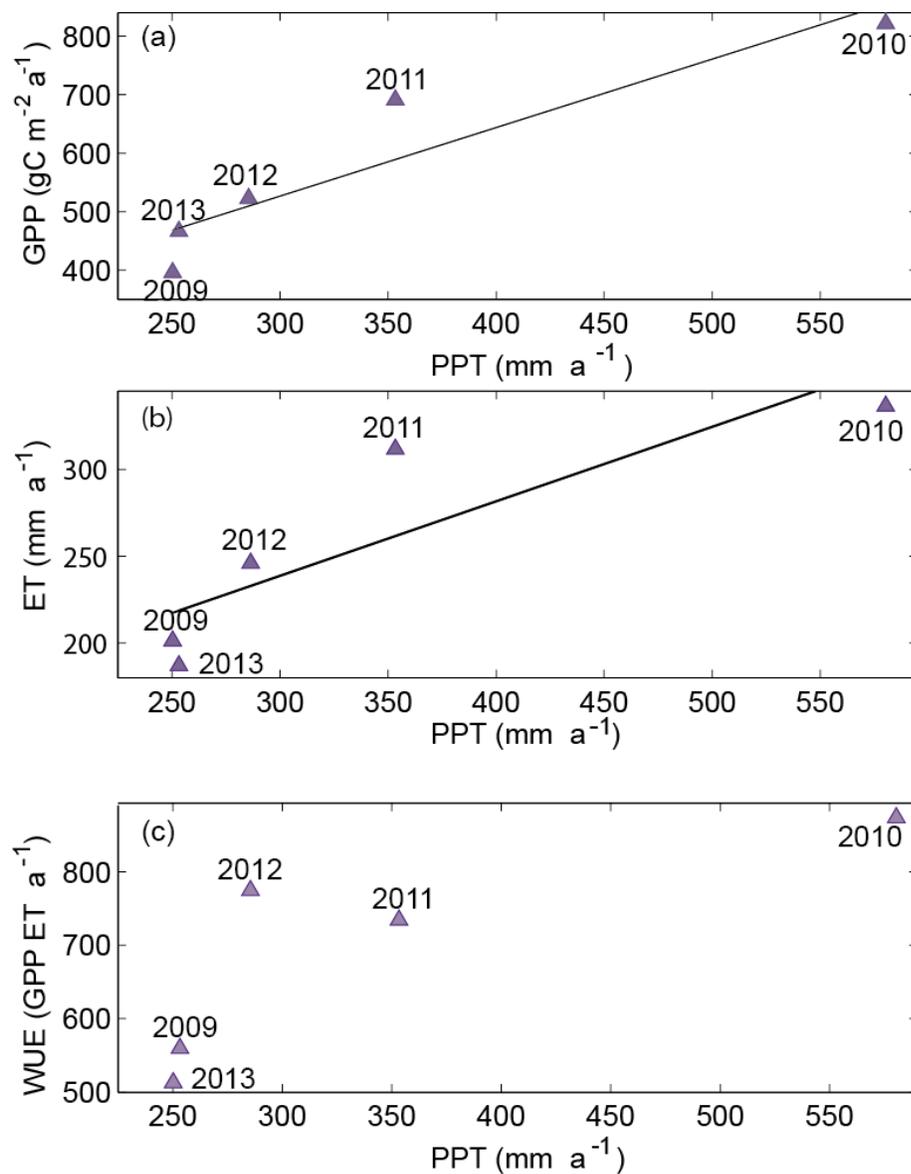


Fig. 11. Relaciones entre los valores anuales de precipitación y a) la producción primaria bruta (GPP), b) la evapotranspiración (ET) y c) la eficiencia de uso del agua (WUE).

