

EVALUACIÓN DE MODELOS PARA ESTIMAR DATOS FALTANTES DE INTERCAMBIO NETO DE CO₂ SOBRE ECOSISTEMAS VEGETALES

JORGE OBET VELASCO TORRES

TESIS

**Presentada como requisito parcial
para obtener el grado de:**

**MAESTRO EN CIENCIAS
EN INGENIERÍA DE SISTEMAS DE PRODUCCIÓN**

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA
ANTONIO NARRO**



Buenavista, Saltillo, Coahuila, México

Junio 2013

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO

EVALUACIÓN DE MODELOS PARA ESTIMAR DATOS FALTANTES DE
INTERCAMBIO NETO DE CO₂ SOBRE ECOSISTEMAS VEGETALES

TESIS

POR

JORGE OBET VELASCO TORRES

Elaborada bajo la supervisión del comité particular de asesoría y aprobada
como requisito parcial, para optar al grado de

MAESTRO EN CIENCIAS
EN INGENIERÍA DE SISTEMAS DE PRODUCCIÓN

COMITÉ PARTICULAR

Asesor principal:

Dr. Alejandro Zermeño González

Asesor:

Dr. Juan P. Munguía López

Asesor:

Dr. Martín Cadena Zapata

Asesor:

Dr. Adalberto Benavides Mendoza

Universidad Autónoma Agraria
"ANTONIO NARRO"

Dr. Fernando Ruíz Zárate
Subdirector de Posgrado



Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. Junio 2013. SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO

AGRADECIMIENTOS

- Mis agradecimientos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca económica que me permitió cursar la maestría durante estos dos años.
- A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (mi Alma Mater) y al programa de posgrado en Ingeniería de Sistemas de Producción por permitirme seguir preparándome profesionalmente, Gracias.
- Mi entero agradecimiento y admiración a mi asesor principal, el Dr. Alejandro Zermeño González, por su amistad, su entrega y compromiso en las diferentes actividades de mi investigación. Sin su asesoramiento, apoyo y ánimo no hubiera sido posible concluir con mi trabajo de maestría en el momento oportuno. Me gustaría expresar también mi gratitud a los otros miembros de mi comité particular de asesoría, al Dr. Juan P. Munguía López, por su amistad, al Dr. Martín Cadena Zapata y al Dr. Adalberto Benavides Mendoza por el apoyo y por la revisión de mi trabajo escrito.
- Agradezco también a mis amigos del programa de posgrado ISP que han sido parte de este camino, acompañando los momentos difíciles y compartiendo los momentos de alegría. A Toni, Sasirot, Reynolds, Martel, Claudia, Froy, Luis, Edrodes, Lety, Gaby, Rafa, por ser compañeros en el día a día durante estos dos años por este camino.

DEDICATORIA

A mis padres, por ser el pilar fundamental desde mi infancia.

A mis hermanos, Normi, Jordán, Elio y Viko, por su apoyo y entusiasmo en todo momento.

A Adriana, mi amada esposa, con quien he compartido las alegrías y éxitos, pero que también ha sido un apoyo en los momentos difíciles de este recorrido, a ella una dedicatoria especial.

A Alexia por su amor y compañía incondicional, por ser la fortaleza y uno de los motores que me impulsa cada día. ¡Te amo princesa!

A mi madre y mi abue “Lola”, quienes desde el cielo me echan porras, por su ejemplo de amor y entrega.

A mis demás seres queridos.

COMPENDIO

EVALUACIÓN DE MODELOS PARA ESTIMAR DATOS FALTANTES DE INTERCAMBIO NETO DE CO₂ SOBRE ECOSISTEMAS VEGETALES

POR

JORGE OBET VELASCO TORRES

MAESTRÍA EN CIENCIAS

EN

INGENIERÍA DE SISTEMAS DE PRODUCCIÓN

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. Junio 2013.

Dr. Alejandro Zermeño González

Asesor

Palabras clave: Intercambio neto de CO₂, covarianza eddy, modelos para estimar datos faltantes, radiación fotosintéticamente activa, temperatura del suelo.

La cuantificación del intercambio neto de bióxido de carbono (NEE) usando el método de la covarianza eddy ha sido una herramienta fundamental para evaluar la contribución de los ecosistemas vegetales en el balance global del carbono en el planeta. Sin embargo, los datos perdidos o rechazados de NEE debido a errores sistemáticos constituyen entre el 25 y el 50% del total de las mediciones, por lo que es necesario contar con un método eficaz y robusto para estimar estos datos faltantes en las series de tiempo y mejorar la cuantificación

del NEE del ecosistema. El objetivo de esta investigación fue evaluar diferentes modelos, lineales y no lineales, para estimar datos faltantes de NEE en las mediciones con el método de la covarianza eddy sobre diferentes ecosistemas vegetales.

La evaluación se basó en la selección de conjuntos de datos medidos sobre dos ecosistemas vegetales de México. Uno sobre un cultivo de caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.), en Xicoténcatl, Tamaulipas, de octubre a noviembre del 2008 y el otro sobre una huerta de nogal pecanero (*Carya Illinoensis* K.), en Zaragoza, Coahuila, de abril a junio del mismo año. El conjunto de datos de NEE disponible, en ambos ecosistemas, fue dividido en dos grupos: flujos diurnos (valores negativos de NEE) y flujos nocturnos (valores positivos de NEE). Se evaluaron cuatro modelos para condiciones diurnas (logarítmico, polinomial de segundo orden, hiperbólico-rectangular e hiperbólico), estableciendo una relación entre NEE vs PAR. Para condiciones nocturnas se evaluaron tres modelos (función de Eyring, de Lloyd-Taylor y de van't Hoff), mediante la relación NEE vs T_s . La validación del funcionamiento de los modelos se realizó, comparando los valores observados con los estimados, mediante análisis estadísticos que incluyeron el coeficiente de determinación (R^2), la raíz del cuadrado medio del error (RMSE), el error absoluto medio (MAE) y la prueba de Wilcoxon para muestras pareadas ($\alpha \leq 0.05$).

Con base a los resultados de esta evaluación, los mejores modelos para estimar datos faltantes de NEE en ecosistemas vegetales fueron el modelo hiperbólico para condiciones diurnas y el modelo de la función de van't Hoff

para condiciones nocturnas ya que ambos modelos mostraron buena precisión, facilidad en la implementación, robustez, estabilidad y sensibilidad.

ABSTRACT

MODELS EVALUATION TO ESTIMATE MISSING DATA OF NET ECOSYSTEM EXCHANGE OF CO₂ ABOVE CROP CANOPIES

BY

JORGE OBET VELASCO TORRES

MASTER OF SCIENCES

IN

AGRICULTURAL SYSTEMS ENGINEERING

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

Buenavista, Saltillo, Coahuila, Mexico. June 2013.

Alejandro Zermeño González, PhD.

Major professor

Key words: Net ecosystem CO₂ exchange, eddy covariance, gap-filling models, PAR, soil temperature

The eddy covariance method to obtain the CO₂ net ecosystem exchange over vegetated surfaces has been a significant tool to evaluate the contribution of plant ecosystems in the carbon global budget. However, data missed or rejected of NEE due to systematic errors represent 25 to 50% of the data measured; therefore, it is important to have an efficient and robust method to estimate missing data of time series of NEE, for a better evaluation of carbon sequestration of plant ecosystems. The objective of this research was to

evaluate different models to estimate NEE missing data over diverse plant ecosystems, when the eddy covariance method is used for the measurements of CO₂ fluxes.

The evaluation was performed in time-series data of NEE obtained with the eddy covariance method over a sugar cane crop (*Saccharum officinarum* L.), in Xicoténcatl, Tamaulipas, during October and November of 2008, and another over a pecan nut orchard (*Carya Illinoensis* K.), in Zaragoza, Coahuila from April to June of the same year. The total data available in each plant ecosystem was divided into two segments. The first segment (negative values of NEE) was used to evaluate the performance of four models for daytime conditions (logarithmic, a second order polynomial, rectangular hyperbola and hyperbolic). For daytime conditions, the relation between NEE and PAR was evaluated, while for nighttime conditions (positive values of NEE), the relation between NEE and soil temperature was assessed. To evaluate the performance of the models, a comparison of observed and estimated values was made, using statistical analysis such as the coefficient of determination (R^2), the root mean square error (RMSE), the mean absolute error (MAE) and the Wilcoxon test for paired samples ($\alpha \leq 0.05$).

On base of the results of this evaluation, the best models to estimate NEE missing data over plant ecosystems were the hyperbolic model for daytime conditions and the van't Hoff model during nighttime, since both models showed good precision, easy implementation, robustness, stability and sensibility.

INDICE DE CONTENIDO

INDICE DE CUADROS	xiii
INDICE DE FIGURAS	xiv
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
MÉTODO DE LA COVARIANZA EDDY	4
INTERCAMBIO NETO DE BIÓXIDO DE CARBONO DEL ECOSISTEMA (NEE).....	7
DATOS FALTANTES EN LAS MEDICIONES DE NEE	9
MÉTODOS PARA ESTIMAR DATOS FALTANTES DE NEE.....	11
PRINCIPIOS BÁSICOS DE LOS MÉTODOS PARA ESTIMAR DATOS FALTANTES DE NEE.....	13
REGRESIÓN NO LINEAL	13
REDES NEURONALES ARTIFICIALES	14
DISTRIBUCIÓN MARGINAL.....	15
MODELO SEMIPARAMÉTRICO	16
FILTRO DE KALMAN.....	17
MÉTODO DE IMPUTACIÓN MÚLTIPLE.....	17
VARIACIÓN PROMEDIO DIARIA	18
CONSULTA EN TABLAS	19
MODELO BETHY (BIOSPHERE ENERGY-TRANSFER AND HYDROLOGY)	20
COMPARACIÓN DE MÉTODOS PARA ESTIMAR DATOS FALTANTES DE NEE	21
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	24
DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO	24
SITIO 1. CULTIVO DE CAÑA DE AZÚCAR.....	24
SITIO 2. HUERTA DE NOGAL PECANERO.....	25

MEDICIONES DE LOS FLUJOS CON EL MÉTODO DE LA COVARIANZA EDDY.....	26
MODELOS EVALUADOS PARA ESTIMAR DATOS FALTANTES DE NEE .	30
MODELOS PARA CONDICIONES DIURNAS	31
MODELOS PARA CONDICIONES NOCTURNAS.....	33
CONJUNTO DE DATOS	35
ANÁLISIS DE REGRESIÓN.....	36
VALIDACIÓN DE LOS MODELOS.....	38
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	40
RELACIÓN ENTRE LA RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA ABSORBIDA POR EL DOSEL DEL CULTIVO Y EL INTERCAMBIO NETO DE CO ₂	40
RELACIÓN ENTRE LA TEMPERATURA DEL SUELO Y EL INTERCAMBIO NETO DE CO ₂	42
ECUACIONES DE AJUSTE PARA ESTIMAR EL INTERCAMBIO NETO DE CO ₂ EN FUNCIÓN DE LA RADIACIÓN FOTOSINTÉTICAMENTE ACTIVA ABSORBIDA POR EL DOSEL DEL CULTIVO BAJO CONDICIONES DIURNAS	44
CULTIVO DE CAÑA DE AZÚCAR	44
HUERTA DE NOGAL PECANERO	48
ECUACIONES DE AJUSTE PARA ESTIMAR EL INTERCAMBIO NETO DE CO ₂ DEL ECOSISTEMA VEGETAL EN FUNCIÓN DE LA TEMPERATURA DEL SUELO BAJO CONDICIONES NOCTURNAS	51
CULTIVO DE CAÑA DE AZÚCAR	51
HUERTA DE NOGAL PECANERO	56
VALIDACIÓN DE LOS MODELOS PARA ESTIMAR DATOS FALTANTES DE INTERCAMBIO NETO DE CO ₂ DE LAS SUPERFICIES VEGETALES	61
VALIDACIÓN DE LOS MODELOS PARA CONDICIONES DIURNAS.....	61
VALIDACIÓN DE LOS MODELOS PARA CONDICIONES NOCTURNAS	67
COMPARACIÓN DE LOS VALORES DE NEE OBSERVADOS Y LOS ESTIMADOS CON LOS MODELOS DE REGRESIÓN SELECCIONADOS .	71
CONDICIONES DIURNAS.....	71
CONDICIONES NOCTURNAS	73

V. CONCLUSIONES.....	77
VI. LITERATURA CITADA.....	78

INDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Métodos para estimar datos faltantes de NEE (Moffat <i>et al.</i> , 2007).	11
Cuadro 4.1. Parámetros de regresión generados para cada uno de los modelos evaluados en cada superficie vegetal en condiciones diurnas durante el año 2008.....	45
Cuadro 4.2. Parámetros de regresión generados con los modelos evaluados para cada sitio en condiciones nocturnas durante el 2008.	53
Cuadro 4.3. Coeficiente de determinación (R^2), raíz del error cuadrático medio (RMSE) y error medio absoluto (MAE) entre los valores observados y los estimados por cuatro modelos para condiciones diurnas en dos sitios durante el 2008.....	62
Cuadro 4.4. Coeficiente de determinación (R^2), raíz del error cuadrático medio (RMSE) y error medio absoluto (MAE) entre los valores observados y los estimados por tres modelos para condiciones nocturnas en dos sitios durante el 2008.....	67

INDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. Representación esquemática de los flujos de materia y energía entre un ecosistema vegetal y su atmósfera circundante durante un día típico.....	6
Figura 3.1. Mediciones sobre un cultivo de caña de azúcar en Xicoténcatl, Tamaulipas, México.....	24
Figura 3.2. Mediciones sobre una huerta de nogal pecanero en Zaragoza, Coahuila, México.....	25
Figura 3.3. Sistemas de covarianza eddy sobre un cultivo de caña de azúcar en Xicoténcatl, Tamaulipas (a) y sobre una huerta de nogal pecanero en Zaragoza, Coahuila (b).....	26
Figura 4.1. Relación entre la radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel del cultivo (PAR) y el intercambio neto de CO ₂ (NEE) durante el 2008 en dos localidades y cultivos de México. (a) Xicoténcatl, Tamaulipas (caña de azúcar), (b) Zaragoza, Coahuila (nogal pecanero).	39
Figura 4.2. Relación entre la temperatura del suelo (Ts) y el intercambio neto de CO ₂ (NEE) durante el 2008 en dos localidades y cultivos de México. (a) Xicoténcatl, Tamaulipas (caña de azúcar), (b) Zaragoza, Coahuila (nogal pecanero).	41
Figura 4.3. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs PAR entre el 7 y el 23 de octubre de 2008 en un cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas, México). a) Logarítmico, b) Polinomial de segundo orden, c) Hiperbólico-rectangular, d) Hiperbólico.....	43
Figura 4.4. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs PAR entre el 23 de octubre y el 18 de noviembre de 2008 en un cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas, México). a) Logarítmico, b) Polinomial de segundo orden, c) Hiperbólico-rectangular, d) Hiperbólico.....	44

Figura 4.5. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs PAR del 21 de abril al 23 de mayo de 2008 en una huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila, México). a) Logarítmico, b) Polinomial de segundo orden, c) Hiperbólico-rectangular, d) Hiperbólico.....	47
Figura 4.6. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs PAR del 24 de mayo al 5 de junio de 2008 en una huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila, México). a) Logarítmico, b) Polinomial de segundo orden, c) Hiperbólico-rectangular, d) Hiperbólico.....	48
Figura 4.7. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs Ts del 7 de octubre al 18 de noviembre de 2008 en cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas, México). a) Función de Eyring, b) Función de Lloyd-Taylor, c) Función de van't Hoff.	52
Figura 4.8. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs Ts del 21 de abril al 23 de mayo de 2008 en una huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila, México). a) Función de Eyring, b) Función de Lloyd-Taylor, c) Función de van't Hoff.	57
Figura 4.9. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs Ts del 24 de mayo al 5 de junio de 2008 en una huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila, México). a) Función de Eyring, b) Función de Lloyd-Taylor, c) Función de van't Hoff.	58
Figura 4.10. Análisis de extremos sobre el funcionamiento de los modelos para condiciones diurnas evaluados en diferentes ecosistemas vegetales de México. a) Cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas), b) Huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila).	64
Figura 4.11. Análisis de extremos sobre el funcionamiento de los modelos para condiciones nocturnas evaluados en diferentes ecosistemas vegetales de México. a) Cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas), b) Huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila).	68

Figura 4.12. Valores diurnos de NEE observados y estimados con el modelo hiperbólico sobre diferentes ecosistemas vegetales de México durante 2008. a) Cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas), b) Huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila). 71

Figura 4.13. Valores nocturnos de NEE observados y estimados con el modelo van't Hoff sobre diferentes ecosistemas vegetales de México durante 2008. a) Cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas), b) Huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila).74

I. INTRODUCCIÓN

El consenso entre investigadores de todo el mundo es que el aumento en la concentración del CO₂ atmosférico está incrementando la temperatura global del planeta. Esto puede ocasionar fuertes impactos negativos, al ocurrir rápidamente (Baker y Griffis, 2005). Una de las maneras de mitigar el incremento de la concentración de bióxido de carbono es removerlo de la atmósfera aumentando la absorción del carbono (secuestro de CO₂) mediante los ecosistemas vegetales (Caldeira *et al.*, 2004). En este contexto, el método de la covarianza eddy es en una herramienta fundamental para cuantificar el intercambio neto de CO₂ (NEE, por sus siglas en inglés) entre el sistema suelo-vegetal y su atmósfera circundante.

El NEE se define como el flujo neto por fotosíntesis y respiración del ecosistema vegetal, sin considerar el CO₂ almacenado o liberado en la capa de aire bajo las mediciones del flujo (Martens *et al.*, 2004). Un conocimiento profundo y detallado de los flujos de masa y energía entre las superficies vegetales y la atmósfera puede contribuir a una mejor descripción del comportamiento de los ecosistemas de diferentes especies vegetales, así como el papel que éstos juegan en el balance global de carbono y su relación con los cambios en las condiciones del clima (González *et al.*, 2004; Zermeño-González *et al.*, 2012).

La cuantificación del NEE mediante el método de la covarianza eddy requiere de mediciones continuas del flujo de CO₂. Sin embargo, generalmente, esta condición no se cumple debido a que durante el tiempo de las mediciones, surgen problemas de alimentación de energía a los sistemas de medición, fallas en la calibración de los sensores, errores humanos, condiciones meteorológicas adversas y mala calidad de los datos. Esto resulta en series de tiempo incompletas, generando ventanas o lapsos de datos faltantes (Desai *et al.*, 2008; Law *et al.*, 2002; Serrano-Ortiz *et al.*, 2006). De tal forma que la generación de las series de tiempo de NEE, requiere de una evaluación cuidadosa de los datos colectados así como de los criterios para rechazar datos inválidos y de las técnicas o métodos para estimar dichos datos perdidos o rechazados (Ruppert *et al.*, 2006).

Diversos métodos han sido desarrollados y aplicados para estimar datos faltantes de NEE. Sin embargo, siguen siendo objeto de debate dentro de la comunidad de investigadores (Hui *et al.*, 2004; Gu *et al.*, 2005). Dichos métodos se basan en la disponibilidad de datos meteorológicos que permiten la reconstrucción de los datos faltantes de NEE. Para conseguir un mejor ajuste los métodos dividen al NEE en dos componentes: el flujo neto de CO₂ que se fija por la actividad fotosintética, durante el día, y el que se libera mediante la respiración hacia la atmósfera, durante la noche (Moffat *et al.*, 2007; Serrano-Ortiz *et al.*, 2006).

Generalmente las mediciones de NEE realizadas con el método de la covarianza eddy se reportan cada 30 min con el objetivo de obtener datos

durante 24 h los 365 días del año. Sin embargo, la cobertura de los datos no supera el 65% por año (Falge *et al.*, 2001), por lo que es necesario rellenar estas ventanas de datos faltantes para hacer una mejor estimación del intercambio neto de CO₂ entre la superficie vegetal y la atmósfera en largos y continuos periodos de tiempo. Por lo que, el objetivo de este estudio fue evaluar diferentes modelos, lineales y no lineales, para estimar datos faltantes de NEE en las mediciones con el método de la covarianza eddy sobre diferentes ecosistemas vegetales.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

Método de la Covarianza Eddy

En la atmósfera se producen movimientos turbulentos de masas de aire que se mueven verticalmente (ascendente y descendente) transportando gases como bióxido de carbono (CO_2) o vapor de agua (H_2O). Así el método de la covarianza eddy consiste en muestrear estos movimientos turbulentos para estimar el intercambio neto de materia (vapor de agua, bióxido de carbono) y energía (calor) entre el ecosistema vegetal y su atmósfera vecina (Baldocchi, 2003). La medición de los flujos de CO_2 permite la determinación de la cantidad de carbono que es asimilado mediante la fotosíntesis o liberado a través de la respiración. Por su parte, las mediciones de flujo de vapor de agua permiten estimar la evapotranspiración del ecosistema, es decir la transpiración del dosel y la evaporación de agua procedente del suelo.

El método de la covarianza eddy es un método micrometeorológico que tiene sus bases en la determinación de la correlación entre las fluctuaciones de la concentración de un escalar (H_2O , CO_2 , calor) y las fluctuaciones de la velocidad vertical del viento (Balbontín-Nesvara *et al.*, 2011). Por ejemplo, el flujo turbulento vertical de CO_2 (FCO_2), matemáticamente, se define como la covarianza de la velocidad vertical del viento (w) y la concentración de CO_2 (C)

multiplicada por la densidad del aire (ρ_a) [$FCO_2 = (\overline{w'^*c'})^* \rho_a$] (Baldocchi, 2003; Serrano-Ortiz *et al.*, 2006).

En condiciones ideales (Figura 2.1), durante las horas sol, las plantas actúan como sumidero de CO_2 ya que necesitan absorber éste gas para realizar su fotosíntesis. Esta absorción es la causante de que típicamente se midan flujos de CO_2 negativos durante el día, es decir, el CO_2 en la atmósfera vecina se dirige hacia el ecosistema (flechas verdes). A su vez, si hay disponibilidad de agua en el medio, la radiación solar principalmente la calienta hasta su evaporación. Este flujo de vapor de agua es también medido con el método de la covarianza eddy y a diferencia del flujo de CO_2 , el de vapor de agua es positivo durante el día (flechas azules), en otras palabras el ecosistema pierde agua por evapotranspiración. De esta manera se genera un aumento de vapor de agua y una disminución en la concentración de bióxido de carbono cerca de la superficie vegetal por efecto de la actividad del ecosistema, mientras que en la atmosfera alta dicha modificación de concentraciones no se produce, estableciéndose así gradientes verticales. Como consecuencia de la turbulencia, existe un movimiento de remolinos ascendiendo y descendiendo a una velocidad determinada que transportan H_2O y CO_2 (Serrano-Ortiz *et al.*, 2006). Los remolinos alcanzan a la torre donde se encuentran montados sensores micrometeorológicos que se encargan de medir los flujos a una frecuencia lo suficientemente alta (10-15 Hz) para poder cuantificar todos los remolinos (flechas negras) capaces de efectuar el transporte de H_2O , CO_2 y

calor (flechas rojas) (Baldocchi, 2003). Estas mediciones se almacenan en un sistema de adquisición de datos para su análisis posterior.

