



Biomasa y productividad en las Zonas áridas mexicanas

Biomass and productivity in Mexican arid lands

Oscar Briones^{1*}, Alberto Búrquez², Angelina Martínez-Yrizar², Numa Pavón³ y Yareni Perroni⁴

¹ Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.

² Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Hermosillo, Sonora, México.

³ Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Centro

de Investigaciones Biológicas. Pachuca, Hidalgo, México. npavon@uaeh.edu.mx

⁴ Universidad Veracruzana. Instituto de Biotecnología y Eco-

logía Aplicada, Xalapa, Veracruz, México. yperroni@uv.mx
* Autor de correspondencia. oscar.briones@inecol.mx

RESUMEN

Las zonas áridas mexicanas ocupan 54% de la superficie y las habita más de 40% de la población nacional. Aunque existen pocos estudios sobre la biomasa y flujo de energía de las zonas áridas mexicanas, estos muestran que la biomasa aérea ($23.2 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 4.15 \text{ Mg ha}^{-1}$, 23 sitios) y subterránea ($11.2 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 3.54 \text{ Mg ha}^{-1}$, 7 sitios) fue superior al promedio de los desiertos del mundo y sus valores altos estuvieron cercanos al intervalo del bosque tropical caducifolio (BTC). La productividad primaria neta de las regiones más secas de las zonas áridas mexicanas ($< 0.5 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1} - 3.4 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) fue similar al promedio de los desiertos del mundo, pero en las regiones menos secas fue casi cuatro veces mayor y similar a los BTC más secos. La producción de hojarasca ($2.85 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1} \pm 0.64 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, 12 sitios) fue mayor a los desiertos norteamericanos y en sitios mexicanos fue cercana al BTC. La producción de hojas, como en la mayoría de los ecosistemas terrestres, fue el componente que más contribuyó a la producción anual de hojarasca. La tasa de descomposición de la hojarasca ($0.001 \text{ g C año}^{-1} - 0.44 \text{ g C año}^{-1}$) fue más lenta en comparación con bosques. La respiración microbiana del suelo ($28.4 \mu\text{g C g}^{-1} \text{ d}^{-1} \pm 5.44 \mu\text{g C g}^{-1} \text{ d}^{-1}$, 10 sitios) dependió principalmente de la precipitación y la concentración de carbono y nitrógeno. La disponibilidad de agua es el principal factor que regula la biomasa y productividad primaria en las zonas áridas mexicanas. Urge incrementar las investigaciones sobre la dinámica de los ecosistemas áridos, cuya sensibilidad/resiliencia al cambio de uso de suelo y otras presiones persistentes de cambio global es aún incierta.

PALABRAS CLAVE: carbono, descomposición, desiertos, hojarasca, productividad primaria, respiración de suelo.

ABSTRACT

Arid lands cover 54% of Mexico where over 40% of the total population inhabit these areas. Studies on the ecosystem functioning of the Mexican arid lands are still very limited. These studies have shown that mean aboveground biomass ($23.2 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 4.15$, 23 sites) and belowground biomass ($11.2 \text{ Mg ha}^{-1} \pm 3.54 \text{ Mg ha}^{-1}$, 7 sites) were higher than those of the deserts of the world and their higher values were within the range for tropical deciduous forests (TDF). Net primary productivity in the driest regions of Mexico ($< 0.5 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ y}^{-1} - 3.4 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$) was similar to the mean of the deserts of the world, but in the less dry regions it was almost four times larger and similar to the drier TDF. Total litterfall ($2.85 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ y}^{-1} \pm 0.64 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$, 12 sites) was higher than in the North American deserts and close to the lower end of values for TDF's. Litter decomposition rate ($0.001 \text{ g C y}^{-1} - 4 \text{ g C y}^{-1}$) was lower than in non-desert regions. Microbial respiration of soil ($28.4 \mu\text{g C g}^{-1} \text{ d}^{-1} \pm 5.44 \mu\text{g C g}^{-1} \text{ d}^{-1}$, 10 sites) depended mainly on precipitation and the concentration of carbon and nitrogen. Water availability is the main factor controlling biomass and productivity in the arid lands of Mexico. Since the sensitivity/resilience to land use change and other persistent global change pressures is still uncertain, more research on the dynamics of arid ecosystems is urgently needed.

KEYWORDS: carbon, decomposition, deserts, litterfall, primary productivity, soil respiration.

INTRODUCCIÓN

Las zonas áridas se caracterizan por ser ambientes en donde la pérdida de agua por evaporación es mucho mayor que la entrada por la precipitación, las temperaturas son extremas y, en general, la disponibilidad de nutrientes en el suelo es baja (Whitford, 2002; Montaña *et al.*, 2016). A pesar de su apariencia desolada e improductiva, los ecosistemas áridos muestran una alta diversidad biológica y contienen una red importante de interacciones biológicas y de movimiento de materia y energía entre las especies y el medio abiótico. Las zonas áridas y semiáridas han provisto de recursos y servicios ambientales (*i.e.*, forraje para el ganado, productos alimenticios y medicinales, conservación de la biodiversidad, provisión de agua dulce, producción de energía, turismo y recreación) a una tercera parte de la humanidad (White y Nackoney, 2003). Esas zonas son uno de los principales reservorios terrestres de carbono y su capacidad de almacenamiento de carbono puede rivalizar con algunos ecosistemas forestales (Schlesinger, Belnap y Marion, 2009). En México, las zonas áridas y semiáridas cubren más de la mitad del territorio y se localizan principalmente en las regiones norte y centro. Sustentan una variada vegetación compuesta principalmente por plantas leñosas de porte bajo, así como por plantas suculentas y gramíneas que forman matorrales xerófilos y pastizales (Rzedowski, 1978).

Por sus características climáticas y biológicas, las zonas áridas y semiáridas de México fueron reconocidas a mediados del siglo pasado como Sonorense, Chihuahuense, Hidalguense y Poblana, así como la Tamaulipeca, Guerrerense, Tehuantepeca, Veracruzana y Yucateca. Las primeras cuatro zonas presentan un clima caliente y seco con una precipitación anual menor a 500 mm y fueron posteriormente reconocidas por Rzedowski (1973). Las últimas cinco zonas presentan un clima caliente seco y semiseco, con una precipitación anual de hasta 900 mm y una vegetación fisonómicamente similar a las asociaciones vegetales con menor precipitación del bosque tropical seco (Rzedowski, 1978). Las zonas áridas y semiáridas coinciden en lo general con las zonas climáticas áridas y semiáridas delimitadas con el Índice de Aridez (IA) esti-

mado con el método de Penmann (Comisión Nacional Forestal [Conafor] - Universidad Autónoma Chapingo [UACH], 2013). Al calcularse como el cociente entre la precipitación media anual y la evapotranspiración potencial, el IA expresa la disponibilidad hídrica para los ecosistemas. Las zonas áridas hiperáridas ($IA < 0.05$) cubren 0.67%; las áridas ($IA = 0.05 - 0.20$), 18.91%; y semiáridas ($IA = 0.20 - 0.50$), 34.77% de los 1 960 189 km² del país (Conafor- UACH, 2013). La productividad primaria es el resultado de la cantidad de dióxido de carbono (CO₂) que las hojas absorben a través de la fotosíntesis y es el proceso por el cual el carbono (C) y la energía entran al ecosistema. La productividad primaria neta (PPN) es la ganancia neta de C por la vegetación y es un indicador del balance de C entre la cantidad que ingresa al ecosistema y la cantidad liberada por las plantas durante la respiración (Chapin, Manson y Mooney, 2011). La PPN en los ecosistemas terrestres se correlaciona fuertemente con la precipitación y la asociación entre ambas variables es más estrecha en los ecosistemas áridos (Noy-Meir, 1985; Mares, 2017). Sin embargo, esa asociación puede modificarse por la intensidad, frecuencia y estacionalidad de la precipitación, infiltración y escurrimiento del agua de lluvia, evaporación, temperatura, fertilidad del suelo, topografía, densidad y composición de la vegetación y potencial de producción de las especies (Hadley y Szarek, 1981; Whitford, 2002; Mares, 2017). La evaluación de la PPN de las zonas áridas es de suma importancia dada su relevancia en términos de la superficie global que ocupan, la distribución heterogénea de la productividad y su efecto modificador en los modelos sobre la dinámica del C y calentamiento global (Búrquez, Martínez-Yrizar y Nuñez, 1999; Schlesinger y Bernhardt, 2013; Weathers, Strayer y Likens, 2013). La evaluación directa de la productividad primaria neta aérea (PPNA) y subterránea (PPNB) se realiza con base en cosechas múltiples de la biomasa. Sin embargo, la evaluación directa de la PPN regional o nacional es impráctica y costosa, por lo que también se han utilizado técnicas indirectas con base en modelos con variables climáticas o imágenes de satélite calibradas con mediciones directas de PPN en campo



(Huete, Solano-Barajas, Glenn y Restrepo-Coupe, 2011; Mendez-Estrella, Romo-Leon y Castellanos, 2017). Los escasos trabajos a escala global sobre PPNB (10% de los estudios sobre productividad en el planeta) han generado esfuerzos para la compilación de información en bases de datos y el uso de aproximaciones, tales como caracteres de las plantas, para realizar estimaciones de la PPNB (Chapin *et al.*, 2011; McCormack *et al.*, 2015; Iversen *et al.*, 2017).

La biomasa es la masa de los organismos vivos por unidad de superficie en un momento dado (Chapin *et al.*, 2011). La biomasa varía en función de la composición florística y la estructura de la vegetación y, al igual que la mayoría de los procesos ecosistémicos, está ligada a la disponibilidad de agua. La biomasa ha sido utilizada para cuantificar las entradas y salidas de C y de los gases de efecto de invernadero en el ecosistema (Escobar *et al.*, 2008; Chapin *et al.*, 2011). La determinación adecuada de la biomasa de un ecosistema permite determinar los almacenes de C y otros elementos químicos en cada uno de sus componentes y representa la cantidad potencial de C que puede ser liberado a la atmósfera o conservado y fijado en determinada superficie (Escobar *et al.*, 2008).

En los ecosistemas terrestres la producción de hojarasca (caída de hojas, ramitas, cortezas, flores, frutos), raíces finas muertas y su descomposición es la ruta principal de transferencia del carbono proveniente de la productividad primaria al suelo (Chapin *et al.*, 2011; Weathers *et al.*, 2013). Por ello, es fundamental conocer los factores físicos y biológicos que modifican la magnitud y velocidad del flujo del C de la vegetación al suelo, debido a que todos los procesos biológicos del suelo están sustentados por la entrada de energía a través de la hojarasca y raíces muertas y su subsecuente descomposición (Martínez-Yrizar, Núñez y Búrquez, 2007; Montaña *et al.*, 2016). El patrón de precipitación y cantidad de lluvia, la temperatura, la heterogeneidad espacial, el tiempo de caída y la calidad de hojarasca (cocientes C:N, lignina:N) han sido reconocidos como factores determinantes en la descomposición de hojarasca en ambientes áridos (Montaña, Ezcurra, Carrillo y Delhoume, 1988;

Whitford, 2002; Schlesinger y Bernhardt, 2013). La descomposición es un proceso por el cual la biomasa muerta de los organismos autótrofos y heterótrofos es degradada tanto por factores físicos como por la fauna y microorganismos del suelo y es un proceso fundamental del ciclo del C en los ecosistemas que tiene como consecuencia la liberación de nutrientes en el suelo y CO₂ a la atmósfera (Montaña *et al.*, 2016).