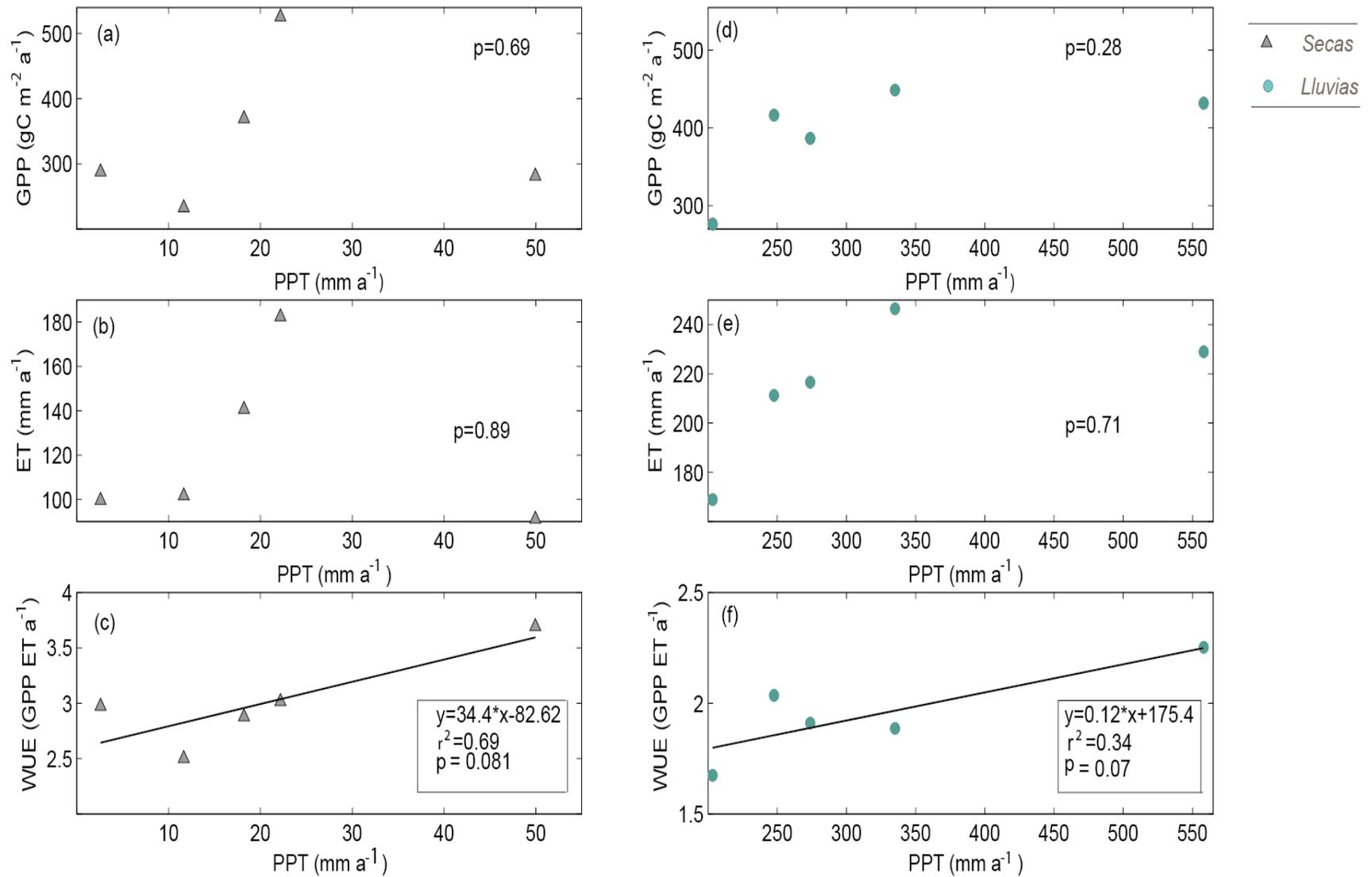


Fig. 12. Relaciones entre precipitación estacional y la producción primaria bruta (GPP), la evapotranspiración (ET) y la eficiencia de uso del agua (WUE).

5.8 Análisis de Regresión Múltiple

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de cada modelo obtenido para determinar si este modelo estaba siendo explicado por la regresión y no por el error: se obtuvieron ajustes con un coeficiente de correlación de 0.98 a 0.77 (ver Tabla 5), excepto para las secas de 2009. Se realizó el análisis de los residuales los cuales deben de cumplir aleatoriedad, media cero, varianza constante, normalidad, linealidad, independencia lineal y no puntos extremos. Los resultados mostraron que se tienen modelos robustos ya que cumplen con la mayoría de los supuestos.

Para la temporada de secas el déficit de presión de vapor y la radiación solar fueron las variables que tuvieron alta significancia en el modelo de regresión y que se encontraron en todos los modelos. Para la temporada de húmedas se encontró que las variables con una alta significancia fueron el déficit de presión de vapor, la radiación solar, precipitación y el contenido de agua en el suelo (a 20 cm de profundidad). Al parecer la WUE tiene una estructura más compleja en la temporada cuando es mayor, al estar influenciada por más de los factores climatológicos. Los resultados se muestran en la Tabla 5, donde se pueden observar valores significativos en cada periodo y su pendiente. Hay que hacer notar que VPD aparece en todos los modelos, excepto en uno, y siempre con signo negativo, tanto en temporadas húmedas como secas, mientras sus pendientes tiene un amplio rango (0.05 a 0.63). La radiación y la precipitación entraron en cinco modelos y ambos mostraron pendientes negativas y positivas. La temperatura del aire entró en cinco, siempre con una correlación positiva. La humedad del suelo en la capa más superficial afectó a WUE con una correlación negativa en tres casos, todos de temporadas húmedas, mientras SWC a 30 y 40 cm de profundidad tuvieron correlaciones positivas con WUE, casi todas en temporadas húmedas.

Tabla 5. Resultados de la regresión múltiple para cada temporada. Se reporta r^2 del modelo y los coeficientes de los factores significativos ($p < 0.05$). Los valores de cada factor no fueron normalizados antes del análisis.

Periodo	r^2	VPD	Rad	PPT	T	SWC1	SWC2	SWC3	SWC4
2009 H	.94	-0.063	0.001	0.033				8.79	16.95
2009 S	NS								
2010 H	.77				0.166	-48.19			
2010 S	.98	-0.15	-0.003	-0.284			-75.72	100.77	
2011 H	.90	-0.091		0.033		-52.42		9.08	41.76
2011 S	.90	-0.161			0.121				
2012 H	.88	-0.094		0.030	0.062	-15.36		17.38	18.94
2012 S	.78	-0.165	-0.006	-0.631					
2013 H	.90	-0.053	0.002		0.096		26.52		
2013 S	.80	-0.630	0.005		0.354				

Capítulo 6

6 Discusión

Los resultados apoyan la hipótesis que en este ecosistema semiárido con clima mediterráneo la magnitud de GPP y ET anual son positivamente influenciadas por la precipitación total del mismo año. Para WUE anual parece haber una relación positiva pero en forma lineal no es significativa. En otro marco temporal, los resultados no apoyan la hipótesis que a escala estacional habría efectos de precipitación sobre GPP, ET y WUE, aunque este último se acerca a un nivel aceptable de significancia, ya que se tienen valores cercanos a $p < 0.05$ con sólo 6 datos en la regresión. Estos resultados abren nuevas preguntas de investigación sobre como el ecosistema responde a la variabilidad en la entrada de agua y si otros factores climáticos o intrínsecos modulan a las variaciones en GPP, ET y WUE en el sitio de estudio, como se discute a continuación.

6.1 Estacionalidad de GPP y los factores que la regulan

Existen pocos reportes de GPP en sitios de matorral mediterráneo, pero los valores diarios de GPP en esos reportes son cercanos a los medidos en El Mogor. Se obtuvieron valores diarios máximos de $\sim 6 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$, que son comparables al máximo de $10 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ encontrado en el chaparral de Sky Oaks, EUA (Luo et al., 2007) donde la precipitación promedio es 24% mayor que en El Mogor. En Italia, en un bosque mediterráneo se obtuvieron valores de hasta $9 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ (Garbulsky, Peñuelas, Papale, & Filella, 2008) en donde la precipitación es 32% mayor

El mayor aporte de GPP se presentó durante la temporada de lluvias, de 55% de la GPP anual mientras que un 45% fue aportado en la estación de secas. Es de esperarse que la mayor cantidad de GPP se obtuviera en la temporada de lluvias debido a que el ecosistema se encuentra menos limitado de humedad. GPP va incrementándose gradualmente desde las primeras lluvias de noviembre, pero los

períodos de mayor crecimiento se observaron en los meses de marzo a mayo cuando la temperatura, radiación y la duración del día son mayores (Xu y Baldocchi, 2004). Las mayores precipitaciones ocurren entre noviembre y marzo, lo que contrasta con la temporalidad con la de los montos máximos de radiación y temperatura (Villareal Rodríguez, 2012), por lo cual la productividad crecería sin precipitación de quedar agua disponible en el suelo.

