



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**INTERACCIONES SUELO-ATMÓSFERA DEL CO₂, H₂O Y
BALANCE ENERGÉTICO EN UN ECOSISTEMA COSTERO
DEL DESIERTO DE BAJA CALIFORNIA Y SU RELEVANCIA
AL CAMBIO GLOBAL**

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, manejo y preservación de los recursos naturales
(Orientación en Ecología)

Presenta

Steven John Hastings

La Paz, B.C.S., mayo del 2005

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10:00 horas del día 9 del

Mes de Mayo del 2005, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"INTERACCIONES SUELO-ATMOSFERA DE CO₂, H₂O Y BALANCE ENERGÉTICO EN UN ECOSISTEMA COSTERO DEL DESIERTO DE BAJA CALIFORNIA Y SU RELEVANCIA EN EL CAMBIO GLOBAL"

Presentada por el alumno: **Steven J. Hastings**

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN ECOLOGIA

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA



Dr. Arturo Muhlia Melo
CO-DIRECTOR DE TESIS



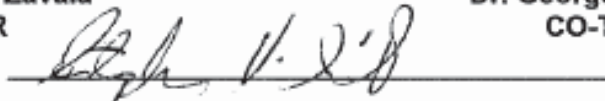
Dr. Walter Oechel
CO-DIRECTOR de tesis



Dr. César Salinas Zavala
CO-TUTOR



Dr. George L. Vourlitis
CO-TUTOR



Dr. Stephen V. Smith
CO-TUTOR



DRA. THELMA ROSA CASTELLANOS CERVANTES,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMITÉ TUTORIAL

Co-Director de Tesis: Dr. Arturo Muhlia Melo, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Co-Director de Tesis: Dr. Walter C. Oechel, San Diego State University
Co-Tutores: Dr. César Salinas Zavala, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Dr. George L. Vourlitis, California State University
Dr. Stephen V. Smith, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. Arturo Muhlia Melo Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Dr. Walter C. Oechel San Diego State University
Dr. César Salinas Zavala Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Dr. George L. Vourlitis California State University
Dr. Stephen V. Smith Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada

JURADO DE EXAMEN DE GRADO

Dr. César Salinas Zavala Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Dr. Arturo Muhlia Melo Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Dr. Walter C. Oechel San Diego State University
Dr. George L. Vourlitis California State University
Dr. Stephen V. Smith Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada
Dr. Enrique Troyo Diéguez Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
(Suplente)

Resumen de la tesis

Interacciones suelo-atmósfera de CO₂, H₂O y balance energético en un ecosistema costero del desierto de Baja California y su relevancia en el cambio global

En muchos ecosistemas del mundo, incluyendo pastizales, sabanas, bosques boreales, de pinos, caducifolios, tropicales y regiones mediterráneas, además de la tundra ártica, se han realizado cálculos del intercambio neto entre ecosistemas [NEE por sus siglas en inglés] de evapotranspiración del CO₂ (ET) y equilibrio energético. Aunque se han hecho diversas comparaciones entre la producción primaria neta (PPN) de pastizales y llanuras desérticas áridos y semiáridos, salvo escasas excepciones, se nota una carencia de cálculos tanto de NEE como de equilibrio energético.

El objetivo de este estudio es caracterizar los flujos anuales y estacionales de carbono y energía de un ecosistema de llanura desértica, mediante el uso de la técnica de covarianza *eddy* [remolino] para determinar la susceptibilidad del sistema a las diversas cantidades de precipitación a lo largo de distintos periodos. Las mediciones se iniciaron en julio de 2001, un año con 339 mm de precipitación, muy por encima del promedio a largo plazo, el cual es de 174 mm, y precedido por dos años de precipitación por debajo del promedio (50 y 62 mm). A lo largo de dos años completos de mediciones, la precipitación fue de 147 y 197 mm en 2002 y 2003, respectivamente. En general, durante el tiempo en que se realizaron las mediciones, la mayor parte de la precipitación cayó entre agosto y septiembre. El sitio era un sumidero de $-39 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ en 2002 con una absorción relativamente alta a principios de año y una reducción después de la escasa precipitación de septiembre.

Esto contrasta con 2003, cuando el ecosistema repuntó $-52 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ concentrados en el otoño, después de lluvias importantes en agosto y septiembre. Lo más probable es que, los años con precipitación pluvial extremadamente baja resultaran en pérdida de carbono, mientras que un fortalecimiento del punto máximo secundario típico invernal en la precipitación (notablemente ausente durante los dos años en que se registraron las mediciones) pudiera prolongar la absorción hasta la primavera, y dar por resultado una mayor acumulación de carbono. El sistema parece protegerse contra las variaciones en la precipitación anual gracias al agua almacenada en tallos y raíces.

La evapotranspiración (ET) promediada a lo largo de dos años (2002 y 2003) fue de 269 mm, en comparación con un promedio de precipitación pluvial de 229 mm en 2001-2003. A pesar del hecho de que 2002 fue un año de sequía, las precipitaciones de años anteriores (2001) pudieron recargar lo suficiente las capas más profundas del suelo, además de la naturaleza suculenta de los arbustos del lugar, de tal modo que los niveles de la ET se mantuvieron similares en 2002 y 2003. La ET, calculada mensualmente, varió de 0.22 mm día^{-1} en junio de 2003 a 2.22 mm día^{-1} en septiembre de 2003.

La radiación neta (R_n) se dividió principalmente en calor sensible, excepto durante los monzones de verano, pero siempre se mantuvo en un rango de 60-90% de la cantidad de calor total, mientras el flujo de calor del suelo fue siempre de 2-3%. Los valores de la relación de Bowen (β) se tomaron del 22 de junio de 2003 al 1 de septiembre de 2003. El coeficiente Priestly-Taylor (α) varió de 0.06 a 0.54 en junio y septiembre de 2003, respectivamente. El factor de desacople (Ω) indicó un control fisiológico fuerte sobre el sistema durante los periodos de sequía de marzo-agosto (0.07-0.14), mientras que durante y después de las lluvias monzónicas, las limitaciones físicas cobraron mayor importancia (0.22-0.53).

Palabras clave: covarianza *eddy*, ecosistema de matorral del desierto, Baja California, México

Resumen aprobado por:



Dr. Walter C. Oechel



Dr. Arturo F. Muhlia Melo

Abstract:

Land-atmospheric interactions of CO₂, H₂O and energy balance in a desert coastal ecosystem in Baja California and its relevance to Global Change

Estimates of net ecosystem exchange (NEE) of CO₂ evapotranspiration (ET) and energy balance have been measured on a variety of ecosystems world wide including grasslands, savannahs, boreal, pine, deciduous, Mediterranean and tropical rain forests as well as arctic tundra. While there have been numerous comparisons between net primary productivity (NPP) of arid and semiarid grasslands and shrublands, notably lacking are estimates of both NEE and energy balance with only a few exceptions.

The objective of this study was to characterize the seasonal and annual carbon and energy flux of a desert shrub ecosystem using the eddy covariance technique to determine the sensitivity of the system to the timing and varying amounts of precipitation. Measurements began in July of 2001, a year with 339 mm of rainfall, considerably above the long-term average of 174 mm and preceded by two years of below average rainfall (50-62 mm). Over the two complete years of measurements, precipitation was 147 and 197 mm in 2002 and 2003 respectively. In all years, the majority of the precipitation fell between August and September. The site was a sink of $-39 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ in 2002 with a relatively strong uptake in the early part of the year and reduced uptake after the sub optimal rainfall in September. This contrasts with 2003 when the ecosystem took up $-52 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ concentrated in the fall after significant rain in August and September. Likely, extremely low rainfall years would result in a carbon loss while a strengthening of the typical winter secondary peak in precipitation (notably absent in the two years of measurements) may extend uptake into the spring resulting in more carbon accumulation. The system appears to be buffered against variations in annual rainfall attributed to water storage in the stems and roots.

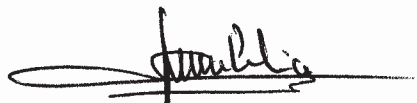
Evapotranspiration (ET) averaged over two years (2002 and 2003) ET was 269 mm compared with an average rainfall of 229 mm from 2001-2003. In spite of the fact that 2002 was a drought year, the previous years rainfall (2001) sufficiently recharged deeper soil layers in addition to the succulent nature of the shrubs on site such that levels of ET remained similar in 2002 and 2003. Calculated on a monthly basis, ET ranged from 0.22 mm day^{-1} in June of 2003 to 2.22 mm day^{-1} in September of 2003. Net radiation (R_n) was primarily partitioned into sensible heat except during the summer monsoons but always ranged from 60-90% of the total heat budget while ground heat flux was always 2-3%. Bowen ratio (β) values ranged from 22 in June of 2003 to 1 in September of 2003. The Priestly-Taylor coefficient (α) varied from 0.06 to 0.54 in June and September of 2003 respectively. The decoupling factor (Ω), indicated strong physiological control of ET during the dry periods of March-August (0.07-0.14) while during and following the monsoon rains, physical limitations played a large role (0.22-0.53).

Key words: eddy covariance, desert shrub ecosystem, Baja California, Mexico

Abstract approved by:



Dr. Walter C. Oechel



Dr. Arturo F. Muhlia Melo

Dedicatoria

Dedico este trabajo a mi madre, padre, hermano y hermana, y a sus familias. A lo largo de mi niñez, el tiempo, amor y paciencia que ellos me proporcionaron, me ayudaron a lograr mis metas y a experimentar aventuras que de otra forma me hubiera perdido.

Durante mi vida “adulta”, mi familia y las familias de mi hermano y hermana me acogieron y enriquecieron mi regreso a casa, además de brindarme la oportunidad de viajar con ellos.

Reconocimientos

Agradezco el apoyo moral y técnico de Pablo Bryant, Yufu Chen, Hyojung Kwon, Joe Verfaille, y Rommel Zulueta de San Diego State University (SDSU) y de Alvaro González Michel y Luis Carlos Moreno Galvan del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). Estoy también muy agradecido por la ayuda y guía proporcionada por mi comité.

George, Melisa and Pam, gracias por su apoyo durante momentos “interesantes”.

Este estudio fue financiado en parte por la National Science Foundation (INT-0072140, DUE-9952816 and, DGE-0139378 – Fundación Nacional de la Ciencia) y por un apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México (J200.179/2002). Tanto SDSU como CIBNOR proporcionaron el apoyo logístico y técnico durante la elaboración de este proyecto, sin los cuales, este estudio no se hubiera llevado a cabo.

Tesis traducida al español por Diana Leticia Dorantes Salas

Contenido

Resumen de la tesis en español.....	i
Resumen de la tesis en inglés	iii
Dedicatoria.....	v
Reconocimientos.....	vi
Lista de publicaciones.....	viii
Lista de figuras.....	x
Lista de tablas	xiii
Lista de abreviaturas	xiv
1. Introducción	1
2. Objetivos.....	7
3. Materiales y métodos.....	8
3.1 Descripción del sitio	8
3.2 Mediciones metereológicas.....	9
3.3 Mediciones de covarianza <i>eddy</i>	10
3.4 Cantidades metereológicas derivadas	13
3.5 Siglas.....	13
4. Resultados	15
4.1 Condiciones metereológicas en 2002 y 2003	15
4.2 Aproximación de la energía.....	19
4.3 Variación anual	21
4.4 Balance mensual de carbono.....	24
4.5 Partición de la energía.....	26
4.6 Cambios diurnos en el flujo de calor latente y en el patrón temporal de flujos hídricos.....	28
4.7 Parámetros de la superficie	31
4.8 Uso eficiente del agua.....	33
5. Discusión	35
5.1 Variación diaria en flujo de carbono comparada con otros ecosistemas	35
5.2 Partición anual de carbono.....	38
5.3 Variabilidad intra e interanual en el NEE.....	39
5.4 Comparación de flujos de calor y partición de la energía con otros sitios	44
5.5 Evaporación y precipitación intra e interanual	47
5.6 Controles en la evapotranspiración.....	48
6. Conclusiones	50
Referencias.....	53
Anexo: Publicaciones	

Lista de Publicaciones

Hastings, S.J., Oechel, W.C. y Muhlia-Melo, A. 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*, 11:927-939.

Hastings, S.J., Oechel, W.C. y Muhlia-Melo, A. (presentada para su publicación). Energy partitioning and evapotranspiration in a desert shrub community (Sarcocaulis) in Baja California, Mexico. *Journal of Arid Environments*.

Lista de Figuras

Figura 1. (A) Promedio de la radiación neta mensual (2002 cuadros abiertos, 2003 círculos abiertos); (B) Temperatura del aire (2002 cuadros abiertos, 2003 círculos abiertos) y humedad relativa (2002 triángulos cerrados, 2003 diamantes cerrados); (C) Precipitación total mensual (2002 barras negras, 2003 barras grises) y promedio mensual de la humedad volumétrica del suelo (2002 cuadros abiertos, 2003 círculos abiertos). En todos los casos, las líneas sólidas se refieren a 2002 y las líneas punteadas a 2003. Las barras de error se refieren al error estándar [SE por sus siglas en inglés].

Figura 2. Aproximación del balance energético para A) 2002 y B) 2003. En el caso de la radiación neta ($R_n - G$), G incluye almacenamiento del flujo de calor del suelo; $n = 9488$, $y = 0.83x + 33.187$, $r^2 = .085$ para 2002, y $n = 7108$, $y = 0.77x + 37.49$, $r^2 = 0.85$ para 2003.

Figura 3. (A) Promedio mensual de tendencias diurnas en el intercambio neto entre ecosistemas (NEE) diciembre (cuadros); (B) marzo (triángulos) y (C) julio (diamantes). En todos los casos, los símbolos grises se refieren a 2001, los símbolos blancos a 2002 y los símbolos negros a 2003. Las barras de error son desviación estándar [SD por sus siglas en inglés].

Figura 4. (A) Promedio mensual de la tendencia diurna en la densidad del flujo del fotón del proceso de la fotosíntesis [PPFD por sus siglas en inglés]; (B) Temperatura de aire y (C) Déficit de la presión del vapor [VPD por sus siglas en inglés]. En todos los casos, los cuadros representan diciembre, los triángulos representan marzo y los diamantes representan julio. Los símbolos grises se refieren a 2001, los blancos a 2002 y los negros a 2003. Las barras de error son error estándar (SE).

Figura 5. Estimaciones mensuales de pérdida o ganancia del NEE de julio de 2001 hasta diciembre de 2003 (barras rellenas). En todos los casos, las estimaciones se basan en 25 días de mediciones aproximadamente exceptuando enero y noviembre de 2003 cuando se incorporaron 3 a 8 días de flujos, y mayo de 2002 y octubre de 2003 (*) donde se utilizó un promedio de abril y junio de 2002 y uno de septiembre y noviembre, respectivamente. También se muestra la precipitación mensual en el sitio (barras abiertas) (datos de lluvia de 2001 tomados del reporte mensual de la Comisión Nacional del Agua, La Paz, B.C.S., México).

Figura 6. Partición de la energía de la radiación neta (R_n), del flujo de calor terrestre incluyendo almacenamiento (G) del calor latente (L_e) y del calor sensible (H) de A) 2002 y B) 2003. Los valores son promedios diarios integrados por cada mes en $W m^{-2}$.

Figura 7. Valores diurnos de la media de la R_n , G , L_e y H (ver figura 6) de 2002 (A, C, E, G) y de 2003 (B, D, F, G) que incluye los meses de marzo, julio, septiembre y diciembre.

Figura 8. Valores diarios integrados de 2002 (columna izquierda) y de 2003 (columna derecha) para la evapotranspiración (ET) A) y B); densidad del flujo del fotón fotosintético diario promedio (PPFD), C) y D); temperatura diaria promedio del aire (línea sólida) y déficit de la presión del vapor (VPD, línea interrumpida), E) y F); contenido diario promedio de la humedad volúmetrica del suelo a 5 cm de profundidad G) y H)); y la precipitación I) y J).

Figura 9. Promedio del NEE en un período de diez días de 2002 (círculos abiertos, línea sólida) y de 2003 (círculos cerrados, línea interrumpida) así como de la humedad volúmetrica del suelo para el mismo período promedio de 2002 (línea sólida) y de 2003 (línea interrumpida).

Lista de Tablas

Tabla I. Los datos de temperatura y precipitación históricas para la ciudad de La Paz tomados de la Comisión Nacional del Agua, La Paz, B.C.S., México. Las temperaturas mensuales promedio de 2002 y 2003 son las registradas por los sensores meteorológicos asociados con la torre de flujo *eddy*. Los registros de temperaturas históricas abarcan desde 1961 en tanto que los registros de precipitación pluvial se inician a partir de 1921.

Tabla II. Valores al mediodía (10-14) promediados durante el mes para obtener la resistencia atmosférica (R_a), la resistencia de la superficie (R_c), el factor omega (Ω , el factor de desacople), el coeficiente alfa, (alpha, Priestly-Taylor). La relación de Bowen (β) se calculó tomando valores diurnos de calor latente y sensible. La evapotranspiración diaria (ET mm día⁻¹) se calculó tomando mediciones diurnas de la media para ese mes. La ET anual se calculó multiplicando el promedio diario de la ET para el mes determinado por el número de días en el mes.

Tabla III. Uso eficiente del agua [WUE por sus siglas en inglés] en mgC gH₂O⁻¹ calculado mediante las regresiones lineales de la media hora promedio de los valores del NEE y de la evapotranspiración para un mes y tiempo dados (0730, 0800, etc.) durante el período a la luz del día cuando el NEE era negativo (mostrando absorción del CO₂ por el ecosistema), por consiguiente cada media hora promedio consiste en valores de 20-25, \pm son errores estándar de estimaciones.