La respiración de los microbios y las raíces del suelo es la principal fuente de emisiones de C de los ecosistemas terrestres a la atmósfera (Weathers *et al.*, 2013). En los ecosistemas limitados por agua, la variación en el flujo estacional del CO₂ a la atmósfera -como otros procesos del ecosistema- depende de la sincronización e intensidad de la lluvia, la temperatura del suelo y la fenología de la vegetación, pero el tipo de vegetación, cobertura vegetal y textura y materia orgánica del suelo contribuyen con variación espacial (Schlesinger y Bernhardt, 2013).

A pesar de la importancia ecológica y económica de las zonas áridas mexicanas, los trabajos sobre la productividad primaria y la biomasa han sido escasos y se encuentran dispersos. Esfuerzos recientes de revisión sobre ambos temas en México son los de Escobar *et al.* (2008) sobre la dinámica energética de los ecosistemas, de Montaña *et al.* (2016) sobre los almacenes y flujos del carbono y de Cueva-Rodríguez, Robles-Zazueta, Garatuza-Payan y Yépez (2016) sobre la respiración del suelo.

OBJETIVOS

El objetivo de este trabajo es compilar y sintetizar la información sobre las magnitudes y procesos que determinan la biomasa y la productividad primaria de los ecosistemas de las zonas áridas de México, así como la de sus destinos, la producción de hojarasca, descomposición y respiración microbiana del suelo. El conocimiento sobre cuáles han sido las regiones estudiadas, qué compartimentos y procesos del ecosistema han sido investigados y cuál ha sido la intensidad de los muestreos y duración de los estudios, permitirán identificar vacíos de información, planificar y dirigir los esfuerzos de investigación a escala regional y nacional.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una búsqueda de los artículos, libros, memorias en extenso, tesis e informes técnicos hasta diciembre del año 2017 en los siguientes motores de búsqueda: Web of Science (WoS, periodo 1980 – 2017, <https://apps.webofknowledge.com>), Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal (<http://www.redalyc.org/>), Scientific Electronic Library Online Mexico (<http://www.scielo.org.mx/scielo.php?lng=es>), Red Mexicana de Repositorios Institucionales (<http://www.remeri.org.mx/portal/index.html>) y Google Académico (<https://scholar.google.com.mx/>). Las palabras clave utilizadas en español e inglés fueron productividad, biomasa, hojarasca, descomposición, respiración de suelo, mineralización de carbono, desierto, zona árida y México. Los documentos se clasificaron en revistas, revistas indizadas en WoS, libros y capítulos de libro, memorias en extenso, informes técnicos y tesis. Se cap-

turó la información en bases de datos para su análisis y diagnóstico.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La búsqueda arrojó 58 estudios con datos para las zonas áridas Sonorense, Chihuahuense, Tamaulipeca, Hidalguense y Poblana. Del total de estudios, 84% se produjeron en el presente siglo. Casi el doble de los estudios tuvo datos sobre biomasa, en comparación con los estudios sobre productividad primaria (Fig. 1). Ochenta y seis por ciento de los estudios fueron revisados por pares anónimos durante el proceso de publicación (60% revistas indizadas WoS, 21% otras revistas, 3% memorias en extenso y 2% libros).

Biomasa aérea y subterránea

La cosecha directa de la biomasa de las plantas de una parcela y/o su estimación con ecuaciones alométricas han

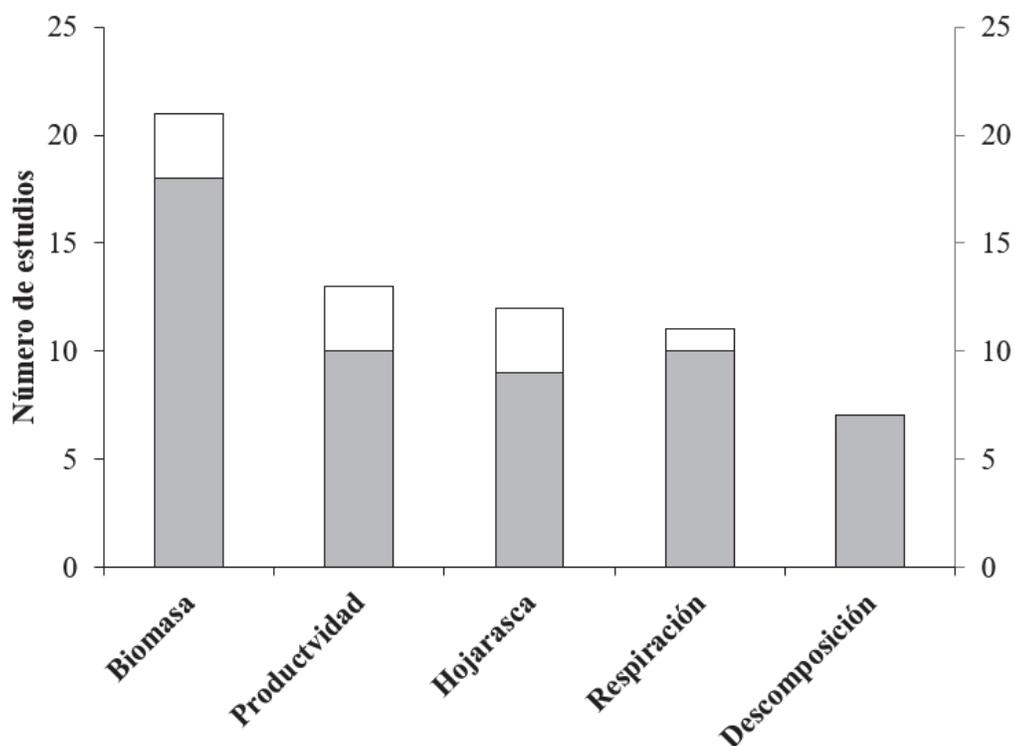


FIGURA 1. Número de estudios sobre la biomasa, productividad primaria, hojarasca, descomposición y respiración de suelo en las zonas áridas de México. Barras vacías y grises: publicados de 1995 a 2017 y de 2000 a 2017, respectivamente.



sido los métodos utilizados para estimar la biomasa aérea de las zonas áridas. La cuantificación de la biomasa de raíces se ha basado en la extracción de monolitos y cilindros de suelo (Jackson, Mooney y Schulze, 1997; Norby y Jackson, 2000; Pavón, 2005). Un método indirecto no destructivo para cuantificar la biomasa aérea y subterránea de la vegetación se basa en la relación entre el tamaño (diámetro, altura y densidad de la madera) y la biomasa de las plantas. Intentos recientes para reunir las ecuaciones alométricas de las especies mexicanas han sido los de Nívar (2009) y Rojas-García, De Jong, Martínez-Zurimendi y Paz-Pellat (2015). Ludwig, Reynolds y Whitson (1975), Gutierrez y Whitford (1987) y Whitford (2002) enlistaron ecuaciones alométricas para especies de las zonas áridas de los Estados Unidos que crecen en México, incluyendo ecuaciones alométricas para estimar la biomasa bajo el suelo a partir de la excavación del sistema radicular (Ludwig, Reynolds y Whitson, 1975). La biomasa aérea ha sido medida en una amplia variedad de ecosistemas de las zonas áridas Sonorense, Chihuahuense y Tamaulipeca, incluyendo matorrales micrófilos, espinosos, inerme parvifolios, crasirosulifolios y espinosos tamaulipecos, así como pastizales gipsófilo y halófilo (Suplemento 1). El esfuerzo de muestreo ha sido muy variable, dado que se han realizado estimaciones basadas en un solo cuadro de 600 m² y desde tres hasta 22 cuadros de 25 m² por sitio. La biomasa aérea promedio de los estudios realizados en la zonas áridas de México fue 23.2 Mg ha⁻¹ (error estándar, e.e. = 4.15 Mg ha⁻¹, n = 23 sitios); muy superior al intervalo de 2 Mg ha⁻¹ a 5 Mg ha⁻¹ registrado para los ecosistemas desérticos del mundo (Ehleringer y Mooney, 1982). Esta amplia diferencia se explica parcialmente por los valores de biomasa de los ecosistemas de los desiertos intertropicales mexicanos, que podrían ser considerados semiáridos y cálidos en comparación con los desiertos áridos e hiperáridos de latitudes mayores (Noy-Meir, 1985). La biomasa aérea del matorral espinoso tamaulipeco (MET) mostró rápida capacidad de regeneración después del abandono del uso agrícola de la vegetación (Yerena-Yamalle *et al.*, 2015) y tuvo casi dos veces la biomasa aérea de los matorrales xerófilos de las zonas ári-

das Sonorense y Chihuahuense y más de 10 veces la biomasa aérea de los pastizales desérticos Chihuahuenses.

Los valores de biomasa aérea de cuatro sitios del MET (obtenidos de la cosecha de tres cuadros de 5 m × 5 m) están en el intervalo de biomasa aérea del bosque tropical seco en México (37 Mg ha⁻¹ - 117 Mg ha⁻¹; Martínez-Yrizar, Búrquez y Maass, 2000) y uno de ellos en el intervalo de valores registrados para los bosques tropicales secos del mundo (78 Mg ha⁻¹ - 320 Mg ha⁻¹; Murphy y Lugo, 1986). El MET se distribuye en regiones de baja elevación y alta exposición a los vientos del Golfo de México, con abundancia de pastos y hierbas y denso crecimiento de arbustos y árboles bajos, que le otorgan una fisonomía intermedia entre el bosque tropical caducifolio y el matorral xerófilo (Búrquez y Martínez-Yrizar, 2010). Con base en los estudios en las zonas áridas mexicanas que han determinado el contenido de nutrientes en la hojarasca, principalmente carbono y nitrógeno y, excluyendo valores registrados menores a 30% de C por ser muy bajos, el promedio de la proporción del contenido de C en las hojas de 30 especies desérticas fue 0.44, mientras que en los tallos fue 0.45 (Suplemento 2). El pastizal gipsófilo de la zona árida Chihuahuense mostró 293 mg C g⁻¹ peso seco de la raíz (Perroni, García-Oliva y Souza, 2014). El promedio de la proporción del contenido de nitrógeno en las hojas fue 2.3% y en el tallo fue 1.3%. Si la cantidad de C almacenado en la vegetación fue alrededor de 44.6% del peso de la biomasa, el carbono almacenado promedio en las zonas áridas mexicanas fue 10.3 Mg ha⁻¹ (e.e. = 1.84 Mg ha⁻¹). Excluyendo los datos de biomasa aérea para sitios en estado sucesional, se observó que la biomasa aérea aumentó significativamente con el incremento en la lluvia y en la temperatura en las zonas áridas de México (Fig. 2a, b). Sin embargo, con la lluvia y la temperatura también aumentó la variabilidad en la biomasa aérea entre sitios, indicando que la importancia de otros factores, especialmente la topografía y el tipo de suelo, etc., aumentan a medida que disminuyen las limitaciones hídricas y térmicas para la producción de biomasa (Chapin *et al.*, 2011; Weathers *et al.*, 2013). Específicamente para los desiertos, el nitrógeno en el suelo puede ser un controlador

de la producción de biomasa una vez que la limitación hídrica disminuye (Whitford, 2002). Contrasta que la biomasa aérea de los pastizales no se incrementó con la lluvia o con la temperatura, aunque el tamaño de muestra fue muy bajo. También que con casi la misma cantidad de precipitación anual, la biomasa aérea del pastizal de *Distichlis spicata* creciendo en un suelo salino en la zona árida Chihuahuense fue 28 veces menor en comparación con un MET creciendo en los valles de Linares, Nuevo León (Long *et al.*, 1989). La fertilidad del suelo, luz, fuego y herbivoría, así como factores intrínsecos a la especie (asignación de recursos a tejidos aéreos y subterráneos, longevidad, ruta fotosintética e interacciones con microorganismos del suelo) son importantes para determinar la productividad y, por tanto, la biomasa aérea de los pastizales (Chapin *et al.*, 2011).

