



UNIVERSIDAD DE SONORA

**DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y
TECNOLÓGICAS**

POSGRADO EN BIOCIENCIAS

**EL PAPEL DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL
DE PLANTAS EN EL FUNCIONAMIENTO Y
PROVISIÓN DE SERVICIOS DE ECOSISTEMAS
DE LA REGION CENTRO DE SONORA**

TESIS

Para obtener el grado de:

MAESTRO EN BIOCIENCIAS

Presenta:

CESAR HINOJO HINOJO

Hermosillo, Sonora, México

12 de Agosto de 2013

Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



“El saber de mis hijos
hará mi grandeza”



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess



UNIVERSIDAD DE SONORA
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS

POSGRADO EN BIOCENCIAS

EL PAPEL DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE PLANTAS
EN EL FUNCIONAMIENTO Y PROVISIÓN DE SERVICIOS
DE ECOSISTEMAS DE LA REGIÓN CENTRO DE SONORA

T E S I S

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN BIOCENCIAS
presenta:

CÉSAR HINOJO HINOJO

Hermosillo, Sonora.

Agosto del 2013.

EL PAPEL DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE PLANTAS EN EL
FUNCIONAMIENTO Y PROVISIÓN DE SERVICIOS DE ECOSISTEMAS DE LA
REGIÓN CENTRO DE SONORA

T E S I S

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN BIOCENCIAS

presenta:

CÉSAR HINOJO HINOJO

Hermosillo, Sonora

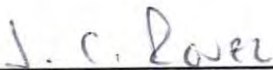
Agosto del 2013

APROBACIÓN

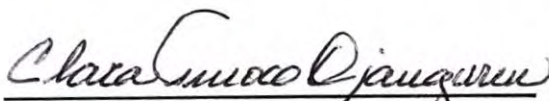
Los miembros del Comité designado para revisar la tesis intitulada “El papel de la diversidad funcional de plantas en el funcionamiento y provisión de servicios de ecosistemas de la región Centro de Sonora” presentada por el Biol. César Hinojo Hinojo, la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Maestro en Biociencias con especialidad en Ecología y Sustentabilidad de Zonas Áridas



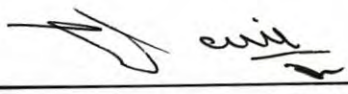
Dr. Alejandro E. Castellanos Villegas
Asesor



Dr. Julio C. Rodriguez
Sinodal



Dra. Clara L. Tinoco Ojanguen
Sinodal



Dr. José R. Romo León
Sinodal

DEDICATORIA

A Todo

...
Pero un más a:

Mi familia, Reynaldo, Raquel, Raquel, Carlos, Adriana, Daí, Abram, Pablo, Camilo, Carlitos, Andrea, Max, Negra, Cuqui, Tortuga 1 y 2, Plátano, Bosque y N gatos, Caracoles, Plantas, etc.

Ya somos muchos. Pero todo momento bueno o no tan bueno es agradable con ustedes

a Bo: Laura Veronica Arvizu Valenzuela
Tus cachetes y todo tu ser siguen siendo mi inspiración y alegría
Gracias por toda ti

A Alejandro E. Castellanos Villegas
por una interesante etapa más, su confianza y su fé

A mis amigos, Los Ecofisiólogos, Los Naturales, Los Sarras, Los Posgreid, Los Abstractos, La Banda, Club Cultural de la Cerveza, Los Plantologos, Biologos, y los demás que son parte de mi, de este escrito y toda mi persona

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por financiar mis estudios de maestría, y por su apoyo al proyecto CB61865.

A la Universidad de Sonora, La División de Ciencias Biológicas y de la Salud, al Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (DICTUS), al Posgrado en Biociencias, por nuevamente permitirme realizar mis estudios, ahora en la etapa de maestría, pero también por su apoyo económico para la asistencia a congresos y cursos durante este periodo.

Al Comité de este trabajo de tesis, integrado por Alejandro E. Castellanos Villegas, Julio Cesar Rodriguez, José Raul Romo, Clara L. Tinoco Ojanguren, por su guía, consejos, tiempo y por que me han brindado su amistad por años.

A Alejandro E. Castellanos Villegas, por ser de nuevo mi director de tesis, y por toda la confianza y oportunidades que me da para seguir creciendo académicamente y como persona, y por seguir compartirme su amistad y su sabiduría.

Nuevamente a Julio C. Rodriguez, por su apoyo durante la instalación de la torre micrometeorológica. Además, por su incondicional apoyo y amistad durante cada etapa de mi aprendizaje en la maestría.

A Josué Delgado Balvuenza, por su participación en la programación de la torre y su asesoría durante las etapas iniciales de este estudio.

A María Eugenia Gonzales del Castillo, Elí R. Perez Ruiz, y al equipo del 5th Summer Course in Flux Measurements and Advance Modeling, por sus enseñanzas y consejos en la técnica de *eddy covariance*.

Al Ing. Luis Sierra, propietario del rancho El Churi, donde se llevo a cabo esta investigación, y al personal que ahí labora, por permitirnos trabajar en su predio y brindarnos diversas facilidades.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, por su apoyo durante el trabajo de campo y laboratorio, y por compartir conmigo sus experiencias y por su amistad.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
ÍNDICE DE FIGURAS	3
ÍNDICE DE TABLAS	5
I. INTRODUCCIÓN	7
II. ANTECEDENTES	11
II. 1. Servicios de los ecosistemas	11
II. 1. 1. Servicios de los ecosistemas en las zonas áridas y semiáridas de Sonora y del mundo	12
II. 2. Funcionamiento de ecosistemas	16
II. 2. 1. Funcionamiento de ecosistemas áridos y semiáridos	16
II. 3. Atributos funcionales, diversidad funcional y el papel de la biodiversidad en el funcionamiento y provisión de servicios de ecosistemas	18
II. 4. Medición de flujos del ecosistema como una medida de funcionamiento	19
II. 4. 1. Redes de medición e investigación de flujos del ecosistema	21
III. HIPÓTESIS	23
IV. OBJETIVOS	25
IV. 1. Objetivo general	25
IV. 2. Objetivos específicos	25
V. METODOLOGÍA	27
V. 1. Sitios de estudio	27
V. 2. Caracterización de la flora y la vegetación	27
V. 3. Caracterización de atributos funcionales y diversidad funcional	28
V. 4. Medición de flujos del ecosistema sabana de buffel	30
VI. RESULTADOS	33
VI. 1. Composición y estructura en el matorral y en la sabana	33

VI. 2. Fenología de la vegetación de la sabana	33
VI. 3. Caracterización de los atributos funcionales y respuestas ecofisiológicas de las especies dominantes	34
VI. 4. Estacionalidad en las condiciones meteorológicas	38
VI. 5. Flujos de agua y carbono en la sabana	41
VI. 5. 1. Flujos diarios de CO ₂	41
VI. 5. 2. Dinámica mensual y estacional de los flujos de CO ₂ y agua	45
VI. 5. 3. Curso diurno de los flujos de CO ₂ y agua en diferentes temporadas del año	49
VI. 5. 4. Cierre del balance de energía en la sabana	51
VIII. DISCUSIÓN	53
VII. 1. Validez de las mediciones de flujos	53
VII. 2. Valores de los flujos anuales de la sabana e importancia de las zonas áridas	54
VII. 3. Estacionalidad del ecosistema sabana y su relación a la estacionalidad climática en el Desierto Sonorense	56
VII. 4. El papel de la estructura y composición de la vegetación en la captura de carbono de la sabana	58
VII. 5. Posibles cambios en funcionamiento y provisión de servicios con la transformación de los ecosistemas naturales	60
VIII. CONCLUSIONES	65
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	67
X. APÉNDICE	75
X. 1. Figura 19. Caracterización de la cobertura de la vegetación en el matorral y en la sabana.	75
X. 2. Tabla 8. Parámetros medidos en los flujos del ecosistema y simbología usada	76
X. 3. Tabla 9. Atributos funcionales medidos y otros parámetros ecofisiológicos, simbología usada y unidades	76

RESUMEN

En Sonora, el establecimiento de sabanas de zacate buffel (*Pennisetum ciliare*), dominadas por esta especie exótica e invasora, cuyo fin es incrementar la capacidad de agostadero, ha transformado la estructura y composición de la vegetación natural en 5-10% de la superficie del estado en éste, un ecosistema inducido. Esto ha ocurrido mayormente en las zonas áridas y semiáridas de la Región Centro de Sonora, donde desde mediados del siglo XX se ha apoyado la implementación de estas sabanas, sin contemplar sus posibles consecuencias ecológicas de esta transformación. En el presente trabajo se estudiaron los cambios que ocurren en la diversidad funcional de plantas al transformar un matorral subtropical natural a sabana de zacate buffel, para así determinar posibles consecuencias en el funcionamiento y provisión de servicios de soporte y regulación de estos ecosistemas. Además, en un sitio con vegetación de sabana se instaló una torre micrometeorológica para determinar los flujos de CO₂ y agua entre el ecosistema y la atmósfera, como manera de cuantificar su funcionamiento y provisión de servicios. Se encontró que la transformación de la vegetación natural a sabana disminuye la representación en cuanto a número de especies de entre el 37-100% de 4 de los 6 tipos funcionales, y 5.6-100% de la cobertura en todos ellos, con posibles consecuencias en cambios en el balance y secuestro de carbono, productividad primaria y uso de agua de estos ecosistemas. Para la sabana se reporta la estacionalidad en sus flujos de CO₂ y agua, y su relación a procesos climáticos y fenológicos. Además se encontró que ésta representó un sumidero de CO₂ y fuente de agua a la atmósfera de magnitud comparable con pastizales y otros ecosistemas templados durante el 2012, siendo así un importante proveedor de los servicios de regulación climática y atmosférica en ese año.

ABSTRACT

In Sonora, the establishment of buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) savannas, dominated by this exotic and invasive species, and which purpose is to increase its carrying capacity for cattle grazing, has transformed the natural vegetation structure and composition in 5-10% of the state area in this, and induced ecosystem. This has occurred mostly in the arid and semiarid lands in the Central Sonora Region, where since mid-twentieth century the implementation of these savannas has been supported, without considering possible ecologic consequences of these transformation. For this thesis work the changes in plant functional diversity that occur with the transforming of a natural subtropical shrubland to buffelgrass savanna were studied in order to determine possible consequences on the functioning and support and regulation services provisioning of these ecosystems. Also, on a site with savanna vegetation a micrometeorological tower was installed for measuring the CO₂ and water fluxes between the ecosystem and the atmosphere, as a way to quantify its functioning and services provision. It was found that the natural vegetation to savanna transformation decreases in 37-100% the species number representation of 4 of 6 functional types, and 5.6-100% of cover in all, with possible consequences on changes in carbon balance and sequestration, primary productivity and water use in these ecosystems. For the savanna the seasonality in its CO₂ and water fluxes its reported, as well as its relation to climatic and phenological processes. Additionally, it was found that this ecosystem represent an important CO₂ sink and water source to the atmosphere, in similar magnitude with grasslands and other temperate ecosystems during 2012, thus being an important provider of the climatic and atmospheric regulation services at these year.

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA		PÁGINA
1	Esquema general de la investigación	9
2	Esquema del paradigma de “Pulso-Reserva” como modelo conceptual del funcionamiento de ecosistemas áridos	17
3	Relación entre atributos funcionales y servicios del ecosistema	20
4	Distribución mundial de los sitios con torres micrometeorológicas pertenecientes a la red FLUXNET en los tipos de clima de Koeppen	22
5	Distribución de los sitios con torres micrometeorológicas en México	22
6	Valores de las especies en los dos primeros componentes principales, y contribución de los diferentes atributos funcionales	36
7	Tipos funcionales determinados de las especies que habitan en los sitios de estudio	36
8	Tendencia anual en el déficit de presión de vapor en la sabana de buffel	39
9	Tendencia anual en la temperatura del aire en la sabana de buffel	39
10	Tendencia anual en la radiación neta diaria en la sabana de buffel	40
11	Tendencia anual en el contenido volumétrico de agua en el suelo a 10 cm de profundidad para los dos sensores presentes en la sabana	40
12	Curso anual del intercambio de CO ₂ neto del ecosistema, respiración del ecosistema y productividad primaria bruta en la sabana durante el año 2012	43
13	Curso anual de NDVI e Índice de Area Foliar (LAI) obtenidos por percepción remota para los años 2011 y 2012	43
14	Comparación del intercambio neto de CO ₂ diario entre los años 2011 y 2012, abarcando el periodo desde agosto hasta final de año	44
15	Comparación de los flujos diarios entre los meses del año 2012	46
16	Comparación de la eficiencia de uso de agua diaria para la captura de carbono entre los meses del año 2012	47

17	Curso diurno promedio de flujos de CO ₂ y agua en diferentes meses del año	50
18	Cierre del balance de energía para la sabana, basado en datos diarios del 2011 y 2012	51
19	Caracterización de la cobertura de la vegetación en el matorral y en la sabana	75

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA		PÁGINA
1	Servicios de los ecosistemas de las zonas áridas y semiáridas de Sonora	15
2	Fenología de las especies con cobertura mayor al 0.5% de la sabana en cuanto a presencia de hojas verdes en las diferentes estaciones del año	34
3	Caracterización de los atributos de los diferentes tipos funcionales	37
4	Representación en número de especies y en cobertura de los tipos funcionales y sus cambios entre el ecosistema de matorral natural y la sabana de buffel	37
5	Contribución de los meses del año 2012 a los flujos de CO ₂ y agua anuales	48
6	Comparación de los datos de intercambio de CO ₂ neto del ecosistema obtenidos en este estudio para la sabana de zacate buffel con otros ecosistemas del mundo	55
7	Comparación de los datos de evapotranspiración anual obtenidos en este estudio para la sabana de zacate buffel con otros ecosistemas del mundo	55
8	Parámetros medidos en los flujos del ecosistema y simbología usada	76
9	Atributos funcionales medidos y otros parámetros ecofisiológicos, simbología usada y unidades	76

I. INTRODUCCIÓN

Virtualmente todos los ecosistemas de la Tierra han sido dramáticamente transformados por las acciones humanas y en la actualidad estos cambios ocurren a escala y ritmo sin precedentes, impactando de manera importante el funcionamiento de los ecosistemas y los servicios que estos proveen (Hassan et al., 2005; Vitousek et al., 1997). Estos impactos se deben a los cambios en la composición y abundancia de las especies, las diferencias en la manera en que adquieren, procesan e invierten recursos, así como su sensibilidad ambiental y a los cambios en la representación de los atributos de las especies (Chapin et al., 2000; Loreau et al., 2001), es decir, cambios en la diversidad funcional (Tilman, 2001).

El estado de Sonora no es la excepción. Los ecosistemas que se encuentran Región Centro del estado, que comprende un gradiente de zonas áridas y semiáridas, han sido aprovechados, explotados, modificados o transformados por un largo periodo de tiempo por actividades de ganadería extensiva (desde el siglo XVIII), cosecha de leña (desde 1900), y más recientemente para agricultura de riego (desde 1940), establecimiento de sabanas de buffel (1960) y establecimiento de UMAs (1990) (Castellanos et al., 2010). Estas actividades han modificado fuertemente la composición y estructura de estos ecosistemas (Castellanos et al., 2005; Celaya-Michel, 2010; Franklin y Molina-Freaner, 2010; Susan et al., 1997) y con éllo es probable que también su funcionamiento (Bravo-Peña, 2009; Celaya-Michel, 2010; Castellanos et al., 2010, Franklin et al., 2006). Sin embargo, muy poco se conoce del funcionamiento de las especies o ecosistemas de esta región (Castellanos, 1992; Castellanos et al., 2010).

En el caso particular de las sabanas de zacate buffel (*Pennisetum ciliare*), su establecimiento implica una transformación total del ecosistema natural, del cual se remueve prácticamente toda la cubierta vegetal para sembrar un monocultivo de esta especie exótica, que se supone es altamente productiva y resistente a la sequía, y así aumentar el rendimiento en alimento para el ganado vacuno con el fin de intensificar la actividad ganadera

(Castellanos, 2002). En las prácticas más modernas de establecimiento se mantienen algunos de los árboles y arbustos grandes, dando así el aspecto de sabana.

Recientemente se ha documentado que el establecimiento de sabanas de zacate buffel causa una pérdida de alrededor del 50% de las especies que componen la flora de los ecosistemas naturales y del 80% de la cobertura de árboles y arbustos (Franklin y Molina-Freaner, 2010, Celaya-Michel, 2010), disminuye el número de tipos funcionales de plantas (Celaya-Michel, 2010), disminución de la productividad primaria (Bravo-Peña, 2009; Franklin et al., 2006), cambios microclimáticos (Castellanos, 2002), y cambios en los reservorios de nitrógeno (Celaya-Michel, 2010). Se estima que en la actualidad estas sabanas ocupan entre el 5 y 10% de la superficie del estado de Sonora (Bravo-Peña, 2009; Burquez et al., 1996, Castellanos, 2002), por lo que es posible que estos cambios estén ocurriendo en todo este territorio. Aún así, poco se conoce sobre qué aspectos de la diversidad funcional se modifican con la transformación del ecosistema, y sobre los cambios que pudieran ocurrir en los flujos del ecosistema (carbono y agua) y particularmente en los servicios que proveen estos ecosistemas.

En el presente estudio se realizaron mediciones de los flujos de dióxido de carbono (CO_2) y agua en una sabana de zacate buffel para entender el funcionamiento de este tipo de ecosistemas en cuanto a balance de carbono y uso de agua, y como una manera de evaluar los servicios de soporte y regulación que proveen. El funcionamiento y los servicios se discuten en términos de la composición y estructura de la vegetación, los atributos funcionales (características ecofisiológicas y fenológicas) y respuestas ecofisiológicas de las especies dominantes y de la estacionalidad climática. Con este mismo enfoque se tratan de entender posibles cambios en el funcionamiento y servicios de los ecosistemas cuando la cobertura vegetal natural de los ecosistemas es transformada. El esquema general de la investigación se presenta en la Figura 1.

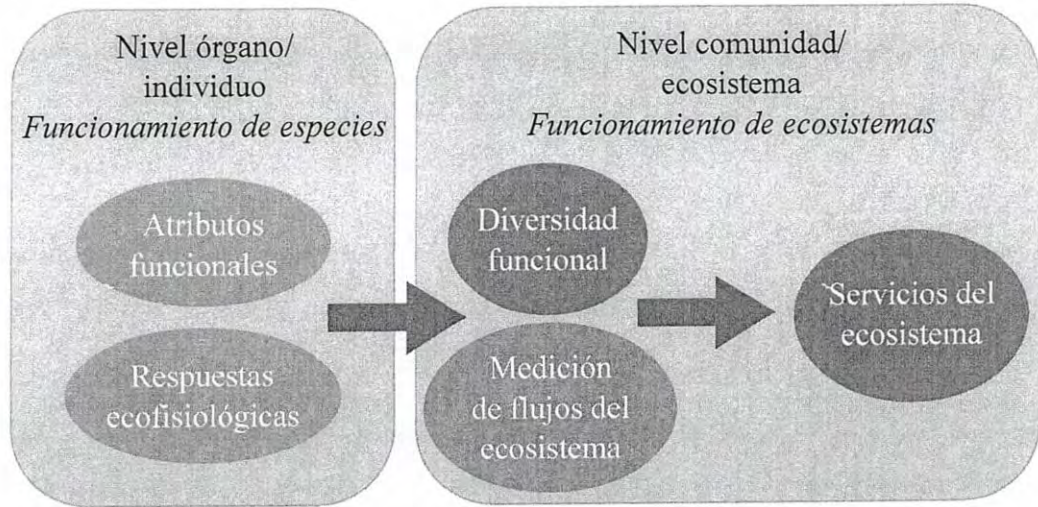


Figura 1: Esquema general de la investigación.

II. ANTECEDENTES

II. 1. Servicios de los ecosistemas

Los servicios de los ecosistemas se definen como los beneficios que los humanos obtenemos de los ecosistemas (Hassan et al., 2005). Según la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (o Millenium Ecosystem Assesment, en Hassan et al., 2005), estos servicios pueden ser de cuatro tipos:

- de **provisión**, que son los productos que los humanos obtenemos de los ecosistemas tales como alimento, agua, combustible, madera, fibras, etc.,
- de **regulación**, los que los humanos obtenemos de la regulación de los procesos de los ecosistemas, tales como el mantenimiento de la calidad del aire, del clima; del control de inundaciones, sequía, degradación y erosión de la tierra, y enfermedades humanas; purificación del agua, etc.,
- **culturales**, que son los beneficios no materiales que la gente obtiene de los ecosistemas a través del enriquecimiento espiritual, desarrollo cognitivo, reflexión, recreación, experiencias estéticas, etc., y
- de **soporte**, que son todos aquellos que se necesitan para la producción de los demás servicios, tales como la formación del suelo, ciclos de nutrientes, productividad primaria, producción de oxígeno, etc.