Lista de abreviaturas

α	coeficiente Priestly-Taylor
β	Relación de Bowen o calor sensible/calor latente
C	Carbono
CAM	Metabolismo ácido crasuláceo
CIBNOR	Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste
CO ₂	Dióxido de carbono
CNA	Comisión Nacional del Agua
C _p	Calor específico del aire a presión constante J kg ⁻¹ K ⁻¹
CSCS	Matorral sarcocaula del Cabo
E _c	Transpiración de la cobertura m s ⁻¹
ER	Respiración del ecosistema
ET	Evapotranspiración
g	gramos
G	Flujo de calor del suelo (watts m ⁻²)
G _s	Flujo de calor del suelo (watts m ⁻² , incluye almacenamiento)
GCM	Modelo general del clima
H	Calor sensible
H ₂ O	Agua
Hz	Unidad de frecuencia (un ciclo por segundo)
INEGI	Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática
IRGA	Analizador de gas infrarrojo

j	Julios
K	Grados Kelvin
kg	Kilogramos
kPa	Kilopascal
L_e	Calor latente (watts m^{-2})
m	Metro
mg	Miligramos
N	Nitrógeno
NDVI	Indice de vegetación de diferencia normalizada
NEE	Intercambio neto del carbono entre ecosistemas
ρ_a	Densidad de aire seco $kg\ m^{-3}$
PAI	Indice del área de vegetación
PPB	Producción primaria bruta
PPFD	Densidad del flujo del fotón fotosintético
PPN	Producción primaria neta
ρ_w	densidad de agua $1000kg\ m^{-3}$
R_a	Resistencia atmosférica $s\ m^{-1}$
R_c	Resistencia de la cobertura $s\ m^{-1}$
R_n	Radiación neta
RH	Humedad relativa
s	segundos

s	Gradiente de la presión de saturación del vapor contra la curva de temperatura en la temperatura apropiada (Pa K ⁻¹)
SD	Desviación estándar
SD	Matorral sarcocaula del desierto de Sonora
SDSU	Universidad Estatal de San Diego
SE	error estándar
SVATS	Esquemas de transferencia suelo-vegetación-atmósfera
TDF	Bosque caducifolio tropical seco de la región de los Cabos
u	Velocidad del viento medida por encima de la cobertura m s ⁻¹
u^*	Velocidad de fricción m s ⁻¹
u^*_{c}	u^* crítica
μ	Micro-unidad 1 a 10 ⁻⁶ de poder
VPD	Déficit de presión del vapor
W	Vatio
wt	Peso
WUE	Uso eficiente del agua
y	Año
γ	Constante psicrométrica (Pa K ⁻¹)
λ	Calor latente de vaporización de agua J kg ⁻¹
Ω omega	Factor de desacople

Introducción

Las regiones áridas cubren aproximadamente 12% de la superficie terrestre mundial (Schlesinger *et al.*, 1990), y junto con las tierras semiáridas, estas dos categorías tan extensas de paisaje regional conforman entre 30 y 45% de la superficie global (Evenari *et al.*, 1985; Asner *et al.*, 2003). Estas zonas son importantes debido a su provisión de energía única (calor de alta sensibilidad), (Unland *et al.*, 1996), al almacenamiento de carbono inorgánico significativo entre 750 y 950 PgC (Schlesinger, 1985; Eswaran *et al.*, 2000; Emmerich, 2003), al aumento en la desertificación (Huenneke *et al.*, 2002; Schlesinger *et al.*, 1990), y al potencial para la captura del carbono en el futuro (Grünzweig *et al.*, 2003; Asner *et al.*, 2003; Houghton *et al.*, 1999; Pacala *et al.*, 2001).

A pesar de esta importancia, el flujo de carbono neto de las zonas áridas y semiáridas no ha sido debidamente estudiado (Buchmann y Schulze, 1999). Además, la extensión y la distribución de zonas áridas y semiáridas están sujetas a modificaciones debido a los cambios climáticos, al fuego y al uso de la tierra (Asner *et al.*, 2003; Lenihan *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2000). Es difícil predecir el flujo de carbono bajo un clima y un CO₂ atmosférico alterados sin comprender completamente el grado en que la fotosíntesis se incrementará con un CO₂ elevado relacionado con los aumentos potenciales en la respiración debido a las temperaturas elevadas (Lenton y Huntingford, 2003), sin mencionar los cambios en el uso de la tierra y en la sedimentación del nitrógeno (Vitousek, 1994).

Una gama diversa de ecosistemas, que abarcan desde los trópicos a los polos en el norte, ha sido estudiada intensivamente con respecto al intercambio neto (NEE), a la evapotranspiración (ET) y a los flujos de energía como parte de FLUXNET (una red internacional regional de torres de flujo *eddy*, con más de 180 sitios en el mundo, que incluyen Norte América, Europa, Japón, Brasil, Asia, Australia y África (Baldocchi, 2003). Se ha reportado un resumen del balance de carbono anual para estos sitios en diferentes publicaciones (Baldocchi *et al.*, 2001; Law *et al.*, 2002; Janssens *et al.*, 2001). Se han escrito numerosos estudios de síntesis que incluyen la estimación de datos faltantes (Falge *et al.*, 2001), provisión de energía (Wilson *et al.*, 2002a; 2002b) fase y amplitud de pérdida y absorción del carbono (Falge *et al.*, 2002) y respiración (Reichstein *et al.*, 2003; Janssens *et al.*, 2001; Law *et al.*, 2002).

Los ecosistemas medidos incluyen los bosques tropicales (Fan *et al.*, 1990; Grace *et al.*, 1995; Miranda *et al.*, 1997; Malhi *et al.*, 1998; Loescher *et al.*, 2003) y los bosques tropicales de transición brasileños (Vourlitis *et al.*, 2001; 2004), los bosques norteamericanos de maderas nobles (Barford *et al.*, 2001) y los caducifolios (Curtis *et al.*, 2002), los de artemisa (Gilmanov *et al.*, 2003; Sims y Bradford, 2001), la pradera (Suyker y Verma, 2001; Frank & Dugas, 2001), las zonas litorales semiáridas (Scott *et al.*, 2004), las plantaciones de pino (Grünzweig *et al.*, 2003), los bosques vírgenes de abetos (Fan *et al.*, 1995) y la tundra ártica (Oechel *et al.*, 2000; Vourlitis y Oechel, 1997; 1999; Vourlitis *et al.*, 2000; 2003; Zamolodchikov *et al.*, 2003).

Los ecosistemas áridos y semiáridos han recibido menos atención en cálculos globales de carbono terrestre y en prácticas de simulación, además de que los flujos de carbono en ecosistemas semiáridos y áridos han sido medidos y simulados en forma

inadecuada (Running *et al.*, 1999; Baldocchi *et al.*, 2001), a pesar de su importancia a nivel mundial (Asner *et al.*, 1998). Aunque los desiertos, bosques áridos y semiáridos, matorrales y sabanas han sido caracterizados con un flujo y densidad del carbono relativamente bajos, éstos conforman 15% del carbono orgánico terrestre global aproximadamente (Schlesinger, 1991).

No obstante el escaso conocimiento del flujo de carbono neto actual de los ecosistemas áridos y semiárido a escala mundial, se estima que la producción primaria neta (PPN) comprende aproximadamente 20% de la PPN terrestre total (Whittaker, 1975; incluye bosques, matorrales y sabanas). Debido al calentamiento global, se anticipa la perturbación de la precipitación regional y de los patrones de humedad del suelo (Manabe y Stouffer, 1994). Las áreas de absorción de carbono actuales, como resultado de prácticas de gestión histórica del uso de la tierra, juegan un papel significativo en la provisión global del carbono (Barford *et al.*, 2001); los cambios climáticos futuros pueden tener efectos importantes en la distribución de la vegetación y en la absorción del carbono bajo un escenario de calentamiento global (Cox *et al.*, 2000).

Es de suponer que una expansión (o reducción) de paisajes áridos podría tener un mayor impacto en el clima global, así como en el ciclo global del carbono (Gifford y Howden, 2001). A medida que las tierras áridas aumenten (o disminuyan), el cambio en este tipo de cobertura terrestre necesitará ser incorporado a la simulación del cambio global (Rasmusson, 1987; Schlesinger *et al.*, 1990; Prince *et al.*, 1998). Los modelos de cambios climáticos futuros, que resultan de una duplicación de concentración atmosférica del CO₂, predicen un incremento de 17% de las zonas desérticas del mundo (Emanuel *et al.*, 1985), mientras que para la parte occidental de los Estados Unidos se predice tanto una

disminución como un incremento de la extensión de los desiertos, dependiendo del escenario de modelo climático general (GCM) utilizado (Bachelet *et al.*, 2001). Sin embargo, en general, una predicción común de casi todos los GCM es que la cantidad de la precipitación pluvial en latitudes subtropicales disminuirá (Wetzel, *et al.*, 2003), y la intensidad de precipitaciones pluviales y la frecuencia de eventos extremos aumentará (Easterling *et al.*, 2000). También algunos GCM predicen una disminución en la precipitación pluvial del verano y un incremento en la precipitación pluvial del invierno (Kalvova y Nemesova, 1997) lo cual hace hincapié en la necesidad de comprender las interacciones entre el clima, la vegetación y la evapotranspiración.

Los modelos climáticos locales, regionales y los GCM actuales han sido bien documentados en cuanto a su sensibilidad a los parámetros de la capa superficial con respecto a la humedad del suelo y al balance de energía (Meyers, 2001). Los Esquemas de Transferencia Suelo-Vegetación-Atmósfera [SVATS por sus siglas en inglés] que describen la interacción entre la vegetación, el suelo y la atmósfera que los cubre, se utilizan como sub-modelos para los CGM; uno de ellos es el Esquema de Transferencia Biosfera-Atmósfera (Dickinson *et al.*, 1993). Para saber que tan válidos son los SVATS para las regiones semiáridas, se exploraron en una zona aluvial semiárida del desierto de Sonora (Unland *et al.*, 1996). Los parámetros alternativos para el SVATS, el suelo y la vegetación “semidesérticos” dieron por resultado una simulación pobre de las observaciones de campo de flujos hidrológicos y energéticos con mucho mejor comportamiento utilizando parámetros específicos de lugar (Unland *et al.*, 1996).

De manera más alentadora, las mediciones específicas de sitio, recolectadas de una pequeña red de lotes de mediciones en un valle desértico heterogéneo, han sido

exitosamente agrandadas a mesoescala mediante datos del *Landsat Thematic Mapper* (Laymon *et al.*, 1998) y de la estimación anual a mesoescala del balance hidrológico (Malek *et al.*, 1997). La red AmeriFlux de torres *eddy* ha estimulado globalmente mediciones en una amplia gama de ecosistemas donde tanto los flujos de carbono, de energía y de *momentum* son medidos durante todo el año (Baldocchi, 2003). Los datos obtenidos a partir de este esfuerzo se utilizan para mejorar nuestra comprensión de la fisiología del ecosistema y para la predicción de respuestas a futuros entornos, así como para el monitoreo de ecosistemas importantes y el suministro de datos meteorológicos para modelos de ecosistemas y climas (Wever *et al.*, 2002).

El objetivo de este estudio es cuantificar el flujo neto de carbono entre ecosistemas (NEE) de una comunidad de matorral sarcocaulé (Maya-Delgado y Arriaga-Cabrera, 1996) en Baja California Sur mediante técnicas basadas en una torre de flujo *eddy*. El sitio se localiza cerca de la ciudad de La Paz, Baja California Sur, México. Se encuentra delimitado por un clima más árido al noroeste y por un clima sub-húmedo al sureste debido a su topografía (Troyo-Diéguez *et al.*, 1990). Los efectos de los eventos de precipitación pluvial ciclónica periódicos en los patrones diurnos, temporales e interanuales del NEE se evaluaron de julio de 2001 a diciembre de 2003. Los datos del NEE se interpretaron a la luz de ideas teóricas sobre el control de pulsos de precipitación en flujos de carbono en regiones áridas y semiáridas de Norte América (Huxman *et al.*, 2004). La característica de tallos suculentos de este ecosistema y la escasa precipitación pluvial, así como su localización en la extensión sur del desierto de Sonora, proveen una prueba única de la aplicación del marco teórico. Las preguntas específicas son 1) ¿Qué tan importante es la precipitación oportuna en el desarrollo anual del ecosistema?; 2) ¿Hasta qué grado el

balance anual del carbono impulsa la cantidad de precipitación pluvial?; 3) ¿Tiene el sistema una “memoria” de eventos de precipitación pluvial de años anteriores? y, si es así, ¿se refleja en los valores del NEE?

Se incluye también en este estudio la variación interanual y temporal en la evapotranspiración y la partición de energía de la comunidad del desierto. Además, la investigación proporciona una comparación con otros estudios del norte sobre los ecosistemas de Sonora (Balling *et al.*, 1998), así como de pastizales y de matorral del desierto de Chihuahua (Mielnick *et al.*, 2005; Dugas *et al.*, 1996). De particular interés es el cambio de pastizales a matorrales, debido en parte al pastoreo en el desierto de Chihuahua (Huenneke *et al.*, 2002), donde, de la misma manera que el sitio de este estudio, ha sido dominado históricamente por matorrales, pero con un porcentaje similar alto de precipitación pluvial anual, que ocurre en el verano (Reynolds *et al.*, 2004; tabla I, en este estudio).

Los objetivos adicionales de este estudio fueron 4) comparar las características de intercambio energético con más desiertos al norte de Norte América; 5) evaluar los diversos controles de partición y flujo de energía, especialmente aquellos que pudieran favorecer los matorrales sobre los pastizales; y 6) proporcionar parámetros de superficie en volumen para comparar con otros sitios de FLUXNET (Wilson *et al.*, 2002a) y para usarlos en modelos locales y regionales. Estos datos, asociados con información similar de otras regiones del desierto, apoyarán estrategias futuras del uso de la tierra y del agua para un desarrollo sustentable y para mitigar el cambio climático.

Objetivos

El objetivo de esta investigación fue caracterizar el balance de carbono, agua y energía de un ecosistema de matorral del desierto. Como este sistema se encuentra dentro de un gradiente entre un clima sub-húmedo y árido, los cambios interanuales en la precipitación pluvial y la forma como el ecosistema responde a estas variaciones proveerán de oportunidades clave para llegar a comprender los controles actuales en el balance de carbono y agua, así como el potencial para que el clima altere la estructura y la función del ecosistema. Específicamente, la información del NEE y la ET se interpreta a la luz de ideas teóricas sobre el control de los pulsos de lluvia, en los flujos de carbono en las zonas áridas y semiáridas de Norte América (Huxman *et al.*, 2004). La característica de tallos suculentos de este ecosistema y la baja precipitación pluvial, además de su localización en la extensión sur del desierto de Sonora, proveen una prueba única de la aplicación del marco teórico.

Hipótesis (1) El crecimiento anual y temporal se inicia con eventos de lluvia relativamente pequeños en tamaño (10 mm).

Hipótesis (2) La ganancia o pérdida neta anual de carbono variará directamente según la cantidad de la precipitación anual.

Hipótesis (3) Los patrones de precipitación de años anteriores se reflejarán en el patrón y en la cantidad actuales de ganancia o pérdida neta de carbono.

Hipótesis (4) Así como la lluvia invernal favorece a los matorrales, los años con mayores lluvias invernales resultarán en mayor ganancia neta de carbono (o menor pérdida).

Materiales y métodos

3.1 Descripción del sitio

El sitio objeto de esta investigación se localiza aproximadamente a 15 km al oeste de la ciudad de La Paz y a 1.5 km de la bahía de La Paz, en la porción sur de la península de Baja California, México (24.13° N; 110.44° O) y forma parte de la reserva ecológica del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR); yace en una planicie aluvial formada por depósitos de granito arrastrados desde las montañas cercanas de la Sierra de La Laguna. La zona es relativamente plana, atravesada por una cantidad de arroyos superficiales, y se extiende en todas las direcciones por más de un kilómetro. Los suelos son profundos y bien drenados, de color claro y clasificados como Yermosol, Xerosol y Regosol (Maya-Delgado y Arriaga-Cabrera, 1996). A grandes rasgos, la densidad es de 1.6 g cm⁻³, con un contenido de arena, barro y sílice de 76, 16 y 13%, respectivamente. A más de 1.5 metros de profundidad, la materia orgánica del suelo fue de 0.21%, y el nitrógeno de suelo, de 0.02%.

De acuerdo con la clasificación de Köeppen, el clima para la zona varía de caliente y seco a muy caliente y muy seco (García de Miranda, 1973). La precipitación anual total es variable y bimodal con la mayoría de la precipitación pluvial en septiembre gracias a los sistemas de convección tropical que se originan en el este, frecuentemente asociados con huracanes, y una temporada menor en diciembre-enero asociada con los sistemas frontales del oeste en el invierno (Salinas-Zavala *et al.*, 2002). Durante la temporada seca de marzo-junio, se observa menos de 5 mm de lluvia en promedio; casi coincide con los meses más altos de radiación neta recibidos en el año de abril a agosto (Troyo-Diéguez *et al.*, 1990).

La precipitación pluvial anual promedio en 50 años es de 174 mm y la temperatura media anual es de 23.8° C (INEGI, 1981a; b).

La vegetación yace al extremo sur de la subdivisión de la costa central del golfo del desierto de Sonora (Shreve y Wiggins, 1964; Brown y Lowe, 1980). Ocupa una posición intermedia a lo largo de la gradiente ambiental y geográfica entre el bosque caducifolia seco tropical [TDF por sus siglas en inglés] de la región de los Cabos y el matorral del desierto de Sonora [*SD* por sus siglas en inglés], y ha sido declarada matorral sarcocaula de los Cabos [CSCS por sus siglas en inglés] (León de la Luz *et al.*, 2000). Su estructura más alta y afinidad floral con el TDF localizada a elevaciones más altas y la precipitación pluvial son las características que la hacen diferente del *SD*. Basado en las estimaciones de la caída de hojarasca anual (Maya-Delgado y Arriaga-Cabrera, 1996), *Prosopis articulata*, *Fouquieria diguetii*, *Bursera microphylla*, *Cyrtocarpa edulis*, *Jatropha cinerea* y *Jatropha cuneata* conforman 80% de las especies a la vista. La producción de ganado y la cosecha selectiva de *P. articulata* para la producción de carbono fue común en el sitio hasta 1983, cuando la zona fue cercada.

3.2 Mediciones Meteorológicas

La radiación neta (R_n) se midió a un metro de altura por arriba del nivel de la vegetación sin incluir al cardón, mediante un radiómetro neto ventilado (Q*7.1, REBS, Inc., Seattle, WA, USA) colocado a 15 metros de altura en un mástil separado de la estructura de la torre. Cuatro transductores de flujos de calor de suelo (HFT-3.1, REBS, Inc.) se colocaron a una profundidad de 5 cm. El flujo de calor del suelo en la superficie se determinó agregando el flujo de calor medido a 5 cm (G), a la energía almacenada (G_s) en

la capa encima de las láminas de flujo de calor utilizando temperatura y humedad del suelo medidos a 5 cm (Unland *et al.*, 1996). La densidad del flujo del fotón fotosintético inherente se midió con un sensor quantum (LI-190SB, LI-COR, Lincoln, NE, USA) adherido a la torre a 5 m de altura.

La temperatura y el contenido de humedad volumétrica del suelo se midieron utilizando termocoples de suelo (tipo T, Omega Engineering, Inc., Stamford, CT, USA) y ocho sondas para medir la humedad volumétrica del suelo (CS-615, Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA) colocadas a profundidades de 5, 10, 20, 30, 40, 50, 75 y 150 cm, a una distancia de 15 m de la torre. La temperatura del aire y la presión del vapor se midieron a 2, 6 y 9 m de altura por encima de la superficie de la tierra mediante un sensor de humedad relativa (HMP-45, Vaisala, Inc., Helsinki, Finlandia) y un escudo de radiación.

