



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Flujo de CO₂ del suelo en una selva mediana
subcaducifolia de Yucatán, México**

Tesis que presenta

Fernando Arellano Martín

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2017

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.

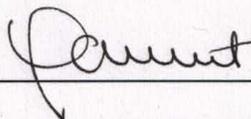
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado: **Flujo de CO₂ del suelo en una selva mediana subcaducifolia de Yucatán, México** fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección del Dr. José Luis Andrade Torres, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,



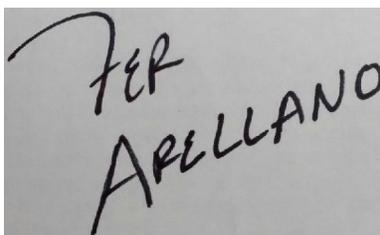
Dr. Manuel Martínez Estévez

Director de Docencia

Mérida, Yucatán, México, 7 de abril de 2017

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de materiales y métodos experimentales, los resultados y discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que en razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, éstos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

A photograph of a handwritten signature in black ink on a light-colored surface. The signature consists of the word "FER" on the top line and "ARELLANO" on the bottom line, both written in a cursive, slanted style.

Firma: _____

Nombre: Fernando Arellano Martín

AGRADECIMIENTOS

A mis asesores, los Dres. José Luis Andrade, Juan Manuel Dupuy y Rodrigo Vargas, por sus invaluable consejos y su paciencia

Al Ing. Roberth Us, por su inestimable apoyo en el trabajo de campo y por hacer de las mediciones una experiencia siempre divertida

A J. Luis Simá Gómez, M. Alfredo Chi Meneses, Martín Leopoldo Cachón Cardeña, Jorge Liberato Lavadores Góngora y Eduardo Chávez Sahagún por su valioso apoyo ocasional en el trabajo de campo

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca número 338187

Al proyecto México-Noruega por proveer el equipo y el material necesario para efectuar este proyecto

Al Servicio Forestal de los Estados Unidos de América (U. S. Forest Service) por brindar el financiamiento para la elaboración de este proyecto y por permitirme participar en el *Soil study tour 2015*

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C., por brindarme la oportunidad de realizar el posgrado y por la beca de movilidad para la estancia sobre física de suelos

A Kaxil Kiuic A. C., por permitirme realizar el trabajo al interior de la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic

A la M. C. Vanesa Maldonado y al Dr. Craig Wayson por brindarme los primeros consejos en la estimación del flujo de CO₂ del suelo

Al M. C. Juan Pablo Caamal y al Biol. Gonzalo Sánchez por asesorarme durante la elección del diseño de muestreo más adecuado

Al Dr. José A. Cueto por recibirme durante la estancia sobre física de suelos y por las enseñanzas que recibí durante ella

Al M. C. David Burgos por ayudarme con las mediciones del contenido total de C en el suelo

A los Dres. Javer O. Mijangos Cortés y René Garruña Hernández por su revisión y atinados comentarios del borrador de tesis.

A mis compañeros del grupo de fisiología ecológica y del cubículo de estudiantes por hacer mi experiencia en CICY mucho más amena

DEDICATORIA

A mi padre celestial, tú eres lo único que me mantiene en pie cuando nada más puede hacerlo. Este fue uno de los retos que a lo largo de la vida desafiarán mis capacidades, «pero tú aumentarás mis fuerzas como las del búfalo» (Salmos 92:10).

A mis padres, Amparo y Fernando, y mis hermanos, Raúl y Ana Patricia, porque ustedes vivieron este proceso a mi lado. Gracias por ser uno de los motivos para que siempre me supere.

A mi novia, María Fernanda, no estuviste durante todo el proceso, pero desde que llegaste la p de mi vida es < 0.05 .

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, forma parte del proyecto titulado «Reducción de gases de efecto invernadero y mejoramiento del manejo forestal en México», y se realizó bajo la dirección del Dr. José Luis Andrade Torres.

ÍNDICE

ÍNDICE	i
ÍNDICE DE FIGURAS.....	i
ÍNDICE DE CUADROS.....	v
RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
I INTRODUCCIÓN.....	5
1.1 ANTECEDENTES	9
1.1.1 Cambio climático, dinámica del C en los ecosistemas terrestres y flujo de CO ₂ del suelo.....	9
1.1.2 Bosques tropicales secos, ciclo global del C y flujo de CO ₂ del suelo.....	12
1.1.3 Estimación del flujo de CO ₂ del suelo con cámaras de sistema cerrado	18
1.1.4 Fuentes de CO ₂ en el suelo	27
1.1.5 Efectos de la temperatura y la humedad en el suelo sobre la respiración, la descomposición y sus repercusiones sobre el flujo de CO ₂ del suelo	29
1.1.6 Efecto de la topografía sobre el flujo de CO ₂ del suelo	35
1.1.7 Variación temporal del flujo de CO ₂ del suelo	36
1.2 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	41
1.3 HIPÓTESIS	42
1.4 OBJETIVO GENERAL.....	43
1.4.1 Objetivos específicos.....	43

II	MATERIALES Y MÉTODOS	45
2.1	SITIO DE ESTUDIO.....	45
2.2	MEDICIONES MENSUALES Y ESTACIONALES DEL FLUJO DE CO ₂ , TEMPERATURA Y HUMEDAD EN EL SUELO	47
2.3	MEDICIONES DEL FLUJO DE CO ₂ DEL SUELO A ESCALA DE 24 HORAS	52
2.4	CONTENIDO DE C TOTAL EN EL SUELO	52
2.5	MICROCLIMA	53
2.6	ANÁLISIS Y REPRESENTACIÓN GRÁFICA DE LOS DATOS.....	53
III	RESULTADOS.....	57
3.1	MICROCLIMA	57
3.2	FLUJO DE CO ₂ , TEMPERATURA Y HUMEDAD EN EL SUELO POR MES, TEMPORADA Y AÑO	60
3.3	RELACIÓN DEL FLUJO DE CO ₂ DEL SUELO CON LA TEMPERATURA Y LA HUMEDAD EN EL SUELO	63
3.4	FLUJO DE CO ₂ DEL SUELO POR CONDICIÓN TOPOGRÁFICA	68
3.5	FLUJO DE CO ₂ DEL SUELO, TEMPERATURA Y HUMEDAD EN EL SUELO A ESCALA DE 24 HORAS	70
IV	DISCUSIÓN.....	75
4.1	FLUJO DE CO ₂ DEL SUELO POR MES, TEMPORADA Y AÑO.....	75
4.2	FLUJO DE CO ₂ DEL SUELO, TEMPERATURA Y HUMEDAD EN EL SUELO	79
4.3	FLUJO DE CO ₂ DEL SUELO POR CONDICIÓN TOPOGRÁFICA	82
4.4	FLUJO DE CO ₂ DEL SUELO Y TEMPERATURA EN EL SUELO A ESCALA DE 24 HORAS ...	85

V	CONCLUSIONES.....	91
VI	LIMITACIONES, PERSPECTIVAS Y SUGERENCIAS.....	93
	BIBLIOGRAFÍA.....	99

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Cámara de sistema cerrado estático para la medición de emisiones de gases de efecto invernadero en el suelo de un manglar mediante el método del cromatógrafo. Nótese que la cámara fue elaborada a partir de una cubeta. Cortesía Rodrigo González Valencia..... 20
- Figura 2.** LI-8100A (LI-COR, Lincoln, Nebraska), un sistema comercial de cámara manual cerrada dinámica. Puede apreciarse la urna que contiene el analizador de gases (A) al que se conecta la cámara (B). 22
- Figura 3.** Cámara automática de sistema cerrado dinámico (LI-8100A, LI-COR, Lincoln, Nebraska), puede apreciarse la urna que contiene el analizador de gases (A) y la base (B) que contiene un anillo de PVC para delimitar el punto de medición. Cortesía Lucía Miceli. 24
- Figura 4.** Relación entre la temperatura y la respiración; modificado de Atkin y Tjoelker (2003). 30
- Figura 5.** Relación de la humedad en el suelo con la respiración de raíces y microorganismos; modificado de Luo y Zhou (2006). 33
- Figura 6.** Ubicación de la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic en la Península de Yucatán. El recuadro negro delimita el área de 3 x 3 km dentro de la cual fueron establecidos los conglomerados por el Proyecto México-Noruega. Tomado de Caamal-Sosa *et al.* (2014). 46
- Figura 7.** Conglomerado tipo INFyS; modificado de Caamal-Sosa *et al.* (2014)..... 48
- Figura 8.** Anillo de PVC insertado en uno de los sitios de muestreo, instalado un mes previo a las mediciones del flujo de CO₂ del suelo. 50
- Figura 9.** Sondas utilizadas para la medición de la humedad en el suelo, como contenido volumétrico de agua en el suelo (izquierda), y la temperatura en el suelo (derecha) 51
- Figura 10.** Flujo de CO₂ del suelo (círculos negros), contenido volumétrico de agua en el

suelo a 0.1 (círculos azules) y 0.3 m de profundidad (línea azul continua), y precipitación (barras) en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic desde el 7 de noviembre 2014 hasta el 25 de febrero 2016. Círculos abiertos corresponden a mediciones preliminares y círculos cerrados a mediciones durante el período de estudio..... 58

Figura 11. Temperatura del aire y en el suelo a 0.15 y 0.1 m (cuadros y círculos negros) de profundidad desde el 7 de noviembre 2014 hasta el 25 de febrero 2016 en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic. La línea horizontal indica la temperatura promedio del aire durante ese período. Cuadros corresponden a mediciones preliminares y círculos a mediciones durante el período de estudio..... 59

Figura 12. Flujo fotónico fotosintético arriba del dosel desde el 7 de noviembre 2014 hasta el 25 de febrero 2016 en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic; la línea horizontal indica el flujo fotónico fotosintético promedio durante ese período 60

Figura 13. Flujo de CO₂ del suelo por temporada, las líneas del centro indican la mediana y letras diferentes denotan diferencia estadística significativa ($p < 0.05$) 61

Figura 14. Flujo de CO₂ del suelo en función del contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad durante la temporada de sequía (marzo-mayo 2015)..... 64

Figura 15. Flujo de CO₂ del suelo en función del contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad durante la temporada de lluvias (septiembre 2014 y junio-octubre 2015) 65

Figura 16. Flujo de CO₂ del suelo en función de la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad durante la temporada de nortes (noviembre 2014-enero 2015, noviembre-diciembre 2015 y febrero 2016) 66

Figura 17. Flujo de CO₂ del suelo en función del contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad durante la temporada de nortes (noviembre 2014-enero 2015 y noviembre 2015-febrero 2016) 66

Figura 18. Flujo de CO₂ del suelo contra temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad de todas las mediciones realizadas en el sitio de estudio (septiembre 2014-febrero 2016). No se obtuvieron datos durante octubre 2014, febrero 2015 y enero 2016. 67

Figura 19. Flujo de CO₂ del suelo en función del contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad de todas las mediciones realizadas en el sitio de estudio (septiembre 2014-febrero 2016). No se realizaron mediciones durante octubre 2014, febrero 2015 y enero 2016..... 68

Figura 20. Promedio \pm desviación estándar de la temperatura (°C) y el contenido volumétrico de agua en el suelo (m³ H₂O m⁻³) a 0.1 m de profundidad desde marzo 2015 hasta febrero 2016 en bordes de lomas (símbolos cerrados) y áreas planas alejadas de lomas (símbolos abiertos). Durante enero, el sensor para medir la temperatura en el suelo sufrió un daño y no se registró esa variable..... 70

Figura 21. Flujo de CO₂ del suelo (círculos) y temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad (triángulos invertidos) por hora del 12 al 13 de mayo 2015. Líneas horizontales indican promedios de flujo de CO₂ y temperatura en el suelo durante el ciclo de 24 horas..... 71

Figura 22. Flujo de CO₂ del suelo (círculos) y temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad (triángulos invertidos) por hora del 21 al 22 de septiembre (A) y del 15 al 16 de octubre 2015 (B). Líneas horizontales indican promedios de flujo de CO₂ del suelo y temperatura en el suelo durante los ciclos de 24 horas. 72

Figura 23. Flujo de CO₂ del suelo (círculos) y temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad (triángulos invertidos) por hora del 17 al 18 de noviembre 2015 (A), del 14 al 15 de diciembre 2015 (B) y del 22 al 23 de febrero 2016 (C). Líneas horizontales indican promedios de flujo de CO₂ del suelo y temperatura en el suelo durante los ciclos de 24 horas. 73

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Flujo fotónico fotosintético arriba del dosel, temperatura del aire, temperatura en el suelo (promedio \pm desviación estándar) a 0.15 m de profundidad y precipitación del 1 de marzo 2015 al 25 de febrero 2016 en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic.....	57
Cuadro 2. Flujo de CO ₂ del suelo, temperatura y contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad durante las fechas en las que se realizaron campañas de medición	62
Cuadro 3. Modelos de regresión lineal por temporada y anual para el flujo de CO ₂ del suelo en función de la humedad en el suelo o la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad.....	63
Cuadro 4. Flujo de CO ₂ del suelo (promedio \pm desviación estándar, n = 24) en bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas.....	69

«Todo lo que respira alabe a JAH.

Aleluya» (Salmos 150:6 RV60)

RESUMEN

El potencial del suelo como sumidero de dióxido de carbono (CO₂) atmosférico ha despertado un gran interés por su principal salida de carbono: el flujo de CO₂ del suelo. El flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales está influenciado por la temperatura, la humedad en el suelo y la topografía. La temperatura es considerada causante de que el flujo de CO₂ del suelo cambie en el curso de 24 horas y la humedad de que lo haga a través de las estaciones. La topografía influye sobre el flujo de CO₂ del suelo debido a que la escorrentía eleva la cantidad de agua y nutrientes en partes de baja altitud. En este trabajo, se estimó el flujo de CO₂ del suelo a través del año, su relación con la temperatura y la humedad en el suelo, su diferencia entre suelos de bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas, y sus cambios en el curso de 24 horas en un bosque tropical seco de la península de Yucatán (20° 01' 07"-20° 09' 36" N, 89° 35' 59"-89° 23' 31" W). Ese bosque se caracterizó por una topografía alternante entre lomas y áreas planas, y por la presencia de una estación de transición, conocida como temporada de nortes, entre las típicas estaciones de sequía y lluvias. Al interior del bosque se establecieron 24 puntos de medición en los que se registró el flujo de CO₂ del suelo, la temperatura y la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad durante dos o tres días cada mes por un período de 12 meses. El flujo promedio de CO₂ del suelo fue 4.0 ± 2.2 (desviación estándar) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; y durante la estación de transición el flujo promedio de CO₂ del suelo fue parecido al promedio anual e intermedio respecto al promedio en las temporadas de sequía y lluvias (nortes: 4.1 ± 0.9 ; lluvias: 5.3 ± 1.2 ; sequía: $1.5 \pm 0.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $p < 0.05$). El flujo de CO₂ del suelo aumentó linealmente cuando la temperatura lo hizo únicamente en la temporada de nortes ($R^2 = 0.19$, $p < 0.05$). Por el contrario, el flujo de CO₂ del suelo aumentó linealmente cuando incrementó la humedad en el suelo y ésta explicó el 45 % de la variación del flujo de CO₂ del suelo durante el período de estudio. Los bordes de lomas presentaron un mayor flujo de CO₂ del suelo que áreas alejadas de lomas en marzo, junio, julio, septiembre y noviembre ($p < 0.05$). La variación del flujo de CO₂ a escala de 24 horas fue menos importante que su variación espacial. Puesto que las estaciones de transición son comunes en bosques tropicales, debe explorarse el flujo de CO₂ del suelo durante estaciones de transición en otros bosques tropicales.

ABSTRACT

The potential of the soil as an atmospheric carbon dioxide sink (CO_2) has caused a great interest for the main source of CO_2 from soil: soil CO_2 efflux. The soil CO_2 efflux in tropical forests increases when soil temperature and moisture increases. Soil temperature is the main factor responsible for the soil CO_2 changes during 24 hours periods, and soil moisture is responsible of its changes among seasons. Topography also influences on soil CO_2 efflux but in an indirect way: rainwater transports nutrients from high to low areas. In this study, the soil CO_2 efflux through year was estimated, as well as its association with soil temperature and moisture, its difference between soils of borders of hills and soils in flat areas far from hills, and its variation during 24 h periods in a tropical dry forest of the Yucatan Peninsula ($20^\circ 01' 07''$ - $20^\circ 09' 36''$ N, $89^\circ 35' 59''$ - $89^\circ 23' 31''$ W). This forest is characterized by a topography structured by hills and flat areas, and by the presence of a transition season, locally known as “nortes season”, between the dry and wet seasons. Inside the forest 24 measurement points were established, and soil CO_2 efflux, soil temperature and moisture were recorded in them during two or three days per month for a twelve-month period. Mean soil CO_2 efflux was 4.0 ± 2.2 (SD) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; during the transition season, mean soil CO_2 efflux was similar to the annual mean and intermediate between the means of the dry and wet seasons (nortes: 4.1 ± 0.9 ; wet: 5.3 ± 1.2 ; dry: 1.5 ± 0.4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $p < 0.05$). The soil CO_2 efflux increased linearly when soil temperature increased only in the nortes season ($R^2 = 0.19$, $p < 0.05$). On the contrary, in all seasons the soil CO_2 efflux increased linearly when soil moisture increased. During the study period, soil moisture explained 45% of the spatio-temporal variation of soil CO_2 efflux. Borders of hills had a greater soil CO_2 efflux than areas far from hills in March, June, July, September and November ($p < 0.05$). The daily variation of soil CO_2 efflux was less important than its spatial variation. Because the transition seasons are a common feature in many tropical forests, it must be explored the soil CO_2 efflux during transition seasons in other tropical forests.

I INTRODUCCIÓN

A raíz de la revolución industrial, el consumo de combustibles fósiles y la deforestación han acrecentado en la atmósfera la concentración de gases de efecto invernadero (Dai *et al.*, 2014; Mutuo *et al.*, 2005). Los gases de efecto invernadero retienen el calor en la Tierra al ser “opacos” para la radiación infrarroja emitida por la superficie del planeta (Garduño, 2004). En consecuencia, mientras mayor sea la concentración atmosférica de gases de efecto invernadero, mayor será la temperatura planetaria. La temperatura planetaria es el gran “motor” climático y cualquier ascenso o disminución en ella cambiará el clima. Si el clima cambia, la presente civilización humana y las especies que hoy habitan el planeta enfrentarán amenazas de gravedad incierta. Por tanto, urge reducir la cantidad de gases de efecto invernadero que se emite a la atmósfera, así como reducir su actual concentración en ella.

El dióxido de carbono (CO₂) es el principal gas de efecto invernadero y su concentración atmosférica puede disminuirse mediante sistemas naturales que extraigan y retengan CO₂ de la atmósfera; esto es, sumideros de carbono (C). Un sumidero potencial de C son los suelos porque contienen el triple de C que la atmósfera, el C que contienen puede permanecer en ellos durante milenios y el 10 % del CO₂ atmosférico pasa por los suelos cada año (Stockmann *et al.*, 2013; Trumbore, 2000; Raich y Potter, 1995). Por consiguiente, en las últimas décadas se ha observado un notable interés científico por el estudio de los suelos con miras a emplearlos en la mitigación del cambio climático ocasionado por la concentración atmosférica de CO₂ y otros gases de efecto invernadero (McBratney *et al.*, 2014; Bardgett *et al.*, 2009).

Conocer si el suelo realmente puede disminuir la concentración atmosférica de CO₂, precisa estudiar tanto las entradas como las salidas de C en el suelo. Al suelo, el C ingresa como materia orgánica, procedente en su mayoría de la vegetación, y sale del

suelo en forma de CO₂ (Maier *et al.*, 2011). El CO₂ en el suelo es generado principalmente por la respiración radical y la descomposición de materia orgánica (Ryan y Law, 2005). Por consiguiente, la concentración de CO₂ en el suelo puede ser 30 veces superior a la de la atmósfera (Lambers *et al.*, 2008). Tan colosal gradiente de concentración provoca que el CO₂ se difunda desde la superficie del suelo hacia la atmósfera (Hashimoto *et al.*, 2004). Esa difusión es, por lo general, conocida como “respiración del suelo”, pero también se denomina “evolución de CO₂ del suelo” o *flujo de CO₂ del suelo* (Raich y Schlesinger, 1992). El flujo de CO₂ del suelo es la principal salida de C del suelo (Parkin y Kaspar, 2003)

El flujo de CO₂ del suelo también es la principal pérdida de C de los ecosistemas terrestres (Leon *et al.*, 2014). Los ecosistemas terrestres difieren en su flujo de CO₂ del suelo (Yu *et al.*, 2011). Verbigracia, el flujo de CO₂ del suelo en pastizales, desiertos, humedales y zonas de cultivo es menor que en bosques (Raich y Schlesinger, 1992). En bosques templados, el flujo de CO₂ del suelo ha sido más estudiado que en bosques tropicales, a pesar de que el flujo de CO₂ del suelo en éstos es mayor que en aquellos (de Gerenyu *et al.*, 2011; Raich y Schlesinger, 1992).

En bosques tropicales, como en todos los ecosistemas terrestres, el flujo de CO₂ del suelo varía en el espacio y en el tiempo (Song *et al.*, 2013; Kosugi *et al.*, 2007; Luo y Zhou, 2006). La variación espacial y la temporal del flujo de CO₂ del suelo no son independientes, sino que los patrones de variación espacial del flujo de CO₂ del suelo cambian a través del tiempo (Song *et al.*, 2013; Kosugi *et al.*, 2007). Es decir, el flujo de CO₂ del suelo varía espacio-temporalmente y en bosques tropicales su variación se ha atribuido a diferencias en el tamaño de los árboles (Bréchet *et al.*, 2011; Katayama *et al.*, 2009), la biomasa microbiana (Bae *et al.*, 2013) y radical (Adachi *et al.*, 2006), la cantidad de mantillo (Zimmermann *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2004), el tipo de suelo (Schwendenmann *et al.*, 2003), la cantidad de materia orgánica en el suelo (Epron *et al.*, 2006a), la concentración de C (Leff *et al.*, 2012), nitrógeno (Kosugi *et al.*, 2007) y fósforo (Wood *et al.*, 2016; Cleveland y Townsend, 2006), y la temperatura y la humedad en el suelo.

La temperatura y la humedad en el suelo son consideradas las principales causantes de la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo (Maier *et al.*, 2011). Cuando la temperatura y la humedad en el suelo son bajas, su aumento eleva el flujo de CO₂ del suelo hasta un máximo, donde se dice que el flujo de CO₂ del suelo se sitúa en su temperatura y humedad óptimas; más allá de ese máximo, los subsecuentes aumentos disminuyen el flujo de CO₂ del suelo (Luo y Zhou, 2006). El flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales se cree que varía espacio-temporalmente sobre todo por los cambios de la humedad en el suelo a través del año (Katayama *et al.*, 2009; Kosugi *et al.*, 2007). Por el contrario, la influencia de la temperatura sobre el flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales, por lo general, se limita a los cambios en el curso de 24 horas (Hanpattanakit *et al.*, 2015). Con todo, en la mayoría de los casos, la humedad y la temperatura en el suelo juntas sólo explican el 60 % de la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales (Satakhun *et al.*, 2013; Vargas y Allen, 2008a).

Otro factor de gran importancia para la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales es la topografía. En topografías con áreas altas y áreas bajas, el agua fluye desde las áreas altas a las bajas y en su flujo arrastra consigo nutrientes (Chen *et al.*, 2011). Así, el flujo de CO₂ del suelo en áreas bajas puede ser, bien menor, por contener demasiada agua, bien mayor, por contener más nutrientes, que el suelo en las partes altas (de Gerenyu *et al.*, 2011; Takahashi *et al.*, 2011; Chambers *et al.*, 2004).

Por otra parte, el flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales húmedos ha sido mucho más estudiado que en bosques tropicales secos (Jaramillo *et al.*, 2011; Meir y Pennington, 2011; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). Esto es lamentable por cinco motivos. Primero, el 40 % de los bosques tropicales son secos (Kume *et al.*, 2013; Murphy y Lugo, 1995). Segundo, los bosques tropicales secos son el tipo de bosques que sufre la mayor deforestación (Hansen *et al.*, 2013; Harris *et al.*, 2012; Miles *et al.*, 2006). Tercero, los bosques tropicales secos brindan numerosos recursos naturales y servicios ecosistémicos a la humanidad (Balvanera *et al.*, 2011). Cuarto, los bosques tropicales secos albergan

una flora distintiva y diferente de la encontrada en bosques tropicales húmedos (Banda *et al.*, 2016; Pennington *et al.*, 2009). Quinto, los suelos de los bosques tropicales secos tienen un gran potencial como sumideros de C, ya que los bosques tropicales secos asignan una mayor proporción de su productividad primaria neta al suelo que los bosques tropicales húmedos (Mooney, 2011; Mooney *et al.*, 1995). Por tanto, el flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales secos debe ser más estudiado.

El estudio del flujo de CO₂ del suelo es especialmente importante para la península de Yucatán, pues ella alberga el 5 % de los bosques tropicales secos de América (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). Además, se ha observado que el 80 % del C presente en bosques tropicales secos de la península de Yucatán se sitúa en el suelo (Geoghegan *et al.*, 2010). Con lo anterior en mente, en el presente estudio se estimó el flujo de CO₂ del suelo en un bosque tropical seco de la península de Yucatán. Ese bosque tropical se caracteriza por una topografía alternante entre lomas y áreas planas; los suelos en las lomas son más ricos en nutrientes que los suelos en las áreas planas (Dupuy *et al.*, 2012). Ese bosque tropical seco también presenta una temporada de transición, localmente conocida como “temporada de nortes”, entre las temporadas de lluvias y sequía. Así, se evaluó i) si el flujo de CO₂ del suelo durante la temporada de nortes era intermedio respecto a las temporadas de sequía y lluvias; ii) cuál era la relación del flujo de CO₂ del suelo con la temperatura y la humedad en el suelo; iii) si en bordes de lomas el flujo de CO₂ del suelo era mayor que en áreas planas alejadas de lomas, porque los bordes de lomas reciban nutrientes desde las lomas a través de la escorrentía; y iv) la variación del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas.