Los servicios que proveen los ecosistemas y la biodiversidad que los compone, son esenciales para el bienestar humano. Cada uno de estos servicios esta ligado, en diferente magnitud, a los principales componentes del bienestar humano (Hassan et al., 2005): seguridad, acceso al material básico para una buena vida (alimentos nutritivos, refugio, etc.), salud, relaciones sociales y libertad de elección y acción. Sin embargo, en la actualidad están ocurriendo cambios en la provisión de servicios que brindan los ecosistemas a nivel mundial, a un ritmo sin precedentes, en un periodo en el que la demanda por éstos es muy grande y se

debe satisfacer unos servicios a expensas de otros (Hassan et al., 2005; Vitousek et al., 1997).

Los principales agentes causantes de estos cambios son (Hassan et al., 2005):

- Indirectos: demográficos (tamaño poblacional, estructura de edad y género, distribución espacial), económicos (ingreso nacional y per cápita, políticas macroeconómicas, comercio internacional y flujos de capital), sociopolíticos (democratización, los roles de la mujer, de la sociedad civil y del sector privado, y mecanismos de disputa internacional), científicos y tecnológicos (tasas de inversión en investigación y desarrollo, tasas de adopción de nuevas tecnologías, incluyendo biotecnologías y tecnologías de la información), y culturales y religiosos (elecciones que los individuos hacen sobre qué y cuanto consumir y que valorar).
- Directos: son físicos, químicos o biológicos. Entre estos están el cambio local de uso y cobertura del terreno, introducción o remoción de especies, adaptación y uso de tecnología, insumos externos (uso de fertilizante, control de plagas e irrigación), cosecha y consumo de recursos, cambio climático y otros agentes físicos o biológicos (ej. evolución, vulcanismo, etc.).

II. 1. 1. Servicios de los ecosistemas en las zonas áridas y semiáridas

Constanza et al. (1997) realizó una valoración en términos económicos de la provisión de servicios de los mayores biomas del mundo basado en la síntesis de estudios publicados sobre este tema y en la aplicación de conceptos económicos. Este estudio concluye que el valor económico de los servicios que provee la biosfera a la humanidad es de US\$16-54 trillones (valor a 1994). El autor resalta que una de las principales limitantes en esta estimación es que varias categorías de servicios no habían sido adecuadamente estudiados para algunos biomas, entre ellos los desiertos, de los cuáles no se encontraron ningún estudio de valoración hasta esa fecha (1997).

Un esfuerzo mayor por entender las consecuencias de los cambios en los ecosistemas en el contexto de los servicios que proveen y el bienestar humano fue el de Millenium Ecosystem Assesment, proyecto iniciado en el 2001. Este realizó una síntesis sobre el estado del arte en este el tema para obtener una evaluación de la condición y tendencias de los ecosistemas y los servicios que proveen (Hassan et al., 2005). Aunque esta evaluación señala

que las zonas áridas y semiáridas son importantes en cuanto a la provisión de los servicios de regulación y provisión de agua, de forraje, bioquímicos, combustible, plantas medicinales, conservación de suelo, regulación del clima y secuestro de carbono, se presentan muy pocos datos que avalen esta importancia. La única evidencia cuantitativa que se presenta de estos servicios es que los ecosistemas áridos y semiáridos poseen una biomasa aérea baja, de 83-188 g m⁻², comparado con otros biomas, pero debido a la gran superficie que ocupan a nivel global (tomado como 41.3% de la superficie terrestre en ese estudio), constituyen el 14% de las reservas globales de carbono biótico, 27% del orgánico y 97% del inorgánico, es decir, una valoración del secuestro de carbono. Esto indica que hasta la fecha de publicación de los resultados del Millenium Ecosystem Assesment (Hassan et al., 2005), y aún hoy en día se cuenta con muy poca información sobre la provisión de servicios por ecosistemas áridos y semiáridos del mundo.

En el estado de Sonora, poco se ha estudiado sobre los servicios que proveen sus ecosistemas, así como sobre las propiedades y funcionamiento, y el papel de la biodiversidad en este funcionamiento (Castellanos 1992, Castellanos et al. 2010). Basados en estudios de diversos tipos, Martínez-Yrizar et al. (2010) realizaron una valoración subjetiva de los servicios que proveen las diferentes ecosistemas de del Estado de Sonora, la cual se muestra para los ecosistemas de zonas áridas y semiáridas de Sonora (Tabla 1). Para esta valoración, la delimitación de los ecosistemas usada se basó en clasificaciones amplias de la vegetación dominante tales como las diferentes subdivisiones del Desierto Sonorense de Shreve y Wiggins (1964) y otras. El hecho de equiparar la definición de ecosistema con la de tipo de vegetación se basa en el supuesto de que la vegetación influye fuertemente en los procesos de los ecosistemas (Martínez-Yrizar et al., 2010). Según esta valoración (Tabla 1), la mayoría de los ecosistemas áridos y semiáridos naturales de Sonora son importantes proveedores de los servicios de soporte y regulación de control de erosión, regulación de la calidad del aire, acervo de recursos genéticos, provisión de polinizadores; de los servicios de provisión de recursos de vida silvestre, recursos medicinales; y todos los servicios culturales. Además, los ecosistemas del sureste del Desierto Sonorense denominados Planicies de Sonora y Matorral Espinoso, son importantes proveedores de los servicios soporte y regulación de

almacenamiento de carbono, recarga de acuíferos, regeneración de fertilidad del suelo; de los servicios de provisión de abastecimiento de agua, recursos forestales y recursos forrajeros. Sin embargo, las sabanas de zacate buffel aparentemente solo son importantes en cuanto al servicio de provisión de recursos forrajeros, y prácticamente no proveen otro servicio (Tabla 1). Así, el cambio de uso de suelo de ganadería extensiva a intensiva y en cubierta vegetal de matorral xerófilo a sabana inducida causa presuntamente pérdida en todos los servicios del ecosistema a expensas de ganar solo este aprovechable para la actividad ganadera. Según diversas estimaciones (Bravo-Peña, 2009; Búrquez et al., 1996, Castellanos et al. 2002) entre el 5.4 y el 10% de la superficie del estado de Sonora se ha transformado a sabana de zacate buffel, principalmente hacia las subdivisiones de las Planicies de Sonora y el Matorral Espinoso (Castellanos et al. 2002). De esta manera y según los datos de la Tabla 1, toda esta pérdida de servicios de los ecosistemas naturales a expensa de los aprovechables por la ganadería es posible que estén ocurriendo en una gran parte del territorio del estado, en un área en constante expansión. Aún así, los intentos por cuantificar la provisión de servicios de los ecosistemas áridos y semiáridos de Sonora y del mundo han sido prácticamente nulos por lo que su valor real aún se desconoce.

La valoración de los servicios que proveen los ecosistemas sonorenses según Martínez-Yrizar et al., (2010), representa los primeros intentos en su tipo para el estado. Sin embargo, esta valoración de los servicios es cualitativa, y no se especifica el significado de la escala usada para ello ni ningún detalle que la justifique, por lo cual ésta resulta ser aparentemente una valoración bastante subjetiva. En cambio, debería ser una prioridad científica el valorar los servicios que proveen los ecosistemas de las zonas áridas y semiáridas de Sonora de manera cuantitativa, así como en el mundo, al igual que sintetizar la información ya existente que pudiera estar relacionada a esta área de investigación. Solo de esta manera se podría llegar a conocer la importancia de los ecosistemas naturales y transformados para el bienestar humano de manera objetiva y científica.

Tabla 1: Servicios de los ecosistemas de las zonas áridas y semiáridas de Sonora. Modificado de Martínez-Yrizar (2010). Los valores son cualitativos, siendo el mínimo 0 cuando no se presenta y el máximo es 4 cuando la provisión es alta.

Servicios del ecosistema	Valle del Bajo Río Colorado	Altiplano de Arizona	Costa Central del Golfo	Planicies de Sonora	Matorral Espinoso de Piedemonte	Matorral Espinoso Costero	Sabana de Buffel
Servicios de soporte y regulación							
Almacenamiento de carbono	1	2	3	3	3	3	1
Control de inundaciones	2	3	2	3	3	3	2
Control de erosión	4	4	4	4	4	4	1
Captación de agua	1	1	1	2	3	2	1
Recarga de acuíferos	1	2	2	3	3	4	0
Regulación de calidad del aire	3	3	3	3	4	3	1
Acerbo de recursos genéticos	4	4	4	4	4	4	1
Provisión de polinizadores	2	4	4	4	4	4	0
Regeneración de fertilidad del suelo	2	2	2	2	3	3	1
Total	20	25	25	28	31	30	8
Servicios de provisión							
Abastecimiento de agua	1	2	2	2	3	3	0
Recursos forestales	1	2	3	3	3	3	0
Recursos de vida silvestre	4	4	4	4	4	4	1
Recursos medicinales	2	3	3	3	3	3	0
Recursos forrajeros	1	2	1	3	3	3	4
Total	9	13	13	15	16	16	5
Servicios culturales							
Belleza escénica	4	4	4	4	4	4	0
Conocimiento tradicional	2	4	4	3	4	4	0
Inspiración intelectual	4	4	4	4	4	4	0
Recreación	4	4	4	4	4	4	0
Total	14	16	16	15	16	16	0

II. 2. Funcionamiento de ecosistemas

El concepto funcionamiento de ecosistemas, quizás puede ser fácil de imaginar, sin embargo no es tan fácil definirlo. Naeem et al. (1999) señalan que “el funcionamiento del ecosistema refleja las actividades de la vida colectiva de plantas, animales y microbios y los efectos que estas actividades tienen en las condiciones físicas y químicas de su ambiente” y que este engloba a los diferentes procesos de movimientos y transformaciones de materia y energía entre los componentes bióticos y abióticos del sistema, y dentro y fuera de él. Así, el concepto abarca procesos como la productividad primaria, ciclo del agua (incluye la evapotranspiración), ciclos de nutrientes, descomposición, etc.

La medición del funcionamiento de ecosistemas ha sido realizada mediante la medición de estos procesos o propiedades del ecosistema (como han sido nombrados, dependiendo del autor) de manera individual, es decir, la medición de aspectos de este funcionamiento.

II. 2. 1. Funcionamiento de ecosistemas áridos y semiáridos

El paradigma de pulso-reserva (Noy-Meir, 1973) es quizá el modelo conceptual que más se ha utilizado para explicar el funcionamiento de los ecosistemas áridos o desérticos. Este modelo caracteriza a los desiertos como ecosistemas fuertemente limitados por la disponibilidad de agua, donde la precipitación es escasa, altamente variable durante el año, ocurre en eventos discretos e infrecuentes, y es impredecible. Además, establece que son los eventos de precipitación los disparadores de pulsos de actividad de los organismos que se traducen en crecimiento, que posteriormente lo producido puede ser consumido, perdido o almacenado en forma de reservas (semillas, raíces y tallos), que pueden ayudar al pulso durante disparadores posteriores (Figura 2).

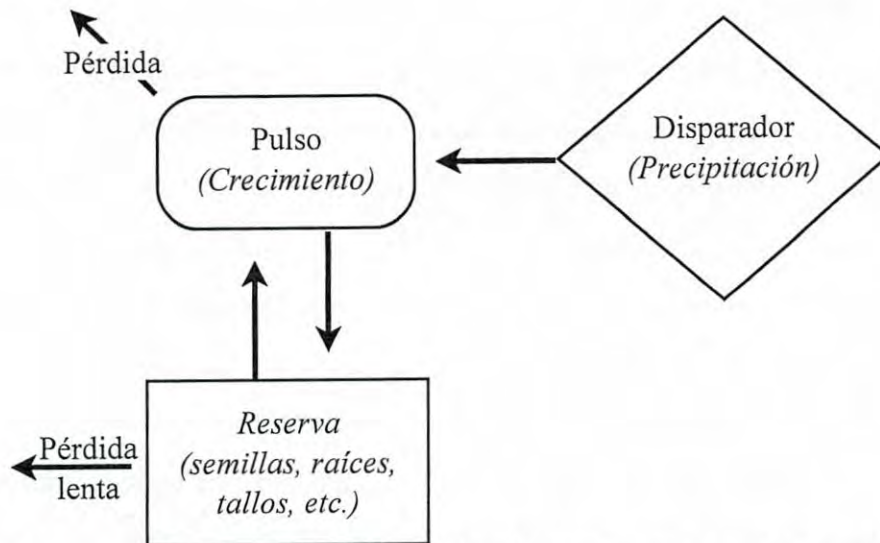


Figura 2: Esquema del paradigma de "Pulso-Reserva" como modelo conceptual del funcionamiento de ecosistemas áridos. Tomado de Noy-Meir (1973).

Según este modelo, la actividad de los organismos y con ello el funcionamiento de los ecosistemas tiene dos etapas, una activa durante periodos donde hay precipitación como disparador y otro latente cuando se termina el pulso. Sin embargo, la duración y el efecto del pulso dependen de la magnitud del evento de disparador y la temporada del año en la que ocurre, de la frecuencia y magnitud de los eventos anteriores, y de los atributos de las especies o su tipo funcional (Noy-Meir, 1973; Reynolds et al., 2004; Withford, 2002).

Aunque, algunas modificaciones se han realizado a este modelo para ampliar su aplicabilidad haciéndolo más generalizable (Reynolds et al., 2004; Ludwig y Tongway, 1997), al final la estructura base es la misma, y lo adaptan a situaciones que Noy-Meir en su revisión ya habían tomado en cuenta.

II. 3. Atributos funcionales, diversidad funcional y el papel de la biodiversidad en el funcionamiento y provisión de servicios de ecosistemas

El concepto atributo en ecología (en inglés *trait*) lo define Viñe et al. (2007) como “cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica medible a nivel de individuo, desde nivel celular hasta nivel de todo el organismo, sin referencia a su ambiente o a cualquier otro nivel de organización”. Este mismo autor define atributo funcional (en inglés *functional trait*) como “atributos morfo-fisio-fenológicos los cuales impactan indirectamente a la adecuación del organismo vía sus efectos en el crecimiento, reproducción y sobrevivencia, los tres componentes la adecuación individual” (Viñe et al., 2007); es decir, que se ha comprobado que está ligado a, correlacionado con o determina algún otro parámetro de respuesta importante para estos procesos a nivel individuo, o algún parámetro demográfico.

Por otra parte, el concepto de diversidad funcional se refiere a la diversidad en la representación de atributos funcionales que existe en un sistema. Tilman (2001) define este concepto como “aquellos componentes de la biodiversidad que influyen como un ecosistema opera o funciona” y “se mide por los valores y rango en los valores, para las especies presentes en un ecosistema, de aquellos atributos de los organismos que influyen uno o más aspectos del funcionamiento de un ecosistema. Se han desarrollado índices para medir esta diversidad, donde quizás los más utilizados han sido la diversidad funcional de atributos y riqueza, divergencia y equitatividad funcional (Mouchet et al., 2010).

El hecho de que los diferentes grupos de organismos cumplen diversas funciones en el ecosistema (ej. productores, consumidores, descomponedores, etc.) ha quedado establecido desde hace mucho tiempo. Además, se sabe que algunas propiedades del ecosistema se han relacionado positivamente a la riqueza de especies de manera experimental u observacional (Balvanera et al., 2006; Loreau et al., 2001; Tilman, 2001). Sin embargo, el mecanismo que determina esta relación no es bien conocido.

Los atributos funcionales y la diversidad funcional, como marco conceptual de trabajo, ofrecen una oportunidad en este contexto. Las especies, mediante la manera en que adquieren, procesan e invierten recursos, así como su sensibilidad ambiental, es decir, sus atributos funcionales, tienen un impacto sobre las propiedades de los ecosistemas, independientemente

de su identidad taxonómica, y además estos atributos son de valor adaptativo e importantes en el ensamblaje de las comunidades (Chapin et al., 2000; Loreau et al., 2001; McGill et al., 2006; Naeem et al., 2004). De hecho, se ha comprobado como diferentes atributos o grupos de atributos funcionales determinan o tienen un efecto en diferentes propiedades del ecosistema tales como la velocidad de descomposición de la materia orgánica, productividad primaria área neta, biomasa en pie, biomasa de hojarasca, nitrato disponible, desnitrificación potencial, contenido de agua del suelo (Cornwell et al., 2008; Díaz et al., 2004, 2007). La evidencia de esto es cada vez mayor.

Se han propuesto metodologías para incluir los efectos que la biodiversidad tiene, mediante su diversidad y atributos funcionales, en el funcionamiento y provisión de servicios de los ecosistemas (Díaz et al. 2007; Suding, et al., 2008; Viole et al., 2007). En general, estas se basan en determinar atributos de interés para las especies dominantes en una comunidad, y mediante medidas de la diversidad funcional, promedios ponderados para la comunidad o escalamiento a nivel ecosistema, y determinar sus efectos sobre alguna propiedad del ecosistema o algún aspecto de su funcionamiento de interés (Figura 3). Debido a que la provisión de servicios de un ecosistema aún es bastante compleja de estudiar, ésta puede ser razonablemente aproximada mediante la cuantificación de procesos del ecosistema o aspectos de su funcionamiento, algunos de los cuales a su vez pueden ser determinados mediante la aplicación de la técnica de covarianza de flujos turbulentos.

II. 4. Medición de flujos del ecosistema como una medida de funcionamiento

Los flujos de materia y energía con la atmósfera son el resultado final del funcionamiento del ecosistema. Entre estos flujos se puede señalar el de carbono (o dióxido de carbono) como producto de la actividad fotosintética y respiración auto- y heterotrófica, el de agua como producto de la evaporación y la transpiración, y el de radiación neta como producto de la energía entrante, absorbida, almacenada y reflejada, por mencionar algunos. Existe una variedad de métodos experimentales para obtener aproximaciones sobre estos flujos (ver Foken, 2008). De todos estos, en la actualidad el método de covarianza de flujos turbulentos (o

en inglés *Eddy Covariance*) es de las maneras más directas y defendibles de realizar estas mediciones (Burba y Anderson, 2010), y está siendo cada vez más ampliamente utilizada. Aunque esta técnica es matemáticamente compleja, en términos generales se basa en una serie de supuestos que una vez cumplidos, cualquier flujo turbulento de interés puede ser calculado conociendo la covarianza entre sus fluctuaciones con respecto a la media del componente vertical del viento y un escalar (variable) de interés (Burba y Anderson, 2010; Foken, 2008).

La aplicación de este método requiere la medición de la velocidad del viento a muy altas frecuencias (10 o 20 veces por segundo ó Hertz) en tres dimensiones y de otro escalar de interés. Esto se debe a la necesidad de captar las rápidas variaciones debidas a los remolinos (en inglés *eddys*) que componen el flujo turbulento del viento. Para éllo se han desarrollado instrumentos capaces de realizar estas mediciones y almacenar los datos, que son instalados en torres micrometeorológicas diseñadas para este fin.

