

Variabilidad de la eficiencia en el uso del carbono a partir de datos MODIS

Cañizares, M.¹, Moreno, A.², Sánchez-Ruiz, S.¹, Gilabert, M.A.*¹

¹ UV-ERS, Departament de Física de la Terra i Termodinàmica, Universitat de València, 46100 Burjassot, Valencia, España.

² NTSG, Department of Ecosystem and Conservation Sciences, University of Montana, Missoula, MT 59812, USA.

Resumen: La eficiencia en el uso de carbono (CUE) cuantifica el incremento de la biomasa de las plantas a partir del carbono que fijan a través de su actividad fotosintética. En este trabajo se analiza la variación de la CUE anual (estimada a partir del cociente entre los productos de producción primaria neta, NPP, y producción primaria bruta, GPP, anuales de MODIS) en función del tipo de vegetación y de las variables meteorológicas temperatura del aire y precipitación, a lo largo de ocho años en la España peninsular. Los valores más bajos de CUE se encuentran en zonas de vegetación densa con niveles de precipitación de moderada a elevada (superior a 1000 mm/año), mientras que los valores más altos se localizan en zonas más áridas (con precipitación por debajo de 800 mm/año). La influencia de la temperatura es menos marcada. Cuando se analizan las variaciones interanuales de la CUE se observa que, para la mayor parte de los ecosistemas, un incremento de la precipitación produce un incremento de su CUE, mientras que un incremento de la temperatura la disminuye. En este caso, además, la influencia de la temperatura es más significativa desde un punto de vista estadístico. Es decir, para un ecosistema en particular, la CUE disminuye cuando se intensifican las condiciones de aridez.

Palabras clave: eficiencia en el uso del carbono (CUE), GPP, NPP, MODIS.

Carbon use efficiency variability from MODIS data

Abstract: Carbon use efficiency (CUE) describes how efficiently plants incorporate the carbon fixed during photosynthesis into biomass gain and can be calculated as the ratio between net primary production (NPP) and gross primary production (GPP). In this work, annual CUE has been obtained from annual GPP and NPP MODIS products for the peninsular Spain study area throughout eight years. CUE is spatially and temporally analyzed in terms of the vegetation type and annual precipitation and annual average air temperature. Results show that dense vegetation areas with moderate to high levels of precipitation present lower CUE values, whereas more arid areas present the highest CUE values. However, the temperature effect on the spatial variation of CUE is not well characterized. On the other hand, inter-annual variations of CUE of different ecosystems are discussed in terms of inter-annual variations of temperature and precipitation. It is shown that CUE exhibited a positive correlation with precipitation and a negative correlation with temperature in most ecosystems. Thus, CUE decreases when the ecosystem conditions change towards aridity.

Key words: carbon use efficiency (CUE), GPP, NPP, MODIS.

To cite this article: Cañizares, M., Moreno, A., Sánchez-Ruiz, S., Gilabert, M.A. 2017. Carbon use efficiency variability from MODIS data. *Revista de Teledetección*, 48, 1-12. <https://doi.org/10.4995/raet.2017.7044>

* Autor para la correspondencia: m.amparo.gilabert@uv.es

1. Introducción

A través del proceso de fotosíntesis las plantas fijan en forma de carbohidratos una cantidad de carbono por unidad de tiempo y de superficie, que denominamos producción primaria bruta (*gross primary production*, GPP). Parte de la GPP se consume en el proceso de respiración mitocondrial o autótrofa (R_A) para el mantenimiento de las células vegetales. Otra parte, denominada producción primaria neta (*net primary production*, NPP), se almacena en forma de biomasa (Waring y Running, 2007). La eficiencia en el uso del carbono (*carbon use efficiency*, CUE) es el cociente entre NPP y GPP

$$CUE = NPP/GPP = (GPP - R_A)/GPP = 1 - (R_A/GPP) \quad (1)$$

La CUE cuantifica la eficiencia con la que las plantas incrementan su biomasa a partir del carbono que fijan a través de su actividad fotosintética (Frantz y Bugbee, 2005). Es, por tanto, una magnitud adimensional vinculada con el potencial de secuestro de carbono de los ecosistemas. Un valor cercano a cero indica que prácticamente todo el carbono adquirido por la planta durante la fotosíntesis se consume en su propio mantenimiento y no supone ganancia neta de biomasa. Un valor cercano a la unidad, por el contrario, denota que no se devuelve a la atmósfera prácticamente nada del carbono fijado.

Waring *et al.* (1998) mostraron, en un estudio sobre flujos de carbono en diversos bosques de especies de hoja caduca, que la CUE permanecía constante. Este resultado ofrecía un esperanzador futuro a la estimación de los flujos de carbono. Sin embargo, aunque en promedio el valor de la CUE se sitúa alrededor de 0,5 (Zhang *et al.*, 2009), diversos estudios han mostrado que la CUE depende tanto de la naturaleza del ecosistema y de su edad como de diversos factores medioambientales (Albrizio y Steduto, 2003; Atkin *et al.*, 2015; Bradford y Crowther, 2013; Campioli *et al.*, 2011; Metcalfe *et al.*, 2010; Tang *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2009). La vegetación densa, por lo general, presenta una CUE menor que la dispersa, los ecosistemas forestales una CUE menor que los herbáceos y los matorrales y, dentro de los ecosistemas forestales, la CUE de los perennes suele ser menor que la de los caducifolios. Esta dependencia con el tipo de ecosistema confiere una variabilidad espacial a la CUE. Si analizamos la CUE diaria/semanal/mensual (Mäkelä y Valentine, 2001),

la variabilidad temporal puede ir ligada a la fenología de la vegetación. Si nos centramos en la CUE anual, esta variabilidad temporal se asocia con los cambios interanuales originados, entre otras, por las variaciones de precipitación y de temperatura. Los patrones de variabilidad de la CUE con la precipitación y la temperatura resultan complejos por depender, a su vez, del tipo de vegetación y del rango de variabilidad de la precipitación total y la temperatura (Zhang *et al.*, 2009). Conocer cómo afectan variables meteorológicas –como precipitación y temperatura– a la CUE es de gran interés para realizar previsiones del potencial de secuestro de los ecosistemas en escenarios de cambio climático (Zhang *et al.*, 2014). En general, el flujo de carbono que se fija por fotosíntesis o bien se estabiliza a una temperatura dada o bien decrece a partir de cierto valor, mientras que el flujo de carbono que se devuelve a la atmósfera a través del proceso de respiración crece exponencialmente con la temperatura (Zhang *et al.*, 2014). Como resultado, la cantidad de carbono que queda disponible para ser almacenada en forma de biomasa puede experimentar variaciones más o menos complejas en función de que domine un proceso u otro (fotosíntesis vs. respiración) (Tang *et al.*, 2014).