La caracterización de los flujos medidos con el método de la covarianza eddy son importantes en múltiples investigaciones tales como determinar el balance de energía de un ecosistema (Barr *et al.*, 2006; Mauder *et al.*, 2007); conocer la evapotranspiración de los ecosistemas (Sun *et al.*, 2008; Zermeño-González *et al.*, 2010) y Estimación del intercambio neto de CO₂ (NEE) de un ecosistema para caracterizarlo como fuente o sumidero de CO₂ y en qué cuantía (Serrano-Ortiz *et al.*, 2010; Zermeño-González *et al.*, 2012).

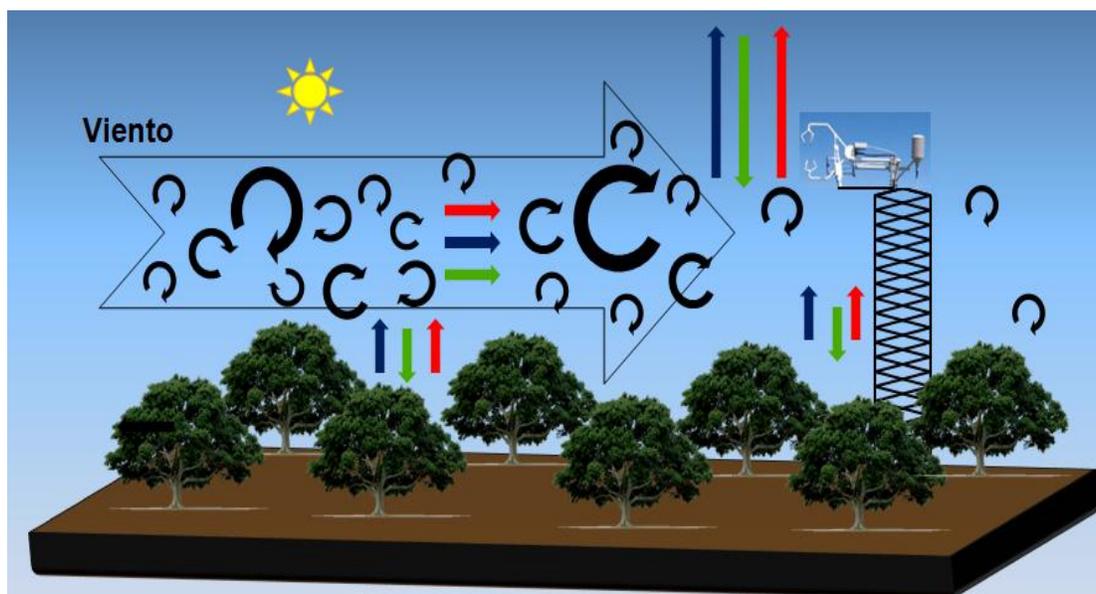


Figura 2.1. Representación esquemática de los flujos de materia y energía entre un ecosistema vegetal y su atmósfera circundante durante un día típico.

Intercambio Neto de Bióxido de Carbono del Ecosistema (NEE)

Analizar la dinámica de los procesos que intervienen en el intercambio neto de bióxido de carbono (NEE) contribuyen a entender mejor el comportamiento de los ecosistemas de diferentes especies y el papel que, éstos, juegan en el balance global de carbono en el contexto del cambio climático y su relación con los cambios en las condiciones del clima (González *et al.*, 2004; Zermeño-González *et al.*, 2012).

El NEE es gobernado por dos procesos, la producción primaria bruta (GPP) mediante la fotosíntesis y la suma de los componentes de la respiración autótrofa y heterótrofa conocida como la respiración del ecosistema (Re) (Desai *et al.*, 2008; Law *et al.*, 2002). Por su parte, Martens *et al.*, (2004) definen al NEE como el flujo neto por fotosíntesis y respiración de CO₂ entre la superficie vegetal y la atmósfera, sin considerar el CO₂ almacenado o liberado en la capa de aire bajo las mediciones de CO₂.

Mientras que la fotosíntesis caracteriza al ecosistema como un sumidero, la respiración lo caracteriza como una fuente de CO₂. Dichos procesos son sensibles a múltiples variables ambientales, tales como la temperatura, la humedad del suelo disponible y los cambios en la radiación global (Aurela *et al.*, 2009; Law *et al.*, 2002; Sánchez *et al.*, 2007).

Diversos estudios se han realizado para cuantificar el NEE utilizando el método de la covarianza eddy sobre diferentes ecosistemas: Por ejemplo, Dolman *et al.* (2004) midieron el intercambio neto de CO₂ sobre un bosque de

alerce (*Larix cajanderii*) en el lejano oriente de Siberia y estimaron un secuestro anual de 160 g C m^{-2} ; Li *et al.* (2005) en una estepa típica de Mongolia cuya especie predominante eran plantas C3, obtuvieron valores de $41 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$; Aurela *et al.* (2009) lo establecieron sobre un pantano al norte de Finlandia y cuantificaron un secuestro promedio de $31.9 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ durante tres años (2006-2008); Zermeño-González *et al.* (2012) en un cultivo de caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.), en el noreste de México, obtuvieron un secuestro $4.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, mientras que Liu *et al.* (2012) instalaron un sistema eddy en la parte noroeste de la ciudad de Beijing, China para cuantificar los intercambios entre la superficie urbana y la atmósfera, estimando una emisión promedio de $4900 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ sobre un periodo de 4 años (2006-2009).

Los campos de cultivo (anuales y frutales) representan aproximadamente el 12% de la superficie terrestre (Wood *et al.*, 2000), los cuales no se diferencian mucho de un bosque debido a que parte del CO_2 que fija la planta queda almacenado en el suelo gracias a sus raíces, mientras que el CO_2 necesario para el carbono contenido en la cosecha se comporta como un sumidero temporal, el cual tiene un importante papel en las políticas de mitigación del cambio climático, ya que la fijación por la planta y la consecuente remoción de CO_2 de la atmósfera se renueva año con año (Victoria *et al.*, 2010) además de que los ecosistemas agrícolas pueden tener igual o mayor intercambio neto que los ecosistemas naturales (Barford *et al.*, 2003; Hollinger *et al.*, 2004).

Datos Faltantes en las Mediciones de NEE

El método de la covarianza eddy es una de las herramientas principales que proporciona las mediciones de flujos de CO₂, H₂O y energía entre la biósfera y la atmósfera a escalas de ecosistemas (Papale *et al.*, 2006). Sin embargo, los datos perdidos o rechazados es un problema muy difícil de controlar debido a que en condiciones reales siempre ocurren problemas, tales como, fallas de los equipos (ruptura sistema/sensor), mala alimentación de energía a los equipos, mantenimiento y calibración, la calidad de los datos no se encuentra dentro del rango esperado o condiciones meteorológicas adversas, por ejemplo, lluvias y dirección del viento no óptimas (Hui *et al.*, 2004). El resultado es que a lo largo de los registros de los flujos se puede tener una gran cantidad de datos faltantes que constituyen entre una cuarta parte hasta la mitad del total de los datos (Ooba *et al.*, 2006) y si el objetivo de la investigación requiere de un registro completo, como los estudios de evapotranspiración o secuestro de carbono a escala mensual o anual, las ventanas de datos faltantes deben ser estimadas (Gove y Hollinger, 2006).

En este contexto, muchos estudios para cuantificar el NEE demuestran que por diversas razones un determinado porcentaje de datos se pierden o tienen que ser rechazados. Por ejemplo, Wilson y Baldocchi (2001) rechazaron el 22% del total de las mediciones realizadas sobre un bosque caducifolio en Oak Ridge, Tennessee al sureste de los Estados Unidos donde las especies dominantes fueron roble (*Quercus robur* L.), maple (*Acer saccharum* M.) y tulípero (*Liriodendron tulipifera* L.). Similarmente, en mediciones realizadas

sobre un bosque de pino (*Pinus taeda* L.) cerca de Durham, Carolina del Norte, USA, se tuvo que descartar el 35% de los datos observados (Katul *et al.*, 2001). Monson *et al.* (2002), reportaron la necesidad de rechazar casi un 20% de las mediciones de NEE realizadas sobre un bosque subalpino cerca de Nederland, Colorado, USA y Hui *et al.* (2004) reportaron entre 9 a 60 % de datos de NEE perdidos o rechazados en diferentes bosques de Estados Unidos. En general, entre 17-50% de las observaciones de NEE son reportadas como perdidas o rechazadas (Falge *et al.*, 2001).

La cuantificación de NEE de los ecosistemas vegetales se realiza mediante sumas anuales, sin embargo la cobertura promedio de los datos durante un año no supera el 65% (Falge *et al.*, 2001) por lo que se hace necesario el uso de una metodología eficaz y robusta que permita estimar los datos faltantes y poder hacer un cálculo más acertado del intercambio neto de CO₂ entre la superficie vegetal y la atmósfera.

Por otra parte, no considerar la estimación de los datos faltantes, para rellenar estos huecos, puede causar al menos tres problemas (Hui *et al.*, 2004):

1. Dificultad en la estimación anual de NEE, flujo de calor latente (LE) y flujo de calor sensible (H).
2. Relaciones sesgadas entre NEE, H y LE con las variables climáticas.
3. Baja calidad de los datos para la validación de modelos.

Métodos para Estimar Datos Faltantes de NEE

Se han desarrollado varios métodos para estimar datos faltantes de flujos netos de CO₂, los cuales siguen siendo objeto de debate en la comunidad de investigadores, debido a que ninguno ha sido ampliamente aceptado como un método estándar (Cuadro 2.1). Estos métodos se basan en la disponibilidad de datos meteorológicos, tales como la radiación fotosintéticamente activa, temperatura del aire y del suelo, déficit de presión de vapor, velocidad del viento, tiempo y radiación neta, que permiten la reconstrucción de los datos.

Muchos de estos métodos consideran que el NEE se divide en dos componentes: El flujo de CO₂ que se fija por la actividad fotosintética, durante el día, y el que se libera mediante la respiración a la atmósfera, durante la noche, los cuales han sido ampliamente utilizados debido al gran éxito que se ha tenido con su implementación (Moffat *et al.*, 2007; Serrano-Ortiz *et al.*, 2006).

Cuadro 2.1. Métodos para estimar datos faltantes de NEE (Moffat *et al.*, 2007).

MÉTODOS	REFERENCIA
Regresión No Lineal	
NLR_AM (Arrhenius, Michaelis–Menten)	Noormets <i>et al.</i> , 2007
NLR_EM (Eyring, Michaelis–Menten)	Desai <i>et al.</i> , 2005
NLR_LEM (Logistic equation, Michaelis-Menten)	Barr <i>et al.</i> , 2004
NLR_FM (Fourier, Michaelis–Menten)	Richardson <i>et al.</i> , 2006
NLR_LM (Lloyd–Taylor, Michaelis–Menten)	Falge <i>et al.</i> , 2001
Redes Neuronales Artificiales	
Redes neuronales	Papale y Valentini, 2003
Redes neuronales con filtrado de series temporales	Braswell <i>et al.</i> , 2005
Otros	
Método de imputación múltiple	Hui <i>et al.</i> , 2004
Variación promedio diaria	Falge <i>et al.</i> , 2001
Consulta en tablas	Falge <i>et al.</i> , 2001
Distribución marginal	Reichstein <i>et al.</i> , 2005
Modelo semiparamétrico de eficiencia de la luz	Stauch y Jarvis, 2006
Filtro de Kalman	Gove y Hollinger, 2006
Modelo BETHY	Knorr y Kattge, 2005

Principios Básicos de los Métodos para Estimar Datos Faltantes de NEE

Regresión No Lineal

Los métodos mediante regresiones no lineales o modelos ecofisiológicos (Serrano-Ortiz *et al.*, 2006), se basan en ecuaciones paramétricas no lineales las cuales expresan la relación entre el NEE y las variables ambientales como la temperatura y la luz. Cada método utiliza una ecuación para estimar datos faltantes durante el día y otra ecuación para los datos faltantes durante la noche (Barr *et al.*, 2004; Desai *et al.*, 2005; Falge *et al.*, 2001; Noormets *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2006;). Para estimar datos faltantes durante el día, estos métodos consideran que el proceso de asimilación de CO₂ por el ecosistema, se debe, principalmente a la luz. Por ello lo que se hace es medir el flujo de radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés) y establecer una relación no lineal entre el NEE durante el día y la PAR absorbida por el dosel de la vegetación.

Para estimar datos durante la noche, estos modelos consideran que durante la noche no existe asimilación de CO₂ y establecen que el NEE se debe a la respiración de los microorganismos del suelo y de las plantas (Janssens y Pilegaard, 2003). La respiración del ecosistema es un proceso que se encuentra estrechamente relacionado con la temperatura del suelo (Davidson y Janssens, 2006; Xu *et al.*, 2004). De este modo, estos modelos consideran que el factor más dominante en el proceso de respiración del ecosistema es la

temperatura y establecen una relación no lineal entre el NEE durante la noche y la temperatura del suelo.

Los parámetros de regresión que se obtienen de los modelos son característicos de cada ecosistema y varían en función del tiempo y la fenología del ecosistema bajo estudio. De modo que cuando se tienen datos faltantes de NEE se aplica el modelo y se determinan los parámetros, usando los datos de NEE del intervalo anterior o posterior a dicha ventana de datos faltantes (Serrano-Ortiz *et al.*, 2006).

Redes Neuronales Artificiales

Las redes neuronales consisten en una serie de algoritmos que emulan el comportamiento básico de las neuronas del ser humano. Son modelos de regresión no lineal, puramente empíricos, con un nivel de dificultad medio para su implementación. Este método consiste en un conjunto de nudos, frecuentemente organizados en capas y conectados por pesos que son equivalentes a los parámetros de regresión (Papale y Valentini, 2003). El método requiere de variables de entrada, denominadas neuronas o fuentes (variables meteorológicas), las cuales mediante la aplicación de modelos no lineales, se combinan entre ellas y realizan una serie de operaciones internas para obtener los valores de la variable de salida (NEE) (Ooba *et al.*, 2006).

Una vez establecidas las variables de entrada, se divide el conjunto de datos de NEE. Una parte se usa para el entrenamiento de la red y la otra se usa

como subconjunto de prueba, con la finalidad de que todas las variables de entrada partan con un mismo peso, es decir los datos se normalizan aplicando una función de tal manera que los valores de estas variables estén comprendidos entre -1 y 1 (Papale y Valentini, 2003). Este método es capaz de determinar las variables de las que depende la variable de salida, pero es incapaz de establecer un modelo matemático que permita analizar su comportamiento.

Distribución Marginal

Este método se basa en la metodología publicada por (Falge *et al.*, 2001), la cual identifica tres condiciones para estimar datos faltantes de NEE (Reichstein *et al.*, 2005):

1. Faltan datos de flujo de CO₂, pero todos los datos meteorológicos están disponibles.
2. Además de los datos faltantes de flujo de CO₂, los datos de temperatura del aire (Ta) y déficit de presión de vapor (VPD) tampoco se tienen, pero si se cuenta con los datos de radiación solar incidente (Rsw).
3. Además de las variables meteorológicas mencionadas en el punto anterior, también hacen falta los datos de radiación solar incidente (Rsw).

Cuando se tiene la situación 1, los datos faltantes de NEE se rellenan con el valor promedio de los ± 7 días consecutivos a la ventana, correspondientes a la misma hora, siempre y cuando se presenten condiciones meteorológicas

similares. Se entiende que existen condiciones meteorológicas similares cuando los valores de R_{sw} , T_a y VPD , para esa hora de ausencia de datos, no se desvíen durante estos ± 7 días, en más de 50 W m^{-2} , $2.5 \text{ }^\circ\text{C}$ y 0.5 kPa , respectivamente. Si no existen condiciones meteorológicas similares, el valor promedio de NEE será el calculado para los ± 14 días consecutivos a la ventana. Para la situación 2 se usa también esta metodología pero considerando que existen condiciones meteorológicas similares cuando el valor de R_{sw} no se desvíe en más de 50 W m^{-2} . Las ventanas comprendidas en la situación 3 se rellenan con el promedio de NEE en el mismo momento del día (± 1 hora), se inicia este proceso usando los valores de NEE de ± 0.5 días consecutivos y se amplía el valor de esta ventana hasta que se estiman todos los valores faltantes.

Modelo Semiparamétrico

Este método asume que la temperatura, la luz y el tiempo son las variables que controlan mayormente el NEE. El modelo se encuentra representado por una hipersuperficie tridimensional de polinomios cúbicos por tramos o espirales, con el cual es posible visualizar la interpolación de las relaciones entre la luz, temperatura, tiempo y el flujo neto de CO_2 (Stauch y Jarvis, 2006). La estimación de la respiración se basa en la luz, la cual es una respuesta independiente de la hipersuperficie usada para estimar NEE.

Filtro de Kalman

Es un método de estimación (predictor-corrector) que utiliza, continuamente, los datos de NEE y otras variables observadas, que son inherentemente ruidosos, para ajustar los parámetros de ecuaciones de regresión no lineales (Gove y Hollinger, 2006). El filtro de Kalman fue desarrollado para las series de tiempo donde los datos están correlacionados. Este método utiliza dos filtros en paralelo, que corren simultáneamente, uno para el estado (variables observadas) y el otro para la estimación de los parámetros. En la etapa de predicción el filtro utiliza ecuaciones de regresión para predecir el siguiente dato de NEE (estado), posteriormente, éste combina el valor predicho con el valor observado para ajustar óptimamente los parámetros anteriores y los estados NEE. Estos dos pasos predictor-corrector se aplican, sucesivamente, para todos los periodos de tiempo y de esta manera poder estimar los parámetros de NEE para el periodo de estudio.

Método de Imputación Múltiple

El método de imputación múltiple se basa en una correlación multivariada que reemplaza los datos faltantes de NEE por muchos valores simulados (imputados) (Hui *et al.*, 2004). Para generar los datos imputados, el método utiliza el algoritmo MCMC (Markov Chain Monte Carlo), el cual utiliza simulación paramétrica generando muestras aleatorias a partir de métodos bayesianos, asumiendo que los datos provienen de una distribución normal multivariada. La

agregación de los datos es aplicada desde la inferencia bayesiana a datos faltantes de NEE, mediante dos pasos la imputación y la distribución superior. El primer paso consiste en simular los valores faltantes mediante la estimación del vector de la media y la matriz de las covarianzas. En el segundo paso se obtiene el vector de la media de la población y de la matriz de la muestra completa. Entonces estas nuevas estimaciones son usadas en el primer paso. De esta manera se realizan varias iteraciones de modo que éstas converjan a la distribución estacionaria y entonces se obtiene una estimación aproximada de los datos faltantes de NEE.

Variación Promedio Diaria

Es un método de interpolación que se basa en la autocorrelación temporal de los flujos (Falge *et al.*, 2001). Los datos faltantes de NEE son reemplazados por el promedio de los datos exactamente en el periodo de tiempo (30 min) de los días adyacentes en que ocurrió la ventana de datos faltantes. El método requiere de 4 a 15 días para poder hacer un promedio de las mediciones. En general, no se recomienda hacer promedios de datos mayores a 2 semanas debido a que para periodos más grandes, la dependencia no lineal en las variables ambientales introduce incertidumbre y errores mayores (Falge *et al.*, 2001), aunque también se ha evidenciado que cuatro días no son suficientes para promediar las mediciones (Baldocchi *et al.*, 2001).

El método de variación promedio diaria es un método empírico que no requiere de controladores y es aplicable, únicamente, cuando se pierden todos los datos meteorológicos. La implementación del método es fácil pero la precisión y su funcionamiento es menor con respecto a los otros métodos.

Consulta en Tablas

Es un método empírico, fácil de implementar, donde los valores perdidos o rechazados son reemplazados con el promedio de las mediciones válidas ocurridas bajo condiciones meteorológicas similares. Consiste en tablas que han sido creadas para cada sitio en específico, donde los valores perdidos pueden ser consultados basados sobre los valores de variables meteorológicas. Por ejemplo, Falge *et al.* (2001) crearon cuatro tablas, para diferentes temporadas durante el año, donde las variables usadas fueron la radiación PAR y la temperatura del aire (una combinación de 23 clases de PAR y 35 clases de temperatura del aire, para un total de 805 clases por periodo). Los valores perdidos fueron reemplazados con el valor de NEE que se encontraba con las mismas variables y dentro de la misma clase al que cuando ocurrió la falta del dato.

Las variables usadas para la preparación de las tablas pueden ser seleccionadas de acuerdo a las características del sitio, tomando en consideración las variables ambientales que son de mayor importancia en el proceso de interés. En general de tres a cuatro variables son suficientes, ya que

un número mayor de variables llevarían a la imposibilidad de encontrar un número suficiente de datos validos para calcular promedios robustos para cada combinación.

Modelo BETHY (Biosphere Energy-Transfer and Hydrology)

El modelo BETHY ha sido desarrollado para calcular los flujos de NEE, vapor de agua y energía de la biosfera terrestre pero no es, estrictamente, un método para estimar datos faltantes (Knorr y Kattge, 2005).

BETHY es un modelo basado en procesos de la actividad vegetal terrestre (Knorr, 2000). Simula la absorción de CO₂ por la vegetación como un proceso que a la vez es limitada por la luz, el calor, la humedad del suelo y nitrógeno. La limitación de la luz es considerada por el cálculo de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) entrante y la absorbida, y la limitación de calor a través del balance de agua y energía en la superficie vegetal. Además, la limitación de agua se calcula con un modelo de agua del suelo a intervalos de tiempo diarios. La limitación de nitrógeno se considera como un proceso a largo plazo con valores fijos de capacidad fotosintética, que está estrechamente relacionado con el contenido foliar de nitrógeno. El vínculo entre la absorción de CO₂ y la pérdida de agua por transpiración a través del control estomático está representado de forma explícita. La respiración de la planta y el suelo también se calculan con el modelo.

La estructura de BETHY está dada por cuatro submodelos que son representativos de la actividad vegetal terrestre:

1. El balance de agua y energía
2. Fotosíntesis
3. Fenología
4. Balance de carbono

Comparación de Métodos para Estimar Datos Faltantes de NEE

Los métodos para estimar datos faltantes han sido desarrollados de manera independiente por diferentes investigadores. En la actualidad, ningún método ha sido aceptado como un método estándar, lo cual ha llevado a la comunidad de investigadores a un debate (Reichstein *et al.*, 2005; Stoy *et al.*, 2006). En este sentido, investigadores de diferentes partes del mundo han realizado evaluaciones del funcionamiento de los diferentes métodos, en la estimación de datos faltantes de NEE, con la finalidad de llegar a un consenso que permita establecer un método estándar para este fin.

