

ALMACENES Y FLUJOS DE CARBONO EN ECOSISTEMAS ÁRIDOS Y SEMIÁRIDOS DE MÉXICO: SÍNTESIS Y PERSPECTIVAS

Carbon Stocks and Fluxes in Arid and Semiarid Ecosystems of Mexico: Synthesis and Prospects

Noé Manuel Montaña^{1‡}, Fernando Ayala², Stephen H. Bullock³, Oscar Briones⁴, Felipe García Oliva⁵, Rosalva García Sánchez⁶, Yolanda Maya², Yareni Perroni⁷, Christina Siebe⁸, Yunuen Tapia Torres^{9,10}, Enrique Troyo² y Enrico Yépez¹¹

¹ Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Apdo. Postal 55-535. 09340 México, D. F.

[‡] Autor responsable (nmma@xanum.uam.mx).

² Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. Av. Instituto Politécnico Nacional 195, Playa Palo de Santa Rita Sur. 23096, La Paz, Baja California Sur, México.

³ Departamento de Biología de la Conservación, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Carretera Ensenada-Tijuana No. 3918. 22860 Ensenada, Baja California, México.

⁴ Instituto de Ecología A.C. Antigua Carretera a Coatepec, km 2.5, Col. El Haya. 91070 Xalapa, Veracruz, México.

⁵ Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, campus Morelia. Apdo. Postal 27-3. 58090 Morelia, Michoacán, México

⁶ Laboratorio de Zonas Áridas, Unidad de Investigación en Ecología Vegetal, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Apdo. Postal 09230. México, D.F.

⁷ Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada, Universidad, Veracruzana. Av. de las Culturas Veracruzanas 101, Col. Emiliano Zapata. 91090 Xalapa, Veracruz, México.

⁸ Departamento de Edafología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior, Ciudad Universitaria. 04510 México, D. F.

⁹ Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV-IPN). Km. 9.6 Libramiento Norte Carretera Irapuato-León. 36821 Irapuato, Guanajuato, México.

¹⁰ Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, campus Morelia. Apdo. Postal 27-3. 58090 Morelia, Michoacán, México

¹¹ Departamento de Ciencias del Agua y Medio Ambiente, Instituto Tecnológico de Sonora. 5 de Febrero Sur 818 Centro. 85000, Ciudad Obregón, Sonora, México.

RESUMEN

Los ecosistemas áridos y semiáridos constituyen un tercio de la superficie terrestre global y un 60% del territorio mexicano, pero poco se sabe sobre su importancia en el ciclo del carbono (C). Este trabajo sintetiza y analiza la información disponible sobre almacenes, flujos y controles de la dinámica del C en las regiones áridas y semiáridas de México. En estos ecosistemas, la productividad neta del ecosistema, la respiración del suelo, la producción y la descomposición de la hojarasca están determinadas por la variabilidad de la precipitación, aunque la descomposición depende también de la radiación solar y temperatura. El suelo es el principal almacén de C, representa 45 y 90% del C en la biomasa del matorral y pastizal, respectivamente. Las regiones semiáridas podrían almacenar más C orgánico e inorgánico que las regiones áridas. El cambio de uso de suelo disminuye hasta en 50% el C orgánico del suelo (COS), pero las especies vegetales formadoras de islas de fertilidad y de recursos amortiguan el impacto de la perturbación en el almacenamiento del C, al actuar como “hotspots” de conservación y transformación del COS. Las biocostras también controlan la acumulación

del COS, debido a su rápida respuesta a la humedad que potencia los flujos del C y la transformación de los nutrientes en el suelo. El COS controla la estequiometría microbiana que regula la disponibilidad de otros nutrientes en el suelo. La información sobre la dinámica del C para las regiones áridas y semiáridas de México es aún escasa y fragmentada, ya que la mayoría se limita al COS, en los primeros 30 cm del perfil, sin considerar el C inorgánico del suelo. En consecuencia, es necesario y urgente estandarizar metodologías para cuantificar los almacenes y flujos a diferentes escalas espacio-temporales en los ecosistemas áridos y semiáridos del país.

Palabras clave: biocostras; desiertos mexicanos; islas de recursos; matorrales desérticos; pastizales.

SUMMARY

The arid and semiarid ecosystems cover one third of world continental area and around 60% in Mexico, but their role in the global C cycle regulation is poorly known. The present paper analyzes data on C stocks and fluxes, as well as control factors of C dynamics

Como citar este artículo:

Montaña, N. M., F. Ayala, S. H. Bullock, O. Briones, F. García O., R. García S., Y. Maya, Y. Perroni, C. Siebe, Y. Tapia T., E. Troyo y E. Yépez. 2016. Almacenes y flujos de carbono en ecosistemas áridos y semiáridos de México: Síntesis y perspectivas. *Terra Latinoamericana* 34: 39-59.

Recibido: agosto de 2015. Aceptado: enero de 2016.

Publicado en *Terra Latinoamericana* 34: 39-59.

in several arid and semiarid regions of Mexico. In these ecosystems, the net ecosystem productivity, soil respiration, litter fall, and litter decomposition are strongly affected by the total rainfall and its variability. Also, litter decomposition is affected by temperature and solar radiation. The main C pool in these ecosystems is the soil, containing 45% and 90% of total ecosystem carbon for desert-scrub and grassland, respectively. The semiarid regions have higher inorganic and organic C contents than the arid regions. However, soil organic carbon (SOC) is reduced by up to 50% because of land-use change, but this reduction may be mitigated by plant species, which form fertility and/or resources islands acting as a hotspot for conservation and transformation of SOC. Additionally, the soil biocrusts play an important role in the SOC accumulation, because it responds quickly to humidity pulses and therefore nutrients are released from organic compounds. Finally, SOC availability strongly affects microbial activity, which in turn controls soil nutrient availability and nutrient stoichiometry ratios linked to soil fertility. We conclude that the information of C stocks and fluxes in semiarid and arid ecosystems of Mexico is scarce and fragmented, because the majority of the studies are focused in SOC quantification in the upper 30 cm soil layer, and soil inorganic C is often not measured. For this reason, it is urgent and necessary to standardize methods and intensify the research on soil C dynamics in these ecosystems, integrating different spatial-temporal scales.

Index words: *biocrusts; mexican deserts; fertility islands; desert-scrubs; grassland.*

INTRODUCCIÓN

El estudio del ciclo global del carbono (C) es prioritario para entender las consecuencias del incremento acelerado de la concentración de CO₂ en la atmósfera, así como para diseñar estrategias a fin de reducir sus emisiones, y de esta manera mitigar el cambio climático global (Prentice *et al.*, 2001; Sitch *et al.*, 2008). Los esfuerzos se han dirigido a estimar el contenido de C en los principales reservorios de los ecosistemas y los factores que determinan su almacenamiento y dinámica (Quéré *et al.*, 2014). En los ecosistemas terrestres el almacén más importante de C es el suelo, pues contiene hasta tres veces más C que la vegetación o la atmósfera (Schlesinger y

Bernhardt, 2013). La cantidad de C almacenado en el suelo depende del clima, composición de la vegetación, actividad microbiana y régimen de disturbio (Jobbagy y Jackson, 2000; Sitch *et al.*, 2008). Asimismo, el C es la principal fuente de energía para la actividad de las comunidades microbianas del suelo, puesto que regula los procesos de transformación de los nutrimentos y la fertilidad del mismo (Perroni *et al.*, 2010; Montaña y Sánchez-Yáñez, 2014).

Los ecosistemas áridos y semiáridos cubren un tercio de la superficie continental (Pointing y Belnap, 2012) y contienen 36% del C almacenado en los ecosistemas terrestres (Campbell *et al.*, 2008). En México estos ecosistemas son ampliamente reconocidos por su alta diversidad vegetal (6000 especies) y de endemismos (50%), así como por la variedad de procesos funcionales que los distingue y por ocupar cerca de 60% del territorio nacional (Challenger, 1998; Balbontin *et al.*, 2009). No obstante, los estudios sobre la dinámica del C en México se han centrado principalmente en los ecosistemas tropicales húmedos (Segura-Castruita *et al.*, 2005), mientras que las regiones áridas y semiáridas han sido menos estudiadas, aunque la información existente revela generalidades sobre cómo su alta heterogeneidad espacio-temporal afecta los almacenes y flujos del C, lo cual podría ser relevante ante las altas tasas de movimiento de C que a futuro podrían presentar estos ecosistemas a nivel mundial (Poulter *et al.*, 2014).

Las investigaciones en ecosistemas áridos y semiáridos mexicanos han documentado desde el intercambio neto de C con la atmósfera, la productividad primaria, el flujo del C a través de la producción de materia orgánica y su descomposición, hasta el almacenamiento del C en la fitomasa (aérea y subterránea) y en el suelo. Además, estudios más recientes evalúan el efecto de diferentes especies de plantas, biocostras (consorcios de cianobacterias, líquenes y musgos) y microorganismos en las transformaciones del C en el suelo, con el fin de comprender los mecanismos multiescalares que determinan la productividad neta del ecosistema. En este contexto, el objetivo del presente trabajo fue sintetizar y analizar la información disponible, a diferentes escalas (ecosistémica, comunidades, biocostras y microbiana), sobre almacenes, flujos y factores que determinan la dinámica del C en distintos sitios localizados en las regiones áridas y semiáridas de México (Cuadro 1A-B), las cuales son las más sureñas

Cuadro 1-A. Características generales de los sitios en donde se han evaluado los almacenes y flujos de carbono en regiones áridas de México.

	A) Regiones áridas						
	Sonorense			Chihuahuense			
	El Mogor	Zona Experimental del CIBNOR, La Paz	Hermosillo (Centro Ecológico)	Rayón	Región Noreste	Mapimí	Cuatro Ciénegas
Estado	Baja California	Baja California Sur	Sonora	Sonora	Chihuahua	Durango	Coahuila
Coordenadas	32° 01' 48" N	24° 07' 37" N	29° 01' N	29° 44' 27" N,	28° 11' N	26° 30' N	26° 50' N
	116° 36' 15" O	110° 26' 06" O	110° 57' O	110° 32' 01" O	108° 28' O	104° 15' O	102° 08' O
Altitud (m)	406	17	425	630	870	1150	740
Tipo de clima	Bw(h')	Bw(h')hw(e)	Bw	BWh	Bw	Bw	BWhwx'(w)(e')
Precipitación promedio anual (mm)	246.7	173.6	335	515	250-300	200	217.21
Temperatura promedio anual (°C)	17.1	23.8	24.5	21.4	24	20.8	21.2
Índice de Langpp/t (más lluvioso [†])	14.43	7.2	13.67	24.1 [†]	12.5	9.62	10.24
Índice de sequía hidro-ambiental (más seco [‡])	8.24	9.01 [‡]	8.13	6.85	8.3	8.75	8.66
No. meses con lluvia efectiva (≥ 20%)	6	2	6	3	6	4	2
Tipo de vegetación	Matorral Mediterráneo	Matorral sarcocaulé	Matorral espinoso	Matorral subtropical	Pastizal halófilo y Matorral xerófilo	Matorral xerófilo Pastizal	Matorral xerófilo y Pastizal halófilo
Especies dominantes	<i>Adenostoma fasciculatum</i> , <i>Cneoridium dumosum</i> , <i>Salvia apiana</i> , <i>Lotus scoparius</i>	<i>Bursera microphylla</i> , <i>Cyrtocar paedulis</i> , <i>Jatropha cinerea</i> , <i>Prosopis articulata</i> , <i>Pachycereus pringlei</i>	<i>Bursera laxiflora</i> , <i>Jatropha cardifolia</i> , <i>M. distachya</i> , <i>Olneya tesota</i> , <i>Parkinsonia microphylla</i>	<i>Acacia cochliacantha</i> , <i>M. distachya</i> , <i>Fouquieria macdougalii</i> , <i>J. cordata</i> , <i>P. praecox</i>	<i>Acacia neovernicosa</i> , <i>Bouteloua gracilis</i> , <i>B. curtipendula</i> , <i>B. eripoda</i> , <i>B. hirsuta</i> , <i>Eragrostis obtusiflora</i> , <i>Larrea tridentata</i>	<i>L. tridentata</i> , <i>P. glandulosa</i> , <i>Pleuraphis mutica</i>	<i>Allenrolfea occidentalis</i> , <i>J. dioica</i> , <i>L. tridentata</i> , <i>Sporobolus airoides</i> ,
Tipo de material parental	Granito	Aluviones de granito	Sedimentarias del Paleozoico	Granito	Calizas y areniscas	Rocas calcáreas del Cretácico	Calizas y Yesos del Jurásico
Tipo de suelo (WRB)		Cambisoles y Regosoles	Cambisoles (o Calcisoles)	Regosoles y Cambisoles	Cambisoles y Calcisol	Cambisoles haplicos	Gipsisol y Calcisol
pH (H ₂ O)	6.5-7.5	7.5	7.5	6.35	7.8	8.2	8.5
MOS (%)	-	0.4	nd	1.33	nd	1	nd
C total (mg g ⁻¹)	2	2.1	46	21.4	25.6	10.9	13.4
N total (mg g ⁻¹)	-	0.89	3.3	1.52	-	0.59	0.9
P total (mg g ⁻¹)	-	0.047	0.6	0.017	-	-	0.09

WRB = Base Referencial Mundial del Recurso Suelo 2007; MOS = materia orgánica del suelo.