La velocidad y dirección del viento se midieron también a las mismas alturas utilizando un anemómetro de hélice (Wind Monitor, R.M. Young Company, Traverse City, MI, USA) montado a 1 m al oeste de la torre. La precipitación se midió a 0.3 m por encima del nivel del suelo, a una distancia de 6 m de la torre usando una cubeta vertedora para lluvia (TE525MM, Texas Electronics, Inc., Dallas, TX, USA). Los datos se promediaron por intervalos de 30 min de observaciones efectuadas cada 10 s, excepto para los datos sobre la precipitación donde se registraron sumas de media hora mediante una registradora de información para materiales sólidos (CR-23X, Campbell Scientific).

3.3 Mediciones de covarianza eddy

El intercambio neto del ecosistema de vapor de agua y dióxido de carbono se midió mediante la técnica de covarianza *eddy* [de remolino] (Baldocchi *et al.*, 1988; Verma, 1990;

Vourlitis y Oechel, 1997; 1999; Vourlitis *et al.*, 2001) a la altura de una torre de 13 m. La altura promedio de la cobertura fue de 2-3 m, sin embargo el cactus de columna, *Pachycereus pringlei* alto (6-8 metros), requirió una instalación de instrumentos más alta. Para medir la media y los valores fluctuantes de la velocidad vertical, de chorro y lateral del viento y temperatura, se utilizó un anemómetro termómetro de respuesta rápida (10 Hz) tridimensional (Wind Master Pro, Gill Instruments, Lymington, Inglaterra). Un analizador de gas de trayectoria abierta (LI-7500, LI-COR) y de respuesta rápida (10 Hz) se utilizó para medir la media y las cantidades fluctuantes de CO₂ y H₂O. La dirección dominante del viento estuvo en promedio al norte durante el día y al sur durante la noche debido al cambio diurno en las brisas marinas, y, por lo tanto el analizador de trayectoria abierta fue colocado a 20 cm al oeste del anemómetro sónico, en un mástil arriba de la torre, para minimizar la distorsión del flujo. La calibración del analizador de gas infrarrojo [IRGA por sus siglas en inglés] de trayectoria abierta se llevó a cabo cada 2-4 semanas usando un generador 395 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ de gas estándar y de punto de rocío (Model LI-610, LI-COR). Los datos en bruto de 10 Hz fueron alimentados a una computadora, donde se calcularon la covarianza *eddy* de media hora y las estadísticas asociadas utilizando una media continua de 200 s, una técnica de filtro recurrente digital, y la rotación coordinada de los vectores de viento (McMillen, 1986; 1988). Las fluctuaciones de vapor del CO₂ y H₂O de media hora se convirtieron de voltajes a densidades multiplicando por las constantes de las calibraciones (Leuning y Moncrieff, 1990), y las estimaciones de flujos fueron corregidas por las fluctuaciones simultáneas tanto en calor como en vapor H₂O (Webb *et al.*, 1980).

El rendimiento del sistema se evaluó examinando el grado de aproximación del balance de la energía de la superficie (McMillen, 1988; Wilson *et al.*, 2002b). La suma de los flujos de calor latente (Le) y sensible (H), medidos cada media hora, utilizando instrumentación de covarianza *eddy*, fue revertida contra la suma de la $R_n - (G + G_s)$, tomada diariamente cada media hora. Durante el período de estudio, se obtuvo una aproximación de 79% ($H + Le = 0.79 * (R_n - (G + G_s))$, $r^2 = 0.82$), similar a la que había sido reportado por otros sitios, lo cual indica una buena actuación del sistema (Wilson *et al.*, 2002b). Los datos se filtraron inicialmente utilizando un criterio de rechazo de una u^* de menos de 0.15 m s^{-1} (algo más bajo que el de 0.20 m s^{-1} usado por Goulden *et al.*, 1996 y Grünzweig *et al.*, 2003); se hizo de igual forma para eventos de lluvia, calibración, actividades humanas, modificación de equipo, y fluctuaciones mayores pasajeras. El valor crítico de u^* (u^*_c) se determinó como el punto donde mayores aumentos en u^*_c tuvieron poco efecto en estimaciones del NEE (Xu y Baldocchi, 2004). Los valores bajos de u^* estuvieron invariablemente asociados con las mediciones nocturnas y con la baja velocidad del viento (baja turbulencia), así como con los cambios en la dirección del viento, y resultaron en rechazo entre 25 y 50% de los datos de flujos nocturnos.

Se hizo difícil una relación entre los flujos nocturnos y la temperatura, debido en parte a la pequeña variación en las temperaturas nocturnas (comúnmente tarde en la noche hasta el amanecer), y en otra parte, debido a los valores bajos de humedad y respiración del suelo. Los períodos cortos de 1/2 a 2 horas se llenaron por regresión lineal, mientras que los períodos más largos se manejaron utilizando variación diurna media con una ventana de 14 días (Falge *et al.*, 2001). Las medias mensuales de datos de flujo de media hora durante

los ciclos diurnos se usaron para calcular las sumas mensuales y anuales (Grünzweig *et al.*, 2003). En base anual, el faltante promedio en datos de flujos fue aproximadamente 35%.

3.4 Cantidades meteorológicas derivadas

El coeficiente Priestly-Taylor, o α se determinó reacomodando la ecuación Priestly-Taylor (1972). La relación de Bowen (β) se calculó como la relación de calor sensible sobre el calor latente. La resistencia atmosférica (R_a) se calculó de acuerdo con Wilson *et al.*, 2002a. La resistencia de la superficie (R_c) se calculó de acuerdo con Dolman *et al.*, 1991 y el factor de acoplamiento o Ω de acuerdo a Jarvis y McNaughton, 1986. En el caso de la relación de Bowen, se calcularon las medias diurnas para un mes y luego se integraron el calor sensible y el latente sobre las cuarenta y ocho mediciones de 1/2 hora promedios para ese mes en particular, excepto cuando la radiación disponible de la fotosíntesis [PAR por sus siglas en inglés] fue cero. Todas las otras cantidades fueron el promedio de los valores de medias diurnas por un mes, de 1000 a 1430.

3.5 Siglas

$$\alpha = Le / \{ [s / (s + \gamma)] (R_n - G) \}$$

α = coeficiente Priestly-Taylor

s = gradiente de la presión de saturación del vapor contra la curva de temperatura en la temperatura apropiada (Pa K^{-1})

γ = constante psicrométrica (Pa K^{-1})

Le = calor latente (watts m^{-2})

R_n = radiación neta (watts m^{-2})

G = flujo de calor del suelo (watts m^{-2} , incluye almacenamiento)

R_c = resistencia de la cobertura s m^{-1}

$R_c = ([s / \gamma] \beta - 1) * R_a + (\rho_a C_p / \lambda \rho_w E_c \gamma) \delta_e$

β = Relación de Bowen o calor sensible/calor latente

ρ_a = densidad de aire seco kg m^{-3}

C_p = calor específico de aire a presión constante $\text{J kg}^{-1}\text{K}^{-1}$

λ = calor latente de vaporización de agua J kg^{-1}

ρ_w = densidad de agua 1000kg m^{-3}

E_c = transpiración de la cobertura m s^{-1}

δ_e = déficit de humedad atmosférica Pa

R_a = resistencia atmosférica s m^{-1}

$R_a = (u/u_*)^2$

u = velocidad de viento medida por encima de la cobertura m s^{-1}

u_* = velocidad de fricción m s^{-1}

Ω = factor omega

$\Omega = s/\gamma + 1/(s/\gamma + 1 + R_c/R_a)$

Resultados

4.1 *Condiciones meteorológicas en 2002 y 2003*

La radiación neta (R_n) diaria promedio anual fue similar en ambos años, con un valor de 115 y 119 $W m^{-2} día^{-1}$, en 2002 y 2003, respectivamente (fig. 1A). La R_n diaria mínima mensual se observó en enero y diciembre, con un rango de 78-94 $W m^{-2} día^{-1}$; diciembre mostró los valores más bajos, mientras que los valores máximos se mantuvieron en un rango de 130-150 $W m^{-2} día^{-1}$, de mayo a julio. Las temperaturas del aire diarias promedio por un mes se mantuvieron en el rango mínimo, de 17.3-18.9° C en enero y diciembre, mientras que las temperaturas máximas del aire se observaron en los meses de julio-septiembre, en un rango de 28.6-29.9° C (fig. 1B). Las temperaturas mensuales fueron notablemente similares tanto en 2002 como en 2003; por consiguiente, las temperaturas diarias anuales promedio fueron también similares (23.7 vs. 23.9° C) y muy cercanas al promedio a largo plazo de 24.0° C (1921-1997; Robles-Gil, 1998).

Tanto en las temperaturas mensuales promedio en 2002 como en 2003 fueron comparables y muy similares al promedio a largo plazo (tabla I, pag. 35). En el sitio de la torre, el porcentaje anual de humedad relativa fue ligeramente más bajo en 2002 comparado con 2003 (fig. 1B; 56.4 vs. 61.5%), pero muy cercanas al promedio a largo plazo (62%; Robles-Gil, 1998).

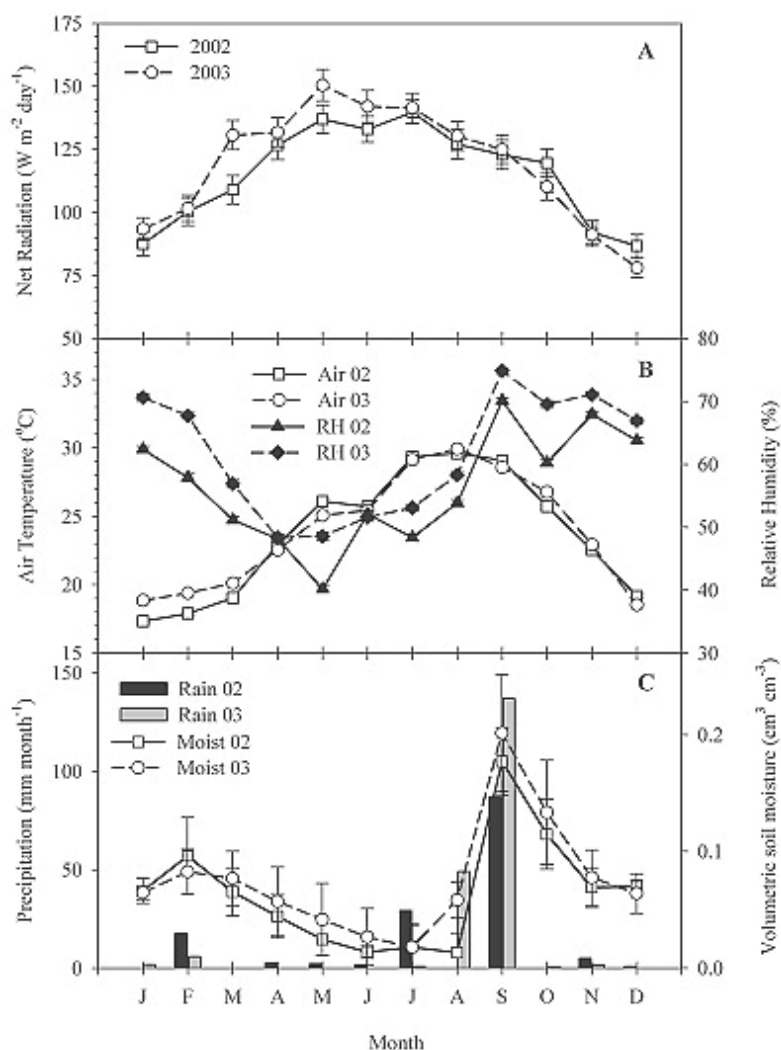


Figura 1. (A) Promedio de la radiación neta mensual (2002 cuadros abiertos, 2003 círculos abiertos); (B) Temperatura del aire (2002 cuadros abiertos, 2003 círculos abiertos) y humedad relativa (2002 triángulos cerrados, 2003 diamantes cerrados); (C) Precipitación total mensual (2002 barras negras, 2003 barras grises) y promedio mensual de la humedad volumétrica del suelo (2002 cuadros abiertos, 2003 círculos abiertos). En todos los casos, las líneas sólidas se refieren a 2002 y las líneas punteadas a 2003. Las barras de error se refieren al error estándar [SE por sus siglas en inglés].

Tabla I. Datos de temperatura y precipitación pluvial históricas para la ciudad de La Paz de la Comisión Nacional del Agua, La Paz, B.S.C., México. Las temperaturas promedio mensuales en 2002 y 2003 son las registradas por los sensores meteorológicos asociados con la torre de covarianza *eddy*. Los registros de temperaturas históricas abarcan desde 1961 en tanto que los registros de precipitación pluvial se inician a partir de 1921.

Mes	Promedio histórico de temperatura mensual °C			Promedio de temperatura mensual °C		Promedio histórico de precipitación mensual mm		Precipitación mensual mm	
	Máximo	Promedio	Mínimo	2002	2003	Máximo	Promedio	2002	2003
Ene	23.8	17.9	12.4	17.3	18.9	120	10.8	0	1.8
Feb	25.4	18.8	12.2	17.9	19.4	83.0	4.8	17.6	5.9
Mar	27.2	20.5	14	19.0	20.1	20.0	1.5	0.0	0.0
Abril	30.9	22.5	14.2	22.9	22.5	22.6	0.6	2.8	0.0
Mayo	33.8	24.3	15.7	26.1	25.1	65.0	1.1	2.3	0.0
Junio	36.2	26.7	18.5	25.7	25.4	35	1.6	1.7	0.0
Julio	37.2	29.4	23.1	29.3	29.1	81.3	16.2	29.2	0.0
Ago	36.6	29.6	23.9	29.6	29.9	289.0	47.5	.3	49.1
Sept	35.6	28.9	23.4	29.1	28.6	381.6	64.0	86.8	137.0
Oct	33.2	26.5	20.1	25.7	26.8	165.0	12.9	0.0	0.8
Nov	29.0	22.5	16.4	22.5	22.9	100.0	9.0	5.1	1.6
Dic	25.0	19.2	13.9	19.2	18.51	80.0	18.1	0.9	0.0
Promedio / Total	31.2	23.9	17.3	23.7	23.9	120.2	177.3	146.7	197.1

Históricamente hablando, la humedad relativa medida en la ciudad de La Paz ha estado más alta en diciembre y enero, disminuye a un mínimo en mayo y junio, y presenta una máxima secundaria en septiembre (Robles-Gil, 1998). La humedad relativa [RH por sus siglas en inglés] diaria promedio calculada mensualmente presentó un patrón estacional similar en el sitio en 2002 y 2003. Los patrones y la cantidad de precipitación difirieron notablemente en 2002 y 2003. Las mediciones se iniciaron en julio de 2001, año en que el total de precipitación anual debida al huracán Juliet dio por resultado aproximadamente 339 mm de precipitación a finales de septiembre y la primera parte de octubre de 2001. En

2002, la precipitación pluvial estuvo moderadamente por debajo del promedio a 147 mm, y en 2003, ligeramente por encima del promedio debido a los ciclones Ignacio y Marty, lo que da por resultado una suma anual de 196 mm.

El año 2002 estuvo marcado por cantidades totales de precipitación mensual en febrero, julio y septiembre, de 18, 29 y 87 mm, respectivamente, mientras que en 2003, hubo una precipitación menor que 0.01 pulgadas en enero y febrero, 53 mm en agosto y 129 mm en septiembre (fig 1C). No se observó desarrollo foliar cuando cayó una precipitación de 78 mm y 29 mm en julio de 2001 y 2002, respectivamente. Esto contrasta con los 87 mm que cayeron en septiembre de 2002 y los 49 mm en agosto de 2003, donde, después de ambos períodos de precipitación, se observó casi un desarrollo completo de cobertura durante un período de diez días. Hubo un incremento de 0.07 a 0.08-0.1 $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$ en humedad de suelo en enero y febrero de 2002 y 2003 (fig. 1C). Estos valores declinaron a través del tiempo a un valor de 0.02 $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$, a pesar de una lluvia de 29 mm en julio de 2002.

En contraste, las lluvias de agosto de 2003 aumentaron la humedad del suelo a 0.06 $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$, mientras que las lluvias de septiembre resultaron en valores máximos de 0.17 y 0.20 $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$ en 2002 y 2003, respectivamente. Entre octubre y diciembre, los niveles de labranza secos de la superficie del suelo en diciembre fueron similares a los del mes de enero anterior en cada uno de los dos años medidos. El coeficiente de variación para la precipitación anual ha sido de 68% desde 1921-2003 (Comisión Nacional del Agua (CNA), La Paz, B.C.S., México), algo más alto que 35-40% reportado para otros sistemas de desierto con cantidades de precipitación anual similares (Fang *et al.*, 2001; Knapp y Smith,

2001). La máxima precipitación mensual histórica muestra el potencial para la variación en la precipitación anual que depende de la intensidad de tormentas de convección en julio-octubre o de la actividad frontal en noviembre-febrero (Salinas-Zavala *et al.*, 2002) (tabla I). Históricamente, 79% de la precipitación anual es el resultado de una actividad monzónica, mientras que 24 % se debe a la actividad frontal invernal (tabla I, CNA).

4.2 Aproximación de energía

La aproximación del balance de energía fue de 83 y 77 % en 2002 y 2003, respectivamente (fig. 2) con H (calor sensible) + L_e (calor latente) con una subestimación de la R_n (radiación neta) - G (flujo de calor del suelo) aproximadamente por 20%. Esto equivale al desequilibrio medio reportado por 22 sitios FLUXNET, los cuales incluyen los ecosistemas de tundra, coníferas, caducifolios, perennes, agrícolas y de chaparral (Wilson *et al.*, 2002b). Parte del desequilibrio puede atribuirse a las diferentes escalas asociadas con la medición de radiación neta que integra una zona de 10-20 m², mientras que un sensor de flujo de calor de suelo mide un área de suelo en el orden de 4 cm². Esto contrasta con los cientos de metros cuadrados de pasto en los cuales se miden los flujos de calor sensible y latente, integrando, por consiguiente, la heterogeneidad tanto de la vegetación como de la superficie desprovista de vegetación en una zona mucho más grande.