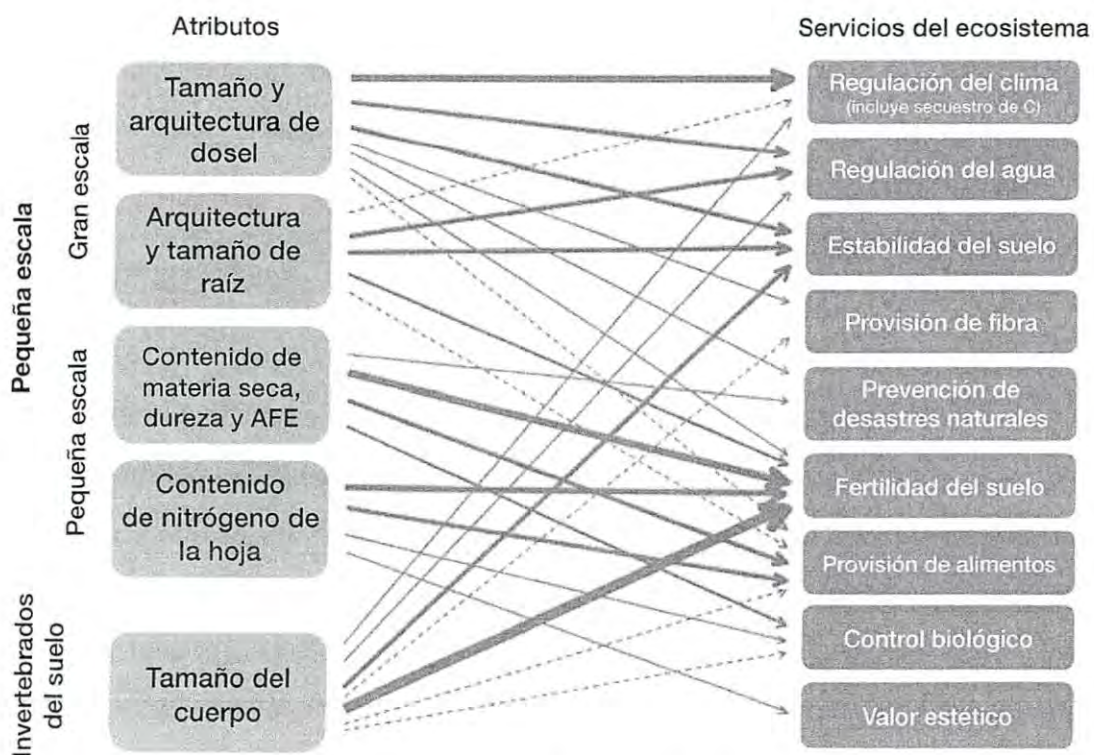


Figura 3: Relación entre atributos funcionales y servicios del ecosistema. Tomado de de Bello et al., 2010.

II. 4. 1. Redes de medición e investigación de flujos del ecosistema

Actualmente una gran cantidad de estudios investigando cuestiones relacionadas a los flujos se están llevando a cabo en los diferentes ecosistemas de la Tierra. Para ayudar a conocer la dinámica y variabilidad espacio-temporal del intercambio de materia y energía en los ecosistemas terrestres así como sus causas (Baldocchi et al., 2001), se han creado redes de investigación regionales, continentales y mundiales de sitios con este tipo de mediciones micrometeorológicas.

FLUXNET es una de tales redes, a su vez conformada por 15 redes regionales, continentales y mundiales, y contiene más de 500 sitios con torres afiliadas y no afiliadas a ellas (www.fluxnet.ornl.gov). Estas torres están ubicadas en los 5 continentes y se ubican en los principales biomas del mundo (Figura 4). Sin embargo, basados en esta amplia distribución, es evidente que los desiertos cálidos están poco representados en estos estudios, y tomando en cuenta su gran cobertura en la superficie terrestre es importante instrumentar una mayor cantidad de torres en estas regiones.

La idea de establecer una red similar en México, que se denominaría MEXFLUX, y que pretende agrupar a los sitios con torres que estudian flujos turbulentos en ecosistemas de México, aún se encuentra en desarrollo, pero contaría ya con 11 sitios (Figura 5). En esta red estarían representados bosques tropicales, encinares, pastizales, selvas bajas caducifolias, ecosistemas áridos de matorrales xerófilos naturales y modificados, y ecosistemas marinos (Vargas et al., 2012; Vargas et al., 2013). La medición de flujos turbulentos para la determinación del intercambio neto del ecosistema (carbono) y evapotranspiración (agua) que se presentan en este trabajo de tesis, son de los pocos que se están obteniendo en ecosistemas modificados en México y uno de los pocos que actualmente existen a nivel mundial. Este es probablemente el único estudio en su tipo sobre el ecosistema inducido sabana de Buffel, a nivel mundial.

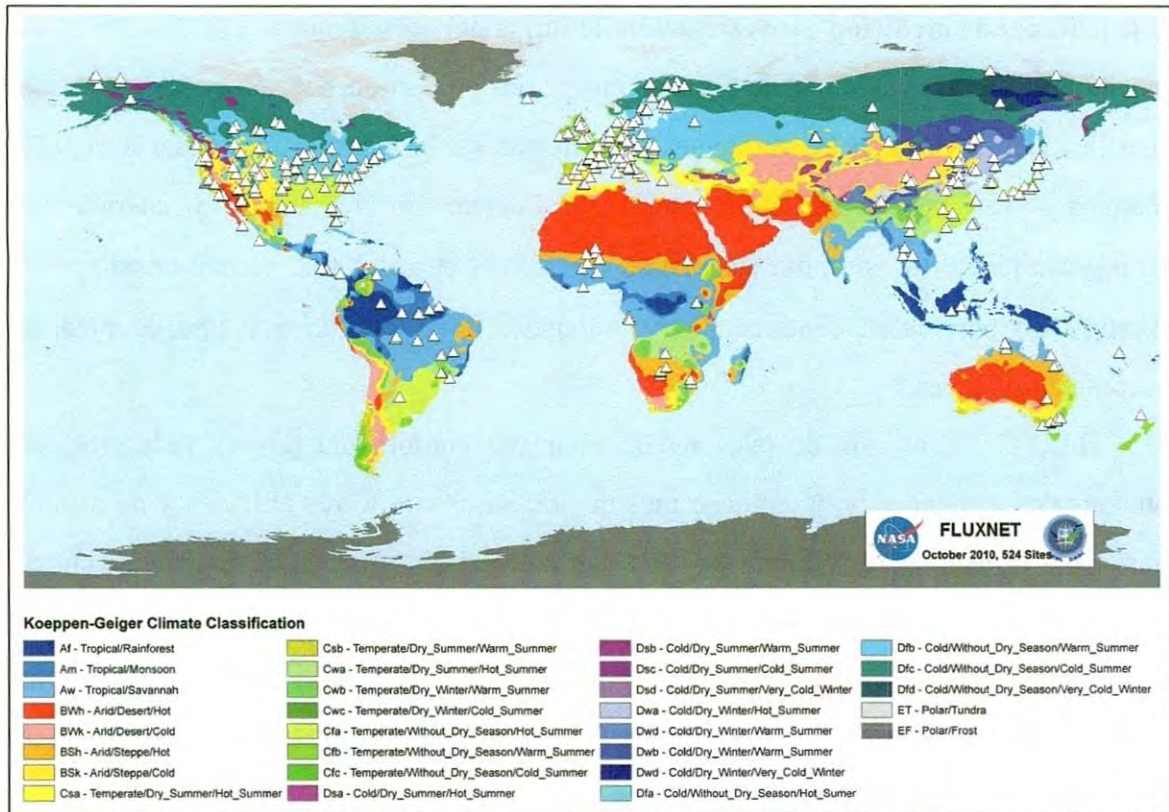


Figura 4: Distribución mundial de los sitios con torres micrometeorológicas pertenecientes a la red FLUXNET en los tipos de clima de Köppen. En color rojo se encuentran los climas desérticos cálidos, poco representados en estos estudios.

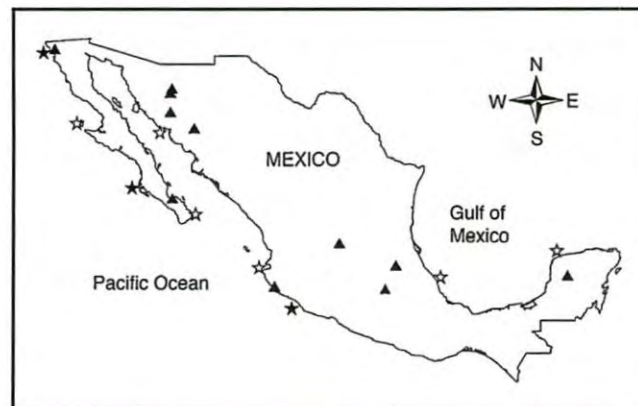


Figura 5: Distribución de los sitios con torres micrometeorológicas en México. Los triángulos negros representan las torres activas en ecosistemas terrestres de la red MEXFLUX. Las estrellas blancas y negras representan torres para monitoreo de flujos en ecosistemas marinos-costeros de la red FLUCAR. Tomado de Vargas et al. (2012).

III. HIPÓTESIS

La diversidad funcional de plantas, mediante la representación de los atributos funcionales y características ecofisiológicas de los tipos funcionales en el ecosistema, tiene un impacto en su productividad primaria (ganancia de carbono) y uso de agua. Por lo tanto, cambios en la diversidad funcional causados por la transformación de los ecosistemas naturales a sabanas, se reflejan en cambios en el funcionamiento y los servicios de soporte y regulación del ecosistema.

IV. OBJETIVOS

IV. 1. Objetivo general

Determinar los cambios en la diversidad funcional de plantas y su influencia en el funcionamiento del ecosistema en relación a la ganancia de carbono y uso de agua en un ecosistema natural transformado a sabana de zacate buffel, y como puede impactar los servicios que provee.

IV. 2. Objetivos específicos

- Caracterizar la composición y estructura de la vegetación de un ecosistema natural de matorral subtropical y uno transformado a sabana de zacate buffel en la región central de Sonora.
- Caracterizar la diversidad funcional mediante la determinación de atributos funcionales ecofisiológicos, morfo-estructurales y fenológicos, relacionados a la ganancia de carbono y uso de recursos, así como respuestas ecofisiológicas de las especies que habitan en ambos ecosistemas a condiciones ambientales.
- Determinar los flujos de CO₂ y agua en un ecosistema de sabana de zacate buffel.

V. METODOLOGÍA

V. 1. Sitios de estudio

El presente estudio se lleva a cabo dentro del terreno del rancho El Churi, ubicado en el municipio de La Colorada, Sonora, en el cual actualmente aprovechan sus ecosistemas para realizar actividades de ganadería extensiva, intensiva y de cacería deportiva. En este rancho, se seleccionaron dos sitios cercanos entre sí: uno con vegetación de matorral subtropical (28°41'60"N, 110°32'24"O), y otro que fue transformado a sabana de zacate buffel hace aproximadamente 30 años (28°42'40.32" N, 110°32'58.14"W). Ambos sitios se encuentran dentro de potreros y reciben un manejo independiente.

El clima en esta región es seco semicálido, con precipitación promedio anual de 340 mm, temperatura promedio anual de 20.6, y una evapotranspiración potencial de 2360 mm determinada con un tanque de evaporación tipo A (según datos del Servicio Meteorológico nacional de la estación climatológica de La Colorada no. 26046, disponible en línea en <http://smn.cna.gob.mx/>).

En ambos sitios se llevaron a cabo muestreos cuantitativos de vegetación, y una caracterización de atributos funcionales y respuestas ecofisiológicas de las especies dominantes. Además, se instaló una torre micrometeorológica para la medición de flujos turbulentos de carbono y agua en el ecosistema de sabana de zacate buffel como cuantificación de los servicios de soporte y regulación del ecosistema.

V. 2. Caracterización de la flora y la vegetación

En ambos sitios se caracterizó la flora presente mediante recorridos realizados en diferentes temporadas del año aproximadamente dentro de 3-4 ha dentro de los potreros, alrededor del punto central del sitio, sin tomar en cuenta las especies que se encontraban dentro o adyacentes al camino de acceso. La identificación de las especies se realizó *in situ*, y en casos

donde no fué posible se colectaron especímenes para su posterior identificación en laboratorio o en el Herbario USON.

Para la caracterización de la vegetación se utilizó el método de línea-intercepción debido a que este es adecuado para describir de manera cuantitativa su estructura en sitios con vegetación abierta (Franco-López, 1985). Para su aplicación en cada sitio se establecieron tres líneas de Canfield fijas de 100 m de longitud. El primer transecto fue colocado al azar, y se ubicaron los dos transectos restantes paralelos a ambos lados del primero separados por 30 m. Para la aplicación del método se midió la intersección de cada planta o conjunto de plantas (en el caso de herbáceas) en el transecto, así como ancho máximo de cada planta perpendicular a la línea. Estas mediciones permiten calcular la cobertura y la densidad de las especies por unidad de área (Franco-López, 1985). Los datos de cobertura y densidad de las especies serán utilizados posteriormente para expresar la representación de los atributos y tipos funcionales en los dos ecosistemas de estudio.

Además, para determinar el comportamiento de la vegetación a lo largo del año se obtuvieron datos (composiciones de 16 días) del índice de la diferencia normalizada de la vegetación (NDVI) y índice de área foliar (LAI) obtenidos por percepción remota en los productos de los sensores de MODIS, disponibles en <http://daac.ornl.gov/MODIS/>. MODIS es un instrumento montado en los satélites Terra y Aqua, el cual obtiene imágenes en 36 bandas espectrales, con una resolución espacial de 250 a 1000m (dependiendo de la banda) y temporal de 1-2 días, a partir de las cuales se han derivado estos y otros productos para la percepción remota del ambiente.

V. 3. Caracterización de atributos funcionales y diversidad funcional

Durante la temporada de crecimiento de verano, entre los meses de julio a octubre, se realizaron muestreos de campo para la determinación de atributos funcionales de las principales especies que componen la vegetación en ambos sitios. Se determinaron solo atributos foliares que se sabe están relacionados a la ganancia de carbono y al uso de agua en las especies (Lavorel y Garnier, 2002).

En estos muestreos, realizados entre las 8:00 y 11:00 a.m., se llevaron a cabo mediciones de intercambio gaseoso con un sistema de fotosíntesis portátil (LCi, ADC Bioscientific), a altas irradiancias ($>1500 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) con el fin de obtener estimaciones de la capacidad fotosintética de estas especies (es decir, la tasa de fotosíntesis neta saturada por la luz) y la conductancia estomática. Las mediciones fueron realizadas a las condiciones de campo, durante la mañana y en la temporada de lluvias de verano para obtener estimaciones de las tasas máximas de estos parámetros, tratando de evitar efectos limitantes causados por estrés hídrico. Se muestreo cada especie al menos por triplicado.

Las mismas hojas a las cuales se les realizaron mediciones de intercambio gaseoso fueron colectadas húmedas y en frío, para su posterior procesamiento. En el laboratorio se determinaron los atributos de área foliar específica (relación área proyectada/peso seco) y contenido de nitrógeno por masa foliar mediante el método de Kjeldalh. Las mediciones de área foliar se realizaron con el software para procesamiento de imágenes ImageJ 1.46 (National Institutes of Health, 2012). Para el peso seco se secaron las muestras al horno a 60°C durante 48 hrs, y se determinó en una balanza con una precisión de 0.0001 g. El método de nitrógeno total de Kjeldalh se utilizaron un digestor (Digestor 2020, Tecator) y un analizador rápido de fluidos (RFA 300, ALPKEM) siguiendo las técnicas descritas en el manual de referencia del equipo.

Para expresar los atributos con base al área o masa foliar se utilizó el área foliar específica como unidad de conversión.

Los métodos de colecta y medición de los atributos foliares se realizaron siguiendo las metodologías estándar y las recomendaciones según Cornelissen et al. (2003). Se aseguró medir al menos por triplicado los atributos por especie.

Además, se caracterizaron las especies en cuanto a altura de manera cualitativa como 1= herbácea, 2 = arbusto pequeño o pasto amacollado, 3 = arbusto alto, 4 = árbol o arborescente, y 5 = Trepadora; en cuanto a leñosidad como 0 = herbáceo, 1 = semileñosos, 2 = leñoso; y en cuanto al número de estaciones activas durante el año.

La medida de la diversidad funcional y cambios en ella con la transformación del ecosistema se efectuaron de diversas maneras. Para categorizar las especies en tipos

funcionales, es decir, grupos de plantas con atributos funcionales similares, primero se realizó un análisis de componentes principales utilizando todos los atributos antes mencionados. Posterior a esto, los atributos funcionales fueron introducidos a un análisis de conglomerados en el cual los valores para las especies en el primer componente (el que explica la mayor variabilidad de los datos) resultado del análisis de componentes principales fue utilizado como ordenamiento para los conglomerados. Los grupos formados por este análisis fueron tomados como los tipos funcionales. Para las especies de las que no se contaba con todas las medidas de los diferentes atributos fueron asignadas a un grupo funcional según su posición en los 2 primeros componentes principales obtenida según los atributos con los que si se tiene información. Estos análisis fueron realizados utilizando el software JMP 9.0.1 (SAS Institute, 2010). Los cambios en la diversidad funcional fueron evaluados según cambios en la representación (en riqueza y representación espacial) de los tipos funcionales entre ambos ecosistemas.

La lista completa de los atributos funcionales determinados en este estudio, las simbología usada en el texto y sus unidades de medición se enlistan en el Apéndice.

V. 4. Medición de flujos del ecosistema sabana de buffel

Se instaló una torre micrometeorológica, de seis metros de altura, para la implementación de la técnica de covarianza de flujos turbulentos en el sitio de la sabana de buffel. La torre posee como sensores un anemómetro sónico 3D CSAT3 (Campbell Scientific, Inc.), un analizador de gases de vía abierta LI-7500 (LI-COR Biosciences), radiómetro neto NR-Lite (Kipp and Zonen), sensor de temperatura y humedad relativa, placas y termopares para el suelo, reflectómetro para medición de humedad en el suelo y pluviómetro. Las mediciones del anemómetro y el analizador de gases se realizaron a una frecuencia de 10 Hz; las mediciones de temperatura, humedad relativa y radiación neta se realizaron cada minuto; y las mediciones del reflectómetro y del pluviómetro se realizaron cada de 15 minutos. Este equipamiento permite la medición de flujos de CO₂, agua, calor sensible y latente, de calor del suelo, radiación, además de monitorear las condiciones climáticas y humedad del suelo.

Los datos de flujos de CO₂, agua, calor sensible y latente se calculan usando el software EddyPro version 4.1 (LI-COR Biosciences). Se utilizó el método de procesamiento “express” el cual incluye los procesamientos recomendados como estándar por Papale et al. (2006): los métodos de doble rotación para corrección de inclinaciones del anemómetro sónico, promedio por bloques cada 30 min, maximización de covarianza para corregir desfases en el tiempo, métodos estadísticos para remoción de picos mediante detección de valores extremos y por curtosis y sesgo, compensación por fluctuaciones de densidad y correcciones espectrales (LI-COR, 2013).

Se utilizaron datos de mediciones de la torre a partir de agosto del 2011 hasta el final del 2012. Los datos de flujos obtenidos del software EddyPro fueron postprocesados en la herramienta en línea de la red FLUXNET (disponible en <http://www.bgc-jena.mpg.de/~MDIwork/eddyproc/>) para rellenar huecos de periodos sin datos o con mala calidad (p ej. poca turbulencia) y particionar el intercambio neto de CO₂ del ecosistema (NEE) en respiración del ecosistema (R_{eco}) y productividad primaria bruta (GPP), el cual utiliza para esto datos de radiación (incidente o neta), temperatura del aire, y déficit de presión de vapor. Como resultado de este procesamiento obtuvieron datos de flujos cada media hora, los cuales se integraron para obtener flujos instantáneos, diarios, mensuales y anuales. Con ellos se caracterizó la estacionalidad del intercambio neto del ecosistema, balance de CO₂ anual y evapotranspiración anual (ET). Esto nos permitió hacer inferencias sobre los servicios de soporte y regulación de este ecosistema en cuanto a captura de carbono, productividad primaria y uso del agua de la sabana.

Para la comparación estadística entre los datos de flujos diarios entre los diferentes meses del 2012 se realizó una prueba de Kruskal-Wallis. Al encontrar diferencias entre los meses en todas las variables (NEE, R_{eco}, GPP, ET), se realizó una comparación de medias utilizando la prueba de Tukey HSD. Estos análisis estadísticos se llevaron a cabo en el software JMP 9.0.1 (SAS Institute, 2010).

La lista completa de las variables de los flujos del ecosistema, la simbología utilizada y las unidades de medición se presentan en el Apéndice. Para este trabajo los valores negativos en los datos de flujos indican flujos de la atmósfera al ecosistema (ganancia del ecosistema), mientras que valores positivos indican flujos del ecosistema a la atmósfera (pérdidas del ecosistema).