Moffat *et al.* (2007) realizaron una comparación de una variedad de métodos, aplicándolos a un conjunto de datos de seis sitios de bosque de Europa y evaluaron la capacidad de los diferentes métodos para estimar los datos faltantes en las series de tiempo de NEE. Ellos encontraron que los métodos de regresión no lineal, consulta en tablas, distribución marginal y el modelo semiparamétrico mostraron buen funcionamiento en general. Sin

embargo, fueron los métodos basados en redes neuronales artificiales quienes fueron ligeramente superiores a los demás métodos, tanto en el funcionamiento como en la fiabilidad de la suma anual. Estimaron que el efecto de la estimación de los datos faltantes en la suma anual de NEE fue de $25 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

Otro estudio sobre un bosque alerce (*Larix kaempferi* S.) en el norte de Japón, se basó en la comparación de tres métodos para estimar datos faltantes (Regresión no lineal (RNL), Red neuronal artificial (RNA) y RNA modificado utilizando un algoritmo genético) (Ooba *et al.*, 2006). La conclusión fue que los tres métodos mostraron buen funcionamiento en general, pero por una pequeña diferencia en el valor del coeficiente de determinación el RNA modificado mostró el mejor funcionamiento de los tres, estimando un NEE de $0.29 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($3.48 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), mientras que el método de regresión no lineal estimó un NEE diario de $0.32 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($3.84 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$).

Falge *et al.* (2001) evaluaron los métodos basados en variación promedio diaria, consulta de tablas y regresión no lineal, aplicándolos a los conjuntos de datos disponibles de la EUROFLUX y AMERIFLUX; mostraron que los tres métodos tienen una buena aproximación de los datos originales y los errores fueron pequeños. La diferencia entre el flujo anual de NEE estimado mediante variación promedio diaria comparado con el realizado por regresión lineal osciló de -45 a $+200 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. La comparación entre el método de consulta de tablas y regresión no lineal resultó en una diferencia entre -30 a $+150 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

En cuanto a las investigaciones realizadas para estimar datos faltantes en las mediciones de NEE con el método de la covarianza eddy, la mayoría de los estudios se han realizado sobre ecosistemas de bosques (Desai *et al.*, 2008; Dragoni *et al.*, 2007; Moffat *et al.*, 2007; Papale *et al.*, 2006) y muy pocos son los que se han hecho sobre ecosistemas de cultivos lo cual da la lugar para observar cómo funcionan los modelos de estimación sobre ecosistemas vegetales de cultivos como por ejemplo, la caña de azúcar que es un cultivo de porte bajo y uno de porte alto como lo son los árboles de una huerta de nogal pecanero. Por lo que el objetivo de este estudio fue evaluar diferentes modelos, mediante regresión no lineal, para estimar datos faltantes de NEE en las mediciones con el método de la covarianza eddy sobre diferentes superficies vegetales.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de los Sitios de Estudio

La evaluación se basó en la selección de conjuntos de datos medidos sobre dos tipos de superficies vegetales. Un cultivo de caña de azúcar, en Xicoténcatl, Tamaulipas (Figura 3.1), y una huerta de nogal pecanero, en Zaragoza, Coahuila (Figura 3.2).

Sitio 1. Cultivo de Caña de Azúcar

Las mediciones se realizaron, entre octubre y noviembre de 2008, sobre un cultivo de caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.) en el rancho Santa Anita, municipio de Xicoténcatl, Tamaulipas, México (22° 56' N, 99° 00' O), localizada a 67 msnm. Climatológicamente el sitio presenta precipitación y temperatura media anual de 700 mm y 24 °C, respectivamente. El suelo del sitio es franco arcilloso. Los vientos predominantes provienen del norte. El estudio se estableció, sobre un cultivo variedad CP 722086 en ciclo de plantilla de 12 meses de edad, en una sección de 200 m (dirección este-oeste) por 400 m (dirección norte-sur).

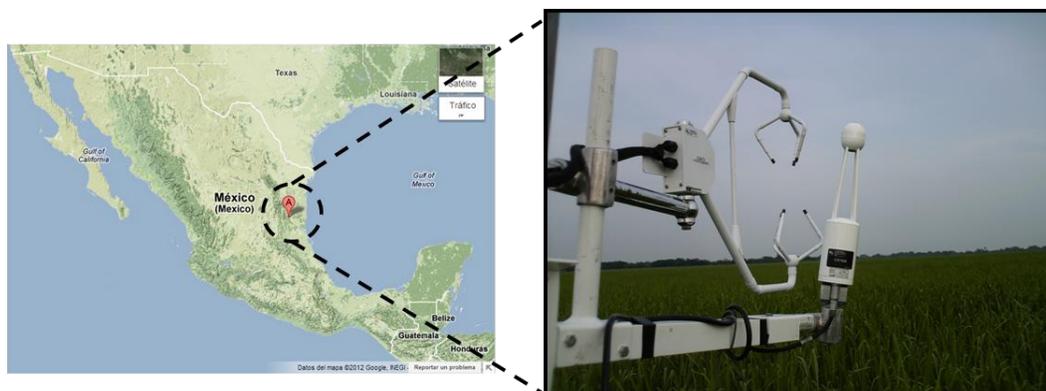


Figura 3.1. Mediciones sobre un cultivo de caña de azúcar en Xicoténcatl, Tamaulipas, México.

Sitio 2. Huerta de Nogal Pecanero

La huerta de nogal pecanero (*Carya Illinoensis* K.) se encuentra ubicada en la propiedad “Las Tres Marías” en el municipio de Zaragoza al norte de estado de Coahuila, México (28°28’31” N, 100°55’10” O) a una elevación de 360 msnm. Climatológicamente el área presenta temperaturas medias de 22 a 24 °C, precipitación media anual de 300 a 500 mm, con un régimen de lluvias fundamentalmente durante las estaciones de verano y otoño, siendo escasas el resto del año. Los vientos predominantes son en dirección sureste a velocidades promedio de 15 km h⁻¹. El estudio se estableció sobre arboles de nogal de las variedades Wichita, Western Schley y Pawnee, de 30 años de edad promedio, en un área de 660 m (norte-sur) por 600 m (este-oeste) durante el 2008.

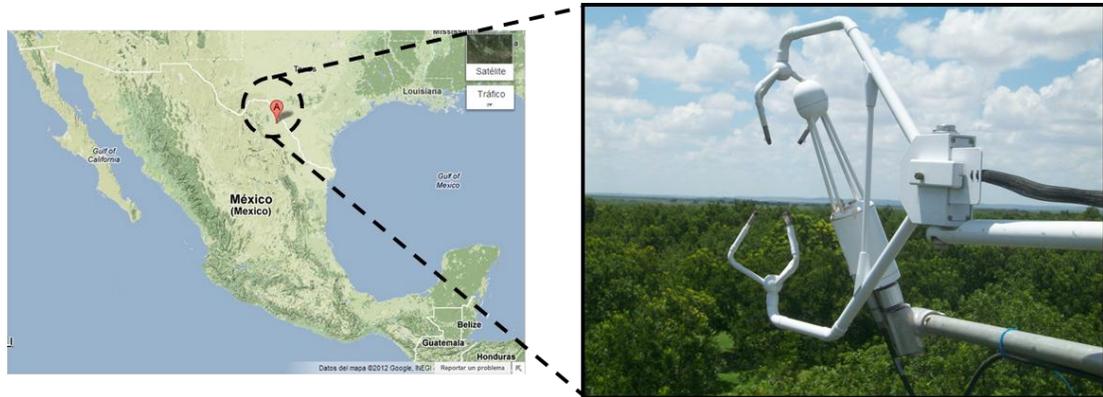


Figura 3.2. Mediciones sobre una huerta de nogal pecanero en Zaragoza, Coahuila, México.

Mediciones de los Flujos con el Método de la Covarianza Eddy

Los flujos de calor latente (LE), calor sensible (H) y bióxido de carbono (FCO_2) fueron medidos usando el método de la covarianza eddy (Figura 3.3) de acuerdo a las siguientes ecuaciones (Ham y Heilman, 2003):

$$H = \rho_a C_p \overline{w'T_{\text{sonic}}'} - 0.51Ta \frac{\rho_a C_p}{L} LE \quad (1)$$

$$LE = \overline{Lw'\rho_{wv}'} \quad (2)$$

$$\text{FCO}_2 = \overline{w'\rho_{\text{CO}_2}'} \quad (3)$$

Donde ρ_a y C_p son la densidad y capacidad calorífica del aire, L es el calor de vaporización del agua, y Ta la temperatura del aire. Los productos $w'\text{CO}_2'$, $w'\rho_{wv}'$ y $w'Ts'$ representan la covarianza entre la velocidad vertical del viento (w) y la densidad del bióxido de carbono (ρ_{CO_2}), densidad del vapor de agua (ρ_{wv}) y

la temperatura sónica (T_{sonic}). La barra horizontal representa el valor medio del producto de las desviaciones en un segmento de tiempo (30 min).

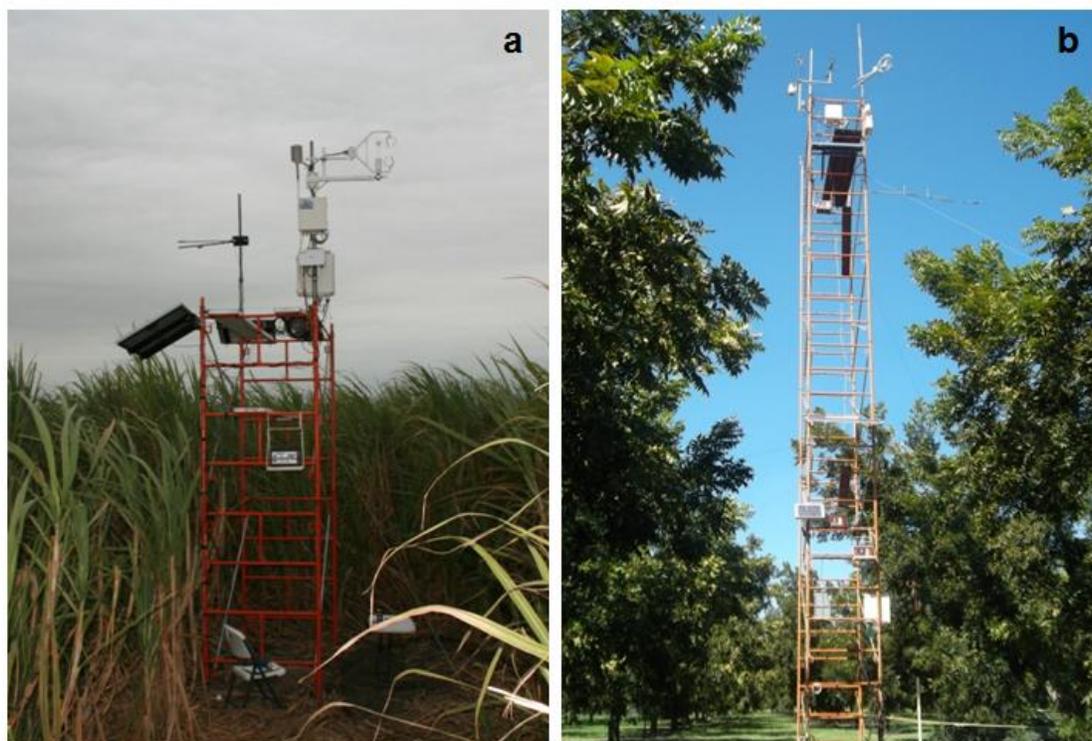


Figura 3.3. Sistemas de covarianza eddy sobre un cultivo de caña de azúcar en Xicoténcatl, Tamaulipas (a) y sobre una huerta de nogal pecanero en Zaragoza, Coahuila (b).

Las densidades de vapor de agua y CO_2 fueron medidos usando un analizador de gases infrarrojo de sendero abierto (open path $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ analyzer, LI-7500, LI-COR, Lincoln, Nebraska, EE. UU.). La velocidad vertical del viento y la temperatura sónica se midieron con un anemómetro sónico tridimensional (CSI-CSAT3, Campbell, Scientific, Inc., Logan, Utah, EE.UU.) Ambos sensores se instalaron en una torre a una altura de 2 m sobre el dosel de la vegetación (a 5 m en Xicoténcatl y 14 m en Zaragoza). Las mediciones se obtuvieron a una

frecuencia de 10 Hz y las covarianzas se calcularon cada 30 min con un sistema de adquisición de datos CR1000 (Campbell, Scientific, Inc., Logan, Utah, EE.UU).

En Xicoténcatl, el anemómetro sónico tridimensional se orientó hacia el norte, para lograr que el viento tuviera por lo menos 200 m de contacto con la superficie vegetal en la dirección norte sur y 100 m en la dirección este-oeste, y oeste-este, respecto a la posición del CSI-CSAT3, ya que los vientos dominantes provenían del norte durante el tiempo del estudio. En Zaragoza, se orientó hacia el sureste para obtener una distancia horizontal desde la ubicación de los sensores al límite del área de estudio (fetch) de 200 m en un ángulo de 90° respecto a la orientación del anemómetro sónico tridimensional.

Con el propósito de evaluar la calidad de los flujos medidos, se determinó el balance de energía sobre cada superficie vegetal (Kim y Verma, 1990):

$$R_n = H + LE + G \quad (4)$$

Donde R_n es la radiación neta sobre el dosel de la vegetación; H y LE definidos en (1) y (2), y G es el flujo de calor en el suelo.

La radiación neta se midió con un radiómetro neto (en Xicoténcatl con un modelo LITE, Keep and Zonen Inc., Delft, Holanda y en Zaragoza con un modelo Q7.1, REBS, Inc.); temperatura del aire y humedad relativa con un termohigrómetro (HP45C, Vaisala, Inc); el flujo de calor en la superficie del suelo se midió con dos transductores de calor (modelo HFT3, Campbell Scientific, Inc., Logan, Utah, EE.UU.) colocados a 0.08 m de la superficie del

suelo; los eventos de precipitaciones fueron medidas con un pluviómetro (TR5251, Texas Electronics, Inc.). La radiación fotosintéticamente activa absorbida (PAR) por el ecosistema fue medida con dos sensores cuánticos (Apogee Instruments, Logan, Utah, EE. UU.), uno orientado hacia el cenit, para medir la radiación incidente, y el otro hacia la superficie vegetal, para medir la componente reflejada. La diferencia entre la radiación incidente y la reflejada, fue la radiación absorbida por el dosel de las superficies vegetales a una frecuencia de 1 s y promedios de 30 min. Los sistemas fueron alimentados, energéticamente, mediante paneles solares.

Finalmente, el intercambio neto de CO₂ (NEE) se obtuvo como el flujo neto por fotosíntesis y respiración de CO₂ entre la superficie vegetal y la atmósfera, sin considerar el CO₂ almacenado o liberado en la capa de aire bajo las mediciones de CO₂. Convencionalmente, NEE es negativo cuando el ecosistema vegetal funciona como un sumidero de CO₂ atmosférico. La ecuación con la que se determinó NEE (Martens *et al.*, 2004) fue:

$$NEE = FCO_2 + \frac{\Delta\rho_{CO_2}}{\Delta t} \Delta z \quad (5)$$

Donde FCO_2 es el flujo de bióxido de carbono medido con el método de la covarianza de eddy, $\Delta\rho_{CO_2}$ es el cambio en la densidad del CO₂ medido a la misma altura a la que se midió el flujo en el intervalo de tiempo considerado ($\Delta t=30$ min), y Δz es la altura a la que se realizan las mediciones (5 m en Xicoténcatl y 14 m en Zaragoza).

Modelos Evaluados para Estimar Datos Faltantes de NEE

Con el fin de evaluar la respuesta del ecosistema a la radiación PAR y a la temperatura del suelo, se evaluaron siete modelos, de los cuales cinco fueron no lineales y dos lineales.

Los modelos de regresión no lineal se basan en ecuaciones paramétricas las cuales expresan el estado en el que se encuentra el ecosistema mediante la respuesta de la absorción o emisión de CO₂ frente a otras variables micrometeorológicas como la temperatura y la luz. Estos modelos utilizan una ecuación para estimar datos faltantes durante el día y otra durante la noche.

Por su parte, los modelos lineales fueron evaluados, únicamente, sobre el conjunto de datos durante el día. Las ecuaciones utilizadas en estos modelos, son ecuaciones matemáticas que modelan la relación entre una variable dependiente y las variables independientes. La función de los modelos evaluados son no lineales en función de la variable independiente (PAR) pero lineales en función de sus parámetros.

La principal desventaja de los modelos lineales, con respecto a los no lineales, es que sus parámetros de regresión no pueden interpretarse ecofisiológicamente.

Modelos para Condiciones Diurnas

Para estudiar la respuesta del ecosistema a la luz se estableció una relación entre el intercambio neto de CO₂ diurno y la radiación fotosintéticamente activa. Esta relación se modeló mediante cuatro ecuaciones. Dos ecuaciones basadas en modelos lineales (modelo logarítmico y polinomial de segundo orden) y los dos restantes fueron modelos no lineales (modelo hiperbólico-rectangular e hiperbólico). La descripción detallada de cada modelo es:

Modelo Logarítmico (RL_ML)

$$NEE = b_0 + b_1 * \ln (PAR) \quad (6)$$

Donde NEE es el intercambio neto de CO₂ (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹); PAR es la radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel (μmol fotones m⁻² s⁻¹); b₀ es el intercepto con la ordenada y b₁ es la tasa de cambio de NEE con respecto a la PAR, mejor conocida como la pendiente.

Modelo Polinomial de Segundo Orden (RL_MP2)

$$NEE = b_0 + b_1 * PAR + b_2 * PAR^2 \quad (7)$$

Donde b₀ es la ordenada al origen, b₁ es la pendiente y b₂ indica que el incremento de NEE es proporcional al cuadrado del incremento de la PAR

Modelo Hiperbólico-Rectangular (RNL_MHR) (Falge et al., 2001; Michaelis y Menten, 1913)

$$NEE = \frac{\beta_0 * PAR}{\beta_1 + PAR} \quad (8)$$

Donde β_0 representa la tasa máxima de fotosíntesis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y β_1 es el nivel de la luz para la tasa media de fotosíntesis ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). β_0/β_1 es la pendiente inicial de la curva que se interpreta como la eficiencia cuántica ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Modelo Hiperbólico (RNL_MH) (Haszpra et al., 2005; Kowalski et al., 2004)

$$NEE = \frac{\alpha_0 * PAR}{\alpha_1 + PAR} + \alpha_2 \quad (9)$$

Donde α_0 se define como la capacidad máxima fotosintética del ecosistema para el periodo establecido ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); α_0/α_1 es la pendiente de la curva en condiciones de poca luz (eficiencia del uso de la luz) ($\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y α_2 es el parámetro de intersección y se interpreta como la respiración del ecosistema durante el día ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Los parámetros de regresión (b_0 , b_1 , b_2) en (8) y (9) no tienen una interpretación ecofisiológica.

Modelos para Condiciones Nocturnas

Para explicar el efecto de la temperatura sobre la respiración del ecosistema (flujo de CO₂), se estableció una relación no lineal entre el flujo neto de CO₂ nocturno y la temperatura del suelo. Esta relación pudo modelarse mediante tres ecuaciones: función de Eyring, función de Lloyd-Taylor y función de van't Hoff. Los parámetros de las ecuaciones se generaron con procedimientos de regresión no lineal.

Modelo Función de Eyring (RNL_ME) (Desai et al., 2005; Eyring, 1935)

$$NEE = C * T_s * e^{-\left[\frac{(\sigma_0 - \sigma_1 * T_s)}{R * T_s} \right]} \quad (10)$$

Donde T_s es la temperatura del suelo (K); R es la constante universal de los gases ($8.3143 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$); σ_0 , σ_1 son los parámetros de regresión los cuales se combinan para dar lugar a la energía de activación o energía libre mediante la siguiente relación:

$$AG^{++} = \Delta H^{++} - T_s * \Delta S^{++} \quad (11)$$

Donde AG^{++} es la energía de activación (J mol^{-1}); ΔH^{++} corresponde al parámetro σ_0 definido como la entalpía (J mol^{-1}) y ΔS^{++} es σ_1 definido como la entropía ($\text{J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$).

La constante C se define como:

$$C = 10^{-6} * \frac{k}{h} \quad (12)$$

Donde k es la constante de Boltzman ($1.3806 \times 10^{-23} \text{ J K}^{-1}$) y h es la constante de Planck ($6.6262 \times 10^{-34} \text{ J s}^{-1}$).

Modelo Función de Lloyd-Taylor (RNL_MLT) (Lloyd y Taylor, 1994, Ruppert et al., 2006)

$$NEE = \varphi_0 * e^{\varphi_1 \left(\frac{1}{283.15 - T_o} - \frac{1}{T_s - T_o} \right)} \quad (13)$$

Donde φ_0 es la tasa de respiración a 10 °C (283.15 K) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); φ_1 es la energía de activación que describe la sensibilidad de los flujos respiratorios a la temperatura (J mol^{-1}), T_o es una temperatura constante (227.13 K) como en Lloyd y Taylor (1994); T_s es la temperatura del suelo (K).

Modelo Función de van't Hoff (RNL_MVH) (Flanagan y Johnson, 2005; Reichstein et al., 2002; van't Hoff, 1898)

$$NEE = \delta_0 * \delta_1 \left(\frac{T_s - T_{ref}}{10} \right) \quad (14)$$

Donde δ_0 , es la tasa de respiración del ecosistema ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a una determinada temperatura de referencia (T_{ref}) y δ_1 es el coeficiente de temperatura Q_{10} (adimensional) que describe la magnitud del cambio en la tasa de respiración para un cambio de 10 °C en la temperatura del suelo (T_s). Para este análisis se usó una temperatura de referencia de 24 °C.

Conjunto de Datos

Los datos de NEE, para cada sitio, fueron analizados para encontrar valores anómalos fuera de los rangos normales y garantizar la calidad necesaria para poder realizar la evaluación y la validación de los modelos. Las principales causas, observadas, de tales valores anómalos fueron el mal funcionamiento de los sensores debido a ocurrencia de lluvias, condiciones de dirección del viento y aves.

Los datos observados, en el cultivo de caña de azúcar, que se utilizaron para realizar el análisis estuvieron comprendidos entre el 7 de octubre al 18 de noviembre de 2008. Una serie de 284 observaciones (datos promedio de 30 min) fue utilizada para analizar los modelos para condiciones diurnas y otro con 120, para condiciones nocturnas. El conjunto de datos para condiciones diurnas

fue dividido en dos subconjuntos de 142 observaciones cada uno. Un subconjunto estuvo comprendido del 7 al 23 de octubre, mientras que el otro, del 23 de octubre al 18 de noviembre.

Para el caso de los datos observados en la huerta de nogal pecanero se usaron los comprendidos entre el 21 de abril al 5 de junio de 2008. Se utilizaron un total de 564 observaciones para los modelar los flujos durante el día y 471 durante la noche. Ambas series de datos (día y noche) fueron divididos en dos subconjuntos: uno comprendido del 21 de abril al 23 de mayo y el otro del 24 de mayo al 05 de junio. Para el caso de los datos observados durante el día el primer subconjunto se formó con 289 y el segundo con 275 observaciones. Para los datos observados durante la noche, el primer subconjunto se formó con 239 y el segundo con 232 observaciones.

Análisis de Regresión

El análisis de regresión es el proceso de encontrar una curva que mejor se ajuste a un conjunto de datos. Por lo general, se especifica la curva de una función modelo con parámetros desconocidos. Su objetivo es encontrar los valores de los parámetros que minimizan la diferencia entre los valores de los datos observados y los estimados. El procedimiento para realizar las regresiones no lineales se hizo usando el software MATHCAD versión 14.

