



**UNIVERSIDAD
DE GRANADA**

Facultad de Ciencias

TRABAJO DE FIN DE GRADO (ECO-09)

**VARIABILIDAD EN LA PRODUCCIÓN NETA DE UN
ECOSISTEMA ALPINO**

Presentado por:

Juan Sánchez Ivars

Junio 2020

Curso: 2019/2020

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. LUGAR DE ESTUDIO.....	5
3. METODOLOGÍA	
3.1 Objetivo.....	6
3.2 Diseño experimental y medidas.....	6
3.3 Teoría de medida.....	8
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
4.1 Evolución de los intercambios de CO₂ (PNE, PPB y R) en el tiempo.....	10
4.2 Relación de los intercambios de CO₂ con otras variables.....	11
5. CONCLUSIONES.....	17
6. REFERENCIAS.....	17

Resumen:

En este estudio se evaluó el efecto de la temperatura, de la humedad del suelo, de la radiación y de la cobertura vegetal sobre los flujos de producción neta (PNE), producción primaria bruta (PPB) y respiración (R), por primera vez en los borreguiles de Sierra Nevada, con el fin de evaluar su contribución al balance global del carbono. Los datos se recogieron durante la época de crecimiento del borreguil (entre junio y septiembre) en franjas horarias determinadas (8:00 a 15:00) utilizando un Analizador de Gases por Infrarrojo (IRGA). Las variables se relacionaron utilizando el Coeficiente de Pearson (R^2). Los resultados obtenidos no muestran una clara relación entre los flujos medidos y las variables estudiadas. Aunque sí se encontró una relación positiva entre la temperatura del suelo y la respiración ($R^2= 0,499$). También se encontró una elevada diversidad del estado fenológico del borreguil que explica la gran amplitud en las desviaciones estándar de los datos obtenidos y podría explicar la ausencia de relaciones entre variables. El promedio de los flujos durante todo el estudio fue $4,76 \pm 3,76 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para la PPB; $2,49 \pm 1,73 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para la R; y $2,27 \pm 2,71 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para la PNE. Se necesitan más estudios en este tipo de ecosistemas para comprender mejor el efecto de las variables climáticas sobre la PPB, R y PNE.

Palabras clave:

Borreguiles, carbono, cambio climático, ecosistema alpino y producción neta del ecosistema.

1- INTRODUCCIÓN

Los suelos son importantes fuentes y sumideros de gases de efecto invernadero (GEI) (Conrad, 1996). El dióxido de carbono (CO₂), el metano (CH₄), el ozono (O₃) y el óxido nitroso (N₂O) son los principales GEIs cuya contribución al cambio climático se estima en un 60%, 20%, 10% y 6% respectivamente, siendo los dos primeros los de mayor repercusión (Schmidt *et al.*, 2010). El CO₂ aunque presenta mayor concentración en la atmósfera (aproximadamente 415 ppm), posee una eficiencia radiativa mucho menor que el CH₄ que, por el contrario, se encuentra en mucha menor concentración (aproximadamente 1859 ppb (OMM, 2018)) pero con una eficiencia radiativa mucho mayor ($3,7 \cdot 10^{-4}$ frente a $1,4 \cdot 10^{-5} \text{ W} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{ppb}^{-1}$ (IPCC, 2018)). Las emisiones de CO₂ del suelo son producidas principalmente por la respiración radicular y la respiración de los microorganismos del suelo. El CH₄ es producido por los metanógenos y consumido por los metanótrofos. Mientras que el N₂O es producido por la nitrificación y la desnitrificación de la comunidad microbiana bajo condiciones tanto aerobias como anaerobias (Conrad, 1996; Liu & Greaver, 2009).

En relación al CO₂, anualmente, entre 75 y 100 Pg de C emanan de los suelos hacia la atmósfera en forma de CO₂ (Ballantyne *et al.*, 2015; Bond-Lamberty & Thomson, 2010), destacando que la respiración del suelo emite 10 veces más CO₂ a la atmósfera que el emitido por la actividad humana (Joo *et al.*, 2012). A nivel antropogénico, dos tercios de las emisiones de CO₂ son consecuencia de la quema de combustibles fósiles mientras que el tercio restante corresponde a las emisiones derivadas de los cambios en el uso y el manejo de los suelos (IPCC, 2018). En este sentido, la cantidad de CO₂ en la atmósfera ha aumentado continuamente desde la revolución industrial. Las variaciones en la concentración de CO₂ hasta la revolución industrial fueron inferiores a 10 ppm durante decenios o siglos, probablemente debidas a fenómenos exclusivamente naturales (Foster *et al.*, 2017). Desde la revolución industrial hasta la actualidad, el incremento ha ido desde los cerca de 280 ppm pasando por los 379 ppm en el año 2005 y llegando en la actualidad a 415 ppm (IPCC, 2018). Habría que remontarse unos millones de años atrás para encontrar valores similares a los actuales y, como ya se ha mencionado, debido a procesos naturales (*Figura 1*) (Foster *et al.*, 2017). El CH₄ y el N₂O también han aumentado su concentración durante este tiempo debido a la actividad humana. (Inclán *et al.*, 2012).

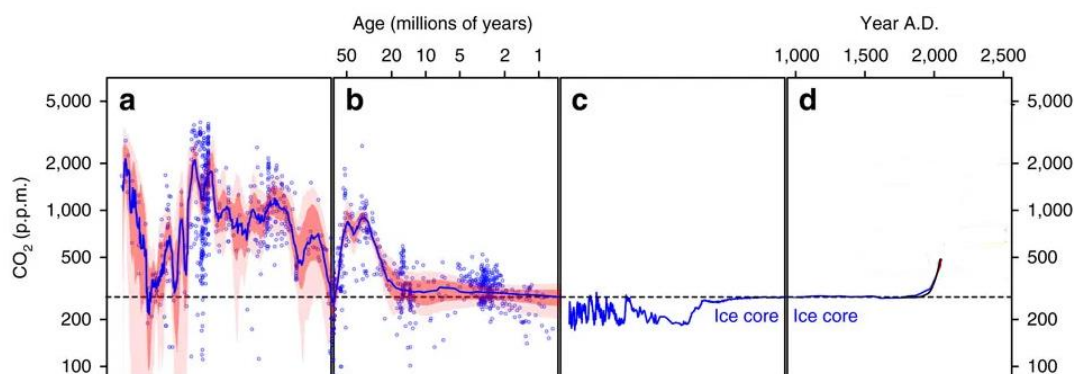


Figura 1. (a,b) Representación logarítmica de la estimación de los niveles de CO₂ con el mejor ajuste *LOESS* y la incertidumbre asociada. (c) Estimación logarítmica de CO₂ a partir de testigos de hielo. (d) Representación lineal de los niveles de CO₂ a partir de testigos de hielo y de observaciones directas. Imagen adaptada (Foster *et al.*, 2017).

La absorción y el almacenamiento del carbono (C) en sus diferentes formas en la biosfera terrestre es el resultado del balance neto entre la cantidad de C absorbida debido al crecimiento de la vegetación, los cambios producidos por la reforestación y el secuestro por parte de la materia orgánica acumulada en los suelos. Las emisiones son debidas a la respiración heterótrofa, las cosechas, la deforestación, los incendios, la contaminación y otros factores que afecten tanto a la producción primaria como a la descomposición de biomasa (IPCC, 2018).

El aumento de la biomasa vegetal es producto de la fijación del C que en última instancia se almacena en el suelo. De tal manera que los cambios edafológicos repercuten a gran escala en los flujos de carbono. Los factores que controlan la variabilidad de los flujos de carbono en el suelo son la concentración de C orgánico (que es una forma de secuestro de carbono), la cantidad de N inorgánico, la humedad del suelo, la salinidad (Liu *et al.*, 2012), la disponibilidad de otros nutrientes, y variables ambientales como la temperatura, la humedad, la radiación, etc. (Dalal & Allen, 2008). Repercutiendo todos ellos en primera instancia en la producción primaria o fotosíntesis. La fotosíntesis es la principal vía de fijación del C, por lo tanto, cualquier factor que altere el proceso alterará la cantidad de C que es capaz de fijarse por esta vía. Además, la productividad de un ecosistema permite caracterizar la dinámica de su vegetación y su respuesta al cambio climático (Gao *et al.*, 2009).