La GPP no se mide directamente sino que se estima a partir de los valores de producción neta del ecosistema (NEE, *net ecosystem exchange*) y de R_A (Reichstein *et al.*, 2005) que se registran en torres de medida de flujos, utilizando el método de covarianza de torbellinos (torres *eddy covariance*, EC). Estos valores son puntuales y tienen una representatividad espacial limitada. No obstante, a partir de datos de observación de la tierra (*Earth Observation*, EO) se distribuyen de forma operativa varios productos de GPP, destacando el MOD17A3 de MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*) (Running y Zhao, 2015; Zhao y Running, 2010), que proporciona la GPP cada 8 días, la GPP anual y la NPP anual. Este producto calcula la GPP utilizando como paradigma teórico el modelo de Monteith (1972), según el cual la GPP es el producto de la radiación fotosintéticamente activa absorbida por la vegetación y un factor de eficiencia en el uso de esta radiación (*light use efficiency*, LUE). Este último incorpora la conversión de unidades de energía a masa, por lo que también es conocido como eficiencia de conversión. La LUE, a su vez, se suele calcular a

partir de un valor máximo (que depende del tipo de ecosistema) y el producto de una serie de factores adimensionales, con rango de variación de 0 a 1, que modulan la reducción de la eficiencia máxima por diversos tipos de estrés, como el térmico (por baja temperatura) y el hídrico, que es el más importante en zonas mediterráneas (Garbulsky *et al.*, 2010; Gilbert *et al.*, 2015).

El cálculo de la NPP requiere la estimación de la respiración a través de productos EO, que es más compleja y presenta un grado de incertidumbre mayor. El producto MOD17 (Running *et al.*, 2004; Bastos *et al.*, 2014) la obtiene a partir de la combinación de datos meteorológicos y del producto de LAI (*leaf area index*), MOD15A2H (Myneni *et al.*, 2015), que se acompaña por un producto QC (*quality control*) que valora la contaminación por nubes en la escena. Existe una vía alternativa para calcular la NPP utilizando modelos biogeoquímicos de simulación de ecosistemas que se basan en los procesos físicos, biológicos, geoquímicos y fisiológicos entre las plantas y su entorno. El BIOME-BGC (Golinkoff, 2010), por ejemplo, está diseñado para la estimación del estado del ecosistema y de los flujos de carbono, nitrógeno y agua dentro y fuera del mismo a partir de información del sitio, parámetros ecofisiológicos y datos meteorológicos.

El análisis temporal de la CUE permite cuantificar cómo cambia el estado de los ecosistemas, sobre todo en relación a su capacidad para secuestrar carbono atmosférico, cuando cambian variables medioambientales como temperatura y precipitación. La parametrización de la CUE en función de dichas variables permitiría, además de calcular la NPP a partir de la GPP, evaluar el estado de los ecosistemas en escenarios futuros de cambio climático. Por este motivo, analizamos aquí la dependencia de la CUE con el tipo de ecosistema en la España peninsular y su variabilidad interanual con la precipitación acumulada anual y con la temperatura media anual del aire. Para ello utilizamos el producto MOD17A3 e imágenes de varias variables meteorológicas (precipitación acumulada anual, temperatura media anual y temperatura mínima media anual), que se han obtenido previamente mediante la espacialización de datos procedentes de la red de AEMet. El estudio comprende un periodo de 8 años, de 2005 a 2012, que abarca años con precipitación anual diferente.

2. Procedimiento experimental

2.1. Zona de estudio

La España peninsular se caracteriza por poseer un clima templado con veranos secos en el interior, y más frescos y húmedos a medida que nos aproximamos a las zonas costeras, especialmente en la costa atlántica. El régimen de lluvias está dominado en invierno por las penetraciones en el territorio de masas de aire del océano Atlántico, mientras que en verano está dominado por procesos de convección (Alcaraz *et al.*, 2006). A grandes rasgos, se pueden considerar tres zonas climáticas: la costa mediterránea (clima mediterráneo), las zonas del interior (clima continental) y la costa atlántica (clima atlántico). El clima mediterráneo, extendido a lo largo de la costa mediterránea, se caracteriza por registrar las máximas lluvias durante el otoño y la primavera, presentando condiciones de sequía y altas temperaturas durante el verano producidas por anticiclones subtropicales (Immerzeel *et al.*, 2009; Röder *et al.*, 2008). El clima continental, que se localiza en el interior o en regiones aisladas de la influencia marítima por cadenas montañosas, se caracteriza por su gran amplitud térmica entre verano e invierno. Por último, el clima atlántico u oceánico se caracteriza por poseer unas temperaturas suaves y precipitaciones abundantes durante todo el año (con un máximo invernal), teniendo inviernos fríos y veranos frescos con una oscilación térmica anual pequeña (10°C de media).

La zona de estudio es también, desde el punto de vista de la vegetación, una zona muy heterogénea con variedad de ecosistemas, muy ligados a la orografía del terreno y a sus características climática (Alcaraz *et al.*, 2006; Vicente-Serrano *et al.*, 2008). En concreto, los ecosistemas forestales ocupan aproximadamente un total de 28×10^6 ha según el Tercer Inventario Forestal Nacional (MAGRAMA, 2007), de las cuales aproximadamente 19×10^6 ha están pobladas de árboles y 9×10^6 ha desarboladas, representando respectivamente el 37% y el 18% de toda la superficie española.

Se han seleccionado 7 áreas de 3×3 píxeles (9 km²) ubicadas en ecosistemas de características diversas repartidos por la zona de estudio (Figura 1), intentando que cubrieran parte de su variabilidad climática (Tabla 1).

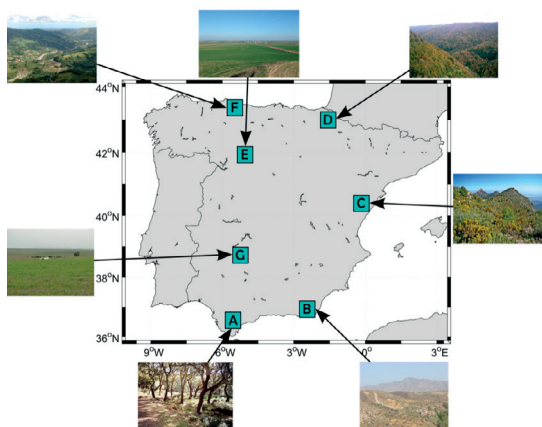


Figura 1. Zona de estudio mostrando la ubicación de las siete áreas de 3×3 píxeles seleccionadas.

