



Producción neta del ecosistema durante la sucesión ecológica secundaria: lecciones desde el bosque tropical seco

Net ecosystem production during secondary ecological succession: lessons from the tropical dry forest

Nidia E. Rojas-Robles^{1*}, Enrico A. Yépez^{1,2}, Juan C. Álvarez-Yépez¹, Zulia M. Sánchez-Mejía¹,
Jaime Garatuzo-Payan^{1,2} y Miguel A. Rivera-Díaz¹

¹ Instituto Tecnológico de Sonora. Departamento de Ciencias del Agua y Medio Ambiente. Ciudad Obregón, Sonora, México.

² Laboratorio Nacional de Geoquímica y Mineralogía. Sede Regional Sur de Sonora. Ciudad Obregón, Sonora, México.

* Autora de correspondencia. nerojasrobles@gmail.com

RESUMEN

Los ecosistemas continuamente intercambian carbono y vapor de agua con la atmósfera a través de procesos ecosistémicos. En general, la producción neta del ecosistema refleja el balance entre los flujos de entrada de carbono por productividad y la liberación por la respiración ecosistémica. Evaluar esta producción a lo largo de los cambios producidos por la sucesión ecológica secundaria representa un desafío muy grande. En este contexto, la técnica de covarianza de vórtices está siendo ampliamente utilizada para cuantificar flujos ecosistémicos de manera continua. En el bosque tropical seco se han establecido varios sitios de monitoreo utilizando esta técnica para conocer la funcionalidad del ecosistema durante la sucesión ecológica. Esta información puede contribuir a la toma de decisiones en términos de conservación y administración de servicios ecosistémicos, así como para alimentar modelos para predecir la respuesta de este ecosistema estacional seco al cambio climático. Los ecosistemas tropicales secos son de gran relevancia para el ciclo del carbono debido a su considerable extensión y productividad. El reto de estudiar estos ecosistemas radica en que su dinámica de producción de carbono está acoplada principalmente a la disponibilidad estacional de agua. De manera que, el objetivo de este trabajo fue actualizar la información de las interacciones biosfera-atmósfera utilizando la técnica de covarianza de vórtices particularmente en bosques tropicales secos, con el fin de resaltar el efecto de la sucesión ecológica en la dinámica del carbono en estos bosques. Asimismo, se muestra y resalta la importancia local y global de este tipo de sistemas de monitoreo funcional de ecosistemas en México.

PALABRAS CLAVE: covarianza de vórtices y flujos, evapotranspiración, intercambio neto de carbono, productividad bruta del ecosistema, respiración del ecosistema.

ABSTRACT

Ecosystems continuously exchange carbon and water vapor with the atmosphere through ecosystem processes. Net ecosystem production shows the balance between carbon uptake by productivity and carbon release by ecosystem respiration. Evaluating this production along with the changes during secondary ecological succession represents a great challenge. In this context, the eddy covariance technique is widely applied to quantify ecosystem fluxes on a continuous basis. In the case of tropical dry forests, several monitoring sites have been established to investigate the ecosystem functionality during succession using the eddy covariance technique. This information provides insights for decision-makers, in terms of conservation and ecosystem services management, and for scientists to parameterize models to predict the response of these seasonal dry ecosystems to climate change. Tropical dry ecosystems are of great relevance in the carbon cycle due to their large extension and productivity. The challenge of studying these ecosystems lies in understanding the coupling between carbon production and seasonal water availability. The objective of this work is to give an update of those studies related to biosphere-atmosphere interactions using the eddy covariance technique, specifically in tropical dry forests highlighting the effect of ecological succession on carbon dynamics. It also shows and highlights the local-to-global importance of this type of system of functional monitoring of ecosystems across Mexico.

KEYWORDS: eddy covariance and fluxes, evapotranspiration, net ecosystem exchange, gross ecosystem productivity, ecosystem respiration.

INTRODUCCIÓN

Los bosques ocupan alrededor de un tercio de la superficie terrestre cubierta por vegetación (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2006), son un tipo de cobertura muy variado y son mayormente conocidos por su contribución en el ciclo del carbono y en el ciclo del agua. A lo largo del tiempo, los ecosistemas están constantemente intercambiando carbono y vapor de agua con la atmósfera, a través de diferentes procesos ecosistémicos, incluida la transferencia de materia y energía de un reservorio a otro (Chapin et al., 2011; Monson y Baldocchi, 2014). Al mismo tiempo, estos flujos entre reservorios se ven influenciados por el grado de disturbio y la posterior trayectoria de recuperación tanto de la vegetación como del suelo, así como las relaciones de mortalidad, crecimiento y reclutamiento de las plantas (McDowell et al., 2020). En este sentido, los bosques interactúan con el sistema climático a través de su participación en ciclos biogeoquímicos relacionados con el carbono y agua (Bonan, 2008). Por ejemplo, la interacción con los ciclos del nitrógeno, del fósforo y otros elementos con la ganancia o pérdida de carbono, particularmente en bosques tropicales, ya que a estos se les atribuye ~70% de la fijación de nitrógeno y son responsables de ~50% de las emisiones de óxido nitroso terrestre (N₂O) (Townsend et al., 2011). Los bosques, en general, almacenan ~60% del carbono mundial en biomasa aérea y en el suelo, fijan alrededor de 30% del carbono atmosférico (Reichstein y Carvalhais, 2019), y son considerados los principales proveedores de servicios hidrológicos (Brogna et al., 2017; Carvalho-Santos et al., 2014). La interacción de los bosques en el ciclo del agua es a través de la transpiración, de la intercepción de la lluvia por el follaje y de la conducción de agua por los tallos, lo cual incrementa la humedad en el suelo y favorece la infiltración (Ellison et al., 2017). De la misma forma, esto ayuda a disminuir la escorrentía por el sistema radicular de la vegetación y da estabilidad al suelo (Lele, 2009). En consecuencia, la atención de la comunidad científica se ha dirigido a entender la dinámica de los flujos de carbono y agua a escala de ecosistema en respuesta al

cambio de uso del suelo y cambios climáticos globales, impulsados o acelerados por la presión antropogénica (Bonan, 2008; Ellison et al., 2017; Keenan y Williams, 2018; Lewis et al., 2009; McDowell et al., 2020).

El objetivo de este trabajo fue contextualizar el efecto de la sucesión ecológica en la dinámica del carbono en bosques tropicales secos en términos de interacciones biosfera-atmósfera, utilizando la técnica de covarianza de vórtices.

PRODUCCIÓN NETA DEL ECOSISTEMA Y SUS COMPONENTES

En el periodo de 2007 a 2016, se estimó que los ecosistemas terrestres fijaron 33.7% del total de las emisiones antropogénicas de CO₂, donde una parte importante se alude al comportamiento de los bosques como sumideros de carbono (Le Quéré et al., 2018; Keenan y Williams, 2018), lo que resulta en un potencial de mitigación del cambio climático y un servicio ecosistémico de regulación valorable. Por lo tanto, para entender las implicaciones que llevan a un ecosistema a ser fuente o sumidero de carbono es necesario comprender cómo se comportan los flujos ecosistémicos, así como sus variaciones intrínsecas en espacio y tiempo; por ejemplo: la fijación de CO₂ a través de la fotosíntesis, las emisiones de CO₂ por la respiración o el flujo de agua por la evapotranspiración a la atmósfera (Keenan y Williams, 2018).

La entrada de carbono al ecosistema vía fotosíntesis se conoce como productividad bruta del ecosistema (GEP, por sus siglas en inglés), una fracción de este flujo vuelve a la atmósfera como respiración autótrofa (Ra), misma que puede ser dividida en respiración por el costo de mantenimiento (biomasa) y por costo de crecimiento (fotosíntesis) (Waring et al., 1998). Adicionalmente, se cree que la fracción que representa la Ra también depende de la demanda energética de las plantas, en este caso, compuestos de carbono no estructurales para llevar a cabo su funcionamiento y mantenimiento (Collalti et al., 2020).

En paralelo a la Ra, hay pérdida de carbono del suelo a través de la descomposición de la materia orgánica por acción microbiana, que, sumada a la respiración metabólica



de los animales, se conoce como respiración heterotrófica (Rh), donde la adición de ambas (Ra+Rh) resulta en la respiración del ecosistema (Reco) (Chapin et al., 2011). A la diferencia entre los flujos de GEP y Reco, se le llama producción neta del ecosistema (NEP, por sus siglas en inglés), la cual es un excelente indicador de la funcionalidad de los ecosistemas (Fig. 1a), ya que relaciona aspectos fisiológicos de los organismos al balance de carbono (Luyssaert et al., 2007). Cuando la NEP es positiva, el ecosistema acumula biomasa en tejido vegetal y en el suelo, por lo contrario, cuando es negativa hay mayor pérdida de carbono hacia la atmósfera (Chapin et al., 2011). Así mismo, la NEP varía en espacio y tiempo, por la sensibilidad de sus componentes a factores ambientales, mismos que pueden funcionar como controles y/o recursos, como la humedad en el suelo y la radiación (Bazzaz, 1996). Otros factores que considerar están relacionados con los organismos, como la biometría y edad de los árboles, la dinámica del sotobosque o la composición de especies, y esto varía según el régimen de disturbio y durante el proceso de sucesión (Ryan et al., 1997; de Lucia et al., 2007; Curtis y Gough, 2018).

INTERACCIÓN DE LOS BOSQUES CON EL SISTEMA CLIMÁTICO: ACOPLAMIENTO ENTRE EL CICLO DEL CARBONO Y DEL AGUA

Los bosques en general tienen la capacidad de amplificar o amortiguar los efectos del cambio climático a través del ciclo del carbono, de la evapotranspiración y del albedo, entre otros procesos biogeoquímicos (Bonan, 2008). Los ciclos del carbono y del agua están fuertemente acoplados, ya que los cambios en uno afectan directamente al otro (Gentine et al., 2019). En contexto, mientras las concentraciones de CO₂ atmosféricas incrementan, el clima y el ciclo hidrológico también son modificados, alterando la disponibilidad de agua y la humedad en el suelo necesaria para que las plantas lleven a cabo procesos ecosistémicos. Asimismo, la dinámica en los estomas de las plantas responde a las nuevas condiciones, modificando los procesos de fotosíntesis y transpiración, y por lo tanto la eficiencia del uso del agua (Lavergne et al., 2019).