1.1 Antecedentes

1.1.1 Cambio climático, dinámica del C en los ecosistemas terrestres y flujo de CO₂ del suelo

Desde la Revolución Industrial, la quema de combustibles fósiles y la deforestación han incrementado notablemente la concentración de gases de efecto invernadero en la atmósfera (Dai *et al.*, 2014; Mutuo *et al.*, 2005). En la atmósfera, los gases de efecto invernadero retienen la radiación infrarroja emitida por la superficie del planeta y así permiten que la temperatura de la Tierra sea favorable para la vida (Garduño, 2004). La temperatura del planeta asciende, por tanto, ante el incremento de la concentración atmosférica gases de efecto invernadero (Dai *et al.*, 2014). Y al ascender la temperatura planetaria, los regímenes de temperatura y precipitación se modifican; o en otras palabras, el clima cambia (Trumbore, 2000). De este modo, es posible constatar cómo las actividades humanas son capaces de modificar el ambiente de la Tierra (Zhang *et al.*, 2006).

El problema del cambio climático está estrechamente vinculado al ciclo del C, ya que el principal gas de efecto invernadero emitido por las actividades humanas es el CO₂, que también es la principal forma en que el C circula través del planeta (Smith y Smith, 2007). Por consiguiente, se han realizado grandes esfuerzos por estudiar la dinámica del CO₂ en el planeta y su relación con el cambio climático.

Buena parte de esos esfuerzos se enfoca en desentrañar los procesos tras el intercambio de CO₂ entre la atmósfera y los ecosistemas terrestres, especialmente los bosques. Los bosques intercambian CO₂ con la atmósfera a través de la fotosíntesis y la respiración (Smith y Smith, 2007). La fotosíntesis total de un bosque o cualquier otro ecosistema —también llamada productividad primaria bruta (GPP por sus siglas en

inglés)— absorbe CO₂ de la atmósfera y, por tanto, es una entrada de C hacia el bosque (Chapin III *et al.*, 2009). Por el contrario, la respiración ecosistémica libera CO₂ hacia la atmósfera y, por ende, es una pérdida de C (Chapin III *et al.*, 2006). Otras pérdidas de C ocurren cuando disturbios como los incendios o la deforestación afectan un ecosistema (Chapin III *et al.*, 2009). Así pues, la fotosíntesis y la respiración son los procesos naturales más importantes por los que el C, en forma de CO₂, es intercambiado por los ecosistemas y la atmósfera.

El intercambio neto de CO₂ entre un ecosistema y la atmósfera es expresado mediante los términos *sumidero* y *fuentes* de C. Un sumidero de C es aquel ecosistema cuyas ganancias de C exceden a sus pérdidas; en caso contrario, —las pérdidas exceden a las ganancias— el ecosistema es una fuente de C (Pardos, 2010). El papel de un ecosistema como fuente o sumidero de C es aproximado mediante la comparación de su productividad primaria bruta y su respiración ecosistémica. Esa comparación es denominada productividad neta del ecosistema (NEP por sus siglas en inglés) (Ryan y Law, 2005). La productividad neta del ecosistema, si bien tiene cierta utilidad, no es una aproximación precisa del intercambio de C entre el ecosistema y la atmósfera, pues en ese intercambio participan otros flujos además de la fotosíntesis y la respiración (Chapin III *et al.*, 2009). En realidad, la permuta de C entre los ecosistemas y la atmósfera es expresada más acertadamente por el intercambio neto del ecosistema (NEE por sus siglas en inglés), que es un balance de las pérdidas y ganancias de C en la interfase ecosistema-atmósfera (dosel en el caso de los bosques) (Kurc y Small, 2007; Chapin III *et al.*, 2006). En la interfase ecosistema-atmósfera, la concentración atmosférica de CO₂ disminuye o aumenta; si disminuye, el intercambio neto del ecosistema es negativo, mientras que si aumenta, el intercambio neto del ecosistema es positivo (Chapin III *et al.*, 2006). Un intercambio neto del ecosistema negativo significa que el ecosistema es un sumidero de C y uno positivo equivale a que el ecosistema es una fuente de C (Chapin III *et al.*, 2009; Kurc y Small, 2007).

Ahora, un ecosistema no sólo debe extraer C de la atmósfera, sino también

retenerlo por períodos largos para ser un sumidero efectivo de C (Trumbore, 2000). El C, dependiendo de su destino tras ser asimilado por la fotosíntesis, puede permanecer en el ecosistema por distintos períodos. Por ejemplo, el C asignado a azúcares para las raíces permanece en el ecosistema por horas, el asignado a la producción foliar, por meses a años, el asignado a biomasa leñosa, desde meses hasta siglos y el asignado al suelo puede conservarse incluso por milenios (Giardina *et al.*, 2014; Trumbore, 2000). Además, el suelo contiene tres veces más C que la atmósfera y alrededor del 10 % del CO₂ atmosférico pasa por los suelos del mundo cada año (Stockmann *et al.*, 2013; Raich y Potter, 1995). Por tanto, la gran cantidad de C que contiene, su interacción con la atmósfera y su capacidad para retener el C por mucho tiempo confieren al suelo un gran potencial como sumidero de C.

Al tener un gran potencial como sumidero de C, existe un gran interés científico por manejar el suelo para mitigar el cambio climático (McBratney *et al.*, 2014; Bardgett *et al.*, 2009). El cambio climático, empero, podría poner en riesgo que el suelo sea un sumidero de C: el ascenso de la temperatura podría causar que el suelo libere gran parte del C que contiene, y devenga en una fuente de C (Schlesinger y Andrews, 2000). Ello agravaría el problema del cambio climático, aunque todavía se desconoce si ante el cambio climático el suelo será una fuente o un sumidero de C en el futuro (Johnston *et al.*, 2004). El futuro papel del suelo como fuente o sumidero de C depende de cuál de los flujos de C del suelo dominará, las ganancias o las pérdidas (Maier *et al.*, 2011; Subke *et al.*, 2006). Así, es necesario estudiar tanto las ganancias como las pérdidas de C del suelo para conocer el potencial real del suelo en la mitigación del cambio climático.

Las ganancias de C del suelo proceden, en su gran mayoría, de la vegetación encima de él y las pérdidas de C se deben a procesos ocurridos en el suelo mismo (Maier *et al.*, 2011). En el suelo, la respiración aeróbica de las raíces y los microorganismos produce grandes cantidades de CO₂, pero pequeñas cantidades también pueden ser generadas por procesos anaeróbicos y abióticos (Kuzyakov, 2006; Luo y Zhou, 2006). Independientemente del proceso que lo produjo, el CO₂ se desplaza hacia la superficie del

suelo, donde se difunde hacia la atmósfera (Hashimoto *et al.*, 2004). Esa difusión se denomina flujo de CO₂ del suelo (Luo y Zhou, 2006; Raich y Schlesinger, 1992). El flujo de CO₂ del suelo es la principal pérdida de C, en forma de CO₂, del suelo (Maier *et al.*, 2011; Parkin y Kaspar, 2003).

El flujo de CO₂ del suelo también es la principal pérdida de C de los ecosistemas terrestres y un participante activo del ciclo global del C (Leon *et al.*, 2014; Bréchet *et al.*, 2011; Ruehr *et al.*, 2010; Raich *et al.*, 2002). En efecto, el flujo de CO₂ del suelo aporta la mayoría del CO₂ a la respiración ecosistémica, lo que lo convierte en el segundo flujo de C más importante de los ecosistemas terrestres (el primero es la fotosíntesis) (Ohashi *et al.*, 2007; Ryan y Law, 2005; Davidson *et al.*, 2002). Por consiguiente, la circulación y el balance del C en los ecosistemas terrestres se debe principalmente a la diferencia entre la productividad primaria bruta y el flujo de CO₂ del suelo (Wang *et al.*, 2014; Adachi *et al.*, 2009; Zimmermann *et al.*, 2009; Ohashi *et al.*, 2007; Pumpanen *et al.*, 2004). Además, a nivel mundial el flujo de CO₂ del suelo es equivalente a la cantidad de CO₂ emitida a la atmósfera por los océanos del planeta: la estimación más reciente sugiere que el flujo de CO₂ del suelo emite 94.4 Pg C año⁻¹ a la atmósfera, mientras que el océano emite 92 Pg C año⁻² (Chen *et al.*, 2013; Schlesinger y Bernhardt, 2013). Así, por diversas razones — desde la comprensión de las interacciones biosfera terrestre-atmósfera hasta la cuantificación del balance de C de un ecosistema—, el flujo de CO₂ del suelo es un flujo importante que amerita atención (Davidson *et al.*, 2002).

1.1.2 Bosques tropicales secos, ciclo global del C y flujo de CO₂ del suelo

Los bosques tropicales dominan el intercambio de CO₂ entre la biosfera terrestre y la atmósfera, y, por lo tanto, tienen una gran relevancia para el ciclo global del C (Cleveland y Townsend, 2006; Schwendenmann *et al.*, 2003). Verbigracia, los bosques tropicales contienen aproximadamente el 40 % del C almacenado en la vegetación global y son responsables del 50 % de la productividad primaria bruta terrestre (Kume *et al.*,

2013). Asimismo, los bosques tropicales se encuentran entre los ecosistemas con mayor flujo de CO₂ del suelo (Chen *et al.*, 2013; Schlesinger y Andrews, 2000; Raich y Potter, 1995; Raich y Schlesinger, 1992). Efectivamente, entre 1980-1994 el 30 % del flujo global de CO₂ del suelo provino de bosques tropicales y subtropicales perennifolios de hoja ancha (Raich *et al.*, 2002). Así, incluso un pequeño cambio en la circulación del C en los bosques tropicales repercutirá en el ciclo global del C (Bae *et al.*, 2013; Ohashi *et al.*, 2007).

Los cambios en la circulación del C en bosques tropicales podrían causar que éstos sean ya sumideros, ya fuentes de C. A la fecha se ha postulado que los bosques tropicales son sumideros de C porque las ganancias de C, por la productividad primaria bruta, exceden a sus pérdidas, por la respiración ecosistémica —cuyo principal componente es el flujo de CO₂ del suelo—, la deforestación, los incendios y la herbivoría (Kosugi *et al.*, 2007). Desafortunadamente, los bosques tropicales también sufren altas tasas de deforestación (Hansen *et al.*, 2013; Harris *et al.*, 2012; Pan *et al.*, 2011; Ohashi *et al.*, 2007). Si esas tasas de deforestación crecen o continúan, o si las futuras condiciones climáticas no son favorables para la productividad primaria bruta de los bosques tropicales; éstos podrían dejar de ser un sumidero de C y convertirse en una fuente de C. Por ello, aún es incierto afirmar si en este momento y en el futuro los bosques tropicales son fuentes o sumideros de C (Itoh *et al.*, 2012; Sayer y Tanner, 2010).

Ahora bien, el término “bosque tropical” evoca la imagen de un bosque tropical húmedo, ya que los bosques tropicales húmedos son el tipo de bosque tropical más popular y estudiado (Dirzo *et al.*, 2011; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). Sin embargo, existen otros tipos de bosques tropicales, como el bosque tropical nuboso y el bosque tropical seco (Dirzo *et al.*, 2011). Si se pretende alcanzar una comprensión cabal del intercambio de CO₂ entre los bosques tropicales y la atmósfera, es necesario estudiar el movimiento del C en cada tipo de bosque tropical, pues dependiendo del tipo la circulación del C es distinta (Dai *et al.*, 2014; Hashimoto *et al.*, 2004).

Los bosques tropicales secos son un grupo heterogéneo de bosques cuya principal similitud son características climáticas: temperatura media anual de al menos 25 °C, precipitación media anual menor que 2,000 mm y la presencia anual de tres o más meses cuya precipitación mensual es menor a 100 mm (Meir y Pennington, 2011; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005; Murphy y Lugo, 1995). La escasez de agua durante cierta época del año ocasiona que las especies arbóreas presentes en los bosques tropicales secos exhiban múltiples estrategias para lidiar con el estrés hídrico (Dirzo *et al.*, 2011; Mooney *et al.*, 1995). De esas estrategias, la más conspicua es la caducidad de las hojas y, por eso, la presencia de una gran cantidad de especies caducifolias es considerada otra característica de los bosques tropicales secos, aunque éstos también albergan especies cuasi-perennifolias y perennifolias (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005; Mooney *et al.*, 1995). Además, el amplio rango de regímenes de precipitación —basta con que sea menor a 2,000 mm anuales— ocasiona que, dependiendo de la cantidad de precipitación y la duración de la época lluviosa, los bosques tropicales secos difieran en su estructura (altura del dosel, biomasa total) (Mooney *et al.*, 1995). La estructura de los bosques tropicales secos también puede diferir incluso bajo un mismo régimen de precipitación si los bosques tropicales secos ocurren en distintos tipos de suelos (Murphy y Lugo, 1995). En conclusión, aunque comparten ciertas similitudes climáticas, éstas exhiben un rango amplio y ocasionan que los bosques tropicales secos sean de estructura muy diversa.

Los bosques tropicales secos y los bosques tropicales húmedos difieren en su dinámica de C (Dai *et al.*, 2014). Mientras los bosques tropicales húmedos realizan fotosíntesis casi todo el año, los bosques tropicales secos tienen una fotosíntesis restringida durante la época seca del año, pues gran parte de, si no todos, sus árboles carece de hojas durante ella (Giraldo y Holbrook, 2011; Jaramillo *et al.*, 2011). También durante la época seca el flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales disminuye porque, aun cuando se produce gran cantidad de mantillo, la escasez de agua reduce la biomasa radical y limita la descomposición de la materia orgánica en el suelo (Brunner *et al.*, 2015; Takahashi *et al.*, 2011; Adachi *et al.*, 2009; Xuluc-Tolosa *et al.*, 2003; Mooney *et al.*, 1995). Como resultado, la circulación del C y prácticamente todos los procesos en los bosques tropicales secos están estrechamente vinculados a la disponibilidad de agua y la

productividad primaria neta de los bosques tropicales secos —11-13 Mg ha⁻¹ año⁻¹— es menor que la de los bosques tropicales húmedos (20 Mg ha⁻¹ año⁻¹) (Balvanera *et al.*, 2011; Maas y Burgos, 2011; Meir y Pennington, 2011; Mooney, 2011; Mooney *et al.*, 1995; Wittaker, 1975 citado por Smith y Smith, 2007).

Aunque tienen menor productividad primaria neta que los bosques tropicales húmedos, la biomasa de los bosques tropicales secos es considerable y buena parte de ella es subterránea (rango de biomasa de los bosques tropicales secos: <98-320 Mg ha⁻¹) (Murphy y Lugo, 1995). Ello se debe a que, ante la escasez de agua, las especies arbóreas en los bosques tropicales secos asignan el 40 % de su productividad primaria neta a las raíces (Mooney, 2011; Mooney *et al.*, 1995). Esa asignación permite que grandes cantidades de C se almacenen en el suelo en forma de raíces (Johnston *et al.*, 2004). Por tanto, los bosques tropicales secos son importantes almacenes de C tanto en su biomasa aérea como en sus suelos (Balvanera *et al.*, 2011).

Lamentablemente, a la fecha el C contenido en la biomasa de los bosques tropicales secos está siendo liberado por la deforestación y los incendios. De esos disturbios el más importante es la deforestación, ya que los bosques tropicales secos son el tipo de bosques que sufre la mayor pérdida de su extensión (Hansen *et al.*, 2013; Miles *et al.*, 2006). Por ejemplo, en América, dependiendo de la región, se pierde anualmente entre 2 al 4.56 % de la extensión actual de los bosques tropicales secos (Sánchez-Azofeifa y Portillo-Quintero, 2011). En consecuencia, sólo resta el 44 % de la extensión original de los bosques tropicales secos de América (Dirzo *et al.*, 2011; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). La pérdida de su extensión disminuye la cantidad de CO₂ que los bosques tropicales secos extraen de la atmósfera por su fotosíntesis y libera el C contenido en su biomasa aérea (rango de la biomasa aérea en bosques tropicales secos: 35-140 Mg ha⁻¹) (Balvanera *et al.*, 2011). Aunado a ello, los bosques tropicales secos son muy proclives a los incendios, que también liberan el C contenido en la biomasa aérea y parte del C contenido en el suelo (Sánchez-Azofeifa y Portillo-Quintero, 2011). Por tanto, la deforestación y los incendios emiten a la atmósfera, como CO₂, grandes cantidades de

C contenidas en la biomasa aérea y parte del C contenido en los suelos de los bosques tropicales secos.

Los bosques tropicales secos también son importantes porque constituyen alrededor del 40 % de los bosques tropicales y porque albergan una flora distintiva (Banda *et al.*, 2016; Meir y Pennington, 2011; Kume *et al.*, 2013; Miles *et al.*, 2006; Murphy y Lugo, 1995). La flora de los bosques tropicales secos contiene abundantes endemismos debido al patrón de distribución de estos bosques (Pennington *et al.*, 2009). La distribución de los bosques tropicales secos, aunque amplia a nivel mundial, no es continúa, sino en forma de parches de distinto tamaño; esa distribución es especialmente evidente en el continente americano, que alberga el 67 % de los bosques tropicales secos del mundo (Banda *et al.*, 2016; Linares-Palomino *et al.*, 2011; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). En América, los parches de bosques tropicales secos son contiguos a otros tipos de vegetación como bosques tropicales húmedos y sabanas, pero las especies de estos ecosistemas no son capaces de colonizar los bosques tropicales secos y, por tanto, comparten pocas especies con ellos (Pennington *et al.*, 2009; Murphy y Lugo, 1995). Adicionalmente, la distancia que existe entre los distintos parches de bosques tropicales secos dificulta que las especies de un parche puedan colonizar otro, y, de esa manera, la flora de cada parche puede ser particular (Banda *et al.*, 2016).

La riqueza de especies de los bosques tropicales secos no se limita a la flora, sino que también comprende a la fauna. Se estima que la fauna del suelo en bosques tropicales secos podría ser más diversa que la de los bosques tropicales húmedos (Wall *et al.*, 2011). Asimismo, la riqueza de aves y mamíferos es mayor en bosques tropicales secos que en bosques tropicales húmedos (Murphy y Lugo, 1995). De suerte que los bosques tropicales secos constituyen un tesoro biológico muy importante (Mooney, 2011).

Un enorme número de las especies presentes en los bosques tropicales secos son usadas como alimento, fibras, ceras, medicinas, bebidas, material de construcción o para

artesanías por sociedades humanas establecidas en las inmediaciones de prácticamente todos los bosques tropicales secos (Banda *et al.*, 2016; Mooney, 2011) Los bosques tropicales secos también suministran beneficios indirectos a las sociedades de sus inmediaciones y del mundo: fertilidad del suelo, agua pura, protección contra la erosión, regulación climática, disminución de la concentración atmosférica de CO₂, protección contra eventos meteorológicos extremos como huracanes, refugios para polinizadores y controladores de plagas, entre otros (Balvanera *et al.*, 2011). Por si eso fuera poco, los bosques tropicales secos poseen valor estético, cultural y espiritual, y proveen oportunidades para el turismo y el ecoturismo (Balvanera *et al.*, 2011). Tristemente, el enorme valor de los bosques tropicales secos rara vez es tomado en cuenta porque son percibidos como “vegetación inútil”; consecuentemente, son remplazados por el crecimiento de la mancha urbana o para establecer zonas agrícolas o ganaderas, que provean los beneficios derivados de esas actividades (Balvanera *et al.*, 2011; Sánchez-Azofeifa y Portillo-Quintero, 2011). Los beneficios derivados de la conservación del bosque, no obstante, pueden exceder a los provistos por la agricultura y la ganadería (Mooney, 2011). Así pues, establecer un mercado que valore los beneficios que los bosques tropicales secos proveen por el simple hecho de existir e involucrar a los habitantes de sus inmediaciones en dicho mercado impulsará enormemente la conservación de los bosques tropicales secos (Meir y Pennington, 2011; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005).

Actualmente, los bosques tropicales secos están muy amenazados por el cambio climático, lo que, junto a las razones expuestas anteriormente —gran extensión, importancia para el ciclo global de C, potencial para mitigar la concentración atmosférica de CO₂, alarmante tasa de pérdida, alta cantidad de endemismos, beneficios que proveen a la humanidad y lo poco que se sabe sobre ellos—; urge a realizar más investigación científica en bosques tropicales secos (Miles *et al.*, 2006). Esa debe ser una prioridad para México, pues alberga el 38 % de los bosques tropicales secos de América, entre los que los bosques tropicales secos mexicanos ocupan el tercer lugar en riqueza de especies vegetales y el 60% de esas especies presentes en bosques tropicales secos mexicanos son endémicas (Dirzo *et al.*, 2011; Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010).

Una región mexicana de particular interés es la península de Yucatán, ya que contiene uno de los pocos parches de bosque tropical seco que no se sitúan cerca del Océano Pacífico y los bosques tropicales secos de esa región son constantemente perturbados por incendios (Linares-Palomino *et al.*, 2011; Vargas *et al.*, 2009). Finalmente, el flujo de CO₂ del suelo es uno de los temas prioritarios a investigar debido a que se sabe muy poco al respecto en bosques tropicales secos a pesar de estar directamente relacionado al potencial de sus suelos para almacenar C (Jaramillo *et al.*, 2011; Meir y Pennington, 2011; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005).

1.1.3 Estimación del flujo de CO₂ del suelo con cámaras de sistema cerrado

Una de las causas tras la limitada comprensión del flujo de CO₂ del suelo es la falta de consenso respecto a los métodos para su medición (Rustad *et al.*, 2000). Actualmente, son tres los métodos más usados para medir el flujo de CO₂ del suelo: i) cámaras de sistema cerrado, estático (*non-steady-state-non-through-flow-chamber*) o dinámico (*non-steady-state-through-flow-chamber*), ii) cámaras de sistema abierto (*steady-state-through-flow-chamber*) y iii) método del gradiente (Bradford y Ryan, 2008; Pumpanen *et al.*, 2004).

Las cámaras de sistema abierto y el método del gradiente no serán comentados en detalle, por ser menos empleados que las cámaras de sistema cerrado. A decir verdad, las cámaras de sistema abierto producen las estimaciones más precisas del flujo de CO₂ del suelo (Pumpanen *et al.*, 2004) aunque son aparatosas y su resolución espacial y temporal es limitada (Bradford y Ryan, 2008). El método del gradiente, por su parte, posee una resolución temporal fina y permite conocer la distribución del CO₂ en el perfil del suelo, mas su resolución espacial es muy limitada (Bradford y Ryan, 2008; Vargas y Allen, 2008a). Para una revisión detallada de las cámaras de sistema abierto y el método del gradiente se recomienda consultar a Bradford y Ryan (2008), y a Luo y Zhou (2006).

Las cámaras de sistema cerrado reciben su nombre debido a que se basan en colocar un recipiente (cámara) encima del suelo para aislar de la atmósfera el aire proveniente del suelo (Bradford y Ryan, 2008). El flujo de CO₂ del suelo puede ser estimado de dos formas distintas, dependiendo del tipo de sistema cerrado: dinámico o estático.

En los sistemas cerrados *estáticos*, se colocan químicos dentro de la cámara, para absorber el CO₂ procedente del suelo (Ryan y Law, 2005). Los absorbentes pueden ser soluciones alcalinas o *soda lime* (una mezcla de hidróxido de sodio [NaOH] e hidróxido de potasio [KOH], compuestos que reaccionan con el CO₂ para formar carbonatos) (de Gerenyu *et al.*, 2011; Luo y Zhou, 2006). Cuando se usa una solución alcalina, la absorción de CO₂ procedente del suelo se estima titulando la solución y comparándola con un estándar; mientras que cuando se usa *soda lime*, se estima por el cambio de peso de la *soda lime* (Luo y Zhou, 2006). Posteriormente, el flujo de CO₂ del suelo se estima al dividir la cantidad de CO₂ absorbido entre el área cubierta por la cámara y el lapso que la cámara estuvo sobre el suelo (Luo y Zhou, 2006). Las mediciones realizadas con cámaras de sistema cerrado estático son sencillas: las cámaras pueden ser hechas con materiales económicos y comunes, y los absorbentes pueden ser analizados fuera del sitio de estudio (Luo y Zhou, 2006).

El *método del cromatógrafo* es una variante de las cámaras cerradas estáticas. Este método emplea cámaras colocadas en el sitio de estudio al momento de realizar las mediciones o cámaras con una tapa movable (Itoh *et al.*, 2012; Luo y Zhou, 2006). En ambos casos, las cámaras empleadas en este método deben contar con una válvula que permita extraer el aire dentro de ellas (Itoh *et al.*, 2012). Al momento de realizar la medición la cámara se sella, y con una jeringa se toman muestras del aire en su interior a distintos intervalos para estimar el aumento de la concentración de CO₂ (Figura 1) (Luo y Zhou, 2006). Las muestras son después llevadas laboratorio y se determina la concentración de CO₂ en la muestra por medio de un analizador de gases, o se determinan todos los gases presentes en la muestra mediante un cromatógrafo (de

Gerenyu *et al.*, 2011; Luo y Zhou, 2006). Posteriormente, el flujo gaseoso se estima mediante una regresión lineal de la concentración del gas contra el tiempo transcurrido (Itoh *et al.*, 2012). En última instancia, el método del cromatógrafo tiene la ventaja de permitir la medición de otros gases de efecto invernadero (Luo y Zhou, 2006); de hecho, Ishizuka *et al.* (2005) e Itoh *et al.* (2012) utilizaron este método para estudiar los flujos de gases de efecto invernadero en suelos de bosques tropicales.