Cuadro 1-B. Características generales de los sitios en donde se han evaluado los almacenes y flujos de carbono en regiones semiáridas de México.

	B) Regiones semiáridas						
	Noreste Chihuahuense		Meseta Central	Hidalguense		Tehuacanense	
	Matorral Tamaulipeco		Ojuelos ^s y Dolores Hidalgo ^l	Valle del Mezquital		Valle de Tehuacán-Cuicatlán	
				Tula y Ajacuba	Ixmiquilpan-Actopan	Zapotitlán Salinas	San Luis Atlotitlán
Estado	Nuevo León	Tamaulipas	Jalisco-Guanajuato	Hidalgo	Hidalgo	Puebla	Puebla
Coordenadas	25° 09'N 99° 54'O	24° 33'N 99° 07'O	21° 49'N-101° 37'O ^s 21° 09'N-100° 56'O ^l	19°54'-20°30'N 99°22'-98°40'O	20°11'-20°40'N 98°50'-99°20'O	18° 20'N 97° 28'O	18° 28'N 97° 58'O
Altitud (m)	350	120	2200 y 1920	2000-2100	1300-3000	820	1700
Tipo de clima	BWhw	Bs	Bs	Bs	Bs1	Bs	Bs
Precipitación promedio anual (mm)	362	650	380 y 500	435-689 (media: 562)	550	450	400
Temperatura promedio anual (°C)	22.3	24.7	18 y 18	17	24	22	25.5
Índice de Lang (más lluvioso [†])	16.23	26.3	21 y 27	25.5- 46.5 (media: 33.65 [†])	22.9	20.4	18.2
Índice de sequía hidro-ambiental (más seco [†])	7.84 [‡]	6.38	16.3 y 25	5.91	6.88	7.09	7.59
No. meses con lluvia efectiva (≥ 20%)	6	7	6	6	6	7	7
Tipo de vegetación	Matorral espinoso; Pastizal	Matorral espinoso; Pastizal	Pastizal; Matorral xerófilo	Matorral xerófilo. Agricultura de riego y de temporal	Matorral xerófito espinoso	Matorral xerófilo espinoso	Bosque de Chichipe con Matorral xerófilo
Especies dominantes	<i>Acacia berlandieri</i> , <i>A. farnesiana</i> , <i>B. myricaefolia</i> , <i>P. glandulosa</i> , <i>Pithecellobium pallens</i>	<i>Diospiros texana</i> , <i>P. pallens</i> , <i>P. glandulosa</i> , <i>P. tamaulipana</i>	<i>Bouteloua gracilis</i> , <i>A. farnesiana</i> , <i>P. laevigata</i>	<i>A. farnesiana</i> , <i>Cylindropuntia imbricata</i> , <i>Opuntia streptacantha</i> , <i>P. laevigata</i> , <i>Yucca</i> sp.	<i>A. farnesiana</i> , <i>Cylindropuntia imbricata</i> , <i>Mimosa biuncifera</i> , <i>O. strpthacantha</i> , <i>P. laevigata</i>	<i>Mimosa luisana</i> , <i>Neobuxbamia tetetzo</i> , <i>P. laevigata</i>	<i>Mimosa</i> spp., <i>Polaskia chichipe</i> , <i>P. chende</i> , <i>P. laevigata</i>
Tipo de material parental	Porlutitas del Cretácico superior	Porlutitas del Cretácico	nd	Aluvión y coluvión del Cuaternario	Sedimentaria: Lutita y caliza	Sedimentarias y metamórficas del Cretácico	Ígneas y Areniscas del Cretácico
Tipo de suelo (WRB)	Leptosol y Calcisol	Cambisoles	Cambisoles Leptosoles	Leptosol. Phaeozem y Vertisol	Leptosol y Phaeozem	Calcisol	Leptosol
pH (H ₂ O)	7.2	7.6	7.6	6.9-8.4	8	7.8	7.2
MOS (%)	nd	nd	nd	3-Jun	2.82	5.2	3.2
C total (mg g ⁻¹)	77.3	136.4	44 y 32	16- 23	16.2	20.7	11.7
N total (mg g ⁻¹)	nd	nd	4.4 y 3.1	1.4-24	1.43	1.9	2.7
P total (mg g ⁻¹)	nd	nd	nd	nd	0.43	0.82	nd

WRB = Base Referencial Mundial del Recurso Suelo 2007; MOS = materia orgánica del suelo.

de los desiertos de Norteamérica y corresponden a la zona intertropical. Esta síntesis es crucial para guiar los esfuerzos colectivos en estas regiones del país, pero también para generar una base empírica referente a magnitudes, procesos y controles que contribuyen a escenarios globales, pues estos ecosistemas pueden representar sumideros y fuentes de C a la atmósfera, por lo que considerarlos en los análisis globales podría impactar los actuales escenarios y las estrategias de mitigación del cambio climático global.

El Intercambio Neto de C en el Ecosistema

El flujo de C en las regiones áridas y semiáridas de México está fuertemente controlado por la estacionalidad y la cantidad de la lluvia anual. Una métrica importante para entender la respuesta de estos ecosistemas a la variabilidad climática es el intercambio neto de CO₂ entre el ecosistema y la atmósfera. Este parámetro integra el flujo fotosintético (p. ej.: productividad primaria bruta, PPB) y la respiración (p. ej.: el flujo combinado de la respiración autótrofa, Ra y la respiración heterótrofa, Rh) del ecosistema, y puede ser medido de forma continua a escala ecosistémica con técnicas micrometeorológicas (Baldocchi, 2008) o en parcelas experimentales con cámaras estáticas (Jasoni *et al.*, 2005). En pastizales de la región semiárida Chihuahuense (Meseta Central, Ojuelos Jalisco) Delgado-Balbuena *et al.* (2013) estudiaron, mediante cámaras estáticas, el efecto de la pérdida de la cobertura vegetal y del cambio en la composición de especies en los flujos de C, registrando que sitios sobrepastoreados y matorralizados funcionan como sumideros netos de C, ganando en promedio 77.6 y 25.8 g C m⁻² año⁻¹, respectivamente. En contraste, un pastizal con exclusión de ganado durante 28 años fue una fuente neta de C al perder 25.7 g C m⁻² año⁻¹, en tanto que un sitio con pastoreo moderado no mostró pérdidas ni ganancias de C (0.003 g C m⁻² año⁻¹), lo cual por un lado indica que el sobrepastoreo estimula el crecimiento de la biomasa subterránea que constituye un almacén considerable de C en el suelo, y por el otro resalta la importancia del uso y manejo de estos ecosistemas en el secuestro de C.

El intercambio neto de C se ha registrado en varios ecosistemas semiáridos de México (Vargas *et al.*, 2013), entre los que destacan los trabajos realizados en el matorral sarcocaula en Baja California Sur (Hastings *et al.*, 2005; Bell *et al.*, 2012), el matorral subtropical

en Rayón, Sonora (Tarin *et al.*, 2012) y el matorral mediterráneo en El Mogor, Baja California (Aguirre, 2014)¹. En estos ecosistemas se reportó que la cantidad de lluvia determinó los flujos anuales y estacionales del carbono. Por ejemplo, en un año con lluvia promedio (196 mm) el matorral sarcocaula capturó C (52 g C m⁻² año⁻¹), mientras que en un año seco (55 mm) representó una fuente neta de C a la atmósfera (258 g C m⁻² año⁻¹; Bell *et al.*, 2012), lo cual sugiere que este tipo de ecosistemas se pueden convertir en fuente o sumidero de C, dependiendo de la cantidad de lluvia. Por otro lado, los flujos de C pueden variar al interior del año, a pesar de que sean años húmedos (Figura 1). En la época seca pueden ocurrir ganancias o pérdidas de C casi nulas; sin embargo durante los meses húmedos, además de que estos ecosistemas reverdecen rápidamente, inician un intenso intercambio de gases. Las evidencias indican que al inicio del temporal, el flujo respiratorio es dominante (pérdida neta de CO₂ hacia la atmósfera), como consecuencia de la rápida activación de la microbiota del suelo, que comienza a descomponer la materia orgánica lábil remanente de la temporada de crecimiento anterior; pero durante el pico de la temporada de crecimiento, el intercambio de

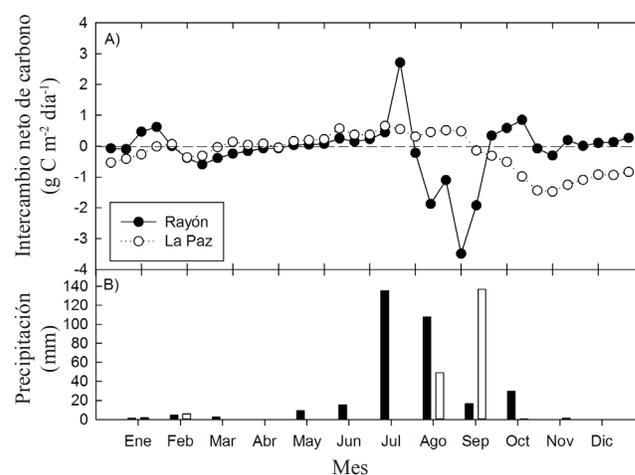


Figura 1. A) Intercambio neto de carbono medido con la técnica de correlación de vórtices en dos matorrales áridos de México localizados en el desierto Sonorense. B) Acumulación mensual de lluvia para cada ecosistema, las barras oscuras son de Rayón y las barras claras de La Paz. Los datos son promedios de diez días en años con precipitación promedio para cada sitio. Símbolos oscuros corresponden al matorral sarcocaula de La Paz, Baja California Sur para el año 2002 (Hastings *et al.*, 2005) y los símbolos claros al matorral subtropical de Rayón, Sonora en 2009 (Tarin *et al.*, 2012). Valores positivos indican pérdida de C de la superficie a la atmósfera y valores negativos ganancia de la atmósfera al ecosistema.

¹ Aguirre, C. A. 2014. Variación estacional e interanual en la producción primaria bruta y evapotranspiración en un ecosistema de clima mediterráneo en Baja California. Tesis de Maestría en Ciencias de la Tierra. CICESE.

C fue dominado por la PPB y, por lo tanto, dominó la captura del C (Hastings *et al.*, 2005; Tarin *et al.*, 2012). En contraste, en el matorral subperennifolio del noroeste de Baja California, el balance del sistema es típicamente positivo o cercano a cero (Aguirre, 2014)¹.

Las emisiones de C asociadas a la respiración del suelo (Rs) se presentan cuando existe un pulso de humedad. Por ejemplo, en el matorral subtropical de Rayón, Sonora, Cueva-Rodríguez *et al.* (2012) reportaron que la humedad favoreció la Rs hasta una tasa de $8.8 \pm 1.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que en días secos la tasa de Rs se mantuvo a menos de $0.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Cuadro 2). Asimismo, León *et al.* (2014) reportaron que el flujo de CO_2 del suelo en el matorral mediterráneo de El Mogor en Baja California se incrementó 522% después de su re-humedecimiento. Este tipo de ecosistemas se han caracterizado por una amplia variabilidad de lluvia entre años (Bell *et al.*, 2014), lo cual ocasiona que la Rs sea muy variable en el tiempo y dependa de la frecuencia de los eventos de lluvia (Cueva-Rodríguez *et al.*, 2012). Además, cuando estos ecosistemas se aprovechan para la agricultura de riego (González *et al.*, 2015), se observan igualmente incrementos de hasta 481% en las emisiones de CO_2 poco tiempo después del riego del cultivo de maíz ($1.79 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en comparación con el cultivo de temporal ($0.38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Un factor adicional que podría modificar las estimaciones y conceptos de balances de flujos de C entre la tierra y atmósfera, es el flujo horizontal del COS en el paisaje. Smith *et al.* (2007) enfatizaron que hay desplazamiento del COS y hojarasca ladera abajo con la erosión (Cuadro 2), por lo que el almacenamiento del C en el suelo y también la Rs pudieran estar desligados de la productividad primaria neta local, con diferentes sesgos a través del paisaje; sin embargo, estos flujos son prácticamente desconocidos.