Estas variaciones estacionales en GPP están influenciadas por el índice de área foliar y la edad de la hojas. Para una vegetación principalmente de especies perennifolias, la temporada de lluvias inicia con hojas viejas (Kummerow, Montenegro, & Krause, 1981) y LAI apreciable pero debajo de su máximo (Leon et al., 2014). Aparentemente en todos los años hubo suficiente humedad accesible, se supone por sistemas radiculares extensos y penetrantes (Canadell y Zedler, 1995), para mantener un balance positivo de GPP durante la temporada de secas: pocas veces fue menor a $0.5 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$. En el año de mayor precipitación se sostuvo una actividad $>1 \text{ gC m}^{-2}\text{d}^{-1}$ durante la temporada de secas y así un punto de arranque mayor para la siguiente temporada de lluvias. Por otro lado, la contribución de lluvias durante la estación seca fue casi inapreciable en el periodo de muestreo. No obstante, hay que hacer notar que una vegetación de similar composición en taxonomía y fisonomía se encuentra en regiones donde predominan lluvias de verano, en las montañas de Arizona EUA, y de Puebla, México, entre otras regiones (Vankat, 2013).

6.2 ET y los regímenes de la precipitación y humedad en el suelo

El mayor flujo de ET se obtuvo durante la temporada de lluvias, de 63% de la ET anual en contraste al 37% para la estación de secas. Se esperaba que la mayor cantidad de ET se obtuviera en la temporada de lluvias debido a que el ecosistema se encuentra con mayor SWC. El aumento en VPD en la estación de secas corresponde a mayor cierre estomático y por ende menor ET.

Las observaciones de precipitación, humedad en el suelo y ET (Fig.s 6b y 6c) indican que la principal fuente de agua para la ET es la precipitación de la temporada

de lluvias. La ET comienza a incrementarse durante los meses de noviembre a diciembre con las primeras lluvias y se obtienen los máximos en marzo a abril, cuando la temperatura y radiación son moderadas y el VPD es relativamente bajo. Es difícil precisar la disposición de toda el agua, pero el balance hídrico entre precipitación y ET sugiere un agotamiento, a las profundidades instrumentadas, en la mayoría de los años, en cuyo caso la GPP de la temporada de secas llegaría a depender de excesos infiltrados en algunos años. Como se aprecia en la serie de SWC es de suponer que el drenaje de agua de este suelo poroso sea rápido, pero siempre ha sido problemático medir la disponibilidad o el flujo de agua de horizontes del suelo inferiores. Por otro lado, la evaporación del suelo estaría más restringida temporalmente que la transpiración, una vez que se encuentran más secos los horizontes del suelo superiores. El agua a profundidad y de los pequeños poros queda más tiempo disponible a las plantas para la transpiración (Brooks *et al.*, 2009).

Para el año con mayor precipitación (2010) se esperaba que la tasa de ET fuera mayor y que el suelo tuviera una mayor retención de humedad. Sin embargo, no se observó un aumento en los valores de la SWC ni de la ET, ni se observó una diferencia entre los años con menor tasa de precipitación (Fig. 4c). Esto probablemente se debió a la conductividad hidráulica o drenaje, el excedente de agua moviéndose en poco tiempo hacia el subsuelo (Brooks *et al.*, 2009).

Otro posible aporte de agua, no proveniente de las precipitaciones, podría ser de las brisas del mar que persisten la mayor parte del año y traen consigo agua en gotitas de la neblina o bien en vapor. Aún en ausencia de neblina, el rocío y absorción por el suelo de agua atmosférica son procesos relevantes que mejoran el balance hidrológico en los ecosistemas áridos y semiáridos (Domingo *et al.*, 2011). Se ha demostrado que sitios que se encuentran cerca de las costas son influenciados por las neblinas, mejorando de diferente manera el balance hidrológico (Carbone *et al.*, 2013; Zaytsev y Cervantes-Duarte, 2003). Los datos de El Mogor no han sido analizados referente a tales aportes.

6.3 La eficiencia del uso del agua y el déficit de agua

La eficiencia de uso del agua generalmente fue de entre 1 y 5 $\text{gC}(\text{Kg H}_2\text{O})^{-1}$. Los resultados demuestran que para el período de secas hubo una mayor eficiencia de uso del agua, con un promedio de $2.46 \text{ gC} (\text{Kg H}_2\text{O})^{-1}$. Este valor es comparable a los valores encontrados en otros sitios, en general dominados por cultivos que han mostrado un WUE promedio de $2.86 \text{ gC} (\text{Kg H}_2\text{O})^{-1}$ (Beer *et al.*, 2009). Se encontraron resultados similares en el desierto del experimento Biome 2 con una eficiencia en uso del agua de $2.06 \text{ gC} (\text{Kg H}_2\text{O})^{-1}$ (Tubiello *et al.*, 1999). No se encontró literatura sobre WUE en climas mediterráneos con ecosistemas de matorral; sin embargo, en estos climas un ecosistema de bosque de coníferas mostró una WUE de $3.5 \text{ gC} (\text{Kg H}_2\text{O})^{-1}$ y un bosque caducifolio de hoja ancha mostró unos $3.5 (\text{Kg H}_2\text{O})^{-1}$ (Kuglitsch y Reichstein, 2008).

En general, el gran incremento en WUE durante la temporada de secas puede deberse al aumento en la regulación estomática de las hojas. Recientemente se ha visto en otros ejemplos que en condiciones de sequía la WUE aumenta (Ponce Campos *et al.*, 2013). También habría que recordar que los datos provienen de un sistema EC y representan el ecosistema, no una planta en particular. Por lo tanto, la pérdida estacional de hojas en plantas con pobre control estomático podría contribuir al patrón observado, sin aclimatización fisiológica estacional en las plantas perennifolias.

La serie de tiempo de WUE muestra una gran variabilidad (Fig. 7). Se presentaron los valores máximos del año en diferentes meses, a veces tan temprano como de junio a julio. Resultados parecidos en cuanto a WUE, estreses y factores ambientales adversos, han sido demostrado por Beer *et al.* (2009), Kotani *et al.* (2013) y Kuglitsch y Reichstein (2008). Sin embargo, la variabilidad dentro de las estaciones secas, de día en día, como entre estaciones remarca la necesidad de mayor investigación. Ya que WUE es la razón entre dos variables distintas, la variabilidad puede derivar de una u otra o ambas, pero todavía no son claros uno o más patrones. Probablemente, esto es debido a la variación entre días mayormente nublados y otros con calor y posiblemente pocas nubes. Es evidente que queda mucho por aprovechar de los datos existentes, particularmente en cuanto a otras variables ambientales y el

índice de área foliar, así como también las variaciones en GPP y ET a plazo de horas, días y semanas (Wolf *et al.*, 2013).