Concretamente, el estrés hídrico, la temperatura y la radiación son factores que afectan a la fotosíntesis de manera directa (Schloss *et al.*, 1999). Los nutrientes del suelo, así como su pH afectan al desarrollo de la planta por lo que afectan a su capacidad para fijar C. De manera análoga, las emisiones de CO₂ por parte de la comunidad microbiana, responden a factores que

afectan a su metabolismo como la temperatura, el pH, la disponibilidad de nutrientes y oxígeno (O₂), el estrés hídrico y otros compuestos presentes.

El crecimiento vegetal fruto de la asimilación de carbono se denomina producción primaria bruta (PPB). Si a ésta se le resta la cantidad de carbono que se emite mediante la respiración (R) de la propia comunidad vegetal y del resto de organismos heterótrofos se obtiene la producción neta del ecosistema (PNE). Si a la PPB se le resta la respiración de la propia comunidad vegetal se obtiene la producción primaria neta (PPN). El intercambio neto del ecosistema (INE) mide el flujo neto de carbono obtenido al hacer el balance de los intercambios entre el suelo y la atmósfera. La PNE y el INE son términos equivalentes en valor absoluto pero siempre tienen signo contrario. Un INE mayor que 0 indica que un ecosistema asimila carbono, que crece en lo que a biomasa se refiere. Cuando el INE es menor que 0 indica que el ecosistema emite carbono, pues la respiración es mayor que la fijación de CO₂ por parte de las plantas, lo que se traduce en una disminución de la biomasa vegetal. Los bosques y selvas tropicales tienen altas tasas de asimilación pero también, debido a la elevada humedad y temperatura que favorece los procesos de descomposición, altas tasas de respiración por lo que el INE es cercano a 0. Para la PNE aplicaríamos el criterio de signos contrario. Mayor que 0 para la asimilación y menor que 0 para la emisión neta de carbono.

En los bosques tropicales secos la PNE oscila entre 110-130 gC·m⁻²·año⁻¹, en los bosques tropicales húmedos 20 gC·m⁻²·año⁻¹ (Ayala, 2018), en un matorral subalpino subhúmedo 25 gC·m⁻²·año⁻¹ (Serrano-Ortiz, 2008), en la tundra alrededor de 80 gC·m⁻²·año⁻¹ (Schuur *et al.*, 2009) y en la meseta tibetana 27,7 gC·m⁻²·año⁻¹ (Song *et al.*, 2020). Aunque los datos anteriores deben de ser analizados en su contexto, permiten hacerse una idea sobre las tasas de intercambio de los ecosistemas. Conocer y evaluar cualitativamente los flujos de carbono y sus interacciones es de vital importancia para diseñar planes estratégicos y políticas públicas efectivas en la lucha contra el cambio climático.

Un ejemplo de ecosistema con alta tasa de secuestro de C es la tundra. Más concretamente los suelos orgánicos sobre los que se asienta. Los histosoles (entre otros) son suelos donde la materia orgánica es el componente mayoritario superando el 20% en peso. Los procesos determinantes en la génesis de los histosoles son aquéllos en los que se produce un retardo en la descomposición de la materia orgánica. Las bajas temperaturas, la persistente saturación hídrica, la oligotrofia, la extrema acidez y los altos niveles de electrolitos o toxinas orgánicas impiden la degradación óptima de la materia orgánica por la comunidad microbiana del suelo.

Es crucial entender la importancia que este tipo de suelos tienen en el ciclo del carbono ya que grandes cantidades de este elemento permanecen secuestradas en el suelo durante largos períodos de tiempo inhabilitando su capacidad para emitir gases de efecto invernadero como el CO₂ o el CH₄. En las regiones árticas, las extremadamente bajas temperaturas durante los sucesivos inviernos han congelado grandes porciones de suelo lentamente durante milenios, y con él, grandes cantidades de materia orgánica. El permafrost, que es como se denomina a esta porción de suelo congelada puede llegar a tener grosores de varias decenas de metros. La capa superficial de estas formaciones se descongela en los períodos cálidos por lo que permite el crecimiento vegetal y por tanto, la fijación de carbono. La PNE de este tipo de ecosistemas es altísima si se compara con su baja tasa de descomposición (WRB, 2006-2007; Miller & Dinardo, 2012; Welch, 2019).

La importancia ecológica a gran escala de estos suelos radica en su capacidad para secuestrar carbono. Tan solo en el permafrost del ártico hay secuestradas en torno a 1600 Gt de CO₂, casi el doble de la cantidad de CO₂ presente en la atmósfera y casi la mitad de todo el carbono orgánico que se encuentra almacenado en los suelos de todo el mundo. Se trata de una cifra altísima si se compara con datos de otras formaciones y alarmante si se tiene en cuenta que las emisiones de CO₂ desde 1850 han sido de 350 mil millones de toneladas según las estimaciones más certeras. En términos porcentuales, las emisiones históricas de carbono representan el 0,218 % del total secuestrado por estos suelos. Los modelos predictivos actuales auguran que por cada grado centígrado que aumente la temperatura se liberarán el equivalente a entre cuatro y seis años de emisiones de carbón, petróleo y gas natural (11000 Gt de C, (McGlade & Ekins, 2015)) (Miller & Dinardo, 2012; Welch, 2019). Las praderas de América del Norte, Asia y Europa son ejemplos de grandes sumideros de CO₂ asociados este tipo de formaciones edafológicas. (Schimel *et al.*, 2001).

La mayoría de estudios realizados encaminados a comprender los flujos de carbono se han llevado a cabo a alturas no muy elevadas. (Baldocchi *et al.*, 2001; Falge *et al.*, 2002; Kato & Tang, 2008; Yu *et al.*, 2013) y en ecosistemas ubicados en zonas templadas, ya sean bosques tropicales, humedales o praderas (Werner *et al.*, 2007; Holst *et al.*, 2008; Herbst *et al.*, 2014). Los pastizales, en sus distintos tipos, cubren alrededor de la quinta parte de la superficie terrestre (Scurlock & Hall, 1998) por lo que, dada su extensión, juegan un papel importante en el balance de C entre la atmósfera y el suelo (Adams *et al.*, 1990; Oechel *et al.*, 1993). A lo largo de la meseta tibetana se extienden las praderas más altas del mundo ocupando 2,5·10⁶ km² a una altitud media de unos 4000 metros de altura sobre el nivel del mar (masnm) y, en los

últimos años, varios estudios vinculados a esta zona han sido publicados (Gao *et al.*, 2009; Yuan *et al.*, 2019; Nie *et al.*, 2019; Zheng *et al.*, 2020; Song *et al.*, 2020).

En relación a los pastizales de alta montaña, los estudios sobre su dinámica en relación al carbono se han llevado a cabo a alturas más elevadas a las que se encuentran los borreguiles de Sierra Nevada (Gao *et al.*, 2009; Yuan *et al.*, 2019; Nie *et al.*, 2019; Zheng *et al.*, 2020; Song *et al.*, 2020). Dada la extensión de los pastizales de alta montaña y su elevada capacidad potencial para almacenar C, entender la dinámica en los flujos de C permitirá entender su contribución al balance global del C (Davidson & Janssens, 2006).

2- LUGAR DE ESTUDIO

Este estudio se ha llevado a cabo en un borreguil de los Lagunillos de la Virgen (Laguna de las Yeguas, Sierra Nevada) ubicado a 2500 msnm (piso crioromediterráneo). La temperatura media anual es de 4,5°C. En los meses libres de nevadas la temperatura alcanza los 10°C ±6°C, llegando ocasionalmente a los 21°C. Las precipitaciones anuales rondan los 700 mm·año⁻¹ y se concentran en los meses desde octubre hasta abril, casi siempre en forma de nieve. El clima es húmedo templado en la cara norte (Ramos-Román *et al.*, 2016).

En Sierra Nevada, la escasez de precipitaciones y las relativamente altas temperaturas en verano son factores limitantes para el desarrollo de comunidades vegetales. Además, la erosión propiciada por la aridez del suelo y la pendiente dificultan la formación de un suelo óptimo para el crecimiento vegetal. Por encima de los 2500 msnm la edafogénesis queda restringida a las zonas de deshielo tardío y partes bajas de valles con una pendiente poco pronunciada que permiten la formación de un pastizal denso y estacional llamado localmente como borreguil. El borreguil crece sobre un histosol desarrollado a partir de un sustrato silíceo. En las pendientes sin vegetación o con una vegetación xerófila muy dispersa encontramos mayoritariamente roca o derrubios de ésta con suelos incipientes como cambisoles, inceptisoles y regosoles (Martín García *et al.*, 2004).