VI. RESULTADOS

VI. 1. Composición y estructura en el matorral y en la sabana

Se encontraron diferencias en la estructura y composición de la vegetación entre el matorral y la sabana (Apéndice). En el matorral, las especies que tienen una mayor representación en cuanto a cobertura son los pastos (*Bouteloua aristidoides*, *B. rothrockii* y *Cathestecum brevifolium*) y otras herbáceas de vida efímera (*Kallstroemia grandiflora*, *Setaria* sp., *Boerhavia* sp., etc.) que ocupan en promedio 55.6% y 24.5% de la superficie, respectivamente; mientras que las especies de árboles y arbustos ocupan menos del 10% cada una. En la sabana, las especies con mayor representación son los pastos (*Bouteloua aristidoides*, *B. rothrockii* y *Cathestecum brevifolium*) de vida efímera con un 53.5%, y el zacate buffel *Pennisetum ciliare* con 31.8%, mientras que las otras herbáceas quedan prácticamente sin representación y las especies de árboles (*Olneya tesota*, *Prosopis velutina*) y arbustos (*Mimosa distachya*, *Jatropha cardiophylla*, etc.) solo ocupan 3% o menos cada una. Algunas especies que poseen una cobertura importante en el matorral están prácticamente ausentes en la sabana, tales como *Encelia farinosa*, *Aristida* sp., *Fouquieria macdougalii*, *Ipomoea arborescens*, y las especies de trepadoras (*Ipomoea* sp., principalmente).

VI. 2. Fenología de la vegetación de la sabana

Se siguió la fenología de las especies de plantas de manera cualitativa para determinar cuales eran las especies activas (con hojas verdes) durante las diferentes épocas del año, para determinar así cuales estaban contribuyendo a los flujos en el ecosistema de sabana de zacate buffel (Tabla 2). Durante el verano, están activas prácticamente todas las especies del sitio (excepto herbáceas anuales de invierno). Al terminar el esta estación, dejan también de estar activos las especies con mayor cobertura, *Pennisetum ciliare* y los pastos anuales, además de *Jatropha cardiophylla* y *Mimosa distachya*. El resto de las especies (*Olneya tesota*, *Prosopis velutina*, *Phaulothamnus spinescens*) a excepción de *Encelia farinosa* permanecen activas

durante el resto del año, mientras que esta última se torna inactiva ya avanzada la primavera. Así las plantas con mayor cobertura solo están activas durante el verano, mientras que durante las otras estaciones del año solo quedan activas especies con cobertura baja y que en conjunto cubren entre 3.7 y 4.2% (dependiendo de la temporada) de la superficie.

VI. 3. Caracterización de los atributos funcionales y respuestas ecofisiológicas de las especies dominantes

Se caracterizaron atributos funcionales cuantitativos (A_{area} , A_{masa} , g_s , AFE, N_{area} , N_{masa} ; nomenclatura y unidades en Apéndice) para 19-25 especies dependiendo del atributo, y cualitativos (estaciones activas, altura y leñosidad) para 31 especies, que habitan en el sitio de matorral subtropical natural, en la sabana o en ambos. No se cuenta con atributos funcionales cuantitativos para 3 especies de las 19 que poseen más de 0.5% de cobertura en el matorral natural, y solo en una de 11 especies para la sabana.

Tabla 2: Fenología de las especies con cobertura mayor al 0.5% de la sabana en cuanto a presencia de hojas verdes en las diferentes estaciones del año.

Especie	Invierno (enero)	Primavera (marzo)	Primavera (abril)	Verano	Otoño (Principios de diciembre)
<i>Encelia farinosa</i>	X	X		X	X
<i>Jatropha cardiophylla</i>				X	
<i>Mimosa distachya</i>				X	
<i>Olneya tesota</i>	X	X	X	X	X
<i>Annual grasses</i>				X	
<i>Pennisetum ciliare</i>				X	
<i>Phaulothamnus spinescens</i>	X	X	X	X	X
<i>Prosopis velutina</i>	X	X	X	X	X
<i>Tidestromia lanuginosa</i>				X	

Basados en todos estos atributos funcionales, mediante un análisis de componentes principales en conjunto con uno de conglomerados se determinaron los tipos funcionales de las especies de plantas que habitan en estos ecosistemas. La contribución de los diferentes atributos a los dos primeros componentes principales se muestra en la Figura 6. Los diferentes tipos funcionales determinados por el análisis de conglomerados basado en los atributos funcionales y ordenado por el valor de las especies en el primer componente principal se muestran en la Figura 7. Se distinguen así 6 tipos funcionales (según la Figura 7): “herbáceas activas en verano” (rosa), “arbustos caducifolios” (verde), “árboles caducifolios semileñosos” (azul), “árboles con follaje duradero” (cafe), y en grupos separados a *Abutilon californicum* y a *Encelia farinosa*. Por cuestiones prácticas, se agrupó a *Abutilon californicum* junto con los árboles con follaje duradero dentro de un tipo de “árboles y arbustos con follaje duradero” debido a su cercanía (Figura 6). En contraste, *Encelia farinosa* aparece bastante alejada de todos los demás tipos funcionales (Figura 6), por lo que se siguió manejando como un grupo diferente. El resto de las especies se clasificó dentro de estos tipos funcionales por cercanía a éstos en el espacio de los dos primeros componentes principales.

Cada uno de los tipos funcionales se caracterizó por rangos en los atributos funcionales (Tabla 3). Las herbáceas activas en verano se caracterizan por tener los valores más altos en A_{area} , A_{masa} , valores intermedios de AFE, bajos a intermedios de g_s , de los más bajos de N_{area} y N_{masa} , solo están activas durante una temporada y no son leñosas. Los arbustos caducifolios presentan valores intermedios en todos los atributos excepto en g_s donde tienen valores intermedios a altos, están activos por una o dos temporadas, y son semileñosos y leñosos. Los árboles caducifolios poseen valores bajos a intermedios de A_{area} , A_{masa} , g_s y N_{area} , intermedios a altos de AFE y N_{masa} , están activos por una o dos estaciones y son semileñosos. Los arboles y arbustos de follaje duradero poseen valores bajos de AFE, bajos a intermedios de A_{area} y A_{masa} , intermedios de g_s y intermedios a altos de N_{area} y N_{masa} , están activos por tres o cuatro estaciones y son leñosos. *Encelia farinosa* posee valores altos de A_{area} , A_{masa} y g_s , e intermedios de AFE, N_{area} y N_{masa} . Otro grupo de especies que no se acerca a ningún otro pero de cuyas especies se posee poca información son las especies de trepadoras y otras herbáceas que representan los tres puntos más inferiores de la Figura 6.

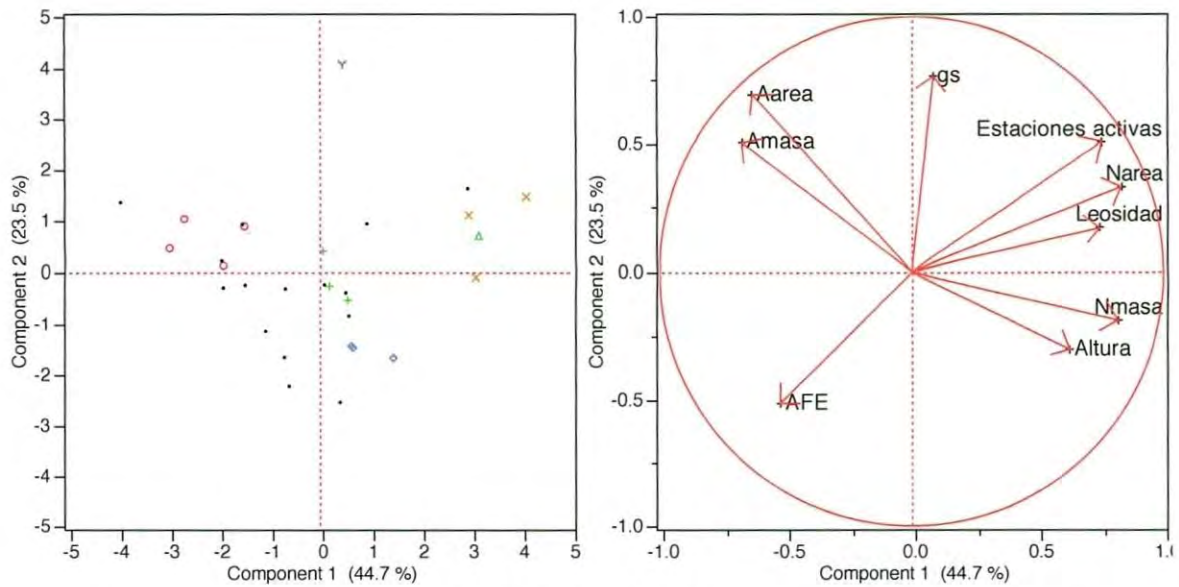


Figura 6: Valores de las especies en los dos primeros componentes principales, y contribución de los diferentes atributos funcionales. Los diferentes colores de los puntos indican diferentes tipos funcionales, igual que en la Figura 7; y los puntos en color negro indican especies en las cuales no se tiene información de todos los atributos funcionales pero que fueron imputados con los atributos que si se tienen.

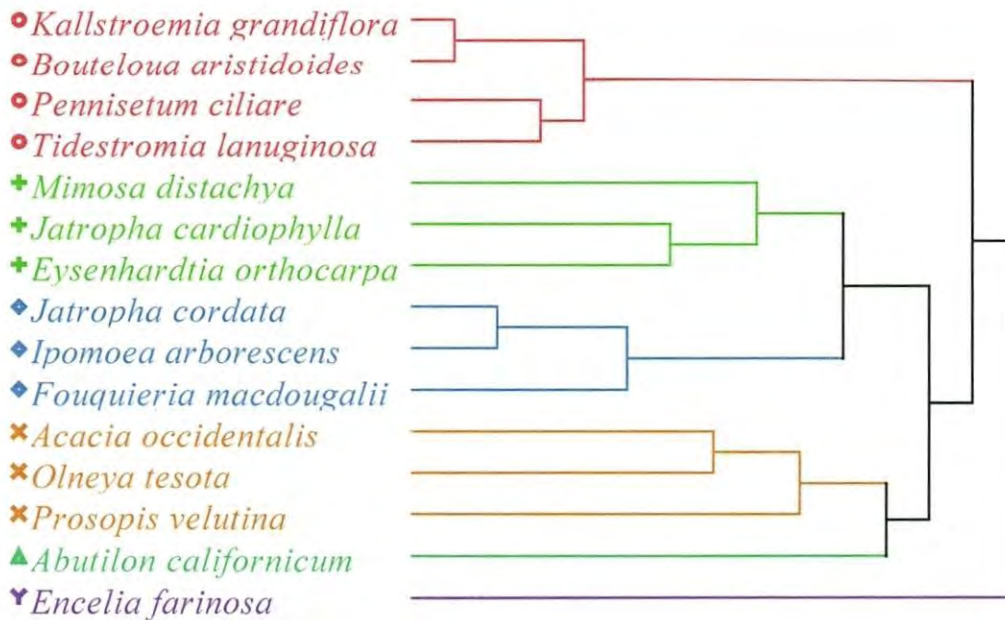


Figura 7: Tipos funcionales determinados de las especies que habitan en los sitios de estudio.

En la Tabla 4 se muestra la representación en especies y en cobertura de los tipos funcionales tanto del ecosistema de matorral natural como de la sabana. Con la transformación de matorral natural a sabana prácticamente desaparecen dos de ellos: los árboles caducifolios y las trepadoras. Además, se disminuye la representación en cuanto a número de especies en los tipos funcionales de herbáceas activas en verano y arbustos caducifolios de entre el 37-50%, aunque los árboles y arbustos con follaje duradero aumentan al doble. En contraste, todos los tipos funcionales pierden representación en cuanto a cobertura, de entre 5.6 - 100%.

Tabla 3: Caracterización de los atributos de los diferentes tipos funcionales. Nomenclatura y unidades en el Apéndice.

Tipo funcional	Estaciones activas	Leñosidad	A _{area}	A _{masa}	g _s	AFE	N _{area}	N _{masa}
Herbáceas activas en verano	1	0	30.24 - 55.16	503 - 1077	0.15 - 0.60	13.01 - 19.55	0.23 - 1.67	0.25 - 1.73
Arbustos caducifolios	1 o 2	1 o 2	20.63 - 33.33	341 - 711	0.47 - 0.98	16.12 - 21.06	1.11 - 2.20	1.58 - 3.00
Árboles caducifolios	1 o 2	1	9.75 - 21.07	167-448	0.07 - 0.62	17.74 - 32.15	1.30 - 1.61	2.74 - 4.16
Árboles y arbustos con follaje duradero	3 o 4	1 o 2	11.45 - 24.54	124-648	0.30 - 0.49	7.39 - 13.08	2.32 - 4.47	2.50 - 3.91
<i>Encelia farinosa</i>	4	1 o 2	49.23	788	3.29	15.76	2.06	2.68
Trepadoras y otras	1	0	5.36	113	0.045	18.43 - 22.00	1.05	2.31 - 3.11

Tabla 4: Representación en número de especies y en cobertura de los tipos funcionales y sus cambios entre el ecosistema de matorral natural y la sabana de buffel.

Tipo funcional	Especies				Cobertura			
	Natural	Buffel	Δ abs	Δ rel	Natural	Buffel	Δ abs	Δ rel
Herbáceas activas en verano	8	5	-3	-37.5	91.1	86	-5.1	-5.6
Arbustos caducifolios	4	2	-2	-50	20.2	5.3	-14.9	-73.6
Árboles caducifolios	3	0	-3	-100	8.2	0	-8.2	-100
Árboles y arbustos con follaje duradero	1	3	2	200	5.2	3.7	-1.5	-28.7
<i>Encelia farinosa</i>	1	1	0	0	7.5	0.5	-6.9	-93
Trepadoras y otras	1	0	-1	-100	10.1	0	-10.1	-100

Esta disminución en la representación de los diferentes tipos funcionales con la transformación a sabana también representa la pérdida en representación de rangos en los atributos funcionales (ver Tabla 3). Por ejemplo, se pierde el 76.9% de la representación en cobertura de especies leñosas y semileñosas, el 28.7% de las especies que están activas por tres o más estaciones al año, los rangos bajos a intermedios de fotosíntesis en un 79.4%, los rangos más altos de AFE en 30% y de los rangos más altos de N_{masa} en 80%.

VI. 4. Estacionalidad en las condiciones meteorológicas

Una marcada estacionalidad puede ser distinguida en los datos meteorológicos (déficit de presión de vapor, temperatura y radiación neta; Figuras 8-10). La temporada desde de abril hasta finales de octubre se caracterizó por tener los valores más altos de déficit de presión de vapor, temperatura y radiación neta; mientras la de los meses de noviembre hasta marzo tienden a tener los menores valores de déficit de presión de vapor, temperatura y radiación neta.

La disponibilidad de agua en el suelo a 10 cm de profundidad también presenta una marcada estacionalidad (Figura 11). Los mayores valores en el contenido volumétrico de agua en el suelo ocurren durante el verano, entre los meses de julio y agosto, aunque los valores dentro de este periodo son muy variables, y durante noviembre y diciembre, mientras que el resto de los meses se mantiene con valores bajos. La amplia variabilidad de los meses con valores altos debe corresponder en sus valores máximos a los eventos de lluvia con un correspondiente decremento debido al uso por la vegetación, evaporación u otras pérdidas.

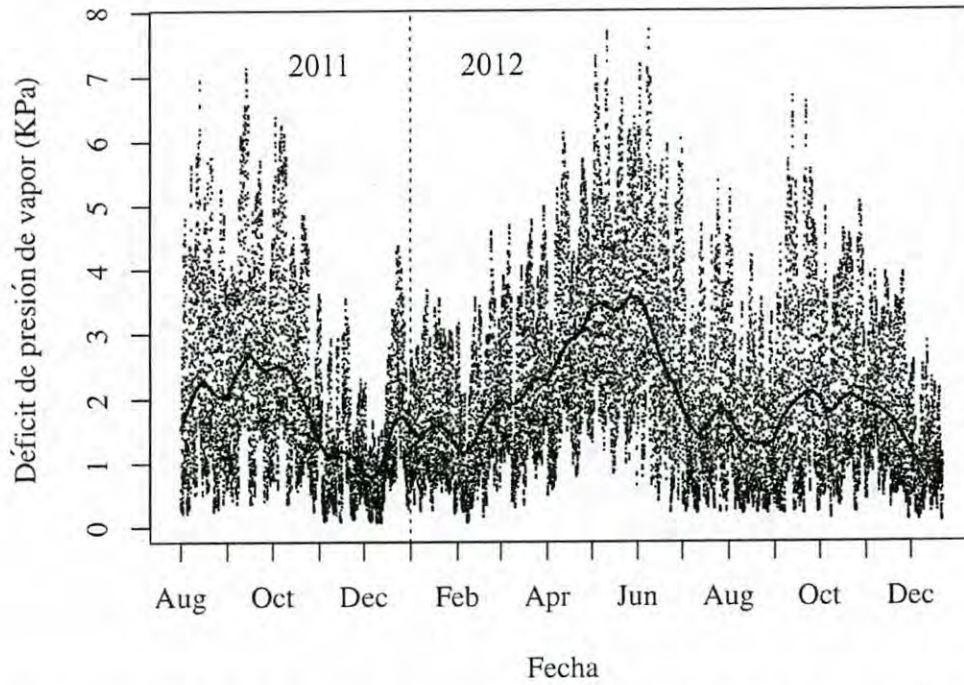


Figura 8: Tendencia anual en el déficit de presión de vapor en la sabana de buffel.

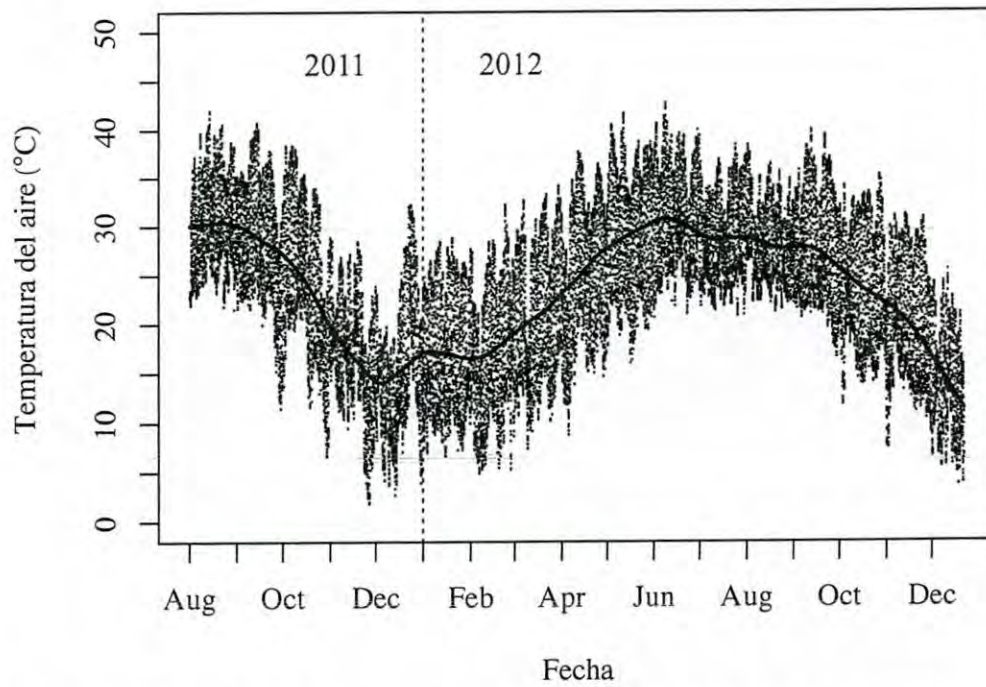


Figura 9: Tendencia anual en la temperatura del aire en la sabana de buffel.

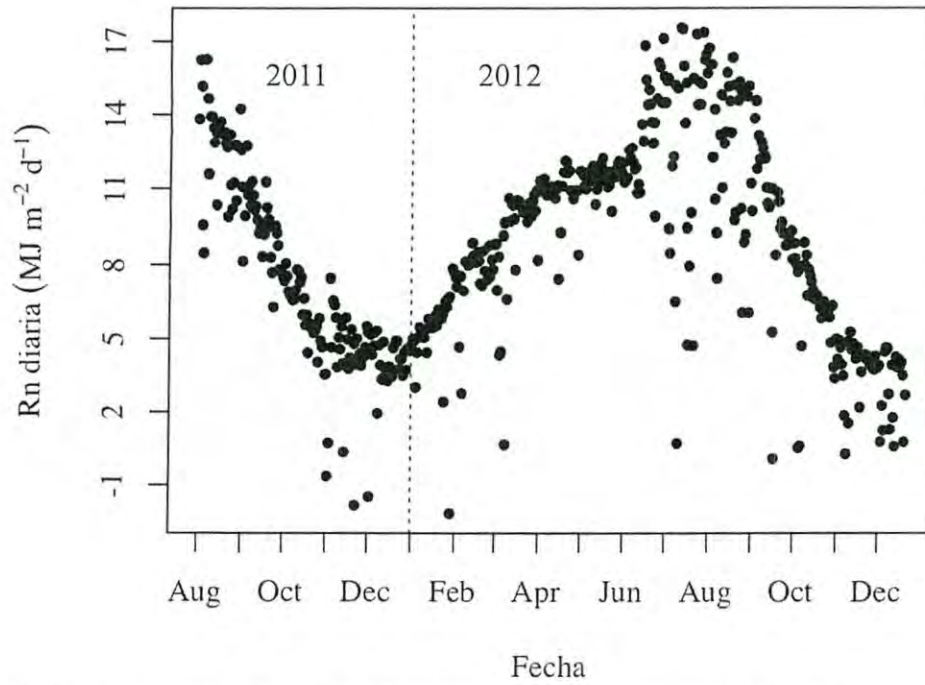


Figura 10: Tendencia anual en la radiación neta diaria en la sabana de buffel.