Producción y Descomposición de Hojarasca como Flujo de C al Suelo

Las plantas, al igual que otros organismos autótrofos como las cianobacterias, transforman la energía solar en compuestos químicos por medio de la fotosíntesis. Parte de la energía química generada se invierte en sus procesos metabólicos y el resto la utilizan para formar biomasa, en diversas estructuras que pueden ser accesibles a los consumidores heterótrofos. La caída de hojas, troncos y ramas desde

el dosel al suelo es la mayor ruta de transferencia de C en los ecosistemas terrestres, en virtud de que representa un alto porcentaje de la PPB (Meentemeyer *et al.*, 1982). Los estudios sobre el aporte de hojarasca y los factores que intervienen en su descomposición en matorrales y pastizales áridos y semiáridos de México concluyen que la caída de hojarasca está relacionada con la composición y estructura de la vegetación, y que su producción puede ser escasa o abundante durante las estaciones de crecimiento, dependiendo de la cantidad de lluvia (Martínez-Yrizar *et al.*, 1999). Por ejemplo, el matorral xerófilo tamaulipeco tuvo mayor producción de hojarasca en comparación con otros sitios más secos, como el matorral sarcocaula en Baja California Sur y el matorral xerófilo en Sonora (Búrquez *et al.*, 1999; Martínez-Yrizar *et al.*, 1999; Maya y Arriaga, 1996; Pavón *et al.*, 2005; González-Rodríguez *et al.*, 2013) (Cuadro 2).

La velocidad de descomposición de la hojarasca reportada en los desiertos mexicanos oscila dentro del intervalo de 0.001 a $0.44 \text{ g C año}^{-1}$ (Cuadro 2), siendo inferior a otros ecosistemas húmedos y subhúmedos, como los bosques tropicales estacionales o bosques tropicales subhúmedos (0.45 y 2.0 g C año^{-1} , respectivamente; García-Oliva *et al.*, 2006). La descomposición está influenciada por factores abióticos y la fauna edáfica, en particular termitas, hormigas y microartrópodos fitófagos y saprófitos (Montaña *et al.*, 1988; Martínez-Yrizar *et al.*, 2007; Arriaga y Maya, 2007; Miguel, 2013²; Villarreal-Rosas *et al.*, 2014). La producción de hojarasca ocurre justo cuando la disponibilidad de agua y la actividad de los descomponedores se reduce (Miguel, 2013)², por lo que la radiación solar y temperatura se tornan extremas y actúan en la degradación de la hojarasca al punto que, tras las lluvias de verano, cuando las condiciones son propicias para la reactivación de hongos y bacterias, ocurre la mayor pérdida de masa (Arriaga y Maya, 2007), que probablemente depende de una intensa foto-oxidación que altera la composición química de la materia orgánica (Feng *et al.*, 2011) y cuya contribución es necesario demostrar en futuros experimentos en estos ecosistemas. Los datos también sugieren que la hojarasca podría no representar un flujo importante de C al suelo en este tipo de ecosistemas en términos de biomasa; sin embargo, este flujo puede ser crítico desde el punto de vista energético en el contexto del metabolismo microbiano.

² Miguel, J. 2013. Fauna de costras biológicas y suelo de islas de recursos por *Mimosa luisana*, en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Tesis de Licenciatura en Biología. FES-Zaragoza. UNAM. México, D. F.

Cuadro 2. Flujos de carbono medidos en algunas regiones áridas y semiáridas de México.

	Regiones áridas						Regiones semiáridas			
	Sonorense		Chihuahuense		Tamaulipeca	Meseta central	Hidalguense	Tehuacanense		
	Baja California	Baja California Sur	Sonora	Sonora	Durango	Coahuila	Nuevo León	Guanajuato	Hidalgo	Puebla-Oaxaca, Valle de Tehuacán-Cuicatlán
Flujos	El Mogor	CIBNOR	Hermosillo	Rayón	Mapimí	Cuatro Ciénegas	Matorral Tamaulipeco	Dolores Hidalgo	Valle del Mezquital	Zapotitlán Salinas
Hojarasca (Mg ha ⁻¹ año ⁻¹)	1.3	1.21	3.57	-	-		4.07	-	-	0.25
Tasa de descomposición (k)	-	0.021	0.0064	-	0.001-0.28		0.44	-	-	0.0014
Rs con biocostras (μmol m ⁻² s ⁻¹)	-	2.1×10 ⁶	-	-	-		-	-	-	-
Rs (μmol m ⁻² s ⁻¹)	2.4	1.6×10 ⁶	-	0.5-8.8	-		-	-	Agr=0.38 AgrR=1.79	-
CO ₂ -C (μg C g ⁻¹ d ⁻¹), en suelo-	-	-	80.2	-	95	Matorral =9.2	-	Agr=10-12	AgrR =21-32	31.2
CO ₂ -C (μg C g ⁻¹ d ⁻¹), suelo con biocostras	-	-	-	-	-	Pastizal =11.7	-	Matorral =28-32	Matorral =48	52.3
Erosión del C orgánico (Mg km ⁻² año ⁻¹)	10	-	-	-	-		-	-	-	-
REFERENCIAS	1, 2	3	4, 5, 6	7	8, 9	10	11	12	13, 14, 15	16, 17, 18

Rs = respiración del suelo; CO₂-C = tasa potencial de mineralización de carbono; Agr = agricultura de temporal; AgrR = agricultura de riego.

Almacenes y Flujos de C en la Vegetación y el Suelo

El contenido de C en el suelo está controlado por las condiciones ambientales, la comunidad vegetal y el uso del suelo. En las Figuras 2 y 3 se presentan los contenidos de C en la biomasa aérea, subterránea y en el suelo, para diferentes ecosistemas áridos y semiáridos de México. Los estudios muestran que el C almacenado en la fitomasa total de estos ecosistemas varía de 2.3 a 19.5 Mg ha⁻¹, donde el C en la biomasa aérea fluctúa de 1.6 a 15.4 Mg ha⁻¹ y en las raíces de 0.7 a 10.1 Mg ha⁻¹ (Pavón y Briones 2000; Návar *et al.*, 2002; Pavón, 2007; Medina-Roldán *et al.*, 2008; Návar 2008; Búrquez *et al.*, 2010; Perroni *et al.*, 2014;

Becerril-Piña *et al.*, 2014; Tapia-Torres *et al.*, 2015a) (Figura 2). Así mismo, los datos citados indican que los matorrales áridos presentan los valores más bajos de C total, especialmente en Cuatro Ciénegas, Coahuila, México, en comparación con los matorrales semiáridos, que a su vez tienden a almacenar más C en su biomasa aérea (Figura 2). Esta tendencia puede estar asociada a una mayor disponibilidad de agua a lo largo del año, y a temperaturas menos extremas (Cuadro 1A-B). Por su parte, los pastizales áridos y semiáridos almacenan hasta tres veces más C en sus raíces que en la biomasa aérea, y el contenido de C en las raíces tiende a ser mayor en los pastizales semiáridos (Figura 2). Lo anterior implica que el retorno del C al suelo ocurre por

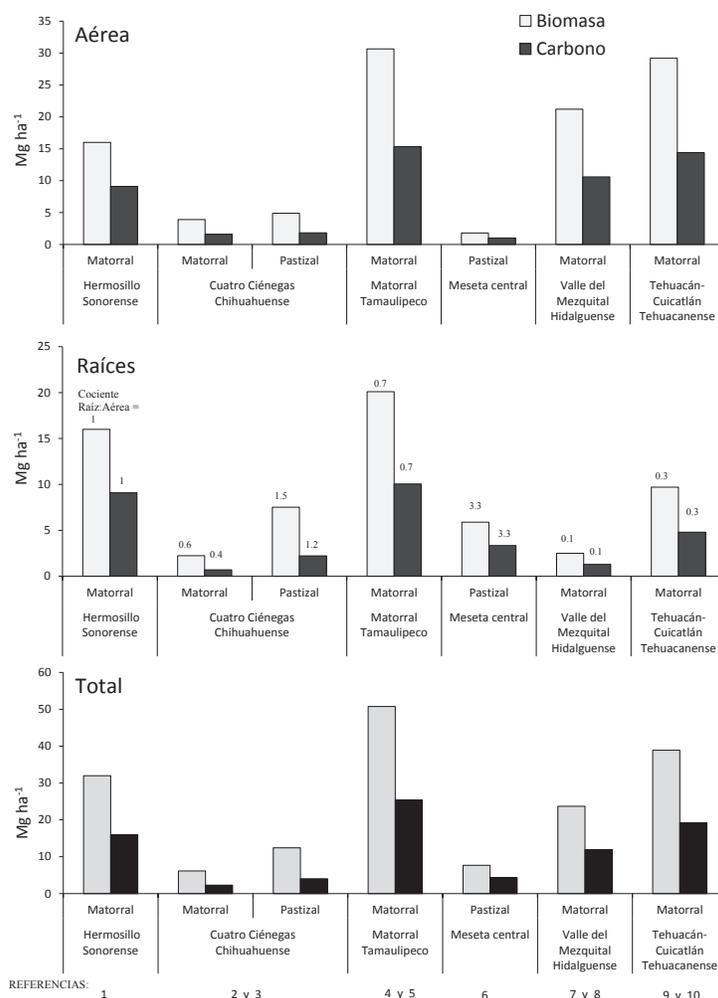


Figura 2. Biomasa (Mg ha⁻¹) y contenidos de carbono (Mg C ha⁻¹) en la porción aérea, raíces y fitomasa total en diferentes ecosistemas áridos y semiáridos de México. Referencias: 1. Búrquez *et al.*, 2010; 2. Perroni *et al.*, 2014; 3. Tapia-Torres *et al.*, 2015; 4. Nívar *et al.*, 2002; 5. Nívar, 2008; 6. Medina-Roldán *et al.*, 2008; 7. Becerril-Piña *et al.*, 2014; 8. Pavón, 2007; 9. Datos inéditos de biomasa aérea estimados con base en las ecuaciones propuestas por Nívar *et al.*, 2004; 10. Pavón y Briones, 2000.

medio de la biomasa radical, como ha sido reportado en otros ecosistemas secos dominados por pastos (Sims y Singh, 1978).

El almacén de C orgánico del suelo (COS) en los matorrales áridos y semiáridos fluctúa de 2.1 a 72 Mg C ha⁻¹, mientras que el almacén de C inorgánico del suelo (CIS) varía de 1.95 a 17.9 Mg C ha⁻¹, aunque solo ha sido evaluado en tres regiones (Figura 3). El almacén promedio de COS en matorrales áridos de las regiones Sonorense y Chihuahuense es de 8.8 Mg C ha⁻¹ (2.1-18 Mg C ha⁻¹), en donde los valores más bajos corresponden al matorral sarcocaulé en Baja California Sur y al matorral xerófilo en Cuatro

Ciénegas, Coahuila; en tanto que los valores más altos ocurren en los matorrales xerófilos de Hermosillo y noreste de Chihuahua (Figura 3). En contraste, el almacén promedio de COS en los matorrales de las regiones semiáridas Hidalguense y Tehuacanense fue de 27.6 Mg C ha⁻¹ (11.9-72 Mg C ha⁻¹), indicación de que almacenan tres veces más COS que las regiones áridas. No obstante, la estimación del CIS en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán sugiere también que los suelos semiáridos podrían almacenar dos veces más CIS que las regiones áridas (Cuatro Ciénegas y La Paz, Figura 3) y que en ambas regiones el CIS representaría entre 40 y 54% del C total en el suelo. Los suelos del matorral

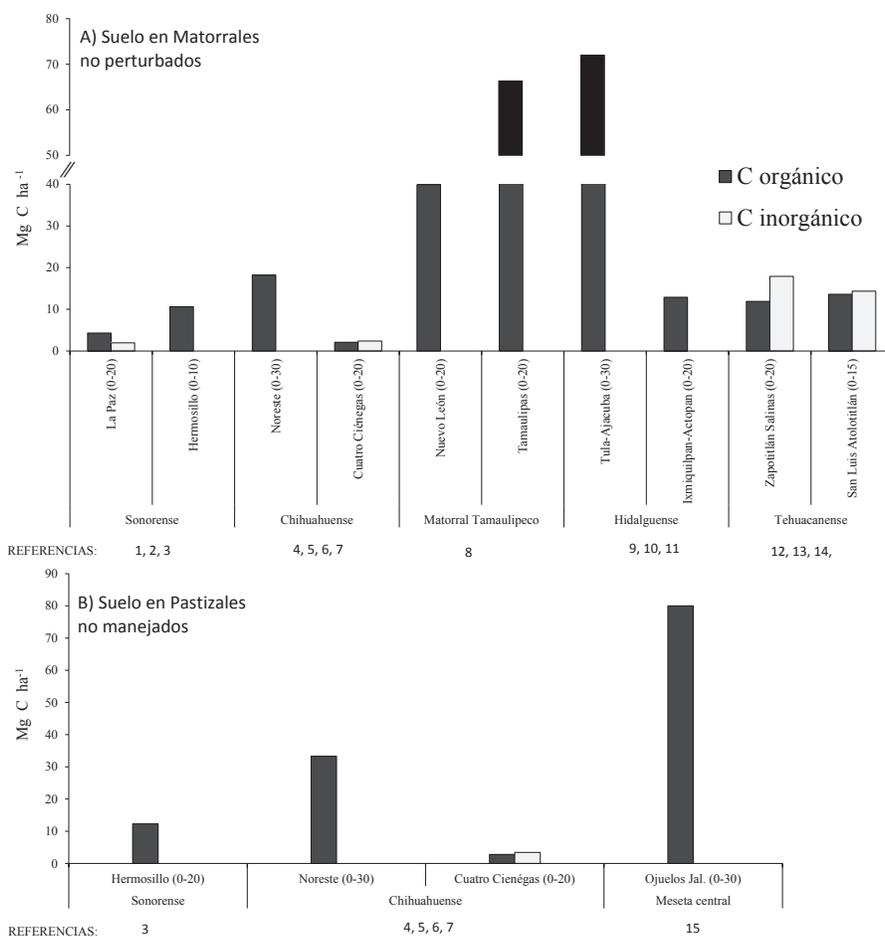


Figura 3. Almacén de carbono (Mg C ha⁻¹) en el suelo de diferentes: A) Matorrales y B) Pastizales de ecosistemas áridos y semiáridos de México. Referencias: 1. Ayala *et al.*, 2015, datos inéditos; 2. Núñez *et al.*, 2001; 3. Morales-Romero *et al.*, 2014; 4. Jurado, 2012; 5. Jurado *et al.*, 2013; 6. Perroni *et al.*, 2014; 7. Tapia-Torres *et al.*, 2015a; 8. Segura-Castruita *et al.*, 2005; 9. Sánchez-González *et al.*, 2012; 10. García-Sánchez *et al.*, 2015, datos inéditos; 11. Montaña *et al.*, 2006; 12. Camargo-Ricalde *et al.*, 2010; 13. Sandoval-Pérez *et al.*, 2016, datos inéditos; 14. Montaña *et al.*, 2015 (datos inéditos). Adelante del nombre de cada región de estudio y entre paréntesis se reporta la profundidad (cm) a la que se midió el C en el suelo.