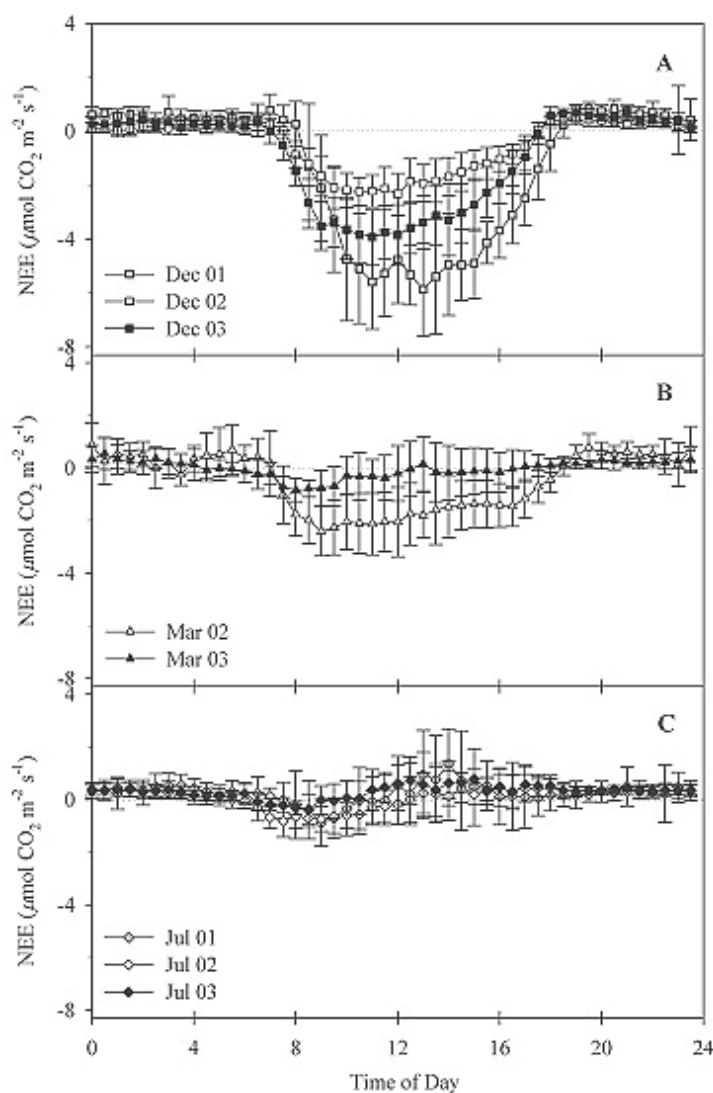


Figura 2. Aproximación del balance energético para A) 2002 y B) 2003. En el caso de la radiación neta ($R_n - G$), G incluye almacenamiento del flujo de calor del suelo; $n = 9488$, $y = 0.83x + 33.187$, $r^2 = .085$ para 2002, y $n = 7108$, $y = 0.77x + 37.49$, $r^2 = 0.85$ para 2003.

Además, los instrumentos de radiación miden una superficie fija, mientras que el área medida por covarianza *eddy* se determina por la dirección del viento, y, por lo tanto, las áreas de la fuente nunca concuerdan realmente (Wilson *et al.*, 2002b). El almacenamiento del calor para tener en cuenta el suelo por encima de los sensores de flujo

de calor (Mayocchi y Bristow, 1995) se incluyó al calcular el flujo del calor del suelo, y mejoró la aproximación entre 5 y 10%.

4.3 *Variación interanual en flujos estacionarios de carbono*

Los meses de diciembre, marzo y julio se seleccionaron para ilustrar la variación interanual en flujos estacionales del carbono. Diciembre es típicamente el tiempo del índice más alto de zona foliar y de fuerza de sumidero del NEE después de las lluvias monzónicas en agosto-septiembre; mientras que marzo marca el período máximo de pérdida foliar y julio el mínimo de zona foliar. La producción máxima de hojarasca en el sitio es bimodal con repuntes medidos en octubre y el más alto en marzo (Maya-Delgado y Arriaga-Cabrera, 1996). Para que los tres años de repunte de flujos de carbono mensuales estacionales se pudieran comparar también se escogió diciembre, ya que los datos obtenidos de octubre y noviembre de 2001 faltaron debido al daño causado por el huracán de septiembre de 2001 en la instrumentación para la información de comunicación y almacenamiento.

La diferencia en amplitud de la variación diurna en el flujo neto del ecosistema (NEE) en diciembre fue bastante grande entre un año y otro (fig. 3A). El sumidero máximo se registró en diciembre de 2001, donde los flujos diurnos pico alcanzaron $-5.9 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

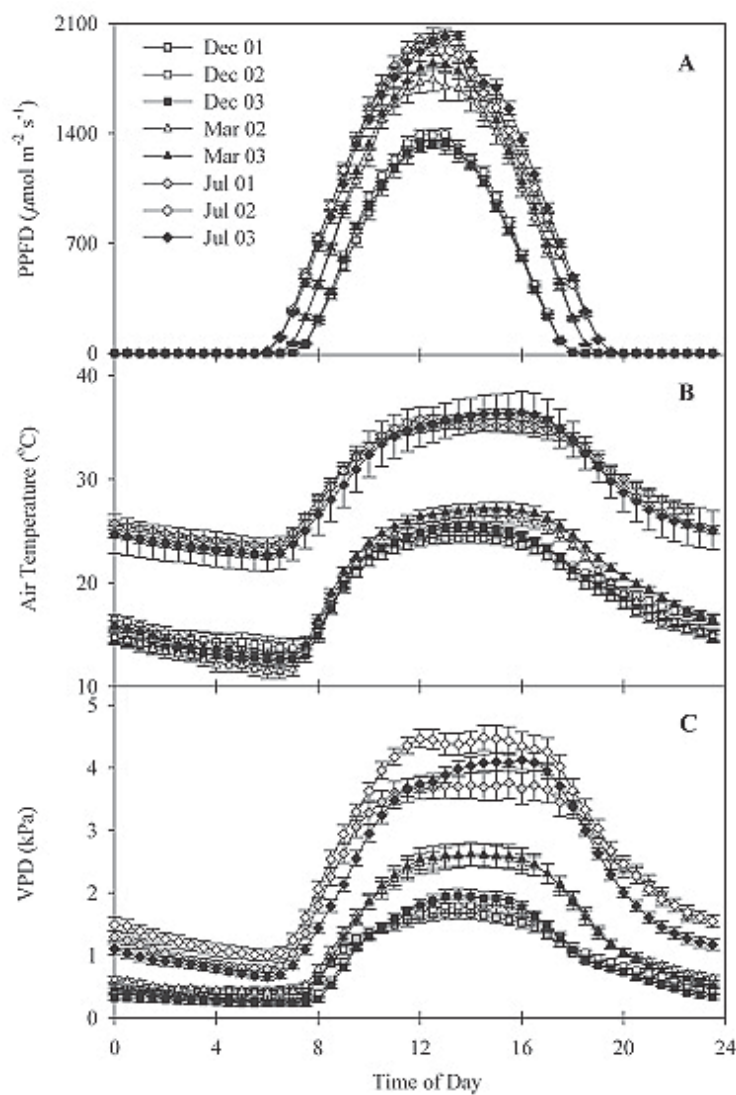


Figura 3. (A) Promedio mensual de tendencias diurnas en el intercambio neto entre ecosistemas (NEE) diciembre (cuadros); (B) marzo (triángulos) y (C) julio (diamantes). En todos los casos, los símbolos grises se refieren a 2001, los símbolos blancos a 2002 y los símbolos negros a 2003. Las barras de error son desviación estándar [SD por sus siglas en inglés].

Esto contrasta con los valores medidos en diciembre de 2002, donde se observaron los ritmos fijos de $-2.3 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. En diciembre de 2003, los valores de flujo máximos fueron intermedios entre 2001 y 2002, con índices de $-3.9 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Puede verse un contraste similar en las magnitudes de flujo entre un año y otro en marzo de

2002, donde se observó un valor máximo de flujo de $-2.4 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ comparado con $-0.8 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en marzo de 2003 (fig. 3B). Los valores de flujo fueron similares para los tres años en julio, con un breve repunte máximo en absorción de -0.4 a $-0.9 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la mañana temprano y una pérdida general de carbono en la mayor parte del período, a la luz del día, con pérdida máxima en la tarde (fig. 3C).

La densidad de flujo del fotón en el proceso fotosintético (PPFD) está en su mínimo anual en diciembre e indica una pequeña variación, año con año con valores máximos diurnos de $1300\text{-}1400 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (fig. 4A). Las diferencias de marzo entre un año y otro también fueron mínimas, con valores de $1700\text{-}1800 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ observados al mediodía. Los valores máximos al mediodía fueron registrados en julio, entre 1900 y $2000 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, nuevamente, con una pequeña variación interanual. Las temperaturas diurnas de diciembre variaron entre un mínimo de 12.6°C y un máximo de 25.4°C . Marzo alcanzó una mínima ligeramente más baja, de 11.4°C , mientras que la máxima fue ligeramente más alta, a 27.1°C (fig. 4B). Las temperaturas mínimas en julio fueron de 22.7°C , mientras que las temperaturas máximas alcanzaron 36.4°C . El déficit de presión de vapor (VPD) fue bajo en diciembre en un rango de 0.25 kPa a 1.96 , mientras que en marzo el rango fue ligeramente más alto con una variación de 0.25 a 2.62 kPa (fig. 4C). El VPD máximo se observó en julio de 2002; alcanzó valores de 4.48 kPa, seguidos por 4.1 en 2003 y 3.72 kPa en 2001. Los valores mínimos variaron entre 0.66 y 1 kPa para los tres años, en julio.

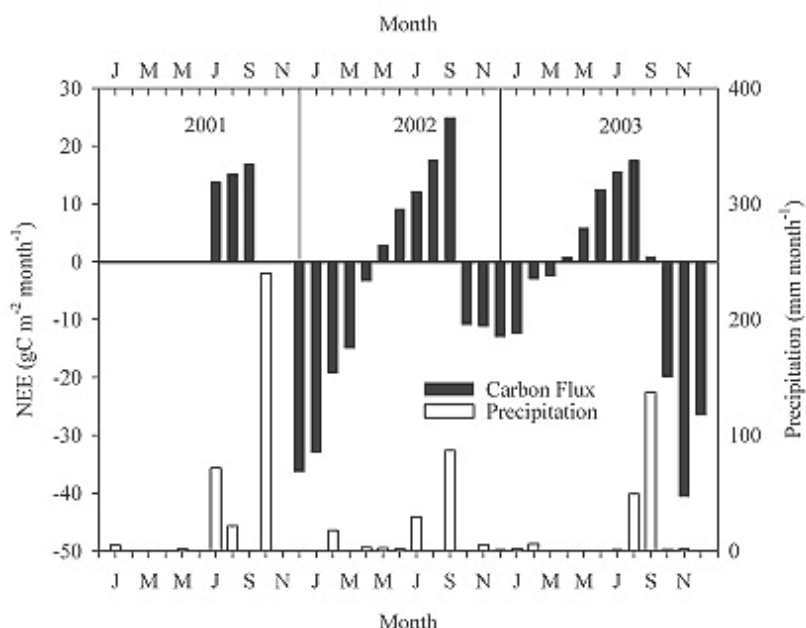


Figura 4. (A) Promedio mensual de la tendencia diurna en la densidad del flujo del fotón del proceso de la fotosíntesis [PPFD por sus siglas en inglés]; (B) Temperatura de aire y (C) Déficit de la presión del vapor [VPD por sus siglas en inglés]. En todos los casos, los cuadros representan diciembre, los triángulos representan marzo y los diamantes representan julio. Los símbolos grises se refieren a 2001, los blancos a 2002 y los negros a 2003. Las barras de error son error estándar (SE).

4.4 Balance mensual de carbono

Durante los meses de julio-septiembre de 2001, el sistema perdió un promedio de $14\text{--}17 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ (fig. 5). Después de las fuertes lluvias al inicio de los últimos cuatro días de septiembre de 2001, diciembre de 2001 y enero de 2002, el flujo mensual de carbono fue un sumidero de aproximadamente, -36 y $-33 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$, respectivamente. Estos índices gradualmente disminuyeron, cambiando a una pequeña fuente de $2.9 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ en mayo y aumentando a una fuente mucho más grande de $25 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ en septiembre de 2002. La absorción otoñal estacional en 2002 fue aproximadamente de $-12 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ de octubre a diciembre. La absorción en enero de 2003 estuvo

considerablemente por debajo de la de 2002 a $-12.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ y cambió a una fuente de $0.7 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ en abril de 2003. La pérdida de carbono aumentó a un ritmo constante hasta alcanzar índices máximos entre junio y agosto de $17.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$. El desarrollo de la cobertura se inició en agosto de 2003 y probablemente se completó en septiembre cuando se registró una pérdida mensual de carbono más baja de $0.9 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$. La absorción máxima en 2003 tuvo lugar en noviembre y diciembre, de -41 y $-27 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$, respectivamente.

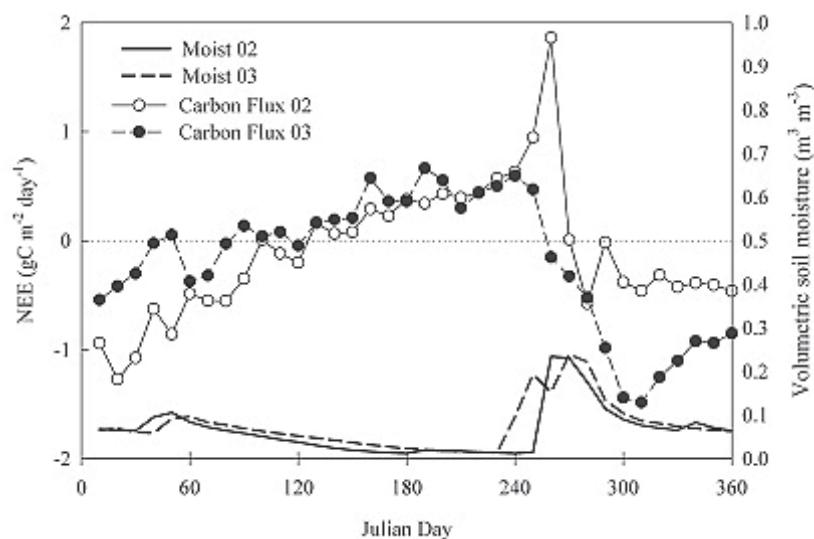


Figura 5. Estimaciones mensuales de pérdida o ganancia del NEE de julio de 2001 hasta diciembre de 2003 (barras rellenas). En todos los casos, las estimaciones se basan en 25 días de mediciones aproximadamente exceptuando enero y noviembre de 2003 cuando se incorporaron 3 a 8 días de flujos, y mayo de 2002 y octubre de 2003 (*) donde se utilizó un promedio de abril y junio de 2002 y uno de septiembre y noviembre, respectivamente. También se muestra la precipitación mensual en el sitio (barras abiertas) (datos de lluvia de 2001 tomados del reporte mensual de la Comisión Nacional del Agua, La Paz, B.C.S., México).

4.5 Partición de energía

El promedio de la partición de la energía a radiación neta, calor sensible, calor latente y flujos de calor para 2002 y 2003 se muestra en la figura 6. Los valores diarios integrados del promedio anual de la R_n se mantuvieron en un rango entre 115 y 119 $W m^{-2} día^{-1}$ en 2002 y en 2003 (Hastings *et al.*, 2005). Diciembre y enero marcaron el período del promedio mínimo mensual de los valores diarios integrados de la R_n con variaciones desde 78-94 $W m^{-2} día^{-1}$. El promedio máximo de los valores diarios integrados de la R_n se mantuvo en un rango desde 130-150 $W m^{-2} día^{-1}$ observados entre mayo y julio.

Aproximadamente 2% de la radiación neta se separó a flujo de calor de suelo (G) en ambos años. La tendencia mensual en flujo de calor de suelo de la superficie durante el año fue una pequeña amplitud de aproximadamente 2-3 $W m^{-2} día^{-1}$. Generalmente, la energía entró al suelo en marzo-agosto y salió de septiembre a febrero. El cambio en la dirección del flujo de calor fue rápido en septiembre y coincidió típicamente con el primer evento mayor de lluvia. En 2002, el promedio del valor diario integrado del flujo de calor latente para enero a marzo fue de 20 $W m^{-2} día^{-1}$, mientras que en 2003 L_e cayó a 13 $W m^{-2} día^{-1}$. Esto se atribuye a la precipitación anual más alta (339 mm) en 2001, concentrada en septiembre, y que proporcionó agua para las plantas hasta entrando febrero, comparado con la precipitación de 2002 (147 mm). La influencia de las precipitaciones de años previos en los siguientes flujos de carbono invernales también ha sido reportada para el sitio (Hastings *et al.*, 2005). El período de mayo-agosto en ambos años se caracterizó por el flujo de calor sensible alto (87-90% de radiación neta), con solamente 8-9% de la

radiación neta dividida en calor latente. Como resultado de las lluvias de septiembre, el calor latente aumentó a 21 y 37% de radiación neta en 2002 y en 2003, respectivamente. En 2002, la precipitación anual fue de 147 mm mientras que en 2003, fue de 197.

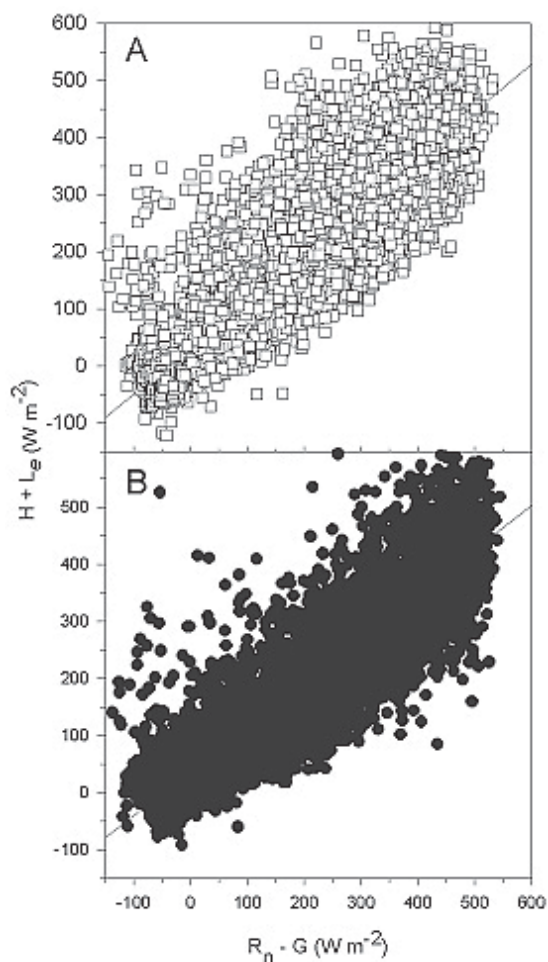


Figura 6. Partición de la energía de la radiación neta (R_n), del flujo de calor terrestre incluyendo almacenamiento (G) del calor latente (L_e) y del calor sensible (H) de A) 2002 y B) 2003. Los valores son promedios diarios integrados por cada mes en $W m^{-2}$.