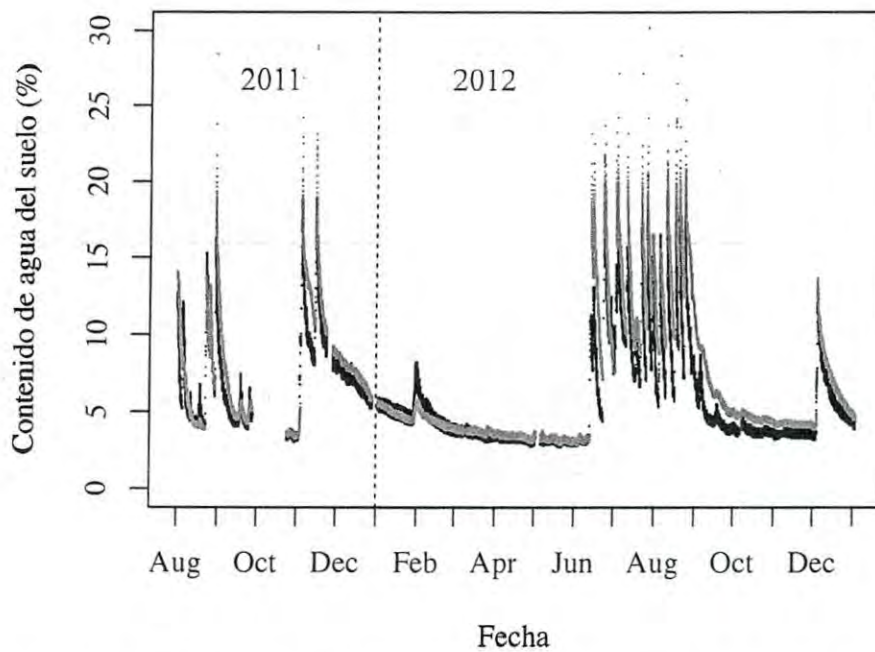


Figura 11: Tendencia anual en el contenido volumétrico de agua en el suelo a 10 cm de profundidad para los dos sensores presentes en la sabana.

VI. 5. Flujos de agua y carbono en la sabana

Los datos de flujos de agua y de carbono de la sabana de zacate buffel se analizaron a diferentes escalas temporales. Debido a que los flujos fueron calculados a intervalos de media hora durante todo el periodo de estudio, fue posible integrar esta información para obtener flujos netos anuales, flujos diarios, valores diarios promedio por mes, valores mensuales, cursos diurnos y cursos diurnos promedio por mes. El análisis de los procesos involucrados en el flujo de CO₂ (intercambio neto del ecosistema, productividad primaria bruta y respiración del ecosistema) y agua (evapotranspiración) a estas diferentes escalas, desde magnitudes anuales hasta valores instantáneos, permite entender mejor estos aspectos del funcionamiento del ecosistema y la variabilidad involucrada en todos ellos. Por ejemplo, los valores anuales nos permiten conocer la magnitud de la productividad y evapotranspiración del ecosistema, los valores diarios mensuales promedio nos ayudan a elucidar la influencia de los cambios en el ecosistema y el clima en la estacionalidad de los procesos, y los cursos diurnos están más relacionados con la fisiología de las especies activas y sus respuestas a las condiciones ambientales.

Los datos presentados se basan en el 43.13%, 73.81% y 74.18% de los datos originales de NEE, LE y H respectivamente para el año 2011, y en el 51.73%, 91.72% y 91.82% de NEE, LE y H para el 2012, los cuales poseen calidad aceptable. El resto de los datos fue llenado basado en estos datos originales, según el protocolo definido en la metodología (sección V. 4.).

A escala anual, durante el año 2012 la sabana fue un sumidero de CO₂, con un intercambio neto anual de -844.9 g CO₂ m⁻² año⁻¹. La evapotranspiración anual de este ecosistema durante el mismo año fue de 400.18 kg H₂O m⁻² año⁻¹. Con esto, el ecosistema presentó una eficiencia de uso de agua anual durante este año de 2.11 g CO₂ kg⁻¹ H₂O.

VI. 5. 1. Flujos diarios de CO₂

Los flujos diarios de CO₂ (intercambio neto del ecosistema, respiración y productividad primaria bruta) y agua entre la sabana y la atmósfera varían en magnitud a lo largo del año e

incluso entre años. En general, la tendencia en el año (Figura 12) es de una moderada captura de CO₂ durante el invierno, seguido de flujos netos diarios cercanos a cero durante la primavera, emisión fuerte de CO₂ en los primeros días del verano seguido de un flujo neto muy variable durante el resto de la temporada, mayormente captura; ganancia moderada durante el inicio y el final de la época de otoño e inactividad en su parte media. La tasa de respiración del ecosistema se mantiene baja durante la mayor parte del año, y esta se dispara fuertemente durante el verano. La productividad primaria bruta es baja durante la mayor parte del año, pero aumenta ligeramente durante el invierno y fuertemente durante el verano. Este comportamiento coincide bastante bien con el patrón anual de la vegetación determinado tanto por NDVI o LAI derivados de percepción remota por los sensores MODIS (Figura 13), en donde la mayor parte del año se mantienen en valores mínimos, a excepción de el verano, cuando alcanzan sus valores máximos.

Se encontraron diferencias en los flujos entre los dos años (2011 y 2012) en los que se tienen mediciones (Figura 14). Aunque para el año 2011 solo se cuenta con datos desde principios de agosto, estos datos son suficientes para ver algunas diferencias entre los años. En general, se observa que en el 2011 se presentó una menor captura de carbono durante la mayor parte del periodo verano - invierno, en comparación con el 2012 (Figura 14a). Esto es aún más evidente cuando se analiza el valor de la diferencia absoluta para las mismas fechas en los dos años (Figura 14b), donde se aprecia que durante la mayor parte del periodo el valor de la diferencia se encuentra por debajo del cero, es decir, los valores de intercambio neto de CO₂ del ecosistema son menores en el 2012, lo cual sugiere que en este último año se presentó una mayor captura de dióxido de carbono. Esta diferencia entre los años es evidente también en los valores de NDVI y LAI, que son menores durante verano y otoño del año 2011, comparado con el 2012 (Figura 13).

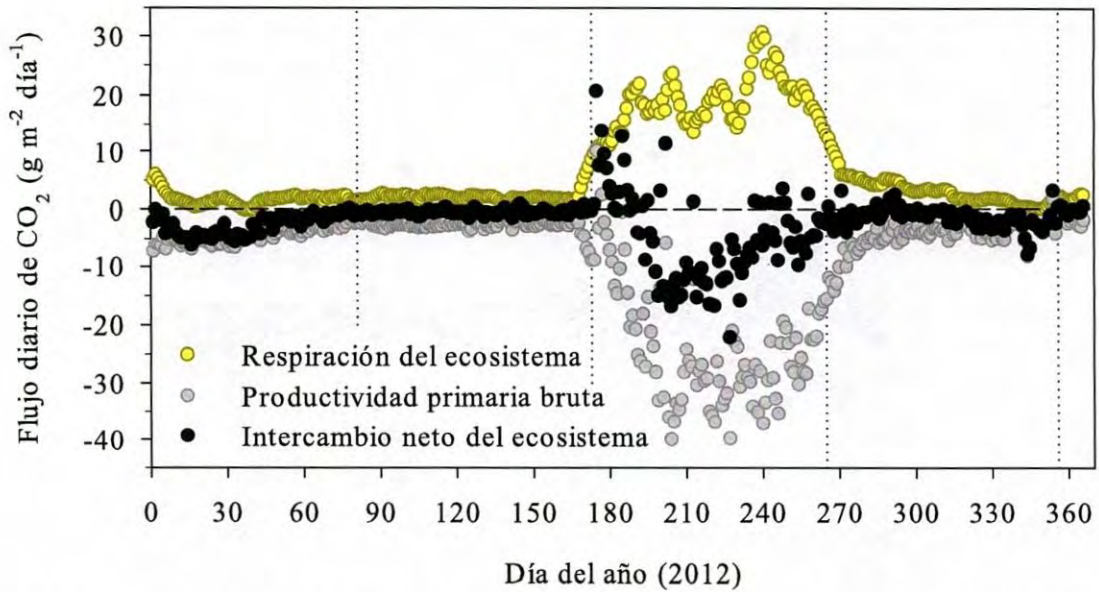


Figura 12: Curso anual del intercambio de CO₂ neto del ecosistema, respiración del ecosistema y productividad primaria bruta en la sabana durante el año 2012.

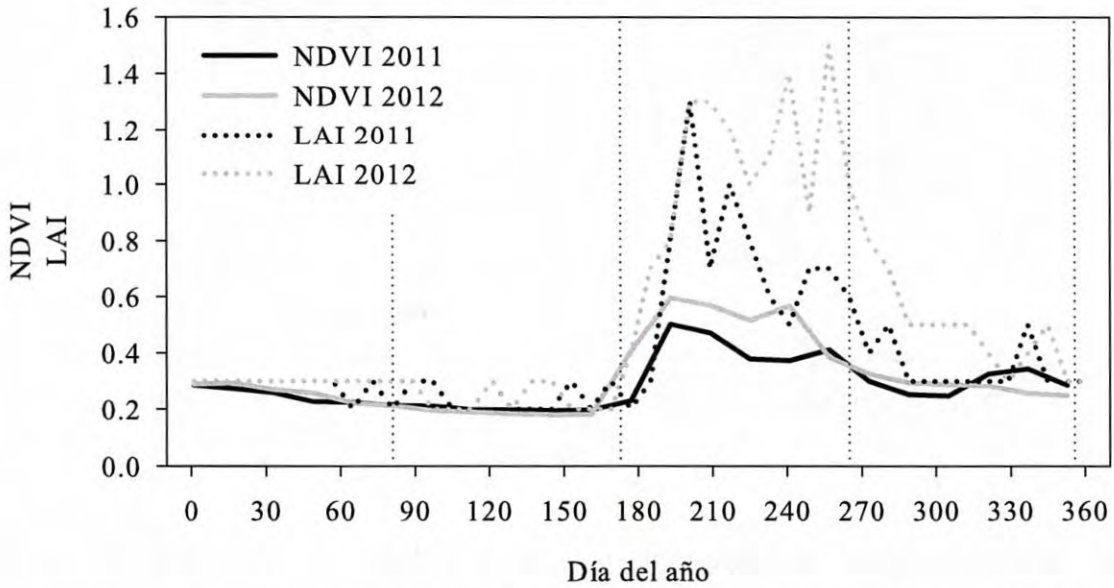


Figura 13: Curso anual de NDVI e Índice de Area Foliar (LAI) obtenidos por percepción remota para los años 2011 y 2012.

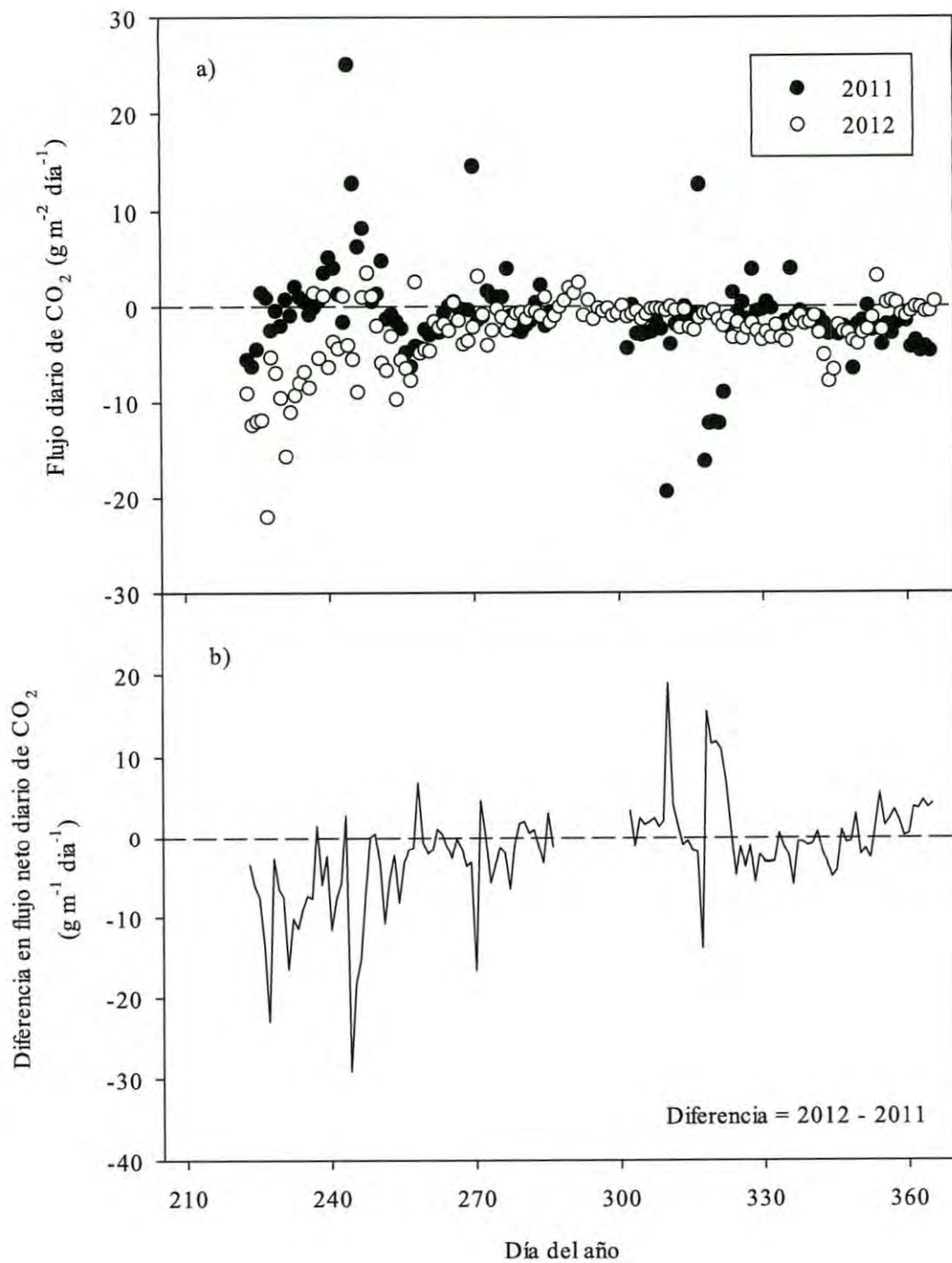


Figura 14: Comparación del intercambio neto de CO₂ diario entre los años 2011 y 2012, abarcando el periodo desde agosto hasta final de año. a) Curso de este intercambio en ambos años y, b) diferencia absoluta entre los datos del periodo entre ambos años.

VI. 5. 2. Dinámica mensual y estacional de los flujos de CO₂ y agua

Como es evidente al analizar los datos de flujos diarios, los flujos varían en las diferentes temporadas del año. Se encontraron diferencias significativas entre variables como NEE, R_{eco}, GPP y ET debido a la dinámica de sus los flujos diarios durante los meses del año 2012 (Figura 15). Para el caso del NEE (Figura 15), en el mes de agosto se presentan los mayores valores (significativamente, $P < 0.05$) en capturas de CO₂ diario del año. Sin embargo, los otros meses de verano (julio y septiembre) presentan valores similares ($P > 0.05$) a los meses de invierno (diciembre, enero y febrero). Los meses de marzo, abril, mayo, octubre y noviembre tienen capturas de CO₂ diarias bajas, aunque no significativamente diferentes a febrero, septiembre y diciembre. El mes junio es el que presenta la menor captura de CO₂ diaria (significativa, $P < 0.05$; media = $1.95 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$; mediana = $-0.23 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) de todos los meses.

En cuanto a R_{eco} y GPP (Figura 15), ambos presentan un patrón similar en sus valores diarios entre los meses. Los mayores valores del año se encontraron en el mes de agosto, seguido de julio y septiembre. En el resto de los meses se presentaron valores bajos, que en general son similares entre sí. Este patrón indica que la gran mayoría del CO₂ perdido en este ecosistema ocurre durante los meses de verano, y que es mínima durante el resto del año; así mismo es durante el verano cuando ocurre la mayor cantidad de productividad primaria bruta (GPP) debido a la mayor fotosíntesis, la cual es baja durante el resto del año. Este periodo de alta R_{eco} y GPP durante el verano coincide con el periodo que presenta valores de mayor verdor (NDVI) e índice de área foliar (LAI) del año (Figura 13). Debido a que $NEE = R_{eco} + GPP$; la variación en la proporción de R_{eco} con respecto a GPP a lo largo del año es causa del interesante patrón anual de NEE (Figura 15): que incluso durante los meses de invierno, primavera y otoño, cuando la fotosíntesis realizada por el ecosistema (GPP) es baja, esta permite una ganancia neta de CO₂ (NEE) importante, que incluso llega a ser comparable en algunos de estos meses con la que ocurre en verano.

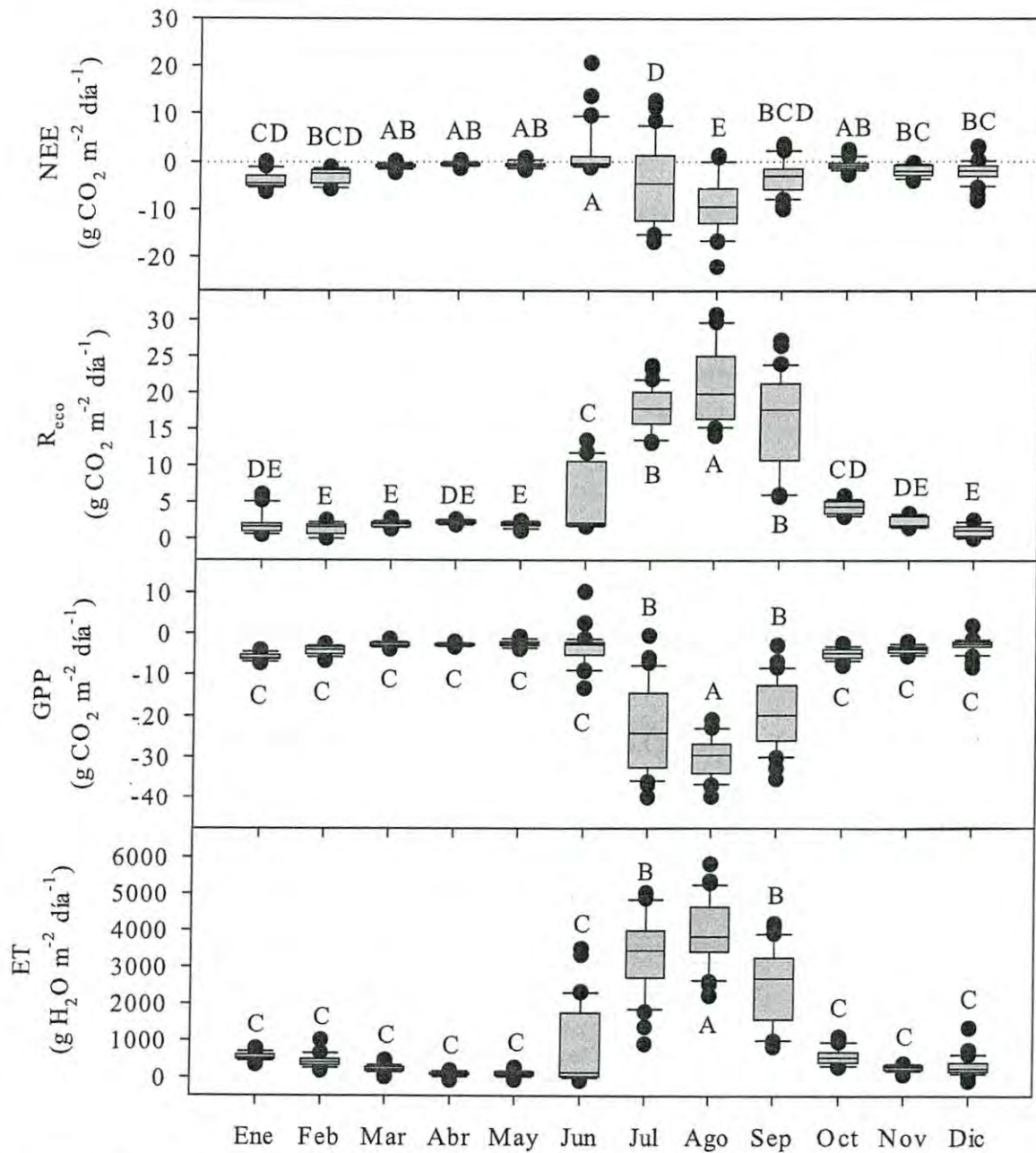


Figura 15: Comparación de los flujos diarios entre los meses del año 2012. Las cajas y bigotes corresponden a los percentiles 10, 25, 50, 75 y 90; los puntos negros corresponden a los valores extremos. Letras o conjuntos de letras diferentes dentro de la misma gráfica simbolizan diferencias significativas ($P < 0.05$).