Durante los meses de agosto a noviembre la eficiencia comienza a caer porque el ambiente comienza a ser menos húmedo, por lo tanto se tiene una menor ET y menor GPP debido a que el sistema se encuentra tan estresado que no es capaz de aumentar su eficiencia (Kuglitsch y Reichstein, 2008). La eficiencia intrínseca de uso del agua (IWUE), concepto que fue introducido por Beer *et al.* (2009), responde de una mejor manera a las variaciones o condiciones de sequía a corto plazo. Los resultados obtenidos en nuestro estudio enfatizan que IWUE refleja WUE en condiciones de estrés moderado y que se vuelve mucho más alto conforme VPD se hace extremo (Fig. 8). En general el avance de la sequía se acompaña por una mayor eficiencia en el sistema, pero quedan por esclarecerse las variaciones extremas a que se ve sujeto el sistema (Vickers *et al.*, 2012) y que pueden identificarse mejor con el IWUE. Éstas resaltan los efectos del déficit de presión de vapor a través de las temporadas (lluvias y secas), por lo que el IWUE representa mejor las limitaciones del agua en el sitio (Beer *et al.*, 2009; Kuglitsch y Reichstein, 2008).

Otra aproximación de WUE es la correlación entre los datos diarios de GPP y ET. La variabilidad de ambos y de su razón fue evidente, con diferencias incongruentes de las pendientes entre años y estaciones. En el año 2013 los resultados podrían haber sido influenciados por el patrón anómalo de las precipitaciones, pues para este año la temporadas de secas tuvo un 49% de la total anual. La combinación de lluvia tardía en primavera y temprana en otoño puede haber contribuido a la falla en la relación entre GPP y ET, debido a una oportunidad pobre para el desarrollo de las plantas dado que el aumento en humedad del suelo fue poco y corto (Fig. 6).

A pesar del enfoque de este trabajo en el forzamiento por SWC o precipitación, se sugieren patrones distintos para GPP y ET que no llevan a una tendencia particular en WUE. Con este primer análisis para El Mogor se han identificado patrones importantes, pero se reconoce el amplio trabajo que queda por apreciar los impactos de otros factores como la luz (en relación con la nubosidad), calentamiento por insolación, enfriamiento y evaporación por el viento, heterogeneidad espacial en el almacenamiento de agua a profundidad accesible, heterogeneidad temporal y espacial

en el desarrollo de diferentes especies y errores aleatorios por variaciones en la huella del flujo muestreada. Un factor vislumbrado es VPD; su efecto en WUE es potente y manifiesta su potencial para variación en el lapso de horas si no es que en minutos.

Como indica la aproximación del balance de agua (precipitación menos evapotranspiración), el año 2010 podría haber sido el único año de este estudio con un ingreso neto de agua al sustrato (Fig. 8). Al tener una mayor productividad en los años con menor déficit de agua, también hubo una menor eficiencia en el uso del agua. Para los años con un déficit mayor se calculó una mayor eficiencia en el uso del agua, reduciéndose la transpiración en proporción a la productividad. Estos resultados son importantes porque corroboran que el ecosistema tiene capacidad de aclimatización, lo que contribuiría a resiliencia del sistema frente a la posibilidad de mayor variabilidad del clima en un futuro. A la vez sugieren que la ET tal vez deja un excedente de SWC para infiltración más profunda, aunque se requiere mayor estudio para obtener balances más precisos y extensos.

6.4 Respuesta anual de GPP, ET y WUE

La suma de GPP de cada año (Fig. 10a) muestra la cantidad de carbono que fijó el ecosistema (no producción de biomasa), las cual es $\sim 964 \text{ gC m}^{-2}\text{a}^{-1}$ para el año que presentó la mayor precipitación (2010) y $732.5 \text{ gC m}^{-2}\text{a}^{-1}$ en promedio. Otros ecosistemas de matorral esclerófilo en clima mediterráneo muestran una captura anual comparable: de $734 \text{ gC m}^{-2}\text{a}^{-1}$ para el sitio de Sky Oaks old, EUA, (Falge, Baldocchi, & Tenhunen, 2002a) y en la estación JUN, Juniper (Oregón, EUA) se tienen $798 \text{ gC m}^{-2}\text{a}^{-1}$ (Hibbard, Law, Reichstein, & Sulzman, 2005). Un sitio de chaparral quemado en Sky Oaks Young hace pocos años presentó una GPP de $387 \text{ gC m}^{-2}\text{a}^{-1}$ (Falge, Baldocchi, & Tenhunen, 2002b). A pesar de la prolongada estación seca de cada año el sistema total no deja de ser productivo y más aún, los efectos de lluvias mayores a las normales pueden apreciarse en la productividad del siguiente año. Así, el año 2011 tuvo una precipitación normal y una fijación de carbono de $\sim 750 \text{ gC m}^{-2}\text{a}^{-1}$ pero esta productividad puede deberse en parte a la lluvia de 2010. También es importante observar que para los otros años, en cuanto a la precipitación y humedad del suelo

medido, no hay tanto aporte de agua como parece requerir la GPP y ET. Se sugiere que debe existir una dependencia en agua a una profundidad mayor que la del suelo instrumentado para SWC (Graham, Anderson, Sternberg, Tice, & Schoeneberger, 1997; Johnson-Maynard, Anderson, Green, & Graham, 1994).

Los resultados demuestran que las variaciones en la precipitación explican en gran medida la variabilidad interanual en la GPP (Fig. 11). Este resultado es similar a los encontrados en otros estudios en California, e.g., con una vegetación de sabana con encinos y de praderas en los que se encontró que 2 ó 3 meses de precipitación controlan las principales variaciones interanuales en la GPP (Ma *et al.* 2007). Este tipo de relación es común en ecosistemas semi-áridos y áridos del mundo (e.g., Seely y Louw, 1980; Martínez-Yrizar, Felger, 2010).

Sin embargo, se debe esperar que otros factores tengan influencia en GPP, particularmente altas temperaturas al aumentar el estrés hídrico y el frío al inhibir reacciones metabólicas. En el ecosistemas de sabana con encinos en la serranías de la Sierra Nevada, Xu y Baldocchi (2004) encontraron que los eventos de precipitación tienen un impacto mayor que la cantidad total de precipitación en GPP, esto es debido a que la temporada de crecimiento es en la temporada fría y húmeda cuando la absorción de carbono y la respiración se limitan por las bajas temperaturas, no por la humedad del suelo, y determinan la longitud de las estaciones.