4.6 Cambios diurnos en el flujo de calor latente y en el patrón temporal de flujos hídricos

Hubo grandes diferencias en la magnitud de los flujos de calor latente diurnos en ambos años. Los valores mínimos pico de flujo de calor latente se observaron en julio, con una variación de 37-43 W m^{-2} (fig. 7); un período de tiempo coincidió con el déficit más grande de presión de vapor (VPD) y con la temperatura y la humedad de suelo más bajas (Hastings *et al.* en prensa).

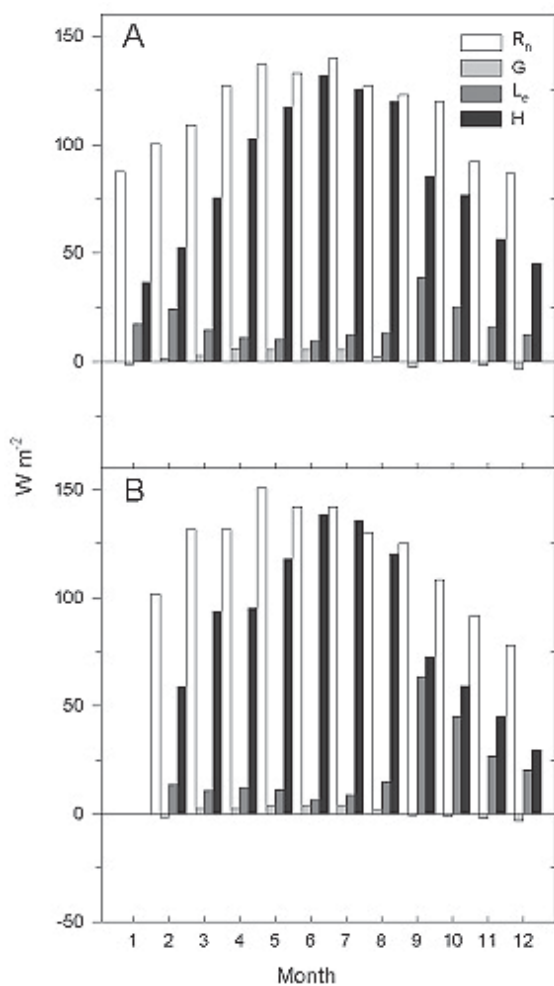


Figura 7. Valores diurnos de la media de la R_n , G , L_e y H (ver figura 6) de 2002 (A, C, E, G) y de 2003 (B, D, F, G) que incluye los meses de marzo, julio, septiembre y diciembre.

El flujo de calor latente de marzo repuntó a 51-53 W m^{-2} en los dos años, mientras que en diciembre de 2002, los valores pico fueron de 49 W m^{-2} , comparados con 73 W m^{-2} en 2003, cuando las lluvias monzónicas fueron más fuertes que en 2002. El efecto de la precipitación pluvial variable se observó también en septiembre, cuando se registraron los valores de flujo de calor latente más altos durante los dos años a 129 y 183 W m^{-2} , en 2002 y 2003, respectivamente.

El patrón estacional básico de evapotranspiración fue similar en 2002 y 2003 con un pequeño repunte a principios del año pero con índices máximos en septiembre (fig. 8). En 2002, los índices variaron entre 0.5-1.0 mm día^{-1} ; disminuyeron a 0.5 mm día^{-1} hasta la escasa precipitación pluvial de febrero, concomitante con un incremento en la humedad de suelo y con una elevación en la ET de 1.5 mm día^{-1} . Los índices continuaron descendiendo a 0.5 mm día^{-1} en abril y mantuvieron este índice a lo largo del verano, hasta finales de agosto. Las lluvias monzónicas en septiembre ascendieron a 87 mm en septiembre y la ET aumentó a 1.7-2 mm día^{-1} por un corto tiempo; disminuyó hasta octubre y mantuvo un índice de 0.4-0.5 mm día^{-1} hasta fines de diciembre, cuando los índices alcanzaron una baja de 0.2 mm día^{-1} . Los valores volumétricos de humedad del suelo indican una pequeña precipitación a principios de enero de 2003 y otra a mediados de febrero. Sin embargo, el ecosistema únicamente respondió a las lluvias de mediados de febrero (15 mm), cuando los índices de la ET brevemente repuntaron a 1 mm día^{-1} ; disminuyeron rápidamente de 0.3 a 0.4 mm día^{-1} en marzo, en el transcurso del verano, hasta mediados de agosto.

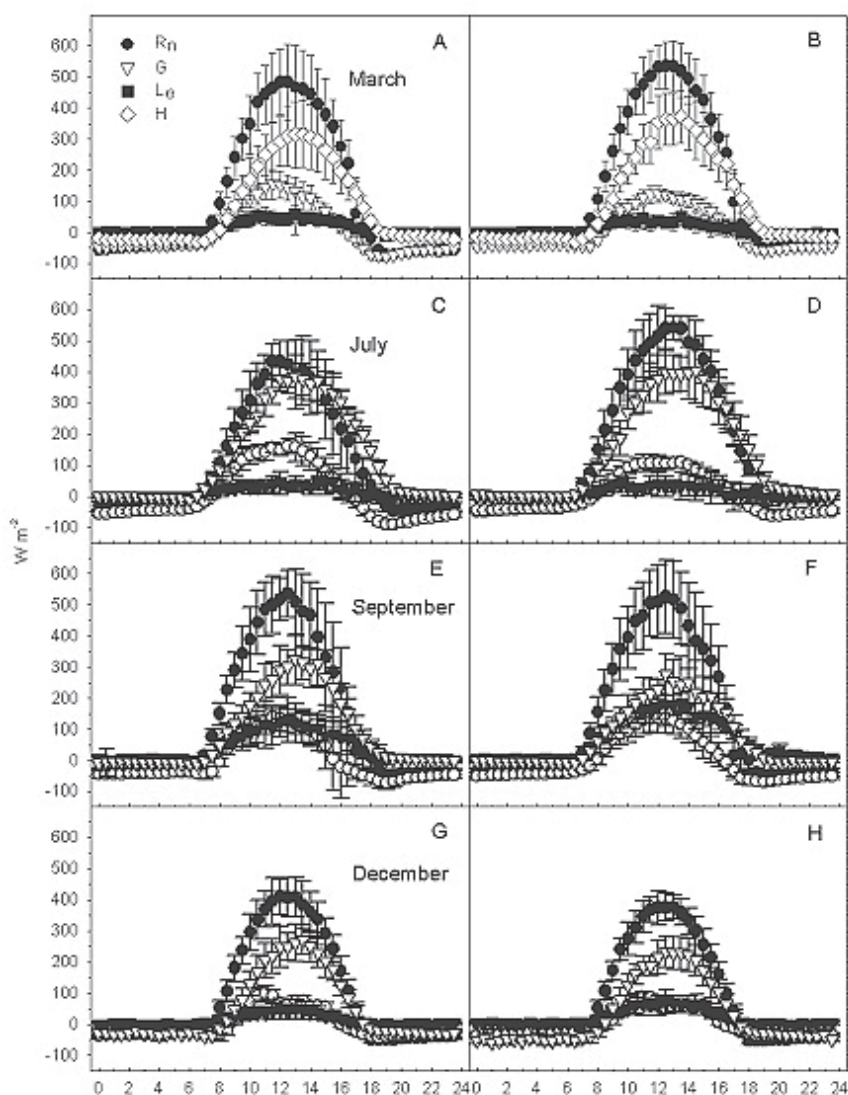


Figura 8. Valores diarios integrados de 2002 (columna izquierda) y de 2003 (columna derecha) para la evapotranspiración (ET) A) y B); densidad del flujo del fotón fotosintético diario promedio (PPFD), C) y D); temperatura diaria promedio del aire (línea sólida) y déficit de la presión del vapor (VPD, línea interrumpida), E) y F); contenido diario promedio de la humedad volumétrica del suelo a 5 cm de profundidad G) y H); y la precipitación I) y J).

Casi 137 mm de lluvia cayeron en septiembre de 2003, lo que dió por resultado índices máximos de la ET de 2.7 mm día^{-1} . Las mediciones en octubre y noviembre fueron intermitentes debido a problemas con el sistema de poder solar; sin embargo, los días medidos indicaron una declinación gradual en la ET a 1.0 mm día^{-1} , a mediados de

noviembre, hasta 0.7 mm día^{-1} a fines de año. El promedio diario del déficit de presión de vapor fue bajo en enero de ambos años, aproximadamente 1.4 kPa ; aumentó rápidamente a $2.5\text{-}3 \text{ kPa}$ en julio, y disminuyó abruptamente a 1.5 kPa al momento de la primera lluvia.

4.7 Parámetros de la superficie

Las resistencias atmosféricas (R_a) fueron consistentemente bajas y variaron poco dentro y entre un año y otro, en los rangos de 13 a 17 s m^{-1} (tabla II). En contraste, la resistencia de la superficie fue un orden de magnitud más grande, con fuertes diferencias estacionales e interanuales. La resistencia de la superficie en enero y febrero de 2002 varió entre 92 y 113 s m^{-1} y refleja una gran cantidad de precipitación pluvial recibida en septiembre de 2001. Los valores de resistencia de la superficie (R_c) aumentaron consistentemente a $650\text{-}670 \text{ s m}^{-1}$ en julio y agosto; disminuyeron en septiembre a 153 s m^{-1} , y aumentaron en forma progresiva de octubre de 2002 hasta un valor máximo de 948 s m^{-1} en junio de 2003. Una disminución dramática en la R_c se observó en septiembre a 73 s m^{-1} , y se le atribuye a los 137 mm de lluvia en ese mes. Los valores de la R_c de noviembre y diciembre fueron de 115 s m^{-1} , similares a enero y febrero de 2002. Parece claro que las lluvias monzónicas pueden tener un efecto dramático en la R_c 2-4 meses después de la lluvia. El factor de desacople (Ω) se calculó para determinar la importancia relativa de limitación fisiológica vs. limitación física de evapotranspiración (Jarvis y McNaughton, 1986).

Tabla II. Valores al mediodía (10-14) promediados en el transcurso del mes para obtener la resistencia atmosférica (R_a), resistencia de la superficie (R_c), omega (Ω , el factor de desacople), alfa, (coeficiente Priestly-Taylor). La relación Bowen (β) se calculó tomando valores diurnos de calor latente y sensible. La evapotranspiración diaria (ET mm día⁻¹) se calculó de la media de las mediciones diurnas para ese mes. La ET anual se calculó multiplicando el promedio diario de la ET para el mes determinado por el número de días en el mes.

	R_a s m ⁻¹		R_c s m ⁻¹		Ω		β		α		ET mm día ⁻¹	
	2002	2003	2002	2003	2002	2003	2002	2003	2002	2003	2002	2003
Ene	15		113		0.31		2.09		0.25		0.62	0.47
Feb	14	16	92	196	0.34	0.22	2.18	3.08	0.31	0.17	0.82	0.51
Mar	15	13	202	315	0.21	0.14	5.15	8.65	0.19	0.12	0.51	0.41
Abr	15	14	368	398	0.14	0.13	9.25	8.02	0.13	0.11	0.41	0.42
Mayo		14		509		0.12		10.74		0.10	0.52	0.39
Jun	15	15	639	948	0.11	0.07	13.72	21.75	0.13	0.06	0.35	0.22
Jul	16	15	667	835	0.11	0.09	10.32	15.42	0.15	0.09	0.48	0.32
Ago	15	15	652	624	0.11	0.12	9.19	8.19	0.10	0.12	0.46	0.63
Sep	16	17	153	78	0.36	0.53	2.19	1.14	0.34	0.54	1.41	2.22
Oct	15		189		0.26		3.09		0.23		0.89	1.61
Nov	13	16	182	115	0.23	0.39	3.54	1.70	0.22	0.34	0.57	0.96
Dic	13	14	181	115	0.21	0.32	3.64	1.44	0.17	0.29	0.44	0.71
ET Anual											227	269

El valor de Ω se mantiene en el rango de 0 a 1, donde, al acercarse a 0, las limitaciones fisiológicas a la evapotranspiración son dominantes, mientras que, al acercarse a 1, las limitaciones físicas tales como la radiación neta y el déficit de la presión del vapor juegan un papel más importante. Cuando la resistencia de la superficie estuvo alta, el factor Ω fue bajo (0.07-0.22), aunque se observaron valores Ω altos (0.3-0.5) cuando la R_c estuvo más baja.

Claramente, la cobertura estuvo estrechamente acoplada con la atmósfera que la cubría durante la estación seca, con fuertes desventajas fisiológicas que limitaron la

evapotranspiración. Durante los períodos húmedos, la cobertura estuvo relativamente desacoplada de la atmósfera y la evapotranspiración, estuvo restringida más por factores físicos que por factores fisiológicos (Jarvis y McNaughton, 1986).

4.8 *Uso eficiente del agua*

El rendimiento de la absorción neta de carbono en relación con la evapotranspiración (ET) varió de manera consistente con respecto tanto a la precipitación anual disponible de un año en particular como a la estacional. El uso eficiente de agua (WUE) máximo se observó en diciembre de 2001, de $-2.3 \text{ mgC gH}_2\text{O}^{-1}$, después de la precipitación pluvial más fuerte a finales de septiembre (tabla 3); un índice más bajo de $-1.5 \text{ mgC gH}_2\text{O}^{-1}$, se observó en diciembre de 2002, cuando la precipitación pluvial para el año fue de 147 mm. El WUE se elevó nuevamente en diciembre de 2003 a $-1.76 \text{ mgC gH}_2\text{O}^{-1}$, supuestamente como resultado de la precipitación pluvial más alta en el otoño de 2003. El WUE de marzo siguió un patrón similar con valores más altos en 2002 que en 2003, y en los tres años, el WUE más bajo se registró en julio.

El patrón de cambio estacional en el WUE fue similar al de la plantación de pino en un sitio semidesértico en el desierto de Negev, mientras que los valores estacionales pico en este estudio fueron 40-60% más bajos (Grünzweig *et al.*, 2003). El WUE más alto en diciembre indica el potencial para responder a valores máximos altos invernales en el CO_2 atmosférico.

Tabla III. Uso eficiente del agua (WUE por sus siglas en inglés) en $\text{mgC gH}_2\text{O}^{-1}$ calculada por las regresiones lineales de la $\frac{1}{2}$ hora promedio de los valores del NEE y la evapotranspiración para un mes y tiempo dados (0730, 0800, etc.) durante el período de luz del día cuando el NEE fue negativo (mostrando absorción de CO_2 por el ecosistema) por consiguiente cada $\frac{1}{2}$ hora promedio consiste en valores de 20-25, \pm son errores estándar de estimaciones.

Mes	n (promedios de 1/2 hora)	WUE ($\text{mgC gH}_2\text{O}^{-1}$)	Intercepción	r^2
Julio 01	7	0.924 ± 0.971	-0.008 ± 0.003	0.000 ± 0.004
Diciembre 01	20	-2.282 ± 0.206	-0.003 ± 0.004	0.865 ± 0.007
Marzo 02	22	-0.798 ± 0.195	-0.009 ± 0.003	0.430 ± 0.006
Julio 02	9	-0.209 ± 0.169	-0.005 ± 0.002	0.062 ± 0.002
Diciembre 02	20	-1.501 ± 0.180	-0.001 ± 0.002	0.782 ± 0.004
Marzo 03	21	-0.347 ± 0.138	-0.003 ± 0.002	0.212 ± 0.003
Julio 03	8	-0.160 ± 0.136	-0.002 ± 0.001	0.051 ± 0.002
Diciembre 03	20	-1.762 ± 0.167	-0.002 ± 0.003	0.853 ± 0.006

Discusión

5.1 Variación diaria en flujo de carbono comparada con otros ecosistemas

La amplitud diaria estacional máxima en los valores del NEE en este estudio variaron de $-5.9 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a mediodía, a un mínimo de $0.8 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en la noche, en diciembre. Justo antes del término de la temporada seca, la amplitud diaria en los flujos de julio estuvo en el rango de $-0.75 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a $0.5 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Estos valores son sustancialmente más bajos que los reportados para un sistema de pastizal del desierto en Arizona, donde los flujos están en un rango de $-22.6 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en el día y $5.6 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la noche (Emmerich, 2003), durante la temporada húmeda, y $3 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $0.454 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante la temporada seca (valores máximos de día y de noche, respectivamente).

En el mismo estudio, un sitio de matorral del desierto adyacente presentó un índice máximo diurno de $-9 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y nocturno de $9 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante la temporada húmeda, mientras que durante la temporada seca, los índices variaron de $2.3 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, durante el día y $0.2 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la noche. Lo que desconcierta la interpretación de los datos anteriores es la liberación simultánea de una cantidad importante de carbono inorgánico derivado en las dos localidades (Emmerich, 2003). En contraste, en un sitio de matorral del desierto de Sonora medido en julio y agosto, el rango en amplitud diaria del NEE fue de $-0.8 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a $0.15 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ poco tiempo después de la lluvia, y de $-0.4 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a $0.35 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ antes de la lluvia (Unland *et al.*, 1996). En una zona litoral desértica, las

fuerzas de sumidero después de las lluvias monzónicas se registraron tan altas como $-15 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que la respiración nocturna alcanzó $8 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Scott *et al.*, 2004). Los índices más bajos se observaron en la primavera, con $-4 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante el día y $1 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la noche; supuestamente, el sumidero moderado durante el día se debió a que el acceso de agua se encontraba a mayores profundidades del suelo. Un bosque semiárido mostró un pico máximo de valores de absorción neta similares al del sitio de litoral del desierto, de $-10 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante el día y $3 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la noche en la temporada de lluvias, y cambió a $-2 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante el día y a $0.5 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la noche (Veenendaal *et al.*, 2004), en la temporada seca. El pastizal mediterráneo exhibió una absorción máxima diurna de $-20 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y de $4 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en la noche, disminuyó a $-0.5 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $1 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante la temporada seca (Xu y Baldocchi, 2004).