Figura 1. Cámara de sistema cerrado estático para la medición de emisiones de gases de efecto invernadero en el suelo de un manglar mediante el método del cromatógrafo. Nótese que la cámara fue elaborada a partir de una cubeta. Cortesía Rodrigo González Valencia.

Por otra parte, la mayoría de los sistemas cerrados cuenta con un mecanismo para mezclar el aire al interior de la cámara —por ello reciben el nombre de sistemas *dinámicos*— y un analizador de gases, que permite medir la concentración de CO₂ al interior de la cámara (Ryan y Law, 2005; Parkin y Kaspar, 2003). Al estar conectados a un analizador de gases, los sistemas dinámicos presentan dos ventajas: 1) las mediciones pueden realizarse en intervalos cortos (menores a cinco min) y 2) durante el intervalo de

medición permiten monitorizar de forma continua el incremento de la concentración de CO₂ dentro de la cámara, incremento que se divide entre el área cubierta por la cámara para estimar el flujo de CO₂ del suelo (Zanchi *et al.*, 2012; Davidson *et al.*, 2002). Puesto que las cámaras de sistema cerrado dinámico están comercialmente disponibles o pueden ser “hechas en casa” y permiten mediciones rápidas, son la forma más común de medir el flujo de CO₂ del suelo (Bradford y Ryan, 2008).

La mayoría de los estudios sobre el flujo de CO₂ del suelo emplean cámaras de sistema cerrado dinámico manuales (Figura 2), pero también existen cámaras automáticas (Figura 3) (LI-COR, 2012; Luo y Zhou, 2006). Las cámaras manuales permiten una mayor resolución espacial, puesto que, tras realizar una medición en un punto, la cámara puede ser trasladada a otro punto para realizar mediciones en él (Savage y Davidson, 2003). De modo que con las cámaras manuales es posible contar con un gran número de puntos de medición, pero se desconoce que ocurre en cada uno de ellos horas, días o semanas más tarde. Por tanto, las mediciones manuales esporádicas del flujo de CO₂ del suelo no representan de forma precisa los patrones diarios y estacionales del flujo de CO₂ del suelo, ya que pasan por alto varios días del año, los flujos nocturnos, cambios de la fenología vegetal y eventos casuales como pulsos de precipitación (Vargas *et al.*, 2011).

Utilizar las mediciones del flujo de CO₂ realizadas a escalas temporales cortas para estimar el flujo acumulativo de CO₂ del suelo (como el flujo de todo un día) requiere conocer los sesgos, como diferencias de temperatura, relacionados con la hora a la que se realizan las mediciones esporádicas (Parkin y Kaspar, 2003). Las cámaras automáticas (Figura 3) permiten realizar mediciones continuas a distintos lapsos en un mismo punto (Vargas *et al.*, 2011) o, si se cuenta con presupuesto suficiente, se pueden colocar dos o más cámaras para realizar mediciones continuas en puntos distintos (Luo y Zhou, 2006). En todo caso, las cámaras automáticas permiten una mayor resolución temporal y son capaces de “ver” aquello que escapa al “ojo” de las mediciones realizadas con cámaras manuales (Savage y Davidson, 2003).

A pesar de que cada una tiene su particular metodología, las mediciones realizadas con cámaras manuales y automáticas son equivalentes y presentan un similar ciclo estacional (Ruehr *et al.*, 2010; Savage y Davidson, 2003). Idealmente, un buen diseño de muestreo debería contar con mediciones realizadas con cámaras tanto manuales como automáticas para abarcar la variación espacial y temporal del flujo de CO₂ del suelo. La elección entre un tipo u otro de cámaras depende de los recursos, los objetivos y las preguntas de investigación (Savage y Davidson, 2003).



Figura 2. LI-8100A (LI-COR, Lincoln, Nebraska), un sistema comercial de cámara manual cerrada dinámica. Puede apreciarse la urna que contiene el analizador de gases (A) al que se conecta la cámara (B).

Por otra parte, las cámaras de sistema cerrado, tanto estáticas como dinámicas, pueden perturbar el gradiente de concentración de CO₂ entre el suelo y la atmósfera (Bradford y Ryan, 2008; Davidson *et al.*, 2002). A tenor de la primera ley de Fick, el flujo gaseoso depende del gradiente de concentración, y del coeficiente de difusión gaseosa en el suelo, coeficiente que se relaciona con la proporción del espacio poroso —espacio “vacío” en el suelo que puede ser ocupado por aire o agua— del suelo ocupada por aire y con las características del suelo (Kutílek y Nielsen, 2015; Bradford y Ryan, 2008; Davidson *et al.*, 2002). El gradiente de concentración de CO₂ entre el suelo y la atmósfera disminuye a medida que la concentración de CO₂ aumenta dentro de la cámara, lo que ralentiza la difusión de CO₂, y produce estimaciones erróneas del flujo de CO₂ del suelo (Luo y Zhou, 2006; Davidson *et al.*, 2002). Este problema es más grave en sistemas estáticos, ya que requieren de intervalos de medición largos para que los absorbentes acumulen una cantidad detectable de CO₂. El problema puede solucionarse con cámaras de tamaño adecuado y usando intervalos de medición cortos, pues se perturba menos el gradiente de concentración de CO₂ entre el suelo y la atmósfera (Pumpanen *et al.*, 2004; Davidson *et al.*, 2002).

Además, algunas cámaras de sistema cerrado dinámico cuentan con un *software* que permite manipular la línea de regresión del aumento de la concentración de CO₂ a través del tiempo (LI-COR, 2012). En el momento que ocurre una inflexión en la línea de regresión, la concentración de CO₂ dentro de la cámara está lentificado la difusión. Mediante el *software* se pueden seleccionar los valores de la concentración de CO₂ antes de la inflexión para calcular nuevamente el flujo de CO₂ del suelo (Davidson *et al.*, 2002; LI-COR, 2012).



Figura 3. Cámara automática de sistema cerrado dinámico (LI-8100A, LI-COR, Lincoln, Nebraska), puede apreciarse la urna que contiene el analizador de gases (A) y la base (B) que contiene un anillo de PVC para delimitar el punto de medición. Cortesía Lucía Miceli.

Otro problema con las cámaras cerradas es la aparición de diferencias de presión entre la cámara y la atmósfera (Bradford y Ryan, 2008; Davidson *et al.*, 2002). Esas diferencias de presión pueden surgir por turbulencia atmosférica, cambios barométricos por el paso de frentes y cambios cuasi-estáticos de presión inducidos por corrientes de aire a su paso por topografía irregular, y desencadenan un mecanismo conocido como “bomba de presión” (Ryan y Law, 2005). La bomba de presión puede ser un problema más importante en las cámaras cerradas dinámicas: ese tipo de cámaras cuenta con ventiladores para que el aire sea distribuido de forma homogénea al interior de la cámara; pero la circulación del aire puede provocar diferencias de presión entre el interior de la cámara y la atmósfera (Ryan y Law, 2005; Pumpanen *et al.*, 2004). Si la presión al interior de la cámara es mayor que la presión atmosférica, el CO₂ no fluye hacia la cámara —de hecho, tendería a fluir de la cámara hacia el suelo—; en el caso opuesto, si la presión al

interior de la cámara es menor que la presión atmosférica, la bomba de presión causará que el aire sea “succionado” por la cámara (Davidson *et al.*, 2002). El problema de las diferencias de presión puede resolverse mediante ventiladores de tamaño adecuado, los cuales no causen turbulencias en el aire al interior de la cámara; flujos adecuados y constantes entre la cámara y el analizador de gases, que impidan que haya más aire dentro de la cámara que en la atmósfera o que haya menos que en la atmósfera, y válvulas de presión, que equilibren la presión dentro de la cámara con la de la atmósfera (Davidson *et al.*, 2002).

Pumpanen *et al.* (2004) calcularon la magnitud de los errores asociados al surgimiento de gradientes de presión y a la perturbación del gradiente de concentración, al usar cámaras cerradas estáticas y dinámicas. Los autores hicieron pasar diferentes flujos conocidos de CO₂ (de entre 0.32 a 10.01 μmol m⁻² s⁻¹) a través de arena fina (tamaño de las partículas = 0.05-0.2 mm) y gruesa (0.6 mm), y evaluaron la precisión con la que distintas cámaras estimaban el flujo de CO₂. Tocante a la aparición de diferencias de presión entre la cámara y la atmósfera, Pumpanen *et al.* (2004) observaron que ese problema puede provocar que las cámaras estáticas subestimen el flujo de CO₂ del suelo en un 4-14%; no encontraron que las cámaras dinámicas presentaran errores sustanciales en la estimación del flujo de CO₂ del suelo relacionados con ese problema. Respecto a la perturbación del gradiente de concentración encontraron que las cámaras dinámicas pueden provocar estimaciones erróneas de -21 a +33% del flujo real de CO₂. Las cámaras estáticas, por su parte, producen estimaciones erróneas de -35 a +6% del flujo real de CO₂, estas cámaras subestimaron más el flujo en arena fina, la cual tiene mayor espacio poroso, que en arena gruesa.

Los resultados de Pumpanen *et al.* (2004) indican que la subestimación del flujo de CO₂ del suelo es un problema más importante en suelos con mucho espacio poroso (Ryan y Law, 2005). Pero ¿qué tiene que ver el espacio poroso con la magnitud del error en la estimación del flujo de CO₂ del suelo? Con las cámaras de sistema cerrado dinámico se requiere conocer el volumen de la cámara para estimar cuánto aumenta la

concentración de CO₂ en su interior (Davidson *et al.*, 2002). Y no sólo el de la cámara, sino el de todo el sistema (cámara, tubería, analizador de gases), incluyendo el suelo (Bradford y Ryan, 2008). El CO₂ presente en el volumen del suelo (espacio poroso) puede acumularse en él antes de salir por la superficie y no sería detectado con intervalos de medición cortos (Davidson *et al.*, 2002). De modo que para obtener una estimación realmente precisa del flujo de CO₂ del suelo no basta con evitar perturbar los gradientes de concentración de CO₂ y presión entre la cámara y la atmósfera, sino que es necesario conocer el espacio poroso de cada punto de medición (Bradford y Ryan, 2008).

Por lo general, las mediciones con cámaras se realizan sobre un collar/anillo de metal o PVC que fue insertado previamente en el suelo (Figura 3) (Ryan y Law, 2005). Las mediciones se realizan sobre anillos para impedir entradas o fugas laterales de CO₂ entre la cámara y la atmósfera; si los anillos se insertan más profundamente en el suelo, se minimiza la posibilidad de una difusión lateral de CO₂, pero también se cortan más raíces y se perturba más la estructura del suelo (Davidson *et al.*, 2002). Zanchi *et al.* (2012) evaluaron el efecto que la inserción de los anillos puede tener sobre el flujo de CO₂ del suelo, y encontraron que la inserción del anillo provocó que el flujo de CO₂ del suelo aumentara un 13% en suelo arenoso y un 20% en suelo limoso; ese aumento duró 4 horas en el suelo arenoso y 7 horas en suelo limoso. Los autores, pues, concluyeron que para disminuir la perturbación al suelo y conocer el tiempo de espera necesario después de insertar los anillos implica conocer el tipo de suelo. También se ha recomendado insertar los anillos al menos una semana antes de iniciar las mediciones de flujo de CO₂ del suelo (LI-COR, 2012). Dejar los anillos insertados en el suelo entretanto dura el estudio permite separar las variaciones del flujo de CO₂ del suelo asociadas a cambios ambientales de las variaciones debidas simplemente a medir diferentes puntos (Ryan y Law, 2005).

1.1.4 Fuentes de CO₂ en el suelo

En el suelo, el CO₂ es producido por cinco fuentes bióticas: 1) respiración de raíces; 2) respiración de organismos asociados a la zona de raíces, o rizo-esfera; 3) descomposición microbiana de materia orgánica reciente y 4) vieja; y 5) estimulación de la descomposición microbiana de la materia orgánica vieja ante la presencia vegetal, también llamada *priming effect* (Kuzyakov, 2006; Subke *et al.*, 2006). Las fuentes 4 y 5, en apariencia muy similares, se diferencian en que la fuente 4 es la descomposición de la materia orgánica vieja *per se*, sin la influencia vegetal, y por ello también es llamada “respiración basal”; mientras que la 5 es el aumento en la descomposición de la materia orgánica vieja inducido por la presencia de raíces o mantillo (Sayer *et al.*, 2011). Todas las fuentes bióticas producen CO₂ como compuesto de desecho de la respiración aeróbica (Luo y Zhou, 2006).

Además de las fuentes bióticas, procesos anaeróbicos, como la fermentación alcohólica, y abióticos, como la meteorización de rocas calizas, producen CO₂, aunque la cantidad que producen es ínfima en comparación a la generada por los procesos aeróbicos (Lambers *et al.*, 2008; Luo y Zhou, 2006). Efectivamente, se estima que la meteorización de rocas calizas aporta menos del 1 % del flujo de CO₂ del suelo (Chen *et al.*, 2013; Kuzyakov, 2006). Con todo, la meteorización de rocas calizas puede tener un papel más importante sobre el flujo de CO₂ del suelo en suelos que contengan gran cantidad de rocas calizas, como los suelos de los bosques tropicales secos (Moyano *et al.*, 2012; Murphy y Lugo, 1995). De cualquier manera, el CO₂ en el suelo es producido en su gran mayoría por la respiración aeróbica de los organismos que lo habitan y en menor proporción por procesos abióticos y anaeróbicos.

Actualmente, las cámaras de sistema cerrado no distinguen cuánto del flujo de CO₂ del suelo procede de cada fuente biótica ni cuánto proviene de procesos anaeróbicos o abióticos; para esa distinción se emplean diferentes técnicas (Vargas *et al.*, 2011;

Kuzyakov, 2006). Tales técnicas han sido revisadas en detalle por Kuzyakov (2006), Subke *et al.* (2006) y Hanson *et al.* (2000).

Para facilitar la interpretación de los aportes de las fuentes bióticas al flujo de CO₂ del suelo estimados con distintas técnicas; se ha categorizado a las fuentes bióticas en “respiración autotrófica” y “respiración heterotrófica” (Zanchi *et al.*, 2012; Maier *et al.*, 2011; Adachi *et al.*, 2009; Kuzyakov, 2006; Subke *et al.*, 2006; Bond-Lamberty *et al.*, 2004). Los términos respiración heterotrófica y autotrófica son, en sí, incorrectos, pues “heterotrófico” y “autotrófico” no hacen referencia a la respiración de un organismo, sino a la manera en que adquiere su energía (Kuzyakov, 2006). Más aún, el término respiración autotrófica es usado de manera distinta por diferentes autores: para algunos hace referencia exclusivamente a la respiración radical, mientras que para otros incluye la respiración de los microorganismos asociados a las raíces (Satakhun *et al.*, 2013; Sayer y Tanner, 2010). A decir verdad, la única respiración “autotrófica” en el suelo es la respiración de las raíces, pero rara vez es estimada por aislado (Kuzyakov, 2006). Por el contrario, suele estimarse cuánto aportan las raíces y sus microorganismos asociados al flujo de CO₂ del suelo. Por su parte, respiración heterotrófica engloba todas aquellas fuentes bióticas de CO₂ no comprendidas en la respiración autotrófica. Pese a su prevalencia en la literatura se sugiere utilizar el término “fuentes heterotróficas” en lugar de “respiración heterotrófica” y el término “respiración rizo-microbiana” en vez de “respiración autotrófica”.

A la fecha, se ha estimado que, de manera general, la respiración rizo-microbiana y las fuentes heterotróficas tienen un aporte equitativo al flujo de CO₂ del suelo (Chen *et al.*, 2013; Högberg y Read, 2006; Bond-Lamberty *et al.*, 2004; Grace y Rayment, 2000). Sin embargo, el aporte puede no ser equitativo al comparar distintos ecosistemas o un mismo ecosistema en distintos lugares y momentos, ya que, dependiendo de la biomasa de raíces y de la actividad vegetal, cambia la proporción del flujo de CO₂ del suelo que procede de la respiración rizo-microbiana (Takahashi *et al.*, 2011; Subke *et al.*, 2006; Hanson *et al.*, 2000). La respiración rizo-microbiana, a su vez, emana en 40-50 % de la

respiración radicular y en 50-60 % del consumo de secreciones y desechos radiculares (Kuzyakov, 2002). Por último, siempre debe recordarse que si bien tiene cierta utilidad estimar cuánto CO₂ aporta cada fuente al flujo de CO₂ del suelo, implica separar un sistema en el que plantas y suelo están tan integrados como las venas y las arterias (Högberg y Read, 2006).

1.1.5 Efectos de la temperatura y la humedad en el suelo sobre la respiración, la descomposición y sus repercusiones sobre el flujo de CO₂ del suelo

La relación de la temperatura con la respiración (asimilación de oxígeno [O₂] o producción de CO₂) es similar a la relación entre la temperatura y la actividad enzimática (Figura 4) (McKee y McKee, 2003). La actividad enzimática está reducida a temperaturas bajas, 5 °C, por ejemplo, y cualquier aumento de la temperatura induce un incremento de su actividad y, por ende, de la respiración (Luo y Zhou, 2006; Atkin y Tjoelker, 2003; McKee y McKee, 2003). Sin embargo, tal incremento no es ilimitado, pues las enzimas poseen una “temperatura óptima”, más allá de la cual, los subsecuentes aumentos de temperatura desnaturalizan las enzimas y, en consecuencia, la respiración disminuye (Figura 4) (Luo y Zhou, 2006; Taiz y Zeiger, 2006; Atkin *et al.*, 2005; McKee y McKee, 2003). Así pues, la relación de la temperatura con la respiración es un reflejo de la sensibilidad que las enzimas del metabolismo respiratorio tienen por el ascenso de la temperatura (Lambers *et al.*, 2008).

La sensibilidad de la respiración a la temperatura se expresa mediante el coeficiente de temperatura (Q₁₀), un índice adimensional que expresa la proporción en la que la respiración incrementa ante un ascenso de 10 °C de la temperatura ambiental (Taiz y Zeiger, 2006; Wen *et al.*, 2006; Atkin y Tjoelker, 2003; Parkin y Kaspar, 2003). El Q₁₀, sin embargo, tiene dos desventajas importantes. Primera, el valor del Q₁₀ depende del rango de temperaturas a partir de las cuales se calcule: si se calcula alrededor de la temperatura óptima, el Q₁₀ es 1.0; si se calcula por debajo de la temperatura óptima, el Q₁₀ es mayor

que 1.0; y si se calcula por encima de la temperatura óptima, el Q_{10} es menor que 1.0 (Figura 4) (Atkin *et al.*, 2005; Atkin y Tjoelker, 2003). Segunda, el valor del Q_{10} es mayor cuando hay suficiente disponibilidad de sustratos para la respiración y, por tanto, factores que limiten esa disponibilidad, como la escasez de agua o la protección física y química de los sustratos ante la degradación, reducen el valor del Q_{10} (Davidson y Janssens, 2006; Davidson *et al.*, 2006). En resumen, el valor del Q_{10} depende de que tan altas sean las temperaturas a partir de las que se calcule y de la cantidad de sustratos disponibles para la respiración.

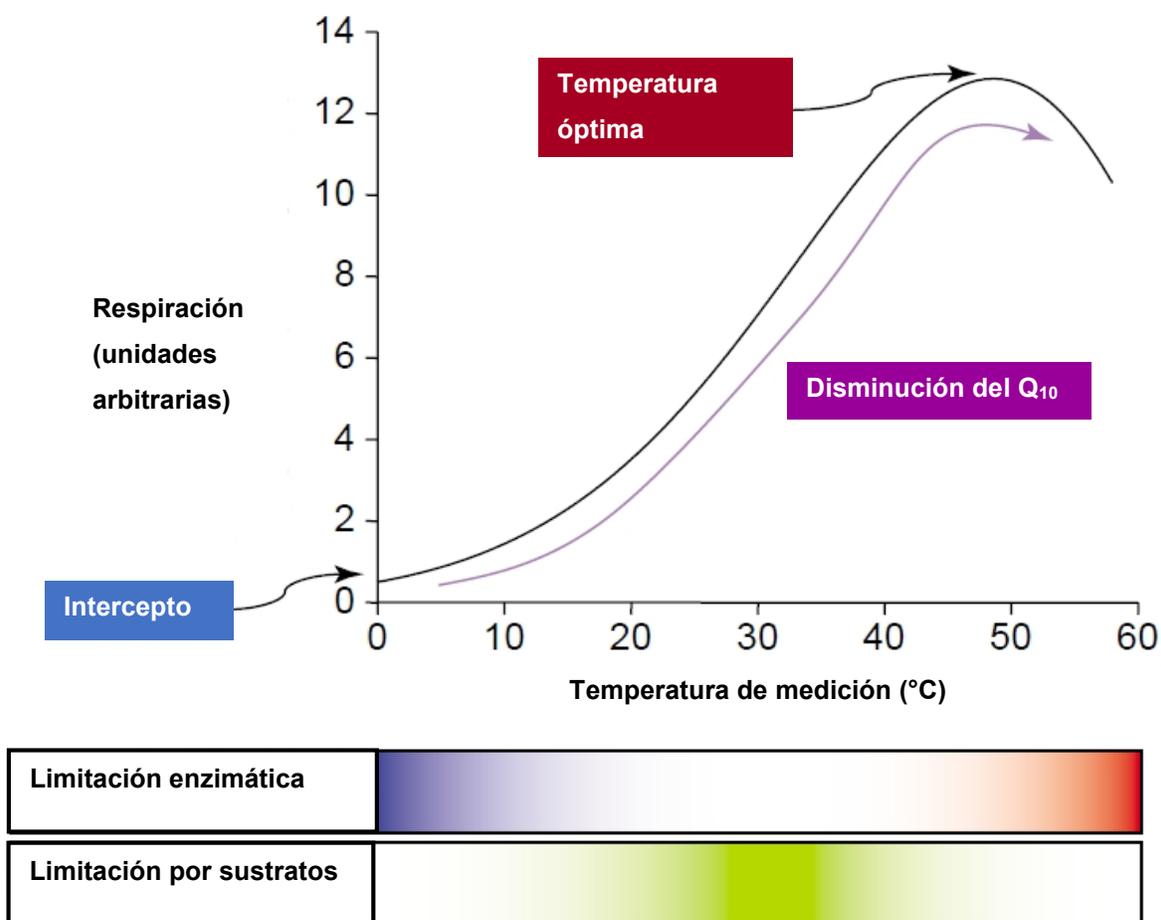


Figura 4. Relación entre la temperatura y la respiración; modificado de Atkin y Tjoelker (2003).

Y bien, ¿cuál es la relación de la temperatura con el flujo de CO₂ del suelo? Se ha estimado que el Q₁₀ del flujo de CO₂ del suelo es 1.5: el flujo de CO₂ del suelo aumenta 50 % cuando la temperatura asciende 10 °C (Bond-Lamberty y Thomson, 2010; Tang *et al.*, 2005). Tal proporción, sin embargo, requiere que la temperatura presente cambios amplios, pero en bosques tropicales la temperatura generalmente cambia tan poco en el espacio y en el tiempo que su relación con el flujo de CO₂ del suelo suele ser débil (Bae *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2013; Itoh *et al.*, 2012; de Gerenyu *et al.*, 2011; Adachi *et al.*, 2009; Vargas y Allen, 2008a; Kosugi *et al.*, 2007; Epron *et al.*, 2006a). Con todo, a escala de 24 horas, se cree que el flujo de CO₂ del suelo aumenta o disminuye en función de la temperatura, que puede variar lo suficiente de una hora a otra o del día a la noche como para afectar al flujo de CO₂ del suelo (Hanpattanakit *et al.*, 2015; Zimmermann *et al.*, 2009; Vargas y Allen, 2008a; Sotta *et al.*, 2004; Parkin y Kaspar, 2003). De ese modo, el concepto general es que el flujo de CO₂ del suelo es mayor en sitios, épocas y horas más cálidas, aunque esa relación requiere que la temperatura varíe considerablemente.

A diferencia de la temperatura, la humedad en el suelo no tiene un efecto directo sobre la maquinaria respiratoria, sino que su escasez reduce la disponibilidad de sustratos para los microorganismos, así como la actividad de las raíces. Los microorganismos sólo pueden degradar los sustratos orgánicos si éstos están disueltos y, en consecuencia, la disponibilidad de sustratos es limitada cuando el suelo contiene poca agua (Wagai *et al.*, 2013; Davidson *et al.*, 2000). El agua, adicionalmente, es imprescindible para la expansión celular y el crecimiento de las raíces (Flexas *et al.*, 2005). De suerte que cuando la humedad en el suelo es baja, se produce menos CO₂ porque los microorganismos difícilmente degradan los sustratos orgánicos presentes en el suelo y las raíces crecen menos (Brunner *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2014; Manzoni *et al.*, 2012).