La evapotranspiración (ET) es el proceso que enlaza el ciclo del agua y del carbono con la energía en el ecosistema, consiste en la suma de dos componentes: la evaporación de cualquier superficie húmeda y la transpiración de la vegetación (Fig.1b). Partir la ET en sus componentes es complejo (Tarin et al., 2020), pero explican por separado la influencia de factores bióticos y abióticos a la relación biosfera-atmósfera, además de dar algunas señales del efecto de los cambios en la vegetación y el clima al ciclo hidrológico (Biederman et al., 2017; Yopez et al., 2007). Ambientalmente, la ET es controlada por la radiación neta y por la demanda atmosférica del agua, y estructuralmente es influida por la conductancia aerodinámica conferida por la rugosidad del dosel (Chapin et al., 2011; Gentine et al., 2019). La ET es influenciada por la vegetación, donde las plantas fisiológicamente regulan las tasas de entrada de CO₂ y de transpiración de agua a través de los estomas; a su vez, estos regulan la conductancia (estomática) a nivel hoja y a nivel ecosistema la conductancia superficial (Tarin et al., 2020). La eficiencia de uso de agua (WUE, por sus siglas en inglés), es un trazador de los controles fisiológicos de la planta sobre el intercambio de agua y carbono (Lavergne et al., 2019). La WUE es una métrica dada por la GEP dividida entre la conductancia estomática a nivel hoja, o dividida por la ET o conductancia superficial a nivel ecosistema (Beer et al., 2009; Gentine et al., 2019). Esta métrica representa la cantidad de carbono asimilado vía fotosíntesis por unidad de agua evapotranspirada, e ilustra el acoplamiento entre los cambios en el ciclo del carbono y del agua por el incremento de las concentraciones de CO₂ en la atmósfera, así como la respuesta de los ecosistemas a la modificación del sistema climático (Gentine et al., 2019).

Para los ecosistemas forestales, se cree que su futuro está rodeado de incertidumbre ya que dos procesos opuestos ocurren simultáneamente, uno de ellos es la mortalidad de árboles por efecto antropogénico (incluyendo regímenes de disturbio y sus efectos en las relaciones de reclutamiento y crecimiento). Por otro lado, se encuentra el efecto de fertilización de CO₂ que ha llevado a los bosques a crecer rápidamente y dominar el paisaje con vegetación joven y de menor estatura, resultando en cambios en la estructura de los bosques y, en consecuencia, en la dinámica energética (McDowell et al., 2020).

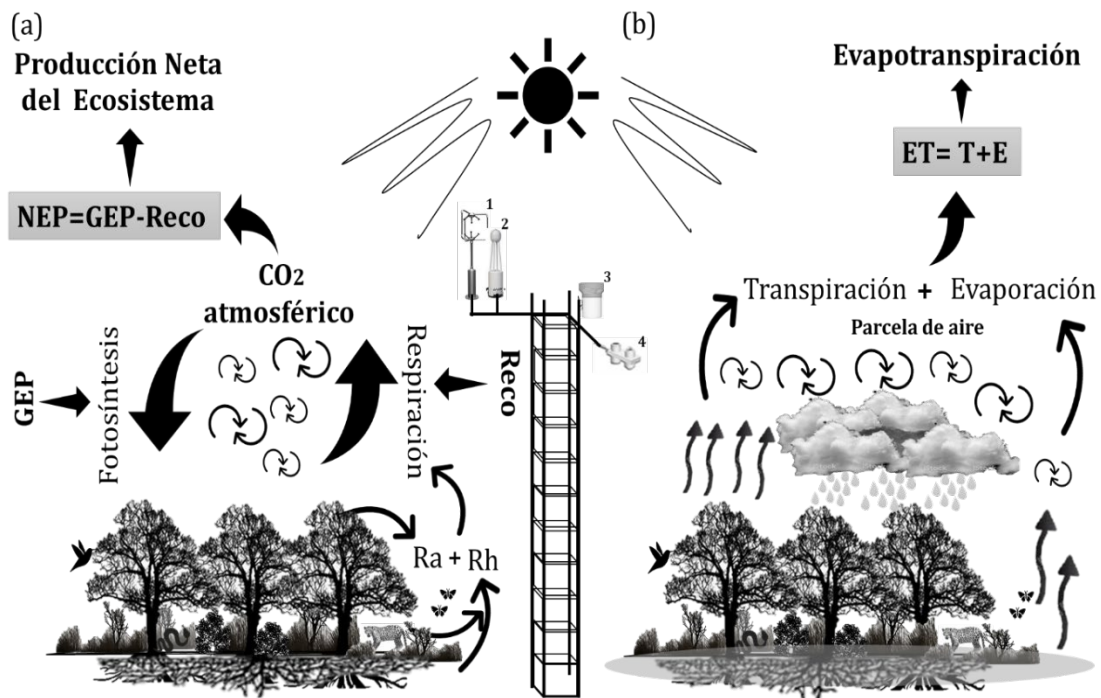


FIGURA 1. Diagrama de los flujos de carbono y agua entre el ecosistema y la atmósfera, medidos con la técnica de covarianza de vórtices.

Por décadas, se ha considerado el efecto de la fertilización atmosférica de CO_2 en los ecosistemas como una estrategia de mitigación hacia el cambio climático al estimular el flujo de GEP en la vegetación. Sin embargo, la idea de que los ecosistemas terrestres continúen funcionando como sumidero global según una variedad de modelos de procesos, difiere de las propuestas más recientes con relación con el cambio climático, la limitación de nutrientes, el cambio de uso de suelo y los regímenes de disturbio (Peñuelas et al., 2017; Wang et al., 2020). De acuerdo con los resultados que ofrecen una serie de observaciones satelitales y de monitoreo continuo de flujos ecosistémicos (en sitios implementados con la técnica de covarianza de vórtices, Fig. 1), se sugiere que la GEP es sensible a las concentraciones de CO_2 , y describen una disminución en el efecto que la fertilización de CO_2 atmosférico tiene sobre las plantas (Wang et al., 2020). Sin embargo, también se piensa que el presente es un periodo de transición donde el sumidero global terrestre cambia, de ser estimulado por las

altas concentraciones de CO_2 atmosférico, a ser determinado por los cambios en el déficit de presión de vapor (VPD, por sus siglas en inglés), reduciendo el crecimiento de la vegetación cuando este aumenta (Yuan et al., 2019). Por lo tanto, el VPD es utilizado como indicador de la demanda atmosférica de agua, ya que se relaciona con la conductancia estomática de la hoja y la conductancia superficial del dosel en el ecosistema (Novick et al., 2016).

Es importante tener en perspectiva la divergencia en los resultados entre métodos y fuente de datos observados, dada la contribución atribuida a los bosques en el ciclo global del carbono y donde, en particular, los bosques tropicales juegan un papel crítico, ya que se les atribuye una tercera parte de la GEP global (Pan et al., 2013). Lo anterior representa una retroalimentación negativa al sistema climático por sus altas tasas de evapotranspiración y acumulación de carbono, la cual es mayor que en otros biomas (Foley et al., 2005). Asimismo, estos ecosistemas amortiguan la temperatura del planeta y propician la



formación de nubes y precipitación influyendo el ciclo hidrológico (Bonan, 2008). Particularmente para bosque tropicales estacionalmente secos, se espera que tanto el incremento de las concentraciones de CO₂, la elevación en las temperaturas, la frecuencia de eventos extremos como sequías y la deforestación, afecten el funcionamiento de los ecosistemas a través de las respuestas fisiológicas de las plantas (Allen et al., 2017).

TÉCNICAS DE MEDICIÓN DE LA PRODUCCIÓN NETA DEL ECOSISTEMA EN BOSQUES

Existe una variedad de técnicas y herramientas para cuantificar almacenes y flujos de carbono en los ecosistemas (Tabla 1). Históricamente, los inventarios forestales, en donde se miden varios componentes (i.e. biomasa aérea, biomasa subterránea, mantillo, carbono en suelo y material leñoso caído), han servido como referente para las estimaciones de reservorios de carbono en bosques, además de tener el potencial para calcular flujos cuando se llevan a cabo remuestreos en el tiempo, en particular cuando hay perturbaciones o cambios de uso de suelo

(Chazdon et al., 2016; Pan et al., 2011). Sin embargo, estas metodologías carecen de una resolución temporal fina, implicando limitaciones en el estudio de procesos en ecosistemas estacionales.

En las últimas décadas, el uso de sensores remotos alojados en estaciones espaciales, plataformas satelitales y vehículos aéreos para la estimación de reservorios y flujos de carbono ha incrementado (Ortiz-Reyes et al., 2019). Tal es el caso de los productos de percepción remota, que proveen información sobre los patrones estacionales hasta interanuales y a una escala amplia de las propiedades de los ecosistemas. Sin embargo, el éxito de la ecología global es la combinación de datos observados, teoría y modelos calibrados y validados, lo que resalta la necesidad de monitoreo multiescalar combinando metodologías (Schimel et al., 2019).

En las últimas dos décadas, la covarianza de vórtices ha sido la herramienta mayormente utilizada para validación de productos de percepción remota y modelos de inversión atmosférica y de procesos, así como para confrontar las estimaciones de inventarios forestales (Baldocchi, 2014; Keenan y Williams, 2018).

TABLA 1. Técnicas para monitoreo de flujos ecosistémicos.