Con excepción del sitio de matorral del desierto de Sonora, que tuvo una precipitación anual total de 275 mm (Unland *et al.*, 1996), todos los otros sitios estuvieron dentro del rango de 356 a 456 mm. Las diferentes mezclas de tipos funcionales de plantas (pastizales, árboles y matorrales) asociadas con la precipitación pluvial mayor pueden en parte explicar la amplitud más alta del NEE diurno y nocturno. En este estudio, la comunidad estuvo conformada por matorrales de tallos suculentos con sólo un pequeño componente de pasto. Los niveles bajos de carbono orgánico y nitrógeno del suelo, y la capacidad de almacenamiento de agua de las plantas, en general, podrían sugerir un

enfoque más conservador para la acumulación de carbono y explicar la amplitud más baja durante el curso del año en los flujos diurnos y nocturnos. La variación anual de producción primaria neta (PPN) de ecosistemas del desierto en respuesta a la variación anual en precipitación pluvial también puede atribuirse a la menor densidad vegetal y al área foliar (Knapp y Smith, 2001).

Los índices máximos de respiración nocturna del ecosistema (ER) se observaron en el sitio en septiembre, con una variación de $1.35 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a $2.11 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ pero, en general, promediaron $0.3 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a $0.6 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante el año. En un chaparral de ochenta años, consistente en especies de matorrales perennes, la respiración varió de $3.5 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, en la primavera, a $1.5 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante la sequía del verano (Falge *et al.*, 2002). El índice del área de vegetación [PAI, por sus siglas en inglés] para ambos ecosistemas estuvo en el orden de 0.8 a 1.2, con bajos índices de producción de hojarasca de aproximadamente $50 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (Maya-Delgado y Arriaga-Cabrera, 1996; Reichstein *et al.*, 2003). Estos factores podrían en parte dar cuenta de índices más moderados de la ER. La absorción nocturna de CO_2 por plantas procesadoras de fotosíntesis, llamado metabolismo ácido crasuláceo [CAM por sus siglas en inglés], es una posibilidad adicional para los índices más bajos en el sitio de estudio.

Aun cuando es difícil corroborar, se observó una absorción nocturna en un sitio del desierto semiárido (Unland *et al.*, 1996), la cual podría haber sido uno de los factores que dificultó desarrollar en este estudio buenas relaciones de flujos nocturnos vs. temperatura. Se observaron índices bajos de absorción de carbono ocasionalmente en la noche pero no

en forma consistente durante una estación en particular; debido a que los índices ocurrieron durante momentos de velocidad baja del viento, fue difícil atribuirlos, sin lugar a duda, a la absorción del CAM.

5.2 Partición anual de carbono

El sitio de matorral del desierto en este estudio fue un sumidero neto de carbono de -39 y -52 $\text{gC m}^{-2} \text{y}^{-1}$, en 2002 y 2003, respectivamente (fig. 5, pág. 43). A la fecha, no hay mediciones de todo el año del NEE de vegetación de matorral del desierto, aparte del sitio al sureste de Arizona (Emmerich, 2003), el cual recibe un promedio de 355 mm de precipitación anual. Se creía que los flujos anuales de este sistema estaban dominados por la liberación de carbono inorgánico y que el sitio era una fuente de 144 $\text{gC m}^{-2} \text{y}^{-1}$, mientras que su producción estimada de carbono orgánico en la superficie y en el subsuelo era de 80 $\text{gC m}^{-2} \text{y}^{-1}$. Se sugirió que el lugar de interés podría estar en equilibrio con respecto al carbono, si no se debiera a la pérdida vía carbono inorgánico (Emmerich, 2003).

En contraste, se descubrió que la plantación de pino en el bosque Yatir de Israel, con una precipitación anual de 275 mm por año, es un sumidero entre -130 y -240 $\text{gC m}^{-2} \text{y}^{-1}$, que tiene buena concordancia entre las mediciones de covarianza *eddy* y el inventario de carbono (Grünzweig *et al.*, 2003). Los únicos datos de producción para el sitio de este estudio son de Maya-Delgado y Arriaga-Cabrera (1996), donde la producción promedio de hojarasca fue de 120 g peso seco y^{-1} , o aproximadamente 57 $\text{gC m}^{-2} \text{y}^{-1}$ (Larcher, 1995). Las regiones desérticas de Chihuahua, Great Basin, Mohave y Sonora mostraron todas un uso eficiente de lluvia similar (Le Houérou, 1984), con una variación de 0.40 a 0.65 g de

peso seco $\text{m}^{-2} \text{mm}^{-1}$. Para utilizar el número más conservador, las predicciones de la PPN en 2002 y 2003 serían de 59 y 79 g peso seco y^{-1} , o de 28 y 38 $\text{gC m}^{-2} \text{y}^{-1}$. Tales estimaciones no incluyen ganancia o pérdida de carbono en el subsuelo debido a las raíces ni a la respiración de suelo; sin embargo, sí proporcionan estimaciones para hacer una evaluación preliminar de los valores del NEE presentados. La precipitación ligeramente más alta y el sumidero de carbono anual mayor de una plantación de pino desértica también proporcionan un conjunto de datos iniciales para colocar en perspectiva los valores medidos en este estudio (Grünzweig *et al.*, 2003).

5.3 Variabilidad intra e interanual en el NEE

En algunos casos, la variación en la producción para ecosistemas áridos se explica muy bien por la precipitación (MacMahon y Wagner, 1985), mientras que en otros estudios, se encontró poca correlación (Le Houérou *et al.*, 1988; Huenneke *et al.*, 2002). En este estudio, la precipitación pluvial por encima del promedio de finales de septiembre y principios de octubre de 2001 dio por resultado un sumidero de diciembre de 2001 a marzo y cambió a fuente en mayo de 2002 (fig. 5). Con la precipitación pluvial por debajo del promedio en septiembre de 2002, el sistema fue un sumidero más débil durante el otoño tardío de 2002 y el principio del invierno de 2003. Después de una precipitación pluvial ligeramente por encima del promedio en septiembre de 2003, el sistema fue de nuevo un sumidero más fuerte, de octubre a diciembre de 2003. Estas diferencias pudieran en parte explicarse por la variación en la limitación del nitrógeno en los diferentes años, ya que una cantidad importante de nitrógeno pudiera haber estado aún inerte y no disponible para la

fotosíntesis después del primer año de una precipitación pluvial por encima de la normal y, por consiguiente, pudiera haber disminuido la absorción de carbono en el otoño de 2002 (Ehleringer, 2001). En los dos años previos a 2001 (1999 y 2000), la precipitación varió entre 50 y 67 mm anuales (Robles-Gil, 1998).

Claramente, la pregunta interesante es ¿cuál es el balance de carbono en años sub-óptimos, especialmente si se considera la gran desviación estándar en la precipitación pluvial año con año (120 mm, Robles-Gil, 1998)? Los años de baja precipitación pluvial pudieran representar períodos de pérdida de carbono o cuando el sistema se mantiene casi aletargado y en balance con respecto al carbono. La mayoría de las especies que crecen en el sitio tienen raíces y tallos especializados para almacenar agua (Cannon, 1911) que pudieran moderar los efectos de un año de baja precipitación pluvial con respecto a la pérdida de carbono. Sin embargo, durante los años de precipitación pluvial baja, los reflujos de carbono pudieran resultar en pérdida de carbono por todo el año debido a la sustitución del CO₂ en los suelos y a la estimulación de respiración microbiana (Emmerich, 2003; Huxman *et al.*, 2004).

En 2003, el sistema presentó de octubre a diciembre una absorción mensual mayor que en el 2002, mientras que en los primeros 30 cm superficiales del suelo, los valores de humedad fueron casi iguales en el mes de septiembre (fig. 1 y 5). En estos suelos arenosos bien drenados, es posible que un evento de mayor precipitación pluvial recargue más agua a mayor profundidad en el relieve del suelo que un evento de lluvia más pequeño, aun cuando en ambos casos resulten valores similares de humedad de suelo en las capas superiores. Se reporta que la supervivencia de los matorrales del desierto de raíces más profundas está sujeta a los eventos intermitentes de extrema precipitación pluvial y a la

recarga de las capas más profundas de los suelos (Gao y Reynolds, 2003; Gibbens y Lenz, 2001); esto pudiera haber sido la razón para una mayor absorción de carbono en el otoño de 2003 comparado con 2002, a pesar de valores similares en la humedad superficial del suelo.

Menos claro es la carencia de respuesta de la vegetación a las lluvias por encima del promedio, a largo plazo, en julio de 2001 y 2002 (78 y 29 mm respectivamente *vs.* 15 mm del promedio a largo plazo; Robles-Gil, 1998). Kemp (1983), en un análisis de las especies del desierto de Chihuahua, no encontró una clara relación entre la disponibilidad de humedad del hábitat (a pesar de que únicamente se midieron los 40 cm superiores) y de los eventos fenológicos en especies de matorral con capacidades de almacenamiento de agua. Se considera que muchas especies de matorral del desierto evaden o toleran la sequía y se acoplan menos a la precipitación pluvial (Nilsen *et al.*, 1984). Se cree que otras señales ambientales inician la transferencia de materiales almacenados y el desarrollo foliar (Smith y Ludwig, 1976; Nobel, 1977) en plantas de tallos suculentos. Una lista de datos por agregar sería posiblemente la de los gradientes de presión de vapor descendentes que tienen lugar en agosto y septiembre, (Troyo-Diéguez *et al.*, 1990 y en este estudio;) así como la recarga de las capas del suelo más profundas, como se mencionó anteriormente.

El cambio en el balance de carbono para el sitio difirió entre 2002 y 2003 con la llegada de las lluvias de verano. En 2002, el sistema cambió de fuente a sumidero, de septiembre a octubre, después de una sola lluvia moderada en septiembre. Se observó un punto máximo notable en pérdida de carbono diez días antes de la lluvia, así como un pico máximo en la humedad superficial del suelo (fig. 9).

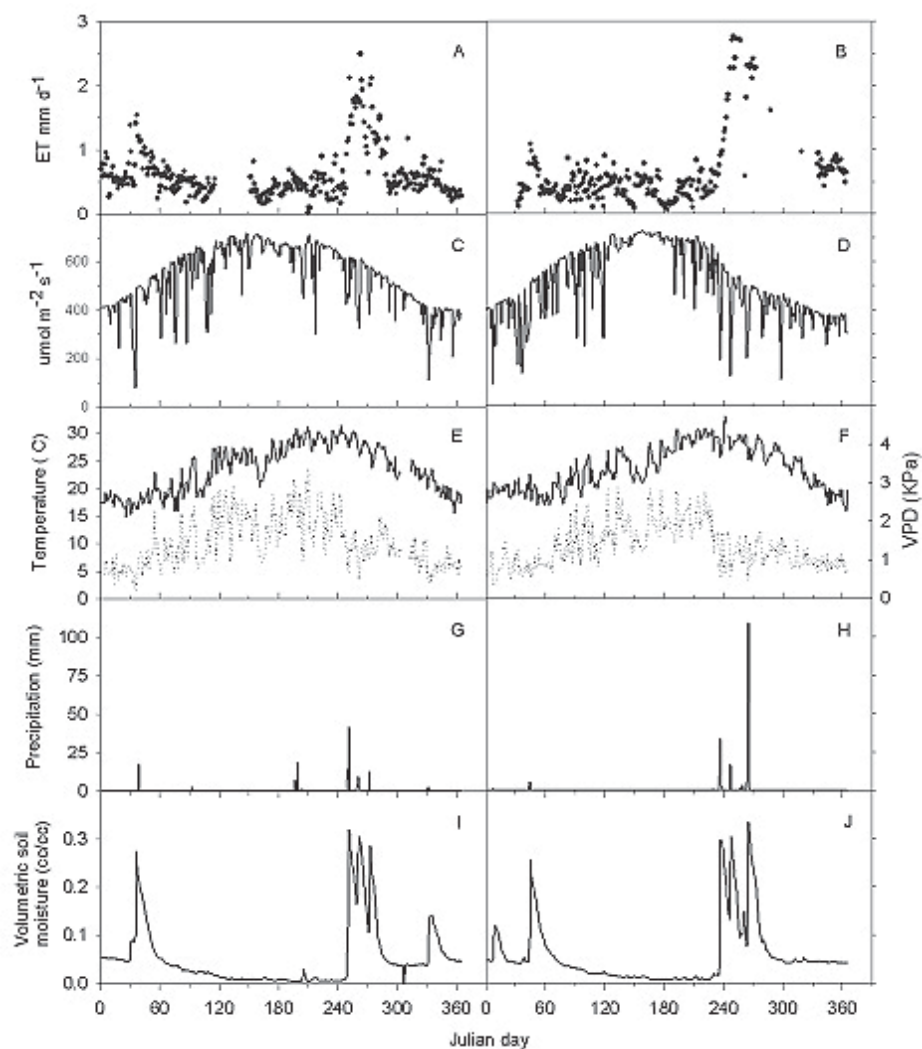


Figura 9. Promedio del NEE en un período de diez días de 2002 (círculos abiertos, línea sólida) y de 2003 (círculos cerrados, línea interrumpida) así como de la humedad volumétrica del suelo para el mismo período promedio de 2002 (línea sólida) y de 2003 (línea interrumpida).

Este cambio rápido puede explicarse con lo siguiente: por un aumento inicial acelerado en la ER, ocasionado en parte por un aumento en la humedad del suelo (Veenendaal *et al.*, 2004); por el desplazamiento físico de altas concentraciones del CO_2 en el suelo y la respiración microbiana (Huxman *et al.*, 2004); por las altas temperaturas del suelo (Reichstein *et al.*, 2003); y por un aumento en el crecimiento de la vegetación y la

respiración de mantenimiento al desarrollarse la cobertura (Ryan 1991; Wright *et al.*, 1992).

El sistema cambió de un sumidero, casi veinte días después, y continuó hasta diciembre. En parte, esto puede atribuirse al desarrollo completo de la cobertura, a una reducción en la humedad del suelo y a la ER, mientras que la producción primaria bruta (PPB) se mantuvo a mayores profundidades del suelo por el agua disponible. En contraste, la precipitación pluvial se inició a fines de agosto de 2003, con solamente un pequeño aumento en pérdida de carbono durante el desarrollo de la cobertura. Se presentó una segunda precipitación pluvial, que mantuvo valores más altos de humedad de suelo, pero, debido a una cobertura completamente desarrollada (PPB alta) y posiblemente a índices de respiración de suelo más bajos, la ER fue baja y no se observó un punto máximo similar en pérdida de carbono como en 2002.

Mayores índices de producción de hojarasca por la precipitación pluvial fuerte en septiembre de 2001 pudieron también haber dado como resultado una mayor respiración inicial del suelo debido a la descomposición y mineralización del N en 2002 (Ehleringer, 2001, Austin *et al.*, 2004). Esto puede ser un ejemplo donde la “memoria” de lluvias anteriores afecta la respuesta estacional del ecosistema posterior a la precipitación pluvial (Schwinning *et al.*, 2004). La máxima absorción de carbono tendió a darse 2-3 meses después de iniciarse la temporada de lluvias en 2003, aunque durante un año sub-óptimo de precipitación pluvial (2002) se observó un flujo pico en el transcurso de un mes después de la lluvia (fig. 9). Estos datos encajan en la formulación teórica de cómo el tamaño del evento de lluvia afecta a los patrones de flujo neto del ecosistema, en ecosistemas del desierto (Huxman *et al.*, 2004).

Inicialmente, una precipitación pluvial estimula la ER, pero al desarrollarse la producción primaria bruta (PPB) y al secarse el suelo, la ER disminuye y el NEE cambia de fuente a sumidero, dejando atrás valores máximos en la PPB. Una lluvia más fuerte dará por resultado un comportamiento de la ER similar con respecto a la duración y magnitud. Sin embargo, debido a la filtración de agua a profundidades mayores de suelo, la PPB será de mayor magnitud por un período mayor de tiempo, lo cual dará por resultado una extensión en la actividad de sumidero. En este estudio, las temperaturas descendentes también disminuyeron la respiración autotrófica, que dio por resultado una creciente capacidad de sumidero hasta diciembre.

5.4 Comparación de flujos de calor y partición de la energía con otros sitios

En un sitio aluvial semiárido seco del desierto de Sonora con 275 mm de precipitación anual, los flujos de calor latente en el verano fueron de 10-15 W m^{-2} a medio día, mientras que los flujos de calor del suelo se aproximaron a 200 W m^{-2} y el calor sensible entre 350-400 W m^{-2} (Unland *et al.*, 1996). Los valores de flujo de calor latente en este estudio se consideraron más altos durante julio, la parte más seca del año, a 37-50 W m^{-2} , mientras que los valores de flujos de calor superficiales nunca excedieron 150 W m^{-2} (fig. 6). En un sitio del desierto de Chihuahua con 241 mm de precipitación anual, el balance de energía se determinó por un número de comunidades diferentes.

Además del sitio dominado por hojaseén (*Flourensia cernua*), los valores pico diarios de flujos de calor latente por el año variaron entre 75 y 200 W m^{-2} , mientras que el calor del suelo varió entre 180-200 W m^{-2} (Dugas *et al.*, 1996). Los valores de calor latente tan altos como de 400 W m^{-2} se observaron a mediodía en la comunidad de hojaseén y se les

atribuyó a una mayor área foliar y suministro de agua. Las sabanas semiáridas (464 mm y¹) antes del inicio de la temporada de lluvias (diciembre) tuvieron valores máximos de calor latente de 100 W m^{-2} mientras que el calor sensible fue de $200\text{-}300 \text{ W m}^{-2}$. Sin embargo, después de la temporada de lluvia en agosto, los valores del calor sensible y latente fueron similares (Veenendaal, *et al.*, 2004). En marzo, poco después de la temporada de lluvias y cuando el área foliar estaba en el máximo, el calor latente y el sensible se registraron iguales, aproximadamente a 270 W m^{-2} . La sabana abierta, con 365 mm por año de lluvia, tuvo valores similares de calor latente y sensible como la sabana semiárida durante la temporada de lluvia (Scanlon y Albertson, 2004).