Los borreguiles están formados por pastizales higrófilos compuestos de gramíneas, mayoritariamente, de cobertura densa, entre el 60% y el 100% y una talla pequeña que casi nunca supera los 20 cm, y crecen en la orilla de los cursos de agua provenientes del deshielo en las zonas de alta montaña. Bajo dicha denominación también se agrupa a las comunidades asociadas a arroyos, turberas y aguas nacientes. Las especies que lo conforman se distribuyen en función de la saturación hídrica del sustrato. Las formaciones más comunes son los

cervunales húmedos dominados por especies como *Nardus stricta* y *Festuca ibérica* y en menor presencia por *Luzula hispánica*, *Ranunculus demissus*, *Saginasa ginoides*, subsp. *nevadensis*, *Campanula herminii*, etc. En los cursos de agua nacientes se encuentran especies como *Saxifraga stellaris* subsp. *alpigena*, *Veronica turbicola*, *Sedum anglicum* subsp. *melanantherum*, *Festuca rivularis* y varias especies de briófitos. En los suelos encharcados permanentemente predominan especies como *Carex nigra* subsp. *intricata*, *Carex echinata*, *Eleocharis quinqueflora*, *Carex nevadensis*. Por último, de manera fragmentaria y muy escasa, se presenta la comunidad de *Vaccinium uliginosum* subsp. *nanum*, que muestra un alto grado de cobertura, y en la que son frecuentes los taxones *Cardamine resedifolia*, *Gentiana sierrae*, *Silene rupestris*, *Cerastium cerastoides*, etc. Dicha conformación es exclusiva de Sierra Nevada (Rediam, *s.f.*, Blanca, 2001).

Los borreguiles de Sierra Nevada han sido utilizados históricamente para la transhumancia, de ahí reciben su nombre, “borreguil” relacionado con los borregos (López-Ontiveros & Naranjo, 2000). Actualmente, bajo la legislación de Parque Nacional, las prácticas pecuarias están restringidas y se reducen al pastoreo en semilibertad de ganado bovino a parte de los caprinos que pastan salvajemente. El pastoreo repercute en la dinámica de crecimiento del pastizal y la dinámica en los flujos de C (Bailey *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2020).

3- METODOLOGÍA

3.1- OBJETIVO

El objetivo principal de este estudio fue caracterizar la capacidad de un ecosistema alpino de pastizal ubicado en Sierra Nevada (Andalucía, España) como sumidero de CO₂ durante la época de deshielo. Para ello se plantearon los siguientes objetivos específicos:

1. Cuantificar la producción neta de un ecosistema alpino.
2. Cuantificar la contribución de sus componentes (producción primaria bruta y respiración).
3. Estudiar el efecto de la temperatura y de la humedad del suelo en estos flujos.

3.2- DISEÑO EXPERIMENTAL Y MEDIDAS

A mediados de Mayo de 2019, un total de 9 collares (20 cm de diámetro por 5 cm de altura) fueron insertados en el suelo en la zona de Los Lagunillos de la Virgen con una disposición

aleatoria (Figura 2) para medir la producción neta (PNE), la respiración (R) y la producción primaria bruta (PPB) en el interior de los mismos. El gradiente altitudinal comprende desde los 2925 masnm hasta los 2948 masnm.



Figura 2. Foto satelital tomada de Google Maps. Los puntos indican la ubicación precisa de los collares. Coordenadas del collar 1-9: N37° 03.143' W3° 22.735'; N37° 03.141' W3° 22.737'; N37° 03.134' W3° 22.736'; N37° 03.104' W3° 22.709'; N37° 03.098' W3° 22.715'; N37° 03.086' W3° 22.706'; N37° 03.084' W3° 22.701'; N37° 03.081' W3° 22.700' y N37° 03.076' W3° 22.695'

Se realizaron 5 campañas diarias de medición durante la época de crecimiento del manto vegetal. Los días escogidos para las medidas fueron 6, 12 y 19 de junio, el 4 de julio y el 18 de septiembre. Para cada día se realizaron de dos a cuatro mediciones de la producción neta en cada collar, entre las 8:00 y las 15:00 (hora local). Para realizar estas medidas se utilizó un analizador de gases por infrarrojo (IRGA) asociado a una unidad de control *PP-System* EGM-4 (PPS) y una cámara CPY-4 (volumen=0,0024 m³) transparente para aislar la porción de biomasa vegetal a medir. Las medidas de la respiración se llevaron a cabo cubriendo la cámara con una lona completamente opaca. La producción primaria bruta para cada collar se obtuvo sumando los valores de producción neta y respiración. Las variaciones en la concentración de CO₂ que posteriormente se usaban para calcular la producción neta (o respiración) fueron medidas durante 1 minuto y 30 segundos para el primer día y 1 minuto para el resto de días, con una frecuencia de 5 segundos.

La radiación PAR (del inglés *Photosynthesis Active Radiation*) se midió con un radiómetro que la propia cámara del PPS incorpora. La temperatura del suelo se midió con un termómetro de aguja estándar unos centímetros por debajo de la superficie de suelo. La humedad del suelo se midió con un refractómetro (HH2, Delta-T Devices) unos pocos centímetros por debajo de la superficie del suelo.

La cobertura del suelo delimitada por los collares se categorizó y se desglosó atendiendo a sus características en los siguientes grupos: (1) **verde**: cobertura vegetal viva, zonas con clara actividad fotosintética incluyendo las diferentes tonalidades de colores característicos de cada especie; (2) **marrón**: cobertura vegetal claramente seca y superficies carentes de cobertura donde el suelo se observa claramente; (3) **amarillo**: cobertura vegetal en proceso de reverdecimiento o muerte, tonalidades amarillentas claramente distinguibles; (4) **encharcado**: delimita las zonas sin cobertura vegetal donde el suelo está encharcado, se aprecia el agua en superficie. Se observan comunidades visibles de microorganismos con tonalidades pardas o verdosas si existen. Las imágenes se procesaron manualmente con el software de análisis de imágenes *ImageJ* delimitando las zonas anteriormente descritas sobre el total del área del collar, obteniendo así los porcentajes de cobertura de cada categoría para cada collar.

El procesamiento de los datos recogidos se llevó a cabo con *Excel 2013* y *Graphpad Prism* versión *6.01* para los análisis estadísticos.

3.3- TEORÍA DE MEDIDA

El IRGA (*Infra Red Gas Analyzer* por sus siglas en inglés) es un sistema de medición que permite determinar la concentración de un gas conociendo la longitud de onda a la que la absorbancia es máxima. Para el caso de CO_2 es de $4,26 \mu\text{m}$. En estos sistemas de medida el aire se canaliza y se hace pasar a través de un haz de luz de longitud de onda conocida. El CO_2 absorbe parte de esa radiación. Un sensor acoplado al haz mide la disminución en la radiación del haz y permite calcular la concentración del gas en cuestión en el volumen de aire conocido.

Uno de los inconvenientes de nuestro analizador IRGA (*PP Systems EGM-4*) es que no corrige la medida por el vapor de agua presente en la muestra. El vapor de agua tiene picos máximos de absorbancia a diferentes longitudes de onda y una de ellas es muy próxima al espectro máximo de absorción del CO_2 . Lo que significa que el vapor de agua desplaza a las moléculas de CO_2 , menospreciando parte de la fracción molar del gas. En nuestro caso, el instrumento solventa este problema proporcionando una concentración de CO_2 por cantidad de aire seco. Para ello mide la densidad de aire ya que acopla un barómetro al sistema de medida y la concentración de vapor de agua. Así pues obtenemos medidas de fracción molar de CO_2 por aire seco en la cámara cada 5 segundos durante 1 minuto y 30 segundos realizando las siguientes operaciones:

$$x_{H_2O} = \frac{mb \text{ Ref}}{P_{atm}}$$

$$CO_{2\text{aire seco}} = \frac{CO_{2\text{cámara}}}{1 - x_{H_2O}}$$

$$CO_{2\text{aire seco_corrT}} = \frac{CO_{2\text{aire seco}} \cdot (273,15 + T_{\text{cámara}})}{273,15}$$

$$CO_{2\text{aire seco_corrT_corrP}} = \frac{CO_{2\text{aire seco_corrT}} \cdot 1000}{P_{atm}}$$

donde: x_{H_2O} =fracción molar de H₂O en μmol/mol (ppm); $mb \text{ Ref}$ = presión parcial de las moléculas de H₂O en milibares; P_{atm} = presión atmosférica en milibares; $T_{\text{cámara}}$ = temperatura en cámara en °C; CO₂= medido en μmol/mol (ppm); 0 Kelvin (K)= -273,15 °C.