2.2. Datos

Las imágenes de GPP y NPP anuales (producto MOD17A3) de la península Ibérica se han descargado de la web del NTSG (*Numerical Terradynamic Simulation Group, University of Montana*, <http://www.ntsug.umt.edu>). Este producto es una versión mejorada del MOD17A2 (Zhao y Running, 2010).

La imagen de clasificación de vegetación, única para todo el periodo estudiado, se ha obtenido del producto MCD12Q1 (*MODIS Land Cover Type Product*, Channan et al., 2014). Entre todas las clases que ofrece este producto, se han seleccionado las seis siguientes: vegetación de hoja perenne de aguja (*evergreen needleleaf vegetation*), vegetación de hoja perenne ancha (*evergreen broadleaf vegetation*), vegetación de hoja caduca ancha (*deciduous broadleaf vegetation*), vegetación anual de hoja ancha (*annual broadleaf vegetation*), herbáceos (*annual grass vegetation*) y vegetación escasa/nula (*non-vegetated land*).

Por último, se han utilizado los datos (a lo largo del periodo 2005–2012) de temperatura del aire media anual (T), de temperatura del aire mínima media anual (T_{\min}) y de precipitación acumulada anual (P) de todas las estaciones de la red de AEMet.

2.3. Metodología

Para cubrir el área de estudio con imágenes MODIS se crearon los mosaicos oportunos (en proyección sinusoidal) a partir de cuatro imágenes por cada fecha. A continuación se recortaron y se reproyectaron (lat/lon). Las imágenes de temperatura media anual, de temperatura mínima media

Tabla 1. Descripción de los ecosistemas donde se ubican las ventanas de 3×3 píxeles seleccionadas.

Área	Ubicación (lat; lon)	Descripción
A (Los Alcornocales)	(36,35°; -5,61°)	Parque Natural “Los Alcornocales”. Situada en Cádiz/Málaga. Zona muy húmeda en la que se forman bosques de niebla en valles estrechos y profundos. Posee densos alcornocales y robles andaluces. Precipitación elevada (por encima de 1500 mm/año).
B (Almería)	(36,91°; -2,38°)	Zona desértica de Almería, con vegetación dispersa de tipo matorral y precipitación muy baja (alrededor de 200 mm/año).
C (Forestal Castellón)	(40,60°; 0,13°)	Bosque mediterráneo en Castellón, con densidad baja de pinos y presencia de plantas aromáticas como romero y lavanda. Precipitación alrededor de 500 mm/año.
D (Selva de Irati)	(43,22°; -1,77°)	Selva de Irati, en el Pirineo oriental navarro. Constituye el segundo hayedo-abetal más extenso y mejor conservado de Europa. Vegetación muy densa. Se registran niveles elevados de precipitación (cerca de 2000 mm/año).
E (Secano Valladolid)	(41,74°; -4,99°)	Zona de cultivos en Valladolid, con predominio de cereales de secano (cebada y trigo) alternándose con girasoles, viñedos y legumbres. Precipitación de unos 400–500 mm/año.
F (Bosque Asturias)	(43,20°; -5,36°)	Zona forestal densa en Asturias, con predominio de castaños y pinos en cotas medias y eucaliptos en cotas bajas. Niveles de precipitación elevados, por encima de 1200 mm/año.
G (Pastizal Extremadura)	(38,72°; -5,24°)	Zona amplia de pastizal y labor de secano en Extremadura. Precipitación alrededor de 400–500 mm/año.

anual y de precipitación acumulada anual (desde 2005 a 2012), se han obtenido espacializando los datos de las estaciones de medida de AEMet mediante *kriging* (Moreno *et al.*, 2011; Wackernagel, 2013). Tanto las imágenes que proceden de productos MODIS como las generadas a partir de datos meteorológicos tienen una resolución espacial de 1 km.

La CUE se obtiene a partir del cociente entre la NPP y la GPP (Ecuación 1). Disponemos de una imagen de CUE para cada año del periodo 2005-2012. A partir de las imágenes generadas, se ha estudiado la correlación de la CUE con las variables meteorológicas considerando, por una parte, los valores medios y, por otra, sus variaciones interanuales. El análisis se ha realizado a nivel de imagen (clasificando los píxeles en función de las categorías de tipo de vegetación del producto MCD12Q1) y a nivel local en cada una de las siete áreas de 3×3 píxeles (Figura 1).

A nivel local se calculan las correlaciones entre las variables y entre sus anomalías (adimensionales), para así poder comparar la influencia de las variables meteorológicas en la variabilidad interanual de la CUE con independencia de su rango de variación.

A nivel de imagen, el estudio de la variabilidad interanual de la CUE con respecto a las otras variables consideradas se completa con un análisis de correlaciones parciales. Mediante este método se evalúa la correlación entre dos variables tras eliminar su dependencia con una tercera. Para ello, se calcula el coeficiente de correlación entre los residuos de las predicciones de cada una de las dos primeras variables con la tercera. Supongamos, por ejemplo, que las variables u , v y w son dependientes. Si queremos eliminar el efecto de la variable w , primero se correlaciona u con w y luego v con w . A continuación se calculan los residuos y, finalmente, se calcula la correlación entre los mismos a través del denominado coeficiente de correlación parcial ρ (Baba *et al.*, 2004).

3. Resultados y discusión

Consideramos primero los valores promedio de las variables en la zona de estudio con vistas a su análisis espacial (Figura 2). A grandes rasgos observamos que los valores más bajos de la CUE se

localizan en zonas con precipitación de moderada a elevada (superior a 1000 mm/año), mientras que los valores más altos se encuentran en zonas con precipitación inferior a 800 mm/año. Sin embargo, cuando se analiza la CUE en función de la temperatura media anual, no se detecta ningún patrón regular.