Una comparación interesante es la de un pastizal en la parte sur de las grandes llanuras de los Estados Unidos que recibe 750 mm de lluvia por año (Meyers, 1991). Bajo condiciones no estresantes, el flujo de calor superficial máximo fue de 100 W m^{-2} , y el calor latente fue igual o ligeramente mayor que el sensible, a $200\text{-}300 \text{ W m}^{-2}$. Bajo condiciones de estrés por falta de agua, el flujo de calor superficial repuntó a 150 W m^{-2} , el calor latente descendió a 50 W m^{-2} y el calor sensible aumentó a 350 W m^{-2} . Se encontró que nuestro sitio tiene un mínimo en valores pico de flujo de calor latente más bajo que todos los otros sitios, excepto el aluvial del desierto de Sonora (Unland *et al.*, 1996), y similar al sitio de las llanuras del sur estresado por sequía (Meyers, 2001). Los valores máximos de calor latente fueron más bajos que todos los otros estudios arriba mencionados, excepto el sitio aluvial del desierto de Sonora (Unland *et al.*, 1996). La partición de la energía en calor sensible fue similar a los valores reportados para un sitio del desierto de Sonora a lo largo de las llanuras aluviales en el sur de Arizona, donde variaron entre 70 y 100 % de radiación neta, comparado con 60-90% en este estudio (Unland *et al.*, 1998). En

el estudio actual, el máximo promedio diario integrado de calor latente fue de $75 \text{ W m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y tuvo lugar en septiembre de 2003, un mes con máxima precipitación (fig. 6), mientras que en el sitio de llanura aluvial en el desierto de Sonora fue solamente de $38 \text{ W m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y tuvo poca correlación con la precipitación pluvial. La vegetación en el sitio arriba mencionado era corta en talla y se encontraba a lo largo de una llanura aluvial con una gran cantidad de suelo sin vegetación y adyacente a vegetación litoral mucho más alta. La precipitación anual es de 400-500 mm, y el patrón estacional de la precipitación es similar al sitio en este estudio, con tormentas de convección en el verano y sistemas frontales en el invierno. La escasa correlación con la precipitación pluvial podría deberse a una combinación de factores relacionados con el tipo de suelo, desagüe y baja cobertura.

Se efectuó un resumen de partición de la energía utilizando la relación de Bowen (β o la radiación de calor latente sobre calor sensible) de una combinación de años de mediciones y sesenta y seis sitios diferentes, que incluyen seis tipos de ecosistemas muy importantes (Wilson *et al.*, 2002a). Excepto por los ecosistemas mediterráneos, la β varió entre 0.31 y 1.07. Si descartamos el valor alto y anómalo de 164.2, el promedio de la β para los ecosistemas mediterráneos es de 1.67. El período sobre el cual se compararon los sitios (mediados de junio a mediados de agosto) es la temporada de crecimiento de todos los ecosistemas, excepto para los mediterráneos y el sitio del desierto de este estudio. Cuando se hace una comparación de los valores de la β con aquellos para los sitios presentados por Wilson *et al.*, 2002a, se encuentra el sitio del desierto con los valores más altos de la β que varían entre 8.19 y tan altos como 21.75 (tabla II). A inicios de la temporada de crecimiento de septiembre-marzo, el contenido hidrológico en el suelo es todavía bajo a través del relieve del suelo y la producción de hojarasca está en su punto

máximo anual. Por lo tanto, la relación de Bowen se mantiene en el rango de 1.1, cuando los monzones del verano son adecuados, y tan alta como 8.7, cuando las lluvias monzónicas del verano están por debajo del promedio (tabla 2).

5.5 Evaporación y precipitación intra e interanual

En este estudio, la ET mínima diaria tuvo lugar en junio, en ambos años, en un rango de 0.22-0.35 mm día⁻¹ (tabla II). Los índices máximos de la ET se dieron en septiembre y en un rango de 1.41-2.22 mm día⁻¹. Los valores máximos de la ET, medidos en cuatro comunidades de matorral semiárido y en una de pastizal, variaron de 3-5.8 mm día⁻¹ en agosto-septiembre y los valores mínimos de 0.1-0.2 mm día⁻¹ en septiembre, aunque no se tomaron mediciones en junio y julio (Dugas *et al.*, 1996). En una comunidad de pastizal semiárido, la ET máxima tuvo lugar en agosto, con un índice de 2.15 mm día⁻¹, en tanto que índices mínimos de 0.15 mm día⁻¹ se observaron en diciembre (Mielnick *et al.*, 2005). El promedio de precipitación a seis años (272 mm) concordó bien con las estimaciones de la ET anual para la comunidad de pastizal (299 mm). En este estudio, la precipitación promedio anual a tres años de 2001-2003 fue de 227 mm, en tanto que la ET promedio medida en 2002 y 2003 fue de 248 mm (tabla II).

La implicación es que la precipitación fuerte en el otoño de 2001 dio por resultado índices altos de la ET en 2002, a pesar de solamente 147 mm de lluvia en la última parte del año. Los matorrales enraizados en lo profundo son probablemente más dependientes de los eventos de lluvia fuertes que recargarían de agua a mayor profundidad en el relieve (Gao y Reynolds, 2003; Gibbens y Lenz, 2001). Además, las raíces y tallos, de las especies

en el sitio con almacenaje de agua especializado, tenderían a proteger el sistema contra los cambios en precipitación año con año (Cannon, 1911; Nobel, 1988).

5.6 Controles en la evapotranspiración

El patrón estacional del coeficiente Priestly-Taylor (la evapotranspiración real sobre la evapotranspiración en equilibrio) indica los valores más bajos ocurridos durante el período de sequía (0.06 a 0.15), mientras que los valores más altos (0.54) ocurrieron entre septiembre y marzo, cuando la precipitación continuó (tabla II). Para los sitios de FLUXNET, alfa estuvo en el rango de 0.4 en ecosistemas mediterráneos, y tan alto como 0.8 en sistemas agrícolas (Wilson *et al.*, 2002a). Los pastizales generalmente variaron de 0.85, con adecuada humedad a 0.2, cuando las condiciones eran secas y las plantas estaban estresadas (Meyers, 2001; Wever *et al.*, 2002a).

Se ha reportado una variación de los valores de resistencia de la superficie de un valor bajo de 60 s m^{-1} para cosechas, a un valor alto de 244 s m^{-1} para pastizales, y de 320 s m^{-1} para ecosistemas mediterráneos (Wilson *et al.*, 2002a). Los ecosistemas mediterráneos tendieron a presentar valores en el rango de 200 s m^{-1} , cuando se tomaron los valores extremos, en tanto que si lo mismo se hiciera para pastizales, los valores de resistencia de la superficie (R_c) estarían alrededor de 150 s m^{-1} . Con valores de $78\text{-}315 \text{ s m}^{-1}$, dependiendo en la precipitación anual, la R_c de los desiertos estudiados aquí abarcan los valores de la R_c reportados por Wilson *et al.*, (2002a) durante la fase de crecimiento del sistema. Durante el período de sequía, la R_c puede variar entre 624 y 948 s m^{-1} , mayor que lo reportado para ecosistemas mediterráneos. La resistencia atmosférica (R_a) siempre se mantuvo cerca de una magnitud menor que la R_c con poco cambio estacional, que varía entre 13 y 16 s m^{-1} .

Estos valores son similares para los bosques caducifolios y de coníferas así como para ecosistemas mediterráneos. Los pastizales, la tundra y las cosechas tuvieron valores de R_a que variaron entre 28 y 60 s m^{-1} , que en algunos casos fueron equivalentes o fueron 50% de los valores de la R_c reportados (Wilson *et al.*, 2002a).

Durante el período de abril-agosto, los valores de Ω fueron bajos, lo cual indica un apretado acoplamiento entre la cobertura y la atmósfera; además, el flujo de calor latente fue reducido por limitaciones fisiológicas (tabla 2). De septiembre a marzo, el Ω varió como función de la cantidad de lluvia traída por los monzones. Sin embargo, cuando la humedad fue plena, el calor latente estuvo limitado por parámetros físicos tales como el VPD y la radiación neta. Las lluvias invernales típicas para la región (Maya-Delgado y Arriaga-Cabrera, 1996) no ocurrieron durante el período de nuestro estudio pero podrían claramente jugar un papel importante en extender la evapotranspiración (y por lo tanto la absorción de carbono; Mielnick *et al.*, 2005) hasta la primavera, período cuando la radiación neta estaría aumentando.

Conclusiones

El ecosistema de matorral del desierto que medimos resultó ser un pequeño sumidero, durante el período de dos años, que varió de $-39 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ en 2002, a $-52 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ en 2003. La precipitación en 2001 fue de 88% arriba de lo normal, 18% por debajo de lo normal en 2002, y 9% arriba de lo normal en 2003. En la región que medimos, el clima se caracteriza por precipitación monzónica en el verano (históricamente, 68% del total anual de julio a septiembre) y una actividad frontal (34% del total anual de octubre a febrero). La precipitación pluvial en julio tuvo poco efecto en el desarrollo de la cobertura, mientras que el tiempo y la cantidad de precipitación en agosto/septiembre sirvieron como disparador en el desarrollo foliar para establecer el grado de actividad de sumidero y para que la absorción máxima tuviera lugar en otoño o a inicios del invierno. Las estimaciones regionales del índice de vegetación de diferencia normalizada [NDVI por sus siglas en inglés] mostraron una buena correlación con las cantidades de lluvia en el verano y en el invierno.

Un número de estudios ha sugerido que las lluvias de invierno o los eventos de lluvia mayores favorecen la creación de matorral. Como el punto máximo secundario en el patrón bimodal de precipitación pluvial estuvo notablemente ausente durante nuestro estudio, se desconoce el efecto que las lluvias invernales pudieran tener en la extensión de la absorción hacia el período de la primavera, a pesar de que las lluvias más fuertes en septiembre tendieron a prolongar la absorción primaveral. El sistema tuvo una amplitud menor en valores de flujos de carbono diurnos y nocturnos comparada con otros ecosistemas dentro de y entre los años, lo cual sugiere que, debido a sus características de

matorral sarcocaula [plantas de tallos suculentos], puede protegerse contra las variaciones en precipitación pluvial año con año. Sin embargo, el WUE alto durante la temporada de lluvias indica el potencial para un incremento de la fotosíntesis en respuesta al cambio en el CO₂ ambiental. Esto podría potencialmente resultar en un incremento en especies de matorral específicas así como en la invasión de plantas anuales exóticas que disminuye la biodiversidad y cambia la estructura y función de la comunidad.

El índice de evapotranspiración anual de la comunidad de matorral sarcocaula del desierto estudiado fue de 229 mm a 269 mm y⁻¹ para 2002 y 2003, respectivamente o un promedio de 249 mm y⁻¹. Se concluyó que, debido a las raíces más profundas y a la naturaleza de matorral sarcocaula, las precipitaciones de años anteriores jugaron un papel importante en el índice de la evapotranspiración en el año posterior; por consiguiente, la precipitación promedio a tres años en el período 2001-2003 de 263 mm y⁻¹ se comparó bien con la ET promedio estimada y pudiera tender a disminuir la variación interanual en la ET. Durante los años en que la precipitación pluvial está excepcionalmente por debajo de lo normal (50-60 mm), la ET puede disminuir dramáticamente. La región se caracteriza por un patrón bimodal de precipitación con puntos máximos en la última parte del verano y en el invierno. Las lluvias del invierno estuvieron ausentes durante ambos años del estudio pero pudieran aumentar la absorción de carbono cuando ocurren.

El sitio de matorral sarcocaula en este estudio difiere en un número de formas de los sitios de los desiertos de Sonora y Chihuahua más al norte, donde la idea es que las lluvias invernales favorecen a los matorrales por encima de los pastos. Sorprendentemente, tal diferencia es que 79% de la precipitación anual tiene lugar en los meses de verano, de julio

a septiembre. Pudiese ser que el alto coeficiente de variación (68%) de la precipitación anual favorezca un tipo funcional de planta que es capaz de 1) almacenar agua, y 2) potencialmente alcanzar mayores profundidades de los pastos de suelo.

Literatura citada

- Asner, G. P., S. Archer, R. F. Hughes, R. J. Ansley y C. A. Wessman. 2003. Net changes in regional woody vegetation cover and carbon storage in Texas Drylands, 1937-1999. *Global Change Biology*, **9**, 316-335.
- Asner, G. P., C. A. Wessman y D. S. Schimel. 1998. Heterogeneity of savanna canopy structure and function from imaging spectrometry and inverse modeling. *Ecological Applications*, **8**, 1022-1036.
- Austin, A.T., L. Yahdjian, J.M. Stark, J. Belnap, A. Porporato, U. Norton, D.A. Ravetta y S.M. Schaeffer. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, **141**, 221-235.
- Bachelet, D., R. Neilson, J.M. Lenihan y R. J. Drapek. 2001. Climate change effects on vegetation distribution and carbon budget in the U.S. *Ecosystems*, **4**, 164-185.
- Baldocchi D., E. Falage, L. R. Olson, D. Hollinger, S. Running, P. Anthony, 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. Pilegaard, H.P. Schmid, R. Valentini, S. Verma, T. Vesala, K. Wilson y 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**, 2415-2434.
- Baldocchi D.D. 2003. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology*, **9**, 479-492.
- Baldocchi, D.D., B.B. Hicks y T.P. Meyers. 1988. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods. *Ecology*, **69**, 1331-1340.
- Balling, R.C.Jr., J.M. Klopatek, M.L. Hildebrandt, C.K. Moritz y C.J. Watts. 1998. Impacts of land degradation on historical temperature records from the Sonoran desert. *Climatic Change*, **40**, 669-681.
- Barford, C.C., S.C. Wofsy, M.L. Goulden, J.W. Munger, E.H. Pyle, S.P. Urbanski, L. Hutyrá, S.R. Saleska, D. Fitzjarrald y K. Moore. 2001. Factors controlling long- and short-term sequestration of atmospheric CO₂ in a mid-latitude forest. *Science*, **294**, 1688-1691.

- Brown, D. E. y C. H. Lowe. 1980. Map, Biotic Communities of the Southwest (scale 1:1,000,000). Rocky Mt. Forest and Range Expt. Station General Tech Report RM-78. USDA Forest Service.
- Buchmann, N. y E. D. Schulze. 1999. Net CO₂ and H₂O fluxes of terrestrial ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, **13**:751-760.
- Cannon, W.A. 1911. The root habits of desert plants. *Carnegie Institute of Washington Publication*, **131**, 1-96.
- Cox P.M., R.A. Betts y C.D. Jones. S.A. Spall, I.J. Totterdell. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, **408**, 184-190.
- Curtis, P.S., P.J. Hanson, P. Bolstad. C. Barford, J.C. Randolph, H.P. Schmid y K.B. Wilson. 2002. Biometric and eddy-covariance based estimates of annual carbon storage in five eastern North American deciduous forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, **113**, 3-19.
- Dickinson, R. E., A. Henderson-Sellers y P. J. Kennedy. 1993. *Biosphere Atmosphere Transfer Scheme (BATS) Version 1e as Coupled to the NCAR Community Climate Model*. NCAR Technical Note, NCAR, 72 pp.
- Dolman, A. J., J.H.C. Gash, J. Roberts y W.J. Shuttleworth. 1991. Stomatal and surface conductance of tropical rainforest. *Agricultural and forest Meteorology*, **54**, 303-318.
- Dugas, W.A., R.A. Hicks y R.P. Gibbens. 1996. Structure and function of C₃ and C₄ Chihuahuan desert plant communities. Energy balance components. *Journal of Arid Environments*, **34**, 63-79.
- Easterling, D. R., G.A. Meehl, C. Parmesan, S.A. Changnon, T.R. Karl y L.O. Mearns. 2000. Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. *Science*, **289**, 2068-2074.
- Ehleringer, J. R. 2001. Productivity of Deserts In: *Terrestrial Global Productivity* (eds Roy J, Saugier B, Mooney HA), pp. 345-362. Academic Press: New York, New York.
- Emanuel, W.R., H.H. Shugart y M.P. Stevenson. 1985. Climate change and the broad scale distributions of terrestrial ecosystem complexes. *Climatic Change*, **7**, 29-43.
- Emmerich, W. E. 2003. Carbon dioxide fluxes in a semiarid environment with high carbonate soils. *Agricultural and Forest Meteorology*, **116**, 91-102.

- Eswaran, H, P.F. Reich, J.M. Kimble, F.H. Beinroth, E. Padmanabhan y P. Moncharoen. 2000. Global carbon sinks. In: *Global Climate Change and Pedogenic Carbonates* (eds Lal R, Kimble JM, Eswaran H *et al.*), pp. 15-26, CRC Press: Boca Raton, FL.
- Evenari, M., I. Noy-Meir, D.W. y Goodall (eds). 1985. Hot Deserts and Shrublands, A. *Ecosystems of the World*, Vol. **12A**. Elsevier: Amsterdam.
- Falge, E., D.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. Ta 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 y S. Wofsy. 2001. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, **107**,43-69.
- Falge, E, J. Tenhunen, D. Baldocchi, M. Aubinet, P. Bakwin, P. Berbigier, C. Bernhofer, G. Burba, R. Clement, K.J. Davis, J.A. Elbers, A.H. Goldstein, A. Grelle, A. Granier, J. Guemundsson, D. Hollinger, A.S. Kowalski, G. Katul, B.E. Law, Y. Malhi, T. Meyers, R.K. Monson, J.W. Munger, W. Oechel, K.T. Paw U, K. Pilegaard, U. Rannik, C. Rebmann, A. Suyker, R. Valentini, K. Wilson y S. Wofsy. 2002. Phase and amplitude of ecosystem carbon release and uptake potentials as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, **113**, 75-96.
- Fan, S.M., M.L. Goulden, J.W. Munger, B. C. Daube, P. S. Bakwin, S. C. Wofsy, J. S. Amthor, D. R. Fitzjarrald, K. E. Moore y T. R. Moore. 1995. Environmental controls on the photosynthesis and respiration of a boreal lichen woodland: a growing season of whole-ecosystem exchange measurements by eddy correlation. *Oecologia*, **102**, 443-452.
- Fan, S. M, S.C. Wofsy, P.S. Bakwin, D.J. Jacob y D.R. Fitzjarrald. 1990. Atmosphere-biosphere exchange of CO₂ and O₃ in the central Amazon forest. *Journal of Geophysical Research*, **95**, 16851-16864.
- Fang, J., P. Shilong, T. Zhiyaot, C. Peng y W. Ji. 2001. Interannual variability in net primary production and precipitation. *Science*, **293**, 1722-1723.
- Frank, A. B. y W. A. Dugas. 2001. Carbon dioxide fluxes over a northern, semiarid, mixed-grass prairie. *Agricultural and Forest Meteorology*, **108**, 317-326.
- Gao, Q. y J.F. Reynolds. 2003. Historical shrub-grass transitions in the northern Chihuahuan Desert: modeling the effects of shifting rainfall seasonality and event size over a landscape gradient. *Global Change Biology*, **9**, 1475-1493.