tamaulipeco (Tamaulipas) y los matorrales xerófilos de Tula-Ajacuba, en la región Hidalguense, representan el mayor almacén de COS (66 - 72 Mg C ha⁻¹). Nívar (2008) estimó hasta 184 Mg C ha⁻¹ en los primeros 50 cm del suelo en el matorral tamaulipeco; sin embargo, este valor está fuera del rango reportado en otros ecosistemas de México (Segura-Castruita *et al.*, 2005). Lo anterior podría deberse a que el almacén de C se estimó a una mayor profundidad del suelo que en las otras regiones, y a que una alta densidad de especies arbustivas como *Acacia berlandieri*, *Prosopis glandulosa* y *Cordiabois sieri* acumulan hasta 0.51 Mg C ha⁻¹ año⁻¹ en estos ecosistemas (Nívar, 2008).

El almacén de C en suelos con pastizales no perturbados varía entre 2.8 y 80 Mg C ha⁻¹, en donde la tendencia sugiere que los suelos de las regiones áridas Sonorense y Chihuahuense contienen menos COS que las regiones semiáridas de la Meseta central, como en Ojuelos, Jalisco (Figura 3). Los reportes en la región árida muestran, a escala local, que las especies vegetales dominantes determinan la cantidad de COS. Por ejemplo, en el noreste de Chihuahua, la cantidad de COS varía según el tipo de pastizal, ya que el suelo del pastizal mediano con presencia de *Aristida* sp., *Bouteloua gracilis* y *B. hirsuta* tuvo 21.3 Mg C ha⁻¹, mientras que el pastizal amacollado dominado por

B. gracilis y *B. hirsuta* contiene 42 Mg C ha⁻¹, y el pastizal halófilo con *Sporobolus airoides*, *Eragrostis obtusiflora* y *Muhlenbergia repens* almacena 14 Mg C ha⁻¹ (Jurado, 2012; Jurado *et al.*, 2013). En contraste, en la región semiárida, los datos para los pastizales de Ojuelos, Jalisco, indican que la variación del C en el suelo oscila entre 3 y 110 Mg ha⁻¹, en función de la cubierta vegetal y el tipo de pastizal. De tal manera, los pastizales sin pastoreo dominados por *Pleuraphis mutica* (= *Hilaria mutica*) y *Sporobolus aeroides* exhibieron mayor contenido de COS (hasta 110 Mg C ha⁻¹; Medina-Roldán *et al.*, 2008). Los datos sugieren que los suelos con pastizal presentan mayor entrada de materia orgánica, principalmente por la biomasa radical (Tapia-Torres *et al.*, 2015a), lo cual favorece la acumulación del C orgánico en el suelo.

El CIS es el almacén menos variable con la estacionalidad de la lluvia, en tanto que el COS es el más dinámico a lo largo del año y se relaciona positivamente con la mineralización del C (Sandoval-Pérez *et al.* (2016) datos inéditos). En la región semiárida Sonorense, Núñez *et al.* (2001) mostraron que el contenido de COS en zonas cerca de arroyos fue similar al de zonas en laderas (1.42 mg g⁻¹ contra 1.63 mg g⁻¹, respectivamente), y que el contenido de COS fue mayor bajo el dosel de las plantas (0.62 mg C g⁻¹) que en las áreas abiertas (0.15 mg C g⁻¹). Estos autores indicaron que, en el suelo colectado en laderas y bajo el dosel de las plantas, la mineralización de C aumentó al adicionar mantillo de plantas anuales, posiblemente por que este tiene una mejor calidad que estimuló la actividad microbiana, pues el mantillo de las plantas anuales tuvo el doble de concentración de fósforo (P) que el de las perennes. En contraste, el mantillo de las plantas perennes favoreció la mineralización de C en el suelo colectado en áreas abiertas, sugiriendo una composición microbiana diferente, o una menor concentración de nitrógeno (N) en el suelo de este hábitat. Asimismo, los valores de mineralización de C que se reportan en el suelo de las regiones áridas Sonorense y Chihuahuense son mayores que los de las regiones semiáridas (Cuadro 2). La mineralización de C también varía entre suelos asociados a diferentes especies; p. ej.: en la región del Bajío, la incorporación de hojarasca al suelo de *P. laevigata* y *A. tortuosa* incrementa en 2.7 y 2.4 veces, respectivamente, la actividad y biomasa microbianas en el suelo bajo la copa de estas leguminosas, en relación con las áreas abiertas y con el suelo agrícola (Reyes-Reyes *et al.*,

2002, 2003). De forma similar, Montañaño *et al.*, 2015 (datos inéditos) reportan que algunas leguminosas, como *M. luisana*, incrementan el C lábil en el suelo bajo su copa y presentan mayores tasas de mineralización de C (70 µg C g⁻¹ d⁻¹) en comparación con otras especies de *Mimosa* spp. (41 µg C g⁻¹ d⁻¹) y con sus áreas abiertas (21 µg C g⁻¹ d⁻¹). En general, estos estudios reportan que la mineralización potencial del C aumenta en la estación seca y que su reducción durante la estación de lluvias está asociada a la activación y crecimiento de grupos microbianos heterotróficos que, desde el inicio de las lluvias y a lo largo de la época húmeda, usan los compuestos lábiles de C y participan en la descomposición de la MOS.

Impacto del Cambio de Uso de Suelo en los Almacenes y Flujos de Carbono

Las investigaciones realizadas en diferentes regiones áridas y semiáridas de México muestran que el cambio de uso de suelo tiene un efecto negativo sobre el almacén de C en los suelos. Considerando como línea base la cantidad de C que los suelos con matorral y pastizal pueden almacenar bajo condiciones de no perturbación (Figura 3), el cambio de uso de suelo de estos tipos de vegetación a matorral perturbado, cultivos agrícolas de temporal, pastizales sobrepastoreados y uso urbano, han reducido el almacén de COS entre 30 y 76% (Figura 4). Los estudios a escalas locales y regionales indican que en la región árida Sonorense de Baja California Sur, la agricultura y la urbanización disminuyeron el almacén de COS en 30 y 94%, respectivamente. Asimismo, en el matorral semiárido tamaulipeco Nívar (2008) reportó que el almacén de COS se reduce en cerca de 50% cuando los matorrales son transformados a agricultura, especialmente en los suelos cultivados durante 15 años continuos. Dicho autor estima también que la acumulación de C en el suelo, después de 15 años de abandono y sin practicar la agricultura fue de 7.7 Mg C ha⁻¹. En la región semiárida Hidalguense Sánchez-González *et al.* (2013), al comparar el almacén de COS entre matorral xerófilo y maíz de temporal en los primeros 30 cm del suelo (crono-secuencia de 3 a 100 años), indicaron que el suelo del matorral almacenó 72 Mg C ha⁻¹ y que en el suelo con cultivo de maíz de temporal este valor se redujo a 43 Mg C ha⁻¹. Este mismo estudio indicó que las parcelas de maíz bajo riego con agua residual comienzan a recuperar sus almacenes de COS

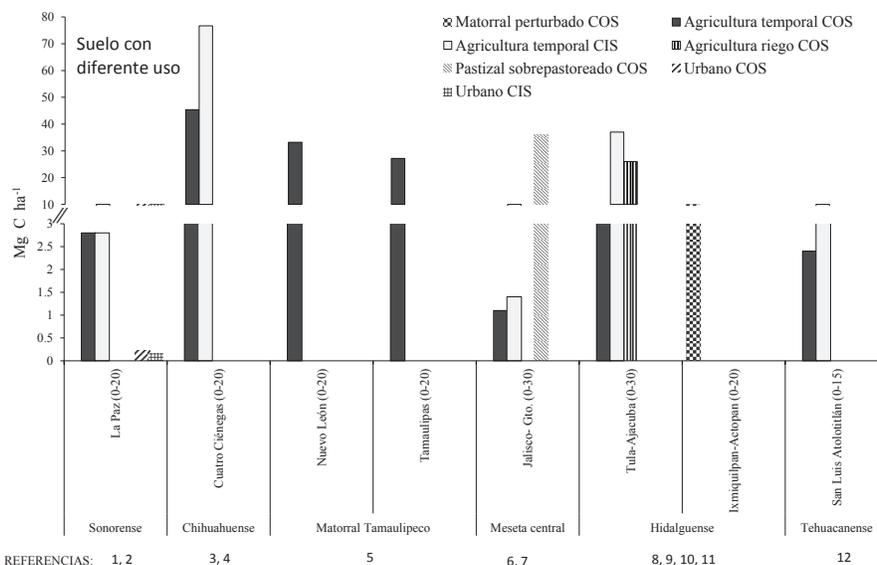


Figura 4. Almacén de carbono (Mg C ha^{-1}) en el suelo, bajo diferentes cambios de usos de la tierra en ecosistemas áridos y semiáridos de México. Referencias: 1. Ayala *et al.*, 2015, datos inéditos; 2. Morales-Romero *et al.*, 2014; 3. Martínez-Piedragil, 2013³; 4. Becerra, 2014⁴; 5. Segura-Castruita *et al.*, 2005; 6. Reyes-Reyes *et al.*, 2003; 7. Medina-Roldán *et al.*, 2008; 8. Friedel *et al.*, 2001; 9. Sánchez-González *et al.*, 2012; 10. García-Sánchez *et al.*, 2015, datos inéditos; 11. Montaña *et al.*, 2006; 12. Montaña *et al.*, 2015 (datos inéditos). Adelante del nombre de cada región de estudio y entre paréntesis se reporta la profundidad (cm) a la que se midió el C en el suelo.

al nivel de los matorrales después de 30 años y que, hasta los 50 años, el almacén de COS en el suelo logra estabilizarse. En la región semiárida Hidalguense Montaña *et al.* (2006) documentaron, también, que la perturbación de la vegetación arbustiva ocurrida a lo largo de una década (1990-2000) redujo el almacén de COS de 12.9 a 9.4 Mg C ha^{-1} en los primeros 20 cm de profundidad, debido a la pérdida de 31% de la diversidad de especies y de 66% de las especies originales con respecto a los matorrales conservados. De manera similar Montaña *et al.*, 2015 (datos inéditos) mostraron que la transformación del bosque de Chichipera (dominado por *Polaskia chichipe*, *cactaceae*) a agricultura de maíz-frijol disminuye en 76% el COS en la región semiárida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y que el CIS se redujo de 14.3 a 5.6 Mg C ha^{-1} , mientras que el sistema agroforestal Milpa-Chichipera practicado en la región logra mantener el almacén de COS en valores cercanos a la vegetación conservada (9.4 Mg C ha^{-1}).