Las cactáceas columnares forman comunidades tipo bosque y son un componente importante en la estructura de muchas de las zonas áridas en México; sin embargo, por su forma, tamaño y complicaciones logísticas para estudiarlas, poco se sabe acerca de su aporte en biomasa y contenido de carbono. La cactácea columnar *Isolatoceus dumortieri* fue dominante en el matorral crasicale de la Barranca de Metztitlán, Hidalgo, con alrededor de 250 plantas ha^{-1} y una biomasa aérea de $16.75 \text{ kg} \pm 7.07 \text{ kg}$ por planta, correspondiendo a 1.25 kg C m^{-2} (Pavón, Ayala y Martínez-Falcón, 2016). En un matorral xerófilo de la subdivisión Planicies de Sonora, la biomasa aérea de cactáceas (desde pequeñas y globosas hasta arbustivas) fue 124.3 g m^{-2} (e.e. = 63.9 g m^{-2}) en sitios cercanos a arroyos, mientras que sitios planos y laderas tuvieron 2.5 g m^{-2} (e.e. = 1.5 g m^{-2}) y 15.0 g m^{-2} (e.e. = 12.2 g m^{-2}), respectivamente (Búrquez, Martínez-Yrizar, Núñez, Quintero y Aparicio, 2010). En los matorrales crasicales de Sonora y norte de Sinaloa, las cactáceas columnares presentaron densidades superiores a 400 individuos ha^{-1} y valores de biomasa cercanos a 3 kg m^{-2} (Búrquez y Martínez-Yrizar, datos no publicados). Valores similares de biomasa se esperarían en los densos matorrales con cactáceas columnares en otras regiones limitadas por agua, como el Valle de Tehuacán y la depresión del Balsas.

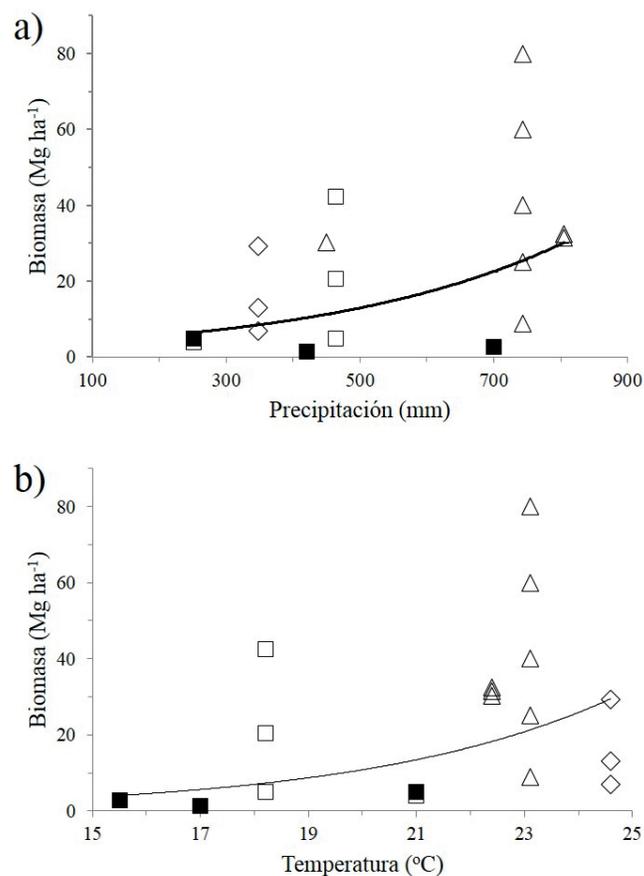


FIGURA 2. Relación entre la biomasa aérea con la precipitación media anual (a) y temperatura media anual (b) en matorrales xerófilos y pastizales de las zonas áridas Sonorenses (rombo), Chihuahuense (matorrales cuadro vacío, pastizales cuadro lleno) y Tamaulipeca (triángulo). Los datos se ajustaron significativamente a los modelos de regresión lineal: $\log \text{biomasa (Mg ha}^{-1}) = 0.5099761 + 0.0012051 \times \text{Precipitación (mm)}$, $r^2 = 0.23$, $P = 0.0434$, $n = 18$; $\log \text{biomasa (Mg ha}^{-1}) = -0.859569 + 0.0946758 \times \text{Temperatura (}^\circ\text{C)}$, $r^2 = 0.27$, $P = 0.0252$, $n = 18$.

La biomasa subterránea promedio en seis estudios realizados en las zonas áridas Chihuahuense, Tamaulipeca, Hidalguense y Poblana fue 11.2 Mg ha^{-1} (e.e. = 3.54 Mg ha^{-1}) (Tabla 1). Este promedio no considera el valor de biomasa estimado para el pastizal semiárido de *Bouteloua gracilis* en la zona árida Chihuahuense (Medina-Roldán, Arredondo, García-Moya y Huerta, 2007) por ser un valor atípicamente alto (23 Mg ha^{-1}) para este tipo de eco-



sistema. La biomasa subterránea de los matorrales crasicaulas con cactáceas columnares de los desiertos Hidalguense y Poblano fue tres veces inferior a la registrada para el MET en el noreste de México. Los matorrales xerófilos tuvieron una biomasa subterránea un poco superior al promedio, mientras que los pastizales tuvieron la mitad. El intervalo de valores de la biomasa subterránea de las zonas áridas mexicanas es mayor al valor global para los desiertos estimado en 2.7 Mg ha^{-1} (Jackson *et al.*, 1997). Los valores de biomasa subterránea de las zonas áridas mexicanas están dentro del intervalo estimado para el bosque tropical seco en el mundo (8 Mg ha^{-1} - 50 Mg ha^{-1} , Murphy y Lugo, 1986) y la biomasa subterránea más alta documentada en la zona árida Tamulipecta fue casi igual a la registrada para el bosque tropical seco de Jalisco (31 Mg ha^{-1} ; Castellanos, Maass y Kummerow, 1991). Finalmente, el cociente biomasa subterránea:biomasa aérea (Suplemento 1, Tabla 1) fue 0.9 y 0.6 en un matorral micrófilo y un matorral espinoso de las zonas áridas Chihuahuense y Tamaulipecta, respectivamente, pero en los pastizales halófilo y gipsófilo ese cociente fue mayor a la unidad (1.39 y 1.15), por lo que estos últimos pueden ser

importantes sumideros de carbono. El cociente biomasa subterránea/biomasa aérea de un MET fue un poco más alto que un bosque tropical caducifolio de Jalisco (0.42; Castellanos *et al.*, 1991).

Productividad primaria neta aérea y subterránea

Las estimaciones de la productividad primaria neta aérea (PPNA) realizadas por el método de cosecha de la biomasa en las zonas áridas de México han sido sumamente escasas. La PPNA entre 1.6 m y 2.2 m de altura de un matorral sarcocaulés osciló estacionalmente entre 0.07 Mg ha^{-1} y 0.133 Mg ha^{-1} durante el otoño seco y entre 0.166 Mg ha^{-1} y 0.65 Mg ha^{-1} en la primavera relativamente húmeda (Osuna-Villavicencio, 2015). La PPNA de un matorral desértico en el Valle de México, que debe su aridez al sustrato rocoso y no a la precipitación media anual (814 mm - 925 mm), osciló entre $5.69 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y $6.8 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en sitios planos y abruptos (Cano-Santana, 1994). En un pastizal introducido de *Penisetum ciliaris* libre de pastoreo y sin arbustos en el noroeste de Sonora, la producción de biomasa aérea varió de 3.045 Mg ha^{-1} en un verano con lluvia superior al promedio, a

TABLA 1. Biomasa y productividad primaria neta subterránea en los pastizales y matorrales xerófilos de las zonas áridas mexicanas. ZA = Zona árida, Ch = Chihuahuense, Ta = Tamaulipecta, Hi = Hidalguense, Po = Poblana.

| ZA | Vegetación | Biomasa (Mg ha^{-1}) | Carbono (Mg ha^{-1}) | Productividad ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) | Ref. |
|----|--------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|---|------|
| Ch | Matorral micrófilo | 02.230 | ---- | ---- | 1 |
| Ch | Pastizal gipsófilo | 07.510 | ---- | ---- | 1 |
| Ch | Pastizal halófilo | 03.890 | ---- | 06.780 | 2 |
| Ch | Pastizal semiárido | 23.000 | ---- | ---- | 3 |
| Ta | Matorral espinoso tamaulipecto | 27.300 | 13.600 | ---- | 4 |
| Hi | Matorral submontano | 21.000 | 10.500 | 02.740 | 5 |
| Hi | Matorral crasicaula | 06.600 | 03.300 | 03.760 | 6 |
| Po | Matorral crasicaula | 09.710 | 04.850 | 00.346 | 7 |

Donde: Ref. = Referencia: 1, Perroni, García-Oliva y Souza (2014); 2, Long *et al.* (1989); 3, Medina-Roldán, Arredondo, García-Moya y Huerta (2007); 4, Návar, Méndez y Dale (2002); 5, Pavón (2007); 6, Pavón (2005); 7, Pavón y Briones (2000).

---- Sin dato.

Biomasa: Ref. 1, 2 extrajeron cilindros de suelo entre 0-0.15 m de profundidad; Ref. 4, 5, 6, 7 extrajeron monolitos de suelo entre 0-0.5, 0-0.6, 0-0.5, 0-1.0 m, respectivamente. Productividad: Ref. 2 extrajeron cilindros de suelo entre 0-0.15 m de profundidad; Ref. 5, 6 entre 0-0.2 m, Ref. 7 colocaron trampas para raíces entre 0.07-0.14 m.