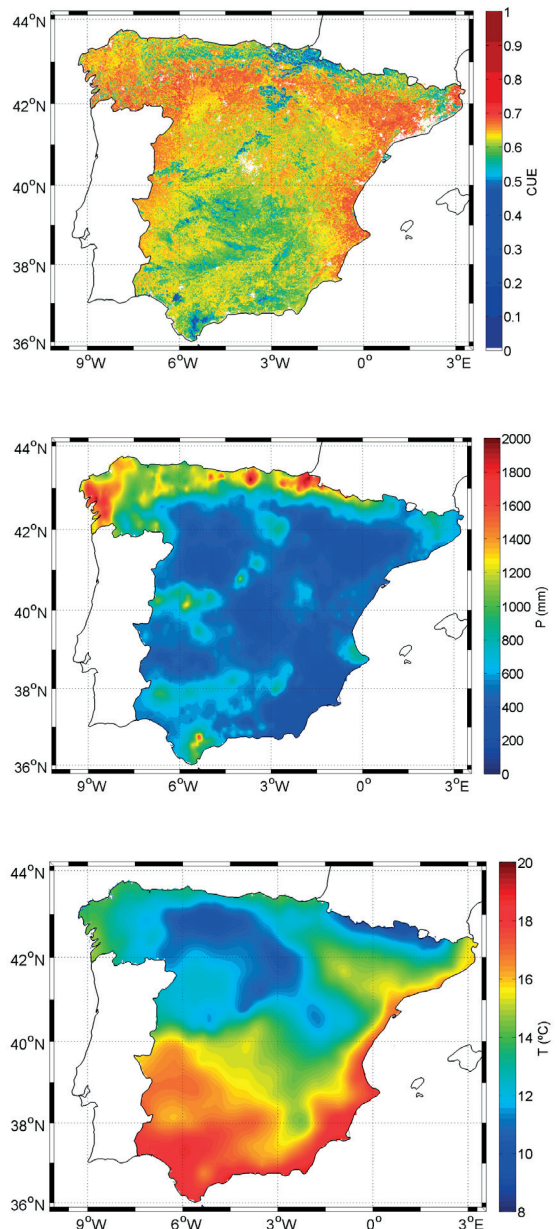


Figura 2. Imágenes de CUE, precipitación anual y temperatura media anual. Valores promediados a lo largo del periodo 2005-2012.

Los valores más bajos de CUE se localizan en ecosistemas forestales densos (de coníferas y de frondosas) ubicados en zonas con precipitación elevada y en cultivos de regadío (como los arrozales del delta del Ebro, de Valencia o del valle del Guadalquivir). Sus valores más altos se localizan a lo largo de la costa mediterránea –desde Catalunya hasta Murcia, incluyendo diversos tipos de ecosistemas– y en zonas con vegetación menos densa en Castilla-León y en el valle del Ebro (incluyendo herbáceos, cultivos de secano y vegetación dispersa de matorral bajo en zonas más áridas).

Utilizando el producto MCD12Q1 se ha calculado el valor promedio espacial de la CUE y su desviación típica espacial para cada tipo de vegetación (considerando todos los píxeles de cada clase en la imagen) (Figura 3). La dispersión que presenta la CUE de cada clase es muy elevada porque el promedio incluye zonas con características climáticas diferentes. Los valores de la CUE de las clases solo difieren ligeramente entre sí y su variabilidad interanual (superior a un 10% y, previsiblemente, consecuencia de las condiciones meteorológicas) es mayor que la variabilidad inter-clase. Consecuentemente, la caracterización de la CUE en función del tipo de vegetación

presenta limitaciones si consideramos todos los píxeles de la imagen.

Los valores de la CUE de todas las clases (Figura 3) presentan una ligera pendiente positiva a lo largo del periodo de tiempo estudiado (significativa desde el punto de vista estadístico en todas las clases, con $p < 0,05$, excepto en la de vegetación dispersa y en la de herbáceos en la que $p > 0,05$). Esta tendencia general está en consonancia con los resultados de Zhang *et al.* (2009) que, a nivel global, han encontrado que la CUE aumenta cuando disminuye la precipitación acumulada anual P (si $P < 2300$ mm) o cuando la temperatura media anual T aumenta (si $-10^{\circ}\text{C} < T < 20^{\circ}\text{C}$). Para profundizar en la dependencia de la CUE de cada clase con las variables meteorológicas vamos a considerar las 7 áreas de 3×3 píxeles seleccionadas en la zona de estudio (Tabla 1). El tamaño reducido y la homogeneidad de estas áreas reducen la desviación típica (Figura 4), lo que permite su representación conjunta y el análisis de cómo repercuten en la CUE los cambios interanuales de precipitación anual y de temperatura media anual.

De nuevo, las zonas más densas y húmedas presentan la CUE más baja. Por el contrario, las ocupadas por cultivos de secano y más áridas presentan la

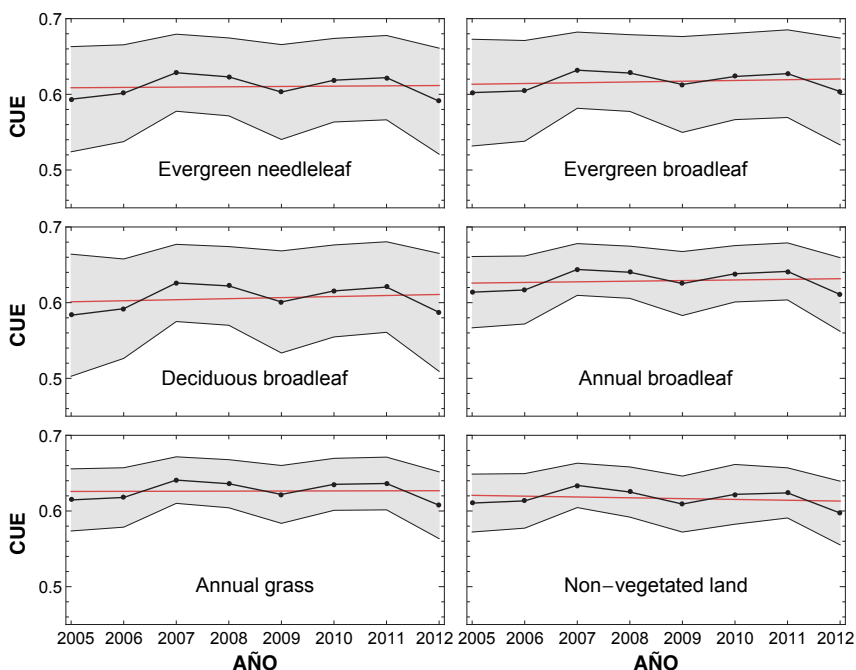


Figura 3. Valor medio espacial (en negro) y desviación típica espacial (zona sombreada) de la CUE de cada clase de vegetación en la imagen a lo largo del periodo estudiado. En rojo se ha representado la línea de tendencia.

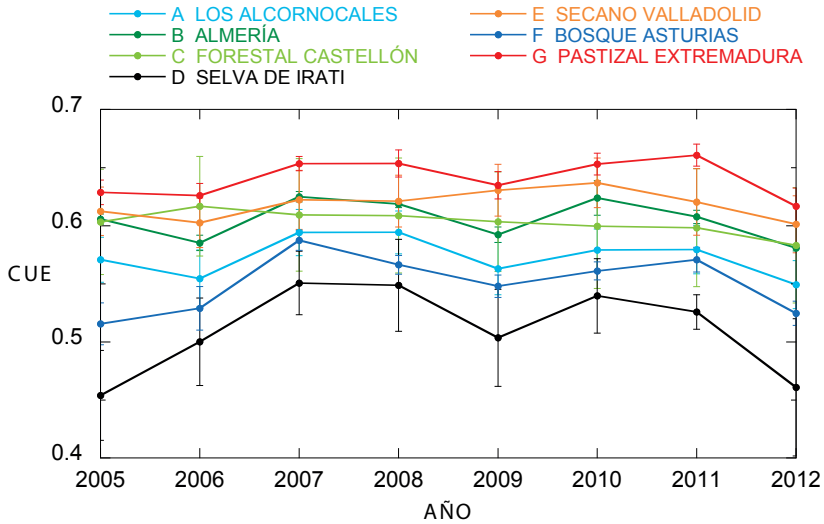


Figura 4. Valor medio espacial (puntos) y desviación típica espacial (barras) de la CUE de cada una de las áreas de 3×3 píxeles a lo largo del periodo estudiado.