El procedimiento que se siguió para obtener los parámetros de regresión de cada modelo evaluado en este estudio, fue el siguiente:

1. Se formó un vector con el conjunto de datos observados (x , y). Para condiciones diurnas (PAR, NEE) y para condiciones nocturnas (Ts, NEE).
2. Se creó un vector con la función modelo y las derivadas parciales con respecto a los parámetros de regresión de la función.
3. Se creó otro vector con los datos supuestos iniciales (guess values) de los parámetros de regresión.
4. Se usó la función `genfit` para ajustar la función modelo. La función `genfit` tuvo la siguiente forma:

```
genfit(x,y,guess_values,f)
```

Donde x , y , son los vectores que contienen los valores “x” y los valores “y” del conjunto de datos; `guess_values`, son los valores iniciales supuestos para los parámetros de regresión; f , es la matriz que contiene la función del modelo y derivadas parciales con respecto a sus parámetros desconocidos.

La función `genfit` genera un vector con los parámetros de regresión que definen el mejor ajuste.

5. Se graficó la función modelo con los valores de los parámetros de regresión del mejor ajuste obtenidos con los datos originales (observados).

Validación de los Modelos

La validación de un modelo implica el proceso de comparar la salida del modelo con el comportamiento del fenómeno, para ello se evaluó el funcionamiento de los modelos, comparando los valores observados o medidos en los sitios con los valores estimados mediante los modelos, usando estadísticos que incluyeron el coeficiente de determinación (R^2) para medir la bondad de ajuste, la raíz del error cuadrático medio (RMSE) y el error medio absoluto (MAE) para indicar la magnitud y distribución de los errores individuales del modelo (Moffat *et al.*, 2007; Ooba *et al.*, 2006; Papale y Valentini, 2003). Estos análisis estadísticos se realizaron usando MATHCAD versión 14.

Coeficiente de determinación:

$$R^2 = \frac{(\sum (p_i - \bar{p})(o_i - \bar{o}))^2}{\sum (p_i - \bar{p})^2 \sum (o_i - \bar{o})^2} \quad (15)$$

Raíz del error cuadrático medio:

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{N} \sum (p_i - o_i)^2} \quad (16)$$

Error medio absoluto:

$$MAE = \frac{1}{N} \sum |p_i - o_i| \quad (17)$$

Donde p_i son los valores estimados; o_i son los valores observados; N , es el número de observaciones; \bar{p} y \bar{o} , denotan sus valores medios.

Para una mayor certeza en la recomendación del modelo, se aplicó un análisis de extremos, para determinar cuál sería el valor de la variable estimada frente a valores fuera del rango de los datos observados.

Para determinar si las series estimadas fueron estadísticamente iguales a las observadas se realizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon para muestras pareadas ($\alpha \leq 0.05$) usando el software estadístico R (Ihaka y Gentleman, 1996).

IV.RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Relación entre la Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida por el Dosel del Cultivo y el Intercambio Neto de CO₂

La Figura 4.1 muestra la relación existente entre la radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel del cultivo (PAR) y el intercambio neto de CO₂ (NEE) de un cultivo de caña de azúcar y de una huerta de nogal pecanero en diferentes segmentos de tiempo. Se observa claramente que la PAR tiene una función importante en la asimilación de CO₂. Los valores negativos de NEE, indican que el flujo de CO₂ es de la atmósfera hacia el dosel del cultivo (asimilación), es por ello que se aprecia una correlación negativa entre ambas variables (Haszpra *et al.*, 2005). A niveles bajos de PAR la fijación de CO₂ aumenta con la intensidad de la PAR, pero a niveles de energía incidente superiores a un determinado valor (PAR >1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) solo se inducen pequeños cambios en la tasa de fijación de CO₂, hasta llegar a niveles de saturación (PAR aproximadamente igual a 1450 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), donde valores adicionales de PAR no incrementan la fijación de CO₂. Esta relación ha sido reportada también para otras superficies vegetales por Moureaux *et al.* (2006) en un cultivo de remolacha azucarera (*Beta vulgaris* L.), Wang *et al.* (2010) en un cultivo de maíz (*Zea mays* L.). Además Xu y Baldocchi (2004) señalan que la tasa de intercambio neto de CO₂ tiende a estabilizarse a valores de PAR

mayores de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en un pastizal anual mediterráneo de *Brachypodium distachyon* L., *Hypochoeris glabra* L. y *Trifolium dubium* S. Similarmente, Zermeño-González *et al.* (2012) reportaron que a tasas de PAR mayores de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se redujo apreciablemente la tasa de intercambio neto de CO_2 sobre un cultivo de caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.).

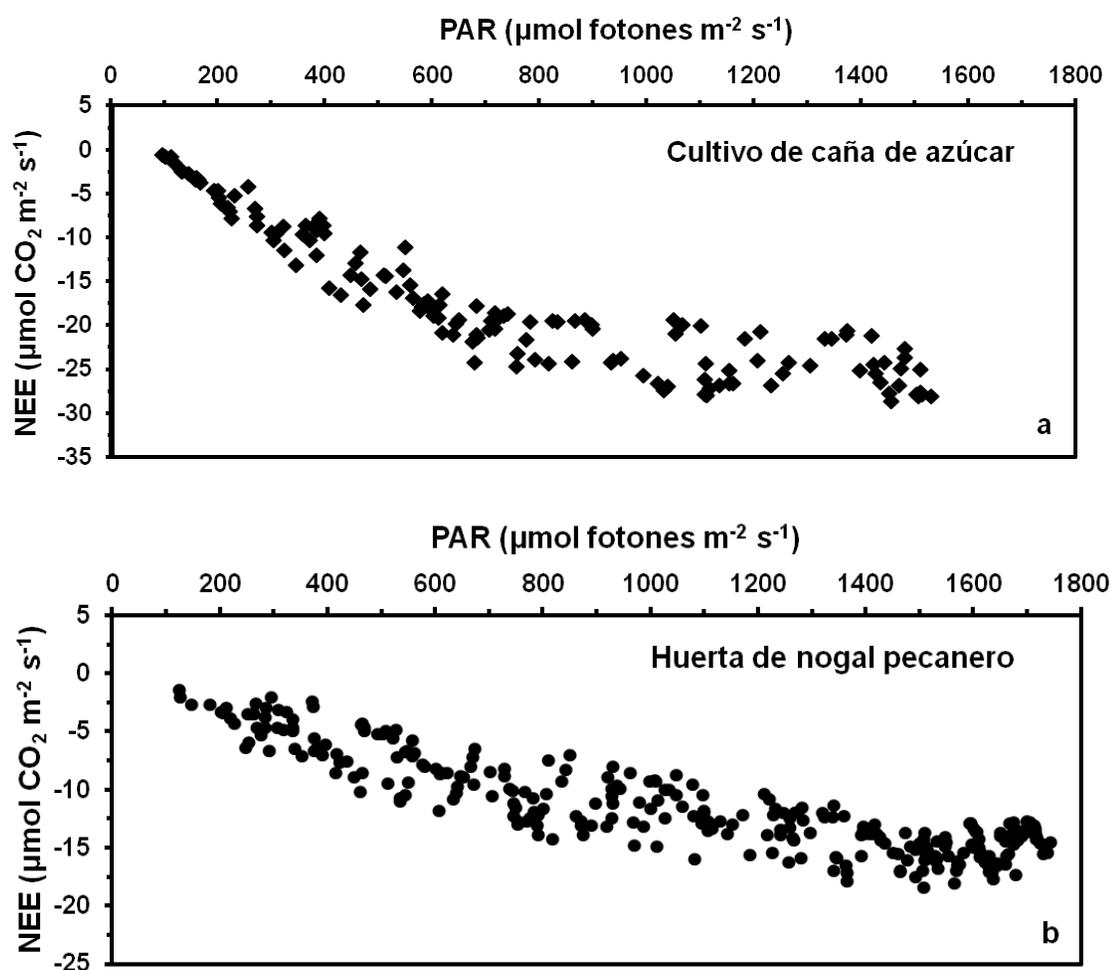


Figura 4.1. Relación entre la radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel del cultivo (PAR) y el intercambio neto de CO_2 (NEE) durante el 2008 en dos localidades y cultivos de México. (a) Xicoténcatl, Tamaulipas (caña de azúcar), (b) Zaragoza, Coahuila (nogal pecanero).

Relación entre la Temperatura del Suelo y el Intercambio Neto de CO₂

La Figura 4.2 muestra la dependencia del intercambio neto de CO₂ (NEE) con la temperatura del suelo (Ts) bajo condiciones nocturnas para un cultivo de caña de azúcar y para una huerta de nogal pecanero, en diferentes segmentos de tiempo. Nótese que existe una relación directamente proporcional entre el intercambio neto de CO₂ y la temperatura del suelo, en ambos ecosistemas. Esto se atribuye a que la respiración del suelo es la componente que más aporta al flujo de CO₂ durante la noche (respiración del ecosistema) (Rey *et al.*, 2002), el cual es producto de la respiración de las raíces, las plantas, microorganismos del suelo y descomposición de la materia orgánica y que al igual que todas las reacciones químicas y bioquímicas, estos procesos son función directa de la temperatura del suelo (Janssens y Pilegaard, 2003; Davidson y Janssens, 2006). Esta relación ha sido ampliamente reportada por estudios previos. Por ejemplo, Lihua *et al.* (2012) en arboles de álamo plateado (*Populus alba* L.) y olmo asiático (*Ulmus pupila* L.); Nishimura *et al.* (2008) sobre un cultivo de arroz (*Oriza sativa* L.) en Japón y Veenendaal *et al.* (2007) también reportaron esta relación cuando evaluaron el intercambio de CO₂ en dos sitios de pastizales donde la especie dominante fue Rye grass (*Lolium perenne* L.).

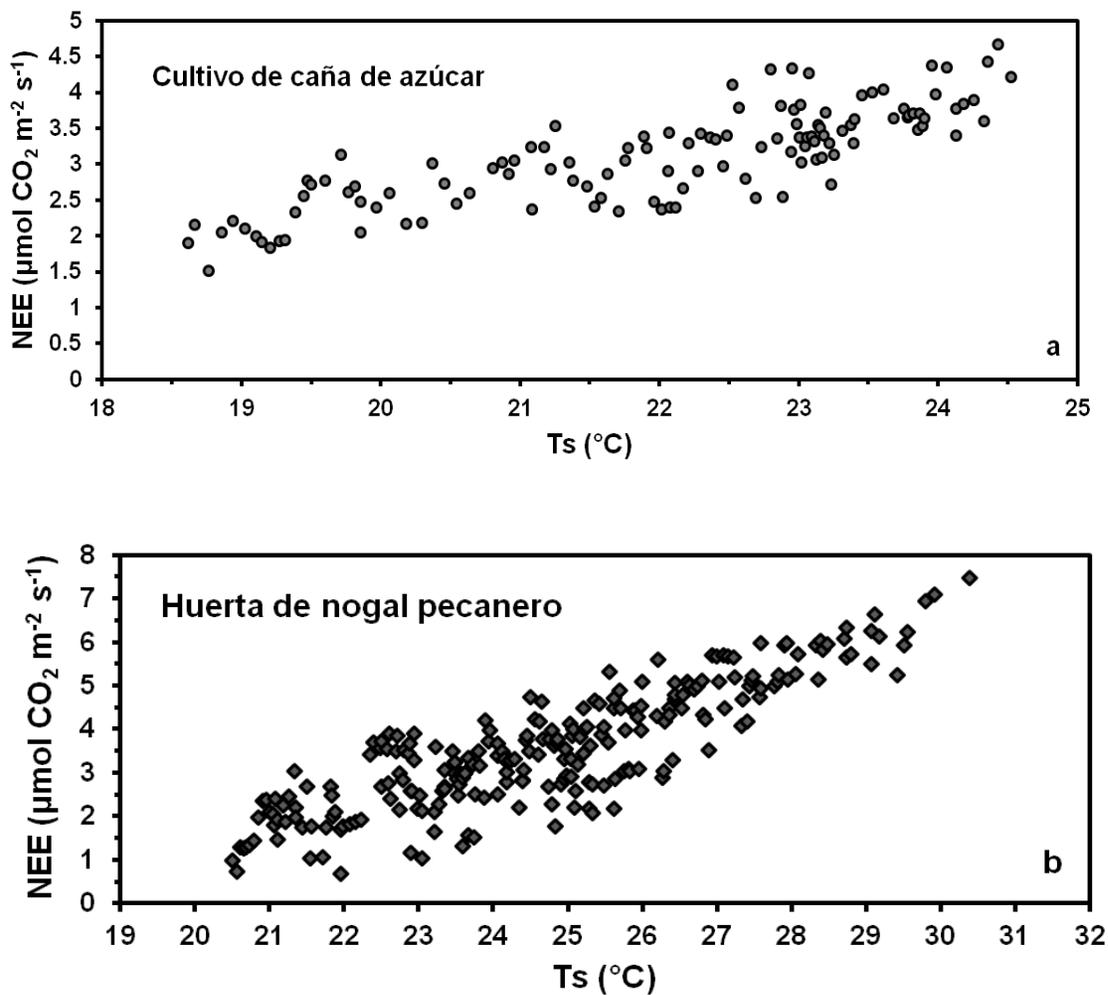


Figura 4.2. Relación entre la temperatura del suelo (T_s) y el intercambio neto de CO_2 (NEE) durante el 2008 en dos localidades y cultivos de México. (a) Xicoténcatl, Tamaulipas (caña de azúcar), (b) Zaragoza, Coahuila (nogal pecanero).

Ecuaciones de Ajuste para Estimar el Intercambio Neto de CO₂ en Función de la Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida por el Dosel del Cultivo Bajo Condiciones Diurnas

Cultivo de Caña de Azúcar

En las Figuras 4.3 y 4.4 se muestra el ajuste de cada modelo a los datos observados sobre el cultivo de caña de azúcar para cada uno de los segmentos de tiempo. Nótese que con los cuatro modelos se obtiene una buena estimación de los valores de intercambio neto de CO₂ (NEE) en función de los valores de radiación fotosintéticamente activa (PAR) absorbida por el dosel de la vegetación. Sin embargo, los parámetros de regresión del modelo logarítmico (RL_ML) (Figuras 4.3a y 4.4a) y del modelo polinomial de segundo orden (RL_MP2) (Figuras 4.3b y 4.4b), no tienen ninguna interpretación ecofisiológica debido a su carácter empírico. Los parámetros de regresión del modelo hiperbólico-rectangular (RNL_MHR) (Figura 4.3c, 4.4c) (Cuadro 4.1) indican que la máxima capacidad fotosintética del ecosistema promedio, del 7 de Octubre al 18 de Noviembre de 2008, fue de 39.312 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, y un valor promedio de PAR de 780.567 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la tasa media fotosintética, en el mismo periodo. Por su parte, el modelo hiperbólico (RNL_MH) (Figura 4.3d, 4.4d) (Cuadro 4.1) indica que durante el primer periodo de evaluación, la máxima capacidad fotosintética fue 43.324 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, se tuvo una eficiencia fotosintética de 0.115 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y una respiración del ecosistema de 8.837 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que para el segundo periodo, los valores fueron 42.594, 0.119 y 9.331, respectivamente.

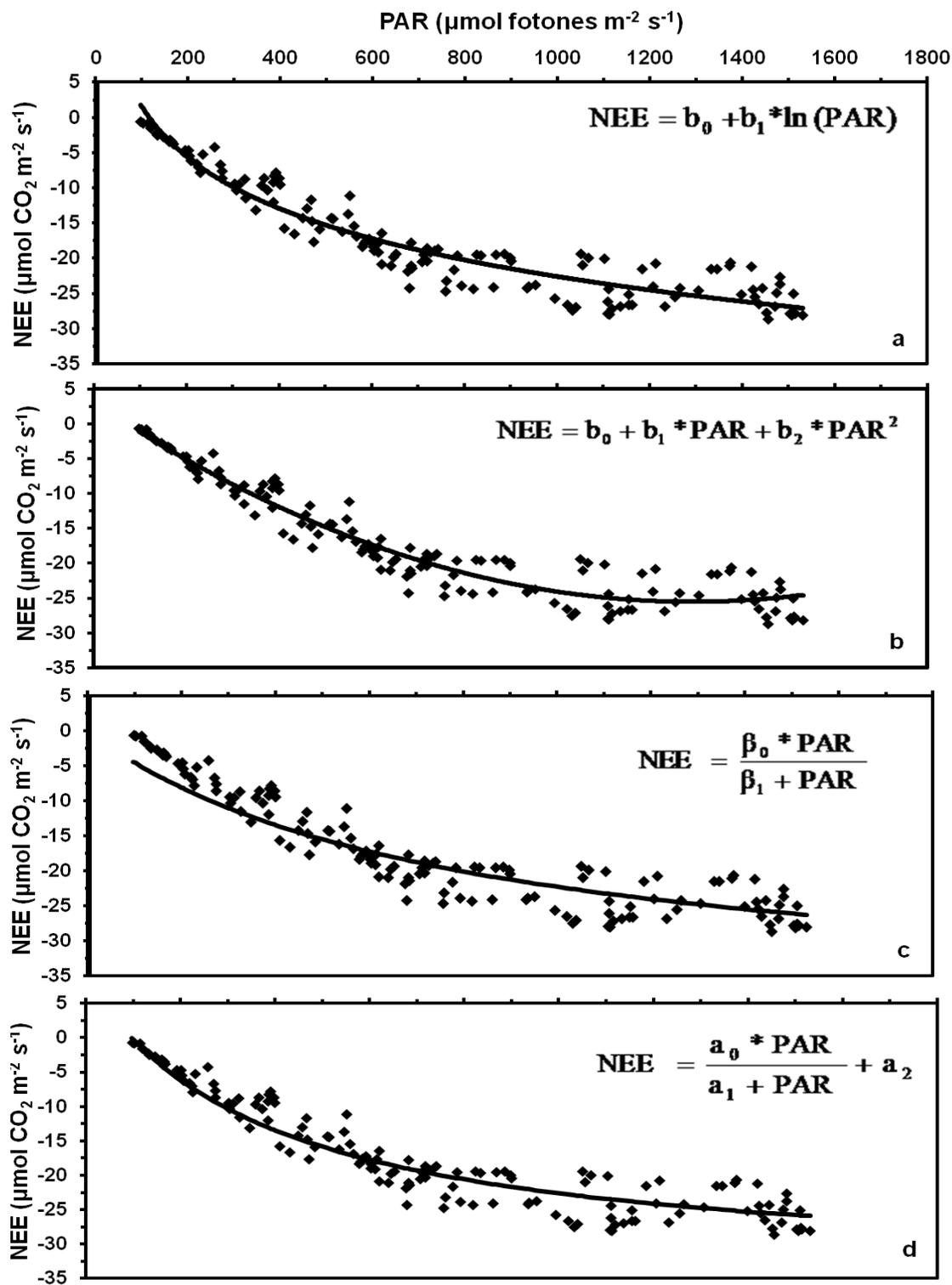


Figura 4.3. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs PAR entre el 7 y el 23 de octubre de 2008 en un cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas, México). a) Logarítmico, b) Polinomial de segundo orden, c) Hiperbólico-rectangular, d) Hiperbólico.

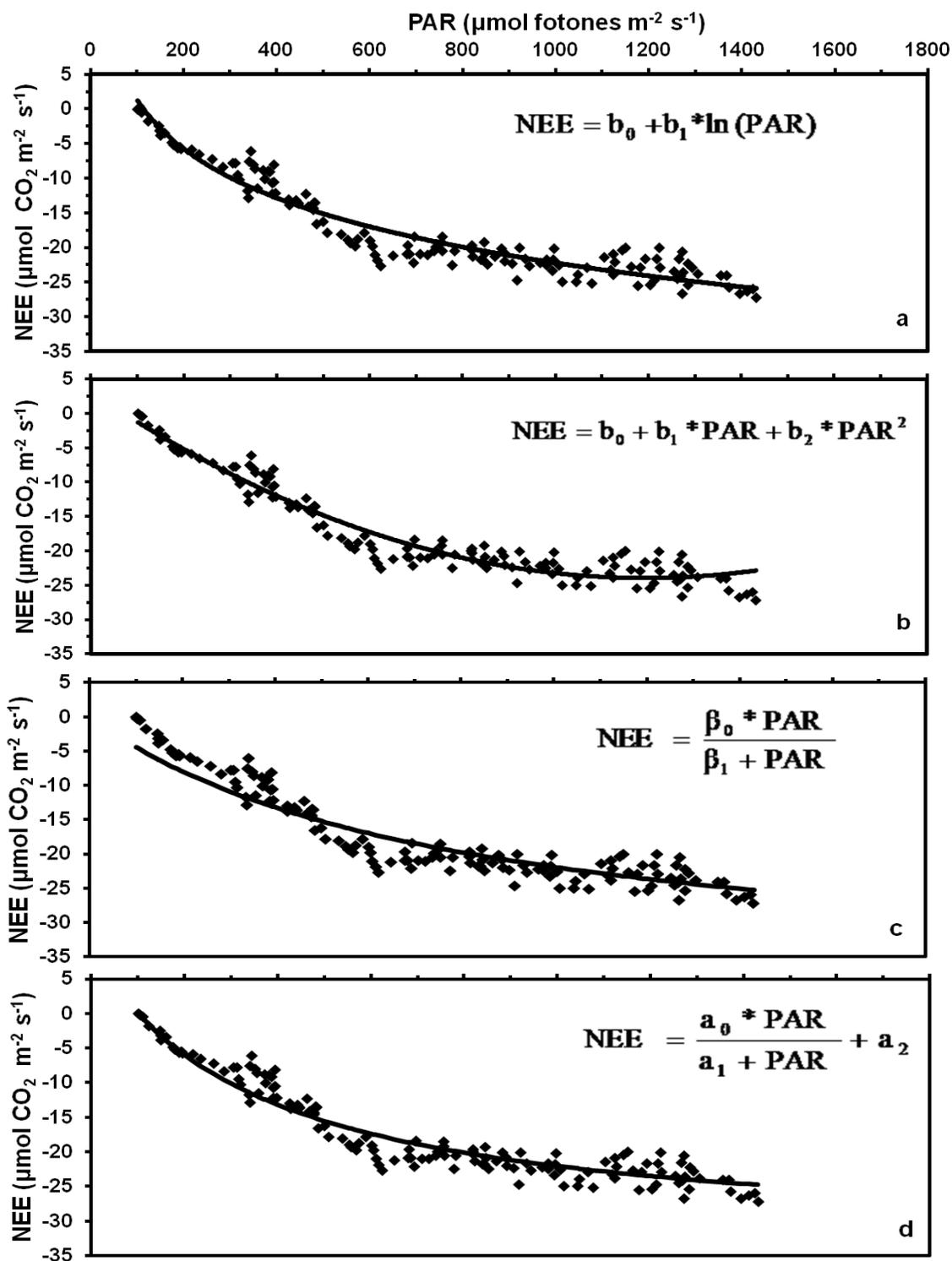


Figura 4.4. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs PAR entre el 23 de octubre y el 18 de noviembre de 2008 en un cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas, México). a) Logarítmico, b) Polinomial de segundo orden, c) Hiperbólico-rectangular, d) Hiperbólico.