Las evaluaciones de la dinámica del C también revelan la función de algunas especies vegetales en amortiguar el impacto del cambio de uso de suelo en el almacenamiento del C en el mismo. Por ejemplo en

la Meseta central, en Dolores Hidalgo, Guanajuato, el suelo bajo la copa del mezquite (*Prosopis laevigata*) y Huizache (*Acacia tortuosa*) acumula más MOS y COS en comparación con las áreas abiertas y los suelos agrícolas (Frías-Hernández *et al.*, 1999, Reyes-Reyes *et al.*, 2003). Asimismo, en los matorrales perturbados de la región semiárida Hidalguense, *P. laevigata* favoreció el almacén de COS en relación con las áreas abiertas (6.8 Mg C ha^{-1} bajo la especie contra 2.7 Mg C ha^{-1} en áreas abiertas), evidenciando la capacidad de esta especie en mantener la cantidad de C en el suelo (Montaña *et al.*, 2006). En esta misma región el suelo asociado a *P. laevigata*, *Opuntia streptacantha* y *Mimosa biuncifera* tiene más COS (5.19 a 6.16 Mg C ha^{-1}), pero la perturbación promueve también la presencia de otras especies como *Mimosa biuncifera*, *Cylindropuntia imbricata*, *Flourenzia resinosa* y *Agave striata*, que aportan diferente cantidad y calidad de hojarasca al suelo, donde los valores de COS están entre 5.9 a 6.5 Mg C ha^{-1} , los cuales son similares a los del suelo con matorrales conservados (García-Sánchez *et al.*, 2012). En la región semiárida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, las especies de *Mimosa* spp. también incrementan el COS en relación con las áreas

³ Martínez Piedragil, C. 2013. Dinámica de nutrientes en parcelas agrícolas abandonadas en el Valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. UNAM. México, D. F.

⁴ Becerra, N. 2014. Dinámica de C, N y P y composición de la comunidad bacteriana del suelo de un gradiente de manejo agrícola en el Valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila. Tesis de Licenciatura en Ciencias Ambientales. ENES-Morelia, UNAM.

abiertas (AA) sin cobertura vegetal (Camargo-Ricalde *et al.*, 2010). Por ejemplo, *M. lacerata* es la especie con el mayor contenido de COS en el suelo bajo su influencia (5.4 Mg C ha⁻¹ contra AA= 3.7 MgC ha⁻¹) en comparación con *M. texana* var. *filipes* (4.9 Mg C ha⁻¹ contra AA= 1.4 Mg C ha⁻¹), *M. luisana* (4.4 Mg C ha⁻¹ contra AA= 2.9 Mg C ha⁻¹) y *M. polyantha* (3 Mg C ha⁻¹ contra AA= 1.9 Mg C ha⁻¹).

Existen también algunas evidencias que muestran que la transformación del matorral a cultivo puede no afectar el contenido de COS, o bien incrementarlo. Este es el caso de la conversión del matorral espinoso a pasturas de buffel (*Pennisetum ciliare*), que no modificó el contenido de COS en la región Sonorense (Morales-Romero *et al.*, 2014); de la producción de alfalfa en Cuatro Ciénegas, en la región árida Chihuahuense, en donde el incremento del COS fue asociado a la fertilización de las parcelas (Becerra, 2014)⁴, y del cultivo maíz con riego de agua residual en el Valle del Mezquital, en la región Hidalguense (Friedel *et al.*, 2000), lo cual promueve la producción vegetal y, por tanto, una mayor incorporación de C orgánico al suelo. No obstante, la conversión a buffel sí afectó la mineralización del C y el C microbiano del suelo. El C microbiano aumentó de 633 µg C g⁻¹ en el matorral a 1120 µg C g⁻¹ en la pastura; mientras que la mineralización de C se redujo de 2.5 mg Cg⁻¹ d⁻¹ en el matorral a 13 mg C g⁻¹ d⁻¹ en la pastura. En contraste, Medina-Roldán *et al.* (2008) reportaron mayor contenido de C en el suelo de pastizales con pastoreo moderado que con sobrepastoreo en Ojuelos, Jalisco, indicando que el pastoreo redujo de 15 a 20% el C total en pastizales con cobertura vegetal entre 5 y 10% respecto a valores de cobertura (35 a 40%) propios de estos ecosistemas. Este estudio también reporta que las mayores tasas de captura de C ocurren en pastizales en buena condición y las menores en pastizales sobrepastoreados (9 contra 3 µmol m⁻² s⁻¹).

Islas de Fertilidad y de Recursos en la Dinámica del C a Escala de la Comunidad

La distribución en parches de la cobertura vegetal es una de las características de los ecosistemas áridos o semiáridos. Los parches de vegetación pueden variar en su forma, tamaño y composición de especies, y pueden nombrarse como “mosaicos de vegetación” o “asociaciones vegetales” cuando se refieren a grandes extensiones (≥100 m²); o bien, islas de fertilidad o

islas de recursos cuando están conformados por una o pocas especies en áreas no mayores a 15 m² (Greig-Smith, 1979). La característica principal de las “islas” es la existencia de altas concentraciones de C y N, y elevadas proporciones de microorganismos en el suelo bajo su influencia, en contraste con las áreas abiertas sin vegetación (García-Moya y McKell, 1970; Reynolds *et al.*, 1999; Carrillo-García *et al.*, 2000a; Camargo-Ricalde *et al.*, 2010). Las islas contribuyen a: i) captar partículas suspendidas mediante la reducción de la velocidad del viento al chocar con la vegetación (Núñez *et al.*, 2001); ii) aumentar la concentración de C y N (García-Moya y McKell, 1970; Schlesinger *et al.*, 1996; Reynolds *et al.*, 1997; 1999); iii) incrementar la disponibilidad de otros nutrimentos y agua (Burke *et al.*, 1998; García-Sánchez *et al.*, 2012); iv) acumular a largo plazo el N al promover la actividad microbiana a través del aporte de C lábil (Perroni *et al.*, 2010); v) incrementar la riqueza vegetal (Perroni *et al.*, 2006); vi) favorecer la productividad (Reynolds *et al.*, 1997); vii) crear hábitats (Carrillo-García *et al.*, 2000b; Valderrain-Algara *et al.*, 2010; García-Sánchez *et al.*, 2012); y viii) promover interacciones bióticas (Camargo-Ricalde y Dhillion, 2003; Perroni *et al.*, 2006).

Existen varias evidencias sobre el efecto diferencial de la(s) especie(s) que conforman las islas de fertilidad o de recursos (Cuadro 3) en la acumulación del C en el suelo de regiones áridas y semiáridas de México. Las mayores contribuciones al COS fueron registradas en las regiones semiáridas con mayor precipitación (Valle del Mezquital, Hidalgo y Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca; Figura 5). Es posible que los mecanismos de acumulación del COS en las islas estén relacionados con las comunidades microbianas heterótrofas activas, cuyas poblaciones se incrementan con el humedecimiento del suelo. Por otro lado, el suelo del Valle del Mezquital, con 550 mm de precipitación anual, presenta las mayores tasas de mineralización neta potencial de C (0.14-0.26 mg C g⁻¹ día⁻¹) (Cuadro 3) y la menor tasa de residencia de COS (37.14 días) (Figura 5). En contraste Mapimí, una de las regiones más áridas y con menos precipitación (Cuadro 3, Figura 5) presenta la menor tasa de mineralización neta potencial, pero la mayor tasa de residencia de COS (1147 días). Así, aunque se desconoce la tasa de mineralización de C para la región más seca (La Paz, Baja California Sur), la tendencia podría ser también hacia los valores más bajos. En este

Cuadro 3. Valores promedio de materia orgánica, carbono orgánico e inorgánico, nitrógeno y fósforo total, así como tasas netas potenciales de mineralización de C y N en el suelo de islas de fertilidad o de recursos (IF o IR) formadas por distintas especies, en contraste con las áreas abiertas de ecosistemas áridos y semiáridos de México.

IF o IR/área abierta	Concentraciones en el suelo					Flujos		Referencias
	MOS	COS	CIS	N total	P total	C y N en biomasa microbiana	TNPMC	
	----- mg g ⁻¹ -----					----- mg g ⁻¹ día ⁻¹ -----		
<i>Caesalpinia placida</i> ; <i>Fouquieria diguetii</i> ; <i>Jatropha cuneata</i> ; <i>Larrea divaricata</i> [†]	7.3/3.3		0.083/0.082	0.6/0.4				Valderrain-Algara <i>et al.</i> (2010)
<i>Prosopis articulata</i> [‡]				0.07/0.02				Bashan <i>et al.</i> (2000)
<i>P. articulata</i> [‡]				0.34/0.24				Carrillo-García <i>et al.</i> (2000a)
<i>Olneya tesota</i> [‡]				0.30/0.25				Carrillo-García <i>et al.</i> (2000b)
<i>Cercidium microphyllum</i> , <i>Olneya tesota</i> , <i>Encelia farinosa</i> , <i>Jatropha cardiophylla</i> [§]		8.64/4.6					0.01/0.007	Núñez <i>et al.</i> (2001)
<i>Prosopis glandulosa</i> [¶]				1.40/0.53				Franco-Pizaña <i>et al.</i> (1996)
<i>Artemisa tridentata</i> [¶]				0.58/0.52				Forseth <i>et al.</i> (2001)
<i>P. glandulosa vartorreyana</i> ; <i>Pleuraphis mutica</i> [#]		10.9/5.4	147.3/ND	0.58/ND			0.0095/0.050	Perroni <i>et al.</i> (2014)
<i>Prosopis laevigata</i> ^{††}	62/37	18-Aug		2.7/1.4				Montaño <i>et al.</i> (2006)
<i>P. laevigata</i> en Bingu ^{††}	94.0/65	55.0/40		0.31/0.22			0.14/0.10	García-Sánchez <i>et al.</i> (2012)
<i>Mimosa buicifera</i> ^{††}	85.0/70	50.0/41		0.40/0.31			0.17/0.16	García-Sánchez <i>et al.</i> (2012)
<i>P. laevigata</i> en Rincón ^{††}	65.0/49	65.0/50		0.48/0.30			0.25/0.17	García-Sánchez <i>et al.</i> (2012)
<i>M. buicifera</i> en Rincón ^{††}	29.0/20	18.0/25		0.05/0.10			0.26/0.21	García-Sánchez <i>et al.</i> (2012)

[†] Estación Biológica CIBNOR, Baja California Sur; [‡] Desierto Sonorense; [§] Hermosillo, Sonora; [¶] Desierto Chihuahuense; [#] Mapimí, Durango; ^{††} Valle del Mezquital, Hidalgo; ^{‡‡} Dolores Hidalgo, Guanajuato; ^{§§} Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca; ^{¶¶} Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. MOS = materia orgánica del suelo, COS = carbono orgánico del suelo, CIS = carbono inorgánico del suelo, TNPMC = tasa neta potencial de mineralización de carbono, TNPMN = tasa neta potencial de mineralización de nitrógeno.

Cuadro 3 (continuación). Valores promedio de materia orgánica, carbono orgánico e inorgánico, nitrógeno y fósforo total, así como tasas netas potenciales de mineralización de C y N en el suelo de islas de fertilidad o de recursos (IF o IR) formadas por distintas especies, en contraste con las áreas abiertas de ecosistemas áridos y semiáridos de México.

IF o IR/área abierta	Concentraciones en el suelo					Flujos			Referencias
	MOS	COS	CIS	N total	P total	C y N en biomasa microbiana	TNPMC	TNPMN	
	----- mg g ⁻¹ -----					----- mg g ⁻¹ día ⁻¹ -----			
<i>P. laevigata</i> **		21.4/6.5	0.86/0.47						Frías-Hernández <i>et al.</i> (1999); Reyes-Reyes <i>et al.</i> (2002, 2003)
<i>Acacia tortuosa</i> **		32.4/6.5	1.18/0.47						
<i>Mimosa lacerata</i> **§	82.0/50	48.0/28		0.35/0.18					Camargo-Ricalde <i>et al.</i> (2010)
<i>M. luisana</i> **§	49.0/30	29.0/18		0.28/0.21					Camargo-Ricalde <i>et al.</i> (2010)
<i>M. polyantha</i> **§	25.0/9	11.0/4		0.22/0.14					Camargo-Ricalde <i>et al.</i> (2010)
<i>M. texana</i> var. filipes**§	62.0/31	43.0/22		0.32/0.20					Camargo-Ricalde <i>et al.</i> (2010)
<i>P. laevigata</i> **¶		29.7/15.3		2.9/1.2	0.29/0.25	C 1.13/0.32, N 0.08/0.03	0.045/0.013	0.005/0.001	Perroni <i>et al.</i> (2006; 2010)
<i>Parkinsonia praecox</i> (antes <i>Cercidium praecox</i>)**¶		22.1/15.3		1.9/1.2	0.32/0.25	C 0.88/0.32, N 0.05/0.03	0.037/0.013	0.003/0.001	Perroni <i>et al.</i> (2006; 2010)
<i>P. praecox</i> en Mezquitera**¶		29.9/20.6	7.5/9.1	2.8/2.2	0.44/0.41				García-Chávez <i>et al.</i> (2014)
<i>P. praecox</i> en Sotolinera**¶		24./13.3	35.4/35	2.4/1.6	0.37/0.25				García-Chávez <i>et al.</i> (2014)
<i>P. praecox</i> en Tetechera**¶		29.3/15.9	34.6/28	2.8/1.9	0.25/0.36				García-Chávez <i>et al.</i> (2014)
<i>P. laevigata</i> en terrazas degradadas**¶	30.0/15								Ruiz <i>et al.</i> (2008)
<i>P. laevigata</i> en terrazas conservadas**¶	50.0/35								Ruiz <i>et al.</i> (2008)
<i>Pachycereus hollianus</i> en terrazas degradadas**¶	18.0/15								Ruiz <i>et al.</i> (2008)

† Estación Biológica CIBNOR, Baja California Sur; ‡ Desierto Sonorense; § Hermosillo, Sonora; ¶ Desierto Chihuahuense; # Mapimí, Durango; ** Valle del Mezquital, Hidalgo; ** Dolores Hidalgo, Guanajuato; ** Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca; ** Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. MOS = materia orgánica del suelo, COS = carbono orgánico del suelo, CIS = carbono inorgánico del suelo, TNPMC = tasa neta potencial de mineralización de carbono, TNPMN = tasa neta potencial de mineralización de nitrógeno.

sentido Valderrain-Algara *et al.* (2010) observaron en el matorral sarcocaula de Baja California Sur, que la vegetación podría estar acumulando materia orgánica en el suelo a través de la producción de hojarasca, conservando el COS mediante la actividad de la fauna, desechos orgánicos, alimentos y heces, en comparación con las áreas abiertas y el suelo desnudo; además de promover la eliminación y transporte de nutrientes de las áreas abiertas por erosión y su posterior deposición hacia las islas. Lo anterior apoya la hipótesis de que las “islas” son esenciales en la regulación del ciclo de C en estos ecosistemas, por lo que un aumento neto en la superficie de influencia de las islas de fertilidad y de recursos con todas sus interacciones bióticas asociadas, podría representar un sumidero importante de CO₂ y un “hotspot” de conservación del COS. El conocimiento sobre los mecanismos de conservación y transformación del C en islas de fertilidad o de recursos podría ayudar a comprender su papel en la regulación del ciclo global del carbono.