CUE mayor. Si caracterizamos cada ecosistema por su CUE promedio en el periodo considerado, se observa que a mayor precipitación anual menor CUE, encontrándose una correlación lineal con pendiente negativa con coeficiente de correlación $R = 0,89$ y $p < 0,05$ (Figura 5). Sin embargo, la influencia de la temperatura media anual es menos significativa. En este caso, el coeficiente de correlación del ajuste lineal –ahora con pendiente positiva– es $R = 0,41$, con $p < 0,05$. El coeficiente de correlación entre la CUE y la temperatura mínima media anual es $R = 0,18$ ($p < 0,05$).

Los valores de la CUE en las siete áreas en cada uno de los años muestran unas tendencias similares pero con menores coeficientes de correlación,

tanto con P como con T , debido a la mayor dispersión de los datos. Esta representación (Figura 6) permite calcular la correlación global de todos los valores de la CUE con cada variable meteorológica y la correlación que presenta en cada uno de los ecosistemas estudiados (Tabla 2). En todos los casos, las correlaciones son significativas ($p < 0,05$). La única excepción se registra en el ecosistema B, donde la correlación entre CUE y T presenta una $p > 0,05$. Cabe resaltar, como se comenta a continuación, que cuando se analiza la respuesta de cada ecosistema a las variaciones interanuales de P y T se obtienen tendencias contrarias, en su mayoría, a las encontradas globalmente.

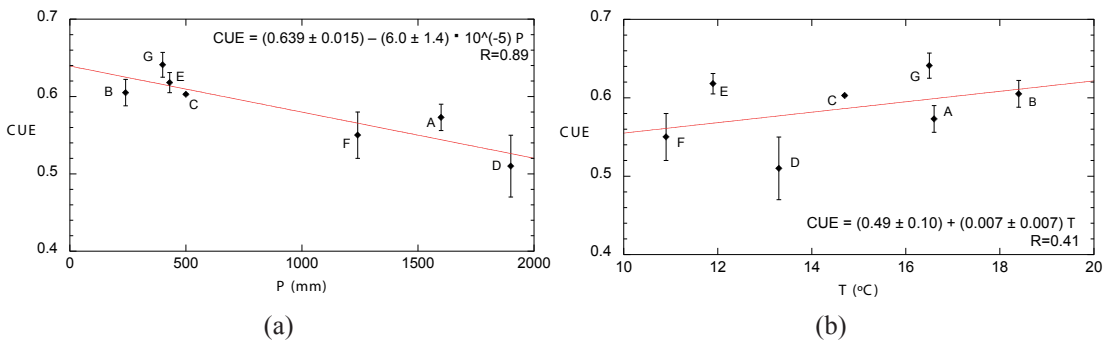


Figura 5. Valor medio a lo largo del periodo 2005–2012 de la CUE de cada una de las áreas de 3×3 píxeles en función de la precipitación anual (a) y de la temperatura media anual (b).

Contrariamente a lo que ocurre con la distribución global, la CUE aumenta con la P en las zonas B (Almería), D (Selva de Irati), E (cultivos de secano en Valladolid) y G (pastizal en Extremadura) de forma significativa, aunque con un R más bajo. La excepción es la zona C (forestal de Castellón), cuya CUE disminuye cuando se registra mayor precipitación, y las zonas A (Alcornocales) y F (bosque Asturias), que no muestran correlación. Las correlaciones particulares de cada ecosistema son menores que la que se registra con la distribución global de puntos.

Aunque globalmente la CUE aumenta con T (con $R = 0,34$), el comportamiento de cada ecosistema

difiere de esta tendencia. Si dejamos aparte las zonas E (secano Valladolid) y F (bosque Asturias) que presentan una pendiente casi nula y una correlación muy baja, el resto de las zonas disminuyen su CUE cuando aumenta T (es decir, en periodos más secos). Algunas correlaciones son incluso mayores que las que presenta la distribución global; y mayores que las que se registran entre la precipitación y la CUE en cada ecosistema. La excepción es la zona C (forestal de Castellón), que presenta una correlación relativamente alta con una pequeña pendiente positiva. Es decir, su CUE es prácticamente insensible a las variaciones interanuales de la T . Cuando se analiza la correlación entre CUE y la T_{min} se obtiene un