0.465 Mg ha⁻¹ en el verano siguiente con precipitación menor al promedio (Martin-R., Cox e Ibarra-F., 1995). La PPN estimada como una función de la evapotranspiración real fue menor a 0.5 Mg ha⁻¹ año⁻¹ en las regiones más áridas de la zona árida Sonorense, pero en las regiones menos áridas de la zona árida Sonorense y en el norte y centro de la zona árida Chihuahuense fue mayor (0.5 Mg ha⁻¹ año⁻¹ - 1 Mg ha⁻¹ año⁻¹). En la porción sur de las zonas áridas Chihuahuense y Poblana y sus regiones colindantes con montañas, la PPN fue de 1 Mg ha⁻¹ año⁻¹ a 7.5 Mg ha⁻¹ año⁻¹, mientras que en las restantes zonas áridas, relativamente más mésicas y colindantes con el bosque tropical caducifolio, la PPN fue de 7.5 Mg ha⁻¹ año⁻¹ a 10 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Gómez, Monterroso, Toledo y Tinoco, 2008). La PPN estimada a través del Índice Espectral de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) durante un año cuando la precipitación fue similar a la media de largo plazo mostró valores similares: menores a 0.1 Mg ha⁻¹ año⁻¹ en las regiones más áridas de la zona árida Sonorense, de 0.1 Mg ha⁻¹ año⁻¹ a 1.6 Mg ha⁻¹ año⁻¹ en las regiones menos áridas de la zona árida Sonorense y norte y centro de la zona árida Chihuahuense, de 1.6 Mg ha⁻¹ año⁻¹ a 3.4 Mg ha⁻¹ año⁻¹ en la porción sur y regiones colindantes con montañas de las zonas áridas Chihuahuense y Poblana y de 3.4 Mg ha⁻¹ año⁻¹ a 9.7 Mg ha⁻¹ año⁻¹ en las restantes y relativamente mésicas zonas áridas del país (Conafor- UACH, 2013). Con base en imágenes de satélite MODIS se encontró que las áreas agrícolas en el estado de Sonora tuvieron valores más altos de PPN (≥ 3.0 Mg ha⁻¹, promedio 10 años) en comparación con la vegetación potencial nativa y que el matorral xerófilo tuvo los valores más bajos de PPN (≤ 1.0 Mg ha⁻¹, promedio 10 años; Benítez, Yépez, Pérez-Ruíz, Garatuzza y Encinas, 2011). Sin embargo, con un modelo calibrado con valores de NDVI y tasas de crecimiento de pasturas con arbustos del suroeste de Australia e imágenes de satélite LANDSAT y MODIS, Franklin *et al.* (2006) mostraron que la productividad aérea estimada de la vegetación nativa (2.64 Mg ha⁻¹ año⁻¹ en tierras planas; 5.78 Mg ha⁻¹ año⁻¹ en colinas) fue mayor a la del pastizal introducido de *Pennisetum ciliaris* (1.58 Mg ha⁻¹ año⁻¹) en la zona árida Sonorense y

la PPN estuvo significativamente relacionada con la precipitación. En el matorral xerófilo de Baja California Sur, las mediciones de los índices NDVI e Índice Mejorado de Vegetación (EVI) de MODIS se correlacionaron con los valores de la producción bruta del ecosistema estimada con un sensor de CO₂ en una torre de flujo turbulento (Huete *et al.*, 2011). Mendez-Estrella *et al.* (2017) también usaron los valores de NDVI de MODIS como un índice de la productividad del matorral desértico de la región centro-norte de Sonora y encontraron que la productividad disminuyó gradualmente durante el periodo 2001-2012, posiblemente por el incremento en la temperatura del aire y la reducción de la precipitación anual observada en ese periodo. Por otro lado, la biomasa e índice de área foliar estuvieron linealmente relacionados con los valores de NDVI en pastizales de *Bouteloua* en el norte de Sonora (Cayrol *et al.*, 2000). La biomasa y cobertura vegetal en zona de pastizal y matorral en el centro del país también estuvieron relacionados con el NDVI y otros índices espectrales de vegetación (Chávez-Castillo, Bolaños-González y Paz-Pellat, 2014). En el pastizal introducido de *P. ciliaris* en Sonora, se observó con el índice NDVI de imágenes MODIS que el periodo con mayor entrada neta de C coincidió con el pico de desarrollo fenológico del pastizal en el verano (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2016). La diferencia en NDVI de julio a noviembre usada como estimador del desarrollo del dosel estuvo linealmente relacionada con la cantidad de precipitación en el matorral sarcocaulescente de Baja California (Bell, Menzer, Troyo-Diéquez y Oechel, 2012). Considerando la información anterior, se observa que los valores de PPN en la región norte de las zonas áridas Sonorense y Chihuahuense de México son similares a los valores hallados por Le Houérou (1984; en Smith, Monson y Anderson, 1997) para el Desierto Sonorense (0.52 Mg ha⁻¹ año⁻¹) y Chihuahuense (1.19 Mg ha⁻¹ año⁻¹) en Norteamérica. La PPN estimada para las comunidades áridas del mundo oscila entre 0.03 Mg ha⁻¹ año⁻¹ y 8.16 Mg ha⁻¹ año⁻¹, correspondiendo el valor más bajo a una comunidad de dunas de Namibia en un año seco (Seeley y Louw, 1980, en Hadley y Szarek, 1981) y el valor más alto a una comunidad que recibió agua de escorrentía en un



arroyo en la zona árida Chihuahuense en Norteamérica en un año húmedo (Ludwig and Smith, 1978, en Hadley y Szarek, 1981). Para las zonas áridas relativamente más méxicas del país, los valores de PPN están dentro del intervalo de valores de la PPNA del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco ($6.11 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ - $8.08 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; Martínez-Yrizar, Maass, Pérez-Jimenez y Sarukhán, 1996) y bosques tropicales secos del mundo ($6 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ - $16 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; Murphy y Lugo, 1986).

Para estimar la productividad primaria neta subterránea o bajo el suelo (PPNB) se ha considerado la diferencia entre periodos en la biomasa radicular extraída directamente de monolitos de suelo o trampas para raíces, considerando de 0 cm a 30 cm de profundidad. Las trampas para raíces consisten en tubos de PVC perforados con suelo sin raíces que son enterrados por cierto periodo de, por ejemplo, dos meses. Así como en México, las estimaciones de la PPNB de los ecosistemas desérticos también son escasas a escala mundial. La PPNB promedio para dos matorrales xerófilos de la zona árida Hidalguense fue $3.3 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, e.e. = $0.51 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 1). Ese valor contrasta con la PPNB casi nueve veces menor estimada para la zona árida Poblana. Es posible que la diferencia en la PPNB entre los matorrales hidalguenses y poblanos se explique en parte por la técnica utilizada. En la zona árida Hidalguense la PPNB se estimó de la diferencia entre los valores máximo y mínimo de la biomasa radicular cosechada entre periodos, mientras que en la Poblana se estimó con la cosecha periódica de las raíces que penetraron cilindros perforados. Por lo tanto, las metodologías utilizadas en las estimaciones de biomasa en los ecosistemas es un tema que requiere mayor atención de estudio en México. Por otro lado, la PPNB de un pastizal halófilo de la zona árida Chihuahuense fue dos veces más alta que la de los matorrales hidalguenses. La PPNB de los matorrales de la zona árida Hidalguense están en el ámbito de valores de los matorrales desérticos fríos de Utah ($1.86 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ - $4.43 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; Caldwell y Camp, 1974). El conocimiento de la PPNB es, en general, uno de los vacíos de información más importantes para el entendimiento de los flujos de carbono en los ecosistemas.

Aunque existen evaluaciones globales de la biomasa de raíces a nivel ecosistémico (Jackson *et al.*, 1997; Norby y Jackson, 2000), aún se carece de estimaciones mundiales de la PPNB. El uso de nuevos métodos como rizotrones, aproximaciones estructurales y la generación de bases de datos globales podrían generar avances significativos en las estimaciones de la PPNB (Jackson *et al.*, 2001; McCormac *et al.*, 2015; Iversen *et al.*, 2017).

Producción de hojarasca y su descomposición

En los estudios revisados sobre producción de hojarasca en las zonas áridas mexicanas, la metodología consistió en utilizar trampas de hojarasca, siguiendo un protocolo estándar, para la colecta de hojas, ramas delgadas, flores, frutos, semillas e insectos muertos que caen de la vegetación al suelo. Los estudios se centraron en el componente fino ("*fine litterfall*") que incluyó, además del componente foliar y reproductivo, fragmentos de ramas y ramitas con un diámetro menor a 1 cm, por lo que no se tiene conocimiento sobre la entrada al suelo de la biomasa muerta de ramas gruesas y troncos. La superficie de colecta de las trampas ha oscilado entre 0.0025 m^2 y 1.0 m^2 , el número de trampas por sitio entre 7 y 100 y las muestras han sido colectadas de las trampas cada 30 o 15 días durante un lapso de 1 a 3 años. Una fuente de variación a tomar en cuenta en la estimación de la producción de hojarasca es la técnica de muestreo. Con trampas de 10 cm y 18 cm de diámetro posicionadas a nivel del suelo, en el área de captura de la hojarasca se obtuvo una producción anual de hojarasca de $3.34 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y $3.61 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, respectivamente, mientras que con trampas de mayor diámetro (0.5 m) pero a una altura de 1 m se obtuvo un valor de $2.77 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en la zona árida Sonorense (Búrquez *et al.*, 1999).

La producción de hojarasca ha sido medida en 12 estudios y 16 sitios distribuidos en las zonas áridas Sonorense, Chihuahuense, Tamaulipeca y Poblana. La producción promedio de hojarasca en las zonas áridas de México fue $2.85 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, e.e. = $0.640 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (excluyendo el sitio del matorral mediterráneo de la zona árida Sonorense debido a que la hojarasca se colectó directa-

mente del suelo en dos ocasiones y se promediaron los valores registrados en diferentes años para los mismos sitios del estudio del MET; Suplemento 3). Si la biomasa de las hojas y tallos de la hojarasca contiene 44.6% de carbono (Suplemento 2), la entrada anual de carbono por flujo de hojarasca a los ecosistemas desérticos mexicanos fue $1.27 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Los valores más altos ($6.52 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) de producción de hojarasca se registraron en la zona árida Tamaulipeca, mientras que los más bajos ($0.20 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en la zona más árida Sonorense. Los valores más bajos de producción anual de hojarasca en los desiertos han sido registrados para el Desierto de Mojave ($0.194 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, en 1975; Strojan, Turner y Castetter, 1979) y los desiertos fríos de *Artemisia tridentata* ($0.15 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en los Estados Unidos. En contraste, para comunidades arbustivas perennifolias con clima mediterráneo y desiertos fríos de ese país, se encontró un valor más alto, de $7.83 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Ehleringer y Mooney, 1982). En los desiertos de México la producción anual promedio de hojarasca estuvo significativamente asociada con la precipitación promedio anual (Fig. 3a), pero no estuvo correlacionada con la temperatura promedio anual, ni con la latitud. La producción de hojas, como en la mayoría de los ecosistemas terrestres, fue el componente que más contribuyó a la producción anual de hojarasca de los desiertos mexicanos (Suplemento 3). Por lo anterior, no fue sorprendente encontrar que la producción de hojas en la hojarasca y la producción de hojarasca estuviesen significativamente relacionadas (Fig. 3b).