El Papel de las Biocostras en los Almacenes y Flujos del C

Las biocostras o costras biológicas del suelo son comunidades bióticas formadas por la íntima asociación entre partículas de suelo, cianobacterias, algas, hongos, líquenes, hepáticas y briófitas. Las biocostras están ampliamente distribuidas en las zonas áridas y semiáridas, conformando un manto que cubre hasta 70% de la superficie del suelo, tanto en áreas sin vegetación como en islas de vegetación (Belnap y Lange, 2001). Castillo-Monroy y Maestre (2011) mencionan que a nivel mundial las biocostras ejercen un papel clave en el ciclo del C en los ecosistemas áridos y semiáridos, ya que fijan CO₂ atmosférico y liberan cerca de 50% al suelo por lixiviación y descomposición, aumentando hasta tres veces el COS respecto al suelo sin biocostras. Tanto en el matorral sarcocaula como en áreas erosionadas de Baja California Sur, el suelo con biocostras tuvo mayor contenido de

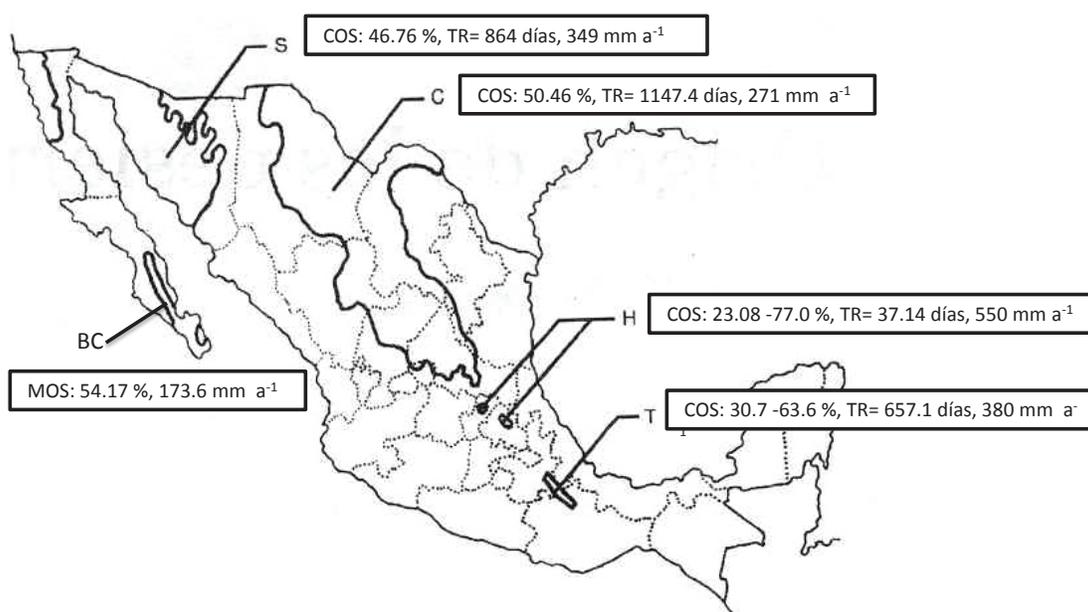


Figura 5. Contribución de islas de fertilidad/recursos al carbono orgánico del suelo (COS) y a la materia orgánica del suelo (MOS) en diferentes ecosistemas áridos y semiáridos de México. BC = Baja California Sur (región árida Sonorense); S = Región árida Sonorense (Sonora); C = Región árida Chihuahuense (Cuatro Ciénegas); H = Región semiárida Hidalguense (Meseta Central y Valle del Mezquital) y T = Región semiárida Tehuacanense (Valle de Tehuacán-Cuicatlán). Mapa adaptado de Briones (1994) y datos para BC (Valderrain-Algara *et al.*, 2010); S (Núñez *et al.*, 2001); C (Perroni *et al.*, 2014); H (Reyes-Reyes *et al.*, 2003; Montaña *et al.*, 2006); T (Perroni *et al.*, 2010; Camargo-Ricalde *et al.*, 2010). El tiempo de residencia (TR) fue calculado de acuerdo con Schelesinger *et al.* (1996) como la división del almacén entre el flujo de C, que en este caso fue la tasa neta potencial de mineralización de C en el suelo de la isla. El porcentaje de COS se calculó como: [(valor asociado a la isla – valor en el área abierta) × 100] / valor asociado a la isla (Véase Cuadro 3).

C ($1.59 \text{ Mg C ha}^{-1}$ en el suelo con biocostras contra $0.66 \text{ Mg C ha}^{-1}$ sin biocostras) y sustancias húmicas de menor complejidad química, las cuales están asociadas a más cantidad de arcillas retenidas en las biocostras y conforman complejos recalcitrantes que son parte importante del C almacenado en el suelo (Maya *et al.*, datos inéditos). En la región semiárida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, las biocostras disminuyen la variación espacial y estacional de los almacenes de C total (2.2 Mg C ha^{-1}) y C inorgánico (1.4 Mg C ha^{-1}), al no diferir de los suelos sin biocostras (C total = 1.9 Mg C ha^{-1} y C inorgánico = 1.2 Mg C ha^{-1}). En contraste, la variabilidad del COS fue mayor, ya que las biocostras lo incrementaron en la estación seca a valores promedio de $0.92 \text{ Mg C ha}^{-1}$ bajo las biocostras, en comparación con valores de $0.67 \text{ Mg C ha}^{-1}$ en el suelo sin biocostras (Sandoval-Pérez *et al.* (2016) datos inéditos).

Las biocostras favorecen los flujos de C de forma directa e indirecta. Por ejemplo, en la región árida de La Paz, Baja California Sur, el suelo con biocostras parece estimular directamente el flujo de C por respiración en comparación con el suelo sin biocostras, durante la estación de lluvias (Cuadro 2). En la misma región, las biocostras pueden influenciar indirectamente el flujo de C a través de la descomposición, al favorecer la abundancia de microartrópodos que degradan la hojarasca (micro-fitófagos y saprófitos), lo cual ayuda a explicar el mayor contenido de C registrado en el suelo con biocostras (Villarreal-Rosas *et al.*, 2014). En este mismo sentido, en la región semiárida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, las biocostras favorecen la retención del mantillo a través de su estructura rugosa, al atrapar materiales orgánicos desplazados por erosión. Así, las biocostras registran 105.7 g m^{-2} de mantillo sobre su superficie durante la estación seca y 125.2 g m^{-2} en la estación lluviosa (Sandoval-Pérez *et al.* (2016) datos inéditos).

El mantillo acumulado sobre las biocostras puede favorecer la entrada de C al suelo, aumentar la mineralización del C (Cuadro 2) y ser fuente de alimento para la fauna edáfica, por lo que las biocostras y el suelo por debajo de ellas son más ricos y diversos en microartrópodos, lo cual aumenta la descomposición del mantillo ($k = -0.00093$), en comparación con el suelo sin biocostras ($k = -0.00066$) (Miguel, 2013)².

Relación entre el C y la Transformación Microbiana y Disponibilidad de otros Nutrientes

El C, N y P son elementos esenciales y su adquisición es fundamental para todos los seres vivos, y en el suelo, el suministro de C orgánico a los microorganismos puede regular la disponibilidad de otros nutrientes, pues representa la principal fuente de energía para la actividad microbiana. No obstante, los mecanismos que los organismos utilizan para obtener tanto el C como el N y P son distintos y, por tanto, la adquisición de estos elementos depende del balance C:N:P, que varía entre organismos (Sinsabaugh *et al.*, 2009). La relación C:nutrientes puede reflejar la disponibilidad de los nutrientes y la demanda energética y nutricional de los organismos. Por ejemplo, una adecuada disponibilidad de C orgánico favorece la actividad de los microorganismos heterótrofos y regula su capacidad de mineralizar el N o el P; así, cuando la disponibilidad del P es muy baja, el cociente C:P de la biomasa microbiana tiende a ser alto y se ha observado que existen microorganismos eficientes en inmovilizar P o N cuando alguno de estos es limitante, siempre y cuando exista C en formas lábiles, por lo cual el cociente C:P o C:N en la biomasa microbiana disminuye al incrementarse la inmovilización del P o N; en consecuencia, una mayor disponibilidad de C en el suelo favorece la protección de estos nutrientes en la biomasa microbiana.

En la región semiárida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Perroni *et al.* (2010) reportaron que el C orgánico, al promover la actividad microbiana heterotrófica favorece la retención del N en el suelo asociado a *P. laevigata*. Asimismo, las altas tasas de mineralización de C y N en el suelo bajo la copa de *M. luisana*, *M. polyantha* y *M. taxana* var. *filipes* están correlacionadas positivamente tanto con mayores concentraciones de C orgánico lábil, como con una mayor biomasa microbiana en el suelo asociado a estas taxa (Montaño *et al.* (2015) datos inéditos). De tal manera, el suelo asociado a estas leguminosas representa un “hotspot” biogeoquímico con alta actividad microbiana, mejores condiciones micro-ambientales y una reserva de C lábil para los microorganismos. En esta misma región se ha registrado también que las biocostras del suelo actúan como “mantos de fertilidad” al mejorar las condiciones

micro-ambientales e incrementar la concentración de C orgánico y C lábil en el suelo, en particular en la estación seca, lo que favorece la biomasa microbiana y mineralización de C y N en el suelo bajo la influencia de las biocostras (Sandoval-Pérez *et al.* (2016) datos inéditos). Al respecto se ha sugerido que más C lábil y un bajo cociente C:N promueven la formación de NH_4^+ y también la inmovilización del N en la biomasa microbiana, pero que en la estación lluviosa, cuando hay menos C lábil, los microorganismos quimiolitotróficos se activan, favoreciendo la nitrificación (Sandoval-Pérez *et al.* (2016) datos inéditos). De esta forma, cuando el agua no es limitante y hay poco C lábil en el suelo, los microorganismos usan al N como fuente de energía para su actividad, por lo que el mantenimiento de la disponibilidad de nutrientes en el suelo bajo las biocostras depende de la relación N:C lábil en estos ecosistemas.

Por otro lado, en el suelo de matorrales xerófilos y pastizales halófilos en el Valle de Cuatro Ciénegas, en la región árida Chihuahuense, se reportó una correlación entre la biomasa radical, el C que se incorpora al suelo, los nutrientes y la composición de la comunidad de bacterias del suelo. Los estudios al respecto revelan que el pastizal, al almacenar más C en formas lábiles, promueve la conservación del N mediante un ciclo cerrado, donde domina la mineralización e inmovilización del N, mientras que el matorral, con menos disponibilidad de C lábil, presentó un ciclo abierto más vulnerable a flujos de pérdida del N, que ocurren a través de la nitrificación (Tapia-Torres *et al.*, 2015a). Los estudios basados en el análisis de la actividad de enzimas involucradas en la transformación del C, N y P, así como en sus formas disponibles en el suelo y en la biomasa microbiana (Tapia-Torres *et al.*, 2015b) muestran que los suelos de esta región árida presentan los valores más bajos de actividad enzimática, pero la relación estequiométrica C:N:P cercana a 1 coincide con la reportada en diferentes ecosistemas a nivel mundial. Los patrones enzimáticos registrados en Cuatro Ciénegas sugieren que la comunidad microbiana del suelo puede estar co-limitada por la cantidad y disponibilidad de C (energía) y N (o P), ya que dedica más energía a adquirir el nutriente limitante que a incrementar su biomasa, lo cual está regulado por la disponibilidad del C en el suelo.