Cuadro 4.1. Parámetros de regresión generados para cada uno de los modelos evaluados en cada superficie vegetal en condiciones diurnas durante el año 2008.

Superficie vegetal	Modelo	Periodo	P ₀	P ₁	P ₂	
Caña de Azúcar Xicoténcatl, Tamaulipas México	RL_ML	7-23 oct	49.920	-10.500	X	
		23 oct-18 nov	48.573	-10.250	X	
	RL_MP2	7-23 oct	3.040	-0.044	1.709E ⁻⁵	
		23 oct-18 nov	3.103	-0.045	1.901E ⁻⁵	
	RNL_MHR	7-23 oct	-39.623	781.134	X	
		23 oct-18 nov	-39.000	780.000	X	
	RNL_MH	7-23 oct	-43.324	377.834	8.837	
		23 oct-18 nov	-42.594	356.633	9.331	
	Nogal Pecanero Zaragoza, Coahuila México	RL_ML	21 abr-23 may	29.959	-6.075	X
			24 may-5 jun	42.07	-8.09	X
		RL_MP2	21 abr-23 may	-0.087	-0.017	4.563E ⁻⁶
			24 may-5 jun	0.347	-0.016	2.317E ⁻⁶
RNL_MHR		21 abr-23 may	-20.413	691.964	X	
		24 may-5 jun	-24.058	751.305	X	
RNL_MH		21 abr-23 may	-26.453	750.728	3.046	
		24 may-5 jun	-31.018	741.964	4.003	

1. RL_ML = modelo logarítmico
2. RL_MP2 = modelo polinomial de segundo orden
3. RNL_MHR = modelo hiperbólico-rectangular
4. RNL_MH = modelo hiperbólico

Los parámetros de los modelos 1 y 2 se obtuvieron con un procedimiento de regresión lineal. Los parámetros de 3 y 4, mediante un procedimiento de regresión no lineal.

Huerta de Nogal Pecanero

Al igual que en el cultivo caña de azúcar, con los cuatro modelos evaluados se observó una buena estimación de la tasa de NEE sobre el dosel de los árboles de nogal, en función de los valores de PAR absorbida por la vegetación (Figuras 4.5 y 4.6). Como era de esperarse los valores de los parámetros de regresión (Cuadro 4.1) fueron diferentes a los obtenidos en la caña de azúcar, esto debido a las diferencias en el dosel de la vegetación y en las condiciones climáticas entre las dos localidades. De acuerdo con el modelo hiperbólico-rectangular la capacidad fotosintética máxima del ecosistema fue de 20.413 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante el periodo abril-mayo (Cuadro 4.1) y para el segundo periodo de evaluación (mayo-junio) fue 24.058 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que el nivel de la PAR a la tasa media de fotosíntesis fue 691.964 y 751.305 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, para ambos periodos, respectivamente (Cuadro 4.1). Por otra parte, el modelo hiperbólico indicó que, para el primer periodo de evaluación (Cuadro 4.1), la respiración promedio del ecosistema fue 3.046 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; la máxima capacidad fotosintética promedio 26.453 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, mientras que la eficiencia del uso de la luz fue 0.035 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Para el segundo periodo, comprendido entre mayo y junio (Cuadro 2), los valores obtenidos con el modelo RNL_MH fueron: máxima capacidad fotosintética (31.018 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), eficiencia del uso de la luz (0.042 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y respiración (4.003 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

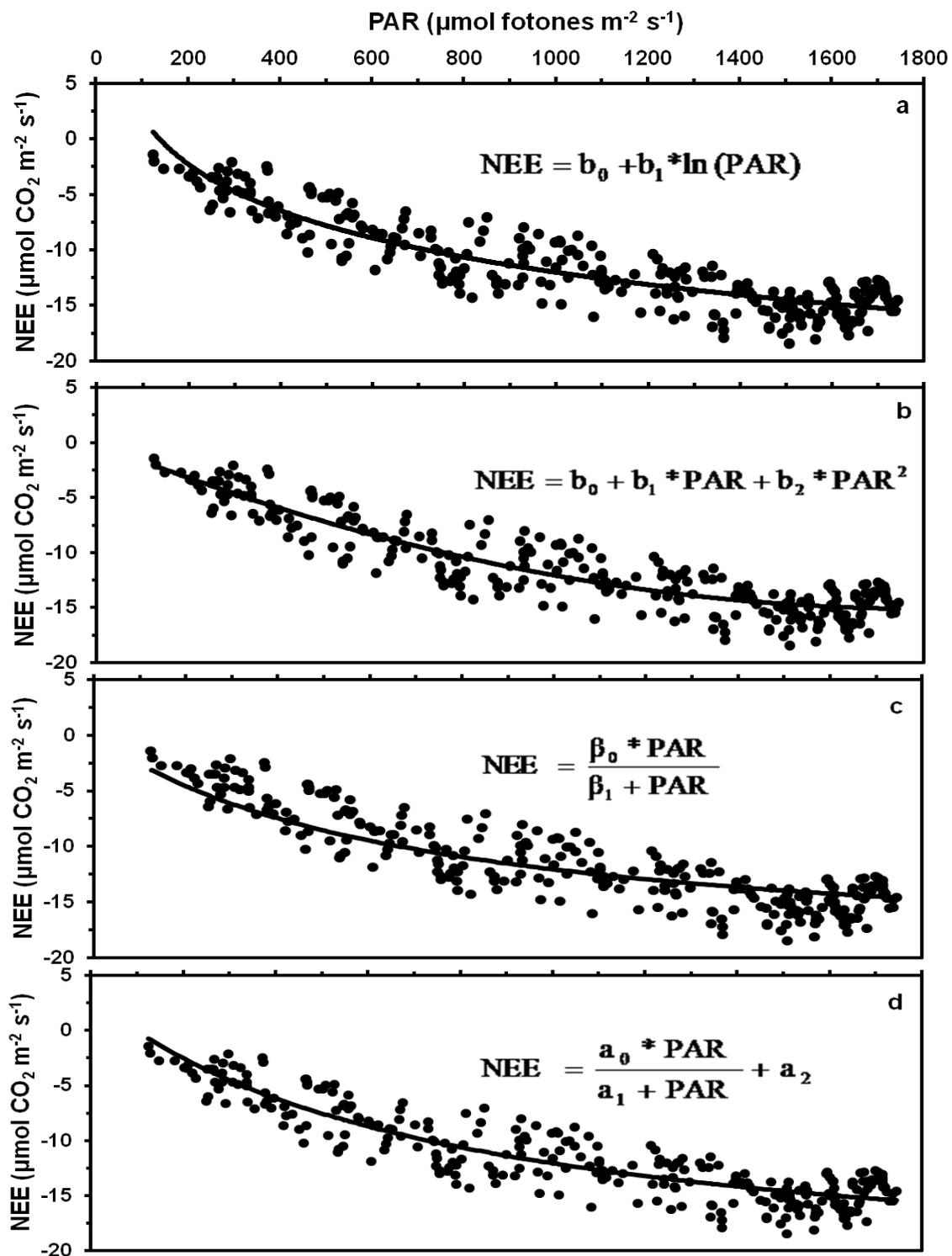


Figura 4.5. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs PAR del 21 de abril al 23 de mayo de 2008 en una huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila, México). a) Logarítmico, b) Polinomial de segundo orden, c) Hiperbólico-rectangular, d) Hiperbólico.

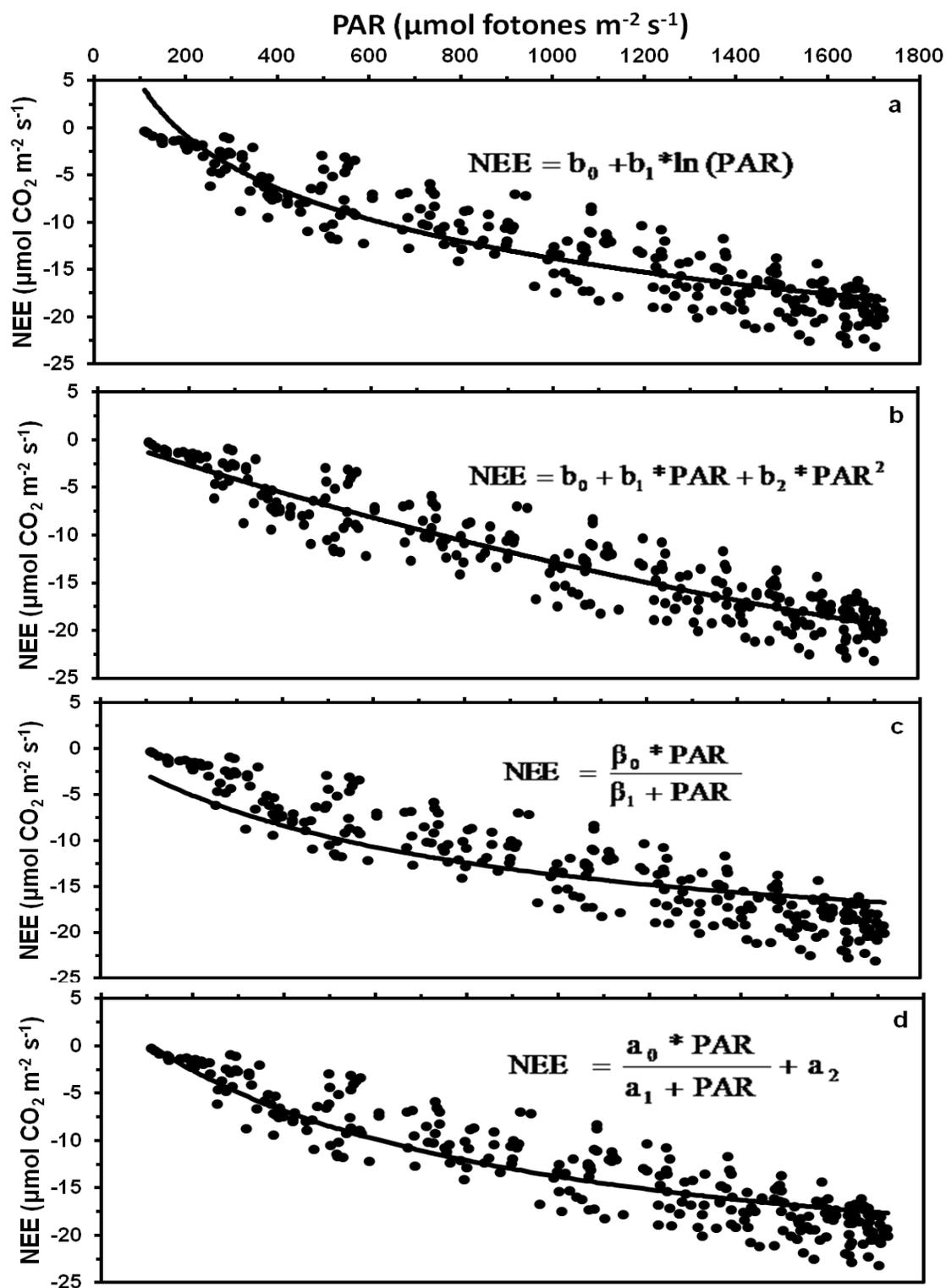


Figura 4.6. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs PAR del 24 de mayo al 5 de junio de 2008 en una huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila, México). a) Logarítmico, b) Polinomial de segundo orden, c) Hiperbólico-rectangular, d) Hiperbólico.

Ecuaciones de Ajuste para Estimar el Intercambio Neto de CO₂ del Ecosistema Vegetal en Función de la Temperatura del Suelo Bajo Condiciones Nocturnas

Cultivo de Caña de Azúcar

El ajuste de los tres modelos evaluados a los datos observados de NEE en función de la temperatura del suelo (T_s) en condiciones nocturnas, se muestra en la Figura 4.7. El modelo de Eyring (RNL_ME) tiene dos parámetros de regresión σ_0 y σ_1 (Ecuación 10), que se interpretan como la entalpía y la entropía del ecosistema, respectivamente. Ambos se combinan para dar lugar a la energía de activación o energía libre ΔG^{++} (Ecuación 11), la cual es la cantidad de energía que las moléculas deben poseer a una temperatura determinada para alcanzar el estado activado, llamado “estado de transición” en el que existe la mayor probabilidad de que se produzca una reacción química que generará un producto. La entalpía (ΔH^{++}) se define como el cambio de calor a presión constante y que el ecosistema puede intercambiar con su entorno, mientras que la entropía (ΔS^{++}) es una magnitud que describe la cantidad de energía disponible, dependiente de la temperatura $T\Delta S^{++}$, que el sistema transforma en energía no útil (Koolman y Röhm, 2004). Los ecosistemas son sistemas termodinámicamente abiertos y la energía interna de los mismos está determinado por un balance entre la energía solar incidente, la energía incorporada al flujo a través de las cadenas alimenticias y la energía disipada al exterior, en forma de calor (Díaz, 1998). Los sistemas tienden espontáneamente a aumentar su entropía, su desorden, lo cual reduce la

capacidad de realizar trabajo (entalpía). Para reducir la entropía se debe aportar trabajo, por ello los sistemas biológicos dependen de una entrada continua de energía que balancee la tendencia natural al desorden con lo que permita reducir su entropía y aumentar su capacidad de realizar trabajo (Paruelo y Batista, 2007). Sin estas transformaciones de energía la vida no sería posible (Paruelo y Batista, 2007). Según el modelo de Eyring (Figura 4.7a), para esta superficie vegetal y su estado de crecimiento, la energía disponible en el ecosistema para realizar trabajo (entalpía) fue $79\,273.923\text{ J mol}^{-1}$ y la entropía de $147.951\text{ J mol}^{-1}\text{ K}^{-1}$. Bajo estas condiciones y valores constantes, se puede demostrar que a medida que la temperatura aumenta, la energía de activación disminuye. La reducción de la energía de activación significa que un mayor número de moléculas tienen la energía necesaria para alcanzar el estado de transición, entonces la velocidad de reacción aumenta (Berg *et al.*, 2008) y por consecuencia un mayor flujo de CO_2 , producto de la respiración de los microorganismo del suelo y de las plantas (Janssens y Pilegaard, 2003).

Los parámetros de regresión (Cuadro 4.2) estimados al aplicar el modelo de Lloyd-Taylor (RNL_MLT) (Figura 4.7b), sobre los datos observados, indicaron que la tasa promedio de respiración del ecosistema a una temperatura de 10°C fue $0.600\text{ }\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$. El parámetro relacionado con la energía de activación, indicó que la energía mínima necesaria para que se produzca una reacción química en el suelo fue $519.425\text{ J mol}^{-1}$, es decir este valor representa la energía mínima requerida para que se lleve a cabo la actividad biológica de los microorganismos del suelo y de las plantas (respiración del ecosistema). De

igual forma, con el modelo de van't Hoff (RNL_MVH) también se obtuvo una buena estimación de los flujos de CO₂ durante la noche (Figura 4.7c) y a través de sus parámetros (Cuadro 4.2) estimó que a una temperatura de referencia de 24 °C, la respiración promedio del ecosistema fue 3.851 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹. Para el periodo de estudio, la temperatura del sitio fluctuó entre 22 y 26 °C, por lo que la temperatura de referencia (24 °C) correspondió al valor medio de este rango. El otro parámetro de esta función es el coeficiente térmico para las velocidades de reacción (Q₁₀), el cual es una medida de la sensibilidad de los procesos químicos a la temperatura. La regla de van't Hoff indica que un aumento de temperatura de 10 °C duplica la velocidad de reacción (van't Hoff, 1898), lo cual nos llevaría a usar de forma universal, un valor constante de Q₁₀ igual a 2, para todas las reacciones y diversos ecosistemas. No obstante, en este estudio para esta época, el modelo de la función de van't Hoff estimó un valor de Q₁₀ de 3.0947, lo que indica que por cada incremento de 10 °C en la temperatura del suelo, el flujo respiratorio de CO₂ durante la noche se triplicaría. Estos resultados se atribuyen a que el valor de Q₁₀ para estos procesos no solo es función de la temperatura sino también de la composición de la biota edáfica y otros factores como la humedad, la composición del suelo y las condiciones de lluvia (Feng *et al.*, 2009; Zou *et al.*, 2006).

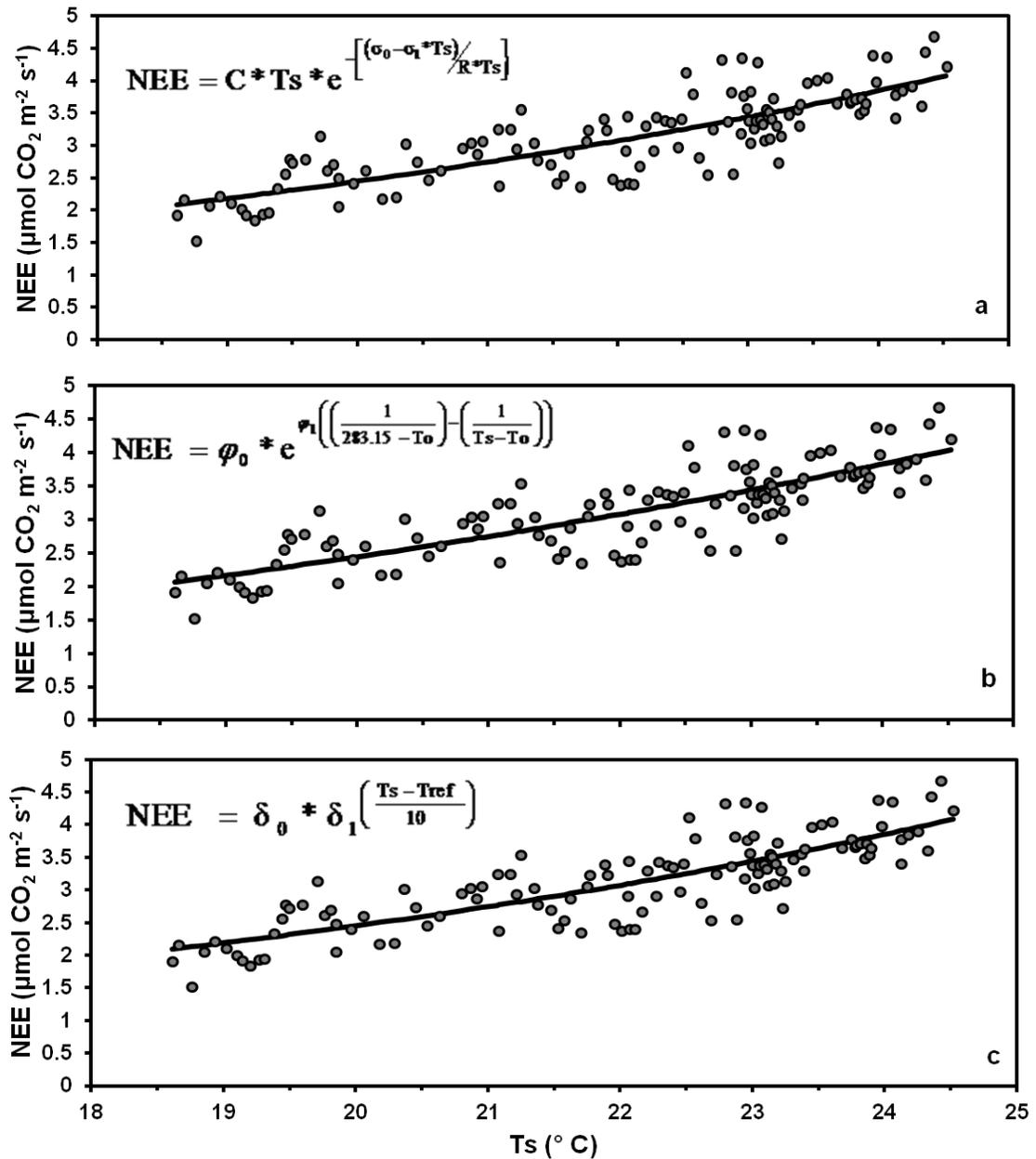


Figura 4.7. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs Ts del 7 de octubre al 18 de noviembre de 2008 en cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas, México). a) Función de Eyring, b) Función de Lloyd-Taylor, c) Función de van't Hoff.

Cuadro 4.2. Parámetros de regresión generados con los modelos evaluados para cada sitio en condiciones nocturnas durante el 2008.

Sitio	Modelo	Periodo	P ₀	P ₁
Caña de Azúcar Xicoténcatl, Tamaulipas México	RNL_ME	7 Oct-18 Nov	79273.923	147.951
	RNL_MLT	7 Oct-18 Nov	0.600	519.425
Nogal Pecanero Zaragoza, Coahuila México	RNL_MVH	7 Oct-18 Nov	3.851	3.0947
	RNL_ME	21 Abr-23 May	101800.780	221.912
		24 May-5 Jun	76719.549	137.832
	RNL_MLT	21 Abr-23 May	0.233	724.276
24 May-5 Jun		0.410	571.706	
RNL_MVH	21 Abr-23 May	3.080	4.064	
	24 May-5 Jun	3.217	2.865	

1. RNL_ME = modelo de Eyring
2. RNL_MLT = modelo de Lloyd-Taylor
3. RNL_MVH = modelo de van't Hoff

Los parámetros de las ecuaciones se obtuvieron con un procedimiento de regresión no lineal.

Huerta de Nogal Pecanero

En las Figuras 4.8 y 4.9 se muestra el ajuste de los modelos evaluados a los valores observados sobre una huerta de nogal pecanero durante dos periodos de evaluación en condiciones nocturnas. Los parámetros de regresión del modelo de la función de Eyring indicaron que durante el primer periodo de evaluación (Figura 4.8a), la entalpía del ecosistema fue $101\,800.780\text{ J mol}^{-1}$ y la entropía $221.912\text{ J mol}^{-1}\text{ K}^{-1}$, mientras que para el segundo periodo (Figura 4.9a), los valores de los parámetros de regresión fueron $76\,719.549\text{ J mol}^{-1}$ y $137.832\text{ J mol}^{-1}\text{ K}^{-1}$, respectivamente. Con estos valores y de acuerdo a la ecuación 11 a medida que aumenta la temperatura, la energía de activación requerida disminuye y la velocidad de reacción es mayor, debido a que la barrera entre los reactivos y el producto es menor. Con la consideración anterior parecería lógico pensar que el aumento de la temperatura del suelo incrementa los procesos bioquímicos entre los que se encuentra la respiración o actividad biológica de los microorganismos del suelo. Sin embargo, es importante considerar que, prácticamente, todas las reacciones bioquímicas requieren ser catalizadas (Berg *et al.*, 2008; Peña *et al.*, 1988). Estos catalizadores biológicos se denominan enzimas y son en su totalidad moléculas de naturaleza proteica (Ceron y Melgarejo, 2005; Voet *et al.*, 2009). En general la velocidad de las reacciones enzimáticas aumenta hasta llegar a los 45°C , aproximadamente, después de esta temperatura la función catalítica de las enzimas disminuye, como consecuencia de la desnaturalización termal de las proteínas, cesando toda actividad alrededor de los 100°C (Blasco, 1970; Campbell y Smith, 1993).