En el otro extremo, el exceso de humedad reduce la producción de CO₂ en el suelo por respiración aeróbica y también limita la difusión del CO₂ hacia la atmósfera. La producción de CO₂ por vía aeróbica se reduce en condiciones de humedad excesiva porque disminuye la concentración de O₂ en el suelo, elemento indispensable para la

respiración aeróbica (Chapin III *et al.*, 2009; Taiz y Zeiger, 2006; McKee y McKee, 2003). No obstante, aun en condiciones de poco O₂, la producción de CO₂ puede continuar por procesos anaeróbicos como la fermentación alcohólica (McKee y McKee, 2003). Empero, incluso si la producción de CO₂ continúa, su movimiento en el suelo y su difusión hacia la atmósfera son muy restringidos, pues el CO₂ se difunde 10,000 veces más lento en el agua que en el aire (Luo y Zhou, 2006). Además, en condiciones de poco O₂ aumenta la producción de otros gases de efecto invernadero como el metano (CH₄) y el óxido de nitrógeno (N₂O) (Madigan *et al.*, 2015; Dai *et al.*, 2014; Itoh *et al.*, 2012). Resumiendo, en condiciones de humedad excesiva, la producción de CO₂ por vía aeróbica se reduce por la escasez de O₂, su producción puede continuar por vías anaeróbicas, mas el agua dificulta el movimiento del CO₂ en el suelo y su difusión hacia la atmósfera.

Entre los extremos de la escasez y el exceso, la humedad parece tener un efecto muy reducido, o no tenerlo en absoluto, sobre la respiración; en esas condiciones se dice que la respiración se encuentra en su “zona de humedad óptima” (Luo y Zhou, 2006). Por tanto, la relación teórica entre la respiración y la humedad en suelo puede ser representada mediante una curva parabólica (Figura 5): tanto la escasez como el exceso de agua reducen la respiración, pero ésta no es afectada cuando el agua no es escasa ni excesiva (Luo y Zhou, 2006).

Al estudiar la relación del flujo de CO₂ del suelo con la humedad en el suelo, ésta ha sido presentada en diversas formas: potencial hídrico y su forma logarítmica, potencial mátrico, espacio poroso ocupado por agua, fracción de saturación, contenido gravimétrico de agua en el suelo y contenido volumétrico de agua en el suelo (Moyano *et al.*, 2012). El contenido volumétrico de agua en el suelo es la más común y útil de las representaciones del agua en el suelo, indica el volumen ocupado por agua en un metro cúbico de suelo, y se expresa en m³ H₂O m⁻³ (Hanks, 1992).

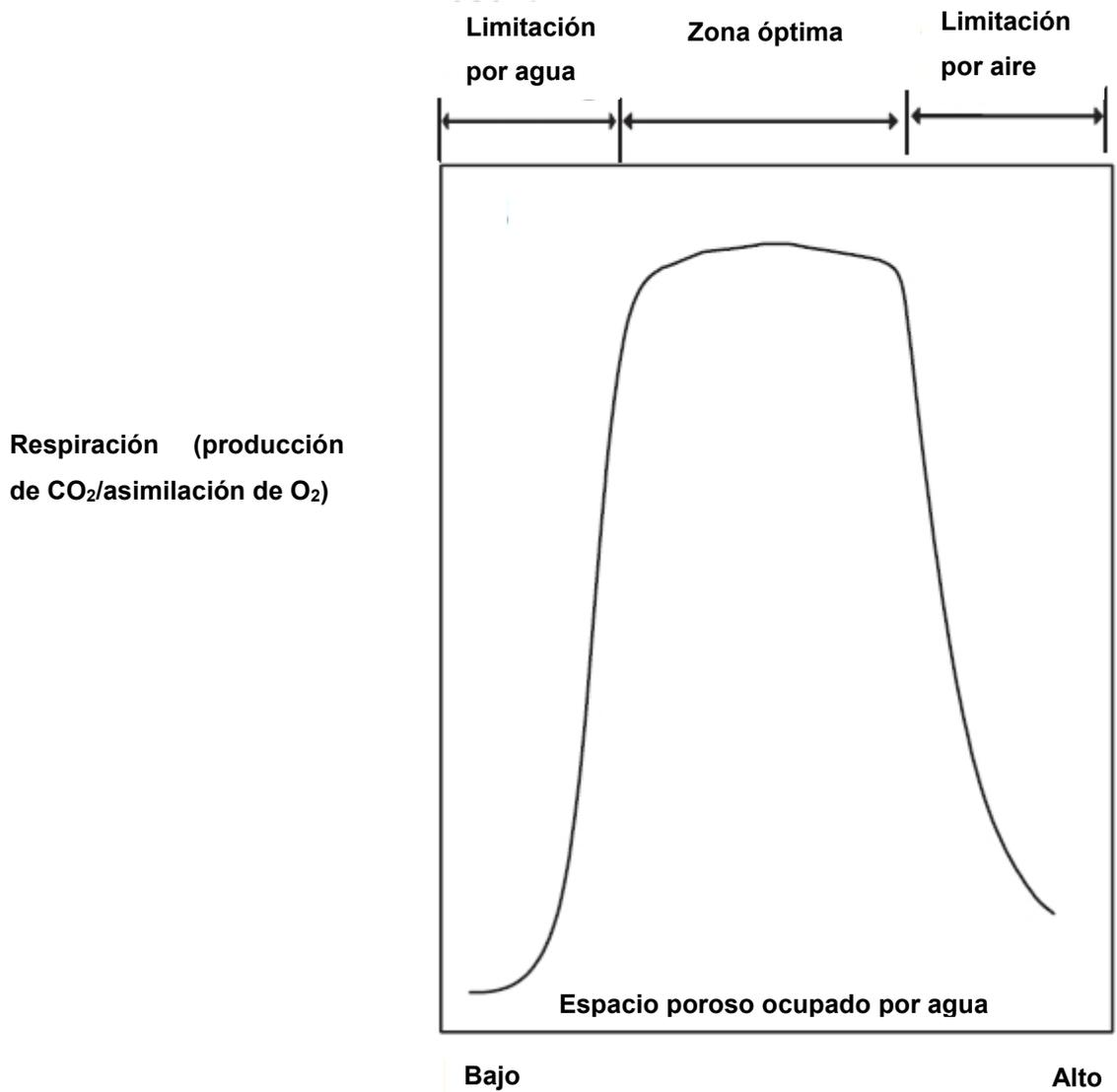


Figura 5. Relación de la humedad en el suelo con la respiración de raíces y microorganismos; modificado de Luo y Zhou (2006).

Los efectos de la humedad en el suelo sobre el flujo de CO₂ del suelo dependen del tipo de suelo (Moyano *et al.*, 2012). Distintos tipos de suelos difieren en propiedades como pH, espacio poroso, contenido de C orgánico, fertilidad, capacidad de retención de agua, conductividad eléctrica, entre otras (Kutílek y Nielsen, 2015; Luo y Zhou, 2006). Dichas propiedades dependen, en última instancia, de la textura del suelo, que es la

proporción respectiva de arena, limo y arcilla en el componente mineral del suelo (Kutílek y Nielsen, 2015). Suelos con un mayor contenido de arcillas, tienen un mayor espacio poroso, almacenan más materia orgánica y pueden contener más agua, que junto a los gases fluyen más fácilmente en ellos (García-Oliva y Jaramillo, 2011; Luo y Zhou, 2006). Se ha observado que suelos más arcillosos presentan mayor flujo de CO₂ del suelo, pero los estudios al respecto son tan escasos que es difícil esbozar un patrón general (Epron *et al.*, 2006a). Así que es apremiante abordar el estudio del flujo de CO₂ del suelo no únicamente desde una perspectiva ecológica, sino edafológica.

Los efectos del tipo de suelo sobre la humedad del suelo y el flujo de CO₂ del suelo son patentes en la ubicación de la zona de humedad óptima. La zona de humedad óptima, si bien se sitúa cerca de la capacidad de campo, es distinta en diferentes tipos de suelo (Schwendenmann *et al.*, 2003; Davidson *et al.*, 2000). Desde 0.15 hasta 0.5 m³ H₂O m⁻³ puede ser el contenido volumétrico de agua en el suelo al que la humedad del suelo es óptima para el flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales (Adachi *et al.*, 2009; Adachi *et al.*, 2006; Adachi *et al.*, 2005; Schwendenmann *et al.*, 2003).

Las diferencias en la zona de humedad óptima para el flujo de CO₂ del suelo debidas al tipo de suelo explican por qué algunos estudios reportan que el flujo de CO₂ del suelo no se relaciona con la humedad en el suelo y otros indican que el flujo de CO₂ del suelo es menor en sitios húmedos. Los estudios que indican una asociación nula entre la humedad en el suelo y el flujo de CO₂ del suelo podrían haberse realizado cuando la humedad en el suelo se encontraba en su nivel óptimo (Bae *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2013; Katayama *et al.*, 2009; Kosugi *et al.*, 2007; Epron *et al.*, 2006b). Por el contrario, los estudios en los que el flujo de CO₂ del suelo es bajo en sitios húmedos podrían haberse efectuado cuando la humedad en el suelo se situaba más allá de la zona óptima (Song *et al.*, 2013; Itoh *et al.*, 2012; Adachi *et al.*, 2009; Kosugi *et al.*, 2007; Adachi *et al.*, 2006; Adachi *et al.*, 2005; Schwendenmann *et al.*, 2003). También es importante acotar que el flujo de CO₂ del suelo es mayor durante épocas húmedas que durante épocas secas (Chen *et al.*, 2013; Takahashi *et al.*, 2011; Adachi *et al.*, 2009; Lu *et al.*, 2009). Así, la

relación del flujo de CO₂ del suelo con la humedad del suelo refleja el patrón teórico: el flujo de CO₂ del suelo aumenta al pasar de épocas secas a épocas húmedas, no se relaciona con la humedad en el suelo cuando ésta es óptima y cuando la humedad en el suelo es excesiva, el flujo de CO₂ del suelo disminuye.

Finalmente, en bosques tropicales la humedad en el suelo explica mejor la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo que la temperatura en el suelo (Satakhun *et al.*, 2013; Katayama *et al.*, 2009; Vargas y Allen, 2008a; Kosugi *et al.*, 2007). Eso se debe a que, a diferencia de la temperatura, la humedad en el suelo varía mucho en el espacio y a través del año en bosques tropicales (Kume *et al.*, 2013; Takahashi *et al.*, 2011; Kosugi *et al.*, 2007; Epron *et al.*, 2006a; Hashimoto *et al.*, 2004). Adicionalmente, la humedad en el suelo parece determinar el grado de relación que el flujo de CO₂ del suelo tiene con la temperatura: la relación es más estrecha durante períodos húmedos que durante períodos secos (Yu *et al.*, 2011; Ruehr *et al.*, 2010; Adachi *et al.*, 2009; Sotta *et al.*, 2004). A fin de cuentas, en el mejor de los casos la temperatura y la humedad en el suelo juntas no explican más que el 60 % de la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo y ésta, desde luego, está influenciada por muchas otras variables (Satakhun *et al.*, 2013; Vargas y Allen, 2008a).

1.1.6 Efecto de la topografía sobre el flujo de CO₂ del suelo

La topografía es una de las variables de mayor influencia sobre la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo, pues crea diferentes microambientes de agua y nutrientes entre partes bajas y altas (Xia *et al.*, 2016; de Gerenyu *et al.*, 2011; Maas y Burgos, 2011; Chambers *et al.*, 2004). Desde las partes altas, el agua fluye hacia partes bajas, por lo que éstas pueden tener tanta agua en sus suelos que el flujo de CO₂ del suelo disminuya (de Gerenyu *et al.*, 2011; Chambers *et al.*, 2004). Sin embargo, el flujo de CO₂ del suelo también puede ser mayor en las partes bajas que en las altas porque en su curso desde las partes altas hacia las partes bajas el agua arrastra partículas orgánicas

ricas en nutrientes (Chen *et al.*, 2011). Una mayor concentración de materia orgánica y nutrientes como C, nitrógeno y fósforo está asociada a mayores flujos de CO₂ del suelo en bosques y plantaciones tropicales (Wood *et al.*, 2016; Bae *et al.*, 2013; Itoh *et al.*, 2012; Takahashi *et al.*, 2011; Kosugi *et al.*, 2007; Adachi *et al.*, 2006; Cleveland y Townsend, 2006; Epron, *et al.*, 2006a). Por lo tanto, si la humedad en el suelo no llega a ser excesiva, el flujo de CO₂ del suelo puede ser mayor en las partes bajas que en las altas porque los nutrientes desde éstas fertilizan los suelos de aquellas.

1.1.7 Variación temporal del flujo de CO₂ del suelo

El flujo de CO₂ del suelo varía a través del tiempo y, dependiendo de la escala temporal —días, semanas, meses, años—, los factores que explican su variación son distintos (Vargas *et al.*, 2011). A escala de 24 horas, la temperatura del aire y del suelo son consideradas las principales causantes de los cambios del flujo de CO₂ del suelo entre una hora u otra, o entre el día y la noche (Hanpattanakit *et al.*, 2015; Kuzyakov, 2006). En la escala semanal, por su parte, los cambios del flujo de CO₂ del suelo se atribuyen a diferencias de la actividad fotosintética de la vegetación, pero también pueden ser atribuidos a incrementos en la disponibilidad de fósforo, la cual incrementa con la precipitación (Wood *et al.*, 2016; Luo y Zhou, 2006). La precipitación también eleva el flujo de CO₂ del suelo de un mes o estación a la siguiente y en ecosistemas limitados por el agua, como los bosques tropicales secos, el flujo de CO₂ del suelo es mayor durante años más lluviosos (Kume *et al.*, 2013; Raich *et al.*, 2002). Asimismo, el flujo de CO₂ del suelo es mayor durante años más cálidos (Chen *et al.*, 2013; Raich *et al.*, 2002).

1.1.7.1 Flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas

A escala de 24 horas, el flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales, bien no varía o varía muy poco, bien es mayor durante el día que durante la noche o bien es

mayor durante la noche que durante el día (Satakhun *et al.*, 2013; de Gerenyu *et al.*, 2011; Takahashi *et al.*, 2011; Adachi *et al.*, 2009; Zimmermann *et al.*, 2009; Kosugi *et al.*, 2007; Adachi *et al.*, 2005; Sotta *et al.*, 2004; Schwendenmann *et al.*, 2003). La discrepancia entre los resultados puede deberse a que el grado de variación diaria (24 horas) del flujo de CO₂ del suelo es distinto dependiendo del tipo de vegetación y de la época del año en que se la estudie (Yu *et al.*, 2011). Por ejemplo, en bosques templados el flujo de CO₂ del suelo puede variar menos durante el curso de 24 horas en un sitio con vegetación herbácea que en un sitio con vegetación arbórea (Vargas y Allen, 2008b). Además, en bosques tropicales el flujo diurno de CO₂ del suelo puede ser mayor que el flujo nocturno durante la transición de la estación húmeda a la seca, pero no durante la transición de la estación seca a la húmeda (Sotta *et al.*, 2004). Así pues, no existe un patrón general sobre la variación del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas en bosques tropicales, aunque se conceptúa que el flujo de CO₂ del suelo es mayor durante horas más cálidas.

Al pasar de la estación húmeda a la estación seca, los cambios diarios del flujo de CO₂ del suelo pueden relacionarse o no con la temperatura en el suelo a distintas profundidades. Por ejemplo, es posible que los cambios del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas sean explicados en función del aumento o disminución de la temperatura en el suelo sólo durante la estación húmeda (Adachi *et al.*, 2009). Empero, incluso si la temperatura en el suelo explica los cambios diarios del flujo de CO₂ del suelo durante todo el año, los explica mayormente en la estación húmeda que en la seca ($R^2 > 0.7$ contra $R^2 \sim 0.45$) y durante ésta el flujo de CO₂ del suelo se asocia mejor con la temperatura en el suelo a mayor profundidad (0.05 m en la estación húmeda contra 0.1 m en la estación seca) (Sotta *et al.*, 2004). Desafortunadamente, la mayoría de los estudios sólo miden la temperatura en el suelo en una profundidad el estrato superficial (0-0.1 m) y así no toman en cuenta que el flujo de CO₂ del suelo sea explicado por la temperatura en el suelo a profundidades distintas en diferentes estaciones del año. Por tanto, es ingenuo suponer que el flujo de CO₂ del suelo puede ser estimado durante cualquier momento del año en función de la temperatura del estrato superficial del suelo (Davidson *et al.*, 2000).

También debe acotarse que los cambios del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas podrían no ser modulados por los cambios de la temperatura en el suelo, sino por cambios en la fotosíntesis. La fotosíntesis podría ser el modulador real del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas principalmente por dos razones. Primera, la fotosíntesis puede ser mayor durante las horas más cálidas del día si el suelo contiene suficiente agua y de esa manera la relación de la fotosíntesis con el flujo de CO₂ del suelo queda enmascarada por la temperatura (Högberg y Read, 2006). Segunda, tanto en bosques tropicales como templados, el flujo de CO₂ del suelo en una determinada hora puede no ser el esperado acorde a la temperatura en el suelo en esa misma hora; en cambio, el flujo de CO₂ del suelo en cierta hora puede ser el producto de la temperatura en el suelo durante las horas previas (Vargas y Allen, 2008a; Vargas y Allen, 2008b). O en otras palabras, a escala de 24 horas, el flujo de CO₂ y la temperatura en el suelo exhiben histéresis. Esa histéresis puede deberse a la distancia que los productos de la fotosíntesis deben recorrer para llegar hasta el suelo; desde luego, tal distancia es mayor para árboles que para hierbas (Kuzyakov, 2006). De hecho, en un sitio templado con vegetación arbórea, se observó una histéresis entre el flujo de CO₂ del suelo y la temperatura en el suelo, pero no fue observada en un sitio adyacente con vegetación herbácea (Vargas y Allen, 2008b). A fin de cuentas, la relación del flujo de CO₂ con la fotosíntesis a escala de 24 horas ha sido estudiada en bosques templados, mas, a la fecha, no ha sido explorada en bosques tropicales (Tang *et al.*, 2005; Högberg *et al.*, 2001).

Por otro lado, en lapsos de 24 horas, la humedad en el suelo generalmente varía muy poco y tiene poca influencia sobre los cambios del flujo de CO₂ del suelo (Tang *et al.*, 2005; Parkin y Kaspar, 2003). Con todo, pulsos de precipitación pueden aumentar o disminuir el flujo de CO₂ del suelo. Por ejemplo, Zanchi *et al.* (2012) estudiaron los efectos que la precipitación tiene sobre el flujo de CO₂ de suelos limosos y arenosos en bosques tropicales. En el caso de los suelos limosos, tras precipitaciones de 3 a 10 mm el flujo de CO₂ del suelo incrementó 10-18 % durante las dos horas siguientes a la precipitación, y después disminuyó un 15 % durante las 17 horas subsecuentes. También en suelos limosos, el flujo de CO₂ del suelo disminuyó un 27 % justo después de una precipitación de 22 mm. Respecto al suelo arenoso, los autores hallaron que precipitaciones de 3-10

mm causaron que el flujo de CO₂ del suelo aumentara 34% durante las cuatro horas siguientes a la precipitación; mientras precipitaciones mayores a 15 mm provocaron que el flujo de CO₂ del suelo disminuyera durante 5 horas. Así pues, que los pulsos de precipitación aumenten o disminuyan el flujo de CO₂ del suelo depende de la cantidad de precipitación y el tipo de suelo, pero también se ha reportado que depende de la humedad en el suelo previa a la precipitación, y los estratos del suelo que la precipitación humedezca (Zanchi *et al.*, 2012; Maier *et al.*, 2011; Ruehr *et al.*, 2010; Schwendenmann *et al.*, 2003; Davidson *et al.*, 2000).

A escala de 24 horas los efectos de la precipitación sobre el flujo de CO₂ del suelo no obedecen a fenómenos biológicos, sino físicos. Fenómenos físicos como que el agua reduzca la difusión de O₂ y CO₂ y asimismo disminuya la temperatura en el suelo provocan que el flujo de CO₂ del suelo decrezca tras una precipitación (Sotta *et al.*, 2004). Por el contrario, el aumento súbito del flujo de CO₂ del suelo después de una precipitación puede deberse a que el agua suelo desplaza el aire y el CO₂ contenidos en el suelo, pero también a que luego de una lluvia la presión atmosférica disminuye (Zanchi *et al.*, 2012; Luo y Zhou, 2006; Ryan y Law, 2005). Por su parte, los efectos de la precipitación sobre los organismos que habitan el suelo se vuelven relevantes sólo después de varios días o semanas (Luo y Zhou, 2006).

1.1.7.2 Precipitación, estacionalidad y variación interanual de flujo de CO₂ del suelo

A escala estacional, los cambios del flujo de CO₂ del suelo se deben a que la actividad de raíces y microorganismos aumenta durante períodos con mayor disponibilidad de agua (Luo y Zhou, 2006). Por ejemplo, en dos tipos de vegetación templados, herbáceo y arbóreo, el flujo de CO₂ del suelo se duplicó tras un evento de monzón porque dicho evento propició el crecimiento de las raíces finas (Vargas y Allen, 2008b). El crecimiento de las raíces implica mayores aportes de C hacia el suelo, lo cual beneficia no sólo a los organismos asociados a ellas, sino a todos los habitantes del suelo

(Högberg y Read, 2006; Johnston *et al.*, 2004). Por el contrario, cuando el agua es escasa, como durante los períodos secos en bosques tropicales, la producción de materia orgánica para la descomposición es elevada, pero los microorganismos difícilmente acceden a la materia orgánica en el suelo y ésta, por lo tanto, se degrada poco y se acumula (Huechacona-Ruiz, 2016; Hayakawa *et al.*, 2014; Cleveland y Townsend, 2006; Luo y Zhou, 2006). La materia orgánica acumulada es descompuesta rápidamente cuando llega la temporada de lluvias, ya que durante ella la humedad en el suelo es favorable para los microorganismos, y el flujo de CO₂ del suelo aumenta (Xuluc-Tolosa *et al.*, 2003). De suerte que no sorprende que el flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales sea mayor durante años y temporadas húmedas que en años y temporadas secas (Dai *et al.*, 2014; Bae *et al.*, 2013; Kume *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2013; Itoh *et al.*, 2012; Adachi *et al.*, 2009; Mo *et al.*, 2007; Sotta *et al.*, 2004; Raich *et al.*, 2002; Davidson *et al.*, 2000)

Es importante recalcar que entre las típicas temporadas seca y húmeda es común la presencia de “estaciones de transición” en bosques tropicales (Tanner *et al.*, 2014; Kume *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2013; Kosugi *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2006; Ishizuka *et al.*, 2005; Sotta *et al.*, 2004). Los bosques tropicales secos, particularmente, exhiben amplias variaciones interanuales de precipitación; ello se debe en buena parte a que en estos ecosistemas la temporada de lluvias comúnmente se acorta o se prolonga (Hanpattanakit *et al.*, 2015; Dai *et al.*, 2014; Kume *et al.*, 2013; Maas y Burgos, 2011). Si la temporada de lluvias en bosques tropicales secos se prolonga, surge una estación de transición que suaviza el cambio de la estación húmeda a la seca. Al situarse entre las estaciones húmeda y seca, una humedad intermedia en el suelo es la principal característica de las estaciones de transición, pero bajas temperaturas pueden ser otra característica importante (Lu *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2006).

A la fecha, sólo un estudio efectuado por Lu *et al.* (2009) consideró a la estación de transición como una temporada independiente y comparó el flujo de CO₂ del suelo en un bosque tropical tomando en cuenta tres temporadas en vez de dos. Lu *et al.* (2009) observaron que el flujo de CO₂ del suelo durante la temporada seca no difería del

registrado durante la estación de transición, pero ambos presentaban un menor flujo de CO₂ del suelo que la temporada húmeda. Eso parece apoyar que el análisis de la estacionalidad del flujo de CO₂ del suelo se restrinja a las temporadas de sequía y humedad. Con todo, sería precipitado descartar el estudio del flujo de CO₂ del suelo durante las estaciones de transición por al menos dos motivos. Primero, las mediciones realizadas durante las estaciones de transición pueden evitar los extremos de humedad propios de las estaciones húmeda y seca de suerte que reflejen el flujo medio anual de CO₂ del suelo. Segundo, puesto que pueden presentar bajas temperaturas, la temperatura en el suelo puede influir de manera importante sobre el flujo de CO₂ del suelo durante las estaciones de transición. Por tanto, antes de dar por sentado que el análisis de la estacionalidad del flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales se limite a realizar mediciones durante las estaciones de humedad y sequía, deben realizarse más estudios durante las estaciones de transición.

1.2 Preguntas de investigación

1. ¿Cuál es el flujo de CO₂ del suelo promedio por temporada y anual en una selva mediana subcaducifolia, ubicada en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic? ¿Difieren esos flujos entre temporadas?
2. Temporalmente, ¿cómo se asocian la temperatura y la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad con el flujo de CO₂ del suelo?
3. ¿Cuál es el grado de relación de cada variable de estudio con el flujo de CO₂ del suelo?
4. ¿Será el flujo de CO₂ del suelo mayor en los bordes de lomas que en áreas planas alejadas de lomas?
5. En períodos de 24 horas, ¿cómo cambia el flujo de CO₂ del suelo? ¿Están las variaciones diarias del flujo de CO₂ del suelo asociadas con cambios en la temperatura o la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad?