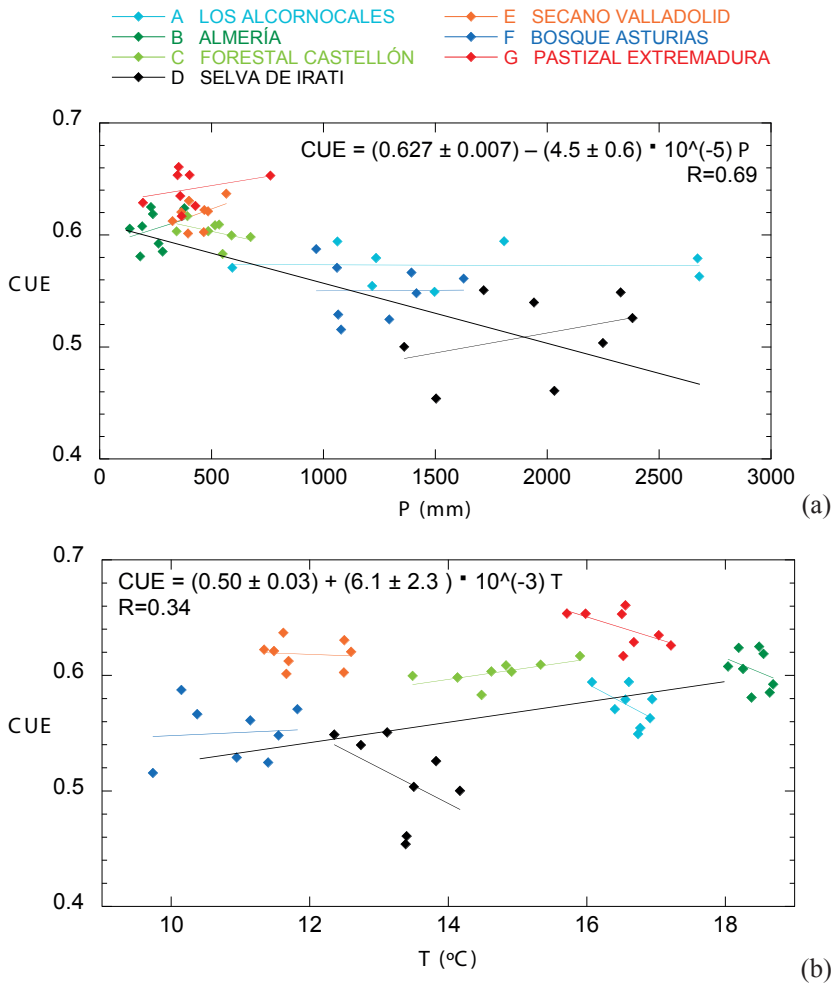


Figura 6. CUE de cada una de las áreas de 3x3 píxeles en función de la precipitación anual (a) y de la temperatura media anual (b) para cada uno de los 8 años del periodo 2005-2012. Se representan las líneas del ajuste global y las correspondientes a cada uno de los ecosistemas.

Tabla 2. Pendientes y coeficientes de correlación R de las regresiones lineales entre la CUE y la precipitación anual (P) y la temperatura media anual (T), para cada una de las áreas de 3×3 píxeles seleccionadas en la zona de estudio. (*) Esta correlación es la única que presenta un $p > 0,05$, el resto de las correlaciones lineales son significativas.

ÁREA	CUE vs. P (mm)		CUE vs. T ($^{\circ}\text{C}$)	
	Pendiente < 0 ; $R = 0,69$		Pendiente > 0 ; $R = 0,34$	
	Pendiente (mm^{-1})	R	Pendiente ($^{\circ}\text{C}^{-1}$)	R
A (Los Alcornocales)	$-0,05 \times 10^{-5}$	0,02	-0,032	0,54
B (Almería)	$+6,4 \times 10^{-5}$	0,27	-0,025	0,33*
C (Forestal Castellón)	$-4,3 \times 10^{-5}$	0,45	+0,009	0,64
D (Selva de Irati)	$+3,6 \times 10^{-5}$	0,36	-0,031	0,47
E (Secano Valladolid)	$+7,2 \times 10^{-5}$	0,44	-0,002	0,08
F (Bosque Asturias)	$+0,09 \times 10^{-5}$	0,01	+0,003	0,08
G (Pastizal Extrem.)	$+3,3 \times 10^{-5}$	0,33	-0,019	0,57

valor relativamente bajo en todas las zonas. La excepción nuevamente la registra la zona forestal de Castellón (C), que presenta una correlación de 0,72 con pendiente positiva.

Las anomalías en las variables se han calculado utilizando el coeficiente de variación ($\text{cov} = \text{desviación}/\text{valor medio}$). Obviamente, los coeficientes de correlación que se obtienen (Tabla 3) son similares a los mostrados en la Tabla 2 ($p < 0,05$); no obstante, en este caso, debido al proceso de normalización, los valores de las pendientes son comparables (al mostrar las variables un rango de variación similar). Se constata la mayor variabilidad interanual que presenta la precipitación, que puede llegar a ser superior al 50% mientras que la de la temperatura no suele superar el 5–10%. Sin embargo, cuando se analizan las pendientes de las regresiones entre cov CUE y $\text{cov } T$, así como sus coeficientes de correlación, se observa que son mucho mayores que las de las regresiones entre cov CUE y $\text{cov } P$ en la mayor parte de las zonas, lo que indica una mayor sensibilidad de la CUE a los cambios en la temperatura que a la precipitación.

Es decir, la CUE es más sensible a la temperatura media anual que a la precipitación media anual, pero como el rango de variación de la segunda es un orden de magnitud superior que el de la primera, las dos variables meteorológicas influyen en la eficiencia en el uso del carbono del ecosistema.

Por último, para profundizar un poco más en los factores que afectan a la variabilidad interanual de la CUE a nivel de toda la imagen, se han estudiado las correlaciones parciales con la temperatura y la precipitación. No se incluye la T_{min} porque resulta ser redundante al estar muy correlacionada con la T ($R = 0,96$). Las imágenes del coeficiente parcial de correlación (Figura 7) muestran que las variaciones interanuales de la CUE y de la P presentan, en la mayor parte del territorio, una correlación positiva, lo que confirma los resultados mostrados en la Figura 6 (a). Por el contrario, las correlaciones entre CUE y T son negativas, sobre todo el sur de la península. Esto último también confirma lo que mostraba la Figura 6 (b), donde en general las pendientes eran negativas, pero destacaba la pendiente positiva en la zona C (Castellón),

Tabla 3. Signo de las pendientes y coeficientes de correlación R de las regresiones lineales de las anomalías de la CUE en función de las anomalías en la precipitación anual (P) y en la temperatura media anual (T), para cada una de las áreas de 3×3 píxeles seleccionadas en la zona de estudio. Las anomalías se han evaluado en todos los casos a través del coeficiente de variación (desviación relativa respecto del valor medio).

ÁREA	cov CUE vs. cov P		cov CUE vs. cov T	
	Pendiente	R	Pendiente	R
A (Los Alcornocales)	-0,001	0,02	-0,92	0,54
B (Almería)	+0,025	0,27	-0,75	0,33
C (Forestal Castellón)	-0,036	0,45	+0,21	0,64
D (Selva de Irati)	+0,136	0,36	-0,81	0,47
E (Secano Valladolid)	+0,051	0,44	-0,04	0,08
F (Bosque Asturias)	+0,002	0,01	+0,05	0,08
G (Pastizal Extrem.)	+0,021	0,33	-0,48	0,57

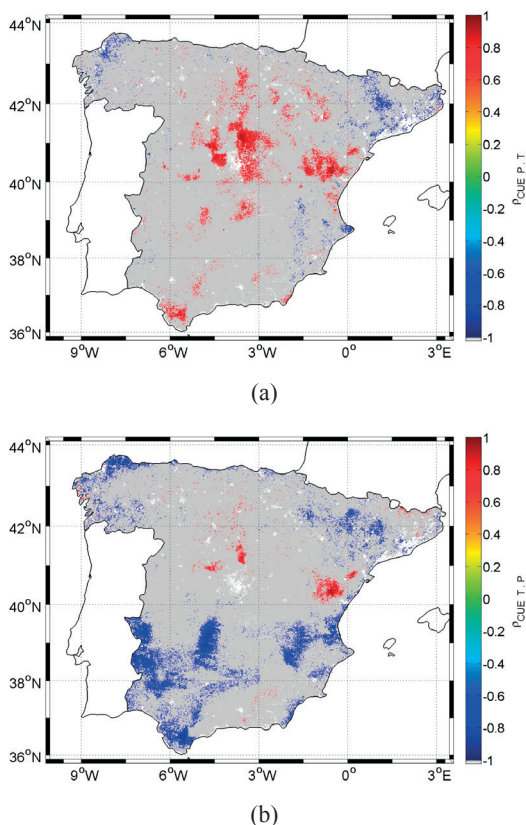


Figura 7. Coeficiente de correlación parcial (ρ) entre las variaciones interanuales de la CUE y de las variables P (a) y T (b). Los píxeles que presentan correlaciones con $p > 0,1$ se han enmascarado en gris.