El modelo de la función de Lloyd-Taylor considera que existe una relación exponencial decreciente entre la respiración y la energía de activación cuyo valor varía respecto a un factor inverso de la temperatura (Lloyd y Taylor, 1994). Según este modelo se estimó que a una temperatura de 10 °C la tasa promedio de respiración del ecosistema fue 0.233 y 0.410 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, para el primer y segundo periodo de evaluación, respectivamente (Cuadro 4.2). El otro parámetro del modelo interpretado como la energía de activación describe la relación entre la respiración del ecosistema con la temperatura. La Figura 4.8 muestra que las temperaturas entre abril y mayo, las mediciones de NEE se realizaron en un rango de 20 a 30 °C y la energía de activación estimada por el modelo Lloyd-Taylor fue 724.276 J mol⁻¹. Para el segundo periodo (Figura 4.9) las mediciones de NEE estuvieron en un rango de temperaturas más elevado (entre 24 y 31 °C) y la energía de activación estimada disminuyó su valor comparada a la estimada en el periodo anterior, siendo esta de 571.706 J mol⁻¹. La principal razón de esta disminución es el efecto de la temperatura sobre las reacciones enzimáticas, pues a medida que la temperatura aumenta, se incrementa la energía cinética de las moléculas, aumentando la velocidad de las reacciones y por consecuencia la energía de activación disminuye (Fernández y Johnston, 2006; Lloyd y Taylor, 1994).

El modelo de van't Hoff requiere de una temperatura de referencia, que para el rango de fluctuaciones de temperatura observados en este estudio, se estableció un valor de 24 C°. Para estas condiciones de vegetación y etapa de desarrollo, los parámetros de la expresión (14) indicaron que la tasa promedio

de respiración nocturna del ecosistema, a la temperatura de referencia establecida, fue 3.080 y 3.217 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el primer y segundo periodo de evaluación, respectivamente. La sensibilidad de la respiración a la temperatura (Q_{10}) varió entre periodos de evaluación. El Cuadro 4.2 muestra que el valor de Q_{10} para el primer periodo es más alto ($Q_{10} = 4.064$), que el estimado para el segundo periodo ($Q_{10} = 2.865$). Estudios previos han reportado que existe una relación negativa entre el valor del coeficiente Q_{10} y la temperatura del suelo, es decir a medida que la temperatura del suelo aumenta, el valor de Q_{10} decrece (Qi *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2010; Xu y Qi, 2001; Zheng *et al.*, 2009). En este estudio también se encontró que el valor más alto de Q_{10} se observó en el primer periodo (21 de abril al 23 de mayo) donde la mayoría de las mediciones estuvieron en un rango menor de temperaturas. Por otra parte, los valores de Q_{10} reportados en esta investigación, están dentro del rango reportado por Davidson *et al.* (1998) y Janssens *et al.* (2001) quienes encontraron que el valor de Q_{10} para ecosistemas forestales de Europa y Norteamérica está entre 2.0 y 6.3 y los reportados por Schaefer *et al.* (2009) para un bosque subtropical de China ($2.6 < Q_{10} < 4.2$) pero mayores a los valores encontrados por Zheng *et al.* (2009) para diferentes ecosistemas de cultivo ($1.67 < Q_{10} < 2.14$).

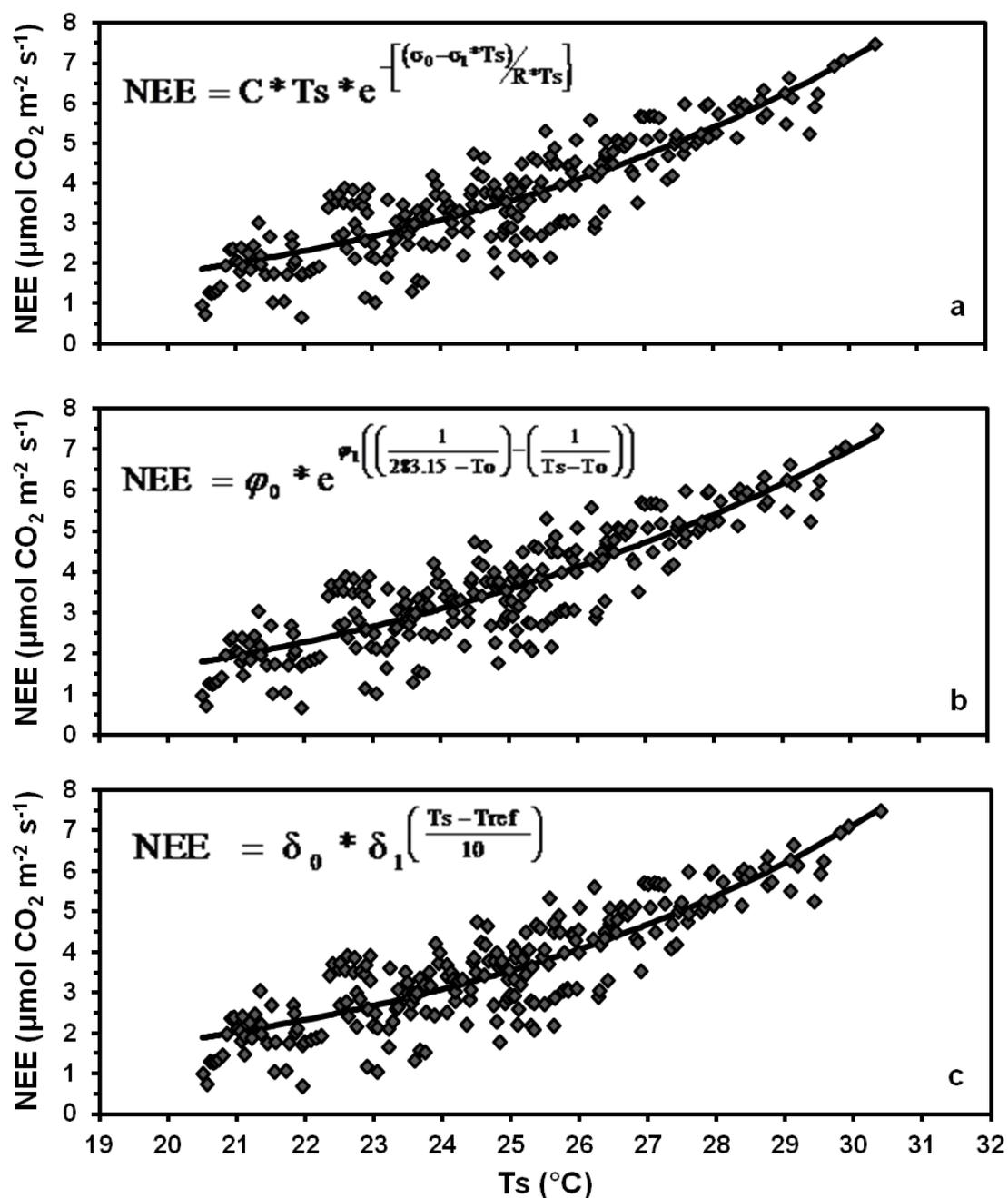


Figura 4.8. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs Ts del 21 de abril al 23 de mayo de 2008 en una huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila, México). a) Función de Eyring, b) Función de Lloyd-Taylor, c) Función de van't Hoff.

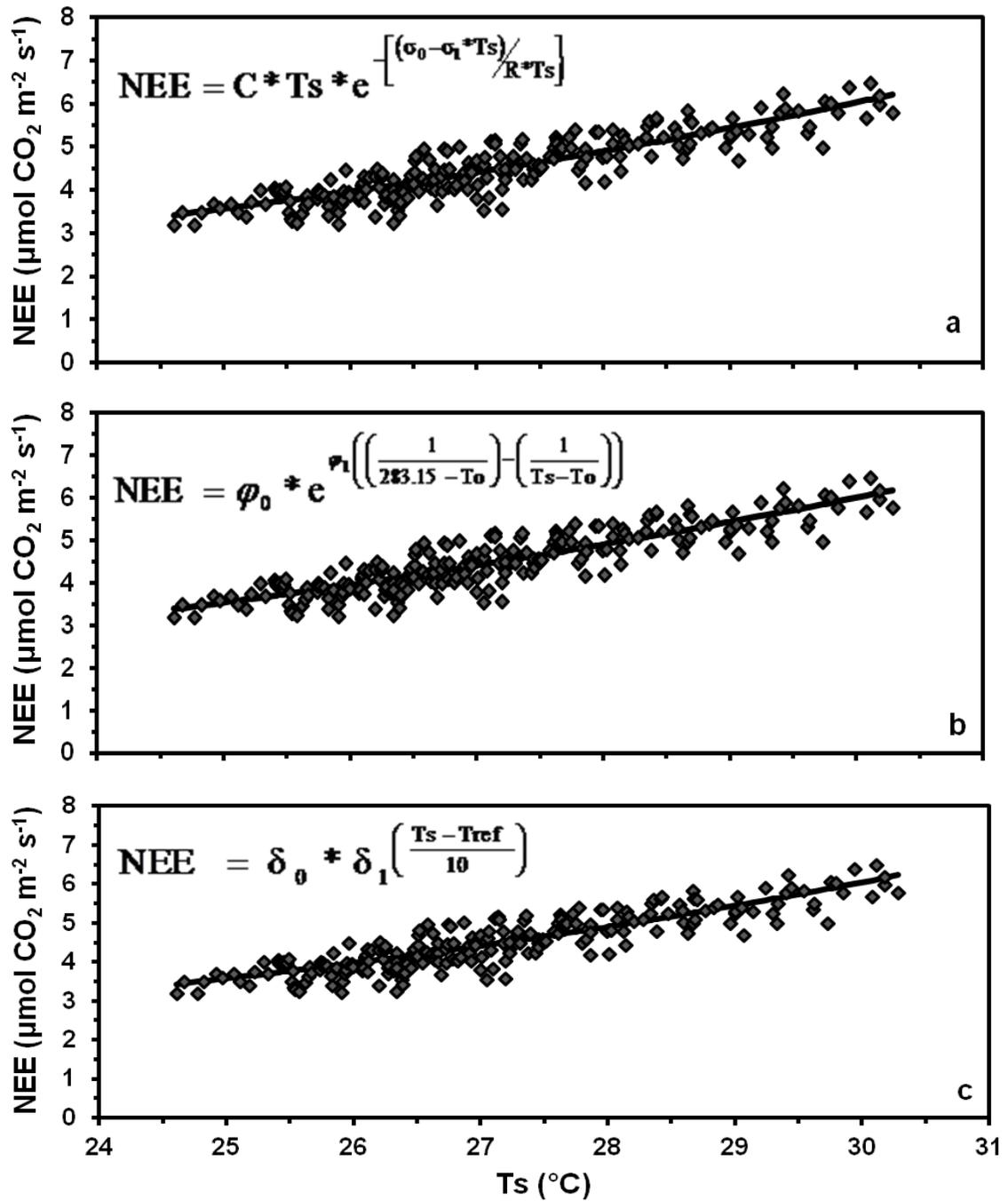


Figura 4.9. Ajuste de los modelos de regresión a la relación NEE vs Ts del 24 de mayo al 5 de junio de 2008 en una huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila, México). a) Función de Eyring, b) Función de Lloyd-Taylor, c) Función de van't Hoff.

Validación de los Modelos para Estimar Datos Faltantes de Intercambio Neto de CO₂ de las Superficies Vegetales

Validación de los Modelos para Condiciones Diurnas

De acuerdo al análisis estadístico, el ajuste a los datos observados de los cuatro modelos evaluados fue similar para ambos sitios (Cuadro 4.3). El coeficiente de determinación (R^2) entre los valores observados y los estimados para los diferentes modelos estuvo entre 0.906 y 0.933, en el agroecosistema de la caña de azúcar, mientras que para el de los árboles de nogal pecanero, estuvieron entre 0.820 y 0.865, mostrando que el ajuste de los modelos a los datos observados fue adecuado.

Para el cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas) los valores de R^2 fueron mayores de 0.90 indicando que, por lo menos, el 90 % de la variación total de los flujos observados o medidos fueron predichos por los modelos evaluados en este estudio. El valor más alto de R^2 , para este sitio se obtuvo con el modelo polinomial de segundo orden, con el cual se obtuvo un R^2 de 0.920 para el primer periodo y de 0.933 para el segundo, mientras que el valor más bajo se obtuvo con el modelo hiperbólico-rectangular el cual mostró valores de R^2 de 0.906 y 0.920, para cada uno de los periodos, respectivamente.

Por otra parte, para el cultivo de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila), los valores de R^2 fueron igual o mayores a 0.82, indicando que los modelos pudieron predecir al menos el 82 % de la variabilidad de los datos observados. Al igual que en la caña de azúcar, el modelo polinomial de segundo orden

mostró los valores más altos de coeficiente de determinación comparado a los otros modelos evaluados ($R^2= 0.829$ y 0.865 para el primer y segundo periodo de evaluación, respectivamente), mientras que el valor más bajo ($R^2= 0.820$ y 0.836 , respectivamente) fue obtenido con el modelo logarítmico.

Resultados similares, a los de este estudio, fueron reportados por Yang *et al.* (2011), en una estepa de China, donde el modelo hiperbólico predijo más del 89 % ($R^2 > 0.89$) de la variabilidad de los datos, pero fueron mejores que los reportados por Powell *et al.* (2006) quienes modelaron la relación NEE vs PAR entre un ecosistema de robles (*Quercus myrtifolia* W., *Quercus geminata* S., *Quercus chapmanii* S., *Serenoa repens* S.) y la atmósfera, mediante un modelo hiperbólico ($R^2 = 0.79$). Moffat *et al.*, (2007), evaluaron el ajuste de 15 técnicas mediante el valor de R^2 para lo cual establecieron cuatro grupos: “Muy bueno” ($R^2 > 0.85$), “Bueno” ($0.75 < R^2 \leq 0.85$), “Medio” ($0.5 < R^2 \leq 0.75$) y “Bajo” ($R^2 \leq 0.5$). De acuerdo a esta clasificación, los resultados obtenidos, en el cultivo de la caña de azúcar, los modelos obtuvieron muy buenos ajustes a los datos observados y para el caso del cultivo de nogal pecanero, los ajustes se consideran buenos. Sin embargo, el valor del coeficiente de determinación (R^2) interpretado, generalmente, como un indicador de bondad de ajuste puede ser inadecuado, debido a que el R^2 aumenta siempre su valor al aumentar el número de variables predictoras sean estas relevantes o no (Ritter *et al.*, 2011), lo cual queda demostrado con los resultados obtenidos, ya que se observa que los modelos que cuentan con tres parámetros de regresión tienen un coeficiente de determinación mayor comparado con los modelos que solo tienen dos.

Como consecuencia de esto, se incluyeron otros parámetros de validación para verificar la bondad de las estimaciones, mediante el análisis de los errores de predicción de los modelos evaluados. Este análisis se cuantificó en términos de las unidades de la variable calculada ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) mediante la raíz del error cuadrático medio (RMSE) y el error medio absoluto (MAE).

En el cuadro 4.3 se concentran los resultados de los errores producidos por cada modelo. Los resultados provenientes de estos análisis concuerdan con los obtenidos con el coeficiente de determinación, debido a que se observó que los errores menores correspondieron al modelo RL_MP2 y que el mayor error fue causado por el modelo RNL_MHR, en ambos cultivos. Los dos modelos restantes tienen valores intermedios, aunque es importante destacar que el modelo hiperbólico (RNL_MH) es ligeramente menor al modelo polinomial de segundo orden. Estos resultados muestran que los modelos evaluados, en este estudio, tuvieron mejores ajustes que los reportados por Moffat *et al.* (2007) quienes compararon 15 técnicas en sitios de Europa, incluyendo métodos de regresión no lineal, y reportaron valores promedios de RMSE entre 3.24 y 3.54 para los métodos basados en regresión no lineal y un rango de 2.82 a 4.76 para todas las técnicas evaluadas. Estos resultados, también, fueron mejores que los obtenidos por Ooba *et al.* (2006) quienes compararon tres métodos (redes neuronales artificiales, red neuronal genético y regresión no lineal) y reportaron valores de RMSE de 4.97 y 5.17 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el método basado en regresión no lineal.

Cuadro 4.3. Coeficiente de determinación (R^2), raíz del error cuadrático medio (RMSE) y error medio absoluto (MAE) entre los valores observados y los estimados por cuatro modelos para condiciones diurnas en dos sitios durante el 2008.

Superficie vegetal	Modelo	Periodo	R^2	RMSE	MAE	
Caña de azúcar Xicoténcatl, Tamaulipas México	RNL_MH	7-23 oct	0.915	2.357	1.892	
		23 Oct-18 nov	0.932	1.878	1.461	
	RNL_MHR	7-23 oct	0.906	2.743	2.332	
		23 Oct-18 nov	0.920	2.274	1.868	
	RL_ML	7-23 oct	0.908	2.390	1.903	
		23 Oct-18 nov	0.924	1.933	1.504	
	RL_MP2	7-23 oct	0.920	2.224	1.767	
		23 Oct-18 nov	0.933	1.823	1.767	
	Nogal Pecanero Zaragoza, Coahuila México	RNL_MH	21 Abr-23 may	0.826	1.703	1.412
			24 May-5 jun	0.844	2.465	1.955
RNL_MHR		21 Abr-23 may	0.825	1.891	1.557	
		24 May-5 jun	0.843	3.003	2.497	
RL_ML		21 Abr-23 may	0.820	1.730	1.441	
		24 May-5 jun	0.836	2.432	1.954	
RL_MP2		21 Abr-23 may	0.829	1.687	1.387	
		24 May-5 jun	0.865	2.204	1.793	

- RNL_MH = modelo hiperbólico
- RNL_MHR = modelo hiperbólico rectangular
- RL_ML = modelo logarítmico
- RL_MP2 = modelo polinomial de segundo orden

En general, de los cuatro modelos evaluados para condiciones diurnas, el modelo polinomial de segundo orden (RL_MP2), fue ligeramente mejor de acuerdo con la evaluación estadística para ambos cultivos, mostrando los menores errores residuales, los mayores coeficientes de determinación, indicando así el mejor ajuste a los datos del presente estudio (Cuadro 4.3).

Para una mayor certeza en la recomendación de un determinado modelo, es necesario aplicar un análisis de extremos, es decir cuál sería el valor de la variable estimada frente a valores fuera del rango de los datos observados. Al respecto, se determinó que el modelo polinomial de segundo orden no sería la mejor opción, ya que para valores mayores de PAR (aproximadamente $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), el valor de NEE estimado con este modelo, decrece (Figura 4.10). Esto no es factible ya que a valores mayores de PAR, la tasa de NEE tiende a ser estable pero no decrece (Arain y Restrepo-Coupe, 2005; Schedlbauer *et al.*, 2010; Strilesky y Humphreys, 2012; Wang *et al.*, 2010; Zermeño-González *et al.*, 2012). Basándose en este análisis y a los resultados obtenidos, el modelo hiperbólico (RNL_MH) presenta la mejor tendencia de todos los modelos evaluados ya que muestra estabilidad a valores altos de PAR además de que sus parámetros de regresión pueden interpretarse ecofisiológicamente, y su precisión solo fue ligeramente menor que la del modelo polinomial de segundo orden.

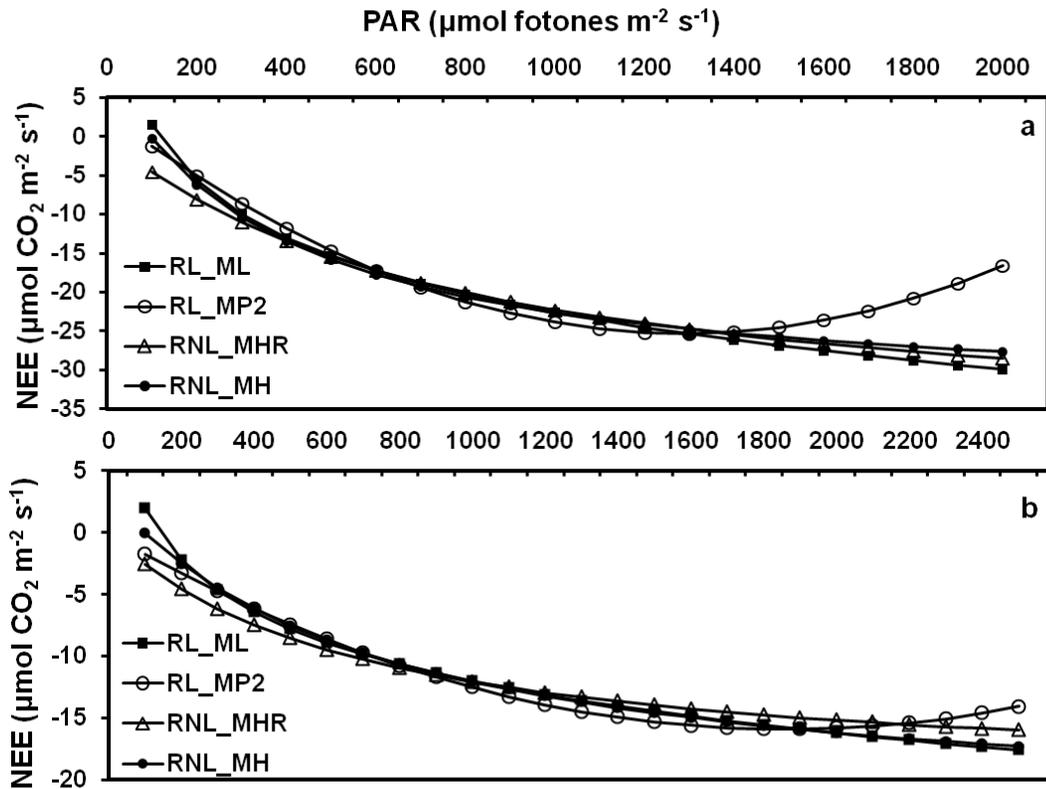


Figura 4.10. Análisis de extremos sobre el funcionamiento de los modelos para condiciones diurnas evaluados en diferentes agroecosistemas de México. a) Cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas), b) Huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila).

Validación de los Modelos para Condiciones Nocturnas

La validación estadística de los modelos evaluados para condiciones nocturnas indicó que hubo un ajuste muy similar, entre ellos (Cuadro 4.4). El coeficiente de determinación fue menor con respecto a los modelos para condiciones diurnas. Esto se atribuye a la alta dispersión de los datos debida a que en los periodos nocturnos se tiene una fuerte estabilidad atmosférica que impide una mezcla adecuada del aire (intercambios turbulentos) y por ello, con el método de la covarianza eddy se tiene una gran dificultad para obtener los valores de flujo nocturnos de CO₂ (Baldocchi *et al.*, 1997; Serrano-Ortiz *et al.*, 2006).

El coeficiente de determinación (R^2) indica que los tres modelos predijeron 67 % de la variabilidad de los datos medidos de NEE sobre el dosel de la caña de azúcar en el sitio de Xicoténcatl. Sobre el dosel del nogal pecanero en el sitio de Zaragoza, el valor de R^2 se incrementó, ya que los modelos predijeron la variabilidad de las mediciones un 75 y 77 % para el primer y segundo periodo de evaluación, respectivamente. Estudios realizados por Moureaux *et al.* (2006), reportaron un R^2 de 0.74 entre las estimaciones hechas con el modelo de Lloyd-Taylor y las mediciones realizadas sobre un cultivo de remolacha azucarera (*Beta vulgaris* L.). En el mismo contexto, mediciones hechas en tres sitios de Dinamarca (Herbst *et al.*, 2011) reportaron que el modelo de Lloyd-Taylor predijo el 48, 46 y el 39% de la variabilidad de los valores observados en una zona agrícola con cebada de invierno (*Hordeum vulgare* L.), en un bosque de abetos (*Picea abies* L.) y en un pastizal húmedo, respectivamente. La

evaluación de los modelos en la presente investigación, mostraron un mejor ajuste que los estudios mencionados anteriormente, pero presentaron menor ajuste que los reportados por Chen *et al.* (2010) con una variante del modelo de la función de van't Hoff ($0.854 \leq R^2 \leq 0.950$) en dos ecosistemas de bosques subalpinos de China.