Tras realizar estos cálculos, representamos los valores de fracción molar de CO₂ (eje Y) respecto del tiempo (eje X) y se desestiman, de manera visual los valores que no forman parte de la recta (o la curva). Es decir, se desestiman los valores iniciales porque todavía no se detecta un incremento (o decremento) de CO₂ y los valores finales porque se estabilizan las concentraciones de CO₂ con el tiempo. También se desestiman los valores anómalos (*Figura 3*). A partir de aquí se calcula la pendiente de la recta y este valor se utiliza para calcular el flujo de CO₂ siguiendo la siguiente fórmula:

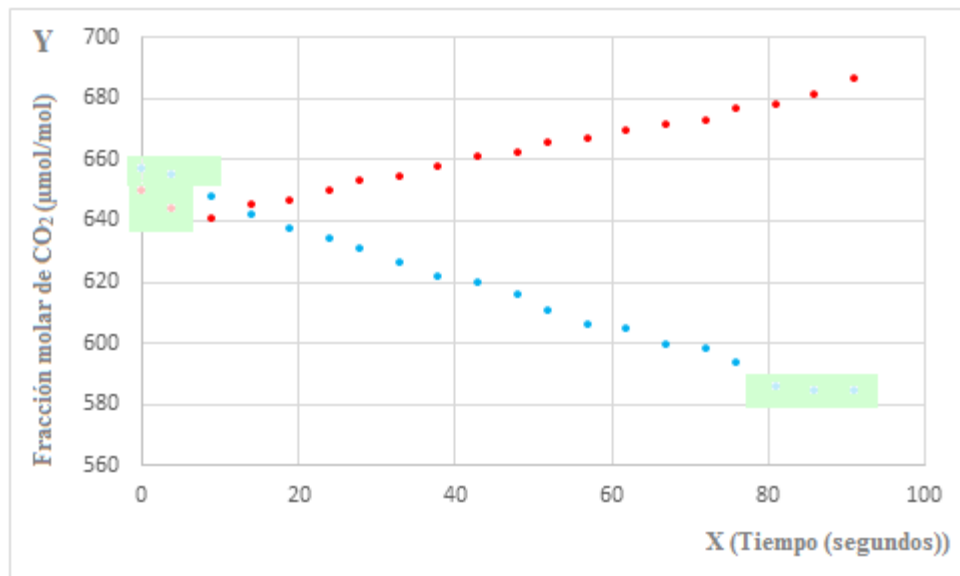


Figura 3. Ejemplo de desestimación de datos para el cálculo de la pendiente. En verde aparecen los datos que no forman parte de la recta y que se desestiman para conseguir resultados más precisos. Los puntos rojos representan los valores de la [CO₂] durante la medición de la R y, los azules, los valores de la [CO₂] durante la medición de la PPN.

$$\text{Ratio asimilación} = \frac{k \cdot P_{atm} \cdot 100(1 - x_{H_2O}) \cdot V_t}{8,34 \cdot (273,15 + T_{cámara}) \cdot A_{collar}}$$

$$F_{C_{suelo_ppsystem}} = \text{Ratio Asimilación} \cdot \frac{10^6}{3600 \cdot 44}$$

$$F_{C_{ppsystem_corr\ V\ y\ T}} = \frac{F_{C_{suelo_ppsystem}} \cdot A_{cámara} \cdot V_t}{V_{cámara} \cdot A_{collar}}$$

donde $F_{C_{suelo}}$ = flujo de CO₂ en $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; k = pendiente V_t = volumen de la cámara y el collar en m³; T = temperatura en °C; A = área en m²; Ratio asimilación en $\text{gCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{hora}^{-1}$. Para obtener valores positivos de producción neta, se cambia el signo de la pendiente

Se debe recalcular el flujo si el volumen del collar es significativo así como si la superficie de la apertura de la cámara y la superficie del collar no coinciden. (Oviedo-Bocanegra, 2007). En nuestro caso, se despreció el volumen del collar porque se introdujo al mismo nivel del suelo y no hizo falta ajustar las áreas del collar y de la apertura de la cámara porque eran prácticamente iguales.

Los valores obtenidos de la última ecuación corresponden a los flujos reales de CO₂ medidos en $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

4- RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1- Evolución de los intercambios de CO₂ (PNE, PPB y R) en el tiempo

Durante el estudio, los valores promedio diarios de PNE de nuestro borreguil oscilaron entre los $4,50 \pm 2,67 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ y los $-0,52 \pm 1,34 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Los valores de R oscilaron entre $3,27 \pm 1,55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ y $1,74 \pm 2,20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ y los de PPB entre $7,77 \pm 3,16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ y $1,71 \pm 1,14 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Todos los valores promedio máximos de todos los anteriores flujos se registraron el día 4 de julio. Los valores promedio mínimos se registraron el 6 de junio para la PNE y PPB y el día 12 de junio para la respiración (*Figura 4*). Los valores de PPB y de PNE se incrementaron con el transcurso de la época de crecimiento salvo el último día donde se registraron valores más bajos que en la jornada precedente. Los valores máximos absolutos fueron $14,71 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para la PPB (4-jul), $8,01 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para la R (4-jul) y $11,36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para la PNE (18-sep). Los valores mínimos registrados fueron $0,19 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para la PPB (12-jun), $0,19 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para la R (12-jun) y $-2,71 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para la PNE (12-jun). El promedio durante todo el estudio fue $4,76 \pm 3,76 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para la PPB, $2,49 \pm 1,73 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para la R y $2,27 \pm 2,71 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ para la PNE.

Con carácter general, el borreguil experimenta su época de crecimiento a partir del deshielo y finaliza en otoño con la disminución de la disponibilidad de agua del deshielo, el descenso de las temperaturas y las primeras nevadas. El periodo aproximado de crecimiento suele ser entre los meses de abril y octubre. No obstante, este período es bastante flexible ya que es fuertemente dependiente del deshielo, de la disponibilidad de agua y de la temperatura (Rawlins *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2011; Xie *et al.*, 2020). La cantidad de C que se fija en la hierba varía dependiendo del punto en el que la planta se encuentra, fijándose más carbono en las fases del inicio del crecimiento. Una vez alcanzada la madurez de la planta, la cantidad de C que se fija disminuye considerablemente y este punto coincide con el final de la época de crecimiento (Song *et al.*, 2020). Ambos hechos combinados explican el descenso de los valores registrados para el 18 de septiembre.

El conjunto del borreguil no evoluciona al mismo tiempo ya que el deshielo y los cursos de agua asociados van cambiando conforme avanza la primavera. Esto explica la amplia desviación estándar de los datos y también por qué los valores máximos y mínimos de PNE, R y PPB no se registraron los mismos días (*Figura 4*). A simple vista se observó que los briofitos se encuentran en las zonas con mayor saturación hídrica mientras que las gramíneas se localizan en zonas donde el suelo está más seco (*Figura 11*)

En relación a la variación de los intercambios de CO₂ a lo largo del día. Destacar que cuando se realizaron varias medidas para un mismo día en la franja horaria de 8 a 15:00, se aprecia que los valores de PPB, R y PNE aumentan (*Figura 5*). La temperatura y la luz activan el aparato enzimático fotosintético, aumentando la PPB y en algunos casos la PNE. Igualmente, el incremento de la temperatura activa los mecanismos enzimáticos para la respiración por lo que se incrementa su valor. Un seguimiento diario con mayor número de medidas al día serviría para esclarecer mejor estas relaciones para un mismo estado fenológico. Aunque se repite la tendencia, y de manera visual se aprecia, con los datos disponibles no se puede cuantificar la relación de manera fiable.