Un modelo similar de regresión lineal entre la producción de hojarasca y la producción de hojas en la hojarasca fue registrado para los ecosistemas terrestres a escala global (producción de hojas en hojarasca ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) = $0.20006 + 1.38425 \times$ producción de hojarasca ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$); $r^2 = 0.86$ (Meentemeyer, Box y Thompson, 1982). En las zonas áridas de México la producción de la hojarasca es marcadamente estacional y su magnitud depende principalmente de la cantidad de lluvia durante la época de crecimiento, normalmente concentrada en el verano, incluyendo el moznón del noroeste de México, que tiene una fuerte influencia en la dinámica de la vegetación

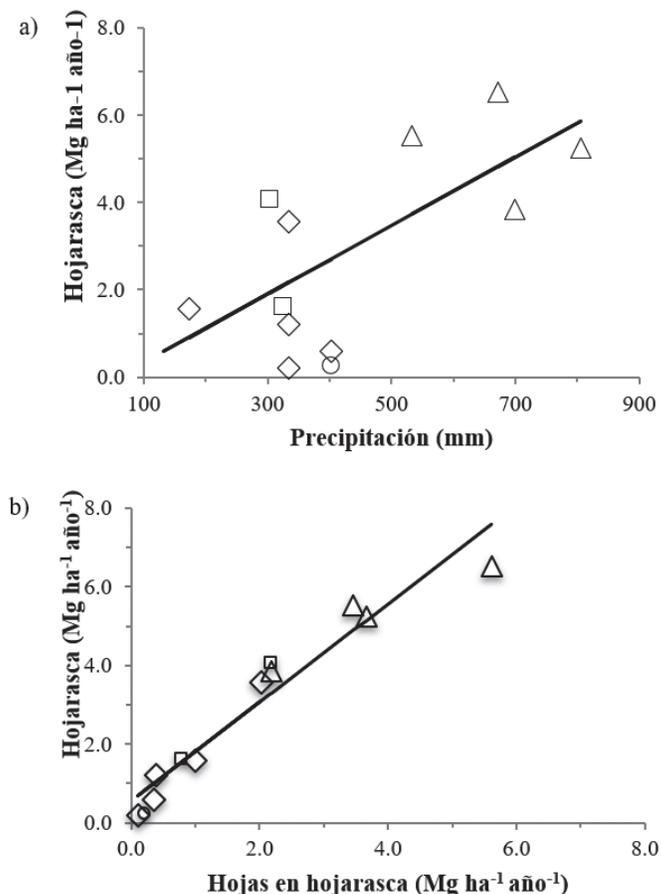


FIGURA 3. Relación entre la producción de hojarasca con la precipitación media anual (a) y con la producción de hojas en la hojarasca en (b) en matorrales xerófilos de las zonas áridas Sonorense (rombo), Chihuahuense (cuadro), Tamaulipeca (triángulo) y Poblana (círculo).

Los datos se ajustaron significativamente a los modelos de regresión lineal: producción de hojarasca (Mg ha^{-1}) = $-0.455467 + 0.0078571 \times$ Precipitación (mm), $r^2 = 0.56$, $P < 0.0001$, $n = 12$; producción de hojarasca (Mg ha^{-1}) = $0.5615294 + 1.2519858 \times$ producción de hojas en hojarasca (Mg ha^{-1}), $r^2 = 0.93$, $P < 0.0001$, $n = 12$.

y su productividad (Méndez-Barroso, Vivoni, Watts y Rodríguez, 2009). El estrés hídrico durante la sequía ocasiona la caída de las hojas, pero los eventos de lluvia en la época de crecimiento pueden disparar la producción de varias cohortes de hojas y ocasionar la abscisión de las hojas viejas. Sin embargo, la caída de hojarasca durante la época de crecimiento es mínima. Las temperaturas frías cercanas al punto de congelación ocasionaron el desprendimiento de las hojas en un matorral espinoso de la zona



árida Tamaulipeca (González-Rodríguez *et al.*, 2008). En una plantación con especies leñosas del MET se encontró que la relación entre la biomasa foliar y la hojarasca foliar dependió de la especie y de la estación (Ngangyo-Heya *et al.*, 2017). Por otro lado, en un matorral con cactáceas columnares en la zona árida Poblana algunas especies suculentas producen y tiran sus flores regularmente en cierta época del año independientemente del patrón de lluvias (Pavón, Briones y Flores, 2005). Al depender de la productividad primaria, la producción de hojarasca varía espacialmente con la productividad de los sitios. En sitios planos y abiertos -y relativamente menos productivos en el desierto sonorenses-, la producción de hojarasca fue solamente de $0.6 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, pero en un sitio cercano con mayor cobertura vegetal en los cauces de un arroyo de curso temporal la producción fue de $3.57 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Martínez-Yrizar, Nuñez, Miranda y Búrquez, 1999), muy cercana a la producción de hojarasca de los bosques tropicales caducifolios (Martínez-Yrizar *et al.*, 2000).

A pesar de la extensión y enorme variedad de ecosistemas áridos y semiáridos de México y la relevancia del proceso de descomposición en el ciclo del C y la fertilidad del suelo, son contados los estudios que hayan examinado la degradación y el destino de la hojarasca una vez que ingresa al suelo. En general, ha predominado en la literatura científica el interés de analizar el patrón temporal de la descomposición y los factores que controlan el proceso en las condiciones altamente heterogéneas en estos ambientes. Se ha analizado la contribución relativa de la descomposición biótica (microflora y fauna del suelo) y la abiótica (fotodegradación), vía el efecto de la radiación UV que es particularmente intensa en los desiertos. A este respecto, un solo trabajo en México ha examinado la contribución relativa de estos dos agentes de descomposición en dos zonas climáticamente contrastantes, mostrando que factores como el intemperismo físico (oxidación fotoquímica) es responsable de la mayor pérdida de los residuos orgánicos en el ambiente árido (Montaña *et al.*, 1988). La calidad de la hojarasca (por ejemplo, cocientes C:N, lignina:N), las condiciones particulares donde ocurre la descomposición en el desierto (p.ej. áreas expuestas

vs. protegidas de la insolación) y el patrón de lluvia de corto plazo (p.ej. lluvias de verano) son los factores que mayormente explican los patrones de descomposición foliar observados en las zonas áridas Sonorenses y Tamaulipeca (Arriaga y Maya 2007; Martínez-Yrizar *et al.*, 2007; Marmolejo, Cantú y Gutiérrez, 2013). Sin embargo, se ha encontrado que, además de la fotodegradación, las termitas tienen una participación significativa en la descomposición en las áreas de suelo del desierto desprovistas de vegetación (Martínez-Yrizar *et al.*, 2007). Estos estudios han utilizado bolsas de malla en las que se confina una cantidad conocida de hojarasca, se colocan sobre o bajo la capa de hojarasca y se van retirando a intervalos regulares para estimar la tasa de pérdida del material en función del tiempo. En general, se ha encontrado que la tasa de descomposición anual de hojarasca es más lenta (intervalo 0.001 - 0.44; Montaña *et al.*, 2016) que ecosistemas mésicos, pero en las fases iniciales, bajo condiciones de humedad durante el verano, hay una rápida pérdida de material que disminuye con el tiempo. Otros enfoques de estudio han sido analizar el potencial microbiano del suelo y la mineralización de carbono mediante experimentos de incubación de suelo (Núñez, Martínez-Yrizar, Búrquez y García-Oliva, 2001; Reyes-Reyes *et al.*, 2003) para determinar el aporte de C de la hojarasca de distintas especies y distribuir en el suelo secciones de brazos de cactus para analizar la contribución de las larvas de insectos (*Copestylum*) en la inmovilización de nutrientes y en la velocidad de descomposición (Martínez-Falcón, Marcos-García, Moreno y Rotheray, 2012), o bien añadir hojas directamente bajo la copa de especies selectas mostrando que la mineralización de este material incrementa la materia orgánica y el contenido de N en el suelo (Herrera-Arreola, Herrera, Reyes-Reyes y Dendooven, 2007).

Respiración del suelo

El flujo de CO_2 del suelo a la atmósfera se debe a la respiración heterótrofa de la microbiota y fauna del suelo y a la respiración autótrofa de las raíces (Weathers *et al.*, 2013). Cueva-Rodríguez *et al.* (2016) mencionan que los factores controladores de la variación espacial y temporal de la res-

piración del suelo son la humedad del suelo, temperatura (cuando la humedad del suelo no es limitante), fotosíntesis y disponibilidad y calidad de la materia orgánica, además de la composición de la biota del suelo, las características físicas y nutrimentales del suelo y características heterogéneas intrínsecas de los procesos biogeoquímicos del suelo en el espacio y el tiempo. Cueva-Rodríguez, Yépez, Garatuza-Payan, Watts y Rodríguez (2012); Leon *et al.* (2014) y Robles-Zazueta, Yépez, Rodríguez, Garatuza-Payan y Watts (2014) estimaron el flujo de CO₂ por respiración del suelo a la atmósfera con la técnica de medición *in situ* de CO₂. Cueva-Rodríguez *et al.* (2012) hallaron valores mínimos y máximos de 0.52 g C m⁻² d⁻¹ y 9.43 g C m⁻² d⁻¹ de respiración del suelo para un matorral subtropical en el desierto Sonorense. Para este mismo sitio, Robles-Zazueta *et al.* (2014) encontraron valores mínimos y máximos de 0.01 g C m⁻² d⁻¹ y 3.31 g C m⁻² d⁻¹ de respiración edáfica y mostraron que la variación estuvo controlada por los pulsos de la precipitación durante la estación lluviosa. Asimismo, Leon *et al.* (2014) encontraron valores mínimos y máximos de 0.41 g C m⁻² d⁻¹ y 2.18 g C m⁻² d⁻¹ de respiración de suelo para un matorral mediterráneo en Baja California y observaron que la variabilidad espacial se relacionó con la humedad del suelo y la acumulación de mantillo, siendo el primer factor el principal controlador del flujo de CO₂. Como fue señalado por Cueva-Rodríguez *et al.* (2016), las tres investigaciones anteriores muestran la importancia de considerar otros controladores de la respiración edáfica cuando la humedad del suelo no es limitante en los ecosistemas desérticos, tales como la variabilidad espacial y el efecto de la vegetación. La técnica más empleada en México para la medición del flujo de CO₂ solamente ha incluido a la respiración heterótrofa de la microbiota del suelo bajo condiciones de laboratorio (Cueva-Rodríguez *et al.*, 2016). El flujo microbiano de CO₂ ha sido estimado como la tasa neta potencial de mineralización de carbono (TNPMC) con la técnica de trampas de NaOH (Coleman *et al.*, 1978). En las zonas áridas mexicanas, la TNPMC promedio fue 28.4 µg C g⁻¹ d⁻¹, e.e. = 5.44 (11 sitios, Suplemento 4). Los valores más bajo se registraron en Cuatro Ciénegas, Coahuila y