La suma de ET de cada año (Fig. 10b) muestra la cantidad de agua que evaporó y transpiró el ecosistema, la cual es $\sim 411.3 \text{ mm a}^{-1}$ para el año que presentó la mayor precipitación (2010) y 337.46 mm a^{-1} en promedio. A pesar de la prolongada estación seca de cada año el sistema total no deja de evapotranspirar y los efectos de lluvias mayores a las normales suelen ser una fuente de ET para el siguiente año. Así, el año 2011 tuvo una precipitación normal y una ET de $\sim 387 \text{ mm a}^{-1}$ pero esta ET puede deberse en parte a la lluvia de 2010. Otros ecosistemas semiáridos se han presentado con valores más bajos por un 25%: en el desierto de Chihuahua, Nuevo México, se tiene una ET en promedio de 299 mm a^{-1} y obtuvieron una ET de 310 mm a^{-1} (Kurc y Small, 2004b) y en el occidente de Australia de 349 mm a^{-1} (Mitchell *et al.*, 2009).

En los ecosistemas áridos y semiáridos, con cantidades mayores de precipitación, se estimularía la GPP más que la ET, por lo que se incrementaría la WUE anual (Fig. 11: Niu *et al.*, 2011). En el presente caso, a nivel anual, la precipitación pudo explicar 86% de los cambios en GPP, mientras que las relaciones con ET y WUE podrían ser buenas (y ambas positivas) pero en la forma no lineal, a diferencia de GPP. Al seguir acumulándose los registros en El Mogor, se obtendría una mayor confianza en modelos estadísticos alternativos, además de una mayor riqueza de anomalías a varias escalas de tiempo para investigación de los forzamientos.

6.5 Regresión lineal múltiple

La forma en que la WUE del ecosistema es afectado por la variación temporal es un tema de investigación de importancia actualmente (Keenan *et al.*, 2013; Medlyn y De Kauwe, 2013). El análisis de regresión múltiple indica que la variable que más frecuentemente determina los cambios en WUE es la VPD. WUE decrece cuando la VPD aumenta (Tabla 5), estos resultados son similares a los de otros estudios (Taylor *et al.*, 1983; Law *et al.*, 2002; Ponton *et al.*, 2006; Kuglitsch y Reichstein, 2008; Yang *et al.*, 2010). La VPD afecta principalmente la transpiración y no tanto la fotosíntesis en un ecosistema de pastizales (Hu *et al.*, 2008), pero se esperaría mayor control estomático con mayor VPD y es de notar el contraste de este resultado con el aumento de WUE en la temporada de secas.

Los signos que presentaron los parámetros asociados a la radiación fueron positivos en las dos temporadas húmedas en las cuales este factor resultó significativo, mientras fue negativo en dos de tres temporadas secas. El efecto anterior se ha notado en otros estudios (Hu *et al.*, 2008; Law *et al.*, 2002; F.-H. Zhao *et al.*, 2007). La respiración del suelo tiene una influencia muy importante en el proceso de intercambio de CO₂ y es muy sensible a los cambios en la radiación como también a la humedad del suelo (Leon *et al.*, 2014). Con un incremento en la radiación, la respiración se va incrementar rápidamente, lo cual va a contrarrestar el carbono ganado por fotosíntesis (GPP) y reducir el carbón neto absorbido (NEE), lo cual reducirá la WUE.

Los resultados de la regresión muestran que existe una relación entre la WUE, la precipitación y la humedad en el suelo (Tabla 5). La precipitación tiene un efecto positivo en la WUE por lo que a mayor PPT se tendrá una mayor eficiencia que dependerá de la cantidad del agua que hay en el suelo pues el SWC tiene una relación negativa, por lo que aumentara la ET, disminuyendo la WUE.

Es interesante observar que la relación de WUE con SWC cambia con la profundidad a que se mide SWC, aún sin considerar el saprolito. Se sugiere que la capa más superficial sea de evaporación y que la contribución de SWC a GPP aumenta con la profundidad.

6.8 Conclusiones

Se concluye que el ecosistema incrementa significativamente la eficiencia del uso del agua en respuesta a las sequías, probablemente por cierre de los estomas en relación con VPD alto. Los papeles de la precipitación en si y de SWC también son apreciables o menos frecuentes. Se sugiere realizar estudios a escalas de tiempo menores para esclarecer estos efectos: de horas a días para VPD y de días a semanas para precipitación y SWC. La alta variabilidad de WUE a corto plazo probablemente refleja la variabilidad del estado del tiempo.

A pesar de estar sujeto a estaciones de lluvias entre muy débiles y moderadas y de secas muy extendidas, el sistema durante todos los años se mantiene capturando CO₂. El ecosistema presentó evapotranspiración durante todo el período de estudio a pesar de la escasez del agua de lluvia, por lo que se concluye que la infiltración profunda es importante y poco frecuente. Los datos de SWC y GPP sugieren que esa infiltración es importante para la vegetación, particularmente a lo largo del año, aunque no queda claro todavía si la GPP de la temporada de lluvias se sostiene del SWC del suelo somero o de mayor profundidad.

Un resultado principal sin no sorprendente es que la GPP y ET anuales están correlacionados positivamente con la precipitación anual, la cual varía año con año provocando cambios en la productividad y gasto del ecosistema. El promedio de la

WUE no tuvo relación fuerte con la precipitación entre estos seis años; sugerimos que se tiene que reconsiderar al menos la forma esperada para esta relación si no también la escala de tiempo apropiado para resumir WUE.. La aclimatización a plazo puede explicarse por las adaptaciones de este tipo de vegetación.

No obstante, para la suma estacional no existe una correlación entre la precipitación y GPP, ET o WUE, por lo que se concluye que la actividad de la vegetación tiene un patrones temporales que no se separan entre las estaciones definidas. Además, el desfase de temperatura y humedad no da pauta para un modelo sencillo de pulso y respuesta.

En general los modelos con múltiples factores afectando al WUE fueron suficientemente congruentes y a la vez diversos en su estructura como para merecer y requerir mayor atención. VPD, radiación, precipitación contenido volumétrico del agua en el suelo y temperatura tuvieron relevancia. Sin embargo, la respuesta del ciclo del agua y carbono a los cambios fisiológicos y ambientales es compleja y representa un gran reto para los hidrólogos y ecologistas.