4.2- Relación de los intercambios de CO₂ con otras variables

Los valores de respiración pueden desglosarse entre la parte que proviene de la respiración de la parte aérea de la planta, y la respiración del suelo, que incluye la respiración del sistema radicular de la planta y la de los microorganismos del suelo. Esta última parte es fuertemente dependiente de la temperatura, por lo que la variabilidad en los valores de respiración puede ser

explicada por la variabilidad en la temperatura del suelo. De hecho, la sensibilidad de dicha relación se intensifica en los climas fríos (Li *et al.*, 2020). En este estudio, a pesar de la imposibilidad de distinguir entre respiración aérea y de suelo, se aprecia una relación entre la respiración y la temperatura ($R^2=0,4992$; *Figura 6* y *Figura 7*). Esta relación explica el descenso de la respiración encontrado el día 12 de junio donde se registraron las temperaturas más bajas.

Es importante destacar que durante la primera jornada de medición, el 6 de junio, se realizaron las medidas sobre una fracción del borreguil que todavía estaba cubierta por la nieve. La nieve aísla el suelo y lo mantiene relativamente más cálido y a una temperatura más constante que cuando está desnudo, en dicha situación, el suelo puede alcanzar temperaturas mucho más bajas debido a que está más expuesto. Esto afecta al proceso de mineralización de la materia orgánica que se ralentiza en los períodos más fríos. No se observaron flujos de respiración. Esto puede significar que, (1) debido a las bajas temperaturas, la respiración es tan débil que no es detectable por el instrumento de medida o que (2) hay respiración, pero la nieve dificulta los procesos de ventilación del CO_2 del suelo y no puede ser captada por el analizador con la metodología aplicada para la toma de medidas (Gavazov *et al.*, 2017). Las medidas fueron desestimadas para los análisis estadísticos.

El nivel de saturación del agua influye en la fenología del borreguil. Las especies se distribuyen en función de los cursos de agua provenientes del deshielo. No obstante, en nuestro caso no se observa una relación entre el nivel de saturación del suelo y la PPB ($R^2=0,0244$), la PNE ($R^2=0,14$) o la R ($R^2=0,0817$), al igual que tampoco se observa una relación entre el nivel de saturación del suelo y la cobertura verde del collar ($R^2=0,1484$). (*Figura 8* y *Figura 9*)

Es importante señalar que los porcentajes de cobertura para los collares responden a un modelo bidimensional, lo que significa que no tienen en cuenta el volumen de la masa vegetal. Esto influye fuertemente a la hora de relacionar la PPB con la cobertura, ya que parte de la masa fotosintéticamente activa se desestima, por lo que puede afectar a la relación entre PPB y cobertura verde. Esto podría explicar la no relación encontrada entre la cobertura verde y la PPB ($R^2=0,1076$). Los valores de R^2 fueron todavía más próximos a 0 si se intentan diferentes relaciones entre diferentes categorías (a veces combinadas) y la PPB, PNE y R.

El efecto de la radiación sobre la PPB no mostró relación alguna ($R^2=0,0587$). Aunque la radiación influye en la actividad fotosintética, se deben tener en cuenta otras variables como la temperatura, la disminución en las presiones parciales de CO_2 y el aumento de la radiación que conllevan el gradiente altitudinal y que pueden tener efecto más fuerte sobre la cantidad de C

que se fija que si únicamente se considera la radiación a la hora de correlacionar las variables (Castrillo, 2006; Zheng *et al.*, 2020; Xie *et al.*, 2020). (Figura 10)

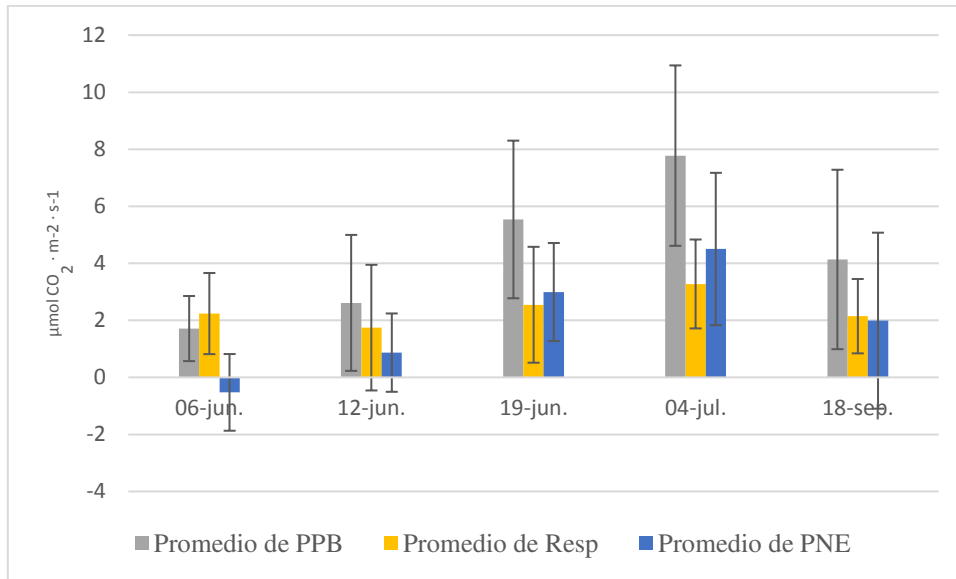
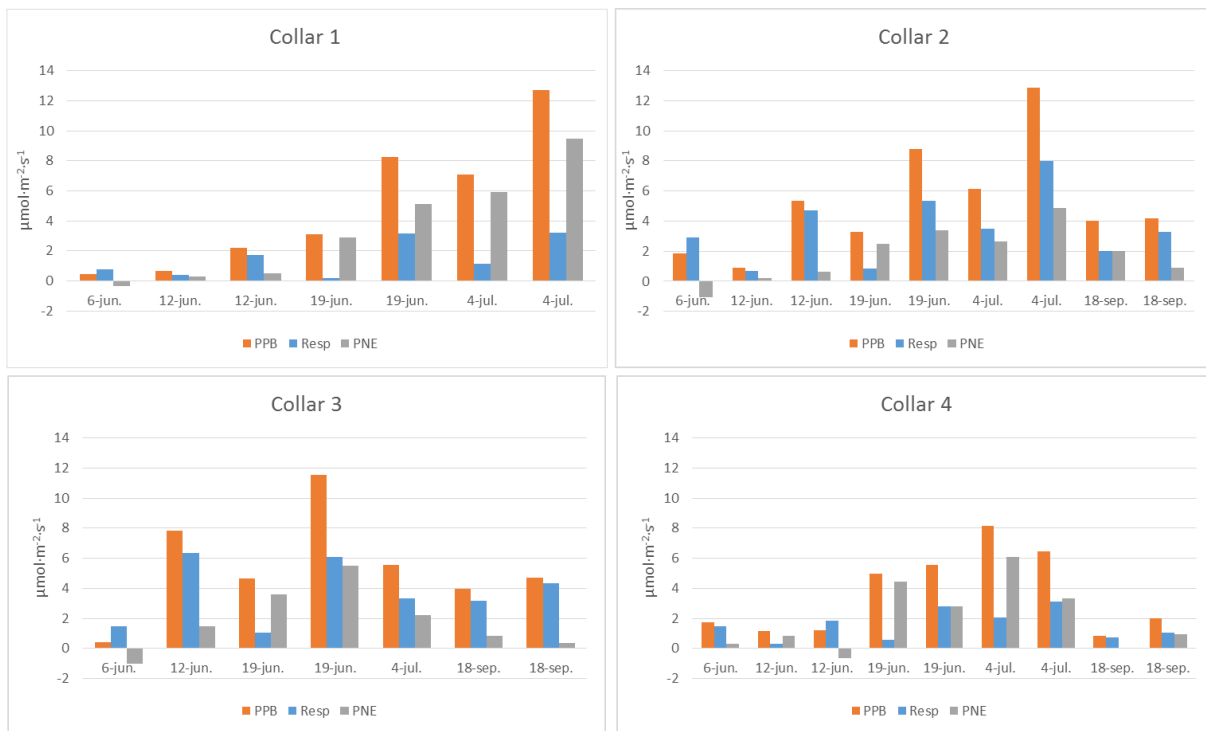


Figura 4. Promedios diarios de producción primaria bruta (PPB; en gris), respiración (R; amarillo) y producción neta (PNE; azul) (\pm desviación estándar).