Mapimí, Durango, en la zona árida Chihuahuense, mientras el valor más alto se registró para suelo bajo costras biológicas en la zona árida Poblana (Montaño *et al.*, 2016). En coincidencia con los resultados sobre la respiración del suelo *in situ* documentados por Cueva-Rodríguez *et al.* (2016), los estudios sobre la TNPMC en los suelos de las zonas áridas de México muestran que la disponibilidad de agua es un factor controlador muy importante de la respiración microbiana (Fig. 4a), además de la fertilidad del suelo (Fig. 4b, c). La TNPMC estuvo asociada positivamente con la cantidad de lluvia y la concentración de C y N en el suelo, pero no con la temperatura del aire, pH y concentración de P (Fig. 4a, b, c). La ausencia de correlación de la TNPMC con la temperatura del aire también ha sido evidenciada en estudios de respiración de suelo a escala mundial (ver Cueva-Rodríguez *et al.*, 2016). La relación de la TNPMC con el C puede explicarse porque este último es el principal recurso energético para la actividad heterótrofa (Plante y Parton, 2007). Mientras que la relación de la TNPMC con el N podría deberse a que el proceso de mineralización de C conserva parte del N en el suelo en forma de amonio, que es desechado por la microbiota heterótrofa del suelo como consecuencia de la descomposición de la materia orgánica (Paul y Clark, 1996). Lo anterior sugiere la existencia de relaciones entre el flujo de CO₂ del suelo a la atmósfera en condiciones de relativamente alta concentración de C y N. Sin embargo, la relación altamente significativa de la TNPMC con la precipitación respalda que la disponibilidad de agua es esencial para el proceso de mineralización de C y de respiración del suelo (Cueva-Rodríguez *et al.*, 2016). Cabe mencionar que en el matorral semiárido Mediterráneo de Baja California, Leon *et al.* (2014) observaron con cámaras de suelo conectadas a un sistema de análisis de gases en infrarrojo que el flujo de CO₂ de las raíces y microbios del suelo estuvo determinado principalmente por la precipitación. Leon *et al.* (2014) también observaron que el flujo de CO₂ estuvo asociado con el contenido volumétrico de agua en el suelo durante la estación seca, pero estuvo relacionado con la distribución espacial de la biomasa radicular e índice de área foliar durante la estación



húmeda. White II, Welty-Bernard, Rasmussen y Schwartz (2009), en un sitio en la zona árida Sonorense localizado fuera de los límites mexicanos, encontraron que el tipo de vegetación ejerció un fuerte control en la respiración microbiana del suelo. Con base en lo anterior, es recomendable que los estudios futuros de respiración del suelo y de mineralización de C incluyan las características de la vegetación.

CONCLUSIONES

A pesar de su extensión y diversidad, pocos han sido los estudios sobre la biomasa y productividad primaria aérea y subterránea de los ecosistemas de las zonas áridas mexicanas. Aun así, con la información disponible aquí presentada se pudieron identificar gruesamente los principales rasgos de la dinámica del C de las zonas Sonorense, Chihuahuense, Tamaulipeca, Hidalguense y Poblana. La magnitud de los valores de biomasa, productividad primaria y producción de hojarasca sitúan a los ecosistemas de las zonas áridas mexicanas en un lugar intermedio entre los desiertos del suroeste de los Estados Unidos y el bosque tropical caducifolio de México. Los factores ambientales que controlan la productividad primaria y la transferencia de carbono de la vegetación al suelo y atmósfera en las zonas áridas mexicanas son similares a los observados para ecosistemas similares limitados por agua en otras regiones del mundo. Es urgente un mayor número de estudios para mejorar nuestro entendimiento del proceso de asimilación de carbono, producción de biomasa y transferencia de materia y energía en las zonas áridas mexicanas, cuya sensibilidad/resiliencia al cambio de uso de suelo y otras presiones persistentes de cambio global es aún incierta.

RECONOCIMIENTOS

Se dedica el trabajo al Dr. Carlos Montaña (1943-2015) por sus contribuciones al conocimiento de las poblaciones de plantas y la estructura y funcionamiento de los ecosistemas áridos de México.

Se agradece el apoyo del Dr. Claudio Mota en la elaboración de las figuras y tablas. Se agradecen los comentarios de dos revisores anónimos.

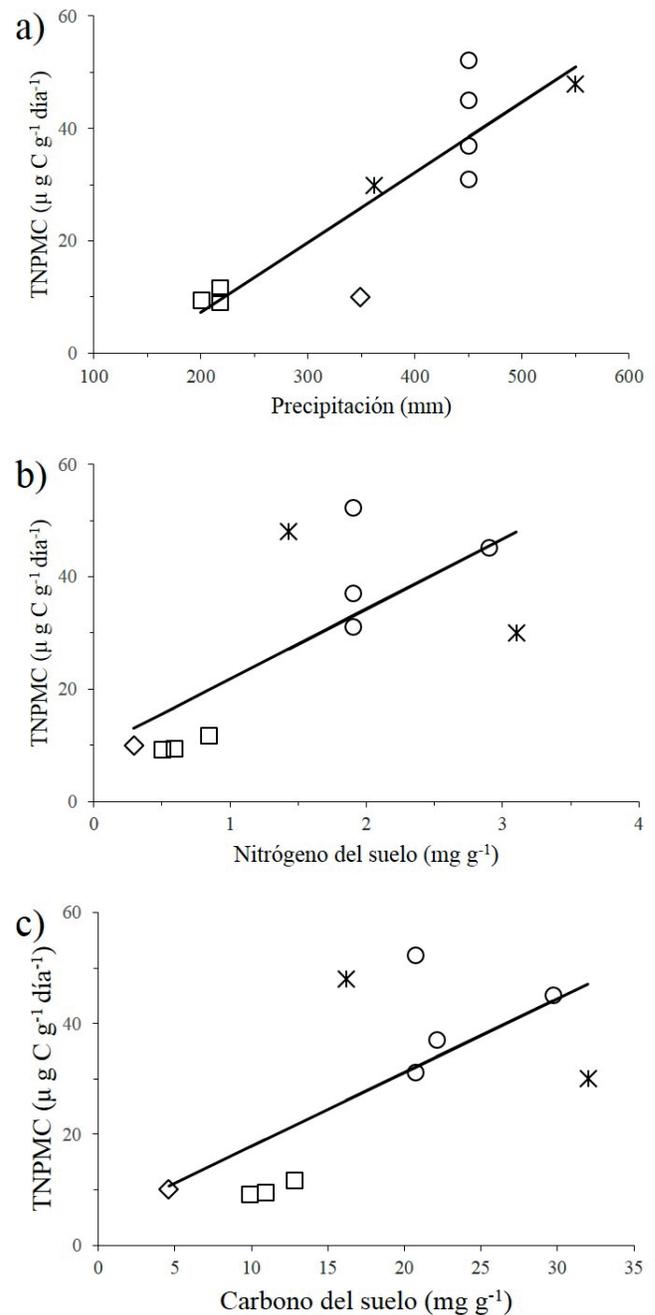


FIGURA 4. Relación entre la tasa neta potencial de mineralización de carbono (TNPMC) con la precipitación (a), contenido de nitrógeno (b) y carbono (c) en matorrales xerófilos de las zonas áridas Sonorense (rombo), Chihuahuense (cuadro), Hidalguense (asterisco) y Poblana (círculo).

Los datos se ajustaron significativamente a los modelos de regresión lineal: TNPMC (μg C g⁻¹ día⁻¹) = -17.81214 + 0.1251066 × Precipitación (mm), $r^2 = 0.79$, $P = 0.006$, $n = 10$; TNPMC (μg C g⁻¹ día⁻¹) = 9.29614468 + 12.454481 × Nitrógeno (mg g⁻¹), $r^2 = 0.51$, $P = 0.0021$, $n = 10$; TNPMC (μg C g⁻¹ día⁻¹) = 4.6135148 + 1.3254543 × Carbono (mg g⁻¹), $r^2 = 0.45$, $P = 0.0335$, $n = 10$.

REFERENCIAS

- Arriaga, L., & Maya, Y. (2007). Spatial variability in decomposition rates in a desert scrub of Northwestern Mexico. *Plant Ecology*, 189, 213-225. doi: 10.1007/s11258-006-9178-4
- Becerril-Piña, R., González-Sosa, E., Mastachi-Loza, C. A., Díaz-Delgado, C., & Ramos-Salinas, N. M. (2014). Contenido de carbono en un ecosistema semiárido del centro de México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 1, 9-18.
- Bell, T. W., Menzer, O., Troyo-Diéquez, E., & Oechel W. C. (2012). Carbon dioxide exchange over multiple temporal scales in an arid shrub ecosystem near La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Global Change Biology*, 18, 2570-2582. doi: 10.1111/j.1365-2486.2012.02720.x
- Benítez, J., Yépez, E. A., Pérez-Ruíz, E., Garatuza, J., & Encinas, D. (2011). Estimación de la productividad primaria neta de ecosistemas sonorenses a partir de sensores remotos. En F. Paz, & R. Cuevas (eds.), *Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México Síntesis a 2011*. Serie Síntesis Nacionales. Programa Mexicano del Carbono.
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., & Nuñez, S. (1999). Sonoran Desert productivity and the effect of trap size on litterfall estimates in dryland vegetation. *Journal of Arid Environments*, 43, 459-465. doi:10.1006/jare.1999.0547
- Búrquez, A., & Martínez-Yrizar, A. (2010). Límites geográficos entre las selvas bajas caducifolias y matorrales espinosos y xerófilos: ¿Qué conservar?. En G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinosa, J. Bezaury, & R. Dirzo (eds.), *Diversidad, amenazas y prioridades para conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. México, D. F. Fondo de Cultura Económica.
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Nuñez, S., Quintero, T., & Aparicio, A. (2010). Aboveground biomass in three Sonoran Desert communities: Variability within and among sites using replicated plot harvesting. *Journal of Arid Environments*, 74, 1240-1247. doi:10.1016/j.jaridenv.2010.04.004
- Cano-Santana, Z. (1994). *Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerofita*. (Tesis de doctorado). Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Caldwell, M. M., & Camp, L. (1974). Belowground productivity of two cool desert communities. *Oecologia*, 17, 123-130.
- Castellanos, J., Maass, M., & Kummerow, J. (1991). Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil*, 131, 225-228.
- Cayrol, P., Chehbouni, A., Kergoat, L., Dedieu, G., Mordelet, P., & Nouvellon, Y. (2000). Grassland modeling and monitoring with SPOT-4 VEGETATION instrument during the 1977-1999 SALSA experiment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 105, 91-115.
- Coleman, D. C., Anderson, R. V., Cole, C. V., Elliott, E. T., Woods, L., & Champion, M. K. (1978). Trophic interactions in soil as they affect energy and nutrient dynamics IV. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microbial Ecology*, 4, 373-380.
- Comisión Nacional Forestal [Conafor] - Universidad Autónoma Chapingo [UACH]. (2013). *Línea base nacional de degradación de tierras y desertificación*. Informe final. Comisión Nacional Forestal y Universidad Autónoma de Chapingo. Zapopan, Jalisco. Comisión Nacional Forestal.
- Cueva-Rodríguez, A., Yépez, E. A., Garatuza-Payan, J., Watts, C. J., & Rodríguez, J. C. (2012). Diseño y uso de un sistema portátil para medir la respiración de suelo en ecosistemas. *Terra Latinoamericana*, 30, 327-336.
- Cueva-Rodríguez, A., Robles-Zazueta, C. A., Garatuza-Payan, J., & Yépez, E. A. (2016). Soil respiration in México: Advances and future directions. *Terra Latinoamericana*, 34, 253-269.
- Chapin, S., Manson, P., & Mooney, H. (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer Science & Business Media, New York, Inc.
- Chávez-Castillo, E., Bolaños-González, M., & Paz-Pellat, F. (2014). Determinación de la producción de biomasa en zonas de pastizal y matorral, utilizando información radiométrica y de cobertura vegetal mediante imágenes digitales. En F. Paz, & J. Wong-González (eds.), *Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus inte-*