El análisis de los errores en las predicciones de los modelos mostró que estos fueron, de la misma magnitud lo que indicó que la precisión de los modelos fue aproximadamente igual, tanto en el sitio de Xicoténcatl (caña de azúcar) como en Zaragoza (nogal pecanero). Cuanto menor es el error, mejor se considera la estimación realizada, es decir si las estimaciones del modelo coincidieran con la realidad el valor de los errores sería cero y si la magnitud de los errores aumenta la precisión del modelo disminuye y viceversa. En este sentido, los valores reportados en el Cuadro 4.4 para el cultivo de nogal pecanero, muestran que la magnitud de los errores para el segundo periodo disminuyó un 49% con respecto al primer periodo, lo cual no se puede atribuir a que mejoró la precisión de los modelos sino más bien, a que se observó una dispersión de los valores observados más reducida (Figuras 4.8 y 4.9). Los resultados obtenidos en este trabajo tuvieron errores más reducidos a los obtenidos por Moffat *et al.* (2007) ya que la magnitud de los errores es menor comparado con los que ellos reportan ($1.79 \leq RMSE \leq 1.86$) para los métodos de regresión no lineal durante la noche y un rango de 1.75 a 2.36 para las 15 técnicas evaluadas.

Cuadro 4.4. Coeficiente de determinación (R^2), raíz del error cuadrático medio (RMSE) y error medio absoluto (MAE) entre los valores observados y los estimados por tres modelos para condiciones nocturnas en dos sitios durante el 2008.

Superficie vegetal	Modelo	Periodo	R^2	RMSE	MAE
Caña de Azúcar Xicoténcatl, Tamaulipas México	RNL_ME	7 Oct-18 Nov	0.675	0.380	0.305
	RNL_MLT	7 Oct-18 Nov	0.674	0.380	0.304
	RNL_MVH	7 Oct-18 Nov	0.675	0.380	0.305
Nogal Pecanero Zaragoza, Coahuila México	RNL_ME	21 Abr-23 May	0.751	0.693	0.552
		24 May-5 Jun	0.777	0.340	0.271
	RNL_MLT	21 Abr-23 May	0.753	0.691	0.549
		24 May-5 Jun	0.778	0.339	0.271
	RNL_MVH	21 Abr-23 May	0.751	0.694	0.553
		24 May-5 Jun	0.776	0.339	0.271

- RNL_ME = modelo de Eyring
- RNL_MLT = modelo de Lloyd-Taylor
- RNL_MVH = modelo de Van 't Hoff

En general, el ajuste de los tres modelos evaluados sobre datos observados bajo condiciones nocturnas fue prácticamente igual, lo que sugiere que cualquiera de los tres modelos puede utilizarse en la estimación de datos faltantes de respiración, anticipando obtener resultados parecidos con cualquiera de ellos. Sin embargo, el análisis de extremos (Figura 4.11) mostró

que, en ambos sitios, el modelo de la función de van't Hoff (RNL_MVH) fue más sensible a temperaturas mayores de 32 °C, temperaturas que fácilmente se pueden observar en condiciones de campo (Tang *et al.*, 2003). De acuerdo a estas consideraciones, el modelo de la función de van't Hoff fue el mejor modelo para estimar datos faltantes de NEE para condiciones nocturnas además de su facilidad de implementación y la robustez de sus parámetros de regresión.

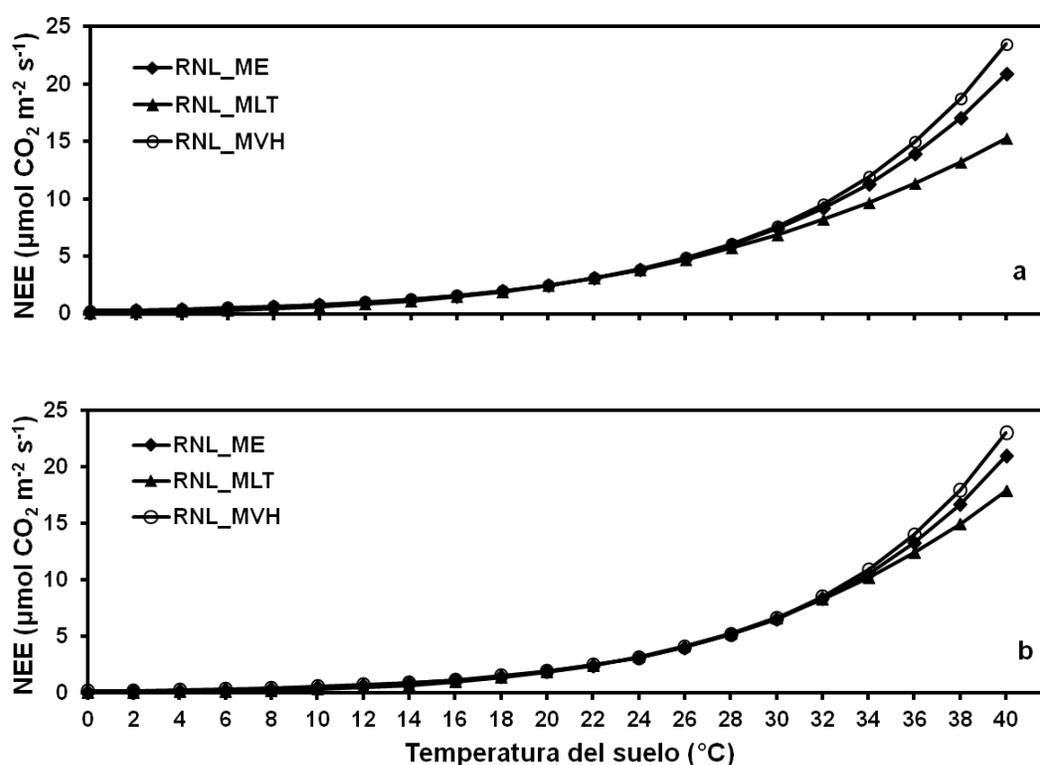


Figura 4.11. Análisis de extremos sobre el funcionamiento de los modelos para condiciones nocturnas evaluados en diferentes agroecosistemas de México. a) Cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas), b) Huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila).

Comparación de los Valores de NEE Observados y los Estimados con los Modelos de Regresión Seleccionados

A fin de ilustrar el comportamiento de la diferencia entre los datos observados y los estimados con los modelos seleccionados, se seleccionaron datos de cinco periodos, diurnos y nocturnos, para ambos ecosistemas vegetales.

Condiciones Diurnas

En la Figura 4.12 se muestra los valores de NEE observados (promedios de 30 min) y los estimados mediante el modelo seleccionado (hiperbólico) en condiciones diurnas. Se observa que los valores estimados con el modelo hiperbólico son bastante similares en el rango de variación, no sólo en su distribución sino también en magnitud, a los valores de NEE medidos instrumentalmente en ambos sitios.

En el agroecosistema de la caña de azúcar (Figura 4.12a) el valor integrado diurno promedio (09:00 a 18:30 hrs aproximadamente) del día del año 280 al 284, el NEE medido fue $555.865 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$, mientras que el NEE estimado con el modelo hiperbólico fue de $556.551 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$, la diferencia entre los datos medidos y los estimados fue de $0.686 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ equivalente a $0.008 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, que representó una sobreestimación promedio del modelo a los datos reales de sólo 0.123%.

Por su parte, en las mediciones realizadas en el agroecosistema de nogal pecanero, se observaron patrones similares a los observados en el cultivo de la

caña de azúcar (Figura 4.12b), la implementación del modelo se realizó entre el día 133 al 137, donde se obtuvo un valor integrado promedio (de 08:30 a 19:30 hrs aproximadamente) del NEE real o medido de $463.087 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ y un NEE estimado, para los mismos intervalos de tiempo, de $465.089 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$, la diferencia entre estos valores fue $2.002 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ (equivalente a $0.024 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), que significó una sobreestimación del modelo a los valores reales de 0.43%.

Los resultados de la prueba no paramétrica de Wilcoxon para muestras pareadas ($\alpha \leq 0.05$), para el agroecosistema de caña de azúcar, indicaron que hubo diferencia estadística entre las series estimadas y las observadas solo en uno de los días del periodo, esto ocurrió en el día 282 (Figura 4.12a), en el cual se observó una diferencia entre los valores integrados medidos y los estimados de 9.3%, diferencia que fue más alta comparada con los otros días del periodo, sin embargo, esto no afectó el rendimiento general promedio del modelo debido a que en los otros días la diferencia entre series fue menor, sin encontrarse diferencia estadística entre estas. Para el ecosistema con árboles de nogal pecanero, la prueba de Wilcoxon no mostró diferencia significativa entre series en ninguno de los días del periodo. Estos resultados, nuevamente, muestran que el modelo hiperbólico es una buena alternativa para estimar datos faltantes de NEE sobre superficies vegetales y bajo condiciones climáticas iguales o similares a los sitios considerados en este estudio.

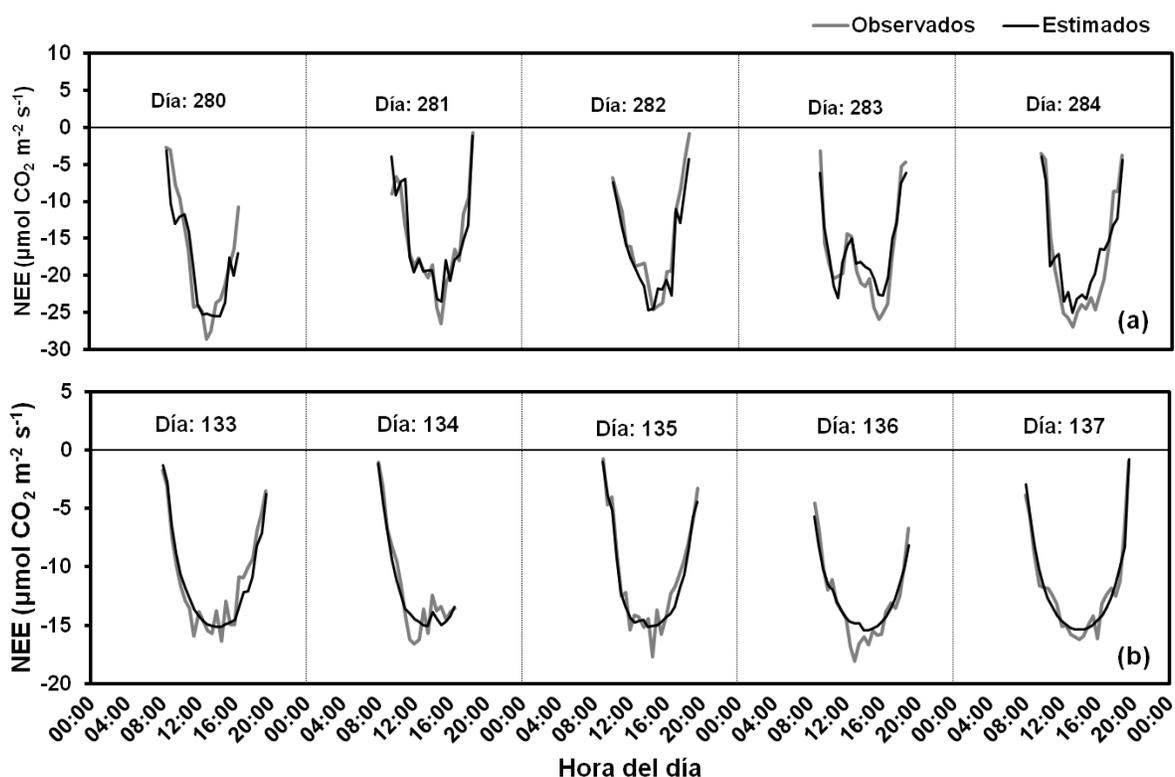


Figura 4.12. Valores diurnos de NEE observados y estimados con el modelo hiperbólico sobre diferentes ecosistemas vegetales de México durante 2008. a) Cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas), b) Huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila).

Condiciones Nocturnas

Para estimar los valores de NEE durante la noche se seleccionó el modelo de la función de van't Hoff, basándose en los criterios expuestos anteriormente en este estudio. La Figura 4.13 muestra los valores de NEE medidos (promedio de 30 min) con el método de la covarianza eddy y los estimados con el modelo de la función de van't Hoff, para los periodos nocturnos, en un intervalo de seis días. En ambas superficies vegetales, La capacidad del modelo para reproducir

la variabilidad de los valores de NEE observados fue menor durante las horas nocturnas, esto se atribuyó a que durante la noche las fluctuaciones de la temperatura fueron pequeñas y el modelo no pudo reproducir el alto grado de dispersión de los valores de NEE producto de la fuerte estabilidad atmosférica que impera en esas condiciones (Baldocchi *et al.*, 1997; Serrano-Ortiz *et al.*, 2006). No obstante, aunque los valores estimados y los observados no hayan mostrado una distribución similar entre ellos, si lo fueron en cuanto a magnitud. Los datos implementados en el ecosistema de caña de azúcar (Figura 4.13a) indicaron que el valor integrado de NEE observado promedio del día del año 280 al 285 (aproximadamente 18:30 a 8:30 hrs) fue $139.234 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ y el estimado con el modelo fue $139.195 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$, la diferencia entre estos valores fue $0.039 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$, equivalente a $0.0005 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y que representó una subestimación del modelo a los datos reales de sólo el 0.028%. Por su parte en el ecosistema de nogal pecanero (Figura 4.13b) la implementación del modelo se realizó entre los días del año 133 al 138 (20:00 a 08:00 hrs, aproximadamente) obteniéndose un valor integrado promedio de NEE observado de $201.600 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$ y un valor promedio estimado de $200.844 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$, la diferencia entre lo observado y lo estimado fue $0.756 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2}$, equivalente a $0.0091 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, lo cual implicó una subestimación del modelo a los valores reales de 0.37%.

La evaluación estadística mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon para muestras pareadas ($\alpha \leq 0.05$) sobre los datos de caña de azúcar mostró que los valores medidos de NEE fueron estadísticamente iguales a los valores

estimados con el modelo, en cuatro de los cinco periodos nocturnos en los que se realizó la comparación. La diferencia estadística se observó en el periodo comprendido entre el día 282 y 283, en el cual el modelo subestimó 5.55% a los valores observados de NEE (Figura 4.13a). Por otro lado, en el cultivo de nogal pecanero, también se encontró diferencia significativa solo en uno de los cinco periodos evaluados (día 133 y 134), donde se observó una subestimación del modelo a los valores medidos de NEE de 6.42%, lo cual puede apreciarse en la Figura 4.13b donde se observa a la serie de valores estimados (línea negra) más distante de los valores observados (línea gris) comparado con lo que se observa en los otros periodos nocturnos. Sin embargo, la diferencia estadística observada en uno de los cinco periodos, no afectó el desempeño general del modelo debido a que el valor integrado (promedio de los cinco periodos) obtenido con los datos del modelo fue muy cercano a los valores observados, en ambos ecosistemas vegetales. Con estas consideraciones se concluye que el modelo de van't Hoff puede ser utilizado para estimar datos faltantes de NEE sobre ecosistemas y bajo condiciones climáticas iguales o similares como las de los sitios considerados en este trabajo.

Los resultados de la presente investigación, en ambos ecosistemas, mostraron características similares a los reportados por Moffat *et al.* (2007) sobre un bosque de robles (*Quercus cerris* L.), quienes encontraron similitud en el rango de variación y en la distribución entre los valores diurnos observados y los estimados con el modelo hiperbólico-rectangular, pero en condiciones nocturnas con el modelo de Lloyd-Taylor sólo se pudo estimar valores,

aproximadamente igual a la media de la distribución real. Por su parte, Ito *et al.* (2007) también reportaron resultados con los mismos patrones sobre un bosque caducifolio de Japón compuesto principalmente por árboles de abedul (*Betula platyphylla* Sukaczew H. y *Betula ermanii* C.) y robles (*Quercus crispula* B.) con un modelo que simula el ciclo del carbono sobre el ecosistema.

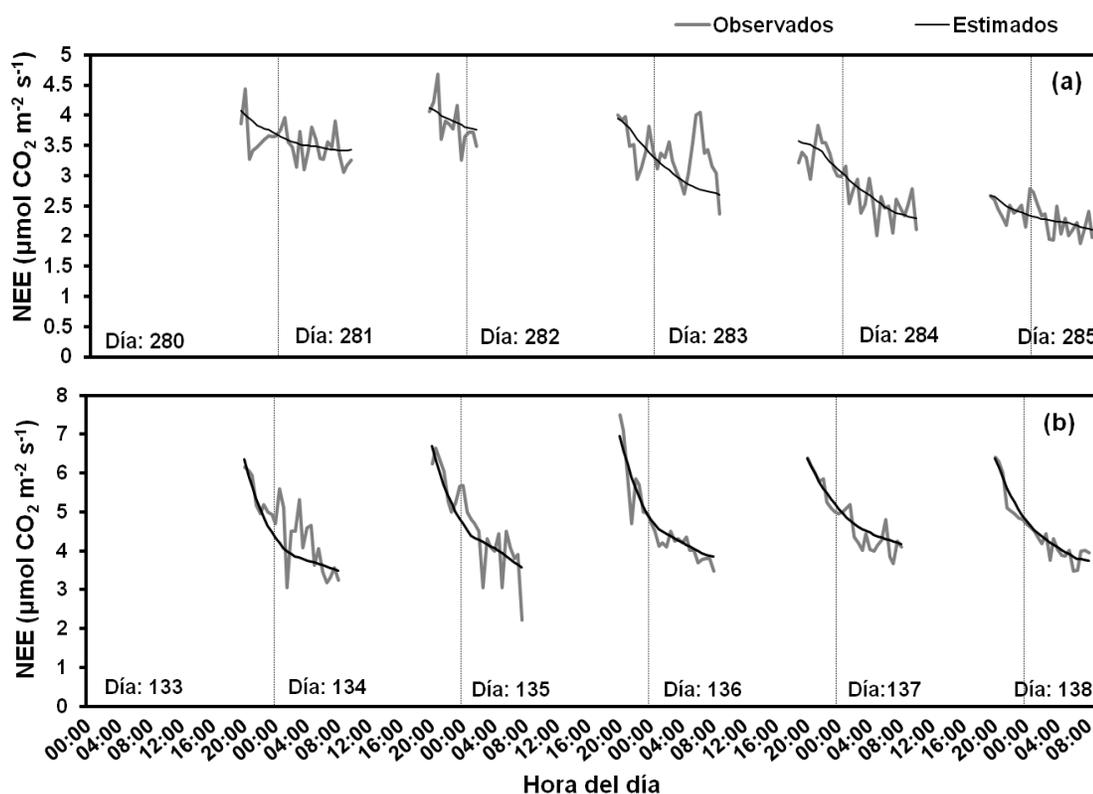


Figura 4.13. Valores nocturnos de NEE observados y estimados con el modelo van't Hoff sobre diferentes ecosistemas vegetales de México durante 2008. a) Cultivo de caña de azúcar (Xicoténcatl, Tamaulipas), b) Huerta de nogal pecanero (Zaragoza, Coahuila).

V. CONCLUSIONES

Con base a los resultados de esta evaluación, los mejores modelos para estimar datos faltantes de NEE en ecosistemas vegetales fueron el modelo hiperbólico para condiciones diurnas y el modelo de la función de van't Hoff para condiciones nocturnas ya que ambos modelos mostraron buena precisión y facilidad en la implementación.

El análisis de extremos indico que para condiciones diurnas el modelo hiperbólico tiene mayor estabilidad a la tasa de NEE a valores altos de PAR en los dos cultivos evaluados. Mientras que para condiciones nocturnas, el modelo de van't Hoff mostró mayor sensibilidad a la tasa de NEE a valores altos de temperatura del suelo

Se observó un desempeño menor en los modelos bajo condiciones nocturnas, que se puede atribuir más a los errores propios de las mediciones que a los atributos de los modelos.