(Cont.)



Figura 5. Representación de los valores de PPB, R y PNE por collar y día en $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Las etiquetas repetidas de los días indican varias medidas por día en la franja horaria de 8:00 a 15:00.

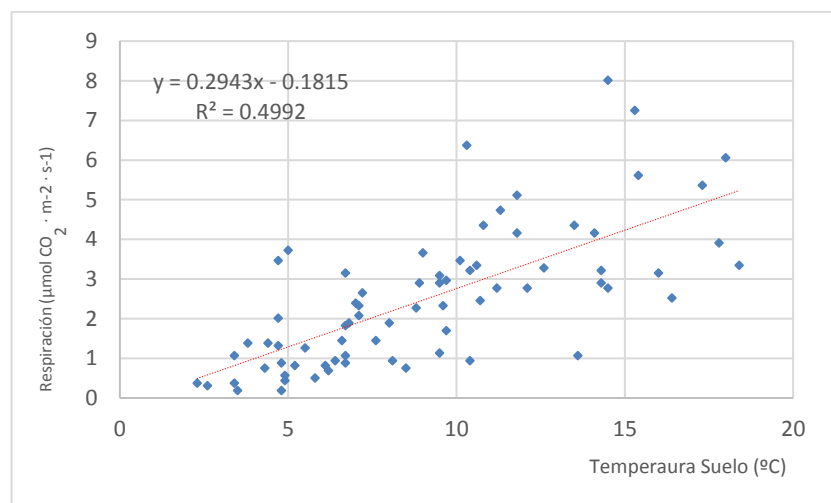


Figura 6. Relación entre cada valor de R y la TS a la cual se obtuvo dicho valor. El R^2 muestra una dependencia lineal positiva.

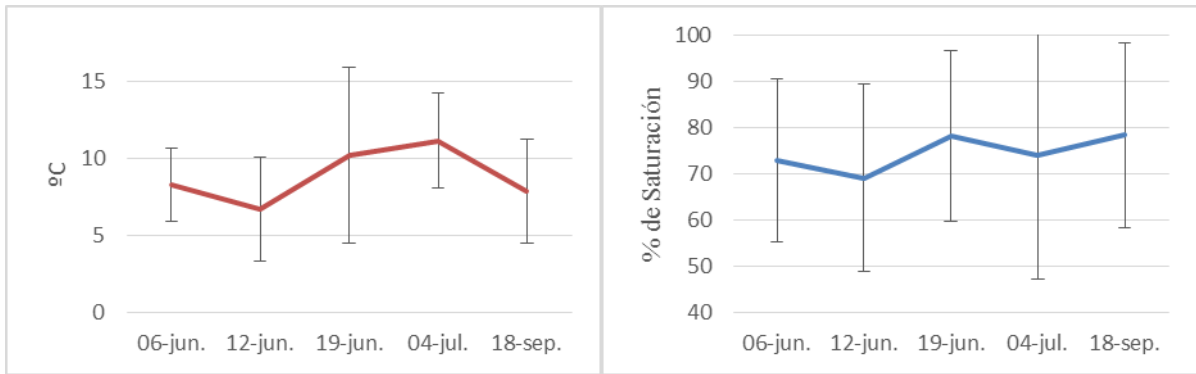


Figura 7 (arriba-izquierda). Evolución de los promedios diarios de temperatura (± desviación estándar). **Figura 8** (arriba-derecha). Evolución de los promedios diarios de humedad del suelo (± desviación estándar).

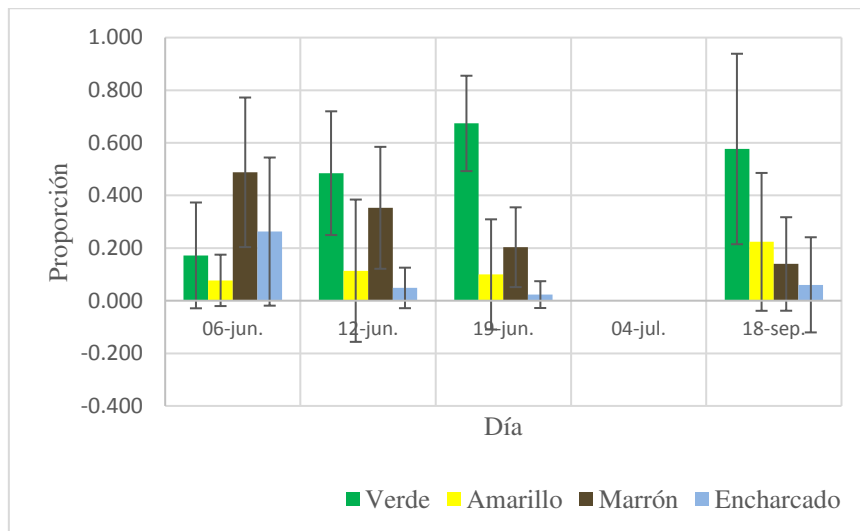


Figura 9. Representación de los promedios diarios de cobertura para cada collar (± desviación estándar). Los datos para el 4 de julio se perdieron.

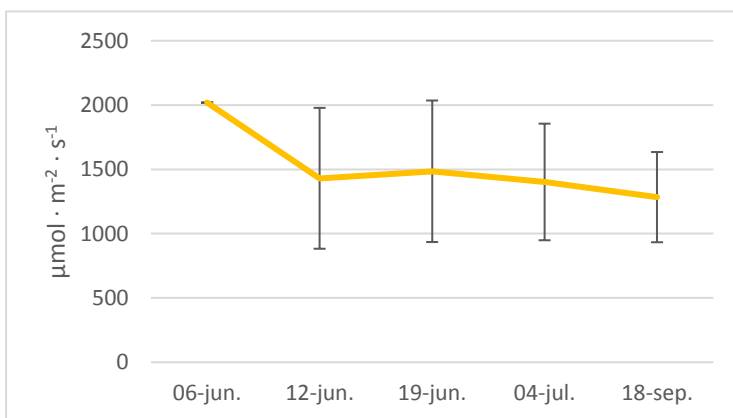


Figura 10. Promedios diarios de Radiación PAR (± desviación estándar).



Figura 11. Progresión fenológica de los collares. Los días 6-jun., 12-jun., 19-jun. y 18-sep. aparecen ordenados de izquierda a derecha respectivamente. Collares 1-9 ordenados de arriba-abajo respectivamente. *Nota:* las imágenes para el 4-jul. se perdieron. Las imágenes del 18-sep no pudieron ser ordenadas, pero se han incluido porque reflejan la progresión dispar de la fenología del borreguil.

5- CONCLUSIONES

En este estudio se cuantifica por primera vez la producción neta, la respiración y la producción primaria bruta de un borreguil ubicado en Sierra Nevada (Granada, España) durante el periodo del deshielo de 2019. En este estudio se midieron flujos puntuales, lo que no permite hacer balances sobre productividad. Además, la ausencia de estudios previos en borreguiles dificulta evaluar los resultados obtenidos y, por lo tanto, llegar, con los datos obtenidos, a conclusiones más concretas. En cuanto a la relación de los flujos de CO₂ y otras variables, se encontró una relación positiva entre la temperatura y la respiración ($R^2=0,4992$). Por el contrario, no se encontró relación entre los diferentes estados de cobertura y los flujos de CO₂ medidos. Tampoco se encontró relación entre el nivel de saturación del suelo y el porcentaje de cobertura verde. Aunque sí se encontró una relación visual entre la distribución de las especies y el nivel de saturación de agua del suelo. Además se pudo observar la evolución dispar del borreguil con el avance de la primavera.

Estudios posteriores más detallados y longevos son necesarios para evaluar de manera más precisa cómo se comportan los flujos de CO₂ (producción neta, producción primaria y respiración) a lo largo del año y cómo afectan las variables ambientales (temperatura, radiación y humedad del suelo), así como otras variables no contempladas en este estudio como son el pastoreo, la altitud o la concentración de nitratos a estos flujos. También es necesario esclarecer el comportamiento de la respiración durante el invierno, cuando el suelo está cubierto de nieve, así como cuantificar las emisiones de carbono en forma de metano. Todo ello permitirá cuantificar de manera más fiable la contribución de los borreguiles de Sierra Nevada al balance global del carbono.