<i>Técnicas</i>	<i>Referencia</i>
Percepción remota:	
LiDAR (<i>Light Detection and Ranging</i>)	Ortiz-Reyes et al. (2019)
Índices multiespectrales	Schimel et al. (2019)
Fluorescencia solar inducida (SIF)	Meroni et al. (2009)
Inventarios forestales y de suelos:	
Parcelas de monitoreo a largo plazo	Pan et al. (2011); Santini et al. (2020)
Cronosecuencias	Chazdon et al. (2016)
Atmosféricas:	
Covarianza de vórtices	Keenan y Williams (2018)
Modelos de inversión atmosférica	Delgado-Balbuena et al. (2019); Keeling et al. (2017)

La covarianza de vórtices es una herramienta micrometeorológica utilizada para medir el intercambio de carbono y agua en relación con la dinámica energética, y cómo afecta esto a los reservorios en los ecosistemas (Baldocchi, 2003). Es una técnica ampliamente aplicada alrededor del mundo, que ha ayudado a explorar el metabolismo de los ecosistemas en respuesta al aumento de la temperatura y de CO₂ atmosférico, provee información tanto para determinar y modelar tendencias actuales y futuras en los flujos de carbono y agua, como para inferir cuando estas están conducidas por factores biológicos o físicos (Baldocchi, 2020). La figura 1 muestra la instrumentación necesaria para medir las concentraciones de CO₂ y vapor de agua, así como sus direcciones en una parcela de aire, y calcula el intercambio de los gases entre la superficie y la atmósfera utilizando la técnica de covarianza de vórtices. Medir NEP es complejo, ya que involucra otras fuentes de carbono como el flujo lateral o carbono disuelto, por lo cual se utiliza una métrica aproximada llamada intercambio neto del ecosistema o NEE, a través del sistema de covarianza de vórtices $NEP = -NEE$. Cuando NEE es negativa implica mayores flujos de GEP, cuando es positiva implica mayor flujo de Reco. La figura 1 también muestra un ejemplo de un sistema de covarianza de vórtices integrado por: (1) un anemómetro sónico para medir la dirección y velocidad del viento en tres dimensiones, para determinar las características de turbulencia en la parcela de aire (se ilustra un WindMaster, Gill Instruments); (2) un analizador de gases en infrarrojo de vía abierta y respuesta rápida (Hz), para determinar la concentración de vapor de agua y CO₂ en una parcela de aire (se ilustra un Li 7500A Li-cor, Inc.). Además, se miden variables ambientales como precipitación, con un pluviómetro (3) (se ilustra el modelo TR5251, Texas Electronics Inc.); y con un radiómetro de 4 componentes, la radiación de onda corta y larga, entrante y saliente (4) (se ilustra un CRN1, Kipp & Zonen). Mayores detalles técnicos sobre la covarianza de vórtices y la instrumentación auxiliar pueden ser encontrados en Aubinet et al. (2012) y Burba y Anderson (2010).

Una de las fortalezas de esta técnica es que se pueden obtener mediciones a escalas temporales finas (horas, días),

así como la variación interanual cuando se emplean estrategias de monitoreo a largo plazo. Además, la herramienta ofrece una resolución espacial amplia (de metros a hectáreas), lo que permite la integración de todos los elementos de un ecosistema a una escala congruente para investigar procesos ecosistémicos (Aubinet et al., 2012).

Una de las proyecciones del campo científico relacionado con la aplicación de la técnica de covarianza vórtices es mantener más de una torre de monitoreo continuo en ecosistemas bajo las mismas condiciones climáticas y propiedades del suelo, afectados por disturbios tanto naturales como antropogénicos, además de resaltarse la importancia de abundar en bosques tropicales (Baldocchi, 2014). Considerando todos los avances logrados a través de las redes de trabajo de sitios de monitoreo de flujos alrededor del mundo (e.g., fluxnet, ameriflux, mexflux), recientemente se ha expuesto la necesidad de continuar con estos sitios de monitoreo a largo plazo, con la finalidad de entender la salud de los ecosistemas en un planeta con temperaturas y concentraciones de CO₂ cada vez más altas (Baldocchi, 2020).

EL BOSQUE TROPICAL SECO Y SU PRODUCCIÓN NETA EN LA SUCESIÓN SECUNDARIA

En la primera mitad del siglo veinte, los bosques tropicales cubrían alrededor de 40% de la vegetación tropical y subtropical en el planeta (Murphy y Lugo, 1986), mientras que 42% de esa extensión estaba cubierta por bosques secos (BTS). El BTS es un ecosistema importante no solo por la extensión de su cobertura en México y alrededor del mundo, sino por una serie de atributos que lo caracterizan. Por ejemplo, tiene gran variedad de especies endémicas y su biodiversidad es casi comparable con un bosque de lluvia (Linares-Palomino et al., 2011). Se caracteriza por tener un periodo de sequía marcado por lluvia estacional, donde al menos la mitad de las plantas pierden sus hojas durante los periodos de estiaje (Sánchez-Azofeifa et al., 2005). La funcionalidad de estos bosques está sujeta principalmente a la disponibilidad de agua con respecto a la frecuencia,



magnitud y distribución estacional de la precipitación (Maass y Burgos, 2011), incluyendo la disponibilidad y uso de nutrientes (Campo, 2016), así como a la interacción con los grupos funcionales de plantas y microorganismos al enfrentar la estacionalidad (Lasky et al., 2016).

El BTS es un tipo de ecosistema accesible para los humanos, lo cual lo expone a altas tasas de cambio de uso de suelo por el desarrollo de actividades mayormente agrícolas y de pastoreo (Bullock et al., 1995). Esto, principalmente porque los suelos del BTS, pueden ser profundos y fértiles y por lo tanto adecuados para cultivos, aunque mayormente dominan suelos jóvenes, rocosos y superficiales, bajos en nutrientes en zonas con pendientes suaves (Cotler et al., 2002). Uno de los servicios ecosistémicos que brinda el BTS es el mantenimiento de la fertilidad del suelo, a través de mecanismos que evitan la pérdida de nutrientes; por ejemplo, al contar con una capa gruesa de hojarasca debido a la caducidad de las hojas (Martínez-Yrizar y Sarukhan, 1990), así como la inmovilización de nutrientes por actividad microbiana en la estación seca (Jaramillo y Sanford, 1995). Sin embargo, cuando el bosque es transformado o modificado el mantenimiento de fertilidad es modificado afectando a los ciclos biogeoquímicos (García-Oliva y Jaramillo, 2011). En México se distribuye 38% del total de la cobertura presente en el neotrópico y se estima que 71% de la cobertura original ya ha sido convertida a otros usos de la tierra (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). La intermitencia y/o el abandono de estas prácticas resulta en un ecosistema fragmentado, mostrando tierras de cultivo, áreas de pastoreo, zonas de extracción de recursos activas y bosques maduros y secundarios (Álvarez-Yépez et al., 2018), estos últimos dominan el paisaje en el trópico (Quesada et al., 2009; Powers y Marín-Spiotta, 2017).

A pesar de que los bosques secundarios tropicales son reconocidos por su potencial de fijar CO₂ atmosférico (Chazdon et al., 2016), el grado de disturbio puede comprometer su capacidad de mitigar el cambio climático (Lewis et al., 2015). El incremento en la intensidad y frecuencia de eventos climáticos alrededor del mundo trae consigo implicaciones en la dinámica de los ecosistemas.

Por un lado, se cree que conforme las sequías se vuelvan más frecuentes y las lluvias se intensifiquen (Robles-Morua et al., 2015), la función y estructura del BTS puede cambiar, reduciendo el reservorio de carbono, alterando la biodiversidad de especies y disminuyendo la oferta de servicios ecosistémicos (Allen et al., 2017). Por otro lado, el BTS es reconocido por ser resiliente, al recuperar su productividad y la trayectoria en la sucesión, después de un evento climático extremo y sufrir episodios de mortalidad (Bojórquez et al., 2019; Martínez-Yrizar et al., 2018; Vargas et al., 2008).

DINÁMICA DE LOS FLUJOS DE CARBONO DURANTE LA SUCESIÓN ECOLÓGICA

Desde un enfoque ecosistémico, hay varios procesos esenciales que determinan qué tanto carbono puede secuestrar un ecosistema; por ejemplo, con respecto a la vegetación, se encuentran la recuperación por rebrote o reclutamiento nuevo después del disturbio y los cambios en los patrones de crecimiento del bosque debido a los cambios ambientales (Álvarez-Yépez, 2020; Zhu, 2020). Después de la sucesión, tanto la biomasa aérea como el flujo de hojarasca aumentan en una forma predecible, por otro lado, los cambios que suceden en la dinámica del carbono en el suelo son muy variables (Powers y Marín-Spiotta, 2017). Por ejemplo, en un análisis global del reservorio de carbono en el suelo, Marín-Spiotta y Sharma (2013) encontraron una relación positiva pero débil entre el carbono en el suelo y la edad del bosque, solo cuando estos fueron aclarados y posteriormente abandonados, contrario a los bosques en crecimiento sin perturbaciones, donde no encontraron ninguna relación. Es importante entender el comportamiento de los procesos ecosistémicos, así como los ciclos biogeoquímicos durante la sucesión, ya que estos responden a y actúan como agentes de cambio para la biota en el bosque, y así tener una idea más completa de la dinámica del carbono y nutrientes durante la restauración (Powers y Marín-Spiotta, 2017).

Los disturbios, ya sean de carácter natural o antropogénico, son cualquier evento discreto en el tiempo que puede causar cambios abruptos a escala de ecosistema,

comunidad o en la estructura de las poblaciones, así como cambios en la disponibilidad de recursos, sustrato o en el ambiente físico (White y Pickett, 1985). Ejemplos de esto son el cambio de uso de suelo, o la incidencia de incendios, huracanes, heladas, plagas, entre otros. Después del disturbio, inicia el proceso de sucesión ecológica, la cual involucra un cambio direccional en la composición y estructura a través del tiempo (Chapin et al., 2011; Gurevitch et al., 2002).