ubicada en la mancha roja de la imagen donde la correlación es positiva. En esta zona, con temperatura mínima muy baja, parece que el aumento de CUE con el incremento de temperatura se deba a la mayor influencia de la temperatura mínima en la GPP que en la respiración. Teniendo en cuenta que $CUE = 1 - (R_A/GPP)$. Si la zona, como parece que ocurre, presenta habitualmente estrés térmico por baja temperatura (es decir, la actividad fotosintética está limitada por la baja temperatura), cuando T aumenta, entonces GPP aumenta, y origina que CUE aumente. En las otras zonas, con temperaturas mayores y con menos estrés térmico, la influencia de la temperatura es más notable en la R_A (si la temperatura aumenta, aumenta la respiración, y la CUE disminuye). Todo esto implicaría que el efecto de la variación interanual de la temperatura sobre la CUE depende del rango de temperaturas de la zona de estudio. No obstante, se requeriría un

estudio más profundo para establecer el valor umbral de la T que delimita cuándo su aumento hace que CUE aumente (porque disminuye el estrés térmico y aumenta la GPP) o cuando prevalece el efecto del aumento de la respiración con la temperatura, que produce una disminución de la CUE.

En general, cuando un ecosistema (con una CUE media, que depende de su adaptación a las condiciones climáticas que caracterizan su ubicación) está sometido a condiciones de mayor sequía, o incrementa su temperatura, consume mayor cantidad de carbono en el proceso de respiración y su CUE disminuye (Zhang *et al.*, 2014).

4. Conclusiones

Globalmente, el patrón espacial de tipos de vegetación está más conectado con el de precipitación, de forma que, como se ha mencionado previamente, los ecosistemas densos y húmedos presentan una CUE menor que los más áridos. La influencia de la temperatura en este caso es más errática, aunque con menor correlación se ha comprobado que los ecosistemas con CUE mayor se localizan en zonas con temperatura media anual mayor. No obstante, cada tipo de vegetación presenta una gran heterogeneidad espacial, que se traduce en una gran dispersión en los valores de CUE.

Cuando se realiza un análisis más pormenorizado para diversos ecosistemas, ubicados en localizaciones concretas de la zona de estudio, se observa que, en la mayor parte de los casos, un incremento de la precipitación produce un incremento de la CUE, mientras que un incremento de la temperatura la disminuye, aunque en algunos casos las correlaciones no son muy altas. Es decir, para un ecosistema en particular, la CUE disminuye (por incrementarse su respiración) cuando disminuye la precipitación y aumenta la temperatura, es decir, cuando se desplaza hacia condiciones más áridas. Además, en este caso, la influencia de la temperatura es estadísticamente más significativa, dado el mayor control que esta variable ejerce en el proceso de respiración.

Con vistas a analizar la evolución del potencial de secuestro de los ecosistemas en un escenario futuro de cambio climático –en el que se prevé una disminución de la precipitación y un aumento de la temperatura– se podría esperar una disminución generalizada de la CUE en la mayor parte de los

ecosistemas de la península Ibérica. Por lo tanto, los ecosistemas reducirían su eficiencia de conversión de los carbohidratos en biomasa y, consiguientemente, su capacidad de almacenar CO₂ atmosférico. No obstante, se requeriría una serie temporal de datos mayor para realizar una parametrización estadísticamente significativa de la CUE con las variables meteorológicas.

La variabilidad espacial de la CUE mostraba que los sistemas más áridos presentan una CUE mayor que los más densos y húmedos. Cabría plantearse si, en el transcurso del tiempo, los ecosistemas de la península –que en un principio se prevé que experimentarán una disminución generalizada de su CUE– se adaptarían a las nuevas condiciones medioambientales (sobre todo regulando su respiración de mantenimiento) y, como fruto de dicho procesos de adaptación, recuperarían su valor de CUE. En otras palabras, en un escenario futuro en el que aumente la aridez, disminuirá la actividad fotosintética. No obstante, es posible que los sistemas experimenten una adaptación a estas nuevas condiciones y su CUE se incremente de forma que, a pesar de disminuir la GPP, el sistema reduzca sus pérdidas de CO₂ por la respiración de mantenimiento y optimice la producción de biomasa, más escasa en estas circunstancias. La otra posibilidad es que no se produjera tal aclimatación y que las especies vegetales fueran reemplazadas por otras (Büchi y Vuilleumier, 2016). Es esta una cuestión abierta a la que no podemos dar respuesta con el análisis efectuado.

5. Agradecimientos

Este trabajo ha sido subvencionado, en parte, por los proyectos ERMES (FP7/2007-2013) y ESCENARIOS (MINECO/FEDER, CGL2016-75239-R). Agradecemos a AEMet, y muy especialmente al Dr. J. Tamayo, la cesión de los datos meteorológicos. Los productos MODIS se descargaron utilizando la herramienta online Data Pool, que es cortesía de NASA EOSDIS Land Processes Distributed Active Archive Center (LP DAAC), USGS/Earth Resources Observation and Science (EROS) Center, Sioux Falls, South Dakota, [https://lpdaac.usgs.gov/data_access]. Finalmente, les damos las gracias a los revisores, cuyas sugerencias han contribuido a mejorar el manuscrito.