6- REFERENCIAS

- Adams, R. M., Rosenzweig, C., Peart, R. M., Ritchie, J. T., McCarl, B. A., Glycer, J. D., Curry, R. B., Jones, J. W., Boote, K. J., & Allen, L. H. (1990). Global climate change and US agriculture. *Nature*, 345(6272), 219-224. <https://doi.org/10.1038/345219a0>
- Ayala Nieto F. (2018). *Flujos y almacenes de carbono edáfico en un ecosistema árido del noroeste de México: Un enfoque multiescalar*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.
- Bailey, D. W., Mosley, J. C., Estell, R. E., Cibils, A. F., Horney, M., Hendrickson, J. R., Walker, J. W., Launchbaugh, K. L. & Burritt, E. A. (2019). Synthesis Paper: Targeted Livestock Grazing: Prescription for Healthy Rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 72(6), 865-877. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2019.06.003>
- Baldocchi, D., Falge, E., Gu, L., Olson, R., Hollinger, D., Running, S., Anthoni, P., Bernhofer, C., Davis, K., Evans, R., Fuentes, J., Goldstein, A., Katul, G., Law, B., Lee, X., Malhi, Y., Meyers, T., Munger, W., Oechel, W., ... Wofsy, S. (2001). FLUXNET: A New Tool to Study the Temporal and Spatial Variability of Ecosystem-Scale Carbon Dioxide, Water Vapor, and Energy Flux Densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 82(11), 2415-2434. [https://doi.org/10.1175/1520-0477\(2001\)082<2415:FANTTS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0477(2001)082<2415:FANTTS>2.3.CO;2)
- Ballantyne, A. P., Andres, R., Houghton, R., Stocker, B. D., Wanninkhof, R., Anderegg, W., Cooper, L. A., DeGrandpre, M., Tans, P. P., Miller, J. B., Alden, C., & White, J. W. C. (2015). Audit of the global carbon budget: Estimate errors and their impact on uptake uncertainty. *Biogeosciences*, 12(8), 2565-2584. <https://doi.org/10.5194/bg-12-2565-2015>
- Bond-Lamberty, B., & Thomson, A. (2010). Temperature-Associated Increases in the Global Soil Respiration Record. *Nature*, 464, 579-582. <https://doi.org/10.1038/nature08930>
- Castrillo, M. (2006). Fotosíntesis en tres poblaciones altitudinales de la planta andina *Espeletia schultzei* (Compositae). *Revista de Biología Tropical*, 54(4), 1143-1149.
- Chen, H., Zhu, Q., Wu, N., Wang, Y., & Peng, C.-H. (2011). Delayed spring phenology on the Tibetan Plateau may also be attributable to other factors than winter and spring warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(19), E93-E93. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100091108>
- Conrad, R. (1996). Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, OCS, N₂O, and NO). *Microbiological Reviews*, 60(4), 609-640.
- Dalal, R. C., & Allen, D. E. (2008). Greenhouse gas fluxes from natural ecosystems. *Australian Journal of Botany*, 56(5), 369. <https://doi.org/10.1071/BT07128>
- Davidson, E. A., & Janssens, I. A. (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(7081), 165-173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
- Falge, E., Baldocchi, D., Tenhunen, J., Aubinet, M., Bakwin, P., Berbigier, P., Bernhofer, C., Burba, G., Clement, R., Davis, K. J., Elbers, J. A., Goldstein, A. H., Grelle, A., Granier, A., Guðmundsson, J., Hollinger, D., Kowalski, A. S., Katul, G., Law, B. E., ... Wofsy, S. (2002). Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113(1), 53-74. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(02\)00102-8](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(02)00102-8)
- Foster, G. L., Royer, D. L., & Lunt, D. J. (2017). Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nature Communications*, 8(1), 14845. <https://doi.org/10.1038/ncomms14845>
- Gabriel, B., Onieva-López, M.R., Lorite, J., Martínez-Lirola, M.J., Molero-Mesa, J., Quintas, S., Ruíz-Girela, M., Varo, M.A. & Vidal, S. (2001). Flora amenazada y endémica de Sierra Nevada. *Universidad de Granada*. I.S.B.N.: 84-338-2713-8
- Gao, Q., Li, Y., Wan, Y., Qin, X., Jiangcun, W., & Liu, Y. (2009). Gao QZ, Li Y, Wan YF, Qin XB, Jiangcun WZ, Liu YH. Dynamics of alpine grassland NPP and its response to climate change in Northern Tibet. *Climatic Change* 97(3-4). *Climatic Change*, 97, 515-528. <https://doi.org/10.1007/s10584-009-9617-z>
- Gavazov, K., Ingrisch, J., Hasibeder, R., Mills, R. T. E., Buttler, A., Gleixner, G., Pumpanen, J., & Bahn, M. (2017). Winter ecology of a subalpine grassland: Effects of snow removal on soil respiration, microbial structure and function. *Science of The Total Environment*, 590-591, 316-324. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.010>

- Herbst, M., Friborg, T., Schelde, K., Jensen, R., Ringgaard, R., Vasquez, V., Thomsen, A. G., & Soegaard, H. (2013). Climate and site management as driving factors for the atmospheric greenhouse gas exchange of a restored wetland. *Biogeosciences*, *10*(1), 39-52. <https://doi.org/10.5194/bg-10-39-2013>
- Holst, J., Liu, C., Yao, Z., Brüggemann, N., Zheng, X., Giese, M., & Butterbach-Bahl, K. (2008). *Fluxes of nitrous oxide, methane and carbon dioxide during freezing-thawing cycles in an Inner Mongolian steppe*. <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/2084818>
- Inclán, R., Uribe, C., Sánchez, L., Sánchez, D. M., Clavero, Á., Fernández, A. M., Morante, R., Blanco, A., & Jandl, R. (2012). N₂O and CH₄ fluxes in undisturbed and burned holm oak, scots pine and pyrenean oak forests in central Spain. *Biogeochemistry*, *107*(1/3), 19-41.
- IUSS Grupo de Trabajo WRB. 2007. Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. Primera actualización 2007. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos, 103. FAO, Roma. <http://www.fao.org/3/a0510s/a0510s00.pdf>
- Joo, S. J., Park, S.-U., Park, M.-S., & Lee, C. S. (2012). Estimation of soil respiration using automated chamber systems in an oak (*Quercus mongolica*) forest at the Nam-San site in Seoul, Korea. *The Science of the Total Environment*, *416*, 400-409. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.11.025>
- Kato, T., & Tang, Y. (2008). Spatial variability and major controlling factors of CO₂ sink strength in Asian terrestrial ecosystems: Evidence from eddy covariance data. *Global Change Biology*, *14*(10), 2333-2348. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01646.x>
- Li, J., Pendall, E., Dijkstra, F. A., & Nie, M. (2020). Root effects on the temperature sensitivity of soil respiration depend on climatic condition and ecosystem type. *Soil and Tillage Research*, *199*, 104574. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104574>
- Liu, L., & Greaver, T. L. (2009). A review of nitrogen enrichment effects on three biogenic GHGs: The CO₂ sink may be largely offset by stimulated N₂O and CH₄ emission. *Ecology Letters*, *12*(10), 1103-1117. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01351.x>
- Liu, W., Chen, S., Qin, X., Baumann, F., Scholten, T., Zhou, Z., Sun, W., Zhang, T., Ren, J., & Qin, D. (2012). Storage, patterns, and control of soil organic carbon and nitrogen in the northeastern margin of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Environmental Research Letters - ENVIRON RES LETT*, *7*. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/3/035401>
- Liu, X., Ma, Z., Huang, X., & Li, L. (2020). How does grazing exclusion influence plant productivity and community structure in alpine grasslands of the Qinghai-Tibetan Plateau? *Global Ecology and Conservation*, *23*, e01066. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01066>
- López-Ontiveros, A., & Naranjo, J.C. (2000). El nomadismo y la trashumancia en Sierra Nevada, según Juan Carandell y Max Sorre. *Cuadernos Geográficos*, *30*, 431-443. <https://www.ugr.es/~cuadgeo/docs/articulos/030/030-017.pdf>
- Martín-García, J. M., Aranda, V., Gámiz, E., Bech, J., & Delgado, R. (2004). Are Mediterranean mountains Entisols weakly developed? The case of Orthents from Sierra Nevada (Southern Spain). *Geoderma*, *118*(1), 115-131. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(03\)00188-5](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(03)00188-5)
- McGlade, C., & Ekins, P. (2015). The geographical distribution of fossil fuels unused when limiting global warming to 2 °C. *Nature*, *517*(7533), 187-190. <https://doi.org/10.1038/nature14016>
- Miller, C.E. & Dinardo, S.J.. (2012). CARVE: The Carbon in Arctic Reservoirs Vulnerability Experiment. *IEEE Aerospace Conference Proceedings*, 1-17. DOI: 10.1109/AERO.2012.6187026.
- Nie, X., Yang, L., Li, F., Xiong, F., Li, C., & Zhou, G. (2019). Storage, patterns and controls of soil organic carbon in the alpine shrubland in the Three Rivers Source Region on the Qinghai-Tibetan Plateau. *CATENA*, *178*, 154-162. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.03.019>
- Oechel, W. C., Hastings, S. J., Vourlitis, G., Jenkins, M., Riechers, G., & Grulke, N. (1993). Recent change of Arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to a source. *Nature*, *361*(6412), 520-523. <https://doi.org/10.1038/361520a0>