Los flujos de carbono varían según el estado posterior de sucesión ecológica del bosque. Considerando la estrategia de desarrollo en los ecosistemas después del disturbio, publicada por Odum (1969) (basado en el modelo conceptual de Kira y Shidei, 1967), inicialmente hay emisiones de carbono, ya que la biomasa viva disminuye y el material leñoso en el suelo aumenta. De esta forma, se incrementa el carbono en el suelo, mismo que, progresivamente, se descompone más rápido que el rebrote de la vegetación; el resultado es una pérdida inicial de carbono y por lo tanto la NEP es negativa. Durante la sucesión temprana, la GEP aumenta hasta superar la

Reco, incrementando el reservorio de carbono en el ecosistema, y continúa con esta tendencia hasta alcanzar el máximo durante la sucesión secundaria intermedia. Lo anterior implica mayor cantidad de carbono disponible para el metabolismo ecosistémico y, por lo tanto, la respiración. Cuando el ecosistema llega a un estado de desarrollo avanzado (madurez), se espera que la NEP disminuya debido al incremento de la pérdida de carbono por Reco, hasta balancear la ganancia por la GEP, resultando en un reservorio cuasi constante y en un funcionamiento neutral (Fig. 2).

En primera instancia, se creía que los bosques maduros y viejos contribuían neutralmente al ciclo del carbono, sin embargo, estudios posteriores sugieren que fueron subestimados en su potencial para ser sumideros de carbono y acumular biomasa en vegetación y suelo (Carey et al., 2001; Luysaert et al., 2008; 2007). A causa de esto, en la actualidad los bosques en tales condiciones se consideran parte importante del sumidero global de carbono terrestre, ya que durante el periodo de 1990-2007 asimilaron en promedio anual $2.4 \text{ Pg} \pm 0.42 \text{ Pg}$ (Pan et al., 2011).

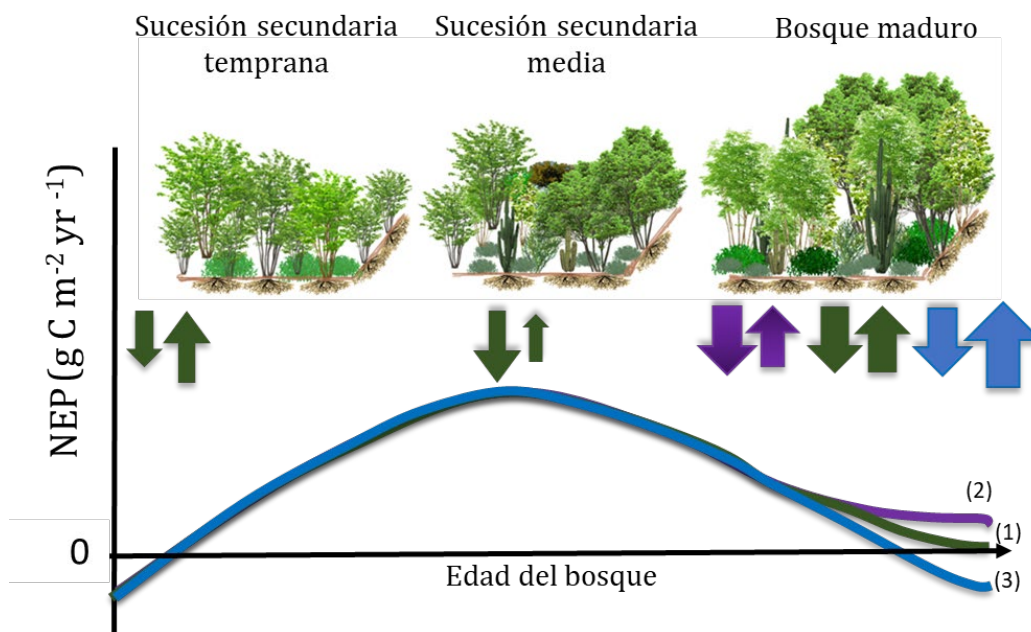


FIGURA 2. Modelos conceptuales de la tendencia de la producción neta del ecosistema durante la sucesión (Odum, 1969).



Por ejemplo, los bosques boreales y templados han acumulado carbono por siglos. Se piensa que después de alcanzar un máximo de biomasa aérea, el bosque puede perder individuos por pequeños disturbios, o por efecto de competencia, cuando la mortalidad depende de la densidad de individuos (Yoda, 1967). Estas condiciones dan paso a un nuevo reclutamiento de individuos, o la creación de una segunda capa de vegetación menor al dosel principal, sosteniendo de esta manera la NEP a largo plazo (Luyssaert et al., 2008).

Los bosques tropicales son más vulnerables al cambio en el uso del suelo, y presentan una tendencia a ser fuente o sumideros de carbono según mediciones terrestres, atmosféricas y de la modelación (Baccini et al., 2017; Brienen et al., 2015; Schimel et al., 2015). Bajo otra perspectiva, que involucra el estado de desarrollo y la sucesión ecológica, se estima que los bosques tropicales contribuyen neutralmente al ciclo global del carbono, ya que la alta capacidad de fijar carbono de los bosques maduros intactos (Luyssaert et al., 2007) y bosques en crecimiento balancea las emisiones causadas por las altas tasas de deforestación (Mitchard, 2018). Finalmente, también se proyecta que estos ecosistemas funcionen como fuentes de carbono, al sumar los efectos por pérdida de cobertura forestal con el efecto de las altas temperaturas, sequías y otros eventos extremos (e.g., incendios, huracanes) que limitan su capacidad de asimilar carbono (Brienen et al., 2015; Mitchard, 2018; Reichstein et al., 2013; Vargas et al., 2008).

Por otra parte, aún hay camino por explorar con respecto a la contribución de la respiración heterotrófica en el funcionamiento de los bosques después del disturbio, ya que tanto la respiración heterotrófica y autótrofa, en conjunto con la combustión, son las principales fuentes de liberación de carbono a la atmósfera (Harmon et al., 2011). Después del disturbio, hay ecosistemas que efectivamente siguen la tendencia propuesta por Odum (1969) en términos de flujos (Luyssaert et al., 2008), sin embargo, existen otros donde la respiración heterotrófica asociada a la mortalidad, a la descomposición y al régimen de disturbio, entre otros mecanismos influyen en el balance de

carbono; lo cual lleva a estos ecosistemas a tener periodos intermitentes de asimilación de carbono dominante y de respiración dominante (Amiro et al., 2006; Goulden et al., 2010; Harmon et al., 2011).

A pesar del gran esfuerzo por determinar la contribución por tipo de bosque (boreales, templados y tropicales) al ciclo del carbono (Curtis y Gough, 2018; Luyssaert et al., 2007; Luyssaert et al., 2008; Townsend et al., 2011), aún hay incertidumbre en la distribución del sumidero, particularmente en los bosques tropicales (Keenan y Williams, 2018). Esto ha sido generado por diferencias entre métodos utilizados, por la falta de información sobre la dinámica de respiración heterotrófica y cómo esta influye a la respiración del ecosistema y responde a sus controles tanto ambientales como fisiológicos (Harmon et al., 2011). Así mismo, existe una creciente necesidad de incluir en los modelos de ecosistemas la limitación de nutrientes y humedad de suelo según la ubicación geográfica, con el fin obtener proyecciones con menor grado de incertidumbre sobre la contribución de los bosques al ciclo del carbono (Peñuelas et al., 2017; Townsend et al., 2011; Wang et al., 2020).

UN ENFOQUE ECOSISTÉMICO FUNCIONAL PARA ESTIMAR LA PRODUCCIÓN NETA DEL ECOSISTEMA Y LA EVAPOTRANSPIRACIÓN

El enfoque ecosistémico funcional integra la variabilidad de los procesos ecosistémicos y cómo estos interactúan en ambas direcciones con el ambiente, los grupos funcionales, la disponibilidad de recursos y el régimen de disturbio; a su vez, estos controles están gobernados por factores de estado, como la biota potencial, la topografía, el clima, el material geológico y las actividades humanas. Finalmente, las propiedades del ecosistema están sujetas a los cambios durante la sucesión y desarrollo a corto y largo plazo (Chapin et al., 2006).

La investigación enfocada a la ecología del BTS es amplia (e.g., Bullock et al., 1995; Dirzo et al., 2011) y los estudios relacionados con la dinámica funcional del suelo

en interacción con la vegetación y bajo efecto antropogénico han incrementado en las últimas décadas (Jaramillo et al., 2010; García-Oliva y Jaramillo, 2011; Powers y Marin-Spiotta, 2017). Sin embargo, aunque se ha hecho un esfuerzo por entender la dinámica funcional del BTS en respuesta a los disturbios, el conocimiento de las implicaciones que tienen el cambio de uso en el suelo y la influencia del cambio climático sobre el BTS a escala de ecosistema aún es limitado; principalmente en relación con el estudio sobre la variabilidad y los procesos que controlan el intercambio de CO₂, agua y energía y cómo estos responden a los disturbios (Martínez-Yrizar et al., 2017; Quijas et al., 2019; Jaramillo et al., 2011). En México, el esfuerzo por consolidar una red de monitoreo de flujos de carbono y agua con la técnica de covarianza de vórtices, entre otras variables ambientales, ha incrementado, resultando en la red de trabajo MexFlux (Vargas et al., 2013; Delgado-Balbuena et al., 2019; Tarin-Terrazas et al., 2020). En esta red, el noroeste de México es la región con mayor representatividad en los tipos de ecosistemas funcionales monitoreados con la técnica de covarianza de vórtices (Villarreal et al., 2019), y coincide con la zona en donde el BTS alcanza su límite septentrional de todo el Neotrópico (Pennington et al., 2000). Actualmente, con el uso de la técnica de covarianza de vórtices se ha registrado la variabilidad de los flujos de carbono y de agua en bosques secundarios en Sonora (Verduzco et al., 2015; Perez-Ruiz et al., 2010) y en la Península de Yucatán (Uuh-Sonda et al., 2022), así como deflujos de carbono de un bosque maduro en Jalisco (González del Castillo et al., 2018). En la tabla 2 se presentan las magnitudes del flujo de la NEP de los BTS en México y algunos sitios en el extranjero, para comparar la NEP entre los BTS con diferentes condiciones ambientales. Es visible cómo el BTS varía en su estatus como fuente o sumidero de carbono dependiendo del estado de sucesión ecológica. Domina la tendencia a ser fuentes de carbono en BTS maduros y sumideros en BTS secundarios, sin embargo, es importante resaltar que estos últimos presentan gran variabilidad en su funcionamiento, principalmente por las condiciones ambientales como la disponibilidad de agua, la temperatura y la humedad

atmosférica (Mendes et al., 2020; Rojas-Robles et al., 2020; Rodda et al., 2021; Uuh-Sonda et al., 2022). Lo anterior brinda la oportunidad de contribuir al conocimiento sobre la funcionalidad del BTS después del disturbio, a través del monitoreo de flujos de carbono y agua a nivel ecosistema durante el proceso de sucesión.