CONCLUSIONES

- La información disponible respecto a la dinámica del C en ecosistemas áridos y semiáridos de México muestra que la productividad del ecosistema (p. ej.: ganancia o pérdida anual) y la respiración del suelo están determinadas por la importancia relativa de los periodos de humedad, en donde el flujo respiratorio o el asimilatorio domina y dependen de la variabilidad de la precipitación. No obstante, es necesario intensificar en tiempo y espacio las mediciones de los flujos verticales del C, distinguir entre la respiración heterótrofa y la respiración autótrofa en el suelo e integrar los flujos verticales con los horizontales a escala del paisaje. Asimismo, la producción de hojarasca en estos ecosistemas es controlada por la variabilidad de la lluvia, en tanto que su descomposición depende de variables bióticas y abióticas, ya que ante la limitación de agua para la actividad microbiana, este flujo se compensa por la acción de la radiación solar y la temperatura.
- En matorrales y pastizales, la fitomasa es un almacén importante de C, pero el suelo es un almacén de C que representa entre 45% y 90% del C total para estos tipos de vegetación, respectivamente. Las regiones semiáridas parecen tener los mayores almacenes de C, tanto en la vegetación como en el suelo, con una alta contribución de las islas de fertilidad y de recursos, en comparación con las áridas. Sin embargo, el cambio de uso de suelo en la mayoría de los casos disminuye a la mitad el C orgánico almacenado en el mismo. Ante esto, las especies vegetales que forman islas de fertilidad/recursos son cruciales para amortiguar el impacto del cambio de uso de suelo sobre el almacenamiento del C. La producción de hojarasca es cinco veces menor que la reportada en ecosistemas húmedos, donde la mayor parte del C está en la biomasa vegetal, lo cual sugiere que los suelos son el principal almacén de C en los ecosistemas áridos y semiáridos de México.
- De manera adicional, las biocostras como componentes de estos ecosistemas también podrían tener una contribución importante como controladores edáficos de la acumulación del COS, ya que su rápida respuesta a la estacionalidad de la lluvia determina la disponibilidad del C y los procesos microbianos que regulan la disponibilidad del N en el suelo. Además, al ser hábitat de fauna edáfica y microorganismos,

las biocostras potencian los flujos del C y la transformación de los nutrientes en el suelo a través de la respiración, la descomposición del mantillo y la mineralización de la materia orgánica. Es necesario señalar que en algunos casos las biocostras forman parte de las islas de fertilidad y de recursos, por lo cual actúan conjuntamente en favorecer el almacenamiento de C en el suelo; sin embargo, aún no ha sido explorada su contribución relativa a los almacenes y flujos de C en estos ecosistemas. Asimismo, el contenido de COS en las regiones áridas y semiáridas es muy pequeño en comparación con otros ecosistemas, pero su dinámica y disponibilidad es esencial para el mantenimiento de las relaciones estequiométricas entre bioelementos que controlan los procesos microbianos encargados de regular la disponibilidad de otros nutrientes esenciales y determinantes para la fertilidad del suelo.

- La información relacionada con los almacenes y los flujos de C en los ecosistemas áridos y semiáridos de México es aún poca y fragmentada. Gran parte de los estudios se limitan a cuantificar el COS sin considerar el CIS, y a evaluar su almacenamiento en los primeros centímetros (0-30) del perfil del suelo. Si bien la mayoría de los suelos en estas regiones son someros y jóvenes, es necesario estandarizar la profundidad de los muestreos para evaluar los almacenes de C. La mayoría de los estudios también se han efectuado durante uno o dos años, y rara vez han incorporado la medición de más de un almacén o flujo. Además, muchos de los estudios se centran en una problemática funcional o ambiental específica y se elaboran en una escala espacial determinada por el tipo de investigación, el investigador y los recursos financieros. Por ejemplo, la mayoría de las mediciones del intercambio neto de C a escala ecosistémica corresponden a matorrales de las regiones áridas del país, y no se han llevado a cabo en las regiones semiáridas, con excepción de los pastizales semiáridos en Ojuelos, Jalisco. En este sentido, la agenda de investigación del ciclo del C en México requiere de un esfuerzo coordinado para realizar estudios en sitios específicos que incorporen la variabilidad espacial y temporal en todas las escalas y contextos ambientales posibles, y que empleen metodologías estandarizadas para poder documentar a largo plazo y de una manera más completa la contribución de los ecosistemas áridos y semiáridos de México al almacenamiento y flujo del C (Vargas *et al.*, 2012). Por último, también es necesario entender mejor cómo la composición de la comunidad microbiana del suelo, en interacción con

el C disponible y la variabilidad del agua, regula los procesos involucrados en la transformación de los nutrientes y de qué manera estos están vinculados a la presencia de genes que permiten sintetizar las enzimas adecuadas para el balance C-nutrientes en el suelo (López-Lozano *et al.*, 2012).

LITERATURA CITADA

- Arriaga, L. and Y. Maya. 2007. Spatial variability in decomposition rates in a desert scrub of Northwestern Mexico. *Plant Ecol.* 189: 213-225.
- Balbontin, C., C. O. Cruz, F. Paz, and J. D. Etchevers. 2009. Soil carbon sequestration in different ecoregions of Mexico. pp. 71-96. *In:* R. Lal and R. F. Follet (eds.). *Soil carbon sequestration and the greenhouse effect*, SSSA Special Publication 57. Madison, WI, USA.
- Baldocchi, D. 2008. Turner review No. 15. Breathing of the terrestrial biosphere: lessons learned from a global network of carbon dioxide flux measurement systems. *Aust. J. Bot.* 56: 1-26.
- Bashan, Y., E. A. Davis, A. Carrillo-García, and R. G. Linderman. 2000. Assessment of VA mycorrhizal inoculums potential in relation to the establishment of cactus seedlings under mesquite nurse trees in the Sonoran Desert. *App. Soil Ecol.* 14: 165-175.
- Becerril-Piña, R., E. González-Sosa, C. A. Mastachi-Loza, C. Díaz-Delgado y N. M. Ramos-Salinas. 2014. Contenido de carbono en un ecosistema semiárido del centro de México. *Ecosist. Rec. Agropec.* 1: 9-18.
- Belnap J. and O. L. Lange. 2001. *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer-Verlag, Berlin.
- Bell, T. W., O. Menzer, E. Troyo Diéguez, and W. C. Oechel. 2012. Carbon dioxide exchange over multiple temporal scales in an arid shrub ecosystem near La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Global Change Biol.* 18: 2570-2582.
- Bell, C. W., D. T. Tissue, M. E. Loik, M. D. Wallestein, V. Acosta-Martínez, R. A. Erickson, and J. C. Zak. 2014. Soil microbial and nutrients responses to 7 years of seasonally altered precipitation in a Chihuahuan Desert grassland. *Global Change Biol.* 20: 1657-1673.
- Briones, O. 1994. Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia* 45: 263-279.
- Burke, I. C., W. K. Lauenroth, M. A. Vinton, P. B. Hook, R. H. Kelly, H. E. Epstein, M. R. Aguiar, M. D. Robles, M. O. Aguilera, K. L. Murphy, and R. A. Gill. 1998. Plant-soil interactions in temperate grasslands. *Biogeochemistry* 42: 121-143.
- Búrquez, A., A. Martínez-Yrizar, and S. Núñez. 1999. Sonoran Desert productivity and the effect of trap size on litterfall estimates in dryland vegetation. *J. Arid Environ.* 43: 459-465.
- Búrquez, A., A. Martínez-Yrizar, S. Núñez, T. Quintero, and A. Aparicio. 2010. Aboveground biomass in three Sonoran Desert communities: Variability within and among sites using replicated plot harvesting. *J. Arid Environ.* 74: 1240-1247.
- Camargo-Ricalde, S. L. and S. S. Dhillion. 2003. Endemic *Mimosa* species can serve as mycorrhizal "resource islands" within semiarid communities of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza* 13: 129-136.

- Camargo-Ricalde, S. L., I. Reyes-Jaramillo, and N. M. Montaña. 2010. Forestry insularity effect of four *Mimosa* L. species (Leguminosae-Mimosoideae) on soil nutrients of a Mexican semiarid ecosystem. *Agron. Syst.* 80: 385-397.
- Campbell, A., L. Miles, I. Lysenko, A. Huges, and H. Gibbs. 2008. Carbon storage in protected areas. Technical report. UNEP World Conservation Monitoring Center.
- Carrillo-García, A., Y. Bashan, and G. J. Bethlenfalvay. 2000a. Resource-island soils and the survival of the giant cactus cardon, of Baja California Sur. *Plant Soil* 218: 207-214.
- Carrillo-García, A., Y. Bashan, E. Díaz, and G. J. Bethlenfalvay. 2000b. Effects of resource island soils, competition, and inoculation with *Azospirillum* on survival and growth of *Pachycereus pringlei*, the giant cactus of the Sonoran Desert. *Rest. Ecol.* 8: 65-73.
- Castillo-Monroy, A. P. y F. Maestre. 2011. La costra biológica del suelo: avances recientes en el conocimiento de su estructura y función ecológica. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 84: 1-21.
- Challenger, A. 1998. Utilización, y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. CONABIO, México, DF.
- Cueva-Rodríguez, A., E. A. Yépez, J. Garatuza-Payán, Ch. J. Watts y J. C. Rodríguez. 2012. Diseño y uso de un sistema portátil para medir la respiración de suelo en ecosistemas. *Terra Latinoamericana* 30: 327-336.
- Delgado-Balbuena, J., J. T. Arredondo, H. W. Loescher, E. Huber-Sannwald, G. Chávez-Aguilar, M. Luna, and R. Barretero-Hernández. 2013. Differences in plant cover and species composition of semiarid grassland communities of central Mexico and its effects on net ecosystem exchange. *Biogeosciences* 10: 4673-4690.
- Fang, X., K. M. Hills, A. J. Simpson, J. K. Whalen, and M. J. Simpson. 2011. The role of biodegradation and photo-oxidation in the transformation of terrigenous organic matter. *Org. Geochem.* 42: 262-274.
- Forseth, I. N., D. A. Wait, and B. B. Casper. 2001. Shading by shrubs in a desert system reduces the physiological and demographic performance of an associated herbaceous perennial. *J. Ecol.* 89: 670-680.
- Franco-Pizaña, J. G., T. E. Fulbrigh, D. T. Gardiner, and A. R. Tipton. 1996. Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. *J. Veget. Sci.* 7: 257-264.
- Frías-Hernández, J. T., L. L. Aguilar, V. P. Olalde, J. A. Balderas, L. G. Gutiérrez, J. J. Alvarado, J. Castro, H. Vargas, A. Albores, and L. Dendooven. 1999. C and N soil characteristics in a semiarid highland of Central Mexico as affected by mesquite trees (*Prosopis laevigata*). *Arid Soil Res. Rehab.* 13: 305-312.
- Friedel, J. K., T. Langer, C. Siebe, and K. Stahr. 2000. Effects of long-term waste water irrigation on soil organic matter, soil microbial biomass and its activities in central Mexico. *Biol. Fert. Soils* 31: 414-421.
- García-Chávez, J. H., C. Montaña, Y. Perroni, V. J. Sosa, and J. B. García-Licona. 2014. The relative importance of solar radiation and soil origin in cactus seedling survivorship at two spatial scales: plant association and microhabitat. *J. Veget. Sci.* 25: 668-680.
- García-Moya, E. and C. M. Mckell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* 51: 81-88.
- García-Oliva, F., G. Hernández, and J. F. Gallardo. 2006. Comparison of ecosystem C pools in three forest in Spain and Latin America. *Ann. For. Sci.* 63: 519-523.
- García-Sánchez, R., S. L. Camargo-Ricalde, E. García-Moya, M. Luna-Cavazos, A. Romero-Manzanares, and N. M. Montaña. 2012. *Prosopis laevigata* and *Mimosa biuncifera* (Leguminosae) jointly influence plant diversity and soil fertility in a Mexican semiarid ecosystem. *Rev. Biol. Trop.* 60: 87-103.
- González-Rodríguez, H., R. G. Ramírez-Lozano, I. Cantú-Silva, M. V. Gómez-Meza, M. Cotera-Correa, A. Carrillo-Parra, and J. J. Marroquín-Castillo. 2013. Producción de hojarasca y retorno de nutrientes vía foliar en un matorral desértico micrófilo en el noreste de México. *Rev. Chapingo Cien. For. Amb.* 19: 249-262.
- González, B., R. Webster, S. Fiedler, E. Loza-Reyes, J. M. Hernández, L. G. Ruiz-Suárez, and C. Siebe. 2015. Emissions of greenhouse gases from cropland irrigated with waste water: a case study in the Mezquital Valley of Mexico. *Atmos. Environ.* 101: 116-124.
- Greig-Smith, P. 1979. Pattern in Vegetation. *J. Ecol.* 67: 755-779.
- Hastings, S. J., W. C. Oechel, and A. Muhlia-Melo. 2005. Diurnal, seasonal and annual variation in the net ecosystem CO₂ exchange of a desert shrub community (Sarcocaulascent) in Baja California, Mexico. *Global Change Biol.* 11: 927-939.
- Jasoni, R. L., S. D. Smith, and J. A. Arnone. 2005. Net ecosystem CO₂ exchange in Mojave Desert shrub-lands during the eighth year of exposure to elevated CO₂. *Global Change Biol.* 11: 749-756.
- Jobbagy, E. G. and R. B. Jackson. 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecol. Appl.* 10: 4234-36.
- Jurado, P. 2012. Almacén de carbono en ecosistemas de pastizales y matorrales de Chihuahua. pp. 266-272. *In:* M. López-Carrasco y R. M. Vega (eds.) Congreso de Cambio Climático del estado de Chihuahua. Centro de Investigación en Materiales Avanzados S.C., México.
- Jurado, P., R. A. Saucedo, C. R. Morales y M. Martínez. 2013. Almacén y captura de carbono en pastizales y matorrales de Chihuahua, México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias. México D. F.
- Leon, E., R. Vargas, S. Bullock, E. López, A. R. Panoso, and N. La Scala Jr. 2014. Hot spots, hot moments, and spatio-temporal control on soil CO₂ efflux in a water-limited ecosystem. *Soil Biol. Biochem.* 77: 12-21.
- López-Lozano, N. E., L. E. Eguiarte, G. Bonilla-Rosso, F. García-Oliva, C. Martínez-Piedragil, C. Rooks, and V. Souza. 2012. Bacteria communities and nitrogen cycle in the gypsum soil in Cuatro Ciénegas Basin, Coahuila: A Mars analogue. *Astrobiology* 12: 699-709.
- Martínez-Yrizar, A., S. Núñez, H. Miranda, and A. Búrquez. 1999. Temporal and spatial variation of litter production in Sonoran desert communities. *Plant Ecol.* 145: 37-48.
- Martínez-Yrizar, A., S. Núñez, and A. Búrquez. 2007. Leaf litter decomposition in a southern Sonoran Desert ecosystem, northwestern Mexico: Effects of habitat and litter quality. *Acta Oecol.* 32: 291-300.
- Maya, Y. and L. Arriaga. 1996. Litterfall and phenological patterns of the dominant over storey species of a desert scrub community in northwestern Mexico. *J. Arid Environ.* 34: 23-35.