La evapotranspiración (ET) presentó un patrón similar a R_{eco} y GPP, con los valores más altos en agosto, seguido por valores también altos en julio y septiembre, y valores bajos similares durante el resto de los meses del año (Figura 15). Este patrón encontrado resalta la importancia en ganancia de CO_2 del ecosistema durante las temporadas que no son verano, principalmente del invierno, cuando como ya se mencionó puede ocurrir una ganancia importante, pero con una pérdida de agua muy baja, lo cual tiene implicaciones en la eficiencia con que se usa el agua (EUA) para la ganancia de carbono del ecosistema. La EUA diaria de los meses del año durante el 2012 se presenta en la Figura 16, que aunque no fue posible detectar diferencias significativas debido a la muy amplia variación encontrada en los meses, se presenta una tendencia hacia valores mayores de EUA en los meses de noviembre a mayo. La principal razón para no poder detectar diferencias en EUA entre los meses se debe a que este parámetro incluye tanto las variaciones encontradas en NEE como las de ET, lo cual resulta en una muy amplia variación en los datos diarios de los meses cuando se analiza la EUA.

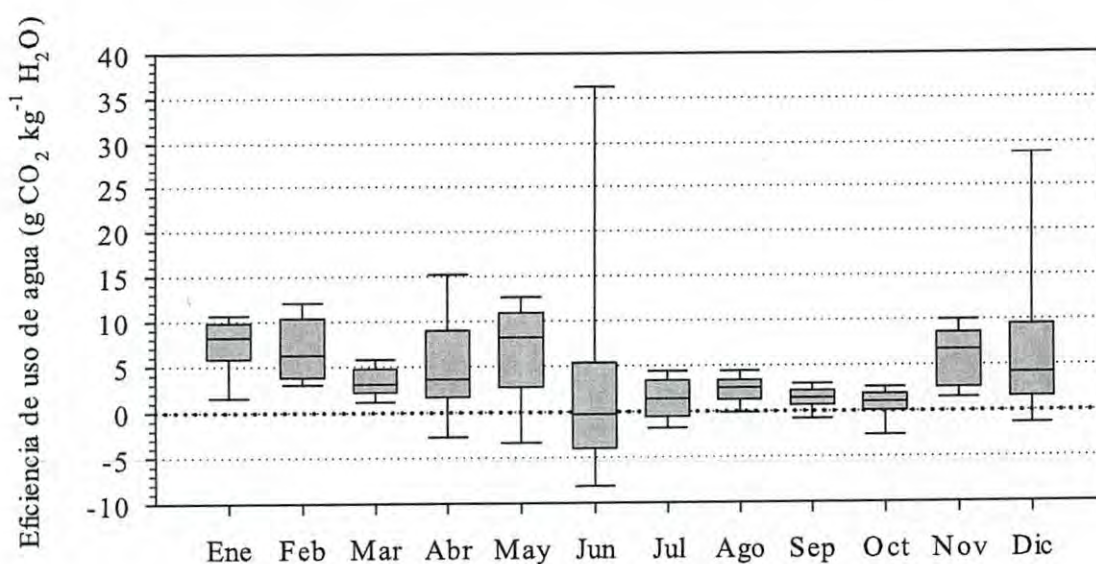


Figura 16: Comparación de la eficiencia de uso de agua diaria para la captura de carbono entre los meses del año 2012. Los valores se calcularon como $EUA = -NEE / ET$. Las cajas y bigotes son igual que en la Figura 15.

La contribución de los diferentes meses del año 2012 a los flujos anuales de CO₂ y agua se presenta en la Tabla 5. Los meses de verano (julio a septiembre) contribuyen con más del 60% a todos los flujos de CO₂ y alrededor de 3/4 partes del flujo de agua del año. Sin embargo, como se ha mostrado previamente (Figura 15), los meses de enero y febrero (invierno) en años lluviosos pueden contribuir al intercambio neto anual de CO₂ en magnitudes similares a los meses de julio y septiembre (verano). De esta manera, resaltan nuevamente en importancia estas dos épocas de crecimiento en el año, la de verano por tener gran contribución a los flujos anuales tanto de CO₂ como de agua, y también la de invierno que es capaz de generar ganancias netas de CO₂ similares a las de la temporada de verano, con una menor pérdida de agua, e incluso con menor índice de área foliar y NDVI (Figura 13).

Tabla 5: Contribución de los meses del año 2012 a los flujos de CO₂ y agua anuales.

Mes	% de contribución a los flujos anuales				EUA
	NEE	ET	R _{eco}	GPP	g CO ₂ kg ⁻¹ H ₂ O
Enero	14.1	4.2	2.6	5.6	7.1
Febrero	10.0	3.1	1.6	3.8	6.7
Marzo	3.0	1.8	2.5	2.7	3.5
Abril	1.5	0.7	2.9	2.5	4.4
Mayo	1.9	0.8	2.5	2.4	5.2
Junio	-6.9	5.1	6.9	3.3	-2.9
Julio	17.7	25.8	23.4	21.9	1.4
Agosto	34.1	30.6	27.1	28.9	2.4
Septiembre	10.7	18.9	20.7	18.0	1.2
Octubre	1.5	4.5	5.7	4.6	0.7
Noviembre	6.1	2.1	2.7	3.6	6.2
Diciembre	6.4	2.5	1.4	2.7	5.5
Meses de verano	62.5	75.3	71.2	68.9	
Resto de los meses	37.5	24.7	28.8	31.1	

VI. 5. 3. Curso diurno de los flujos de CO₂ y agua en diferentes temporadas del año

Para entender un poco más a fondo la variación que presentan los flujos diurnos en las diferentes temporadas del año es preciso indagar más en la escala temporal y analizar como varían estos procesos a lo largo del día, tanto en magnitud como en su dinámica (Figura 17). Durante los meses de invierno (ver Figura 17, enero) los flujos de R_{eco} y ET son mínimos durante todo lo largo del día, y el único flujo que ocurre en magnitud moderadas es GPP durante las horas con luz que alcanza un máximo de $-5.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ alrededor del mediodía, logrando que el NEE máximo ocurra también el mediodía en $-4.6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Durante los meses de primavera la actividad metabólica de los organismos baja, en comparación con el invierno, hasta el punto donde prácticamente todos los flujos son cercanos a cero a lo largo de todo el día (ver Figura 17, mayo), temporada que corresponde con las épocas más secas del año para esta región. Durante el verano, la actividad metabólica del ecosistema aumenta fuertemente (ver Figura 17, agosto), R_{eco} mantiene valores por encima de los $4.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante todo el día alcanzando su máximo (alrededor de las 3:30 p.m) de $6.64 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. GPP llega a su máximo alrededor del mediodía con $-21.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, con lo que el NEE alcanza su máximo también al mediodía con $-15.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Por su parte ET es baja durante la noche y alta durante el día, alcanzando su máximo alrededor de las 2:00 p.m. con $7.4 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Hacia el otoño la actividad metabólica baja nuevamente, con lo que durante esta temporada se mantienen valores mínimos en R_{eco}, GPP y ET, y el único flujo en magnitud moderada es GPP que alcanza un máximo de $-3.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ al mediodía con lo cual se logra un NEE de $-2.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante este mismo tiempo.

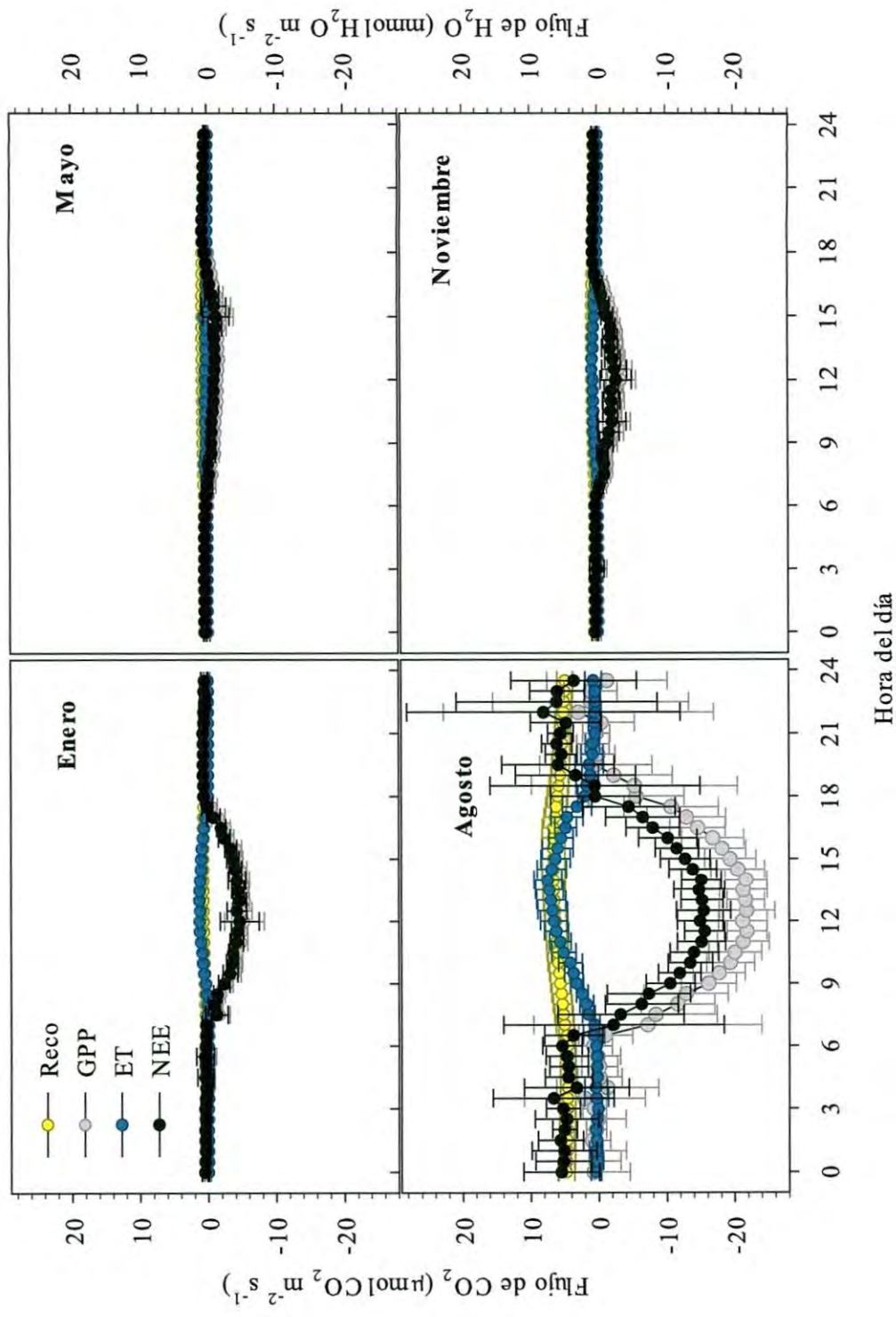


Figura 17: Curso diario promedio de flujos de CO₂ y agua en diferentes meses del año.

F-160192

VI. 5. 4. Cierre del balance de energía en la sabana

Una manera común de reportar la validez de las mediciones de flujos realizada mediante sistemas de covarianza de flujos turbulentos es la de realizar un análisis del cierre del balance de energía (“energy budget closure”) para el sitio de estudio (Burba y Anderson, 2010). El cierre para el sitio de la sabana (Figura 18) indica que en nuestras mediciones se tienen representada cerca del 82% de la transferencia de energía del sitio por flujos turbulentos, lo cual es una cantidad aceptable y que se encuentra dentro del rango reportado para los sitios de la red mundial FLUXNET (pendientes desde 0.55 hasta 0.99 e intercepción desde -32.9 hasta 36.9 W m^{-2} , según Wilson et al., 2002). Por lo tanto, la estimación de los demás flujos se puede considerar aceptable.

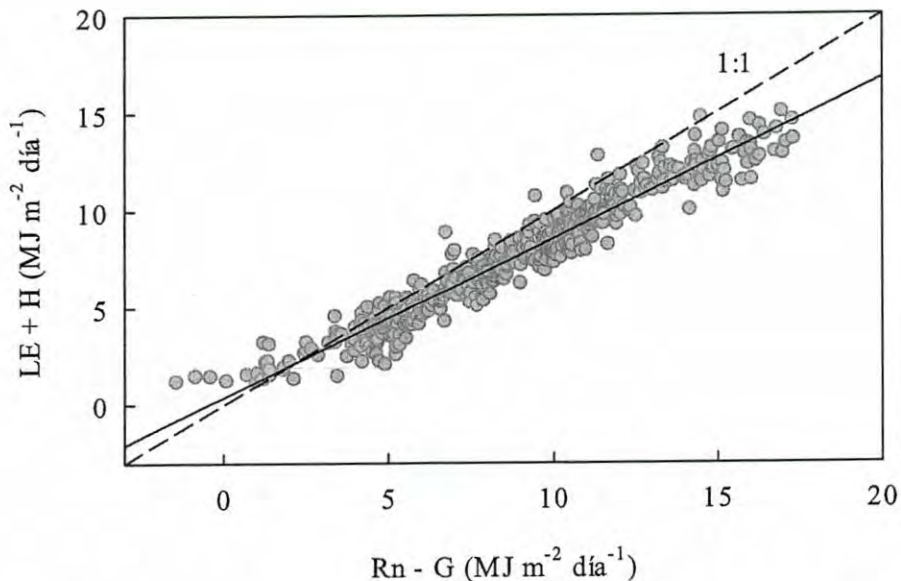


Figura 18: Cierre del balance de energía para la sabana, basado en datos diarios del 2011 y 2012. Línea sólida es el ajuste del balance de energía, con ecuación $(LE + H) = (R_n - G)0.8179 + 0.3839$.

VIII. DISCUSIÓN

El conocimiento de los flujos de materia y energía entre la biosfera y la atmósfera, y de la productividad en zonas áridas y semiáridas aún es bastante incompleto, aún cuando estos ecosistemas ocupan prácticamente la mitad de la superficie terrestre. Según Bell et al. (2012), actualmente de alrededor de 500 torres/sitios que comprende la red de investigación de flujos mundial FLUXNET solo nueve de estos se encuentran en ambientes cálidos áridos. El presente estudio es uno de los primeros en analizar los flujos de materia y energía en un ecosistema árido que ha sido completamente transformado para practicas de manejo usando un sistema de medición de flujos turbulentos, y el primero para una pradera de zacate buffel.

VII. 1. Validez de las mediciones de flujos

La proporción de los datos originales de flujos con calidad aceptable se encuentra dentro de los rangos comúnmente reportados en la literatura. Falge et al. (2001) reportan valores de proporción de huecos anual de 8.6% hasta 65.1%, y una proporción promedio de datos con calidad buena de 65%. Así, nuestros datos se encuentran con una proporción un poco por debajo de la media, aunque en proporción comparable con la de otros estudios publicados en la literatura.

Como ha sido mencionado antes, una manera común de validar los flujos medidos mediante sistemas de covarianza de flujos turbulentos es mediante el cierre del balance de energía del sitio de estudio (Burba y Anderson, 2010). Lo ideal sería que al realizar este análisis se obtuvieran valores con una pendiente igual a uno y un intercepto con el eje Y en el origen (cero), sin embargo estos valores no han sido posibles de encontrar aún en ningún sitio del mundo, y este tema es aún controversia en la comunidad científica (Wilson et al., 2002; Foken, 2008b). Wilson et al. (2002) reportan un rango en la pendiente del cierre del balance de energía encontrado entre sitios de la red FLUXNET con valores desde 0.55 hasta 0.99. En el

presente estudio se encontró para los dos años de estudio un valor de pendiente cercano a 0.8179, lo cual indica que en nuestras mediciones se tienen representada cerca del 81% de la transferencia de energía del sitio por flujos turbulentos, lo cual es comparable con los publicados en la literatura.

Aún no se han realizado otras maneras de validar los flujos medidos por el método de covarianza de flujos turbulentos en el sitio de estudio, tales como calidad y forma de los co-spectros, análisis de incertidumbre, mediciones de biomasa, escalamiento de mediciones de la hoja y suelo (Burba y Anderson, 2010; Schlesinger et al., 2009), pero los datos reportados cuentan con las principales correcciones estándar necesarias para obtener flujos defendibles (Burba y Anderson, 2010; Foken, 2008a; Papale et al., 2006). Sin embargo, ya se están realizando y se continuará con esfuerzos por escalar la información ecofisiológica de las especies de plantas dominantes y de los flujos del suelo en el futuro próximo.

VII. 2. Valores de los flujos anuales de la sabana e importancia de las zonas áridas

Al comparar el intercambio neto encontrado en este estudio con otros ecosistemas del mundo (Tabla 6), se encontraron valores intermedios de ganancia de carbono, comparado con otros ecosistemas que son fuentes netas de CO₂, o con la muy variable ganancia o emisión neta del bosque tropical húmedo, pero en magnitud similar a los encontrados para un pastizal templado.

La evapotranspiración anual de este ecosistema durante el mismo año fue de 400.18 kg H₂O m⁻² año⁻¹. Al comparar los datos de la sabana con los de otros ecosistemas del mundo (Tabla 7), estos resultaron también intermedios, con magnitud comparable a la de praderas bajas.

Tabla 6: Comparación de los datos de intercambio de CO₂ neto del ecosistema obtenidos en este estudio para la sabana de zacate buffel con otros ecosistemas del mundo.

Ecosistema	NEE (g CO ₂ m ⁻² año ⁻¹)	Referencia
Pastizal semiárido con mezquite	51.33 a 348.33	Scott et al., 2009
Matorral sarcocauléscente árido	946 a -190.67	Bell et al., 2012; Hastings et al., 2005
Matorral desértico de Mojave	-374 a -403	Wohlfahrt et al., 2008
Pastizal anual mediterráneo	106.3 a -484	Xu y Baldocchi, 2004
Pastizal templado	-707 a -946	Jaksic et al., 2006
Sabana de zacate buffel	-844.9	Este estudio
Bosque templado caducifolio	-1356.66	Wofsy et al., 1993
Bosque tropical húmedo	18.33 a -2904	Loescher et al., 2003

Tabla 7: Comparación de los datos de evapotranspiración anual obtenidos en este estudio para la sabana de zacate buffel con otros ecosistemas del mundo. Datos obtenidos de Frank e Inouye, 1994).