Con base en los argumentos anteriores, en el noroeste de México se encuentra un punto de monitoreo continuo parte de MexFlux, con un enfoque de cronosecuencia formado por tres sitios. Esta cronosecuencia fue seleccionada con base en el modelo conceptual de sucesión para BTS propuesto por Álvarez-Yépiz et al. (2008), empezando con un sitio en sucesión secundaria temprana, con alrededor de nueve años de recuperación; seguido de un bosque en sucesión secundaria media, entre 35 años y 45 años de recuperación, y por último un bosque maduro con ligero nivel de disturbio, pero nunca deforestado. Desde 2016 hasta 2018, en cada uno de los sitios se ha montado un complejo de covarianza de vórtices en conjunto con sensores que miden variables ambientales, como la radiación de onda larga, de onda corta, la temperatura y humedad relativa del aire, precipitación entre otras variables. Una de las ventajas de este diseño experimental es que se encuentra dentro de dos áreas naturales protegidas, una dirigida por Naturaleza y Cultura Internacional, misma que se encuentra dentro de la reserva Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui, dirigida por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, lo que permite monitorear el metabolismo del bosque durante el proceso de recuperación.

Al comparar la magnitud y dirección de los flujos de carbono y agua en relación con la energía, en estos bosques secundarios con el funcionamiento de un bosque maduro, se encontró que ambos sitios en estados de sucesión secundaria funcionaron como sumideros de carbono, de acuerdo con lo propuesto por la teoría del desarrollo de ecosistemas después del disturbio (Fig. 2). En este sentido, la producción neta del ecosistema varió entre 94.8 g C m⁻² y 245.2 g C m⁻² año⁻¹ para el bosque secundario temprano y entre 167.1 g C m⁻² año⁻¹ y 481 g C m⁻² año⁻¹ para el bosque secundario medio; al contrario del bosque maduro, que



funcionó como fuente de carbono a la atmósfera durante el mismo periodo, presentando una pérdida neta de C entre $-180.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y $-294.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Rojas-Robles et al., 2020). Asimismo, la ET varió entre años en los tres sitios, algunas veces excediendo a la precipitación tanto en el bosque secundario temprano como en el maduro; no así en el bosque secundario medio, donde todos los años la ET fue menor a la precipitación. Los controles ambientales de la ET fueron, predominantemente, la radiación neta y el contenido de agua del suelo, también lo fueron para la mayoría de los flujos en los tres sitios. No así para la NEP del bosque secundario, donde el VPD ganó importancia como control ambiental y las contribuciones de la radiación neta y contenido de agua en el suelo cambiaron. Finalmente, en el caso de la respiración, el contenido de agua en el suelo presentó la mayor contribución como control ambiental a pesar del estado de sucesión.

En la figura 2, la línea color verde (1) representa la teoría del desarrollo de ecosistemas propuesta por Odum (1969) con base en el modelo propuesto por Kira y Shidei (1967), que sugiere un rápido crecimiento de la NEP durante la sucesión secundaria temprana. Durante la sucesión secundaria media, la NEP alcanza su máximo cuando la GEP supera a la Reco. Conforme el bosque gana edad, la NEP decrece por un incremento de la Reco, que alcanza a la GEP, y el bosque llega al equilibrio (Chapin et al., 2006). Hay algunas alternativas a esta teoría, sobre qué mecanismo conduce a la NEP a disminuir (Tang et al., 2014). La línea color morado (2) representa una alternativa de la NEP en estado sucesional tardío, donde aún siguen acumulando carbono y, por lo tanto, la NEP permanece positiva (Carey et al., 2001; Luyssaert et al., 2008; Curtis y Gough, 2018). La línea color azul (3) representa la trayectoria de la NEP en un gradiente de sucesión de bosque tropical seco en el noroeste de México.

TABLA 2. Sumas anuales de producción neta de ecosistemas de diferentes bosques tropicales y subtropicales estacionalmente secos estimados con la técnica de covarianza de vórtices.

Tipo de ecosistema	NEP ($\text{g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$)	País	Referencia
Bosque tropical seco secundario	-102.2 – 249	Mexico	Verduzco et al. (2015)
Bosque tropical seco secundario	109.4 – 706.1	Mexico	Uuh-Sonda et al. (2022)
Bosque tropical seco secundario	361.6 – 659.2	Costa Rica	Castro et al. (2018)*
Bosque seco	172	Argentina	García et al. (2017)
Bosque tropical seco	-207.51	India	Deb Burman et al. (2020)
Bosque tropical seco	473 – 567	India	Rodda et al. (2021)
Bosque tropical seco (Caatinga)	-468.1 – 282	Brazil	Silva et al. (2017) Souza et al. (2017)
Bosque tropical seco (Caatinga)	145 – 169	Brazil	Mendes et al. (2020)
Bosque de Lluvia maduro	-267.7 – 22.1	Brazil	Hutyra et al. (2007)
Bosque tropical seco maduro	-91.6	Mexico	Gonzalez Del Castillo et al. (2018) Delgado-Balbuena et al. (2019)
Bosque tropical seco maduro	-284.5 a -180.9	Mexico	Rojas-Robles et al. (2020)

*Los resultados se presentaron por estación

NEP: producción neta de ecosistemas

Los sitios con más de un año de observaciones se presentan en intervalos (valores negativos son pérdidas netas de carbono).

COMENTARIOS FINALES

Para una mejor comprensión de la dinámica del ciclo del carbono y del agua en el bosque tropical seco, es importante conocer la variación estacional e interanual de la productividad neta del ecosistema y sus componentes, y cómo estos responden a sus controles biofísicos. En el caso del BTS, la técnica de covarianza de vórtices se ofrece como una herramienta que permite la exploración de procesos funcionales en escalas de tiempo y espacio adecuadas para comprender procesos en cambio continuo. El BTS es un tipo de bosque de gran valor por su capacidad de aprovisionamiento de servicios ecosistémicos, sin embargo, es un ecosistema fragmentado y en constante cambio, por lo que es necesario tomar en cuenta la trayectoria de la sucesión ecológica para comprender mejor los flujos de carbono y agua en estos ecosistemas. Aunque los bosques tropicales secos son reconocidos por su contribución al ciclo del carbono, el nivel de incertidumbre en cuanto al potencial de secuestro de carbono es aún alto, ya que los BTS en diferentes regiones del planeta muestran diferencias importantes, las cuales dependen en gran medida del estado de sucesión de estos bosques. Por ejemplo, en una cronosecuencia de BTS en el noroeste de México, se encontró que sitios en estados de sucesión secundaria funcionaron como fuertes sumideros de carbono, ya que la producción neta del ecosistema fue positiva; mientras que, en el mismo periodo de tiempo, un bosque maduro funcionó como fuente neta de carbono a la atmósfera.

En términos de aportación científica, el monitoreo de flujos ecosistémicos en el bosque tropical seco destaca no solo por la amplia cobertura espacial de este ecosistema en México y el Neotrópico, sino por la importancia de los datos observados en un ecosistema estacional, utilizando un enfoque ecosistémico funcional a través de la técnica de covarianza de vórtices. Esta información es útil para mejorar los modelos de superficie que aluden al ciclo del carbono y del agua, para la implementación de planes de manejo de recursos hídricos y forestales, así como en la toma de decisiones para la conservación y restauración del bosque tropical seco.

REFERENCIAS

- Allen, K., Dupuy, J. M., Gei, M. G., Hulshof, C., Medvigy, D., Pizano, C., Salgado-Negret, B., Smith, C. M., Trierweiler, A., Van Bloem, S. J., Waring, B. G., Xu, X., & Powers, J. S., (2017). Will seasonally dry tropical forests be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes?. *Environmental Research Letters*, 12(2), 023001. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa5968>
- Álvarez-Yépez, J. C. (2020). Restoration ecology in the Anthropocene: Learning from responses of tropical forests to extreme disturbance events. *Restoration Ecology*, 28(2), 271-276. <https://doi.org/10.1111/rec.13117>
- Álvarez-Yépez, J. C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., & Lindquist, C. (2008). Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 256(3), 355-366. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.049>
- Álvarez-Yépez, J. C., Martínez-Yrizar, A., & Fredericksen, T. S. (2018). Special Issue: Resilience of tropical dry forests to extreme disturbance events. *Forest Ecology and Management*, 426, 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.067>
- Amiro, B. D., Barr, A. G., Black, T. A., & Iwashita, H. (2006). Carbon, energy and water fluxes at mature and disturbed forest sites, Saskatchewan, Canada. *Agricultural and Forest Meteorology*, 136(3-4), 237-251. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.11.012>
- Aubinet, M., Vesala, T., & Papale, D. (2012). *Eddy covariance: a practical guide to measurement and data analysis*. Springer Science – Business Media. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-2351-1>
- Baccini, A., Walker, W., Carvalho, L., Farina, M., Sulla-Menashe, D., & Houghton, R. A. (2017). Tropical forests are a net carbon source based on aboveground measurements of gain and loss. *Science*, 358(6360), 230-234. <https://doi.org/10.1126/science.aam5962>
- Baldocchi, D. D. (2003). Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: Past, present and future. *Global Change Biology*, 9(4), 479-492. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00629.x>
- Baldocchi, D. (2014). Measuring fluxes of trace gases and energy between ecosystems and the atmosphere—the state and future of the eddy covariance method. *Global change biology*, 20(12), 3600-3609. <https://doi.org/10.1111/gcb.12649>
- Baldocchi, D. D. (2020). How eddy covariance flux measurements have contributed to our understanding of Global Change Biology. *Global Change Biology*, 26(1), 242-260. <https://doi.org/10.1111/gcb.14807>
- Bazzaz, F. A. (1996). *Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press.