1.3 Hipótesis

1. Puesto que durante la temporada de nortes, la humedad en el suelo es intermedia respecto a las temporadas de sequía y lluvias; el flujo medio de CO₂ del suelo durante nortes será intermedio respecto a sequía y lluvias.
2. En el suelo de la selva mediana subcaducifolia de la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic, a lo largo del año la humedad cambia de forma drástica en comparación con la temperatura. Por lo tanto, A) se espera que la humedad en el suelo sea la variable que explique los cambios estacionales del flujo de CO₂ del suelo en mayor proporción, especialmente en la temporada de sequía; B) la temperatura en el suelo, por su parte, sólo influirá sobre el flujo de CO₂ del suelo durante la temporada de nortes, cuando la humedad en el suelo es intermedia.
3. En la selva mediana subcaducifolia de la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic las lomas contienen más C orgánico, fósforo, nitrógeno y potasio en sus suelos que las áreas planas. De esa manera, las lluvias podrían arrastrar nutrientes desde las lomas hacia los bordes de lomas. Por tanto, se espera que los bordes de lomas presenten un mayor flujo de CO₂ del suelo que las áreas planas alejadas de lomas; además, se espera que la diferencia entre los dos tipos de sitios incrementará durante la temporada de lluvias.
4. A lo largo del día (24 horas), en el suelo de la selva mediana subcaducifolia de la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic, la humedad por lo general cambia poco, pero la temperatura varía de forma importante. Por consiguiente, a escala de 24 horas, los cambios del flujo de CO₂ del suelo corresponderán con cambios de la temperatura en el suelo: horas con una mayor temperatura en el suelo presentarán un mayor flujo de CO₂ del suelo.

1.4 Objetivo general

Estimar el flujo de CO₂ del suelo diario, mensual, anual y por temporada; así como la influencia de la temperatura y la humedad en el suelo sobre el flujo de CO₂ del suelo en la selva mediana subcaducifolia ubicada dentro de la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic.

1.4.1 Objetivos específicos

1. Calcular el flujo promedio de CO₂ del suelo en cada una de las temporadas que ocurren en la selva mediana subcaducifolia al interior de Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic (sequía, lluvias y nortes).
2. Analizar la relación de la temperatura y la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad con el flujo de CO₂ del suelo.
3. Generar modelos de regresión para predecir el flujo de CO₂ del suelo para cada temporada y anual en función de la temperatura, la humedad en el suelo o ambas.
4. Estimar y comparar mensualmente el flujo de CO₂ del suelo en bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas.
5. Medir el flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas y relacionarlo con los cambios de la temperatura o humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad.

II MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Sitio de estudio

El proyecto se realizó en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic (de aquí en adelante Kaxil Kiuic) ubicada en el municipio de Oxkutzcab, Yucatán, México (20° 01 '07"-20 °09' 36" N, 89° 35' 59"-89° 23' 31" W; Figura 6) (Callaghan y Pasos-Enríquez, 2010). Kaxil Kiuic comprende 1,800 ha de selva mediana subcaducifolia, presenta una altitud promedio de 79 msn, un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, y una temperatura y precipitación medias anuales de 26 °C y 1,150 mm respectivamente (Cach-Pérez *et al.*, 2013; Dupuy *et al.*, 2012). La mayor parte de la precipitación ocurre durante los meses de junio-octubre y, por consiguiente, tales meses comprenden la temporada de lluvias. Posteriormente, se presentan lluvias esporádicas durante noviembre-febrero: la humedad en el suelo es intermedia y ese período abarca una temporada de transición conocida localmente como temporada de nortes. La temporada de nortes, además, se distingue porque las temperaturas del aire y del suelo son menores que su valor medio anual debido a la dominancia de vientos del norte (de ahí el nombre "temporada de nortes"). Subsecuentemente, de marzo a mayo se presenta la temporada de sequía, durante la cual ocurre muy poca o nula precipitación y altas temperaturas.

La topografía de Kaxil Kiuic está caracterizada por la alternancia de áreas planas y lomas de roca caliza cuya pendiente se sitúa entre los 10-25° y cuya altitud oscila entre 60-180 msnm (López-Martínez *et al.*, 2013). Las lomas y las áreas planas difieren en su tipo de suelo: las primeras presentan litosoles y rendzinas, suelos poco profundos (< 30 cm), mientras que las segundas presentan luviosoles y cambisoles, suelos de mayor profundidad (≥ 30 cm). Los litosoles son suelos prácticamente sin desarrollo, pues consisten en fragmentos de roca caliza nula o escasamente meteorizada (Yam-Uicab, 2012; Soil Society of América, 2008). Cuando la roca caliza se ha degradado más, se presentan suelos tipo rendzina, los cuales, aunque poco profundos por su desarrollo

reciente, son ricos en nutrientes (Yam-Uicab, 2012; Soil Science Society of América, 2008). Los cambisoles son otro tipo de suelos de desarrollo reciente y ricos en nutrientes, pero con un menor contenido de arcillas que los luvisoles (INEGI, 2004). Los luvisoles, por último, se caracterizan por ser ricos en arcillas (INEGI, 2004) y, en consecuencia, retienen grandes cantidades de agua (Taiz y Zeiger, 2006). Las diferencias en el tipo de suelo, ocasionan que las lomas presenten mayor pH, conductividad eléctrica, contenido de C orgánico, fósforo, nitrógeno, potasio y rocas en sus suelos que las áreas planas (Dupuy *et al.*, 2012). Así, a pesar de que los suelos de las lomas son poco profundos y desarrollados, son más fértiles que los suelos profundos de las áreas planas.

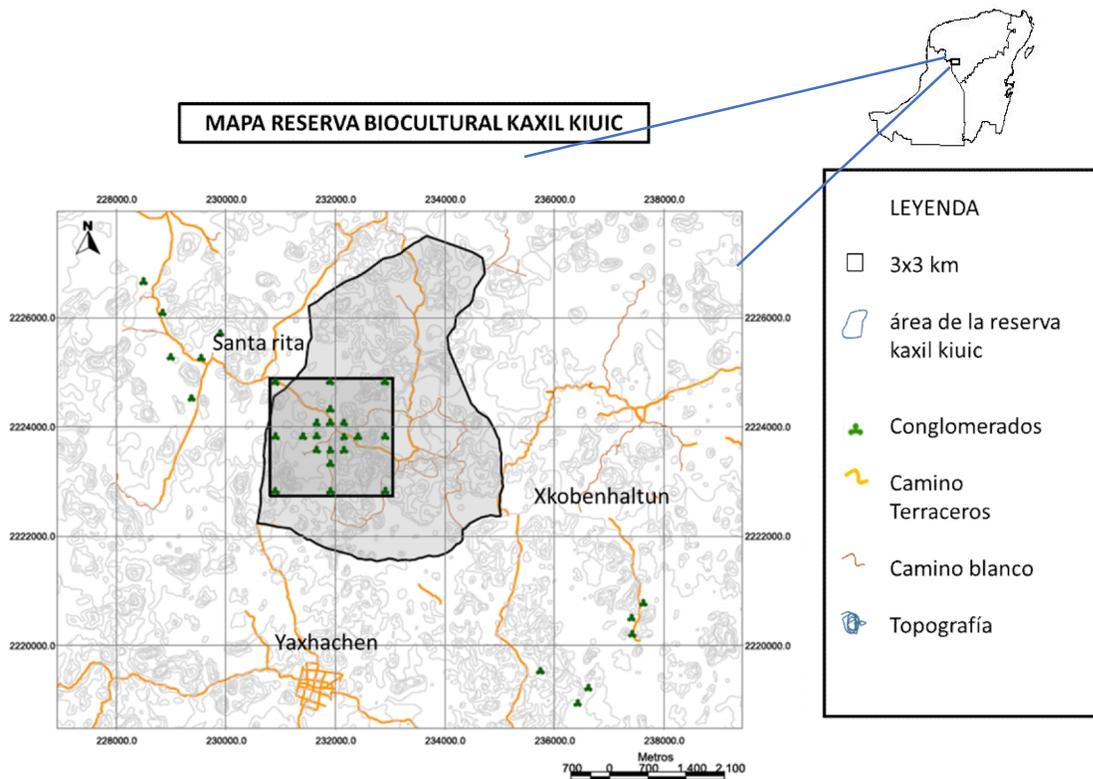


Figura 6. Ubicación de la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuc en la Península de Yucatán. El recuadro negro delimita el área de 3 x 3 km dentro de la cual fueron establecidos los conglomerados por el Proyecto México-Noruega. Tomado de Caamal-Sosa *et al.* (2014).

Las lomas y las áreas planas también difieren en su biomasa aérea, que es mayor en las primeras que en las segundas (Ramírez-Guardado, 2015). Asimismo, la riqueza de especies arbóreas es mayor en las lomas que en las áreas planas (López-Martínez *et al.*, 2013; Dupuy *et al.*, 2012).

Las especies arbóreas dominantes en Kaxil Kiuic son *Neomillspaughia emarginata* (H. Gorss) S. F. Blake, *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Bursera simaruba* (L.) Sarg. y *Piscida piscipula* (L.) Sarg; entre 50-75% de las especies arbóreas pierde sus hojas durante la temporada de sequía (Huechacona-Ruiz, 2016; Ramírez-Guardado, 2015; de la Rosa-Manzano *et al.*, 2014; Dupuy *et al.*, 2012). Por tanto, el área foliar se reduce en la temporada de sequía mientras la producción de hojarasca aumenta: el área foliar promedio anual es 5.435 ± 0.195 y la producción anual de hojarasca, 6.089 ± 0.226 Mg ha⁻¹ (Huechacona-Ruiz, 2016).

2.2 Mediciones mensuales y estacionales del flujo de CO₂, temperatura y humedad en el suelo

Dentro de Kaxil Kiuic, el Proyecto México-Noruega estableció 20 conglomerados del tipo Inventario Nacional Forestal y de Suelos dentro de un área de 3 x 3 km alrededor de una torre de covarianza de torbellinos (INFyS; Figura 6); cada conglomerado está integrado por cuatro parcelas circulares de 11.28 m de radio (Figura 7) (Caamal-Sosa *et al.*, 2014). De entre esas parcelas se eligieron cuatro que diferían en su área basal y su densidad arbórea, para ensayar un tamaño de muestra adecuado que abarcara la heterogeneidad espacial de Kaxil Kiuic y permitiera obtener una estimación confiable del flujo de CO₂ del suelo.

Elegir el tamaño de muestra adecuado requirió realizar una serie de mediciones preliminares de flujo de CO₂ del suelo, temperatura y humedad en el suelo a 0.1 m de

profundidad. La serie de mediciones preliminares comprendió cuatro ciclos de muestreo realizados durante uno o dos días de septiembre, noviembre y diciembre 2014, y enero de 2015. Durante las mediciones preliminares se utilizaron diferentes tamaños de muestra y distinto arreglo espacial de los puntos de medición. Tras concluir los ciclos de mediciones preliminares y a tenor de la fórmula de Pellico-Neto y Brena (1997), usada por Sotta *et al.* (2004), se determinó que 24 puntos de medición distribuidos en grupos de tres y distanciados en promedio 4.5 m bastaban para abarcar la variación espacial del flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuc.

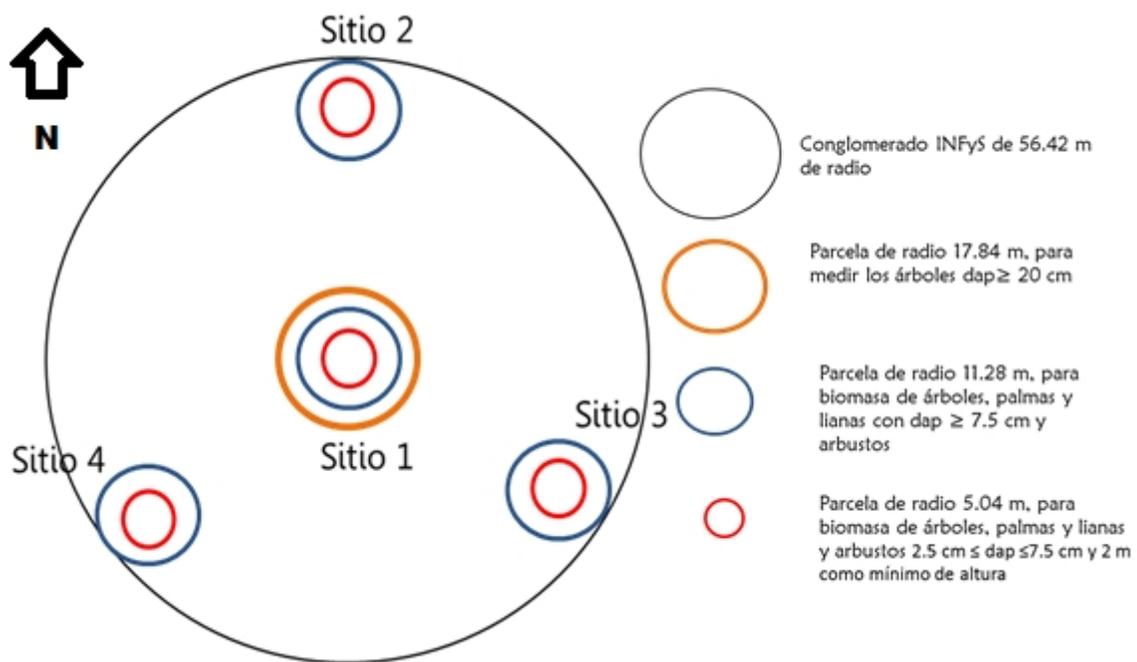


Figura 7. Conglomerado tipo INFyS; modificado de Caamal-Sosa *et al.* (2014)

Esos 24 puntos de medición se establecieron en sitios distintos a los usados en las mediciones preliminares; la mitad de ellos se estableció en bordes de lomas y la otra mitad en áreas planas alejadas de lomas. Bordes de lomas y áreas planas alejadas de las lomas se encontraban en parcelas distintas, salvo en una parcela que albergaba ambas

condiciones: tres parcelas contenían lomas, otras tres albergaban áreas planas alejadas de las lomas y una parcela contenía tanto lomas como áreas planas alejadas de las lomas. En las áreas planas alejadas de las lomas, así como en los bordes de lomas se establecieron los puntos de medición en grupos de tres; en otras palabras, cuatro tríos de puntos de medición se establecieron al borde de las lomas en parcelas que albergaban lomas y otros cuatro tríos se ubicaron en las parcelas que contenían áreas planas alejadas de lomas. Recapitulando, en el sitio de estudio se establecieron en siete parcelas 24 puntos de medición; los 24 puntos de medición se distribuyeron en ocho tríos, la mitad de ellos se dispuso en cuatro bordes de lomas distintos y la otra mitad en cuatro diferentes áreas planas alejadas de lomas.

Establecer los puntos de medición requirió insertar anillos de PVC sin remover el mantillo ya presente sobre el suelo (Figura 8). Precisamente la necesidad de insertar anillos de PVC fue lo que impidió que se midiera el flujo de CO₂ del suelo en distintas posiciones de una loma —como lo han hecho otros estudios (Takahashi *et al.*, 2011)— y en su lugar, el flujo de CO₂ del suelo tuvo que medirse en los bordes de lomas. Adicionalmente, la inserción de los anillos de PVC corta raíces y perturba la estructura del suelo (LI-COR, 2012; Zanchi *et al.*, 2012). Para disminuir esa perturbación, los anillos de PVC fueron insertados al menos un mes antes de iniciar las mediciones. Después, desde marzo 2015 hasta febrero 2016, el flujo de CO₂ del suelo, la temperatura y la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad fueron medidos durante dos o tres días cada mes en los 24 anillos de PVC.

El flujo de CO₂ del suelo se midió con una cámara de sistema cerrado dinámico, cuyo diámetro era 0.2 m, y la temperatura y la humedad en el suelo, como contenido volumétrico de agua en el suelo, a 0.1 m de profundidad, con un par sondas agregadas al sistema de la cámara (flujo de CO₂ del suelo: LI-8100A, LI-COR, Lincoln, Nebraska; temperatura en el suelo: 8100-201 Omega Soil Temperatura Probe, Omega Engineering Inc; humedad en el suelo: ThetaProbe ML2x, The Macaulay Land Use Research Institute and Delta-T Devices; Figuras 2 y 9). La medición inició cuando la cámara descendió y

selló el aire entre ella y el suelo durante dos minutos. De esos dos minutos, únicamente 110 segundos se emplearon en la estimación del flujo de CO₂ del suelo, ya que los primeros 10 s sirvieron como un “amortiguador” para que el aire al interior de la cámara se homogeneizara. Simultáneamente a la estimación del flujo de CO₂ del suelo, en los costados del anillo se midieron la temperatura y la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad. Finalmente, al término de los dos minutos, el sistema de la cámara estimó los promedios del flujo de CO₂ del suelo, la temperatura y la humedad en el suelo.



Figura 8. Anillo de PVC insertado en uno de los sitios de muestreo, instalado un mes previo a las mediciones del flujo de CO₂ del suelo

Sólo se dispuso de un sistema de cámara y, por tanto, las mediciones de las tres variables (flujo de CO₂, temperatura y humedad en el suelo) se realizaron de forma consecutiva entre los anillos. Es decir, tras haber medido las tres variables en un anillo, se midieron las variables en otro anillo y así sucesivamente hasta haber medido todos los anillos. No haber medido todos los puntos en un mismo momento es una limitación importante, pues la temperatura y el flujo de CO₂ del suelo pueden variar a lo largo del día (Parkin y Kaspar, 2003). Es por ello que este proyecto también comprendió mediciones de la variación del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas.



Figura 9. Sondas utilizadas para la medición de la humedad en el suelo, como contenido volumétrico de agua en el suelo (izquierda), y la temperatura en el suelo (derecha)

2.3 Mediciones del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas

En cada una de las tres temporadas se evaluó al menos una vez la variación del flujo de CO₂ del suelo, la temperatura y humedad en el suelo a escala de 24 horas. Para ello se seleccionó uno de los 24 anillos de PVC establecidos en Kaxil Kiuc. El anillo seleccionado correspondía a un área plana alejada de lomas y en él se realizaron todas las mediciones a escala de 24 horas. Durante 24 horas, la cámara de sistema cerrado dinámico y las sondas para la temperatura y humedad en el suelo permanecieron sobre y alrededor del anillo de PVC, y midieron las tres variables a intervalos de una hora. El ensayo de 24 horas realizado durante sequía se efectuó del 12 al 13 de mayo 2015. Por su parte, durante la temporada de lluvias se efectuaron dos ensayos de 24 horas, el primero del 21 al 22 de septiembre y el segundo del 15 al 16 de octubre 2015. Por último, durante la temporada de nortes se efectuaron tres ensayos de 24 horas, el primero del 17 al 18 de noviembre, el segundo del 14 al 15 de diciembre 2015, y el último del 22 al 23 de febrero 2016. No se realizó el mismo número de ensayos de 24 horas en todas las temporadas porque en ocasiones el suministro de energía para la cámara de sistema cerrado dinámico fue insuficiente para sustentar un ciclo de 24 horas.

2.4 Contenido de C total en el suelo

En octubre 2015, usando un barreno manual, se extrajeron 250 g de suelo libre de raíces y mantillo por cada trío de anillos de PVC. Así, se obtuvieron ocho muestras de suelo: cuatro procedían de bordes de lomas y cuatro, de áreas planas alejadas de lomas. Una parte de cada muestra fue deshidratada y triturada en mortero para determinar el contenido total de C en la fracción mineral del suelo mediante un sistema de combustión seca (Flash 2000 Organic Elemental Analyzer, Thermo Scientific). El contenido total de C en la fracción mineral del suelo fue cuantificado tres veces para cada muestra y el promedio de esas tres veces fue considerado como el contenido total de C en la muestra. Los contenidos totales de C en las muestras, finalmente, se promediaron según el tipo de

sitio del que fueron extraídas (bordes de lomas o áreas planas alejadas de lomas).

2.5 Microclima

En Kaxil Kiuic, como parte de los objetivos del Proyecto México-Noruega, se instauró una torre de mediciones del microclima: flujo fotónico fotosintético ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; LI190SB, LI-COR), precipitación (mm; 525 Series, Texas Electronics), temperatura del aire (HMP155A, Campbell Scientific) y en el suelo a 0.15 m de profundidad ($^{\circ}\text{C}$; TCAV, Campbell Scientific) y humedad en el suelo a 0.3 m de profundidad ($\text{m}^3 \text{H}_2\text{O m}^{-3}$; CS625, Campbell Scientific). Los registros del microclima comprendidos entre el 7 de noviembre 2014 y el 25 de febrero 2016 fueron empleados para visualizar su estacionalidad durante el período de estudio.

2.6 Análisis y representación gráfica de los datos

Las diferencias del flujo de CO_2 del suelo entre meses, temporadas y entre bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas se evaluaron mediante análisis de varianza de medidas repetidas. El análisis de varianza de medidas repetidas requirió evaluar el supuesto de esfericidad mediante la prueba de Barlet. Cuando la prueba de Barlet indicó que no se cumplió tal supuesto, se recurrió a los ajustes de Greenhouse-Geisser y Huyn-Feldt para analizar la presencia de diferencias estadísticas significativas. No obstante, el análisis de varianza de medidas repetidas carece de una prueba *post-hoc* específica que permita evaluar dónde se observan las diferencias estadísticas significativas. Por ello, se utilizaron como pruebas *post-hoc* pruebas de t o pruebas de suma de rangos. Las pruebas de suma de rangos se utilizaron cuando no se cumplió el supuesto de normalidad de las diferencias requerido por las pruebas de t. Las pruebas de t, cuando fue posible usarlas, fueron para muestras pareadas al analizar diferencias entre meses y temporadas, y para muestras independientes cuando las diferencias se analizaron entre bordes de

lomas y áreas planas alejadas de lomas. También se empleó una prueba de t para muestras independientes al analizar si los suelos en bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas diferían en su contenido total de C en la fracción mineral del suelo.

Por su parte, la relación del flujo de CO₂ del suelo con la temperatura y la humedad en el suelo se estudió mediante análisis de correlación, regresión lineal simple y múltiple por temporada y para todos los datos. Al evaluar la relación del flujo de CO₂ del suelo con la temperatura y la humedad en el suelo se incluyeron los datos obtenidos durante las mediciones preliminares. Los registros de la medición preliminar de septiembre 2014 fueron incluidos en los análisis de la temporada de lluvias y los registros de las mediciones preliminares de noviembre y diciembre 2014 y enero 2015 se incluyeron en los análisis de la temporada de nortes.

La relación del flujo de CO₂ con la temperatura en el suelo a escala de 24 horas, así como los cambios del microclima durante el período de estudio fueron analizados de manera descriptiva. El flujo de CO₂ del suelo y la temperatura en el suelo fueron graficados juntos para su respectivo período de 24 horas. De ese modo, se evaluó si los cambios diarios (24 horas) del flujo de CO₂ del suelo correspondían con los cambios diarios de la temperatura en el suelo. Esa manera de evaluar la relación del flujo de CO₂ del suelo con la temperatura en el suelo a escala de 24 horas está en consonancia con la forma en que tal relación se ha estudiado en bosques tropicales húmedos y secos (Hanpattanakit *et al.*, 2015; Adachi *et al.*, 2009; Vargas y Allen, 2008a; Sotta *et al.*, 2004). A su vez, el flujo fotónico fotosintético, la temperatura del aire y en el suelo a 0.15 m de profundidad, la precipitación y la humedad en el suelo a 0.3 m de profundidad en el sitio de estudio desde el 07 de noviembre 2014 hasta el 25 de febrero 2016 fueron graficados para visualizar la manera en que la estacionalidad del microclima pudo afectar al flujo de CO₂ del suelo durante el período de estudio.

Todos los gráficos y los análisis estadísticos fueron efectuados usando el lenguaje R versión 3.1.0 de 64 bits (R Core Team, 2014) en la plataforma RStudio versión 0.99.442 (RStudio Team, 2015) con la ayuda de los paquetes ez (Lawrence, 2013), lessR (Gerbing, 2014), car (Fox y Weisberg, 2011), epicalc (Chongsuvivatwong, 2012), tables (Murdoch, 2014) y agricolae (de Mendiburu, 2014). En todos los análisis estadísticos se consideró un nivel de significancia del 5 % ($\alpha = 0.05$) y todos los promedios se reportaron \pm desviación estándar.

III RESULTADOS

3.1 Microclima

Durante la temporada de nortes ocurrió menos precipitación que durante la temporada de lluvias, pero más que durante la temporada de sequía. La cantidad de precipitación recibida durante nortes varía mucho de un año a otro (Cuadro 1; Figura 10). Únicamente durante nortes, las temperaturas promedio en el aire y en el suelo a 0.15 m de profundidad fueron menores que sus promedios anuales (Cuadro 1; Figura 11). También sólo durante nortes el flujo fotónico fotosintético arriba del dosel es menor que su promedio anual (Cuadro 1; Figura 12). La humedad en el suelo prácticamente no cambió a 0.3 m de profundidad durante la temporada de sequía, pero durante las temporadas de lluvias y nortes presentó picos notables provocados por las precipitaciones (Figura 10).