Ecosistema	Evapotranspiración anual (kg H ₂ O m ⁻² año ⁻¹)
Desierto cálido	164
Tundra	202
Desierto frío	256
Taiga	380
Sabana de zacate buffel (este estudio)	400.18
Pradera baja	413
Bosque mixto	543
Pradera alta	571
Bosque de hoja ancha	588
Bosque caducifolio de coníferas	821
Sabana	894
Bosque tropical húmedo	1363

En el presente estudio se encontró que la sabana durante el año del 2012 fue un sumidero de CO₂, con un intercambio neto de -844.9 g CO₂ m⁻² año⁻¹ (ó -230.4 g C m⁻² año⁻¹). Como ya se mostró previamente (en la sección de Resultados), esta es una magnitud intermedia pero importante de ganancia anual de CO₂ comparado con otros ecosistemas del mundo. Otros ecosistemas áridos y semiáridos naturales han mostrado también magnitudes importantes de captación de CO₂ anual como los reportados por Wohlfahrt et al. (2008) para un sitio en el desierto de Mojave o Hastings et al. (2005) para un matorral desértico sarcocauléscente en Baja California (ver Tabla 6). Los datos del presente estudio son una evidencia más de que los ecosistemas de zonas áridas, e incluso los que han sido transformados para actividades de manejo (que cada vez ocupan mayor superficie), pueden ser muy importantes en el ciclo del carbono y en la captura de CO₂ mundial (Wohlfahrt et al., 2008), tomando en cuenta estas magnitudes y la gran representación que tienen estos ecosistemas en la superficie terrestre. Además, esto nos hace cuestionarnos si realmente los ecosistemas áridos y semiáridos son estrictamente poco productivos (ver Withford, 2002)

Sin embargo, otros estudios han mostrado que es posible encontrar amplia variación en los flujos anuales de los ecosistemas áridos y semiáridos. Ejemplo de esto son los trabajos de Scott et al. (2009) y Bell et al. (2012), que muestran que durante varios años (los 4 años de mediciones para el primero y 5 años de 7 para el segundo) ecosistemas semiáridos han sido fuentes de CO₂. Para entender mejor la importancia de este tipo de ecosistemas es necesario una mayor representación en estudios de flujos de materia y energía entre la biosfera y la atmósfera, además de realizar mayores esfuerzos científicos por comprender la variabilidad de estos flujos, así como los factores bióticos y abióticos involucrados en esta.

VII. 3. Estacionalidad del ecosistema sabana y su relación a la estacionalidad climática en el Desierto Sonorense

En las zonas áridas y semiáridas, como ecosistemas fuertemente limitados por el recurso agua, la precipitación tiene un papel importante en la actividad de los organismos vivos (Noy-Meir, 1973; Withford, 2002). Particularmente en una buena parte del Desierto Sonorense y del

estado de Sonora se presenta mayormente un patrón bi-estacional en la lluvia donde alrededor de 80% de la precipitación anual ocurre durante el verano por influencia del monzón, y el resto durante el invierno, aunque otra contribución puede ocurrir durante otoño por tormentas de huracanes. (Brown, 1994; Brito-Castillo et al., 2010). Estas estaciones con disponibilidad de agua adecuada influyen el tiempo en que la vegetación esta activa.

La vegetación del sitio de la sabana muestra su mayor época de crecimiento durante el verano (Figura 13). En esta época es cuando todas las especies dominantes están activas (Tabla 2), se presentan altos valores de contenido de agua en el suelo debido a los eventos de precipitación por el monzón (Figura 11), un descenso moderado en el déficit de presión de vapor, y los mayores valores de temperatura del aire y radiación neta del año (Figuras 8 - 10). La gran mayoría de los flujos de CO₂ (NEE, R_{eco} y GPP) y agua del año ocurrieron durante esta época de crecimiento del verano (Tabla 5). Esto concuerda con otros estudios para ecosistemas del noroeste de Mexico y Suroeste de Estados Unidos que muestran una marcada estacionalidad y que son fuertemente influenciados por el monzón (Pérez-Ruiz et al., 2010; Scott et al., 2004 y 2009). Sin embargo, debido a las altas tasas de evapotranspiración durante esta época, pese a que se presentan los valores mayores de NEE, ocurren los menores valores de eficiencia de uso de agua para la captación de CO₂ del ecosistema.

Durante la precipitación de otoño e invierno (aumentos en el contenido de agua del suelo, Figura 11) se presentó un ligero aumento en NDVI y LAI durante el 2011, pero durante el 2012 solo mantuvo valores moderados durante esta época (Figura 13). Todos los flujos durante esta época son bajos, excepto NEE, que a escala temporal diaria puede alcanzar valores comparables a los muy variables del verano (Figura 15). Esto se debe a que la pérdida de CO₂ por respiración es mínima durante todo el día en esta época, lo cual permite que la mayor parte del CO₂ fijado por GPP, aún a bajas tasas, permanezca en el ecosistema. Además, debido a que la evapotranspiración es baja y NEE es moderado (Figura 15), permite una eficiencia de uso de agua alta (Figura 16).

La magnitud del flujo de R_{eco} y de ET parecen fundamentales en determinar la estacionalidad de NEE y de EUA. Esta magnitud en R_{eco} esta determinada por dos factores: R_{eco} es afectada positivamente tanto por la temperatura como por la humedad y los eventos de

precipitación (Xu et al., 2004), y la cantidad de biomasa metabólicamente activa presente. Así, alcanza valores altos en verano debido a las altas temperaturas, alta humedad ambiental y en el suelo y a que prácticamente toda la biomasa está activa durante este periodo (microorganismos, fauna, vegetación), e incluso la fotorrespiración inducida por las altas temperaturas pudiera tener un papel importante. Durante el invierno, la temperatura del ambiente y humedad del suelo es menor, así como también la cantidad de biomasa activa (ver Figuras 9 y 11 y Tabla 2 para la vegetación), factores responsables de la magnitud baja de R_{eco} durante este periodo. Por su parte la magnitud de ET puede variar entre estaciones influenciada por: el déficit de presión de vapor, la radiación neta, y la cantidad de biomasa que transpira y su conductancia al vapor de agua (Jones, 1976; Monteith, 1965), y la disponibilidad de agua evapotranspirable. La variación en estos factores en las diferentes épocas del año puede ser responsable de la muy diferente magnitud de ET entre estaciones, y con ello de la EUA.

VII. 4. El papel de la estructura y composición de la vegetación en la captura de carbono de la sabana

El ecosistema de sabana de buffel es un ecosistema que resulta de una completa transformación de los ecosistemas naturales para el establecimiento del zacate buffel *Pennisetum ciliare* para tratar de aumentar la producción de forraje en las zonas áridas y semiáridas del noroeste de México y Sur de Estados Unidos. Inicialmente esta transformación implicaba remover la cobertura vegetal natural de matorrales xerófilos completamente y sembrar este zacate en su lugar; sin embargo, las prácticas más modernas tratan de mantener algunos árboles o arbustos grandes y remover el resto de la vegetación. El éxito en el establecimiento de las praderas o sabanas de zacate buffel en las zonas áridas y semiáridas de Sonora ha sido muy variable (Castellanos et al., 2010), existiendo así entre las praderas un gradiente en NDVI, cobertura vegetal total, de buffel y de leñosas y su tamaño (Franklin y Molina-Freaner, 2010; Bravo-Peña, 2009).

La sabana de estudio fue establecida manteniendo los arbustos y árboles más grandes. La fenología de estas especies dominantes de este sitio se muestra en la Tabla 2. Como se ha mencionado antes, la mayor parte de la captura de carbono anual ocurre en verano (Tabla 5), cuando todas las especies dominantes están activas, y es posible que una gran parte de esta sea realizada por el zacate buffel. Sin embargo durante el resto del año las especies con mayor cobertura del sitio, los pastos anuales y el mismo buffel, se encuentran inactivos, y la captura ocurrida se debe al resto de las especies naturales que han fueron mantenidas o que han recolonizado y que están activas durante el resto del año: *Olneya tesota*, *Prosopis velutina*, *Phaulothamnus spinescens*, y *Encelia farinosa*. La captura de CO₂ que se debió a estas especies nativas para la sabana durante este periodo en el año 2012 correspondió al 37.5% anual, lo cual es una proporción bastante importante, aún cuando solo cubren menos del 5% de la superficie.

Tomando en cuenta la importante contribución de las especies nativas a la captura anual de CO₂ a este ecosistema, es posible que la magnitud de la representación (cobertura, densidad, LAI) de estas especies dentro de las sabanas o praderas de zacate buffel tenga un alto impacto en el NEE de los meses de octubre a junio, y en el total anual. Por otro lado, también la cobertura de buffel y de pastos anuales, los cuales solo están activos principalmente durante el verano, en las sabanas o praderas de buffel puede que tenga un impacto en el NEE del verano. En nuestro sitio de estudio el NEE de esta temporada correspondió al 62.5% anual, aunque no fue posible distinguir con cuanto de esta cantidad contribuyeron estas especies que cubren el 53.5% de los pastos anuales y 31.8% el zacate buffel.

Así, para maximizar la captura de carbono anual de un ecosistema de sabana de buffel, sugerimos, basados en este estudio, mantener una buena cobertura de zacate buffel y evitar su sobrepastoreo, así como mantener una cobertura de los árboles y arbustos nativos que son capaces de permanecer con hojas verdes durante la mayor parte del año.

VII. 5. Posibles cambios en funcionamiento y provisión de servicios con la transformación de los ecosistemas naturales

El presente estudio trata de abordar la temática del funcionamiento y provisión de servicios de soporte y regulación en ecosistemas áridos, y como influye la biodiversidad de plantas en estos aspectos, principalmente en el balance de carbono, captura de carbono, productividad primaria y uso de agua; y como se modifican estos procesos al modificar esta biodiversidad. Para el caso de la sabana de zacate buffel, las mediciones de los flujos de CO₂ y de agua corresponden a una cuantificación en tiempo real del balance y captura de carbono y productividad primaria mediante la integración del NEE, y del uso de agua mediante el estudio de la EUA, y se mencionaron anteriormente algunos ejemplos de como la composición y estructura de la vegetación participa en estos procesos. En el caso del ecosistema de matorral natural, no se poseen estas mediciones cuantitativas del funcionamiento y provisión de servicios del ecosistema, por lo que no es posible hacer comparaciones directas en los cambios en estos procesos con la transformación del ecosistema de matorral a sabana. Sin embargo, el marco teórico de los atributos y diversidad funcional nos permite hacer inferencias sobre posibles cambios en este contexto. Según este marco teórico la biodiversidad y los cambios en ella (p ej. riqueza, equidad y composición), a través de los atributos funcionales y los cambios en su representación, tienen un impacto directo en los procesos de los ecosistemas y en los servicios que proveen (Chapin et al., 2000).

Los atributos funcionales utilizados en este estudio están relacionados con la ganancia y secuestro de carbono, la productividad primaria, y el uso de agua, a nivel órgano, individuo y ecosistema. A nivel órgano (hoja), se ha reportado que A_{area} tiene una relación positiva lineal con la ganancia de carbono diaria, y esta misma relación se mantiene aún entre especies ecológicamente diferentes (Tezara et al., 1998; Zott y Winter, 1993). Existe bastante evidencia de que el contenido de nitrógeno (N_{area} o N_{masa}) se ha relacionado directamente con la capacidad fotosintética (A_{area} y A_{masa}) y con la velocidad de carboxilación máxima (Evans, 1989; Field y Mooney, 1976; Kattge et al., 2009; Wright et al., 2004). Aunque la relación nitrógeno-fotosíntesis no fue encontrada para especies que habitan las zonas áridas de la Región Centro de Sonora (Hinojo-Hinojo, 2011), en estas especies se encontró una relación

entre el contenido de nitrógeno y la eficiencia de uso de nitrógeno en la fotosíntesis. AFE, que representa la cantidad de área foliar desplegada por unidad de masa, se ha relacionado positivamente tanto con A_{masa} como con N_{masa} , y negativamente con el tiempo de vida de la hoja (Reich et al., 1992; Wright et al., 2004). En las especies de la Región Centro de Sonora se han encontrado diferentes relaciones de A_{masa} y A_{area} vs AFE entre tipos funcionales, lo cual se ha interpretado como diferente eficiencia de usar la hoja como aparato fotosintético (Hinojo-Hinojo, 2011). A nivel individuo, A_{masa} y A_{area} se relacionan positivamente con la tasa de crecimiento en altura (Reich et al., 1992); así mismo SLA, A_{masa} y N_{masa} se relacionan positivamente con la tasa de crecimiento relativo. A nivel individuo y ecosistema, AFE se relaciona positivamente con la proporción Productividad Primaria por Encima del Suelo/Biomasa de follaje (Reich et al., 1992). La altura de la planta a la madurez ha sido utilizada como atributo funcional debido a que se relaciona con las condiciones ambientales a las que están expuestas las plantas, así como su habilidad competitiva ante el factor luz (Westoby, 1998). La longitud de la época de crecimiento, en este estudio tomada como el número de estaciones activas, tiene un fuerte impacto en la productividad primaria por encima del suelo (Chapin et al., 2003) y quizás también en la ganancia de carbono anual. La leñosidad de las plantas puede estar relacionada con la capacidad de secuestro de carbono a largo plazo de un ecosistema, debido a que la madera es un almacén de carbono cuya degradación puede ser lenta en escala de tiempo ecológica, en comparación con otros órganos (hojas, flores, semillas). Por último, g_s es uno de los principales controles de la fotosíntesis y de la transpiración a los tres niveles. Además, g_s a bajos valores de déficit de presión de vapor, como se asume que fueron realizadas las mediciones de el presente estudio, esta relacionado con la sensibilidad de g_s al déficit de presión de vapor, también en los tres niveles (Oren et al., 1999). Así, tomando todo esto en cuenta, la clasificación de las especies de plantas en tipos funcionales del presente estudio toma en cuenta en estos atributos una gama de aspectos de las plantas que se relacionan con la ganancia y secuestro de carbono, productividad primaria y uso de agua en diversas escalas espaciales (órgano, planta ecosistema) y temporales (instantáneo, diario, anual, etc.). Aunque la literatura reporta que algunos de estos atributos pueden estar correlacionados, el análisis de componentes principales reveló que todos estos atributos

poseen una contribución importante a la variabilidad explicada por los dos primeros componentes principales, y que todos ellos determinan de manera importante la posición de una especie en este espacio bidimensional (Figura 6).

Los tipos funcionales de herbáceas activas en verano y los arbustos caducifolios perdieron representación en número de especies con la transformación del ecosistema natural a sabana, mientras que los árboles caducifolios y trepadoras y otras prácticamente desaparecen. La pérdida de representación en el número de especies de los tipos funcionales puede ser interpretada como pérdida en la redundancia funcional. Según Peterson et al. (1998) especies aparentemente redundantes cuyas funciones se traslapan generan mayor resiliencia ecológica, debido a que estas refuerzan la función entre escalas. Así, es posible que la pérdida en representación en número de especies en los tipos funcionales encontrada en la sabana tenga repercusiones negativas en la resiliencia ecológica de la sabana de buffel.

Con la transformación a sabana prácticamente se perdieron los tipos funcionales de árboles caducifolios y trepadoras y otras. Los árboles caducifolios poseen valores bajos a intermedios de A_{area} y A_{masa} , valores altos de AFE y N_{masa} , con lo cual aunque pueden ser especies con baja a intermedia ganancia de carbono diaria, pero con alta tasa de crecimiento relativo durante el verano. Por su parte, aunque se posee pocos datos para las especies de trepadoras del sitio, Hinojo-Hinojo (2011) y Molina-Freaner et al. (2004) encontraron que estas especies en la Región Centro de Sonora pueden tener valores muy altos de A_{masa} , AFE y N_{masa} , y Castellanos et al. (1989) reporta datos similares para especies de trepadoras de la Selva Baja Caducifolia. Así, es posible que las trepadoras posean una alta ganancia de carbono diaria, y alto crecimiento relativo, también durante el verano. Estas especies pueden constituir un componente importante de la ganancia de carbono y productividad primaria del verano en el ecosistema natural, estuvieron ausentes en la sabana.

El resto de los tipos funcionales que no se perdieron totalmente con la transformación a sabana pierden del 5 al 93% de su representación en cobertura en la sabana. Por ejemplo, se pierde el 5.6% de los rangos más altos de A_{area} y A_{masa} , especies que pueden contribuir fuertemente a la ganancia diaria durante el verano; el 79.4% de los rangos bajos a intermedios de fotosíntesis, que pueden corresponder a las estrategias de conservación de recursos

(Hinojo-Hinojo, 2011); el 28.7% de las especies que están activas en tres estaciones del año o más, las cuales son las responsables de la ganancia de carbono durante el otoño, invierno y primavera; el 30% de los rangos más altos de AFE, que pueden corresponder a las especies de con una alta tasa de crecimiento relativo y productividad; y el 80% de los rangos más altos de N_{masa} , lo cual habla de la una menor calidad de hojarasca que es devuelta al sistema. Además se pierde el 76.9% de las especies leñosas y semileñosas, con lo cual el almacenamiento de carbono a largo plazo se puede ver fuertemente reducido en el ecosistema de sabana.

En síntesis, se espera que el ecosistema natural en promedio presente una mayor captura de carbono tanto en verano como en el resto de las estaciones, mayor productividad primaria y mayor secuestro de carbono a largo plazo debido a la mayor abundancia de leñosas. El ecosistema de sabana, se espera que presente una menor captura de carbono, productividad primaria durante todo el año y una capacidad baja para el secuestro de carbono orgánico a largo plazo comparado con el ecosistema natural, aunado a una menor resiliencia ecológica en estos procesos y servicios.

Los cambios en la estructura causados por la transformación de los ecosistemas naturales a sabana encontrados en el presente trabajo repercuten en cambios en el funcionamiento, y consecuentemente en los servicios de provisión y regulación del ecosistema, así como su diversidad funcional, lo cual puede representar una dinámica similar a los que están ocurriendo en toda la Región Centro de Sonora a causa de esta transformación de sus ecosistemas naturales.

VIII. CONCLUSIONES

La sabana a escala anual, fue un importante sumidero de carbono y fuente de agua a la atmosfera durante el 2012. Entre el 62 y el 75% de los flujos (NEE, R_{eco} , GPP, ET) ocurren durante el verano, y lo demás durante el resto del año.

Este ecosistema muestra una marcada estacionalidad tanto climática como en funcionamiento. La magnitud en R_{eco} es un importante determinante de la estacionalidad del NEE, mientras que ET lo es para la de la EUA.

Los cambios en la composición y estructura de la vegetación que ocurren por la transformación de los matorrales xerófilos son bastante severos. Estos, en un inicio causados por el desmonte que normalmente se realiza para el establecimiento del zacate buffel, siguen siendo aún notorios incluso después de 30 años, la antigüedad aproximada de la sabana de estudio.

Además de estos cambios, en el presente trabajo se documentaron cambios en la diversidad funcional de las plantas por esta transformación. De los seis tipos funcionales detectados, dos de estos pierden representación en número de especies en la sabana, cuatro de estos en cobertura, y dos desaparecen. Estos cambios en diversidad funcional pueden tener impactos en la ganancia de carbono en la sabana y en el balance y secuestro de carbono, uso de agua y productividad primaria. Por lo tanto cambios en la diversidad funcional se reflejaron en cambios en el funcionamiento y provisión de servicios de soporte y regulación de un ecosistema árido de la Región Centro de Sonora.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Baldocchi, D., E. Falge, L. Gu, R. Olson, D. Hollinger, S. Running, P. Anthoni, C. Bernhofer, K. Davis, R. Evans, J. Fuentes, A. Goldstein, G. Katul, B. Law, X. Lee, Y. Malhi, T. Meyers, W. Munger, W. Oechel, K. T. Paw U, K. Pliagaard, H. P. Schmid, R. Valentini, S. Verma, T. Vesala, K. Wilson, S. Wofsy. 2001. FLUXNET : A New Tool to Study the Temporal and Spatial Variability of Ecosystem-Scale Carbon Dioxide, Water Vapor, and Energy Flux Densities. *Bulletin of the American Meteorological Society* 82(11): 2415-2434.
- Balvanera, P., A. B. Pfisterer, N. Buchmann, J.-S. He, T. Nakashizuka, D. Raffaelli, B. Schmid. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology letters* 9(10): 1146-56.
- Bell, T. W., O. Menzer, E. Troyo-Diéquez, W. C. Oechel. 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.
- Bernacchi, C. J., E. L. Singsaas, C. Pimentel, A. R. Portis Jr, S. P. Long. 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 24(2): 253-259.
- Bravo-Peña, L. 2009. Ganadería y cambios de la cubierta vegetal en la región central de Sonora. Impactos sobre el paisaje y vulnerabilidad de los productores pecuarios en el contexto del cambio climático. Tesis de Doctorado. Posgrado en Alimentación y Desarrollo. CIAD.
- Brito-Castillo, L., M. A. Crimmins, S. C. Díaz. 2010. Clima. En: Molina-Freaner F. E., T. R. Van-Devender (eds), *Diversidad Biológica de Sonora*. UNAM, Mexico, DF. pp 73-96.
- Brown, D. E. 1994. *Biotic Communities: Southwestern United States and Northwestern Mexico*. University of Utah Press, Salt Lake City.
- Burba, G., D. Anderson. 2010. *A Brief Practical Guide to Eddy Covariance Flux Measurements. Principles and Workflow Examples for Scientific and Industrial Applications, Versión 1*. LI-COR, Lincon.