- racciones en México. *Síntesis a 2014. Serie Síntesis Nacionales* (pp. 249-260). Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México, México.
- Díaz-Martínez, A. M. (2001). *Variación espacial y temporal de la producción de hojarasca en la subdivisión Costa Central del Golfo del Desierto Sonorense en Sonora, México*. (Tesis de licenciatura). Centro de Estudios Superiores del Estado de Sonora, Hermosillo, México.
- Ehleringer, J., & Mooney, H. (1982). Productivity of desert and Mediterranean-climate plants. En O. L. Lange, P. S. Nobel, L. B. Osmond, & H. Ziegler (eds.), *Ecosystems process mineral cycling, productivity and man's influence*. Physiological Plant Ecology IV, Vol. 12 (205-231). Springer, Amsterdam.
- Escobar, E., Maass, M., Alcocer, D., Azpra, E., Flacón, L., Gallegos, A., García, F., García-Oliva, F., Jaramillo, V., Lecuanda, R., Magaña, V., Martínez-Yrizar, A., Muhlia, A., Rodríguez, R., & Zavala-Hidalgo, J. (2008). *Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas*. En *Capital Natural de México*, vol. I. Conocimiento Actual de la Biodiversidad. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad [Conabio]. Ciudad de México, México.
- Espinoza-Bretado, R., & Nívar, J. (2005). Producción de biomasa, diversidad y ecología de especies en un gradiente de productividad en el matorral espinoso tamaulipeco del nordeste de México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 11, 25-31.
- Franklin, K. A., Lyons, K., Nagler, P. L., Lampkin, D., Glenn, E. P., Molina-Freaner, F., Markow, T., & Huete, A. R. (2006). Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation*, 127, 62-71. doi:10.1016/j.biocon.2005.07.018.
- Frias-Hernández, J. T., Aguilar, L. L., Olalde, V. P., Balderas, J. A., Gutierrez, L. G., Alvarado, J. J., Castro, J., Vargas, H., Albores, A., & Dendooven, L. (1999). Research note soil characteristics in a semiarid highland of Central Mexico as affected by mesquite trees (*Prosopis laevigata*). *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 13, 305-312. doi:10.1080/089030699263339.
- Gómez, D., J. D., Monterroso, A. I., Toledo, M. L., & Tinoco, J. A. (2008). *Impactos del cambio climático en el sector ganadero a nivel país*. Informe. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales - Instituto Nacional de Ecología - Universidad Nacional Autónoma de México - Universidad Autónoma Chapingo. 120 pp.
- González-Rodríguez, H., Cantú-Silva, I., Ramírez-Lozano, R. G., Gómez-Meza, M. V., Domínguez-Gómez, T. G., Bravo-Garza, J., & Maiti, R. K. (2008). Spatial and seasonal litterfall deposition pattern in the Tamaulipan thornscrub, Northeastern Mexico. *International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology*, 1, 177-181.
- González-Rodríguez, H., Domínguez-Gómez, T. G., Cantú-Silva, I., Gómez-Meza, M. V., Ramírez-Lozano, R. G., Pando-Moreno, M., & Fernández, C. J. (2011). Litterfall deposition and leaf litter nutrient return in different locations at Northeastern Mexico. *Plant Ecology*, 212, 1747-1757. doi: 10.1007/s11258-011-9952-9.
- González-Rodríguez, H., Ramírez-Lozano, R. G., Cantú-Silva, I., Gómez-Meza, M. V., Cotera-Correa, M., Carrillo-Parra, A., & Marroquín-Castillo, J. J. (2013). Producción de hojarasca y retorno de nutrientes vía foliar en un matorral desértico micrófilo en el noreste de México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 19(2), 249-262. doi: 10.5154/r.rchscfa.2012.08.048.
- Gutierrez, J. R., & Whitford, W. G. (1987). Chihuahuan desert annuals: importance of water and nitrogen. *Ecology*, 68, 2032-2045. doi:10.2307/1939894.
- Hadley, N. F., & Szarek, S. R. (1981). Productivity of desert ecosystems. *BioScience*, 31, 747-753.
- Heiseke, D., & Foroughbackch, R. (1985). El matorral como recurso forestal. Facultad de Ciencias Forestales UANL, Linares, N.L., México. *Reporte Científico*, 1, 1-31.
- Herrera-Arreola, G., Herrera, Y., Reyes-Reyes, B. G., & Dendooven, L. (2007). Mesquite (*Prosopis juliflora* (Sw.) DC.), huisache (*Acacia farnesiana* (L.) Willd.) and cat-claw (*Mimosa biuncifera* Benth.) and their effect on dynamics of carbon and nitrogen in soils of the semi-arid highlands of Durango Mexico. *Journal of Arid Environments*, 69, 583-598. doi: 10.1016/j.jaridenv.2006.11.014.

- Hinojo-Hinojo, C., Castellanos, A. E., Rodríguez, J. C., Delgado-Balbuena, J., Romo-León, J. R., Celaya-Michel, H., & Huxman, T. E. (2016). Carbon and water fluxes in an exotic Buffelgrass savanna. *Rangeland Ecology and Management*, 69, 334-341. doi: 10.1016/j.rama.2016.04.002.
- Huete, A. R., Solano-Barajas, R., Glenn, E. P., & Restrepo-Coupe, N. (2011). Monitoreo de propiedades y procesos ecosistémicos con índices de vegetación MODIS. En J. F. Mas, (Ed). *Aplicaciones del sensor MODIS para el monitoreo del territorio*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. D. F., México.
- Iversen, C. M., McCormack, M. L., Powell, A. S., Blackwood, C. B., Freschet, G. T., Kattge, J., Roumet S., Stover, D. B., Soudzilovskaia, N. A., Valverde-Barrantes, O. J., van Bodegom, P., & Violle, C. (2017). A global fine-root ecology database to address below-ground challenges in plant ecology. *New Phytologist*, 215, 15-26. doi:10.1111/nph.14486.
- Jackson, R., Mooney, H. A., & Schulze, E. D. (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 7362-7366. doi: 10.1073/pnas.94.14.7362.
- Jackson, R. B., Lechowics, M. J., Li, X., & Mooney, H. (2001). Phenology, growth, and allocation in global terrestrial productivity. En J. Roy, B. Saugier, & H. A. Mooney. *Terrestrial global productivity* (pp. 61-82). Academic Press, San Diego, USA.
- Jurado-Guerra, P., Saucedo-Terán, R. A., Morales-Nieto, C. R., & Martínez-Salvador, M. (2013). *Almacén y captura de carbono en pastizales y matorrales de Chihuahua*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación - Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. México.
- Leon, E., Vargas, R., Bullock, S., López, E., Panoso, A. R., & La Scala, N. (2014). Hot spots, hot moments, and spatio-temporal controls on soil CO₂ efflux in a water-limited ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 77, 12-21. doi:10.1016/j.soilbio.2014.05.029.
- Long, S. P., Garcia-Moya, E., Imbamba, S. K., Kamnalrut, A., Piedad, M. T. F., Scurlock, J. M. O., Shen, Y. K., & Hall, D. O. (1989). Primary productivity of natural grass ecosystems of the tropics: a reappraisal. *Plant and Soil*, 115, 155-166.
- López-Hernández, J. M., González-Rodríguez, H., Ramírez-Lozano, R. G., Cantú-Silva, I., Gómez-Mesa, M. V., Pando-Moreno, M., & Estrada-Castillón, A. E. (2013). Producción de hojarasca y retorno potencial de nutrientes en tres sitios del estado de Nuevo León, México. *Polibotánica*, 35, 41-64.
- Ludwig, J. A., Reynolds, J. F., & Whitson, P. D. (1975). Size-biomass relationships of several Chihuahuan Desert shrubs. *The American Midland Naturalist*, 94, 451-461.
- Mares, M. A. (2017). *Encyclopedia of deserts*. University of Oklahoma Press. Norma, Oklahoma, USA.
- Marmolejo, J. G., Cantú A., C. A., & Gutiérrez, S. M. (2013). Degradación de la hojarasca en sitios con vegetación primaria y secundaria del Matorral Espinoso Tamaulipeco. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 4, 174-181.
- Martin-R., M. H., Cox, J. R., & Ibarra-F., F. (1995). Climatic effects on buffelgrass productivity in the Sonoran Desert. *Journal of Range Management*, 48, 60-63. doi: 10.2307/4002505.
- Martínez-Falcón, A. P., Marcos-García, M. A., Moreno, C. E., & Rotheray, G. E. (2012). A critical role for *Copestylum larvae* (Diptera, Syrphidae) in the decomposition of cactus forests. *Journal of Arid Environments*, 78, 41-48.
- Martínez-Yrizar, A., Maass, M., Pérez-Jiménez, L. A., & Sarukhán, J. (1996). Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 169-175. doi: 10.1017/S026646740000938X.
- Martínez-Yrizar, A., Núñez, S., & Búrquez, A. (2007). Leaf litter decomposition in a southern Sonoran Desert, northwestern Mexico: effect of habitat and litter quality. *Acta Oecologica*, 32, 291-300. doi:10.1016/j.actao.2007.05.010.
- Martínez-Yrizar, A., Nuñez, S., Miranda, H., & Búrquez, A. (1999). Temporal and spatial variation of litter production in Sonoran Desert communities. *Plant Ecology*, 145, 37-48.
- Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., & Maass, M. (2000). Structure and functioning of tropical deciduous forest in Wes-