Cuadro 1. Flujo fotónico fotosintético arriba del dosel, temperatura del aire, temperatura en el suelo (promedio \pm desviación estándar) a 0.15 m de profundidad y precipitación del 1 de marzo 2015 al 25 de febrero 2016 en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic

Temporada	Flujo fotónico fotosintético ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$)	Temperatura en el suelo ($^{\circ}\text{C}$)	Precipitación total (mm)
Sequía	903.7 \pm 157.3	28.2 \pm 1.9	27.9 \pm 1.9	42.4
Lluvias	826.6 \pm 170.6	26.7 \pm 1.6	26.6 \pm 1.6	559.2
Nortes	653.6 \pm 182.7	23.0 \pm 2.7	23.3 \pm 1.8	249.7
Anual	790.3 \pm 197.7	25.9 \pm 2.9	25.9 \pm 2.4	851.2

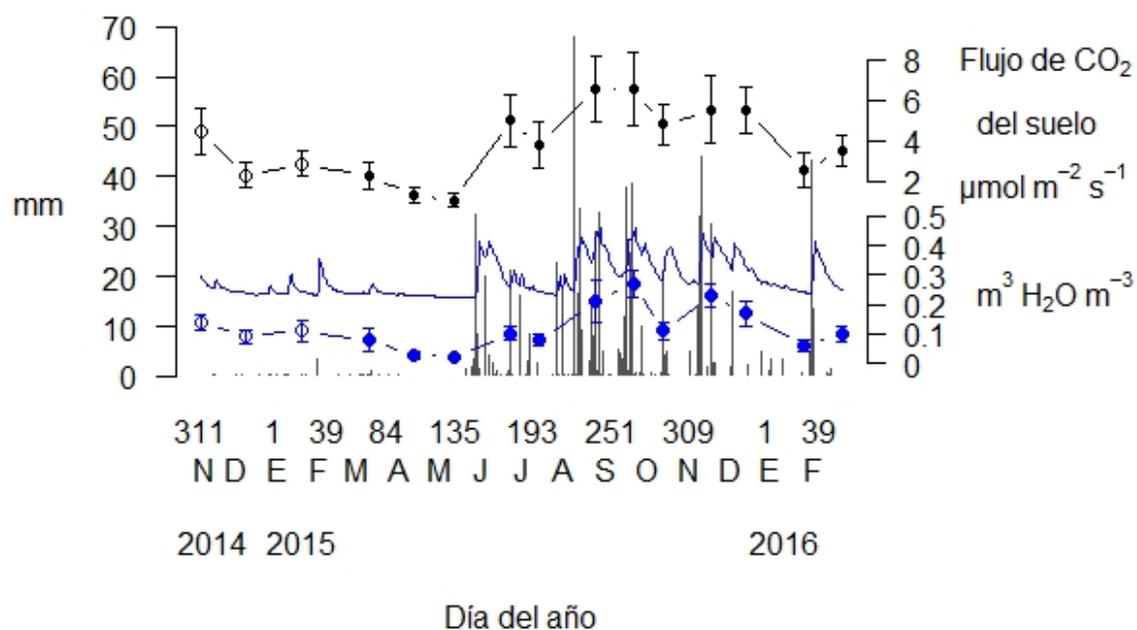


Figura 10. Flujo de CO₂ del suelo (círculos negros), contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 (círculos azules) y 0.3 m de profundidad (línea azul continua), y precipitación (barras) en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuc desde el 7 de noviembre 2014 hasta el 25 de febrero 2016. Círculos abiertos corresponden a mediciones preliminares y círculos cerrados a mediciones durante el período de estudio.

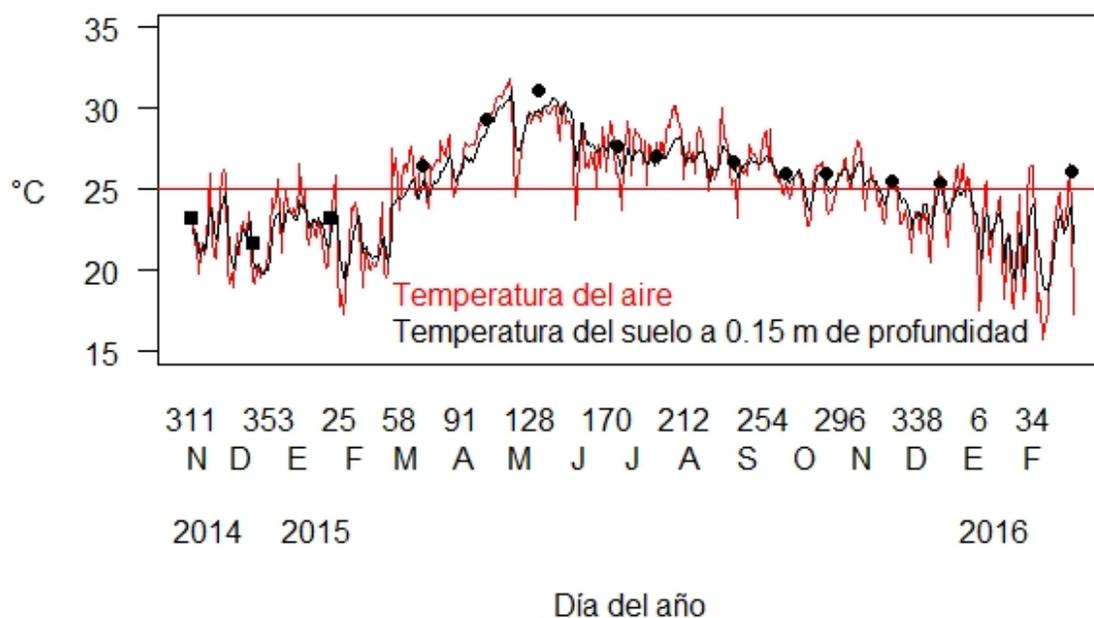


Figura 11. Temperatura del aire y en el suelo a 0.15 y 0.1 m (cuadros y círculos negros) de profundidad desde el 7 de noviembre 2014 hasta el 25 de febrero 2016 en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuc. La línea horizontal indica la temperatura promedio del aire durante ese período. Cuadros corresponden a mediciones preliminares y círculos a mediciones durante el período de estudio.

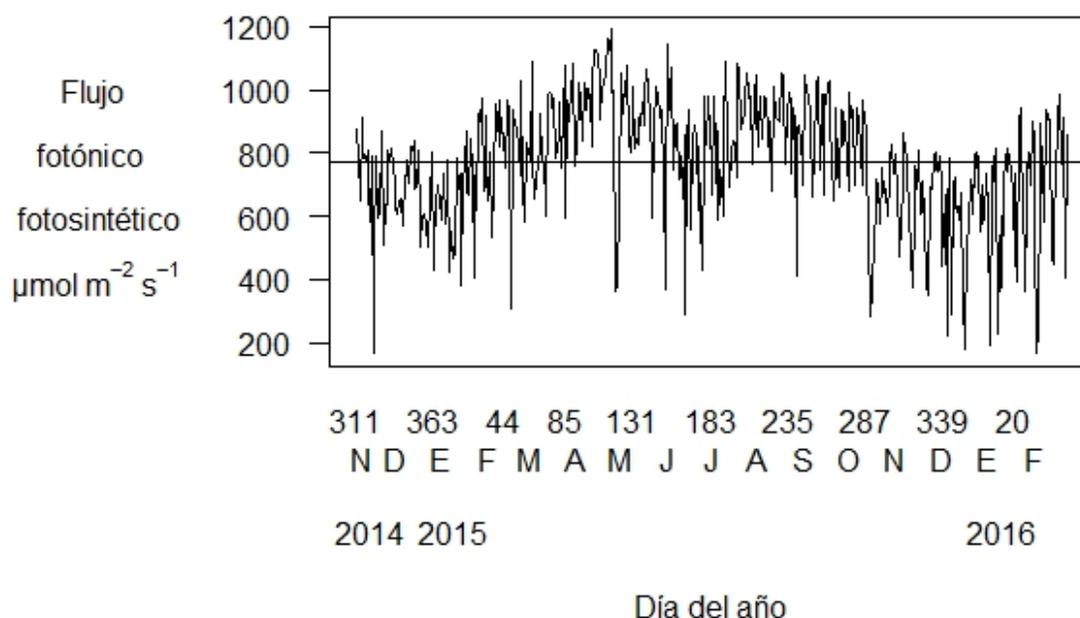


Figura 12. Flujo fotónico fotosintético arriba del dosel desde el 7 de noviembre 2014 hasta el 25 de febrero 2016 en la Reserva Biocultural de Kaxil Kiuic; la línea horizontal indica el flujo fotónico fotosintético promedio durante ese período

3.2 Flujo de CO₂, temperatura y humedad en el suelo por mes, temporada y año

Entre marzo 2015 a febrero 2016, con un 95 % de confiabilidad, el flujo promedio de CO₂ del suelo se sitió entre 3.8 y 4.3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$: durante ese período, el promedio del flujo de CO₂ del suelo fue $4.0 \pm 2.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Los promedios del flujo de CO₂ del suelo durante las temporadas de sequía, lluvias y nortes fueron 1.5 ± 0.4 , 5.3 ± 1.2 y $4.1 \pm 0.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Las tres temporadas difirieron estadísticamente en su flujo promedio de CO₂ del suelo ($F_{0.05, 71} = 352.21$, $p < 0.05$; Figura 13). En cuanto a la variabilidad del flujo de CO₂ del suelo, su coeficiente de variación fue 29% durante sequía, 26.7 % durante lluvias y 25.1 % durante nortes. Por último, al analizar el flujo de CO₂ del suelo por meses, se observó que presenta su promedio máximo en agosto y septiembre y su promedio mínimo en mayo (Cuadro 2).

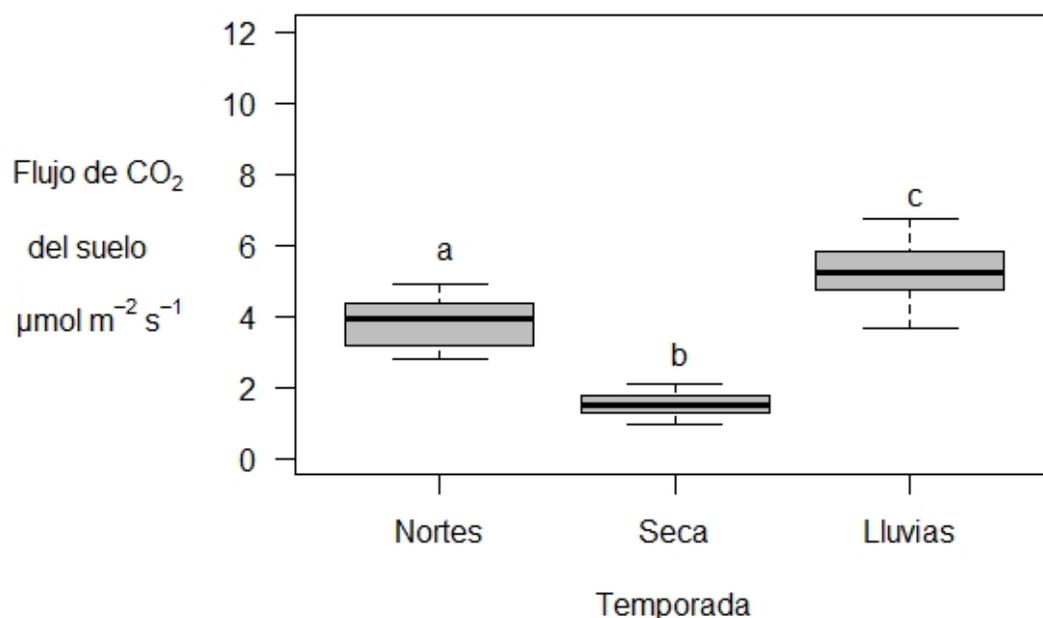


Figura 13. Flujo de CO₂ del suelo por temporada, las líneas del centro indican la mediana y letras diferentes denotan diferencia estadística significativa ($p < 0.05$)

La temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad no fue registrada durante el ciclo de mediciones correspondiente a enero 2016 debido a un fallo en la sonda para medir esa variable. Con los datos disponibles se estimó que la temperatura promedio en el suelo fue 27 ± 1.9 °C durante el año; 29 ± 2.2 durante la temporada de sequía; 26.7 ± 0.9 durante la temporada de lluvias; y 25.1 ± 1.3 durante la temporada de nortes. Al realizar el análisis por mes, la menor temperatura promedio en el suelo a 0.1 m de profundidad se registró en diciembre y la mayor en mayo (Cuadro 2). Por su parte, el promedio de la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad fue 0.12 ± 0.08 m³ H₂O m⁻³ durante el período de estudio; 0.04 ± 0.03 durante la temporada de sequía; 0.15 ± 0.08 durante la temporada de lluvias; y 0.14 ± 0.07 durante la temporada de nortes. La mayor humedad promedio en el suelo a 0.1 m de profundidad se observó en septiembre y la menor en mayo (Cuadro 2).

En general, la temperatura en el suelo observada durante los ciclos de mediciones fue similar a la temperatura en el suelo a 0.15 m de profundidad, registrada al pie de la torre de mediciones del microclima (Figura 11). Sin embargo, los datos de humedad en el suelo a 0.3 m de profundidad en el pie de la torre de mediciones del microclima fueron superiores a los valores de humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad registrados durante los ciclos de mediciones: a 0.3 m de profundidad, la humedad en el suelo no fue menor que $0.2 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3}$, mientras que a 0.1 m de profundidad en raras ocasiones fue igual o superior a ese valor (Figura 10; Cuadro 2).

Cuadro 2. Flujo de CO_2 del suelo, temperatura y contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad durante las fechas en las que se realizaron campañas de medición

Mes	Flujo de CO_2 del suelo ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Temperatura en el suelo ($^{\circ}\text{C}$)	Contenido volumétrico de agua en el suelo ($\text{m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3}$)	Días del mes en los que se midieron las variables
Marzo 2015	2.2 ± 0.7 a	26.5 ± 0.9	0.08 ± 0.04	10-11
Abril 2015	1.3 ± 0.4 b	29.3 ± 1.3	0.03 ± 0.01	13-14
Mayo 2015	1.0 ± 0.03 c	31.1 ± 1.3	0.02 ± 0.01	12-13
Junio 2015	5.0 ± 1.3 dg	27.7 ± 0.7	0.10 ± 0.02	23-24
Julio 2015	3.8 ± 1.1 e	27.1 ± 0.5	0.08 ± 0.02	14-15
Agosto 2015	6.5 ± 1.6 f	26.7 ± 0.8	0.21 ± 0.07	25-26
Septiembre 2015	6.5 ± 1.8 f	26.0 ± 0.5	0.27 ± 0.04	21-23
Octubre 2015	4.8 ± 1.0 d	25.9 ± 0.05	0.11 ± 0.03	14-15
Noviembre 2015	5.5 ± 1.7 g	25.5 ± 0.5	0.23 ± 0.04	17-19
Diciembre 2015	5.5 ± 1.1 g	25.4 ± 0.3	0.17 ± 0.04	14-15
Enero 2016	2.5 ± 0.9 a	—	0.05 ± 0.02	26-27
Febrero 2016	3.5 ± 0.8 e	26.1 ± 1.2	0.10 ± 0.02	23-24
Promedio anual	4.0 ± 2.2	27.0 ± 1.9	0.12 ± 0.08	

No se obtuvieron datos de temperatura en el suelo durante enero 2016 debido a un daño en el sensor. Letras diferentes indican diferencia estadística significativa ($p < 0.05$).

3.3 Relación del flujo de CO₂ del suelo con la temperatura y la humedad en el suelo

En ninguna de las temporadas y tampoco anualmente fue posible generar algún modelo de regresión lineal múltiple para el flujo CO₂ del suelo en función de la temperatura y la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad debido a que no se cumplió el supuesto de normalidad de los residuales ($p > 0.05$). En cambio, fue posible generar modelos de regresión lineal simple para el flujo de CO₂ del suelo en función de la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad en todas las temporadas y en la totalidad del año (Cuadro 3). En cuanto a la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad, ésta se relacionó linealmente con el flujo de CO₂ del suelo únicamente durante la temporada de nortes y, por consiguiente, sólo en nortes se obtuvo un modelo lineal para el flujo de CO₂ del suelo en función de la temperatura en el suelo (Cuadro 3).

Cuadro 3. Modelos de regresión lineal por temporada y anual para el flujo de CO₂ del suelo en función de la humedad en el suelo o la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad

Temporada	Modelo	R ² ajustado
Sequía	$S_F = 0.8345 + 16.1213\theta$	R ² = 0.44
Lluvias	$S_F = 3.8983 + 9.4376\theta$	R ² = 0.21
Nortes	$S_F = -5.88533 + 0.41186T$	R ² = 0.19
	$S_F = 2.0006 + 14.3965\theta$	R ² = 0.29
Anual	$S_F = 1.7946 + 17.3916\theta$	R ² = 0.45

S_F = flujo de CO₂ del suelo ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

T = temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad (°C)

θ = contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad ($\text{m}^3 \text{H}_2\text{O m}^{-3}$)

Durante la temporada de sequía (marzo-mayo 2015), el flujo de CO₂ del suelo se correlacionó negativamente con la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad ($r = -0.6183718$, $p < 0.05$), pero positivamente con la humedad en el suelo a esa misma profundidad ($r = 0.5983414$). La relación negativa entre el flujo de CO₂ del suelo y la

temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad se debió a que los sitios más secos eran también los más calientes ($r = -0.5814734$). Por tanto, se consideró que el flujo de CO_2 del suelo dependía, en realidad, de la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad. La humedad en el suelo fue inusualmente alta en un punto (> 0.2 en ese punto contra $< 0.15 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3}$ en el resto de los puntos). Eliminando ese punto, se obtuvo un modelo de regresión lineal simple para el flujo de CO_2 del suelo en función de la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad: a mayor humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad, mayor es el flujo de CO_2 del suelo ($R^2 = 0.44$, $p < 0.05$; Figura 14; Cuadro 3).

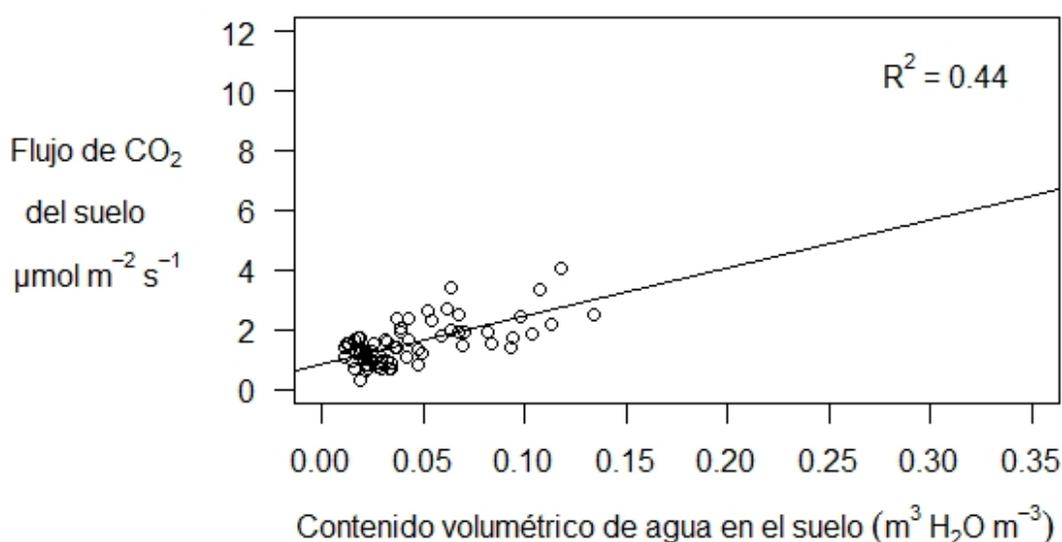


Figura 14. Flujo de CO_2 del suelo en función del contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad durante la temporada de sequía (marzo-mayo 2015)

En la temporada de lluvias (septiembre 2014, junio-octubre 2015), el flujo de CO_2 del suelo únicamente se correlacionó positivamente con la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad ($r = 0.46$). Se obtuvo un modelo de regresión lineal simple para el flujo de CO_2 del suelo en función de la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad: el flujo de

CO₂ del suelo aumentó con la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad ($R^2 = 0.21$, $p < 0.05$; Figura 15).

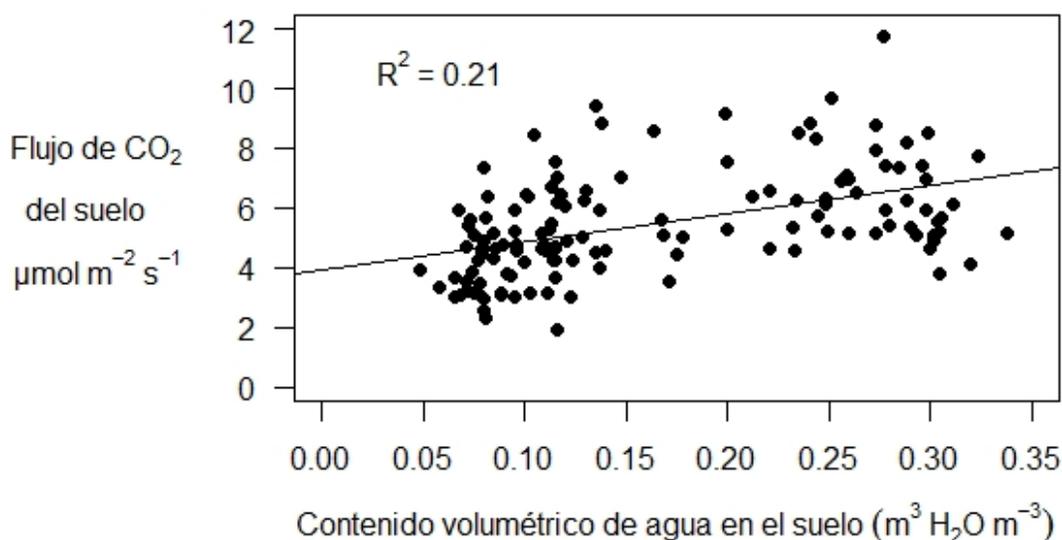


Figura 15. Flujo de CO₂ del suelo en función del contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad durante la temporada de lluvias (septiembre 2014 y junio-octubre 2015)

En los análisis de correlación y regresión lineal durante la temporada de nortes (noviembre 2014-enero 2015, noviembre 2015-febrero 2016) no se incluyeron datos de la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad durante enero 2016 debido a un fallo en el sensor para medir esa variable. Con los datos disponibles, se observó que el flujo de CO₂ del suelo se correlacionó positivamente con la temperatura y con la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad ($r = 0.44$ y 0.54 , respectivamente). Por consiguiente, se obtuvieron modelos lineales para el flujo de CO₂ del suelo en función de la temperatura o la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad (Figuras 16 y 17).

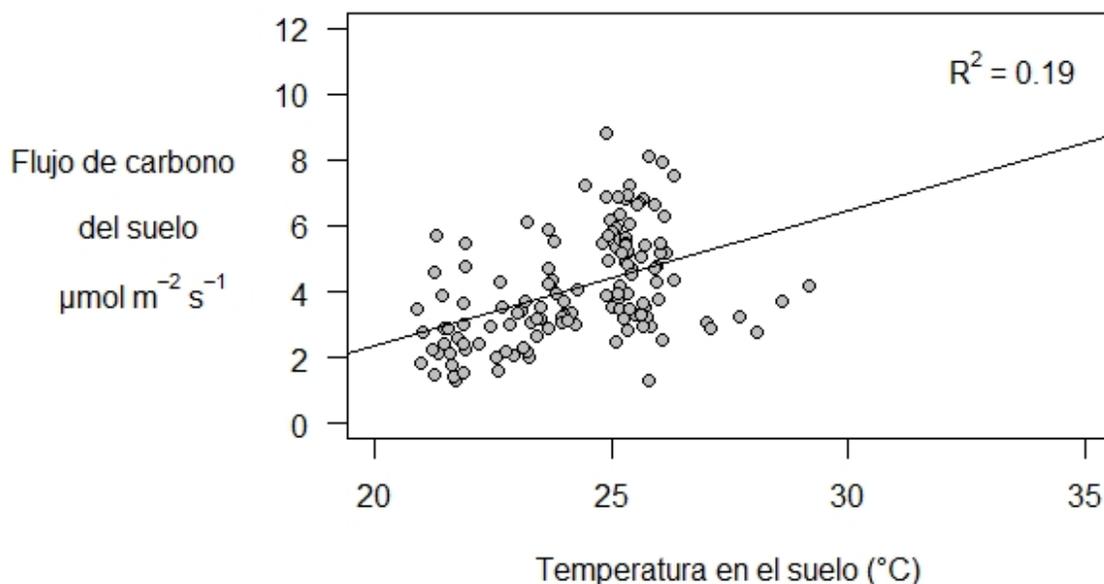


Figura 16. Flujo de CO_2 del suelo en función de la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad durante la temporada de nortes (noviembre 2014-enero 2015, noviembre-diciembre 2015 y febrero 2016)

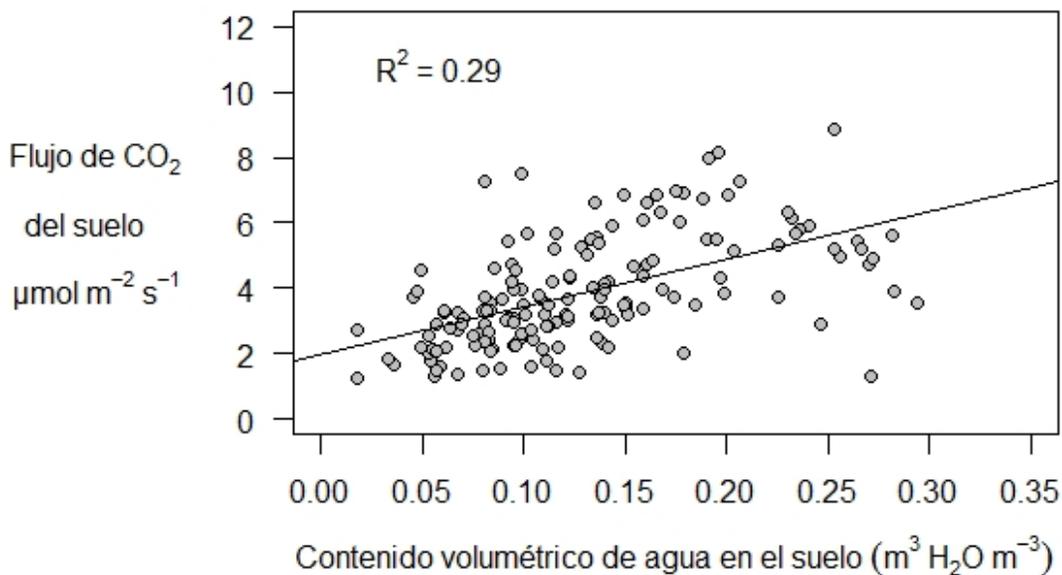


Figura 17. Flujo de CO_2 del suelo en función del contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad durante la temporada de nortes (noviembre 2014-enero 2015 y noviembre 2015-febrero 2016)

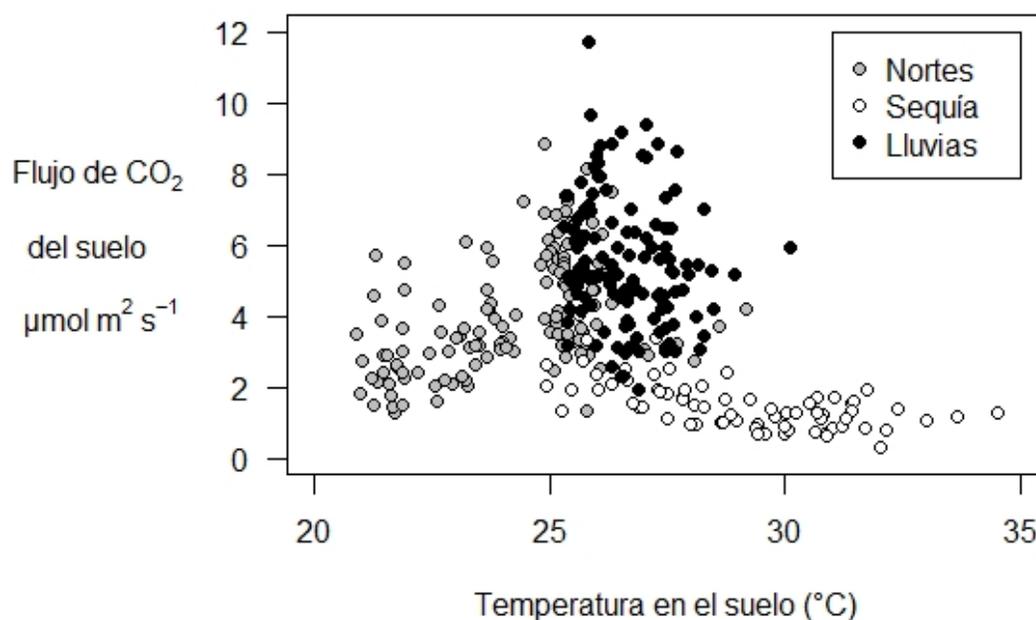


Figura 18. Flujo de CO₂ del suelo contra temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad de todas las mediciones realizadas en el sitio de estudio (septiembre 2014-febrero 2016). No se obtuvieron datos durante octubre 2014, febrero 2015 y enero 2016.