- Medina-Roldán, E., J. T. Arredondo, E. Huber-Sannwald, L. Chapa-Vargas, and V. Olalde-Portugal. 2008. Grazing effects on fungal root symbionts and carbon and nitrogen storage in a shortgrass steppe in central Mexico. *J. Arid Environ.* 72: 546-556.
- Meentemeyer, V., E. O. Box, and R. Thompson. 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *Bioscience* 32: 125-128.
- Montaña, C., E. Ezcurra, A. Carrillo, and J. P. Delhoume. 1988. The decomposition of litter in grasslands of northern Mexico: a comparison between arid and non-arid environments. *J. Arid Environ.* 14: 55-60.
- Montaño, N. M., R. García-Sánchez, G. Ochoa, and A. Monroy. 2006. Relationship between shrub vegetation, mesquite and soil of a semiarid ecosystem in Mexico *Terra Latinoamericana* 24: 193-205.
- Montaño, N. M. y J. M. Sánchez-Yañez. 2014. Nitrificación en suelos tropicales, asunto de competencia microbiana: Un modelo basado en la teoría de Lotka-Volterra. *Ecosistemas* 23: 98-104.
- Morales-Romero, D., J. Campo, H. Godínez-Alvarez, and F. Molina-Freaner. 2014. Soil carbon nitrogen and phosphorus changes from conversion of thornscrub to buffel grass pasture in northwestern Mexico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 199: 231-237.
- Návar, J. J., E. Méndez, and V. Dale. 2002. Estimating stand biomass in the Tamaulipan thorn scrub of northeastern Mexico. *Ann. For. Sci.* 59: 813-821.
- Návar, J. J., E. Méndez, A. Nájera, J. Graciano, A. Dale, and B. Parresol. 2004. Biomass equations for shrub species of Tamaulipan thorn scrub of North-eastern Mexico. *J. Arid Environ.* 59: 657-674.
- Návar, J. J. 2008. Carbon fluxes resulting from land-use changes in the Tamaulipan thorn scrub of northeastern Mexico. *Carbon Balan. Manag.* 3:1-11.
- Núñez, S., A. Martínez-Yrizar, A. Búrquez, and F. Oliva-García. 2001. Carbon mineralization in the southern Sonora Desert. *Acta Oecol.* 22: 269-276.
- Pavón, N. P. and O. Briones. 2000. Root distribution, standing crop biomass and belowground productivity in a semi-desert in Mexico. *Plant Ecol.* 146:131-136.
- Pavón, N. P., O. Briones, and J. Flores-Rivas. 2005. Litterfall production and nitrogen content in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *J. Arid Environ.* 60:1-13.
- Pavón, N. 2007. Fine root biomass and production in a semiarid Mexican shrubland. *Southw. Nat.* 52: 116-167.
- Pointing, S. B. and J. Belnap. 2012. Microbial colonization and controls in dryland systems. *Nat. Rev. Microbiol.* 10: 551-563.
- Perroni, Y., C. Montaña, and F. García-Oliva. 2006. Relationship between soil nutrient availability and plant species richness in a tropical semi-environment. *J. Veget. Sci.* 17: 719-728.
- Perroni, Y., C. Montaña, and F. García-Oliva. 2010. Carbon-nitrogen interactions in fertility island soil in a tropical semi-arid ecosystem. *Funct. Ecol.* 24:233-242.
- Perroni, Y., F. García-Oliva and V. Souza 2014. Plant species identity and soil P forms in an oligotrophic grassland-desert scrub system. *J. Arid Environ.* 108:29-37.
- Perroni, Y., O. Briones y C. Montaña. 2013. Variabilidad en el ciclado de C por unidades funcionales de procesamiento de nutrimentos en el suelo de dos desiertos mexicanos. pp. 268-278. *In:* F. Paz y R. Cuevas (eds.). Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México hasta el 2013, Programa Mexicano del Carbono. Estado de México, México.
- Poulter, B., D. Frank, P. Ciais, R. B. Myneni, N. Andela, J. Bi, G. Broquet, J. G. Canadell, F. Chevallier, Y. Liu, S. W. Running, S. Sitch, and G. van der Werf. 2014. Contribution of semi-arid ecosystems to inter annual variability of the global carbon cycle. *Nature* 509: 600-603.
- Prentice, I. C., G. D. Farquhar, M. J. R. Fasham, M. L. Goulden, M. Heimann, V. J. Jaramillo, H. S. Keshgi, C. L. Quéré, R. J. Scholes, and W. R. D. Wallace. 2001. The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. pp. 185-237. *In:* J. T. Houghton, Y. Ding, D. J. Griggs, M. Noguer, P. J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell, and C. A. Johnson (eds.). *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contributions of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Quéré, L. C., G. P. Peters, R. J. Andres, R. M. Andrew, T. Boden, P. Ciais, P. Friedlingstein, R. A. Houghton, G. Marland, and S. Zaehle. 2014. Global carbon budget 2013. *Earth Syst. Sci. Data* 6: 235-263.
- Reyes-Reyes, G., L. Barón-Ocampo, I. Cuali-Álvarez, J. T. Frías-Hernández, V. Olalde-Portugal, L. Varela, and L. Dendooven. 2002. C and N dynamics in soil from the central highlands of Mexico as affected by mesquite (*Prosopis* spp.) and huizache (*Acacia tortuosa*): a laboratory investigation. *App. Soil Ecol.* 19: 27-34.
- Reyes-Reyes, G. B., E. Zamora-Villafranco, M. L. Reyes-Reyes, J.T. Frías-Hernández, V. Olalde-Portugal, and L. Dendooven. 2003. Decomposition of leaves of huizache (*Acacia tortuosa*) and mesquite (*Prosopis* spp.) in soil of the highlands of Mexico. *Plant Soil* 256: 359-370.
- Reynolds, J. F., R. A. Virginia, and W. H. Schlesinger. 1997. Defining functional types for models of desertification. pp. 195-216. *In:* T. M. Smith, H. Shugart, and F. Woodward (eds.). *Plant functional types*. Cambridge University Press. UK.
- Reynolds, J. F., R. A. Virginia, P. R. Kemp, A. G. de Soyza, and D. C. Tremmel. 1999. Impact of drought on desert shrubs effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecol. Monog.* 69: 69-106.
- Ruiz, T. G., S. Rodríguez-Zaragoza, and R. Ferrera-Cerrato. 2008. Fertility islands around *Prosopis laevigata* and *Pachycereus hollianus* in the drylands of Zapotitlán Salinas, Mexico. *J. Arid Environ.* 72: 1202-1212.
- Sánchez-González, A., M. Chapela-Lara, E. Germán-Venegas, R. Fuentes-García, F. Del Río y C. Siebe. 2012. Cambios en el almacén de carbono del suelo y su calidad a través de la historia de uso en el Valle del Mezquital. pp. 119-124. *In:* F. Paz, M. Bazan y V. Saynes (eds.). *Dinámica del carbono en el suelo. Serie avances temáticos del ciclo del carbono y sus interacciones*. Programa Mexicano del Carbono y Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo. Estado de México, México.

- Schlesinger, W. H., J. A. Raikes, A. E. Hartley, and A. E. Cross. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77: 364-374.
- Schlesinger, W. H. and E. Bernhardt. 2013. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. 3rd edition. Elsevier, Oxford UK.
- Segura-Castruita, M. A., P. Sánchez-Guzmán, C. A. Ortiz-Solorio y M. C. Gutiérrez-Castorena. 2005. Carbono orgánico de los suelos de México. *Terra Latinoamericana* 23: 21-28.
- Sims, P. L. and J. S. Singh. 1978. The structure and function of ten western North America grasslands. III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use. *J. Ecol.* 66: 573-597.
- Sinsabaugh, R. L., B. H. Hill, and J. J. Follstad. 2009. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature* 462: 795-798.
- Sitch, S., C. Huntingford, N. Gedney, P. Levy, M. Lomas, S. L. Piao, R. Betts, P. Ciais, P. Cox, P. Friedlingstein, C. D. Jones, I. C. Prentice, and F. I. Woodward. 2008. Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs). *Global Change Biol.* 14: 2015-2039.
- Smith, S. V., S. H. Bullock, A. Hinojosa-Corona, E. Franco-Vizcaino, M. Escoto-Rodríguez, T. G. Kretschmar, L. M. Farfán, and M. Salazar-Ceseña. 2007. Soil erosion and significance for carbon fluxes in a mountainous mediterranean-climate watershed. *Ecol. Appl.* 17: 1379-1387.
- Tarin, T. E.A. Yépez, J.C. Rodríguez, J. Garatuzo-Payan, Ch. J. Watts, E. Pérez-Ruiz, E. R. Vivoni y I. A. Méndez. 2012. Flujos ecosistémicos de agua y carbono durante la temporada de lluvias en un matorral subtropical de Sonora. pp. 224-230. *In: F. Paz y 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, Universidad Autónoma del Estado de México e Instituto Nacional de Ecología. Texcoco, Estado de México, México.
- Tapia-Torres, Y., N. E. López-Lozano, V. Souza, and F. García-Oliva 2015a. Vegetation-Soil system controls soil mechanisms for nitrogen transformations in an oligotrophic Mexican desert. *J. Arid Environ.* 114: 62-69.
- Tapia-Torres, Y., J. J. Elser, V. Souza, and F. García-Oliva 2015b. Ecoenzymatic stoichiometry at the extremes: How microbes cope in an ultra-oligotrophic desert soil. *Soil Biol. Biochem.* 87: 34-42.
- Vargas, R., H. W. Loescher, T., Arredondo, E., Huber-Sannwald, R., Lara-Lara, and E. A. Yépez 2012. Opportunities for advancing carbon cycle science in Mexico: Toward a continental scale understanding. *Environ. Sci. Pol.* 21: 84-93.
- Vargas, R., E. Yépez, J. L. Andrade, G. Ángeles, T. Arredondo, A. Castellanos, J. Delgado, J. Garatuzo-Payan, E. González del Castillo, W. Oechel, A. Sánchez-Azofeifa, E. Velasco, E. Vivoni, and C. Watts. 2013. Progress and opportunities for monitoring greenhouse gases fluxes in Mexican ecosystems: The MexFlux network. *Atmósfera* 26: 325-336.
- Valderrain-Algara, L. A., J. L. León de la Luz y Y. Maya. 2010. La vegetación en montículos de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Polibotánica* 29: 67-90.
- Villarreal-Rosas, J., G. Palacios-Vargas, and Y. Maya. 2014. Microarthropods communities related with biological soil crusts in a desert scrub in northwestern Mexico. *Rev. Mex Biodiver.* 85: 513-522.