- Beer, C., Ciais, P., Reichstein, M., Baldocchi, D., Law, B. E., Papale, D., Soussana, J. F., Ammann, C., Buchmann, N., Frank, D., Gianelle, D., Janssens, I. A., Knohl, A., Köstner, B., Moors, E., Rouspard, O., Verbeeck, H., Vesala, T., Williams, C. A., & Wohlfahrt, G. (2009). Temporal and among-site variability of inherent water use efficiency at the ecosystem level. *Global Biogeochemical Cycles*, 23(2), 1-13. <https://doi.org/10.1029/2008GB003233>
- Biederman, J. A., Scott, R. L., Bell, T. W., Bowling, D. R., Dore, S., Garatuza-Payan, J., Kolb, T. E., Krishnan, P., Krofcheck, D., Litvak, M. E., Maurer, G. E., Meyers, T. P., Oechel, W. C., Papuga, S. A., Ponce-Campos, G. E., Rodriguez, J. C., Smith, W. K., Vargas, R., Watts, C. J., ..., Goulden, M. L. (2017). CO₂ exchange and evapotranspiration across dryland ecosystems of southwestern North America. *Global Change Biology*, 23(10), 4204–4221. <https://doi.org/10.1111/gcb.13686>
- Bojórquez, A., Álvarez-Yépez, J. C., Búrquez, A., & Martínez-Yrizar, A. (2019). Understanding and predicting frost-induced tropical tree mortality patterns. *Global Change Biology*, 25(11), 3817-3828. <https://doi.org/10.1111/gcb.14775>
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444-1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Brienen, R. J., Phillips, O. L., Feldpausch, T. R., Gloor, E., Baker, T. R., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo-Mendoza, A., Malhi, Y., Lewis, S. L., Vásquez-Martinez, R., Alexiades, M., Álvarez-Dávila, E., Alvarez-Loayza, P., Andrade, A., Aragão, L. E., Araujo-Murakami, A., Arets, E. J., Arroyo, L., ..., Zagt, R. J. (2015). Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature*, 519(7543), 344-348. <https://doi.org/10.1038/nature14283>
- Brogna, D., Vincke, C., Brostaux, Y., Soyeurt, H., Dufréne, M., & Dendoncker, N. (2017). How does forest cover impact water flows and ecosystem services? Insights from “real-life” catchments in Wallonia (Belgium). *Ecological Indicators*, 72, 675-685. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.08.011>
- Bullock, S. H., Mooney, H. A., & Medina, E. (1995). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press.
- Burba, G., & Anderson, D. (2010). Eddy Covariance Flux Measurements. *Ecological Applications*, 18(6), 1368-1378. <https://doi.org/10.1890/06-1336.1>
- Campo, J. (2016). Shift from ecosystem P to N limitation at precipitation gradient in tropical dry forests at Yucatan, Mexico. *Environmental Research Letters*, 11(9), 095006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/9/095006>
- Castro, S. M., Sanchez-Azofeifa, G. A., & Sato, H. (2018). Effect of drought on productivity in a Costa Rican tropical dry forest. *Environmental Research Letters*, 13, 045001. Retrieved from <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaacbc>
- Carey, E. V., Sala, A., Keane, R., & Callaway, R. M. (2001). Are old forest underestimated as global carbon sinks?. *Global Change Biology*, 7(4), 339-344. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00418.x>
- Carvalho-Santos, C., Honrado, J. P., & Hein, L. (2014). Hydrological services and the role of forests: Conceptualization and indicator-based analysis with an illustration at a regional scale. *Ecological Complexity*, 20, 69-80. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2014.09.001>
- Chapin, F. S., Woodwell, G. M., Randerson, J. T., Lovett, G. M., Rastetter, E. B., Baldocchi, D. D., Clark, D. A., Harmon, M. E., Schimel, D. S., Valentini, R., Wirth, C., Aber, J. D., Cole, J. J., Goulden, M. L., Harden, J. W., Heimann, M., Howarth, R. W., Matson, P. A., McGuire, A. D., Melillo, J. M., Mooney, H. A., ..., Schulze, E. D. (2006) Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods. *Ecosystems*, 9(7), 1041–1050. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0105-7>
- Chapin, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* (2a ed.). Springer.
- Chazdon, R. L., Broadbent, E. N., Rozendaal, D. M., Bongers, F., Zambrano, A. M., Aide, T. M., Balvanera, P., Becknell, J. M., Boukili, V., Brancalion, P. H., Craven, D., Almeida-Cortez, J. S., Cabral, G. A., de Jong, B., Denslow, J. S., Dent, D. H., DeWalt, S. J., Dupuy, J. M., Durán, S. M., ..., Poorter, L. (2016). Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances*, 2(5). E1501639. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>
- Collalti, A., Tjoelker, M. G., Hoch, G., Mäkelä, A., Guidolotti, G., Heskell, M., Petit, G., Ryan, M. G., Battipaglia, G., Matteucci, G., & Prentice, I. C. (2020). Plant respiration: controlled by photosynthesis or biomass?. *Global Change Biology*, 26(3), 1739-1753. <https://doi.org/10.1111/gcb.14857>
- Cotler, H., Durán, E., & Siebe, C. (2002). Historia Natural de Chamela. En F. A. Noguera, J. H. Vera Rivera, & A. N. Garcia Aldrede (Eds.), *Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio* (pp. 17–79). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Curtis, P. S., & Gough, C. M. (2018). Forest aging, disturbance and the carbon cycle. *New Phytologist*, 219(4), 1188-1193. <https://doi.org/10.1111/nph.15227>
- Deb Burman, P. K., Sarma, D., Chakraborty, S., Karipot, A., & Jain, A. K. (2020). The effect of Indian summer monsoon on the seasonal variation of carbon sequestration by a forest ecosystem over North-East India. *SN Applied Sciences*, 2(2), 1–16. <https://doi.org/10.1007/s42452-019-1934-x>

- Delgado-Balbuena, J., Yépez, E. A., Paz-Pellat, P., Ángeles-Pérez, G., Alvarado-Barrientos, M. S., Bullock, S. H., Castellanos, A. E., Arredondo, T., Figueroa-Espinoza, B., Garatuzo-Payán, J., González-del Castillo, E., González-Sosa, E., Maya-Delgado, Y., Rodríguez, J. C., Vargas, R., Vivoni, E. R., & Watts, C. J. (2019). Flujos Verticales de Carbono en Ecosistemas Terrestres. En F. Paz-Pellat, J. M. Hernández-Ayón, R. Sosa-Ávalos, & A. S. Velázquez-Rodríguez (Eds.), *Estado del ciclo del carbono: agenda azul y verde* (pp. 605-625). Programa Mexicano del Carbono.
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*. Island Press.
- Ellison, D., Morris, C. E., Locatelli, B., Sheil, D., Cohen, J., Murdiyarsa, D., Gutierrez, V., van Noordwijk, M., Creed, I. F., Pokorny, J., Gaveau, D., Spracklen, D. V., Bargañés-Tobella, A., Ilstedt, U., Teuling, A. J., Gebreyohannis-Gebrehiwot, S., Sands, D. C., Muys, B., Verbist, B., ..., Sullivan, C. A. (2017). Trees, forests and water: Cool insights for a hot world. *Global Environmental Change*, *43*, 51-61. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2017.01.002>
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO] (2006). *World agriculture: towards 2030/2050. Prospects for food, nutrition, agriculture and major commodity groups*. FAO, p.78.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K., (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, *309*(5734), 570-574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- García, A. G., Di Bella, C. M., Houspanossian, J., Magliano, P. N., Jobbágy, E. G., Posse, G., Fernández, R. J., & Noretto, M. D. (2017). Patterns and controls of carbon dioxide and water vapor fluxes in a dry forest of central Argentina. *Agricultural and Forest Meteorology*, *247*, 520-532. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.08.015>
- García-Oliva, F., & Jaramillo, V. J. (2011). Impacts of anthropogenic transformation of seasonally dry tropical forest on ecosystems biogeochemical processes. En R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally dry tropical forest. Ecology and conservation* (pp. 159-172). Island Publish. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7>
- Gentine, P., Green, J., Guerin, M., Humphrey, V., Seneviratne, S. I., Zhang, Y., & Zhou, S. (2019). Coupling between the terrestrial carbon and water cycles - a review. *Environmental Research Letters*, *14*(8), 083003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab22d6>
- Gonzalez del Castillo, E., Sanchez-Azofeifa, A., Paw U, K. T., Gamon, J. A., & Quesada, M. (2018). Integrating proximal broad-band vegetation indices and carbon fluxes to model gross primary productivity in a tropical dry forest. *Environmental Research Letters*, *13*(6). 065017. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aac3f0>
- Goulden, M. L., Mcmillan, A., Winston, G. C., Rocha, A. V., Manies, K. L., Harden, J. W., & Bond-Lamberty, B. P. (2010). Patterns of NPP, GPP, respiration, and NEP during boreal forest succession. *Global Change Biology*, *17*(2), 855-871. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02274.x>
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., & Fox, G. A. (2002). *The ecology of plants*. Sinauer Associates.
- Hamon, M. E., Bond-Lamberty, B., Tang, J., & Vargas, R. (2011). Heterotrophic respiration in disturbed forests: A review with examples from North America. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, *116*(G4), G00K04. <https://doi.org/10.1029/2010JG001495>
- Hutrya, L. R., Munger, J. W., Saleska, S. R., Gottlieb, E., Daube, B. C., Dunn, A. L., Amaral, D. F., Camargo, P. B. de, & Wofsy, S. C. (2007). Seasonal controls on the exchange of carbon and water in an Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *112*(3), 1-16. <https://doi.org/10.1029/2006JG000365>
- Jaramillo, V., García-Oliva, F., & Martínez-Yrizar, A. (2010). La selva seca y las perturbaciones antrópicas en un contexto funcional. En: G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel, & R. Dirzo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (pp. 235-250). Fondo de Cultura Económica - Conabio.
- Jaramillo, V. J., Martínez-Yrizar, A., & Sanford, R. L. (2011). Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. En R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally dry tropical forest. Ecology and conservation* (pp.109-128). Island Publish Co. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7>
- Jaramillo, V. J., & Sanford, R. L. (1995) Nutrient cycling in tropical deciduous forest. En S. H. Bullock, H. A. Mooney, & E. A. Medina (Eds.), *Season ally dry tropical forests* (pp. 347-361). Cambridge University Press.
- Keeling, R. F., Graven, H. D., Welp, L. R., Resplandy, L., Bi, J., Piper, S. C., Sun, Y., Bollenbacher, A., & Meijer, H. (2017). Atmospheric evidence for a global secular increase in carbon isotopic discrimination of land photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(39), 10361-10366. <https://doi.org/10.1073/pnas.1619240114>
- Keenan, T. F., & Williams, C. A. (2018). The terrestrial carbon sink. *Annual Review of Environment and Resources*, *43*, 219-243. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102017-030204>