Por último, al analizar la totalidad de los datos, el flujo de CO₂ del suelo no se correlacionó con la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad (Figura 18), pero sí lo hizo con la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad ($r = 0.67$). Se obtuvo, pues, un modelo lineal para el flujo de CO₂ del suelo en función de la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad ($R^2 = 0.45$, $p < 0.05$; Figura 19).

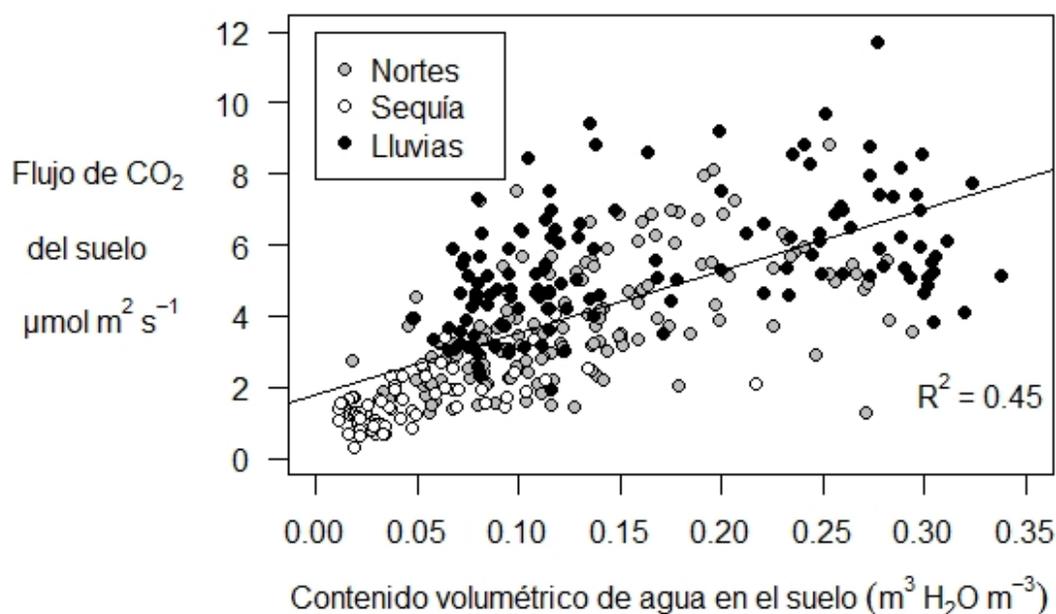


Figura 19. Flujo de CO₂ del suelo en función del contenido volumétrico de agua en el suelo a 0.1 m de profundidad de todas las mediciones realizadas en el sitio de estudio (septiembre 2014-febrero 2016). No se realizaron mediciones durante octubre 2014, febrero 2015 y enero 2016.

3.4 Flujo de CO₂ del suelo por condición topográfica

El flujo de CO₂ del suelo en bordes de lomas fue mayor que en áreas planas alejadas de lomas sólo en los meses de marzo, junio, julio, septiembre y noviembre ($p < 0.05$; Cuadro 4). Si bien la diferencia estadística se restringió a esos cinco meses, a lo largo del año el flujo de CO₂ del suelo tendió a ser mayor en los bordes de lomas que en las áreas planas (Cuadro 4). El flujo promedio anual de CO₂ del suelo en bordes de lomas fue $4.4 \pm 2.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y en áreas planas, $3.5 \pm 1.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Cuadro 4).

A partir de las muestras de suelo extraídas en octubre, se observó que el contenido total de C en la fracción mineral del suelo fue mayor en bordes de lomas que en

áreas planas alejadas de lomas (4.72 ± 0.72 contra 3.39 ± 0.19 %; $t = 3.4665$, $p = 0.01336$). Por otra parte, en ninguno de los meses se observó que los bordes de lomas y las áreas planas alejadas de lomas difirieran en su temperatura y su humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad. Salvo en marzo y abril, el suelo estuvo ligeramente más húmedo en las áreas planas alejadas de lomas que en los bordes de lomas (Figura 20).

Cuadro 4. Flujo de CO₂ del suelo (promedio \pm desviación estándar, $n = 24$) en bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas.

Mes (2015-2016)	Flujo de CO ₂ del suelo ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	
	Bordes de lomas	Áreas planas alejadas de lomas
Marzo*	2.6 ± 0.7	1.9 ± 0.4
Abril	1.5 ± 0.4	1.1 ± 0.4
Mayo	1.6 ± 0.3	0.9 ± 0.3
Junio*	5.7 ± 1.2	5.0 ± 0.9
Julio*	4.5 ± 1.0	3.1 ± 0.7
Agosto	7.1 ± 1.7	6.0 ± 1.3
Septiembre*	7.4 ± 2.1	5.7 ± 0.9
Octubre	5.2 ± 1.0	4.4 ± 0.9
Noviembre*	6.5 ± 1.5	4.6 ± 1.3
Diciembre	5.8 ± 1.1	5.2 ± 1.1
Enero	2.7 ± 0.1	2.4 ± 0.9
Febrero	3.8 ± 0.9	3.2 ± 0.5
Total	4.4 ± 2.3	3.5 ± 1.8

Asteriscos denotan meses en los que el flujo de CO₂ del suelo difirió estadísticamente entre condiciones topográficas ($p < 0.05$).

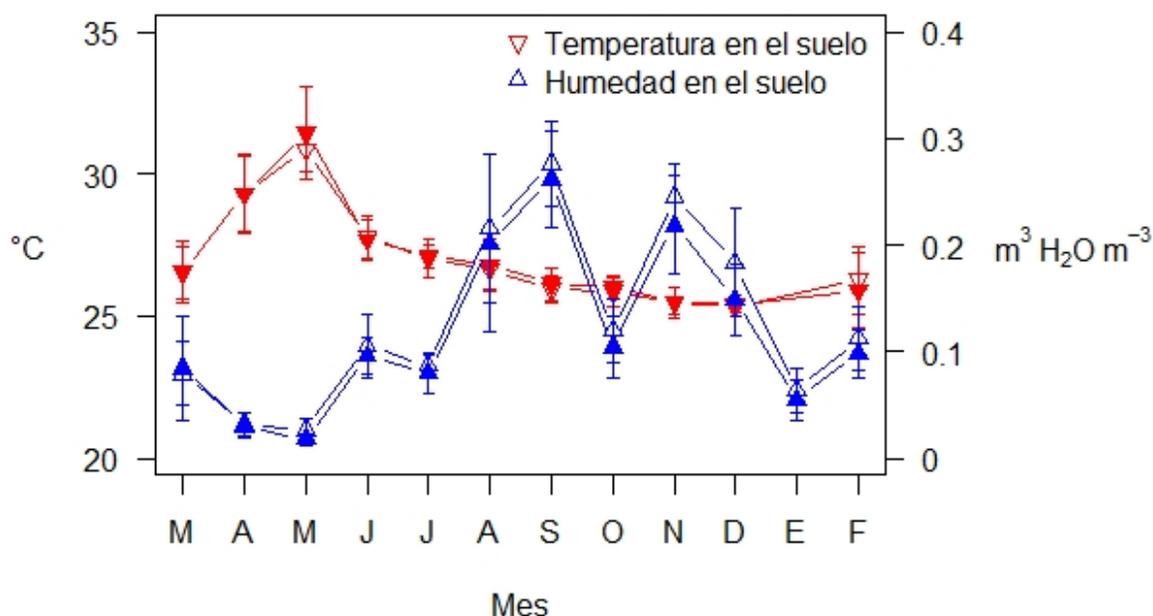


Figura 20. Promedio \pm desviación estándar de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y el contenido volumétrico de agua en el suelo ($\text{m}^3 \text{H}_2\text{O m}^{-3}$) a 0.1 m de profundidad desde marzo 2015 hasta febrero 2016 en bordes de lomas (símbolos cerrados) y áreas planas alejadas de lomas (símbolos abiertos). Durante enero, el sensor para medir la temperatura en el suelo sufrió un daño y no se registró esa variable.

3.5 Flujo de CO_2 del suelo, temperatura y humedad en el suelo a escala de 24 horas

Durante el ciclo de mediciones de 24 horas correspondiente a la temporada de sequía, el flujo promedio de CO_2 del suelo fue $0.8 \pm 0.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, el mínimo fue $0.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y el máximo, $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 21). Por su parte, la temperatura promedio en el suelo a 0.1 m de profundidad fue $29.8 \pm 1.1 \text{ }^{\circ}\text{C}$, la mínima fue $28.4 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y la máxima, $31.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Figura 21). Durante ese período de 24 horas, la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad se mantuvo en $0.02 \text{ m}^3 \text{H}_2\text{O m}^{-3}$.

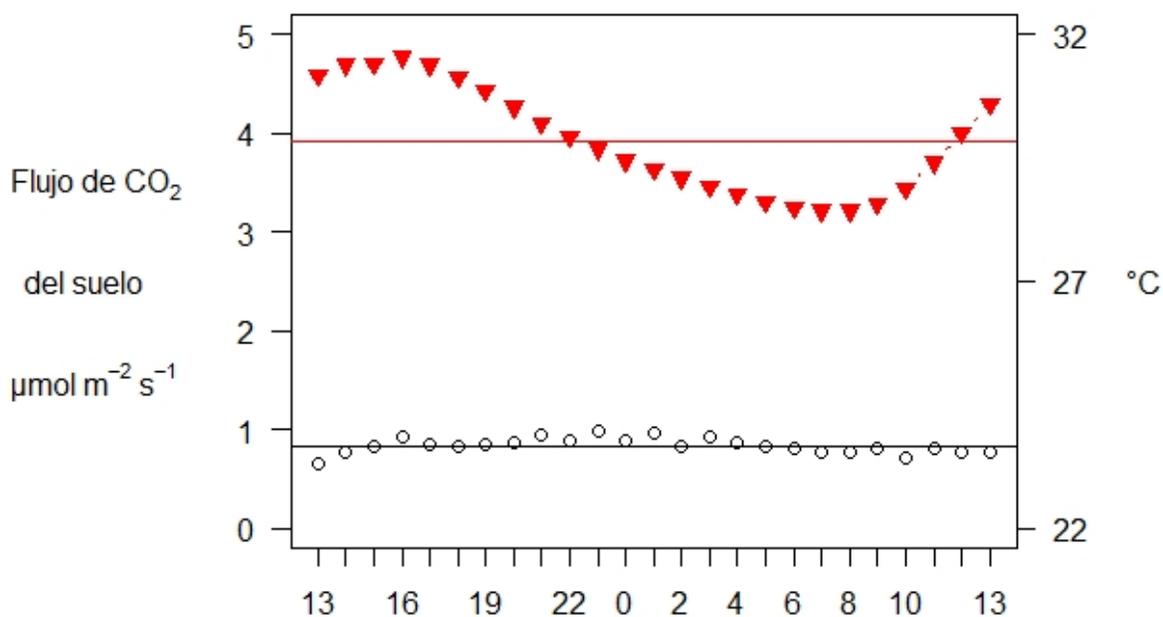


Figura 21. Flujo de CO₂ del suelo (círculos) y temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad (triángulos invertidos) por hora del 12 al 13 de mayo 2015. Líneas horizontales indican promedios de flujo de CO₂ y temperatura en el suelo durante el ciclo de 24 horas.

Durante el primer ciclo de 24 horas realizado en la temporada de lluvias, el flujo promedio de CO₂ del suelo fue $4.1 \pm 0.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, el mínimo fue $3.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y el máximo, $4.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 22 A). En ese mismo ciclo de 24 horas, la temperatura promedio en el suelo a 0.1 m de profundidad fue $25.9 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.2$, la mínima fue $25.6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y la máxima $26.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Figura 22 A). Por su parte, la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad se mantuvo en $0.3 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3}$.

En el segundo ciclo de 24 horas realizado durante la temporada de lluvias, el flujo promedio de CO₂ del suelo fue $2.8 \pm 0.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, el mínimo y máximo fueron 2.5 y $3.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente (Figura 22 B). Por su parte, la temperatura promedio en el suelo a 0.1 m de profundidad fue $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$, con un rango de 24.6 y $25.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Figura 22 B).

La humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad se mantuvo en $0.12 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3}$.

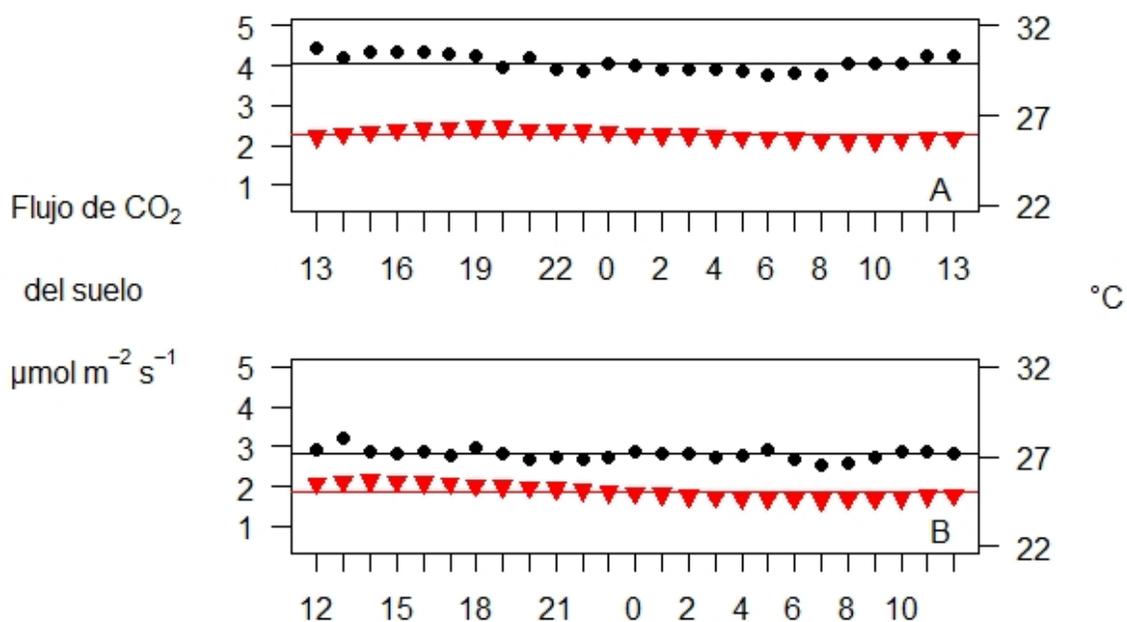


Figura 22. Flujo de CO_2 del suelo (círculos) y temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad (triángulos invertidos) por hora del 21 al 22 de septiembre (A) y del 15 al 16 de octubre 2015 (B). Líneas horizontales indican promedios de flujo de CO_2 del suelo y temperatura en el suelo durante los ciclos de 24 horas.

Durante el primer ciclo de 24 horas efectuado en la temporada de nortes, el flujo promedio de CO_2 del suelo fue $3.8 \pm 0.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, el mínimo fue $3.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y el máximo, $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 23 A). Respecto a la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad, su promedio fue $25.1 \pm 0.2 \text{ }^{\circ}\text{C}$, su mínimo, $24.8 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y su máximo, $25.4 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Figura 23 A). En este período de 24 horas, la humedad promedio en el suelo a 0.1 m de profundidad fue $0.28 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3}$, con un rango de 0.27 y $0.28 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3}$.

En el segundo ciclo de 24 horas realizado durante nortes, el flujo promedio de CO_2

del suelo fue $3.4 \pm 0.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que el mínimo y el máximo fueron 2.7 y 4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente (Figura 23 B). En cuanto a la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad, su promedio fue $25 \pm 0.2 \text{ }^\circ\text{C}$, su mínimo, $24.6 \text{ }^\circ\text{C}$ y su máximo, $25.4 \text{ }^\circ\text{C}$ (Figura 23 B). Durante ese período, la humedad promedio en el suelo a 0.1 m de profundidad fue $0.19 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3}$, con un rango de 0.18 y $0.19 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3}$.

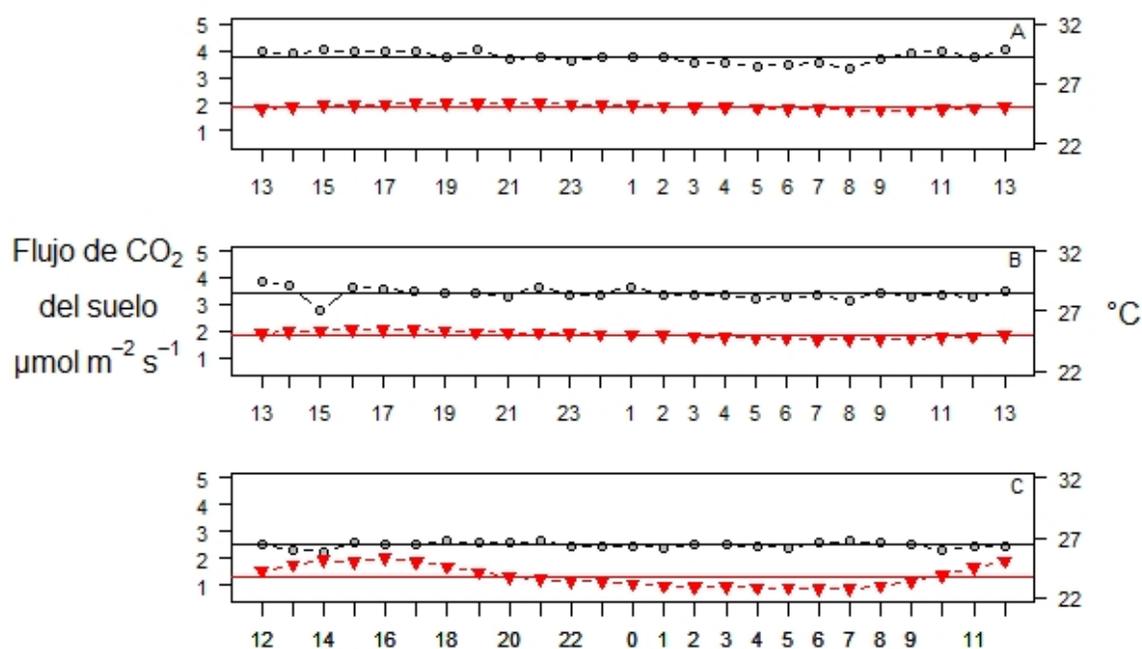


Figura 23. Flujo de CO_2 del suelo (círculos) y temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad (triángulos invertidos) por hora del 17 al 18 de noviembre 2015 (A), del 14 al 15 de diciembre 2015 (B) y del 22 al 23 de febrero 2016 (C). Líneas horizontales indican promedios de flujo de CO_2 del suelo y temperatura en el suelo durante los ciclos de 24 horas.

El flujo promedio de CO_2 del suelo fue $2.5 \pm 0.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con un mínimo y máximo de 2.2 y $2.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, durante el último ciclo de 24 horas realizado en nortes (Figura 23 C). En ese ciclo de 24 horas, la temperatura promedio en el suelo a 0.1 m de profundidad fue $23.8 \pm \text{ }^\circ\text{C}$, la mínima fue $22.8 \text{ }^\circ\text{C}$ y la máxima, $25.3 \text{ }^\circ\text{C}$ (Figura 23 C). Por último, la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad se mantuvo en $0.14 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O m}^{-3}$.

IV DISCUSIÓN

4.1 Flujo de CO₂ del suelo por mes, temporada y año

El flujo promedio de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic observado en el presente estudio fue superior al calculado anteriormente para el mismo sitio por Dai *et al.* (2014): 4.0 contra 0.6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Dai *et al.* (2014) no realizaron mediciones directas del flujo de CO₂ del suelo, sino que lo calcularon con el modelo Forest-DNDC, que simula el crecimiento y la dinámica de C y N en bosques a partir del balance de agua, luz, y nutrientes en el ecosistema. El Forest-DNDC estimó adecuadamente la biomasa aérea y sus cambios a través del tiempo en Kaxil Kiuic al compararlo con valores reales de la biomasa aérea en ese sitio (R^2 para valores observados contra predichos: > 0.8) (Dai *et al.*, 2014). Sin embargo, el Forest-DNDC no es conveniente para estimar el flujo de CO₂ del suelo, como se deduce al cotejar el flujo calculado en Kaxil Kiuic por el modelo contra el observado en este estudio. Ello se debe al poco conocimiento acerca del flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales en general y acerca de la manera en que el agua, los nutrientes y la fotosíntesis lo afectan (Jaramillo *et al.*, 2011; Meir and Pennington, 2011; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). Por tanto, es urgente ampliar ese conocimiento para desarrollar modelos que permitan estimar de forma adecuada el flujo de CO₂ en bosques tropicales secos. Además, el hecho de que el flujo de CO₂ del suelo observado en Kaxil Kiuic fuera muy superior al calculado por Dai *et al.* (2014), mediante el Forest-DNDC, sugiere que los flujos de CO₂ del suelo en bosques tropicales secos podrían ser superiores a lo supuesto hasta ahora. Finalmente, el flujo promedio de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic observado en este estudio fue similar al documentado en otro bosque tropical de la península de Yucatán (4.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Vargas, 2012) y en 23 bosques tropicales húmedos del amazonas (4.2 \pm 1.8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Zanchi *et al.*, 2012).

Originalmente, la primera hipótesis planteaba que el flujo de CO₂ del suelo durante la temporada de nortes sería intermedio respecto a las temporadas de sequía y lluvias;

eso precisamente fue lo que se observó (Figura 13). También durante nortes, el flujo promedio de CO₂ del suelo es similar al flujo promedio anual de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic (4.1 contra 4.0 μmol m⁻² s⁻¹). Únicamente este estudio y otro efectuado por Lu *et al.* (2009) incluyeron una tercera estación —estación de transición— en su análisis de la estacionalidad del flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales. Los resultados de Lu *et al.* (2009) apoyaron que, para analizar su estacionalidad, bastaba medir el flujo de CO₂ del suelo durante las típicas temporadas de lluvias y sequía. En cambio, el hecho de que el flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic difirió entre las tres temporadas indica que el flujo de CO₂ del suelo debe ser medido no sólo en las temporadas de sequía y lluvias, sino también en la temporada de nortes. La temporada de nortes presenta tres características que la distinguen de las temporadas de sequía y lluvias. Primera, debido a precipitaciones esporádicas durante nortes la humedad en el suelo es más similar al promedio anual e intermedia respecto a sequía y lluvias (Figura 10; humedad promedio en el suelo nortes: 0.14; sequía: 0.02; lluvias: 0.15; anual: 0.12 m³ H₂O m⁻³). Segunda, únicamente durante nortes, las temperaturas promedio del aire y del suelo son inferiores que su promedio anual (Figura 11). Tercera, sólo durante nortes, el flujo fotónico fotosintético promedio es menor que su promedio anual (Figura 12). De ese modo, las características distintivas de la temporada de nortes ocasionan que su flujo de CO₂ del suelo sea distinto al de las temporadas de lluvias y sequía en Kaxil Kiuic.