VI. LITERATURA CITADA

- Arain M.A. and N. Restrepo-Coupe. 2005. Net ecosystem production in a temperate pine plantation in southeastern Canada. *Agricultural and Forest Meteorology* 128: 223-241.
- Aurela, M., A. Lohila, J.-P. Tuovinen, J. Hatakka, T. Riutta, T. Laurila. 2009. Carbon dioxide exchange on a northern boreal fen. *Boreal Environment Research* 14: 699-710.
- Baker, J.M. and T.J. Griffis. 2005. Examining strategies to improve the carbon balance of corn/soybean agriculture using eddy covariance and mass balance techniques. *Agricultural and Forest Meteorology* 128: 163–177.
- Balbontín-Nesvara, C., A. Calera-Belmonte, J. González-Piqueras, I. Campos-Rodríguez, M.L. López-González, E. Torres-Prieto. 2011. Comparación de los sistemas covarianza y relación de bowen en la evapotranspiración de un viñedo bajo clima semi-árido. *Agrociencia* 45: 87-103.
- 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: 1-14.
- Baldocchi, D.D., C.A. Vogel, B. Hall. 1997. Seasonal variation of carbon dioxide exchange rates above and below and boreal jack pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 83 (1-2): 147-170.
- Baldocchi, D.D., E. Falge, K. Wilson. 2001. A spectral analysis of biosphere–atmosphere trace gas flux densities and meteorological variables across hour to multi-year time scales. *Agricultural and Forest Meteorology* 107: 1-27.
- Barford, C.C., S.C. Wofsy, M.L. Goulden, J.W. Munger, P.E. Hammond, S.P. Urbanski, L. Hutyra, S.R. Saleska, D. Fitzjarrald, K. Moore. 2003. Factors controlling long- and short-term sequestration of atmospheric CO₂ in a mid-latitude forest. *Science* 294: 1688–1691.
- Barr, A.G., K. Morgenstern, T.A. Black, J.H. McCaughey, Z. Nesic. 2006. Surface energy balance closure by the eddy-covariance method above three boreal

- forest stands and implications for the measurement of the CO₂ flux. *Agricultural and Forest Meteorology* 140 (1-4): 322-337.
- Barr, A.G., T.A. Black, E.H. Hogg, N. Kljun, K. Morgenstern, Z. Nestic. 2004. Inter-annual variability in the leaf area index of a boreal aspen-hazelnut forest in relation to net ecosystem production. *Agricultural and Forest Meteorology* 126 (3-4): 237-255.
- Berg, J.M., J.L. Tynoczko. L. Stryer. 2008. Enzimas: conceptos básicos y cinética. *In: Bioquímica*. J.M. Macarulla (ed.) Reverté. Barcelona, España. pp: 205-240.
- Blasco, M. 1970. *Microbiología de suelos*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Turrialba, Costa Rica. 247 p.
- Braswell, B.H., W.J. Sacks, E. Linder, D.S. Schimel. 2005. Estimating diurnal to annual ecosystem parameters by synthesis of a carbon flux model with eddy covariance net ecosystem exchange observations. *Global Change Biology* 11: 335-355.
- Caldeira, K., M.G. Morgan, D. Baldocchi, P.G. Brewer, C.T.A. Chen, G.J. Nabuurs, N. Nakicenovic, G.P. Robertson. 2004. A portfolio of carbon management options. *In: Field, C.B., Raupach, M.R. (Eds.), The Global Carbon Cycle*. Island Press, Washington, DC, USA, pp. 103–109.
- Campbell P.N. and A.D. Smith. 1993. *Biochemistry illustrated: an illustrated summary of the subject for medical and other students of biochemistry*. Logman Singapore Publishers, Singapore, pp 335-378.
- Cerón, L. y L. Melgarejo. 2005. Enzimas en el suelo: Indicadores de salud y calidad. *Acta Biológica Colombiana* 10: 5-18.
- Chen, B. S. Liu, J. Ge, X. Chud. 2010. Annual and seasonal variations of Q₁₀ soil respiration in the sub-alpine forests of the Eastern Qinghai-Tibet, Plateau, China. *Soil Biology and Biochemistry* 42 (10): 1735-1742.
- Chen,W., T.A. Black, P. Yang, A.G. Barr,H.H. Neumann, Z. Nestic, M.D. Novak, J. Eley, R. Ketler,C. Cuenca. 1999. Effects of climatic variability on the annual carbon sequestration by a boreal aspen forest. *Global Change Biology* 5: 41–53.
- Davidson, E.A., E. Belk, R.D. Boone. 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology* 4:217–227.
- Davidson, E.A. and I.A. Janssens. 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440: 165-173.
- Desai, A.R., A.D. Richardson, A.M. Moffat, J. Kattge, D.Y. Hollinger, A. Barr, E. Falge, A. Noormets, D. Papale, M. Reichstein, V.J. Stauch. 2008. Cross-site

- evaluation of eddy covariance GPP and RE decomposition techniques. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 821–838.
- Desai, A.R., P.V. Bolstad, B.D. Cook, K.J. Davis, E.V. Carey. 2005. Comparing net ecosystem exchange of carbon dioxide between an old-growth and mature forest in the upper Midwest, USA. *Agricultural and Forest Meteorology* 128 (1-2): 33-55.
- Díaz, J.F. 1998. Aspectos termodinámicos de la estructuración de los ecosistemas. *Ciencia y Mar* 2 (5): 23-31
- Dolman, A.J., T.C. Maximov, E.J. Moors, A.P. Maximov, J.A. Elbers, A.V. Kononov, M.J. Waterloo, M.K. van der Molen. 2004. Net ecosystem exchange of carbon dioxide and water of far eastern Siberian Larch (*Larix cajanderii*) on permafrost. *Biogeosciences* 1: 133–146.
- Dragoni, D., H.P. Schmid, C.S.B. Grimmond, W. Loescher. 2007. Uncertainty of annual net ecosystem productivity estimated using eddy covariance flux measurements. *Journal of Geophysical Research* 112, D17102, doi:10.1029/2006JD008149.
- Eyring, H., 1935. The activated complex in chemical reactions. *Journal of Chemical Physics* 3:107–115.
- Falge, E., D.D. Baldocchi, R. Olson, P.M. Anthoni, M. Aubinet, C. Bernhofer, G. Burba, R. Ceulemans, R. Clement, A.J. Dolman, A. Granier, P. Gross, T. Grünwald, D.Y. Hollinger, N.O. Jensen, G.G. Katul, P. Keronen, A.S. Kowalski, C.T. Lai, B.E. Law, T.P. Meyers, J.B. Moncrieff, E.J. Moors, J.W. Munger, K. Pilegaard, Ü. Rannik, C. Rebmann, A.E. Suyker, J.D. Tenhunen, K. Tu, S.B. Verma, T. Vesala, K.B. Wilson, S.C. Wofsy. 2001. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 107: 43-69.
- Feng, W., X. Zou, D. Schaefer. 2009. Above- and belowground carbon inputs affect seasonal variations of soil microbial biomass in a subtropical monsoon forest of southwest China. *Soil Biology & Biochemistry* 41: 978–983.
- Fernández, G. y M. Johnston. 2006. Crecimiento y temperatura. *In: Fisiología Vegetal*. F.A. Squeo, L. Cardemil (eds). Ediciones Universidad de la Serena, La Serena, Chile 20: 28 p.
- Flanagan, L.B. and B.G. Johnson. 2005. Interacting effects of temperature, soil moisture and plant biomass production on ecosystem respiration in a northern temperate grassland. *Agricultural and Forest Meteorology* 130 (3): 237-253.
- González, A.F., A. Calle, J.L. Casanova, J.M. Cuevas. 2004. La actividad de la vegetación en la España peninsular se incremento un diecisiete por ciento durante el periodo 1987-2001. *Teledetección* 21: 47-49.

- Gove, J.H. and D.Y. Hollinger. 2006. Application of a dual unscented Kalman filter for simultaneous state and parameter estimation in problems of surface-atmosphere exchange. *Journal of Geophysical Research* 111, D08S07, doi: 10.1029/2005JD006021.
- Gu, L., E.M. Falge, T. Boden, D.D. Baldocchi, T. Black, S.R. Saleska, T. Suni, S.B. Verma, T. Vesala, S.C. Wofsy, L. Xu. 2005. Objective threshold determination for nighttime eddy flux filtering. *Agricultural and Forest Meteorology* 128: 179–197.
- Ham, J.M., and J.L. Heilman. 2003. Experimental test of density and energy-balance corrections on carbon dioxide flux as measured using open-path eddy covariance. *Agronomy Journal* 95 (6): 1393-1403.
- Haszpra L., Z. Barcza, K.J. Davis, K. Tarczay. 2005. Long-term tall tower carbon dioxide flux monitoring over an area of mixed vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* 132 (1-2): 58-77.
- Herbst M., T. Friborg, R. Ringgaard, H. Soegaard. 2011. Catchment-Wide atmospheric greenhouse gas exchange as influenced by land use diversity. *Vadose Zone Journal* 10: 67-77.
- Hollinger, D.Y., J. Aber, B. Dail, E.A. Davidson, S.M. Goltz, H. Hughes, M.Y. Leclerc, J.T. Lee, A.D. Richardson, C. Rodrigues, N.A. Scott, D. Achuatavariar, J. Walsh. 2004. Spatial and temporal variability in forest-atmosphere CO₂ exchange. *Global Change Biology* 10: 1689–1706.
- Hui, D., S. Wan, B. Su, G. Katul, R. Monson, Y. Luo. 2004. Gap-filling missing data in eddy covariance measurements using multiple imputation (MI) for annual estimations. *Agricultural and Forest Meteorology* 121 (1-2): 93–111.
- Ihaka, R. and R. Gentleman. 1996. R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5 (3): 299-314.
- Ito, A., M. Inatomi, W. Mo, M. Lee, H. Koizumi, N. Saigusa, S. Murayama, S. Yamamoto. 2007. Examination of model-estimated ecosystem respiration using flux measurements from a cool-temperate deciduous broad-leaved forest in central Japan. *Tellus* 59B (3): 616-624.
- Janssens, I.A. and K. Pilegaard. 2003. Large seasonal changes in Q₁₀ of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biology* 9: 911–918.
- Janssens, I.A., S. Dore, D. Epron, H. Lankreijer, N. Buchmann, B. Longdoz, J. Brossaud, L. Montagnani. 2001. Climatic influences on seasonal and spatial differences in soil CO₂ efflux. *In: Canopy Fluxes of Energy, Water and Carbon Dioxide of European Forests*. R. Valentini (Ed). Springer-Verlag, Berlin, pp 233–253.

- Katul, G., C.T. Lai, K. Schafer, B. Vidakovic, J. Albertson, D. Ellsworth, R. Oren. 2001. Multiscale analysis of vegetation surface fluxes: from seconds to years. *Advances Water Resources* 24: 1119–1132.
- Kim, J. and S.B. Verma. 1990. Components of the surface energy balance in a temperate grassland ecosystem. *Boundary-Layer Meteorology* 51 (4): 401-417.
- Knorr, W. 2000. Annual and interannual CO₂ exchanges of the terrestrial biosphere: process-based simulations and uncertainties. *Global Ecology and Biogeography* 9 (3): 225-252.
- Knorr, W. and J. Kattge. 2005. Inversion of terrestrial ecosystem model parameter values against eddy covariance measurements by Monte Carlo sampling. *Global Change Biology* 11 (8): 1333–1351.
- Koolman, J. and K.H. Röhm. 2004. Fundamentos. *In: Bioquímica: texto y atlas*. L. Facorro (Ed). Médica Panamericana. Madrid, España. pp: 2-33.
- Kowalski, A.S., D. Loustau, P. Berbigier, G. Manca, V. Tedeschi, M. Borghetti, R. Valentini, P. Kolari, F. Berninger, Ü. Rannik, P. Hari, M. Rayment, M. Mencuccini, J.B. Moncrieff, J. Grace. 2004. Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe. *Global Change Biology* 10 (10): 1707-1723.
- Law, B.E., E. Falge, L. Gu, D.D. Baldocchi, P. Bakwin, P. Berbigier, K.J. Davis, H. Dolman, M. Falk, J. Fuentes, A.H. Goldstein, A. Granier, A. Grelle, D.Y. Hollinger, I. Janssens, P. Jarvis, N.O. Jensen, G. Katul, Y. Malhi, G. Matteucci, R. Monson, J.W. Munger, W. Oechel, R. Olson, K. Pilegaard, U.K.T. Paw, H. Thorgeirsson, R. Valentini, S.B. Verma, T. Vesala, K. Wilson, S. Wofsy. 2002. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* 113: 97–120.
- Li, S.-G., J. Asanuma, W. Eugster, A. Kotani, J.-J. Liu, T. Urano, T. Oikawa, G. Davaas, D. Oyubaatars, M. Sugita. 2005. Net ecosystem carbon dioxide exchange over grazed steppe in central Mongolia. *Global Change Biology* 11: 1941-1955.
- Lihua, Z., C. Yaning, Z. Ruifeng, L. Weihong. 2012. Soil carbon dioxide flux from shelterbelts in farmland in temperate arid region, northwest China. *European Journal of Soil Biology* 48: 24-31.
- Liu, H.Z., J.W. Feng, L. Järvi, T. Vesala. 2012. Four-year (2006-2009) eddy covariance measurements of CO₂ flux over an urban area in Beijing. *Atmospheric Chemistry and Physics* 12: 7881-7892.
- Lloyd, J. and J.A. Taylor. 1994. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology* 8 (3): 315-323.

- Mauder, M., S.P. Oncley, R. Vogt, T. Weidinger, L. Ribeiro, C. Bernhofer, T. Foken, W. Kohsiek, H.A.R. De Bruin, H. Liu. 2007. The energy balance experiment EBEX-2000. Part II: Intercomparison of eddy-covariance sensors and post-field data processing methods. *Boundary Layer Meteorology* 123: 29-54.
- Martens, C., T.J. Shay, H.P. Mendlovitz, D.M. Matross, S.S. Saleska, S.C. Wofsy, W.S. Woodward, M.C. Menton, J.M.S. De Moura, P.M. Crill, O.L. De Moraes, R.L. Lima. 2004. Radon fluxes in tropical forest ecosystem of Brazilian Amazonia: night-time CO₂ net ecosystem exchange derived from random and eddy covariance methods. *Global Change Biology* 10: 618-629.
- Michaelis, L. and M.L. Menten, 1913. Die Kinetik der Invertinwirkung. *Biochemische Zeitschrift* 49: 333.
- Moffat A.M., D. Papale, M. Reichstein, D.Y. Hollinger, A.D. Richardson, A.G. Barr, C. Beckstein, B.H. Braswell, G. Churkina, A.R. Desai, E. Falge, J.H. Gove, M. Heimann, D. Hui, A.J. Jarvis, J. Kattge, A. Noormets, V.J. Stauch. 2007. Comprehensive comparison of gap-filling techniques for eddy covariance net carbon fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology* 147: 209-232.
- Monson, R.K., A.A. Turnipseed, J.P. Sparks, P.C. Harley, L.E. Scott-Denton, K. Sparks, T.E. Huxman. 2002. Carbon sequestration in a high-elevation, subalpine forest. *Global Change Biology* 8: 459-478.
- Moureaux, C., A. Debacq, B. Bodson, B. Heinesch, M. Aubinet. 2006. Annual net ecosystem carbon exchange by a sugar beet crop. *Agricultural and Forest Meteorology* 139: 25-29.
- Nishimura S., S. Yonemura, T. Sawamoto, Y. Shirato, H. Akiyama, S. Sudo, K. Yagi. 2008. Effect of land use change from paddy rice cultivation to upland crop cultivation on soil carbon budget of a cropland in Japan. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 125 (1-4): 9-20.
- Noormets, A., J. Chen, T.R. Crow. 2007. Age-dependent changes in ecosystem carbon fluxes in managed forests in Northern Wisconsin, USA. *Ecosystems* 10: 187-203.
- Ooba, M., T. Hirano, J.I. Mogami, R. Hirata, Y. Fujinuma. 2006. Comparisons of gap-filling methods for carbon flux dataset: A combination of a genetic algorithm and an artificial neural network. *Ecological Modelling* 198 (3-4): 473-486.
- Papale, D. and R. Valentini. 2003. A new assessment of European forest carbon exchanges by eddy fluxes and artificial neural network spatialization. *Global Change Biology* 9 (4): 525-535.
- Paruelo, J.M. y W. Batista. 2007. El flujo de energía en los ecosistemas. *In: Fundamentos de ecología: Su enseñanza con un enfoque novedoso.* M.

- Van Esso (ed). Facultad de Agronomía. Buenos Aires, Argentina. pp: 97-116.
- Peña, A., A. Arroyo, A. Gómez, R. Tapia. 1988. Las enzimas: aceleradores de las reacciones bioquímicas. *In: Bioquímica*. Limusa. México, D.F. pp: 179-210
- Powell, T.L., R. Bracho, J. Li, S. Dore, C.R. Hinkle, B.G. Drake. 2006. Environmental controls over net ecosystem carbon exchange of scrub oak in central Florida. *Agricultural and Forest Meteorology* 141: 19-34.
- Qi, Y., M. Xu, J. Wu. 2002. Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget: nonlinearity begets surprises. *Ecological Modelling* 153: 131-142.
- Reichstein, M., E. Falge, D. Baldocchi, D. Papale, M. Aubinet, P. Berbigier, C. Bernhofer, N. Buchman, T. Gilmanov, A. Granier, T. Grünwald, K. Havránková, H. Ilvesniemi, D. Janous, A. Knohl, T. Laurila, A. Lohila, D. Loustau, G. Matteucci, T. Meyers, F. Miglieta, J.M. Ourcival, J. Pumpanen, S. Rambal, E. Rotenberg, M. Sanz, J. Tenhunen, G. Seufert, F. Vaccari, T. Vesala, D. Yankir, R. Valentini. 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology* 11 (9): 1424-1439.
- Reichstein, M., J.D. Tenhunen, O. Roupsard, J.-M. Ourcival, S. Rambal, S. Dore, R. Valentini. 2002. Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forests: drought effects and decomposition dynamics. *Functional Ecology* 16: 27-39.
- Rey, A., E. Pegoraro, V. Tedeschi, I. De Parri, P.G. Jarvis, R. Valentini. 2002. Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Global Change Biology* 8 (9): 851-866.
- Richardson, A.D., B.H. Braswell, D.Y. Hollinger, P. Burman, E.A. Davidson, R.S. Evans, L.B. Flanagan, J.W. Munger, K. Savage, S.P. Urbanski, S.C. Wofsy. 2006. Comparing simple respiration models for eddy flux and dynamic chamber data. *Agricultural and Forest Meteorology* 141 (2-4): 219-234.
- Ritter, A., R. Muñoz-Carpena, C.M. Regalado. 2011. Capacidad de predicción de modelos aplicados a la ZNS: herramienta informática para la adecuada evaluación de la bondad-de-ajuste con significación estadística. *In: Estudios de la Zona No Saturada del Suelo, Vol X*. J. Martínez Fernández y N. Sánchez Martín (eds). Universidad de Salamanca. ISBN: 978-84-694-6642-1. pp. 259-264.
- Ruppert, J., M. Mauder, C. Thomas, J. Lüers. 2006. Innovative gap-filling strategy for annual sums of CO₂ net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 138 (1-4): 5-18.

- Sánchez, M.L., B. De la Torre, I.A. Pérez, M.A. García. 2007. Net CO₂ exchange in a rural area of the upper Spanish plateau. *Física de la Tierra* 19: 107-116.
- Schaefer D.A., W. Feng, X. Zou. 2009. Plant carbon inputs and environmental factors strongly affect soil respiration in a subtropical forest of southwestern China. *Soil Biology & Biochemistry*. 41: 1000-1007.
- Schedlbauer, J.L., S.F. Oberbauer, G. Starr, K.L. Jimenez. 2010. Seasonal differences in the CO₂ exchange of a short-hydroperiod Florida Everglades marsh. *Agricultural and Forest Meteorology* 150 (7-8): 994-1006.
- Serrano-Ortiz P., A.S. Kowalski, L. Alados-Arboledas. 2006. La técnica eddy covariance como herramienta para la determinación de la capacidad de asimilación de CO₂ de un ecosistema. *Acta Granatense* 4 (5): 95-106.
- Serrano-Ortiz P., S. Cuezva, A.S. Kowalski, S. Sánchez-Moral. 2010. Cuantificación y procedencia de los intercambios de CO₂ en un ecosistema carbonatado mediante la técnica de eddy covariance y el análisis de los isótopos estables de carbono. *Ecosistemas* 19 (3): 41-51.
- Stauch, V.J. and A.J. Jarvis. 2006. A semi-parametric model for eddy covariance CO₂ flux time series data. *Global Change Biology* 12 (9): 1707–1716.
- Stoy, P.C., G.G. Katul, M.B.S. Siqueira, J.-Y. Juang, K.A. Novick, J.M. Uebelherr, R. Oren. 2006. An evaluation of models for partitioning eddy covariance-measured net ecosystem exchange into photosynthesis and respiration. *Agricultural and Forest Meteorology* 141: 2–18.
- Strilesky, S.L. and E.R. Humphreys. 2012. A comparison of the net ecosystem exchange of carbon dioxide and evapotranspiration for treed and open portions of a temperate peatland. *Agricultural and Forest Meteorology* 153: 45-53.
- Suyker, A.E. and 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.
- Sun, G., A. Noormets, J. Chen, S.G. McNulty. 2008. Evapotranspiration estimates from eddy covariance towers and hydrologic modeling in managed forests in Northern Wisconsin, USA. *Agricultural and Forest Meteorology* 148 (2): 257-267.
- Tang, J., D.D. Baldocchi, Y. Qi, L. Xu. 2003. Assessing soil CO₂ efflux using continuous measurements of CO₂ profiles in soils with small solid-state sensors. *Agricultural and Forest Meteorology* 118 (3-4): 207-220.
- van't Hoft, J.H. 1898. Lectures on theoretical and physical chemistry. *In: Chemical Dynamics Part I*. R.A. Lehfeldt (ed). Edward Arnold, London. pp. 224-229.

- Veenendaal, E.M., O. Kolle, P.A. Leffelaar, A.P. Schrier-Uijl, J. Van Huissteden, J. VanWalsem, F. Möller, F. Berendse. 2007. CO₂ exchange and carbon balance in two grassland sites on eutrophic drained peat soils. *Biogeosciences* 4: 1027–1040.
- Victoria, F., I. Costa, T. Castro, R. García, M.C. Romojaro, M.L. Mesa. 2010. Carbon labelling of farms and agricultural products. The initiative murcian agriculture as a CO₂ sink, *In: Iniciativas para una economía baja en carbono*. Jiménez Godoy, S.A., Murcia, pp. 37-62.
- Voet, D., J.G. Voet, C.W. Pratt. 2009. Introducción a la química de la vida. *In: Fundamentos de bioquímica: la vida a nivel molecular*. M. Preciado (ed). Medica Panamericana. Buenos Aires, Argentina. pp: 2-21.
- Wang, X., S. Piao, P. Ciais, I.A. Janssens, M. Reichstein, S. Peng, T. Wang. 2010. Are ecological gradients in seasonal Q10 of soil respiration explained by climate or by vegetation seasonality?. *Soil & Biology Chemistry*. doi:10.1016/j.soilbio.2010.06.008: 1-7.
- Wang Z., X. Xiao, X. Yan. 2010. Modeling gross primary production of maize cropland and degraded grassland in northeastern China. *Agricultural and Forest Meteorology* 150 (9): 1160–1167.
- Wilson, K.B. and D.D. Baldocchi. 2001. Comparing independent estimates of carbon dioxide exchange over 5 years at a deciduous forest in the southeastern United States. *Journal of Geophysical Research* 106 (D24): 34167–34178.
- Wood, S., K. Sebastian, S.J. Scherr. 2000. Pilot analysis of global ecosystems: Agroecosystems. IFPRI, WRI, Washington, DC. 94p.
- Xu, L. and D.D. Baldocchi. 2004. Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a mediterranean annual grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology* 123: 79-96.
- Xu, L., D. Baldocchi, J. Tang. 2004. How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem respiration to temperature. *Global Biogeochemical Cycles* 18: 10 pp.
- Xu, M., Y. Qi. 2001. Spatial and seasonal variations of Q10 determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest. *Global Biogeochemical Cycles* 15 (3): 687–696.
- Yang, F., G. Zhou, J.E. Hunt, F. Zhang. 2011. Biophysical regulation of net ecosystem carbon dioxide exchange over a temperate desert steppe in Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 142: 318-328.
- Zermeño-González, A., J.A. Flores-Guerrero, J.P. Munguía-López, J.A. Gil-Marín, R. Rodríguez-García, E.A. Catalán-Valencia, L. Ibarra-Jiménez, H. Zermeño-González. 2010. Evapotranspiración y su relación con la evapotranspiración

a equilibrio de una huerta de nogal pecanero (*Carya illinoensis*) del norte de México. *Agrociencia* 44: 885-893.

- Zermeño-González, A., S. Villatoro-Moreno, J.J. Cortés-Bracho, M. Cadena-Zapata, E.A. Catalán-Valencia, M.A. García-Delgado, J.P. Munguía-López. 2012. Estimación del intercambio neto de CO₂ en un cultivo de caña de azúcar durante el ciclo de plantilla. *Agrociencia* 46 (6): 579-591.
- Zheng, Z.M., G.R. Yu, Y.L. Fu, Y.S. Wang, X.M. Sun, Y.H. Wang. 2009. Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: A trans-China based case study. *Soil Biology & Biochemistry* 41: 1531-1540.
- Zou, X., B. Arandes-Pérez, D. Capó-Ramos, J. Gutiérrez-Santiago, X. Rosario-Santiago. 2006. Comparisons of earthworm community structure between an active pasture and an adjacent tropical wet forest. *Caribbean Journal of Sciences* 42: 311-314.