- Kira, T., & Shidei, T. (1967) Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Japanese Journal of Ecology*, 17(2), 70-87. https://doi.org/10.18960/seitai.17.2_70
- Lasky, J. R., Uriarte, M., & Muscarella, R. (2016). Synchrony, compensatory dynamics, and the functional trait basis of phenological diversity in a tropical dry forest tree community: Effects of rainfall seasonality. *Environmental Research Letters*, 11(11), 115003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/11/115003>
- Lavergne, A., Graven, H., De Kauwe, M. G., Keenan, T. F., Medlyn, B. E., & Prentice, I. C. (2019). Observed and modelled historical trends in the water use efficiency of plants and ecosystems. *Global Change Biology*, 25(7), 2242-2257. <https://doi.org/10.1111/gcb.14634>
- Lele, S. (2009). Watershed services of tropical forests: from hydrology to economic valuation to integrated analysis. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 1(2), 148-155. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2009.10.007>
- Le Quéré, C. L., Andrew, R. M., Friedlingstein, P., Sitch, S., Pongratz, J., Manning, A. C., Korsbakken, J. I., Peters, G. P., Canadell, J. G., Jackson, B. R., Boden, T. A., Tans, P. P., Andrews, A., Arora, V. K., Bakker, D. C., Barbero, L., Becker, M., Betts, R. A., Bopp, L., ..., Zhu, D., (2018). Global carbon budget 2017. *Earth System Science Data*, 10(1), 405-448. <https://doi.org/10.5194/essd-10-405-2018>
- Lewis, S. L., Edwards, D. P., & Galbraith, D. (2015). Increasing human dominance of tropical forests. *Science*, 349(6250), 827-832. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9932>
- Lewis, S. L., Lloyd, J., Sitch, S., Mitchard, E. T., & Laurance, W. F. (2009). Changing Ecology of Tropical Forests: Evidence and Drivers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 529-549. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173345>
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. T., & Pennington, R. T. (2011). Neotropical seasonally dry forests: Diversity, endemism, and biogeography of woody plants. En R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally dry tropical forest, Ecology and conservation* (pp. 3-21). Island Publish Co. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7>
- de Lucia, E. H., Drake, J. E., Thomas, R. B., & Gonzalez-Meler, M. (2007). Forest carbon use efficiency: Is respiration a constant fraction of gross primary production?. *Global Change Biology*, 13(6), 1157-1167. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01365.x>
- Luyssaert, S., Inglima, I., Jung, M., Richardson, A. D., Reichstein, M., Papale, D., Piao, S. L., Schulze, E. D., Wingate, L., Matteucci, G., Aragao, L., Aubinet, M., Beer, C., Bernhofer, C., Black, K. G., Bonal, D., Bonnefond, J. M., Chambers, J., Ciais, P., ..., Janssens, I. A. (2007). CO2 balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, 13(12), 2509-2537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x>
- Luyssaert, S., Schulze, E. D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B. E., Ciais, P., Grace, J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455(7210), 213-215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>
- Maass, M., & Burgos, A. (2011). Water Dynamics at the Ecosystem Level. En R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & G. Ceballos (Eds.), *Seasonally dry tropical forest. Ecology and conservation* (pp. 141-156). Island Publish Co. <https://doi.org/10.5822/978-1-61091-021-7>
- Martínez-Yrizar, A., Álvarez-Sánchez, J., & Maass, M. (2017). Análisis y perspectivas del estudio de los ecosistemas terrestres de México: dinámica hidrológica y flujos de nitrógeno y fósforo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 27-41. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.008>
- Martínez-Yrizar, A., Jaramillo, V. J., Maass, M., Búrquez, A., Parker, G., Álvarez-Yépiz, J. C., Araiza, S., Verduzco, A., & Sarukhán, J. (2018). Resilience of tropical dry forest productivity to two hurricanes of different intensity in western Mexico. *Forest Ecology and Management*, 426, 53-60. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.024>
- Martínez-Yrizar, A., & Sarukhán, J. (1990). Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology*, 6(4), 433-444. <https://doi.org/10.1017/s0266467400004831>
- Marín-Spiotta, E., & Sharma, S. (2013). Carbon storage in successional and plantation forest soils: a tropical analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 22(1), 105-117. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00788.x>
- McDowell, N. G., Allen, C. D., Anderson-Teixeira, K., Aukema, B. H., Bond-Lamberty, B., Chini, L., Clark, J. S., Dietze, M., Grossiord, C., Hanbury-Brown, A., Hurtt, G. C., Jackson, R. B., Johnson, D. J., Kueppers, L., Lichstein, J. W., Ogle, K., Poulter, B., Pugh, T. A., Seidl, R., ..., Xu, C., (2020). Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, 368, 6494. <https://doi.org/10.1126/science.aaz9463>
- Mendes, K. R., Campos, S., da Silva, L. L., Mutti, P. R., Ferreira, R. R., Medeiros, S. S., Perez-Marin, A. M., Marques, T. V., Ramos, T. M., de Lima Vieira, M. M., Oliveira, C. P., Gonçalves, W. A., Costa, G. B., Antonio, A. C., Menezes, R. S., Bezerra, B. G., & Santos e Silva, C. M. (2020). Seasonal variation in net ecosystem CO2 exchange of a Brazilian seasonally dry tropical forest.

- Scientific Reports*, 10(1), 9454. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66415-w>
- Meroni, M., Rossini, M., Guanter, L., Alonso, L., Rascher, U., Colombo, R., & Moreno, J. (2009). Remote sensing of solar-induced chlorophyll fluorescence: Review of methods and applications. *Remote Sensing of Environment*, 113(10), 2037-2051. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2009.05.003>
- Mitchard, E. T. (2018). The tropical forest carbon cycle and climate change. *Nature*, 559(7715), 527-534. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0300-2>
- Monson, R., & Baldocchi, D. (2014). *Terrestrial biosphere-atmosphere fluxes*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139629218>
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1), 67-88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>
- Novick, K. A., Ficklin, D. L., Stoy, P. C., Williams, C. A., Bohrer, G., Oishi, A. C., Papuga, S. A., Blanken, P. D., Noormets, A., Sulman, B. N., Scott, R. L., Wang, L., & Phillips, R. P. (2016). The increasing importance of atmospheric demand for ecosystem water and carbon fluxes. *Nature Climate Change*, 6(11), 1023-1027. <https://doi.org/10.1038/nclimate3114>
- Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164(3877), 262-270. <https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Ortiz-Reyes, A. D., Valdez-Lazalde, J. R., Angeles-Perez, G., los Santos-Posadas, D., Héctor, M., Schneider, L., ..., Peduzzi, A. (2019). LiDAR data transects a sampling strategy to estimate aboveground biomass in forest areas. *Madera y Bosques*, 25(3), e2531872. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2531872>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 333(6045), 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Phillips, O. L., & Jackson, R. B. (2013). The structure, distribution, and biomass of the world's forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 593-622. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914>
- Peñuelas, J., Ciais, P., Canadell, J. G., Janssens, I. A., Fernández-Martínez, M., Carnicer, J., Obersteiner, M., Pios, S., Vautard, R., & Sardans, J. (2017). Shifting from a fertilization-dominated to a warming-dominated period. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1438-1445. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0274-8>
- Pennington, R. T., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273. <https://www.jstor.org/stable/2656258>
- Perez-Ruiz, E. R., Garatuzza-Payan, J., Watts, C. J., Rodriguez, J. C., Yopez, E. A., & Scott, R. L. (2010). Carbon dioxide and water vapour exchange in a tropical dry forest as influenced by the North American Monsoon System (NAMS). *Journal of Arid Environments*, 74(5), 556-563. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.09.029>
- Portillo-Quintero, C. A., & Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143(1), 144-155. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.020>
- Powers, J. S., & Marín-Spiotta, E. (2017). Ecosystem processes and biogeochemical cycles in secondary tropical forest succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 497-519. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944>
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Anorve, M., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espiritu-Santo, M. M., Fagundes, M., Fernandes, G. W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Patricia, L., Morellato, C., Powers, J. S., Neves, F. S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R., & Sanchez-Montoya, G. (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 1014-1024. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.023>
- Quijas, S., Boit, A., Thonicke, K., Murray-Tortarolo, G., Mwampamba, T., Skutsch, M., Simoes, M., Ascarrunz, N., Peña-Claros, M., Jones, L., Arets, E., Jaramillo, V. J., Lazos, E., Toledo, M., Martorano, L. G., Ferraz, R., & Balvanera, P. (2019). Modelling carbon stock and carbon sequestration ecosystem services for policy design: a comprehensive approach using a dynamic vegetation model. *Ecosystems and People*, 15(1), 42-60. <https://doi.org/10.1080/26395908.2018.1542413>
- Reichstein, M., Bahn, M., Ciais, P., Frank, D., Mahecha, M. D., Seneviratne, S. I., Zscheischler, J., Beer, C., Buchmann, N., Frank, D. C., Papale, D., Rammig, A., Smith, P., Thonicke, K., Van Der Velde, M., Vicca, S., Walz, A., & Wattenbach, M. (2013). Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, 500(7462), 287-295. <https://doi.org/10.1038/nature12350>
- Reichstein, M., & Carvalhais, N. (2019). Aspects of forest biomass in the earth system: its role and major unknowns. *Surveys in Geophysics*, 40(4), 693-707. <https://doi.org/10.1007/s10712-019-09551-x>
- Robles-Morua, A., Che, D., Mayer, A. S., & Vivoni, E. R. (2015). Hydrologic assessment of proposed reservoirs in the Sonora