Literatura citada

- Amiro, B., (2009). Flux Letter. 2(4), 19–21.
- Asner, G. P., Archer, S., Hughes, R. F., Ansley, R. J., and Wessman, C. a. (2003). Net changes in regional woody vegetation cover and carbon storage in Texas Drylands, 1937-1999. *Global Change Biology*, 9(3), 316–335.
- Beer, C., Ciais, P., Reichstein, M., Baldocchi, D., Law, B. E., Papale, D., ... Wohlfahrt, G. (2009). Temporal and among-site variability of inherent water use efficiency at the ecosystem level. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(2).
- Bell, T. W., Menzer, O., Troyo-Diéquez, E., and Oechel, W. C. (2012). Carbon dioxide exchange over multiple temporal scales in an arid shrub ecosystem near La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Global Change Biology*, 18(8), 2570–2582.
- Burba, G. (2013). *Eddy covariance method for Scientific, Industrial, Agricultural and Regulatory Applications*. *eoearth.org* (p. 331).
- Canadell, J., and Zedler, P. (1995). Underground Structures of Woody Plants in Mediterranean Ecosystems of Australia, California, and Chile. In M. K. Arroyo, P. Zedler, & M. Fox (Eds.), *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California, and Australia SE - 8* (Vol. 108, pp. 177–210). Springer New York.
- Carbone, M. S., Park Williams, A., Ambrose, A. R., Boot, C. M., Bradley, E. S., Dawson, T. E., ... and Still, C. J. (2013). Cloud shading and fog drip influence the metabolism of a coastal pine ecosystem. *Global change biology*, 19(2), 484-497.
- Cavazos, T., and Arriaga-Ramírez, S. (2012). Downscaled Climate Change Scenarios for Baja California and the North American Monsoon during the Twenty-First Century. *Journal of Climate*, 25(17), 5904–5915.
- Cavazos, T., and Rivas, D. (2004). Variability of extreme precipitation events in. *Climate Research*, 25(3), 229–242.
- Christensen, J., Carter, T., Rummukainen, M., and Amanatidis, G. (2007). Evaluating the performance and utility of regional climate models: the PRUDENCE project. *Climatic Change*, 81(1), 1–6.
- Diffenbaugh, N. S., Giorgi, F., and Pal, J. S. (2008). Climate change hotspots in the United States. *Geophysical Research Letters*, 35(16), L16709.

- Domingo, F., Serrano-Ortiz, P., Were, A., Villagarcía, L., García, M., Ramírez, D. A., ... and Oyonarte, C. (2011). Carbon and water exchange in semiarid ecosystems in SE Spain. *Journal of Arid Environments*, 75(12), 1271-1281.
- Falge, E., Baldocchi, D., and Tenhunen, J. (2002a). Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest ...*, 113(1-4), 53–74.
- Falge, E., Baldocchi, D., and Tenhunen, J. (2002b). Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest ...*, 113(April), 53–74.
- Francisco-Vizcaíno, E., and Sosa-Ramirez, J. (1997). Soil properties and nutrient relations in burned and unburned Mediterranean-climate shrublands of Baja California, Mexico. *Acta Oecologica*, 18(4), 503–517.
- Garbulsky, M. F., Peñuelas, J., Papale, D., and Filella, I. (2008). Remote estimation of carbon dioxide uptake by a Mediterranean forest. *Global Change Biology*, 14(12), 2860–2867.
- Geist, H., and Lambin, E. (2004). Dynamic causal patterns of desertification. *Bioscience*, 54(9), 817–829.
- Golley, F., Odum, H. T., and Wilson, R. F. (1962). The Structure and Metabolism of a Puerto Rican Red Mangrove Forest in May. *Ecology*, 43(1), pp. 9–19.
- Graham, R. C., Anderson, M. A., Sternberg, P. D., Tice, K. R., and Schoeneberger, P. J. (1997). Morphology, porosity, and hydraulic conductivity of weathered granitic bedrock and overlying soils. *Soil Science Society of America Journal*, 61(2), 516–522.
- Heisler-White, J. L., Knapp, A. K., and Kelly, E. F. (2008). Increasing precipitation event size increases aboveground net primary productivity in a semi-arid grassland. *Oecologia*, 158(1), 129–40.
- Hibbard, K. a., Law, B. E., Reichstein, M., and Sulzman, J. (2005). An analysis of soil respiration across northern hemisphere temperate ecosystems. *Biogeochemistry*, 73(1), 29–70.
- Hsieh, C. I., Katul, G., and Chi, T. W. (2000). An approximate analytical model for footprint estimation of scalar fluxes in thermally stratified atmospheric flows. *Advances in Water Resources*, 23(7), 765-772.
- Hu, Z., Yu, G., Fu, Y., Sun, X., Li, Y., Shi, P., ... Zheng, Z. (2008). Effects of vegetation control on ecosystem water use efficiency within and among four grassland ecosystems in China. *Global Change Biology*, 14(7), 1609–1619.

- Huenneke, L. F., Anderson, J. P., Remmenga, M., and Schlesinger, W. H. (2002). Desertification alters patterns of aboveground net primary production in Chihuahuan ecosystems. *Global Change Biology*, 8(3), 247-264.
- Huxman, T. E., Snyder, K. a, Tissue, D., Leffler, a J., Ogle, K., Pockman, W. T., ... Schwinning, S. (2004). Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, 141(2), 254–68.
- INEGI. (2005). *Guía para la interpretación de cartografía uso del suelo y vegetación : Escala 1:2500 : serie III. diariooficial.gvamundial.com.mx* (p. 77).
- Johnson-Maynard, J., Anderson, M. A., Green, S., and Graham, R. C. (1994). Physical and hydraulic properties of weathered granitic rock in southern California. *Soil Science*, 158(5), 375–380.
- Jung, M., Reichstein, M., Ciais, P., Seneviratne, S. I., Sheffield, J., Goulden, M. L., ... Zhang, K. (2010). Recent decline in the global land evapotranspiration trend due to limited moisture supply. *Nature*, 467(7318), 951–4.
- Keenan, T. F., Hollinger, D. Y., Bohrer, G., Dragoni, D., Munger, J. W., Schmid, H. P., and Richardson, A. D. (2013). Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature*, 499(7458), 324–7.
- Knapp, A. K., and Smith, M. D. (2001). Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 291(5503), 481–484.
- Köppen, W. (1936). *Das Geographische System der Klimate, Handbuch der Klimatologie W. Köppen, R. Geiger*. C-1–C-44, Gebruder Borntraeger, Berlin.
- Kotani, A., Kononov, A. V., Ohta, T., and Maximov, T. C. (2014). Temporal variations in the linkage between the net ecosystem exchange of water vapour and CO₂ over boreal forests in eastern Siberia. *Ecohydrology*, 7(2), 209-225.
- Kuglitsch, F. G., Reichstein, M., Beer, C., Carrara, A., Ceulemans, R., Granier, A., ... and Valentini, R. (2008). Characterisation of ecosystem water-use efficiency of european forests from eddy covariance measurements. *Biogeosciences Discussions*, 5(6), 4481-4519.
- Kummerow, J., Montenegro, G., and Krause, D. (1981). *Biomass, phenology, and growth* (pp. 69-96). Springer New York.
- Kurc, S. A., and Small, E. E. (2004). Dynamics of evapotranspiration in semiarid grassland and shrubland ecosystems during the summer monsoon season, central New Mexico. *Water Resources Research*, 40(9).
- Kurc, S. A., and Small, E. E. (2004b). Dynamics of evapotranspiration in semiarid grassland and shrubland ecosystems during the summer monsoon season, central New Mexico. *Water Resources Research*, 40(9).

- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science (New York, N.Y.)*, 304(5677), 1623–7.
- Law, B. ., Falge, E., Gu, L., and Baldocchi, D. . (2002). Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest*, 113(1-4), 97–120.
- Leon, E., Vargas, R., Bullock, S., Lopez, E., Panosso, A. R., and La Scala, N. (2014). Hot spots, hot moments, and spatio-temporal controls on soil CO₂ efflux in a water-limited ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 77, 12–21.
- Lloyd, J., and Taylor, J. A. (1994). On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 315–323.
- Luo, H., Oechel, W. C., Hastings, S. J., Zulueta, R., Qian, Y., and Kwon, H. (2007). Mature semiarid chaparral ecosystems can be a significant sink for atmospheric carbon dioxide. *Global Change Biology*, 13(2), 386–396.
- Ma, S., Baldocchi, D. D., Xu, L., and Hehn, T. (2007). Inter-annual variability in carbon dioxide exchange of an oak/grass savanna and open grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology*, 147(3-4), 157–171.
- Martínez-Yrizar, A., Felger, R. S., and Búrquez, A. L. B. E. R. T. O. (2010). Los ecosistemas terrestres: un diverso capital natural. *Molina-F., F. y TR Van Devender (eds.), Diversidad biológica de Sonora, Universidad Nacional Autónoma de México, Hermosillo*, 129-156.
- Massman, W. J. (2000). A simple method for estimating frequency response corrections for eddy covariance systems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 104(3), 185–198.
- Medlyn, B., and De Kauwe, M. (2013). Biogeochemistry: Carbon dioxide and water use in forests. *Nature*, 499(7458), 287–289. Retrieved from
- Miller, P. C. (1981). Resource Use by Chaparral and Matorral. *Ecological Studies*, 39, pp 369–407.
- Mitchell, P. J., Veneklaas, E., Lambers, H., and Burgess, S. S. O. (2009). Partitioning of evapotranspiration in a semi-arid eucalypt woodland in south-western Australia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(1), 25–37.
- Moureaux, C., Debacq, A., Hoyaux, J., Suleau, M., Tourneur, D., Vancutsem, F., ... Aubinet, M. (2008). Carbon balance assessment of a Belgian winter wheat crop (*Triticum aestivum* L.). *Global Change Biology*, 14(6), 1353–1366.
- Niu, S., Xing, X., Zhang, Z., Xia, J., Zhou, X., Song, B., ... Wan, S. (2011). Water-use efficiency in response to climate change: from leaf to ecosystem in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 17(2), 1073–1082.

- Nobel, P. S. (2009). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology* (p. 600). Academic Press.
- Otieno, D. O., Wartinger, M., Nishiwaki, a., Hussain, M. Z., Muhr, J., Borken, W., and Lischeid, G. (2009). Responses of CO₂ Exchange and Primary Production of the Ecosystem Components to Environmental Changes in a Mountain Peatland. *Ecosystems*, 12(4), 590–603.
- Ponce Campos, G. E., Moran, M. S., Huete, A., Zhang, Y., Bresloff, C., Huxman, T. E., Starks, P. J. (2013). Ecosystem resilience despite large-scale altered hydroclimatic conditions. *Nature*, 494(7437), 349–52.
- Ponton, S., Flanagan, L. B., Alstad, K. P., Johnson, B. G., Morgenstern, K., Kljun, N., ... Barr, A. G. (2006). Comparison of ecosystem water-use efficiency among Douglas-fir forest, aspen forest and grassland using eddy covariance and carbon isotope techniques. *Global Change Biology*, 12(2), 294–310.
- Raz-Yaseef, N., Yakir, D., Schiller, G., and Cohen, S. (2012). Dynamics of evapotranspiration partitioning in a semi-arid forest as affected by temporal rainfall patterns. *Agricultural and Forest Meteorology*, 157, 77–85.
- Reichstein, M., Falge, E., Baldocchi, D., Papale, D., Aubinet, M., Berbigier, P., ... Valentini, R. (2005). On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology*, 11(9), 1424–1439.
- Renée Brooks, J., Barnard, H. R., Coulombe, R., and McDonnell, J. J. (2009). Ecohydrologic separation of water between trees and streams in a Mediterranean climate. *Nature Geoscience*, 3(2), 100–104.
- Roxburgh, S. H., Berry, S. L., Buckley, T. N., Barnes, B., and Roderick, M. L. (2005). What is NPP? Inconsistent accounting of respiratory fluxes in the definition of net primary production. *Functional Ecology*, 19(3), 378-382.
- Sala, O., Parton, W., Joyce, L., and Lauenroth, W. (1988). Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69(1), 40–45.
- Saurer, M., Spahni, R., Frank, D. C., Joos, F., Leuenberger, M., Loader, N. J., ... and Young, G. H. (2014). Spatial variability and temporal trends in water-use efficiency of European forests. *Global change biology*, 20(12), 3700-3712.
- Schlesinger, W. H., Reynolds, J. F., Cunningham, G. L., Huenneke, L. F., Jarrell, W. M., Virginia, R. A., and Whitford, W. G. (1990). Biological feedbacks in global desertification. *Science(Washington)*, 247(4946), 1043-1048.
- Schmid, H. P. (1994). Source areas for scalars and scalar fluxes. *Boundary-Layer Meteorology*, 67(3), 293–318.