- tern Mexico. En R. H. Robichaux, & D. Yetman (eds.), *The Tropical Deciduous Forest of Alamos: Biodiversity of a threatened ecosystem in Mexico* (pp. 19-35). University of Arizona Press. USA.
- Maya, Y., & Arriaga, L. (1996). Litterfall and phenological patterns of the dominant overstorey species of a desert scrub community in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments*, 34, 23-35. doi:10.1006/jare.1996.0090.
- McCormack, M. L., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D., Helmisaari, H-S., Hobbie, E. A., Iversen, C.M., Jackson, R.B., Leppälampi-Kujansuu, J., Norby, R. J., Phillips, R. P., Pregitzer, K. S., Pritchard, S. G., Rewald, B., & Zadworny, M. (2015). Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 207, 505-518. doi:10.1111/nph.13363.
- Medina-Roldán, E., Arredondo, T., García-Moya, E., & Huerta, M. (2007). Soil water dynamics along a range condition gradient in a shortgrass steppe. *Rangeland Ecology and Management*, 60, 79-87. doi:10.2111/05-219R2.1.
- Meentemeyer, V., Box, E. O., & Thompson, R. (1982). World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *BioScience*, 32, 125-128. doi: 10.2307/1308565.
- Méndez-Barroso, L. A., Vivoni, E. R., Watts, C. J., & Rodríguez, J. C. (2009). Seasonal and interannual relations between precipitation, surface soil moisture and vegetation dynamics in the North American monsoon region. *Journal of Hydrology*, 377, 59-70. doi:10.1016/j.jhydrol.2009.08.009.
- Mendez-Estrella, R., Romo-Leon, J. R., & Castellanos, A. E. (2017). Mapping changes in carbon storage and productivity series services provided by riparian ecosystems of semi-arid environments in Northwestern Mexico. *International Journal of Geo-Information*, 6, 298. doi:10.3390/ijgi6100298.
- Montaña, C., Ezcurra, E., Carrillo, A., & Delhoume, J. P. (1988). The decomposition of litter in grasslands of northern Mexico: a comparison between arid and non-arid environments. *Journal of Arid Environments*, 14, 55-60.
- Montaño, N. M., Ayala, F., Bullock, S. H., Briones, O., García-Oliva, F., García-Sánchez, R., Maya, Y., Perroni, Y., Siebe, C., Tapia-Torres, Y., Troyo, E., & Yépez, E. (2016). Almacenes y flujos de carbono en ecosistemas áridos y semiáridos de México: Síntesis y perspectivas. *Terra Latinoamericana*, 34, 39-59.
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67-88.
- Návar, J. (2009). Biomass component equations for Latin American species and groups of species. *Annals of the Forest Science*, 66, 1-8. doi: 10.1051/forest/2009001.
- Návar, J. J., Méndez, E., & Dale, V. (2002). Estimating stand biomass in the Tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico. *Annals of Forest Science*, 59, 813-821. doi: 10.1051/forest:2002079.
- Ngangyo-Heya, M., Foroughbakhch-Pournavab, R., Carrillo-Parra, A., Salas-Cruz, L., Alvarado-Vazquez, M., & Bustamante-García, V. (2017). Foliar biomass production and litterfall pattern of five timber species in forest plantations on semi-arid lands of the northeastern Mexico. *Botanical Sciences*, 95, 295-305. doi:10.17129/botsci.770.
- Norby, R. J., & Jackson, R. B. (2000). Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist*, 147, 3-12.
- Northup, B. K., Zitzer, S. F., Archer, S., McMurtry, C. R., & Boutton, T. W. (2005). Above-ground biomass and carbon and nitrogen content of woody species in a subtropical thornscrub parkland. *Journal of Arid Environments*, 62, 23-43. doi: 10.1016/j.jaridenv.2004.09.019.
- Noy-Meir, I. (1985). Desert ecosystems structure and function. En M. Evenari, & I. Noy-Meir (eds.), *Hot desert and shrublands* (pp. 93-101). Ecosystems of the world 12A. Elsevier, Amsterdam.
- Núñez, S., Martínez-Yrizar, A., Burquez, A., & García-Oliva, F. (2001). Carbon mineralization in the southern Sonoran Desert. *Acta Oecologica*, 22, 269-276. doi: 10.1016/S1146-609X(01)01122-5.
- Osuna-Villavicencio, J. F. (2015). *Biomasa del matorral sarco-caulescente comestible, accesible a rumiantes bovinos en zonas áridas de Baja California Sur, México*. (Tesis de

- ingeniería). Universidad Autónoma de Baja California Sur, Baja California Sur, México.
- Paul, E. A., & Clark, F. E. (1996). *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press.
- Pavón, N. P. (2005). Biomass and root production of two plant life forms in a semiarid Mexican scrub: responses to soil nitrogen availability. *Canadian Journal of Botany*, *83*, 1317-1321. doi:10.1139/b05-113.
- Pavón, N. P. (2007). Fine root biomass and production in a semiarid Mexican shrubland. *The Southwestern Naturalist*, *52*, 116-119. doi:10.1894/0038-4909(2007)52[116:FRBAPI]2.0.CO;2.
- Pavón, N. P., Ayala, C. O., & Martínez-Falcón, A. P. (2016). Water and carbon storage capacity in *Isolatocereus dumortieri* (Cactaceae) in an intertropical semiarid zone in Mexico. *Plant Species Biology*, *31*, 240-243. doi:10.1111/1442-1984.12102.
- Pavón, N. P., & Briones, O. (2000). Root distribution, standing crop biomass and belowground productivity in a semidesert in Mexico. *Plant Ecology*, *146*, 131-136.
- Pavón, N. P., Briones O., & Flores J. (2005). Litterfall production and nitrogen content in an intertropical semiarid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments*, *60*, 1-13. doi: 10.1016/j.jaridenv.2004.03.004.
- Perroni V., Y., Montaña, C., & García-Oliva, F. (2006). Relationship between soil nutrient availability and plant species richness in a tropical semi-environment. *Journal of Vegetation Science*, *17*, 719-728. doi:10.1658/1100-9233(2006)17[719:RBSNAA]2.0.CO;2.
- Perroni V., Y., Montaña, C., & García-Oliva, F. (2010). Carbon-nitrogen interactions in fertility island soil in a tropical semi-arid ecosystem. *Functional Ecology*, *24*, 233-242. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01610.x.
- Perroni V., Y., Briones, O., & Montaña, C. (2013). Variabilidad en el ciclado de C por unidades funcionales de procesamiento de nutrientes en el suelo de dos desiertos mexicanos. Memorias en extenso. En F. Paz, J. Wong, M. Bazan, & V. Saynes (eds.), *Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México. Síntesis a 2013. Serie Síntesis Nacionales* (pp. 269-278). Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México, México.
- Perroni V., Y., García-Oliva, F., & Souza, V. (2014). Plant species identity and soil P forms in an oligotrophic grassland-desert scrub system. *Journal of Arid Environments*, *108*, 29-37. doi:10.1016/j.jaridenv.2014.04.009.
- Plante, A. F., & Parton, W. J. (2007). The dynamic of soil organic matter and nutrient cycling. En E. A. Paul (ed.), *Soil microbiology and biochemistry* (pp. 433-453). Third Edition. Elsevier Inc.
- Reyes-Reyes, B. G., Zamora-Villafranco, E., Reyes-Reyes, M. L., Frías-Hernández, V. Olalde-Portugal, V., & Dendooven, L. (2003). Decomposition of leaves of huisache (*Acacia tortuosa*) and mesquite (*Prosopis* spp) in soil of the central highlands of Mexico. *Plant and Soil*, *256*, 359-370.
- Robles-Zazueta, C. A., Yépez, E. A., Rodríguez, J. C., Garatuzza-Payan, J., & Watts, C. J. (2014). Estimación de la respiración de suelo mediante el método del gradiente en un matorral subtropical de Sonora. En F. Paz, & J. Wong-González (eds.), *Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México: Síntesis a 2014. Serie Síntesis Nacionales* (pp. 55-61). Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México, México.
- Rojas-García, F., De Jong, B. H. J., Martínez-Zurimendi, P. A., & Paz-Pellat, F. (2015). Database of 478 allometric equations to estimate biomass for Mexican trees and forests. *Annals of Forest Science*, *72*, 835-864. doi: 10.1007/s13595-015-0456-y.
- Rzedowski, J. (1973). Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. In: A. Graham (ed.), *Vegetation and vegetational history of northern Latin America* (pp. 61-72). Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam, The Netherlands.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa. 432 p.
- Schlesinger, W. H., Belnap, J., & Marion, G. (2009). On carbon sequestration in desert ecosystems. *Global Change Biology*, *15*, 1488-1490. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01763.x.
- Schlesinger, W. H., & Bernhardt, E. (2013). *Biogeochemistry. An analysis of global change*. 3rd. Edition. Academic Press. 688 p.



- Smith, S. D., Monson, R. K., & Anderson, J. E. (1997). *Physiological ecology of North American desert plants*. Springer-Verlag.
- Strojan, C. L., Turner, F. B., & Castetter, R. (1979). Litterfall from shrubs in the northern Mojave Desert. *Ecology*, 60, 891-900. doi: 10.2307/1936857.
- Tapia-Torres, Y. (2010). *Efecto del tipo de vegetación en la dinámica de nutrientes y en la estructura de las comunidades bacterianas del suelo en el valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila*. (Tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.
- Tapia-Torres, Y., López-Lozano, N. E., Souza, V., & García-Oliva, F. (2015). Vegetation-soil system controls soil mechanisms for nitrogen transformations in an oligotrophic Mexican Desert. *Journal of Arid Environments*, 114, 62-69. doi: 10.1016/j.jaridenv.2014.11.007.
- Weathers, K. C., Strayer, D. L., & Likens, G. E. (2013). *Fundamentals of ecosystem science*. Elsevier, USA. 312 p.
- White, R. P., & Nackoney, J. (2003). *Drylands, people, and ecosystem goods and services: A web-based geospatial analysis*. World Resources Institute. Washington, DC. 58 p.
- White II, A., Welty-Bernard, A., Rasmussen, C., & Schwartz, E. (2009). Vegetation controls on soil organic carbon dynamics in an arid, hyperthermic ecosystem. *Geoderma*, 150, 214-223. doi:10.1016/j.geoderma.2009.02.011.
- Whitford, W. G. (2002). *Ecology of desert systems*. Academic Press.
- Yerena-Yamallel, J. I., Jiménez-Pérez, J., Alanís-Rodríguez, E., Aguirre-Calderón, O. A., & Treviño-Garza, E. J. (2011). Contenido de carbono en la biomasa aérea en diferentes sistemas de uso de suelo, en el matorral espinoso tamaulipeco. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales*, 7, 71-77.
- Yerena-Yamallel, J. I., Jiménez-Pérez, J., Alanís-Rodríguez, E., Aguirre-Calderón, O. A., González-Tagle, M. A., & Treviño-Garza, E. J. (2014). Dinámica de la captura de carbono en pastizales abandonados el noreste de México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 17, 113-121.
- Yerena-Yamallel, J. I., Jiménez-Pérez, J., Alanís-Rodríguez, E., Pompa-García, M., Aguirre-Calderón, O. A., & Treviño-Garza, E. J. (2015). Contenido de carbono en la biomasa aérea del Mezquite con historial agrícola, en México. *Interciencia*, 40, 722-726.

Manuscrito recibido el 6 de septiembre de 2017

Aceptado el 22 de mayo de 2018

Publicado el 4 de diciembre de 2018

Este documento se debe citar como

Briones, O., Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Pavón, N., & Perroni, Y. (2018). Biomasa y productividad en las zonas áridas mexicanas. *Madera y Bosques*, 24(Núm. esp.), e2401898. doi: 10.21829/myb.2018.2401898

Suplementos 1 – 4. Material suplementario disponible en *Maderas y Bosques* OnLine.



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial-Compartir Igual 4.0 Internacional.