- River Basin, Mexico, under historical and future climate scenarios. *Hydrological Sciences Journal*, 60(1), 50-66.
- Rodda, S. R., Thumaty, K. C., Praveen, M. S., Jha, C. S., & Dadhwal, V. K. (2021). Multi-year eddy covariance measurements of net ecosystem exchange in tropical dry deciduous forest of India. *Agricultural and Forest Meteorology*, 301-302. 108351. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108351>
- Rojas-Robles, N. E., Garatuza-Payán, J., Álvarez-Yépez, J. C., Sánchez-Mejía, Z. M., Vargas, R., & Yépez, E. A. (2020). Environmental controls on carbon and water fluxes in an old-growth tropical dry forest. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, e2020JG005666. <https://doi.org/10.1029/2020JG005666>
- Ryan, M. G., Binkley, D., & Fownes, J. H. (1997). Age-related decline in forest productivity: Pattern and process. *Advances in Ecological Research*, 27, 213-262. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60009-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60009-4)
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E., Fajardo, L., Gamon, J. A. & Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests1. *Biotropica*, 37(4) 477-485. <https://doi.org/10.1046/j.0950-091x.2001.00153.x-i1>
- Santini, N. S., Villarruel-Arroyo, A., Adame, M. F., Lovelock, C. E., Nolan, R. H., Gálvez-Reyes, N., González, E. J., Olivares-Resendiz, B., Mastretta-Yanes, A., & Piñero, D. (2020). Organic carbon stocks of Mexican montane habitats: variation among vegetation types and land-use. *Frontiers in Environmental Science*, 8, 581476. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2020.581476>
- Schimel, D., Stephens, B. B., & Fisher, J. B. (2015). Effect of increasing CO2 on the terrestrial carbon cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(2), 436-441. <https://doi.org/10.1073/pnas.1407302112>
- Schimel, D. et al. (2019). Flux towers in the sky: global ecology from space. *New Phytologist*, 224(2), 570-584. <https://doi.org/10.1111/nph.15934>
- Silva, P. F., Lima, J. R. de S., Antonino, A. C. D., Souza, R., de Souza, E. S., Silva, J. R. I., & Alves, E. M. (2017). Seasonal patterns of carbon dioxide, water and energy fluxes over the Caatinga and grassland in the semi-arid region of Brazil. *Journal of Arid Environments*, 147, 71-82. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2017.09.003>
- Souza, L. S. B. de, Moura, M. S. B. de, Sediyaama, G. C., & Silva, T. G. F. da. (2017). Carbon exchange in a caatinga area during an unusually drought year. *Agrometeoros*, 25(1), 37-45. <http://dx.doi.org/10.31062/agrom.v25i1.26265>
- Tang, J., Luysaert, S., Richardson, A. D., Kutsch, W., & Janssens, I. A. (2014). Steeper declines in forest photosynthesis than respiration explain age-driven decreases in forest growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(24), 8856-8860. <https://doi.org/10.1073/pnas.1320761111>
- Tarin-Terrazas, T., Alvarado-Barrientos, S., Cueva-Rodríguez, A., Hinojo-Hinojo, C., González del Castillo, E., Sánchez-Mejía, Z., Villarreal-Rodríguez, S., & Yépez-González, E. A. (2020) MexFlux: sinergias para diseñar, evaluar e informar soluciones climáticas naturales. *Elementos para Políticas Públicas*, 4(2), 99-118.
- Tarin, T., Yépez, E. A., Garatuza-Payan, J., Rodríguez, J. C., Méndez-Barroso, L. A., Watts, C. J., & Vivoni, E. R. (2020). Evapotranspiration flux partitioning at a multi-species shrubland with stable isotopes of soil, plant and atmosphere waterpools. *Atmósfera*, 33(4), 319-335. <https://doi.org/10.20937/ATM.52710>
- Townsend, A. R., Cleveland, C. C., Houlton, B. Z., Alden, C. B., & White, J. W. (2011). Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(1), 9-17. <https://doi.org/10.1890/100047>
- Uuh-Sonda, J. M., Figueroa-Espinoza, B., Gutiérrez-Jurado, H. A., & Méndez-Barroso, L. A. (2022). Ecosystem productivity and evapotranspiration dynamics of a seasonally dry tropical forest of the Yucatan Peninsula. *Journal of Geophysical Research, Biogeosciences*, 127(1), e2019JG005629. <https://doi.org/10.1029/2019JG005629>
- Villarreal, S., Guevara, M., Alcaraz-Segura, D., & Vargas, R. (2019). Optimizing an Environmental Observatory Network Design Using Publicly Available Data. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 124(7), 1812-1826. <https://doi.org/10.1029/2018JG004714>
- Vargas, R., Allen, M. F., & Allen, E. B. (2008). Biomass and carbon accumulation in a fire chronosequence of a seasonally dry tropical forest. *Global Change Biology*, 14(1), 109-124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01462.x>
- Vargas, R., Yépez, E. A., Andrade, J. L., Ángeles, G., Arredondo, T., Castellanos, A., Delgado, J., Garatuza-Payan, J., González del Castillo, E., Oechel, W., Sánchez-Azofeifa, A., Velasco, E., Vivoni, E., & Watts, C. (2013). Progress and opportunities for monitoring greenhouse gases fluxes in Mexican ecosystems: the MexFlux network. *Atmósfera*, 26(3), 325-336.
- Verduzco, V. S., Garatuza-Payán, J., Yépez, E. A., Watts, C. J., Rodríguez, J. C., Robles-Morua, A., & Vivoni, E. R. (2015). Variations of net ecosystem production due to seasonal precipitation differences in a tropical dry forest of northwest Mexico. *Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(10), 2081-2094. <https://doi.org/10.1002/2015JG003119>

- Wang, S., Zhang, Y., Ju, W., Chen, J. M., & Ciais, P. (2020). Recent global decline of CO₂ fertilization effects on vegetation photosynthesis. *Science*, 370(6522), 1295-1300. <https://doi.org/10.1126/science.abb7772>
- Waring, R. H., Landsberg, J., & Williams, M. (1998) Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production?. *Tree Physiology*, 18(2), 129-134. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.2.129>
- White, P.S., & Pickett, T. A. (1985). Natural disturbances and patch dynamics, En S. T. A. Pickett, & P. S. White (Eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (pp. 3-13). Academic Press.
- Yepez, E. A., Scott, R. L., Cable, W. L., & Williams, D. G. (2007). Intra-seasonal variation in water and carbon dioxide flux components in a semiarid riparian woodland. *Ecosystems*, 10(7), 1100-1115. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9079-y>
- Yoda, K. (1967). Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand III. Community respiration. *Nature and Life in Southeast Asia*, 5, 83-148.
- Yuan, W., Zheng, Y., Piao, S., Ciais, P., Lombardozzi, D., Wang, Y., Youngryel, R., Chen, G., Dong, W., Hu, Z., Jain, A. K., Jiang, C., Kato, E., Li, S., Lienert, S., Liu, S., Nabel, J., Qin, Z., Quine, T., ..., Yang, S. (2019). Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. *Science Advances*, 5(8), eaax1396. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax1396>
- Zhu, K. (2020). Understanding forest dynamics by integrating age and environmental change. *New Phytologist*, 228(6), 1728-1733. <https://doi.org/10.1111/nph.16412>

Manuscrito recibido el 07 de mayo de 2021

Aceptado el 01 de septiembre de 2022

Publicado el 26 de abril de 2023

Este documento se debe citar como:

Rojas-Robles, N. E., Yépez, E. A., Álvarez-Yépez, J. C., Sánchez-Mejía, Z. M., Garatuza-Payan, J., Rivera, M. A. (2023). Producción neta del ecosistema durante la sucesión ecológica secundaria: lecciones desde el bosque tropical seco. *Madera y Bosques*, 29(1), e2912368. <https://doi.org/10.21829/myb.2023.2912368>



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercialCompartirIgual 4.0 Internacional.