- Oviedo Bocanegra, L. M. (2007). *Medición de la Respiración del Suelo en Ecosistemas Mediterráneos Con Sistemas de Cámaras y Analizadores Tipo IRGA*. Universidad de Granada
- Ramos-Román, M. J., Jiménez-Moreno, G., Anderson, R. S., García-Alix, A., Toney, J. L., Jiménez-Espejo, F. J., & Carrión, J. S. (2016). Centennial-scale vegetation and North Atlantic Oscillation changes during the Late Holocene in the southern Iberia. *Quaternary Science Reviews*, 143, 84-95. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.05.007>
- Rawlins, M. A., Willmott, C. J., Shiklomanov, A., Linder, E., Frohking, S., Lammers, R. B., & Vörösmarty, C. J. (2006). Evaluation of trends in derived snowfall and rainfall across Eurasia and linkages with discharge to the Arctic Ocean. *Geophysical Research Letters*, 33(7). <https://doi.org/10.1029/2005GL025231>
- Schimmel, D., House, J., Hibbard, K., Bousquet, P., Ciais, P., Peylin, P., Braswell, B., Apps, M. J., Baker, D., Bondeau, A., Canadell, J., Churkina, G., Cramer, W., Denning, S., Field, C., Friedlingstein, P., Goodale, C., Heimann, M., Houghton, R., & Wirth, C. (2001). Recent patterns and mechanisms of C exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 414, 169-172. <https://doi.org/10.1038/35102500>
- Schloss, A. L., Kicklighter, D. W., Kaduk, J., Wittenberg, U., & Intercomparison, T. P. O. T. P. N. M. (1999). Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): Comparison of NPP to climate and the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). *Global Change Biology*, 5(S1), 25-34. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1999.00004.x>
- Schmidt, G. A., Ruedy, R. A., Miller, R. L., & Lacis, A. A. (2010). Attribution of the present-day total greenhouse effect. *Journal of Geophysical Research*, 115(D20), D20106. <https://doi.org/10.1029/2010JD014287>
- Schuur, E. A. G., Vogel, J. G., Crummer, K. G., Lee, H., Sickman, J. O., & Osterkamp, T. E. (2009). The effect of permafrost thaw on old carbon release and net carbon exchange from tundra. *Nature*, 459(7246), 556-559. <https://doi.org/10.1038/nature08031>
- Scurlock, J. M. O., & Hall, D. O. (1998). The global carbon sink: A grassland perspective. *Global Change Biology*, 4(2), 229-233. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00151.x>
- Serrano Ortiz, P. (2008). *Intercambios de CO2 entre atmósfera y ecosistemas kársticos: aplicabilidad de las técnicas comúnmente empleadas*. Editorial de la Universidad de Granada.
- Solomon S., Qin D., Manning M. Alley, R.B., Berntsen, T., Bindoff, N.L., Chen Z., Chidthaisong, A., Gregory, J.M., Hegerl, G.C., Heimann, M., Hewitson, B., Hoskins, B.J. Joos, F., Jouzel J., Kattsov, V., Lohmann, U., Matsuno, T., Molina, M., Nicholls, N., Overpeck, J., Raga, G., Ramaswamy, V., Ren, J., Rusticucci, M., Somerville, R., Stocke, T.F., Stouffer, R.J., Whetton, P., Wood, R.A., Wratt, D. (2018). Informe aceptado por el Grupo de Trabajo I del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático pero no aprobado en detalles. IPCC. <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/05/ar4-wg1-ts-sp.pdf>
- Song, C., Wang, G., Hu, Z., Zhang, T., Huang, K., Chen, X., & Li, Y. (2020). Net ecosystem carbon budget of a grassland ecosystem in central Qinghai-Tibet Plateau: Integrating terrestrial and aquatic carbon fluxes at catchment scale. *Agricultural and Forest Meteorology*, 108021. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108021>
- Song, C., Wang, G., Hu, Z., Zhang, T., Huang, K., Chen, X., & Li, Y. (2020). Net ecosystem carbon budget of a grassland ecosystem in central Qinghai-Tibet Plateau: Integrating terrestrial and aquatic carbon fluxes at catchment scale. *Agricultural and Forest Meteorology*, 108021. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108021>
- Werner, C., Kiese, R., & Butterbach-Bahl, K. (2007). Soil-atmosphere exchange of N2O, CH4, and CO2 and controlling environmental factors for tropical rain forest sites in western Kenya. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 112(D3). <https://doi.org/10.1029/2006JD007388>
- Xie, J., Jonas, T., Rixen, C., de Jong, R., Garonna, I., Notarnicola, C., Asam, S., Schaeppman, M. E., & Kneubühler, M. (2020). Land surface phenology and greenness in Alpine grasslands driven by seasonal snow and meteorological factors. *Science of The Total Environment*, 725, 138380. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138380>
- Yu, G.R., Zhu, X.J., Fu, Y.L., He, H.L., Wang, Q.F., Wen, X.F., Li, X.R., Zhang, L.M., Zhang, L., Su, W., Li, S.G., Sun, X.M., Zhang, Y.P., Zhang, J.H., Yan, J.H., Wang, H.M., Zhou, G.S., Jia, B.R., Xiang, W.H., ... Tong,

C.L. (2013). Spatial patterns and climate drivers of carbon fluxes in terrestrial ecosystems of China. *Global Change Biology*, 19(3), 798-810. <https://doi.org/10.1111/gcb.12079>

Yuan, Z.Q., Jiang, X.J., Liu, G.J., Jin, H.J., Chen, J., & Wu, Q.B. (2019). Responses of soil organic carbon and nutrient stocks to human-induced grassland degradation in a Tibetan alpine meadow. *CATENA*, 178, 40-48. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.03.001>

Zheng, Z., Zhu, W., & Zhang, Y. (2020). Seasonally and spatially varied controls of climatic factors on net primary productivity in alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Conservation*, 21, e00814. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00814>

Páginas web:

Borreguiles y turberas silíceas de alta montaña (s.f.). *Rediam & Junta de Andalucía*. Recuperado de: https://laboratorioriediam.cica.es/recursosVisor/pdfs/aplicacionVegetacion/HICA/6230_1.pdf (08/06/2020)

OMM (20 de noviembre, 2018). Los niveles de gases de efecto invernadero en la atmósfera alcanzan un nuevo récord. *Organización Meteorológica Mundial*. Recuperado de: <https://public.wmo.int/es/media/comunicados-de-prensa/los-niveles-de-gases-de-efecto-invernadero-en-la-atm%C3%B3sfera-alcanzan-un> (08/06/2020)

Welch, C. (2019). El rápido derretimiento del permafrost del Ártico nos afecta a todos. *National Geographic Society*. Recuperado de: <https://www.nationalgeographic.es/medio-ambiente/2019/08/rapido-derretimiento-permafrost-artico-nos-afecta-todos> (08/06/2020)