- Schwartz, M. L., and Notini, J. (1994). *Desertification and migration: Mexico and the United States*. San Francisco, CA: US Commission on Immigration Reform.
- Seely, M. K., and Louw, G. N. (1980). First approximation of the effects of rainfall on the ecology and energetics of a Namib Desert dune ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 3(1), 25–54.
- SEMARNAT. (2005). *El medio ambiente en México 2005: En resumen* (p. 107).
- Sims, D. A., Rahman, A. F., Cordova, V. D., El-Masri, B. Z., Baldocchi, D. D., Flanagan, L. B., ... and Xu, L. (2006). On the use of MODIS EVI to assess gross primary productivity of North American ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences (2005–2012)*, 111(G4).
- Sims, D., Rahman, a, Cordova, V., Elmasri, B., Baldocchi, D., Bolstad, P., ... Misson, L. (2008). A new model of gross primary productivity for North American ecosystems based solely on the enhanced vegetation index and land surface temperature from MODIS. *Remote Sensing of Environment*, 112(4), 1633–1646.
- Swinbank, W. C. (1951). The measurement of vertical transfer of heat and water vapor by eddies in the lower atmosphere. *Journal of Meteorology*, 8(3), 135-145.
- Taylor, H. M., Wayne, J. R., and Thomas, S. R. (1983). Efficient water use in crop production: research or re-search?
- Thomey, M. L., Collins, S. L., Vargas, R., Johnson, J. E., Brown, R. F., Natvig, D. O., and Friggens, M. T. (2011). Effect of precipitation variability on net primary production and soil respiration in a Chihuahuan Desert grassland. *Global Change Biology*, 17(4), 1505–1515.
- Tubiello, F., Lin, G., Druitt, J. ., and Marino, B. (1999). Ecosystem-level evapotranspiration and water-use efficiency in the desert biome of Biosphere 2. *Ecological Engineering*, 13(1-4), 263–271.
- Turner, D. P., Ritts, W. D., Cohen, W. B., Gower, S. T., Running, S. W., Zhao, M., ... Ahl, D. E. (2006). Evaluation of MODIS NPP and GPP products across multiple biomes. *Remote Sensing of Environment*, 102(3-4), 282–292.
- Turner, D. P., Ritts, W. D., Cohen, W. B., Maeirsperger, T. K., Gower, S. T., Kirschbaum, A. a., ... Gamon, J. a. (2005). Site-level evaluation of satellite-based global terrestrial gross primary production and net primary production monitoring. *Global Change Biology*, 11(4), 666–684.
- Twine, T. E., Kustas, W. P., Norman, J. M., Cook, D. R., Houser, P. R., Meyers, T. P., ... Wesely, M. L. (2000). Correcting eddy-covariance flux underestimates over a grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 103(3), 279–300.

- Vankat, J. (2013). *Vegetation dynamics on the mountains and plateaus of the American Southwest* (Vol. 8). Springer.
- Vargas, R., Loescher, H. W., Arredondo, T., Huber-Sannwald, E., Lara-Lara, R., and Yépez, E. A. (2012). Opportunities for advancing carbon cycle science in Mexico: toward a continental scale understanding. *Environmental Science & Policy*, 21(0), 84–93.
- Vargas, R., Yépez, E. A., Andrade, J. L., Ángeles, G., Arredondo, T., Castellanos, A. E., ... and Watts, C. (2013). Progress and opportunities for monitoring greenhouse gases fluxes in Mexican ecosystems: the MexFlux network. *Atmósfera*, 26(3), 326–336.
- Verbeeck, H., Samson, R., Granier, A., Montpied, P., and Lemeur, R. (2008). Multi-year model analysis of GPP in a temperate beech forest in France. *Ecological Modelling*, 210(1-2), 85–103.
- Vickers, D., Thomas, C. K., Pettijohn, C., Martin, J. G., and Law, B. E. (2012). Five years of carbon fluxes and inherent water-use efficiency at two semi-arid pine forests with different disturbance histories. *Tellus B*, 64.
- Villareal Rodríguez, S. (2012). *Variabilidad interanual de la evapotranspiración en dos ecosistemas semiáridos con patrones de precipitación distintos*.
- Vourlitis, G. L., Pasquini, S. C., and Mustard, R. (2009). Effects of Dry-Season N Input on the Productivity and N Storage of Mediterranean-Type Shrublands. *Ecosystems*, 12(3), 473–488.
- Webb, E. K., Pearman, G. I., and Leuning, R. (1980). Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapour transfer. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 106(447), 85–100.
- Wilson, K., Goldstein, A., Falge, E., Aubinet, M., Baldocchi, D., Berbigier, P., ... Verma, S. (2002). Energy balance closure at FLUXNET sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113(1-4), 223–243.
- Wolf, S., Eugster, W., Ammann, C., Häni, M., Zielis, S., Hiller, R., and Buchmann, N. (2013). Contrasting response of grassland versus forest carbon and water fluxes to spring drought in Switzerland. *Environmental Research Letters*, 8(3), 035007.
- Xiao, X., Zhang, Q., and Hollinger, D. (2005). Modeling gross primary production of an evergreen needleleaf forest using MODIS and climate data. *Ecological ...*, 15(3), 954–969.
- Xiao, X., Zhang, Q., Saleska, S., Hutya, L., De Camargo, P., Wofsy, S., ... Moore, B. (2005). Satellite-based modeling of gross primary production in a seasonally moist tropical evergreen forest. *Remote Sensing of Environment*, 94(1), 105–122.

- Xu, L., and Baldocchi, D. D. (2004). Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123(1-2), 79–96.
- Yang, B., Pallardy, S. G., Meyers, T. P., Gu, L.-H., Hanson, P. J., Wullschleger, S. D., ... Sluss, D. W. (2010). Environmental controls on water use efficiency during severe drought in an Ozark Forest in Missouri, USA. *Global Change Biology*, 16(8), 2252–2271.
- Yang, Y., Fang, J., Ma, W., and Wang, W. (2008). Relationship between variability in aboveground net primary production and precipitation in global grasslands. *Geophysical Research Letters*, 35(23), L23710.
- Zaytsev, O., Cervantes-Duarte, R., Montante, O., and Gallegos-Garcia, A. (2003). Coastal upwelling activity on the Pacific shelf of the Baja California Peninsula. *Journal of oceanography*, 59(4), 489-502.
- Zhao, F.-H., Yu, G.-R., Li, S.-G., Ren, C.-Y., Sun, X.-M., Mi, N., ... Ouyang, Z. (2007). Canopy water use efficiency of winter wheat in the North China Plain. *Agricultural Water Management*, 93(3), 99–108.
- Zhao, L., Xia, J., Xu, C., Wang, Z., Sobkowiak, L., and Long, C. (2013). Evapotranspiration estimation methods in hydrological models. *Journal of Geographical Sciences*, 23(2), 359–369.