- Burquez, A., A. Martínez-Yrizar, M. Miller, K. Rojas, M. Quintana, D. Yetman. 1996. Mexican grasslands and the changing aridlands of Mexico: an overview and a case study in northwestern Mexico. En: Tellman B., D. M. Finch, C. Edminster, R. Hambre (eds), Proceedings RMRS-P-3. The Future of Arid Grasslands: Identifying issues, Seeking Solutions. USDA, Tucson, pp 21-44.
- Castellanos, A. E. 1992. Ecología, utilización y conservación de las comunidades vegetales en el estado de Sonora. Un análisis. En: Moreno J. L. (ed), Los Recursos Naturales del Estado de Sonora. El Colegio de Sonora - SIUE, Hermosillo, pp 25-37.
- Castellanos, A. E., H. A. Mooney, S. H. Bullock, C. Jones, R. Robichaux. 1989. Leaf, stem, and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica* 21(1): 41-49.
- Castellanos, A. E., M. J. Martínez, J. M. Llano, W. L. Halvorson, M. Espiricueta, I. Espejel. 2005. Successional trends in Sonoran Desert abandoned agricultural fields in northern Mexico. *Journal of Arid Environments* 60(3): 437-455.
- Castellanos-V., A. E., G. Yanes, D. Valdez-Zamudio. 2002. Drought-tolerant exotic buffelgrass and desertification. En: Tellman B. (ed), Weeds Across Borders. Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson, pp 99-112.
- Castellanos-Villegas, A. E., L. C. Bravo, G. W. Koch, J. Llano, D. López, R. Méndez, J. C. Rodríguez, J. R. Romo. 2010. Impactos ecológicos por el uso del terreno en el funcionamiento de ecosistemas áridos y semiáridos. En: Molina-Freaner F. E., T. R. Van-Devender (eds), *Diversidad Biológica de Sonora*. UNAM, Mexico, DF, pp 157-186.
- Celaya-Michel, H. 2010. Cambios en la diversidad funcional de la vegetación en la región centro de Sonora y su efecto en la dinámica de nitrógeno y respiración del suelo. Tesis de Maestría. Posgrado en Biociencias. Universidad de Sonora.
- Chapin, F. S. 2003. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany* 91(4): 455-463.
- Chapin, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack, S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405(6783): 234-242.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. Ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. Van Der Heijden, J. G. Pausas, H.

- Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51(4): 335-380.
- Cornwell, W. K., J. H. C. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Dorrepaal, V. T. Eviner, O. Godoy, S. E. Hobbie, B. Hoorens, H. Kurokawa, N. Pérez-Harguindeguy, H. M. Quested, L. S. Santiago, D. A. Wardle, I. J. Wright, R. Aerts, S. D. Allison, P. van Bodegom, V. Brovkin, A. Chatain, T. V. Callaghan, S. Díaz, E. Garnier, D. E. Gurvich, E. Kazakou, J. A. Klein, J. Read, P. B. Reich, N. A. Soudzilovskaia, M. V. Vaieretti, M. Westoby. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters* 11(10): 1065-1071.
- Costanza, R., R. Arge, R. De Groot, S. Farberk, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. O. Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Suttonkk. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- De Bello, F., S. Lavorel, S. Díaz, R. Harrington, J. H. C. Cornelissen, R. D. Bardgett, M. P. Berg, P. Cipriotti, C. K. Feld, D. Hering, P. Martins da Silva, S. G. Potts, L. Sandin, J. P. Sousa, J. Storkey, D. A. Wardle, P. A. Harrison. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19(10): 2873-2893.
- Díaz, S., J. G. Hodgson. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15(3): 295-304.
- Díaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quétier, K. Grigulis, T. M. Robson. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(52): 20684-20689.
- Evans, J. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78: 9-19.
- Falge, E., D. Baldocchi, R. Olson, P. Anthoni, M. Aubinet, C. Bernhofer, G. Burba, R. Ceulemans, R. Clement, H. Dolman, A. Granier, P. Gross, T. Grünwald, D. Hollinger, N.-O. Jensen, G. Katul, P. Keronen, A. Kowalski, C. T. Lai, B. E. Law, T. Meyers, J. Moncrieff, E. Moors, J. W. Munger, K. Pilegaard, Ü. Rannik, C. Rebmann, A. Suyker, J. Tenhunen, K. Tu, S. Verma, T. Vesala, K. Wilson, S. Wofsy. 2001. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 107(1): 43-69.
- Farquhar, G. D., S. Caemmerer, J. A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta* 149: 78-90.

- Field, C. B., H. A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationships in wild plants. En: Givinish T. J. (ed), *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 25-55.
- Foken, T. 2008a. *Micrometeorology*. Springer, Berlin Heidelberg.
- Foken, T. 2008b. The energy balance closure problem: an overview. *Ecological Applications* 18(September): 1351-1367.
- Franco-López, J., G. de la Cruz, A. de la Cruz, A. Rocha, N. Navarrete, G. Flores, E. Kato, S. Sánchez, L. Abarca, C. Bedia, I. Winfield. 1985. *Manual de Ecología*. Trillas, México, DF.
- Frank, D., R. Inouye. 1994. Temporal variation in actual evapotranspiration of terrestrial ecosystems: patterns and ecological implications. *Journal of Biogeography* 21(4): 401-411.
- Franklin, K. A., K. Lyons, P. L. Nagler, D. Lampkin, E. P. Glenn, F. Molina-Freaner, T. Markow, A. R. Huete. 2006. Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation* 127(1): 62-71.
- Franklin, K., F. Molina-Freaner. 2010. Consequences of buffelgrass pasture development for primary productivity, perennial plant richness, and vegetation structure in the drylands of Sonora, Mexico. *Conservation biology* 24(6): 1664-73.
- Hassan, R., R. Scholes, N. Ash (Eds). 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*, Volume 1. Island Press, Washington, DC.
- Hastings, S. J., W. C. Oechel, A. Muhlia-Melo. 2005. Diurnal, seasonal and annual variation in the net ecosystem CO₂ exchange of a desert shrub community (*Sarcocaulis*) in Baja California, Mexico. *Global Change Biology* 11(6): 927-939.
- Hinojo-Hinojo, C. 2011. *Caracterización de la Fotosíntesis y Atributos Foliareos de Especies de Plantas de las Zonas Áridas y Semiáridas de la Región Centro de Sonora*. Universidad de Sonora.
- Jaksic, V., G. Kiely, J. Albertson, R. Oren, G. Katul, P. Leahy, K. A. Byrne. 2006. Net ecosystem exchange of grassland in contrasting wet and dry years. 139: 323-334.
- Jones, H. G. 1976. Crop characteristics and the ratio between assimilation and transpiration. *Journal of Applied Ecology* 3(2): 605-622.

- Kattge, J., W. Knorr, T. Raddatz, C. Wirth. 2009. Quantifying photosynthetic capacity and its relationship to leaf nitrogen content for global-scale terrestrial biosphere models. *Global Change Biology* 15(4): 976-991.
- Lavorel, S., E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- LI-COR. 2013. Eddy Pro 4: Eddy Covariance Software. Instruction Manual. LI-COR, Inc, Lincon.
- Loescher, H., S. Oberbauer. 2003. Environmental controls on net ecosystem-level carbon exchange and productivity in a Central American tropical wet forest. *Global Change Biology* 9: 396-412.
- Long, S. P., C. J. Bernacchi. 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of experimental botany* 54(392): 2393-401.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, a Hector, D. U. Hooper, M. a Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, D. a Wardle. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science (New York, NY)* 294(5543): 804-8.
- Ludwig, J. A., D. Tongway. 1997. The Conservation of Water and Nutrients within Landscapes. En: Ludwig J., D. Tongway, K. Hodgkinson, D. Freudenberger, N. J (eds), *Landscape Ecology Function and Management: Principles from Australia's Rangelands*. CSIRO Publishing, Collingwood, pp 13-22.
- Martinez-Yrizar, A., R. S. Felger, A. Búrquez. 2010. Los ecosistemas terrestres: un diverso capital natural. En: Molina-Freaner F., T. Van-Devender (eds), *Diversidad Biológica de Sonora*. UNAM, pp 129-156.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* 21(4): 178-85.
- Molina-Freaner, F., R. Castillo-Gámez, C. Tinoco-Ojanguren, A. E. Castellanos. 2004. Vine species diversity across environmental gradients in northwestern Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 1853-1874.
- Monteith, J. L. 1965. Evaporation and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 19: 205-234.

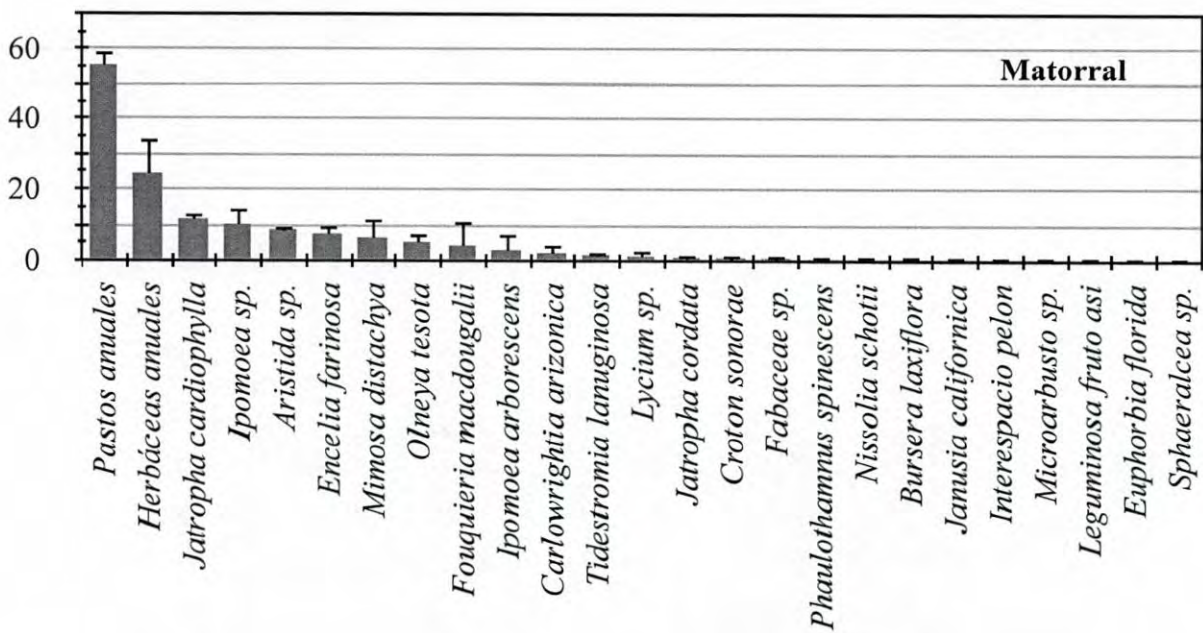
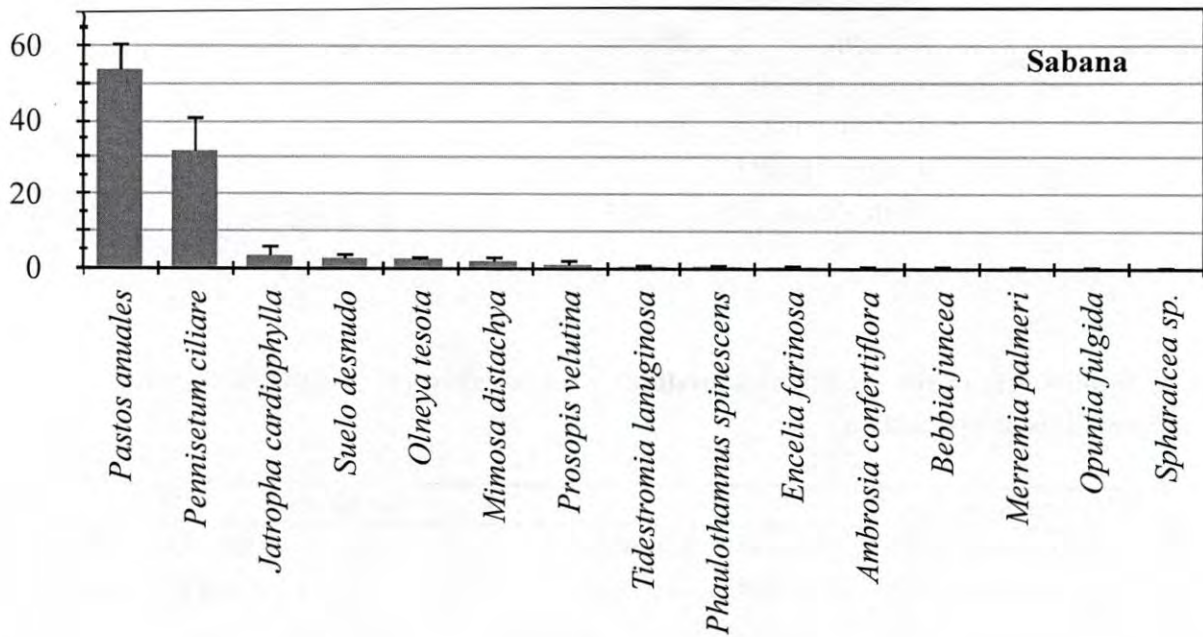
- Mouchet, M. A., S. Villéger, N. W. H. Mason, D. Mouillot. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24(4): 867-876.
- Naeem, S., F. S. Chapin III, R. Costanza, P. R. Ehrlich, F. Golley, D. U. Hooper, J. H. Lawton, R. V O'Neill, H. A. Mooney, O. E. Sala, A. J. Symstad, D. Tilman. 1999. Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Issues in Ecology* 4: 2-11.
- Naeem, S., M. Loreau, P. Inchausti. 2004. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. En: Loreau M., S. Naeem, P. Inchausti (eds), *Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives*. Oxford University Press, New York, pp 3-11.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 23-51.
- Oren, R., J. S. Sperry, G. G. Katul, D. E. Pataki, B. E. Ewers, N. Phillips, K. V. R. Schäfer. 1999. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell & Environment* 22(12): 1515-1526.
- Papale, D., M. Reichstein, M. Aubinet, E. Canfora, C. Bernhofer, W. Kutsch, B. Longdoz, S. Rambal, R. Valentini, T. Vesala, D. Yakir. 2006. Towards a standardized processing of Net Ecosystem Exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation. *Biogeosciences* 3(4): 571-583.
- Perez-Ruiz, E. R., J. Garatuza-Payan, C. J. Watts, J. C. Rodriguez, E. a. Yopez, R. L. Scott. 2010. Carbon dioxide and water vapour exchange in a tropical dry forest as influenced by the North American Monsoon System (NAMS). *Journal of Arid Environments* 74(5): 556-563.
- Peterson, G., C. R. Allen, C. S. Holling. 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1: 6-18.
- Reich, P., M. Walters, D. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62(3): 365-392.
- Reynolds, J. F., P. R. Kemp, K. Ogle, R. J. Fernández. 2004. Modifying the “pulse-reserve” paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia* 141(2): 194-210.
- Schlesinger, W. H. 2009. On carbon sequestration in desert ecosystems. *Global Change Biology* 15: 1488-1490.

- Scott, R. L., E. a. Edwards, W. J. Shuttleworth, T. E. Huxman, C. Watts, D. C. Goodrich. 2004. Interannual and seasonal variation in fluxes of water and carbon dioxide from a riparian woodland ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology* 122(1-2): 65-84.
- Scott, R. L., G. D. Jenerette, D. L. Potts, T. E. Huxman. 2009. Effects of seasonal drought on net carbon dioxide exchange from a woody-plant-encroached semiarid grassland. *Journal of Geophysical Research* 114(G4): G04004.
- Shreve, F., I. L. Wiggins. 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert. Volume I.* Stanford University Press, Stanford.
- Suding, K. N., S. Lavorel, F. S. Chapin, J. H. C. Cornelissen, S. Díaz, E. Garnier, D. Goldberg, D. U. Hooper, S. T. Jackson, M.-L. Navas. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* 14(5): 1125-1140.
- Suzan, H., D. T. Patten, G. P. Naghan. 1997. Exploitation and conservation of Ironwood (*Olneya tesota*) in the Sonoran Desert. *Ecological Applications* 7(3): 948-957.
- Tezara, W., M. Fernández, C. Donoso, A. Herrera. 1998. Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five plant species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica* 35(3): 399-410.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In: Levin, S. (ed), *Encyclopedia of biodiversity*, Vol. 3. Academic Press, San Diego, CA, pp 109-121.
- Vargas, R., H. W. Loescher, T. Arredondo, E. Huber-Sannwald, R. Lara-Lara, E. A. Yépez. 2012. Opportunities for advancing carbon cycle science in Mexico: toward a continental scale understanding. *Environmental Science & Policy* 21: 84-93.
- Vargas, R., E. A. Yépez, J. L. Andrade, G. Ángeles, T. Arredondo, A. E. Castellanos, J. Delgado-Balbuena, J. Garatuza-Payan, E. González del Castillo, W. Oechel, A. Sánchez-Azofeifa, E. Velasco, E. R. Vivoni, C. Watts. 2013. Progress and opportunities for water and greenhouse gases flux measurements in Mexican ecosystems: the MexFlux network. *Atmósfera* 26(3): 325-336.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5): 882-892.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277(July).

- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Wilson, K., A. Goldstein, E. Falge, M. Aubinet, D. Baldocchi, P. Berbigier, C. Bernhofer, R. Ceulemans, H. Dolman, C. Field, A. Grelle, A. Ibrom, B. . Law, A. Kowalski, T. Meyers, J. Moncrieff, R. Monson, W. Oechel, J. Tenhunen, R. Valentini, S. Verma. 2002. Energy balance closure at FLUXNET sites. *Agricultural and Forest Meteorology* 113(1-4): 223-243.
- Withford, W. G. 2002. *Ecology of Desert Systems*. Academic Press, London.
- Wofsy, S. C., M. L. Goulden, J. W. Munger, S. M. Fan, P. S. Bakwin, B. C. Daube, S. L. Bassow, F. a Bazzaz. 1993. Net Exchange of CO₂ in a Mid-Latitude Forest. *Science* 260(5112): 1314-7.
- Wohlfahrt, G., L. F. Fenstermaker, J. a. Arnone Iii. 2008. Large annual net ecosystem CO₂ uptake of a Mojave Desert ecosystem. *Global Change Biology* 14(7): 1475-1487.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.-L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428(6985): 821-7.
- Xu, L., D. D. Baldocchi, J. Tang. 2004. How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem respiration to temperature. *Global Biogeochemical Cycles* 18(4): GB4002.
- Zotz, G., K. Winter. 1993. Short-term photosynthesis measurements predict leaf carbon balance in tropical rain-forest canopy plants. *Planta* 191(3): 409-412.

X. APÉNDICE

X. 1. Figura 19. Caracterización de la cobertura de la vegetación en el matorral y en la sabana.



X. 2. Tabla 8. Parámetros medidos en los flujos del ecosistema y simbología usada

Flujo	Simbología
Intercambio neto del ecosistema	NEE
Respiración del ecosistema	R_{eco}
Productividad primaria bruta	GPP
Evapotranspiración	ET
Eficiencia de uso de agua	EUA
Calor sensible	H
Calor latente	LE
Radiación neta	R_n
Flujo de calor en el suelo	G

X. 3. Tabla 9. Atributos funcionales medidos y otros parámetros ecofisiológicos, simbología usada y unidades

Atributo funcional	Símbolo	Unidad
Capacidad fotosintética por unidad de área foliar	A_{area}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Capacidad fotosintética por unidad de peso seco foliar	A_{masa}	$\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$
Conductancia estomática al vapor de agua a capacidad fotosintética	g_s	$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Área foliar específica	AFE	$\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$
Contenido de nitrógeno por área foliar	N_{area}	g N m^{-2}
Contenido de nitrógeno por peso seco foliar	N_{masa}	%