- García de Miranda, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)* (2nd Edn). Instituto de Geografía, UNAM. 252 pp.
- Gibbens, R. y J. Lenz. 2001. Root systems of some Chihuahuan desert plants. *Journal of Arid Environments*, **49**, 221-263.
- Gifford, R. M. y S.M. Howden. 2001. Vegetation thickening in an ecological perspective: significance to national greenhouse gas inventories and mitigation policies. *Environmental Science and Policy*, **4**, 59-72.
- Gilmanov, T.G., D.A. Johnson y N.Z. Saliendra. 2003. Growing season CO₂ fluxes in a sagebrush-steppe ecosystem in Idaho: Bowen ration/energy balance measurements and modeling. *Basic Applied Ecology*, **4**, 167-183.
- Goulden, M.L., J.W. Munger, S.M. Fan, B. C. Daube y S. C. Wofsy. 1996. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: Methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biology*, **2**, 169-182.
- Grace, J., J. Lloyd, J. McIntyre, A. Miranda, P. Meir, H. Miranda, J. Moncrieff, J. Massheder, I. Wright y J. Gash. 1995. Fluxes of carbon dioxide and water vapor over an undisturbed tropical forest in south-west Amazonia. *Global Change Biology*, **1**, 1-12.
- Grünzweig, J.M., T.L. Lin, E. Rotenberg, A. Schwartz y D. Yakir. 2003. Carbon sequestration in arid-land forest. *Global Change Biology*, **9**, 791-799.
- Hastings, S.J., W.C. Oechel y A. Muhlia-Melo. 2005. Diurnal, seasonal and annual variation in the net ecosystem CO₂ exchange of a desert shrub community (Sarcocaulis) in Baja California, Sur. *Global Change Biology*, **11**, 927-939.
- Houghton, R.A., J.L. Hackler y K.T. Lawrence. 1999. The US carbon budget: contributions from land-use change. *Science*, **285**, 574-578.
- Huenneke, L. F., J.P. Anderson, M. Remmenga y H. Schlesinger. 2002. Desertification alters patterns of aboveground net primary production in Chihuahuan ecosystems. *Global Change Biology*, **8**, 247-264.
- Huxman, T.E., K. Snyder, D. Tissue, J. Leffler, K. Ogle, W.T. Pockman, D.R. Sandquist, D.L. Potts y S. Schwinning. 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semi-arid and arid ecosystems. *Oecologia*, **141**, 254-268.
- INEGI.1981a. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Carta de temperaturas medias anuales 1:1'000,000 La Paz, Baja California Sur, México. 2pp.

- INEGI.1981b. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Carta de precipitación total anual 1:1'000,000 La Paz, Baja California Sur, México. 2pp.
- Janssens, I.A., H. Lankreijer, G. Matteucci, A.S. Kowalski, N. Buchmann, D. Epron, K. Pilegaard, W. Kutsch, B. Longdoz, T. Grunwald, L. Montagnani, S. Dore, C. Rebmann, E.J. Moors, A. Grelle, O. Rannik, K. Morgenstern, S. Oltcheve, R. Clement, J. Gu. Mundsson, S. Minerbi, P. Berbigier, A. Ibrom, J. Moncrieff, M. Aubinet, C. Bernhofer, N.O. Jensen, T. Vesala, A. Granier, E.-D. Schulze, A. Lindroth, A.J. Dolman, P.G. Jarvis, R. Ceulemans y R. Valentini. 2001. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, **7**, 269-278.
- Jarvis, P. G. y K.G. McNaughton. 1986. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research*, **15**, 1-49.
- Kalvoa, J. y I. Nemesova. 1997. Projections of climate change for the Czech Republic. *Climatic Change*, **36**, 41-64.
- Kemp, P.R. 1983. Phenological patterns of Chihuahuan desert plants in relation to the timing of water availability. *Journal of Ecology*, **71**, 427-436.
- Knapp, A.K. y M.D. Smith. 2001. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, **291**, 481-2.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*, Springer-Verlag: New York, New York, pp. 506.
- Law, B.E., E. Falge, L. Gu, D. D. Baldocchi, P. Bakwin, P. Berbigier, K. Davis, A. J. Dolman, M. Falk, J. D. Fuentes, A. Goldstein, A. Granier, A. Grelle, D. Hollinger, I. A. Janssens, P. Jarvis, N. O. Jensen, G. Katul, Y. Mahli, G. Matteucci, T. Meyers, R. Monson, W. Munger, W. Oechel, R. Olson, K. Pilegaard, K. T. Paw, H. Thorgeirsson, R. Valentini, S. Verma, T. Vesala, K. Wilson, y S. Wofsy. 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural & Forest Meteorology*, **113**, 97-120.
- Laymon, C., D. Quattrochi, E. Malek, L. Hipps, J. Boettinger y G. McCurdy. 1997. Remotely-sensed regional-scale evapotranspiration of a semi-arid Great Basin desert and its relationship to geomorphology, soils, and vegetation. *Journal of Geomorphology*, **21**, 329-349.
- Le Houérou, H.N. 1984. Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *J. Arid Environ*, **7**, 213-247.

- Le Houérou, H.N., R.I. Bingham y W. Skerbek. 1988. Relationship between the variability of primary production and the variability of annual precipitation in world arid lands. *Journal of Arid Environments*, **15**, 1-18.
- Lenihan, J.M., R. Drapek, D. Bachelet y R.P. Neilson. 2003. Climate change effects on vegetation distribution, carbon, and fire in California. *Ecological Applications*, **13**, 1667-1681.
- Lenton, T.M. y C. Huntingford. 2003. Global terrestrial carbon storage and uncertainties in its temperature sensitivity examined with a simple model. *Global Change Biology*, **9**, 1333-1352.
- León de la Luz, J.L., J.J. Navarro Perez y A.B. Solís-Cármara. 2000. Vegetation of the lowlands of the Cape Region, Baja California Sur: a transitional xerophytic tropical plant community. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 35-39.
- Leuning, R. y J. Moncrieff. 1990. Eddy covariance CO₂ flux measurements using open- and closed-path CO₂ analyzers: corrections for analyzer water vapor sensitivity and damping fluctuations in air sampling tubes. *Boundary Layer Meteorology* **53**, 63-76.
- Loescher, H.W., S.F. Oberbauer, H.L. Gholz y B. Clark. 2003. Environmental controls on net ecosystem-level carbon exchange and productivity in a Central American tropical wet forest. *Global Change Biology*, **9**, 396-412.
- MacMahon, J.A. y F.H. Wagner. 1985. The Mojave, Sonoran and Chihuahuan Deserts of North America. pp. 105-202 in Evenari *et al.* op. cit.
- Malek, E., G.E. Bingham, D. Or y G.D. McCurdy. 1997. Annual mesoscale study of water balance in a Great Basin heterogeneous desert valley. *Journal of Hydrology*, **191**, 223-224.
- Malhi, Y, A. Nobre, J. Grace, B. Kruijt, Maria G.P. Pereira, A. Culf, y S. Scott 1998. Carbon dioxide transfer over a central Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research*, **103**, 31593-31612.
- Manabe, S., S. Stouffer. 1994 Multiple century response of a coupled ocean-atmosphere model to an increase of atmospheric carbon dioxide, *Journal of Climate*, **7**, 5-23.
- Maya-Delgado, Y. y L. B. Arriaga-Cabrera. 1996. Litterfall and phenological patterns of the dominant overstorey species of a desert scrub community in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments*, **34**, 23-35.

- Mayocchi, C.L. y K.L. Bristow. 1995. Soil surface heat flux: Some general questions and comments on measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 75, 43-50.
- McMillen, R. T. 1986. A BASIC program for eddy correlation in non-simple terrain. NOAA Technical Memorandum, ERL ARL-147, NOAA Environmental Research Laboratories, Silver Spring, MD, 32 pp.
- McMillen, R.T. 1988. An eddy correlation technique with extended applicability to non-simple terrain. *Boundary Layer Meteorology*, 43, 231-245.
- Meyers, T.P. 2001. A comparison of summertime water and CO₂ fluxes over rangeland for well watered and drought conditions. *Agricultural and Forest Meteorology* 106, 205-214.
- Mielnick, P., W.A. Dugas, K. Mitchell y K. Havstad. 2005. Long-term measurements of CO₂ and evapotranspiration in a Chihuahuan desert grassland. *Journal of Arid Environments*, 60, 423-436.
- Miranda, A.C., H.S. Miranda, J. Lloyd, J. Grace, R.J. Francey, P Riggan, y J Brass. 1997. Fluxes of carbon, water, and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant Cell and Environment*, 20, 315-328.
- Nilsen, E.T., M.R. Sharifi y P.W. Rundel. 1984. Comparative water relations of phreatophytes in the Sonoran desert of California. *Ecology*, 65, 767-778.
- Nobel, P.S. 1997. Water relations of flowering of *Agave deserti*. *Botanical Gazette*, 138, 1-6.
- Nobel, P.S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press: Cambridge, UK.
- Oechel, W.C., G.L. Vourlitis, S.J. Hastings, R.C. Zulueta, L. Hinzman y D. Kane. 2000. Long-term ecosystem CO₂ flux measurements in the Alaskan Arctic show acclimation to decadal climate warming. *Nature*, 406, 978-981.
- Pacala, S.W., G.C. Hurtt, R.A. Houghton, R.A. Birdsey, L. Heath, E.T. Sundquist, R.F. Stallard, D. Baker, P. Peylin, P. Ciais, P. Moorcroft, J. Caspersen, E. Shevliakova, B. Moore, G. Kohlmaier, E. Holland, M. Gloor, M.E. Harmon, S.-M. Fan, J.L. Sarmiento, C. Goodale, D. Schimel, y C.B. Field. 2001. Convergence of land- and atmosphere-based US carbon sink estimates. *Science*, 292, 2316-2320.
- Priestley, C.H.B. y R.J. Taylor. 1972. On the assessment of surface heat flux and evaporation using large-scale parameters. *Monthly Weather Review*, 100, 81-92.

- Prince, S. D., E.B. De Colstoun y L.L. Kravitz. 1998. Evidence from rain-use efficiencies does not indicate extensive Sahelian desertification. *Global Change Biology*, 4, 359-374.
- Rasmusson, E.M. 1987. Global climate change and variability: effects on drought and desertification in Africa, in: Glantz, M.H. (Eds.), *Drought and Hunger in Africa*. Cambridge University Press: London, UK.
- Reichstein, M., A. Rey, A. Freibauer, J. Tenhunen, R. Valentini, J. Santos-Banza, P. Casals-Tortras, Y. Cheng, J.M. Grünzweig, J. Irvine, R. Joffre, B.E. Law, D. Loustau, F. Miglietta, W. Oechel, J.Santos-Pereira, A. Peressotti, F. Ponti, Y. Qi, S. Rambal, M. Rayment, J. Romanya-Socoró, F. Rossi, V. Tedeschi, G. Tirone, M. Xu, y D. Yakir. 2003. Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. *Global Biogeochemical Cycles*, 17, 1-15.
- 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. *Oecología*, 141, 194-210.
- Robles-Gil, S. 1998. El clima en la ciudad de La Paz, Baja California Sur. Universidad Nacional Autónoma de México, Maestría en Geografía, 233 pp.
- Running, S.W., D.D. Baldocchi, D.P. Turner, S.T. Gower, P.S. Bakwin y K.A. Hibbard. 1999. A global terrestrial monitoring network integrating tower fluxes, flask sampling, ecosystem modeling and EOS satellite data. *Remote Sensing of Environment*, 70, 108-127.
- Ryan, M.G. 1991. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications* 1, 157-167.
- Salinas-Zavala, C.A., A.V. Douglas y H.F. Diza. 2002. Interannual variability of NDVI in northwest Mexico. Associated climatic mechanisms and ecological implications. *Remote Sensing of Environment*, 82, 417-430.
- Scanlon, T.M. y J.D. Albertson. 2004. Canopy scale measurements of CO₂ and water vapor exchange along a precipitation gradient in southern Africa. *Global Change Biology* 10, 329-341.
- Schlesinger, W., J. Reynolds, G. Cunningham, L.F. Huenneke, W.M. Jarrell, R.A. Virginia y W.G. Whitford. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247, 1043-1048.
- Schlesinger, W.H. 1985. The formation of caliche in soils of the Mojave Desert, California. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 49, 57-66.

- Schlesinger, W. H., 1991. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. Academic Press, Inc.: San Diego, CA. 443 pp.
- Schwinning, S., O.E. Sala y M.E. Loik *et al.* 2004. Thresholds, memory and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia*, **141**, 191-193.
- Scott, R.L., E.A. Edwards, W.J. Shuttleworth, T.E. Huxman, C. Watts, y D.C. Goodrich. 2004. Interannual and seasonal variations in fluxes of water and carbon dioxide from a riparian woodland ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, **122**, 65-84.
- Shreve, F. y I.L. Wiggins. 1964 *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press: Stanford, CA., 2 vols., 1740 pp.
- Sims, P.L. y J.A. Bradford. 2001. Carbon dioxide fluxes in a southern plains prairie. *Agricultural and Forest Meteorology*, **109**, 117-134.
- Smith, S.D., T.E. Huxman, S.F. Zizer, T.N. Charlet, D.C. Housman, J.S. Coleman, L.K. Fenstermaker, J.R. Seemann y R.S. Nowak. 2000. Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature*, **408**, 79-82.
- Smith, S.D. y J.A. Ludwig. 1976. Reproductive and vegetative growth patterns in *Yucca elata* Englem. (Lilaceae). *Southwestern Naturalist*, **21**, 145-149.
- Suyker, A.E. y S.B. Verma. 2001. Year-round observations of the net ecosystem exchange of carbon dioxide in a native tallgrass prairie. *Global Change Biology*, **7**, 279-289.
- Troyo-Diéquez, E, F. de Lachica-Bonilla, J.L. Fernández-Zayas. 1990. A simple aridity equation for agricultural purposes in marginal zones, *Journal of Arid Environments*, **19**, 353-362.
- Tucker, C.J., H.E. Dregne y W.W. Newcomb. 1991. Expansion and contraction of the Sahara Desert from 1980 to 1990. *Science*, **253**, 299-301.
- Unland, H.E., P.R. Houser, W.J. Shuttleworth, y Z.-L. Yang. 1996. Surface flux measurement and modeling at a semi-arid Sonoran desert site. *Agricultural and Forest Meteorology*, **82**, 119-153.
- Unland, H.E., A.M. Arain, C. Harlow, P.R. Houser, J. Garatuza-Payan, P. Scott, O.L. Sen y W.J. Shuttleworth. 1998. Evaporation from a riparian system in a semi-arid environment. *Hydrological Processes*, **12**, 527-542.

- Veenendaal, E.M., O. Kolle y J. Lloyd. 2004. Seasonal variation in energy fluxes and carbon dioxide exchange for a broad-leaved semi-arid savanna (Mopane woodland) in Southern Africa, *Global Change Biology*, **10**, 318-328.
- Verma, S.B. 1990. Micrometeorological methods for measuring surface fluxes of mass and energy. *Remote Sensing Reviews*, **5**, 99-115.
- Vitousek, P.M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* **75**, 1861-1876.
- Vourlitis, G. L., Y. Harazono, W.C. Oechel, M. Yoshimoto y M. Mano. 2000. Spatial and temporal variations in landscape-scale net CO₂ exchange, respiration, and gross primary production in arctic tundra ecosystems. *Functional Ecology*, **14**, 203-214.
- Vourlitis, G. L. y W. C. Oechel. 1997. Landscape-scale CO₂, H₂O vapor, and energy flux of moist-wet coastal tundra ecosystems over two growing-seasons. *Journal of Ecology*, **85**, 575-590.
- Vourlitis, G. L. y W. C. Oechel. 1999. Eddy covariance measurements of net CO₂ flux and energy balance of an Alaskan moist-tussock tundra ecosystem. *Ecology*, **80**, 686-701.
- Vourlitis, G.L., N. Priante-Filho, M.M.S. Hayashi, J.D. Nogueira, F.T. Caseiro y J.H. Campelo 2001. Seasonal variations in the net ecosystem CO₂ exchange of a mature Amazonian transitional tropical forest (cerradão). *Functional Ecology*, **15**, 388-395.
- Vourlitis, G.L., N. Priante-Filho, M.M.S. Hayashi, J. de Sousa-Nogueira, F.T. Caseiro, F. Raiter y J.H. Camelo. 2004. The role of seasonal variations in meteorology on the net CO₂ exchange of a Brazilian transitional tropical forest. *Ecological Applications*, **14**, S89-S113.
- Vourlitis, G.L., J. Verfaillie, W.C. Oechel, A. Hope, D. Stow, y R. Engstrom. 2003. Spatial variation in regional CO₂ exchange for the Kuparuk River Basin, Alaska over the summer growing season. *Global Change Biology*, **9**, 930-941.
- Webb, E. K., G.I. Pearman y R. Leuning. 1980. Corrections of flux measurements for density effects due to heat and water vapor transfer. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **106**, 85-100.
- Weltzin, J.F., M.E. Loik, S. Schwinning, D.G. Williams, P. Fay, B. Haddad, J. Harte, T.E. Huxman, A.K. Knapp, G. Lin, W.T. Pockman, M.R. Shaw, E. Small, M.D. Smith, S.D. Smith, D.T. Tissue y J.C. Zak. 2003. Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *Bioscience*, **53**, 941-952.

- Wever, L.A., L.B. Flanagan y P.J. Carlson. 2002. Seasonal and interannual variation in evapotranspiration, energy balance and surface conductance in a northern temperate grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, **112**, 31-49.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. MacMillan Publishing Company: New York, NY. 395 pp.
- Wilson, K.B., D.D. Baldocchi, M. Aubinet, P. Berbigier, C. Bernhofer, H. Dolman, E. Falge, C. Field, A. Goldstein, A. Granier, A. Grelle, T. Halldor, D. Hollinger, G. Katul, B.E. Law, A. Lindroth, T. Meyers, J. Moncrieff, R. Monson, W. Oechel, J. Tenhunen, R. Valentini, S. Verma, T. Vesala, y S. Wofsy. 2002a. Energy partitioning between latent and sensible heat flux during the warm season at FLUXNET sites. *Water Research*, **38**, 1294.
- Wilson, K.B., A. Goldstein, E. Falge, M. Aubinet, D. Baldocchi, P. Berbigier, C. Bernhofer, R. Ceulemans, H. Dolman, C. Field, A. Grelle, A. Ibrom, B.E. Law, A. Kowalski, T. Meyers, J. Moncrieff, R. Monson, W. Oechel, J. Tenhunen, R. Valentini, y S. Verma. 2002b. Energy balance closure at FLUXNET sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, **113**, 223-243.
- Wright, I.R., J.H.C. Gash, H.R. da Rocha, W.J. Shuttleworth, C.A. Nobre, G.T.M. Maitelli, C.A.G.P. Zamparoni y P.R.A. Carvalho. 1992. Dry season micrometeorology of central Amazonian ranchland. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **118**, 1083-1099.
- Xu, L. y D.D. Baldocchi. 2004. Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology*, **123**, 79-96.
- Zamolodchikov, D.G., D.V. Karelin, A.I. Ivaschenko, W.C. Oechel y S.J. Hastings. 2003. CO₂ flux measurements in Russian Far East tundra using eddy covariance and closed chamber techniques. *Tellus*, **55B**, 879-892.