Referencias

- Albrizio, R., Steduto, P. 2003. Photosynthesis, respiration and conservative carbon use efficiency of four field grown crops. *Agricultural and Forest Meteorology*, 116(1-2), 19-36. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(02\)00252-6](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(02)00252-6)
- Alcaraz, D., Paruelo, J., Cabello, J. 2006. Identification of current ecosystem functional types in the Iberian Peninsula. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 200-212. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00215.x>
- Atkin, O. K., Bloomfield, K. J., Reich, P. B., *et al.* 2015. Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *New Phytologist*, 206(2), 614-636. <https://doi.org/10.1111/nph.13253>
- Baba, K., Shibata, R., Sibuya, M. 2004. Partial correlation and conditional correlation as measures of conditional independence. *Australian & New Zealand Journal of Statistics*, 46(4), 657-664. <https://doi.org/10.1111/j.1467-842X.2004.00360.x>
- Bastos, A., Gouveia, C.M., Trigo, R.M., Running, S.W. 2014. Analysing the spatio-temporal impacts of the 2003 and 2010 extreme heatwaves on plant productivity in Europe. *Biogeosciences*, 11, 3421-3435. <https://doi.org/10.5194/bg-11-3421-2014>
- Bradford, M.A., Crowther, T.W. 2013. Carbon use efficiency and storage in terrestrial ecosystems (Commentary). *New Phytologist*, 199(1), 7-9. <https://doi.org/10.1111/nph.12334>
- Campoli, M., Gielsen, B., Göckede, M., Papale, D., Bouriaud, O., Granier, A. 2011. Temporal variability of the NPP-GPP ratio at seasonal and interannual time scales in a temperate beech forest. *Biogeosciences*, 8, 2481-2492. <https://doi.org/10.5194/bg-8-2481-2011>
- Channan, S., K. Collins, Emanuel, W. R. 2014. Global mosaics of the standard MODIS land cover type data. University of Maryland and the Pacific Northwest National Laboratory, College Park, Maryland, USA.
- Frantz, J.M., Bugbee, B. 2005. Acclimation of plant population to shade: Photosynthesis, respiration, and carbon use efficiency. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130, 918-927.
- Garbulsky, M. F., Peñuelas, J., Papale, D., Ardö, J., Goulden, M.L., Kiely, G., Richardson, A.D., Rotenberg, E., Veenendaal, E.M., Filella, I. 2010. Patterns and Controls of the Variability of Radiation Use Efficiency and Primary Productivity across Terrestrial Ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 19(2), 253-267. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00504.x>

- Gilbert, M. A., Moreno, A., Maselli, F., Martínez, B., Chiesi, M., Sánchez-Ruis, S., García-Haro, F.J., Pérez-Hoyos, A., Campos-Taberner, M., Pérez-Priego, O., Serrano-Ortiz, P., Carrara, A. 2015. Daily GPP estimates in Mediterranean ecosystems by combining remote sensing and meteorological data. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.*, 102, 184-197. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2015.01.017>
- Golinkoff, J., 2010. Biome BGC version 4.2: The Theoretical Framework. Numerical Terradynamic Simulation Group, College of Forestry and Conservation, University of Montana, Missoula, MT, USA.
- Immerzeel, W.W., Rutten, M.M., Droogers, P. 2009. Spatial downscaling of TRMM precipitation using vegetative response on the Iberian Peninsula. *Remote Sensing of Environment*, 113(2), 362-370. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.10.004>
- MAGRAMA. 2007. Tercer Inventario Forestal Nacional (IFN3) 1997-2007. Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente (<http://www.mapama.gob.es/>).
- Mäkelä, A., Valentine, H.T. 2001. The ratio of NPP to GPP: evidence of change over the course of stand development. *Tree Physiology*, 21, 1015-1030. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.14.1015>
- Metcalfé, D. B., Meir, P., Aragão, L. E. O. C., Lobo-do-Vale, R., Galbraith, D., Fisher, R. A., et al., 2010. Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. *New Phytologist*, 187, 608-621. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03319.x>
- Monteith, J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9, 747-766. <https://doi.org/10.2307/2401901>
- Moreno, A., Gilbert, M. A., Martínez, B. 2011. Mapping daily global solar irradiation over Spain: A comparative study of selected approaches. *Solar Energy*, 85(9), 2072-2084. <https://doi.org/10.1016/j.solener.2011.05.017>
- Myneni, R., Knyazikhin, Y., Park T. 2015. MYD15A2H MODIS/Aqua Leaf Area Index/FPAR 8-Day L4 Global 500m SIN Grid V006. NASA EOSDIS Land Processes DAAC. <https://doi.org/10.5067/MODIS/MYD15A2H.006>
- Reichstein, M., Falge, E., Baldocchi, D., Papale, D., Aubinet, M., Berbigier, P., et al. 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: Review and improved algorithm. *Global Change Biology*, 11, 1424-1439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001002.x>
- Röder, A., Udelhoven, Th., Hill, J., del Barrio, G., Tsiourlis, G. 2008. Trend analysis of Landsat-TM and -ETM+ imagery to monitor grazing impact in a rangeland ecosystem in Northern Greece. *Remote Sensing of Environment*, 112(6), 2863-2875. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.01.018>
- Running, S.W., Nemani, R.R., Heinsch, F.A., Zhao, M., Reeves, M., Hashimoto, H. 2004. A Continuous Satellite-Derived Measure of Global Terrestrial Primary Production. *BioScience*, 54(6), 547-560. [http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0547:ACSMOG\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0547:ACSMOG]2.0.CO;2)
- Running, S. W., Zhao, M. 2015. Daily GPP and Annual NPP (MOD17A2/A3) Products NASA Earth Observing System MODIS Land Algorithm. MOD17 User's Guide, 28 pp.
- Tang, J., Luysaert, S., Richardson, A.D., Kutsch, W., Janssens, I.A. 2014. Steeper declines in forest photosynthesis than respiration explain age-driven decreases in forest growth. *PNAS*, 111, 8856-8860. <https://doi.org/10.1073/pnas.1320761111>
- Vicente-Serrano, S. M., Pérez-Cabello, F., Lasanta, T. 2008. Assessment of radiometric correction techniques in analyzing vegetation variability and change using time series of Landsat images. *Remote Sensing of Environment*, 112(10), 3916-3934. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.06.011>
- Wackernagel, H. 2013. *Multivariate Geostatistics: An Introduction with Applications*. Springer-Verlag, Berlin, 388 pp.
- Waring, R.H., Landsberg, J.J., Williams, M. 1998. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production? *Tree Physiology*, 18, 129-134.
- Waring, R.H., Running, S.W., 2007. Carbon cycle, en *Forest Ecosystems. Analysis at multiple scales*, Third edition, Elsevier Academic Press, pp. 59-98.
- Zhang, Y., Xu, M., Chen, H., Adams, J. 2009. Global pattern of NPP to GPP ratio derived from MODIS data: effects of ecosystem type, geographical location and climate. *Global Ecology and Biogeographie*, 18, 280-290. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00442.x>
- Zhang, Y., Yu, G., Yang, J., Wimberly, M.C., Zhang, X., Tao, J., Jiang, Y., Zhu, J., 2014. Climate-driven global changes in carbon use efficiency. *Global Ecol. Biogeogr.*, 23, 144-155. <http://doi.org/10.1111/geb.12086>
- Zhao, M., Running, S.W. 2010. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 329(5994), 940-943. <https://doi.org/10.1126/science.1192666>