Estaciones de transición, como la temporada de nortes, son comunes en bosques tropicales (Tanner *et al.*, 2014; Kume *et al.*, 2013; Song *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2006; Ishizuka *et al.*, 2005; Sotta *et al.*, 2004). De suerte que, además del presente estudio y del trabajo de Lu *et al.* (2009), es necesario explorar el flujo de CO₂ del suelo durante las estaciones de transición en otros bosques tropicales. Tal esfuerzo podría requerir un tamaño de muestra menor al necesario para evaluar la estacionalidad del flujo de CO₂ del suelo en las estaciones de sequía y lluvias. Por ejemplo, en este estudio las temporadas de sequía y lluvias presentaron un mayor coeficiente de variación del flujo de CO₂ del suelo que la temporada de nortes, y análisis geo-estadísticos realizados en otro bosque tropical indican que durante estaciones de transición el tamaño de muestra necesario para estimar el flujo de CO₂ del suelo es menor (Kosugi *et al.*, 2007). Así pues, las

características distintivas de las estaciones de transición, lo comunes que son y lo poco exploradas que han sido, la discrepancia entre los resultados de este estudio y el de Lu *et al.* (2009) y la posibilidad de que requieran menor esfuerzo de muestreo enfatizan que se requieran más estudios que incluyan temporadas de transición en su análisis estacional.

En lo que atañe al análisis mensual, el mayor flujo promedio de CO₂ del suelo se observó en los meses más húmedos del año, agosto y septiembre, mientras que el menor se observó en el mes más cálido y seco, mayo (Cuadro 2). Por tanto, las tendencias del flujo de CO₂ del suelo fueron muy similares a las tendencias de la humedad en el suelo, que a su vez son reflejo del patrón de precipitación (Figura 10) (Schwendenmann *et al.*, 2003). El patrón de precipitación crea oscilaciones de secado-humedecimiento (Figura 10), que afectan al flujo de CO₂ del suelo: éste incrementa ante el humedecimiento porque i) los sustratos acumulados durante períodos secos pueden ser degradados por los microorganismos cuando el suelo se rehumedece; ii) se rompen agregados del suelo, lo que expone materia orgánica que previamente estaba protegida físicamente ante la degradación; e iii) incrementa el crecimiento radicular y la secreción de exudados radiculares (Kim *et al.*, 2012). Así, los efectos del secado y el humedecimiento sobre las raíces y los microorganismos en el suelo explican por qué el flujo de CO₂ del suelo es mayor en los meses húmedos y en la temporada de lluvias, menor en el mes más seco y en la temporada de sequía e intermedio en la temporada de nortes (Figura 13).

Es importante monitorizar qué efecto tienen las reducciones y los incrementos de la precipitación sobre el flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic. Miles *et al.* (2006) reportaron que el cambio climático reducirá la cantidad de precipitación en bosques tropicales secos, y es posible que tal reducción disminuya más las entradas de C al suelo que las salidas. Por ejemplo, en un bosque tropical amazónico Davidson *et al.* (2008) indujeron una sequía experimental durante cinco años: si bien dicha sequía causó una notable mortalidad arbórea, no afectó al flujo de CO₂ del suelo. El flujo de CO₂ del suelo podría no reducirse ante la sequía debido a un aumento en la descomposición de la materia orgánica vieja. La materia orgánica vieja es el único almacén real de C en el suelo; por

tanto, ese almacén merma cuando la descomposición de ella incrementa (Kuzyakov, 2006; Ryan y Law, 2005). El incremento de la descomposición de la materia orgánica vieja se debe a que las raíces profundizan más en el suelo y se produce más mantillo en condiciones de sequía (Sayer *et al.*, 2011; Heimann y Reichstein, 2008). Además, una mayor cantidad de mantillo implica una mayor probabilidad de incendios forestales (Schlesinger *et al.*, 2015; Meir y Pennington, 2011). Los incendios forestales son un disturbio común en los bosques tropicales secos de la península de Yucatán y liberan el C contenido en la biomasa aérea, así como parte del almacenado en el suelo (Dai *et al.*, 2014; Vargas *et al.*, 2009). Por tanto, las reducciones de la precipitación podrían disminuir los almacenes de C en el suelo de Kaxil Kiuc al estimular la descomposición de la materia orgánica vieja e incrementar la probabilidad de incendios.

Por el contrario, el incremento de la precipitación podría aumentar el flujo de CO₂ del suelo sin reducir el almacén de C del suelo. Dai *et al.* (2014) reportaron, a partir de información meteorológica de sitios cercanos, que de 1970 a 2012 la precipitación anual en Kaxil Kiuc ha incrementado. El incremento de la precipitación, según la simulación del Forest-DNDC, redundó en un aumento del flujo anual de CO₂ del suelo entre 1970-2012 ($R^2 = 0.43$, $p < 0.01$, $n = 43$) (Dai *et al.*, 2014). De manera similar, en una plantación tropical de Teca (*Tectona grandis* L.) se estimó que el flujo anual de CO₂ del suelo aumenta durante años más lluviosos (Kume *et al.*, 2013), quizás porque el suelo recibe más C desde la vegetación. La vegetación suministra el C al suelo al crecer y producir biomasa (Maier *et al.*, 2011). El crecimiento y la producción de biomasa son mayores durante años más lluviosos en bosques tropicales, incluidos los de la Península de Yucatán (Feeley *et al.*, 2007; Murphy y Lugo, 1995). Mayores aportes de C podrían agrandar el almacén de C del suelo, pero también podrían no hacerlo, pues existe evidencia de que ante mayores aportes de C desde la vegetación, el C simplemente circula más rápido y su almacén en el suelo no cambia (Giardina *et al.*, 2014). Es importante, pues, monitorizar la precipitación futura en Kaxil Kiuc y evaluar su relación con el almacén de C en el suelo.

4.2 Flujo de CO₂ del suelo, temperatura y humedad en el suelo

La segunda hipótesis planteada al inicio del estudio establecía que la humedad en el suelo explicaría los cambios estacionales del flujo de CO₂ del suelo más que la temperatura en el suelo, cuya influencia estaría restringida a la temporada de Nortes. En conformidad con esa hipótesis, únicamente durante la temporada de nortes la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo fue explicada en función de la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad, aunque en menor proporción que la explicada por la humedad en el suelo a la misma profundidad (Figura 16; Cuadro 3). En bosques y plantaciones tropicales se ha encontrado que, aun cuando ambas variables influyen sobre la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo, ésta es mejor explicada por la humedad que por la temperatura en el suelo (Satakhun *et al.*, 2013; Adachi *et al.*, 2009; Vargas y Allen, 2008a). Además, en bosques tropicales la temperatura en el suelo afecta más a la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo cuando el suelo contiene más agua (Yu *et al.*, 2011; Ruehr *et al.*, 2010; Adachi *et al.*, 2009; Sotta *et al.*, 2004). Incluso la temperatura en el suelo puede explicar la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo únicamente cuando el agua no es escasa en el suelo; como se observó en un matorral semi-árido mexicano (Leon *et al.*, 2014). En Kaxil Kiuic, durante la temporada de sequía, el suelo estaba tan seco que la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad no afectaba al flujo de CO₂ del suelo (Figura 14). Por el contrario, en la temporada de lluvias, el suelo contenía suficiente agua, pero la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad cambiaba generalmente muy poco como para influir sobre la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo (Figura 18). A diferencia de las temporadas de sequía y lluvias, durante la temporada de nortes la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad fue similar al de la temporada de lluvias (0.14 contra 0.15 m³ H₂O m⁻³, respectivamente) y, simultáneamente, la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad presentó una amplia variación (Figura 18). Así pues, los resultados obtenidos en este estudio concuerdan con la noción de que el aumento del flujo de CO₂ del suelo asociado al ascenso de temperatura se presenta únicamente cuando el suelo contiene suficiente agua y enfatizan que la temporada de nortes es distinta a sequía y lluvias.

En Kaxil Kiuic, el flujo de CO₂ del suelo se asoció positivamente con la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad durante todas las temporadas y el año (Figuras 14, 15, 17 y 19; Cuadro 3). Por el contrario, en bosques tropicales húmedos y secos se ha encontrado una relación negativa entre el flujo de CO₂ del suelo y la humedad en el suelo del estrato superficial (0-0.12 m de profundidad) (Song *et al.*, 2013; Adachi *et al.*, 2009; Kosugi *et al.*, 2007; Adachi *et al.*, 2006; Epron *et al.*, 2006a; Adachi *et al.*, 2005). No obstante, en ninguno de esos bosques tropicales la humedad promedio en el suelo, medida como contenido volumétrico de agua en el suelo, fue menor que 0.15 m³ H₂O m⁻³. El mismo valor, en cambio, fue el promedio máximo de humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad en Kaxil Kiuic, aunque es importante señalar que, durante el período de estudio, Kaxil Kiuic recibió menos precipitación que el promedio anual (851.2 mm contra 1,150 mm). Además, en una plantación tropical seca, se documentó que aun si el flujo de CO₂ del suelo se asocia positivamente con la humedad en el suelo durante todo el año, la asociación puede desaparecer en días muy lluviosos (Kume *et al.*, 2013). Así, es necesario evaluar si la relación positiva del flujo de CO₂ del suelo con la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad se mantiene en años más lluviosos o después de una precipitación abundante.

La segunda hipótesis también postulaba que la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad explicaría la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo más durante la temporada de sequía que durante la temporada de lluvias, y ello fue lo que se observó (Cuadro 3; Figuras 14 y 15). Por lo tanto, en la temporada de sequía la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad tiene una gran relevancia para explicar la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo, mas su relevancia decrece al pasar a las temporadas de lluvias y nortes. En última instancia, ello concuerda con lo hallado en otro bosque tropical seco: se requieren ecuaciones distintas en diferentes temporadas para estimar el flujo de CO₂ del suelo en función de la humedad en el suelo (Adachi *et al.*, 2009).

La proporción de la variabilidad del flujo de CO₂ del suelo que no fue explicada por la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad podría estar relacionada con un cambio en la proporción del flujo de CO₂ del suelo que emana de la respiración rizo-microbiana o de fuentes heterotróficas en una temporada u otra. Por ejemplo, en un bosque tropical chino, Lu *et al.* (2009) observaron que en la temporada de sequía una menor proporción del flujo de CO₂ del suelo procede de respiración rizo-microbiana en comparación a las temporadas de lluvias y transición. De manera similar, en un matorral semi-árido mexicano, Leon *et al.* (2014) encontraron que, durante la temporada húmeda, el flujo de CO₂ del suelo era mayor en sitios con mayor biomasa de raíces y área foliar, e hipotetizaron que durante esa temporada, la variación del flujo de CO₂ del suelo estaba influenciada principalmente por variables relacionadas con la respiración rizo-microbiana. Una de las variables relacionadas con la respiración rizo-microbiana es el índice de área foliar, que se emplea como una medida indirecta de la productividad arbórea y del suministro de C hacia las raíces (Luo y Zhou, 2006). En Kaxil Kiuic, el mayor índice de área foliar se registra durante la temporada de lluvias (Huechacona-Ruiz, 2016). Por consiguiente, en esa temporada las raíces y sus microorganismos asociados recibirían mayores aportes de C, por lo que la respiración rizo-microbiana podría ser más importante para el flujo de CO₂ del suelo durante la temporada de lluvias. Las fuentes heterotróficas, en cambio, pueden ser más importantes para el flujo de CO₂ del suelo durante la temporada de sequía, principalmente, pero también durante la temporada de nortes. La escasez de agua puede afectar más a los microorganismos que a las raíces (Kurc y Small, 2007) y, además, especies arbóreas cuyas raíces profundicen en el suelo pueden no verse afectadas por la escasez de agua en el estrato superficial, pues a 0.3 m de profundidad, el contenido volumétrico de agua en el suelo nunca fue menor que 0.2 m³ H₂O m⁻³ (Figura 10). En nortes, por su parte, las fuentes heterotróficas podrían relacionarse más con el flujo de CO₂ del suelo porque las bajas temperaturas registradas en nortes disminuyen la actividad metabólica de los microorganismos (Figuras 11 y 16). Desafortunadamente, a la fecha se desconoce qué proporción del flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic proviene de la respiración rizo-microbiana y de fuentes heterotróficas en cada temporada; ello debe estudiarse para explorar si variables relacionadas con una u otras explican la variabilidad del flujo de CO₂ del suelo que no fue explicada por la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad.

El modelo lineal en función de la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad para la totalidad de los datos explicó el 45 % de la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo (Figura 19). Además de modelos lineales, la relación del flujo de CO₂ del suelo con la humedad en el suelo ha sido representada con modelos polinomiales (parabólicos) (Adachi *et al.*, 2009; Chambers *et al.*, 2004; Sotta *et al.*, 2004; Schwendenmann *et al.*, 2003). Los modelos polinomiales son más consistentes con los efectos teóricos de la humedad en el suelo sobre el flujo de CO₂ del suelo que los modelos lineales, y también permiten ubicar la zona de humedad óptima (Figura 5). Sin embargo, los modelos polinomiales son difíciles de interpretar ecológicamente porque implican agregar variables como la humedad en el suelo elevada al cuadrado o al cubo. Por consiguiente, algunos autores comentan que la relación del flujo de CO₂ del suelo con la humedad en el suelo no debe representarse mediante modelos polinomiales (Kosugi *et al.*, 2007). Modelos polinomiales se generaron en este estudio para el flujo de CO₂ del suelo en función de la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad. Esos modelos generalmente explicaron una mayor proporción de la variabilidad del flujo de CO₂ del suelo que los modelos lineales (R^2 modelos polinomiales = 0.43, 0.28, 0.37 y 0.52 en sequía, lluvias, nortes y anual, respectivamente; contra R^2 modelos lineales = 0.44, 0.21, 0.29 y 0.45 en sequía, lluvias, nortes y anual, respectivamente). Con todo, los modelos polinomiales no fueron reportados no sólo porque son difíciles de interpretar ecológicamente, sino porque quizás pudieron explicar una mayor proporción de la variabilidad del flujo de CO₂ del suelo simplemente por contener más términos y por ser más laxos en la distribución de los datos que los modelos lineales. En todo caso, los modelos polinomiales no explicaron más que el 52 % de la variación del flujo de CO₂ del suelo: debe estudiarse qué factores controlan la variabilidad del flujo de CO₂ del suelo que no fue explicada por la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad.

4.3 Flujo de CO₂ del suelo por condición topográfica

La tercera hipótesis planteada al inicio del estudio suponía que el flujo de CO₂ del suelo en los bordes de lomas sería mayor que en las áreas planas alejadas de lomas

durante todo el año y especialmente durante la temporada de lluvias porque materia orgánica y nutrimentos de las lomas serían arrastrados hacia sus bordes por la precipitación; los resultados son parcialmente consistentes con la hipótesis por dos razones. Primera, el flujo de CO₂ del suelo en bordes de lomas no fue mayor que en áreas planas alejadas de lomas durante todo el año, sino sólo en marzo, junio, julio, septiembre y noviembre (Cuadro 4); salvo marzo, durante esos meses, ocurrió precipitación poco antes de que se midiera el flujo de CO₂ del suelo. Segunda a pesar de estar situadas a la misma altitud, el contenido total de C en la fracción mineral del suelo fue mayor en bordes de lomas que en áreas planas alejadas de lomas (4.72 contra 3.39 %). Respecto a esta segunda razón es importante realizar dos acotaciones: 1) el contenido total de C en la fracción mineral del suelo se estimó a partir de muestras de suelo extraídas en un único mes, octubre, y no en distintos meses del año; 2) un mayor contenido de C y materia orgánica en el suelo rara vez está asociada a un mayor flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales; esa asociación ha sido documentada principalmente en plantaciones tropicales (Bae *et al.*, 2013; Adachi *et al.*, 2006; Epron *et al.*, 2006b). Por consiguiente, es importante explorar en escalas cortas, días o semanas, el efecto de las precipitaciones sobre la diferencia del flujo de CO₂ del suelo entre áreas planas alejadas de lomas y bordes de lomas, así como la concentración de nutrimentos en sus suelos.

El fósforo (P) es un nutrimento que podría ser responsable del mayor flujo de CO₂ del suelo en bordes de lomas que en áreas planas alejadas de lomas. El P puede acumularse en sitios de menor elevación a causa de la escorrentía y su concentración puede aumentar de una semana a otra si el suelo recibe precipitación (Wood *et al.*, 2016; Xia *et al.*, 2016; Mage y Porder, 2013). Una mayor concentración de P en el suelo eleva el flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales (Cleveland y Townsend, 2006). En Kaxil Kiuic la concentración P en lomas es más de 150 % mayor que en áreas planas (16.40 ± 2.60 contra 6.68 ± 0.66 mg P kg suelo) (Dupuy *et al.*, 2012): es, posible que, además de materia orgánica, la escorrentía haya arrastrado P desde las lomas hacia sus bordes (Chen *et al.*, 2011). A la fecha no se ha evaluado si el movimiento del P a través de gradientes topográficos causa que el flujo de CO₂ del suelo difiera en distintas posiciones topográficas y Kaxil Kiuic podría ser un sitio ideal para evaluarlo.

Posiblemente el flujo de CO₂ del suelo en bordes de lomas fue ocasionalmente mayor que en áreas planas alejadas de lomas debido a diferencias en la composición del mantillo y de la comunidad microbiana. En marzo la precipitación fue prácticamente nula (Figura 10), y es poco probable, entonces, que durante ese mes el mayor flujo de CO₂ del suelo en bordes de lomas se debiera a que en ellos se acumuló materia orgánica o P. En Kaxil Kiuic, lomas y áreas planas no difieren en su producción de mantillo aéreo, pero las lomas son más ricas en especies arbóreas que las áreas planas (López-Martínez *et al.*, 2013; Dupuy *et al.*, 2012). En consecuencia, las lomas presentarían un mantillo más diverso que las áreas planas. Es posible, a su vez, que un mantillo más diverso contenga más formas de C fácilmente degradables. Cuando esas formas de C se encuentran disponibles, microorganismos oportunistas pueden establecerse, los cuales tienen mayores tasas respiratorias que microorganismos autóctonos (Manzoni *et al.*, 2012). Es necesario, por tanto, evaluar a través del tiempo los recambios de especies de microorganismos entre bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas, así como diferencias en la calidad del mantillo.

Aunque el flujo de CO₂ del suelo en bordes de lomas sólo difirió estadísticamente de las áreas planas alejadas de lomas en ciertos meses, el flujo de CO₂ del suelo tendió a ser mayor en los primeros que en las segundas (Cuadro 4). En Kaxil Kiuic, la biomasa aérea es mayor en lomas que en áreas planas (Ramírez-Guardado, 2015). Sitios con mayor biomasa aérea también tienen mayor biomasa radical. Varios estudios reportan que el flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales es mayor en áreas con mayor densidad y biomasa de raíces (Bae *et al.*, 2013; Katayama *et al.*, 2009; Adachi *et al.*, 2006; Epron *et al.*, 2006a; Ishizuka *et al.*, 2005; Davidson *et al.*, 2004). Es probable, entonces, que en los bordes de lomas el flujo de CO₂ del suelo tienda a ser mayor que en las áreas planas alejadas de lomas porque los suelos en los bordes de lomas contengan una mayor cantidad de raíces.

También cabe la posibilidad de que el flujo de CO₂ del suelo difirió entre bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas simplemente porque albergan distintos tipos de

suelo. En Kaxil Kiuic, las lomas presentan suelos de tipo litosol y rendzina, ricos en nutrimentos aunque poco profundos; mientras que las áreas planas presentan cambisoles y luvisoles, especialmente ricos en arcillas. Al estar cerca de las lomas, los suelos en bordes de lomas podrían ser más similares a los suelos de ellas que a los de las áreas planas. Eso concuerda con el hecho de que la humedad en el suelo fue generalmente mayor en áreas planas alejadas de lomas que en bordes de lomas (Figura 20): los suelos en bordes de lomas podrían contener menos arcillas que los suelos en áreas planas alejadas de lomas y, por tanto, retener menos agua. Además de en su contenido de arcillas y su retención de agua; distintos tipos de suelo difieren en su densidad y su pH, propiedades que afectan al flujo de CO₂ del suelo (Epron *et al.*, 2006a). Sin embargo, en bosques tropicales estudios que contrasten el flujo de CO₂ del suelo en distintos tipos de suelos y asocien las diferencias del flujo de CO₂ entre los distintos tipos de suelos con sus características físico-químicas son muy escasos.

En resumen, los resultados obtenidos concuerdan parcialmente con la tercera hipótesis, pero debe estudiarse si el mayor flujo de CO₂ del suelo en bordes de lomas resulta, aparte de un mayor contenido de C total en la fracción mineral del suelo, de características propias de los suelos en bordes de lomas. Los bordes de lomas quizás contienen más nutrimentos, mantillo de mayor calidad, raíces o simplemente tienen características físicas distintas que las áreas planas alejadas de lomas.

4.4 Flujo de CO₂ del suelo y temperatura en el suelo a escala de 24 horas

La última hipótesis planteada al iniciar el estudio proponía que el flujo de CO₂ del suelo sería mayor durante horas más cálidas en el curso de 24 horas. Contrario a tal hipótesis, el flujo de CO₂ a escala de 24 horas no mostró ninguna tendencia y, por tanto, no estuvo asociado a los cambios de la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad (Figuras 23-25). En cinco de los seis ciclos de 24 horas, el flujo de CO₂ del suelo tuvo un rango $\leq 0.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Este rango es inferior que el observado en estudios en los que

los cambios del flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales sí coincidieron con los cambios de la temperatura en el suelo. Sotta *et al.* (2004) en un bosque tropical húmedo reportaron rangos del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas de 1.3 y 4.6 μmol m⁻² s⁻¹. En un bosque tropical seco Adachi *et al.* (2009) señalaron que a escala de 24 horas el flujo de CO₂ del suelo oscila entre 1.3-3.8 μmol m⁻² s⁻¹ durante la temporada húmeda y entre 1.9-3.4 μmol m⁻² s⁻¹ durante la temporada seca. Asimismo, en un bosque tropical seco secundario de 7 años de antigüedad, Hanpattanakit *et al.* (2015) indicaron que durante la temporada seca el flujo diario de CO₂ del suelo cambió de 0.9 a 2.8 μmol m⁻² s⁻¹ y durante la temporada húmeda lo hizo de 1.9 a 3.9 μmol m⁻² s⁻¹. En cambio, otros estudios realizados en bosques tropicales reportan que el flujo de CO₂ del suelo no varía durante el curso de 24 horas (Takahashi *et al.*, 2011; Kosugi *et al.*, 2007; Adachi *et al.*, 2005; Schwendenmann *et al.*, 2003). En el caso de Kaxil Kiuic, a excepción de mayo, la variación del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas es insignificante en comparación con su variación espacial (Figuras 21-23; Cuadro 2). Así pues, los resultados obtenidos a escala de 24 horas indican que haber medido los anillos de PVC en horas distintas afectó poco la estimación del flujo de CO₂ del suelo.

El mayor rango del flujo de CO₂ del suelo durante el curso de 24 horas fue 1.1 μmol m⁻² s⁻¹, que, si bien representa un cambio notable, se debió a un valor atípico observado a las 15:00 (Figura 23 B). De modo similar, en un bosque tropical seco Adachi *et al.* (2009) documentaron una “depresión del mediodía” del flujo de CO₂ del suelo, y atribuyeron esa depresión a que la corriente transpiratoria de los árboles, máxima de 12:00-16:00, arrastraba parte del CO₂ producido por la respiración radical. Una depresión del mediodía se habría esperado en Kaxil Kiuic más durante la temporada de sequía que durante la temporada de nortes, cuando se observó (Figura 23 B). Con todo, conviene tener en cuenta que durante la temporada de sequía, buena parte de los árboles pierde sus hojas y, con ello, la corriente transpiratoria se reduce. La corriente transpiratoria en Kaxil Kiuic también es máxima entre las 12:00 a las 16:00 (León-Palomo, 2013), pero es poco probable que la depresión del mediodía sea un fenómeno recurrente, pues sólo se registró en una ocasión (Figura 23 B).

Posiblemente, a escala de 24 horas el flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic osciló poco porque tanto la temperatura como la humedad en el suelo cambiaron poco en ese lapso. En otro bosque tropical seco, se atribuyó la ausencia de cambio del flujo de CO₂ del suelo a que la temperatura en el suelo prácticamente no cambia en el curso de 24 horas (de Gerenyu *et al.*, 2011). Por su parte, en Kaxil Kiuic durante cuatro de los seis ciclos de mediciones de 24 horas, la temperatura en el suelo tuvo una amplitud menor que 1.1 °C. Por lo general, en bosques tropicales secos donde el flujo de CO₂ del suelo cambia en períodos de 24 horas, la temperatura en el suelo exhibe en ese intervalo una amplitud de 3-6 °C (Hanpattanakit *et al.*, 2015; Adachi *et al.*, 2009; Sotta *et al.*, 2004).

Por otra parte, si el suelo contiene poca agua, el flujo de CO₂ del suelo puede cambiar poco incluso ante cambios de la temperatura en el suelo de entre 2-4 °C (Wang *et al.*, 2014; Adachi *et al.*, 2009; Sotta *et al.*, 2004). Ello se debe a que la carencia de agua limita la concentración de sustratos disponibles para los microorganismos (Luo y Zhou, 2006). Los microorganismos no aprovechan la actividad metabólica extra, causada por el ascenso de la temperatura, si no hay suficientes sustratos disponibles (Davidson y Janssens, 2006; Davidson *et al.*, 2006). Además, ante altas temperaturas y poca agua en el suelo, los árboles cierran sus estomas, lo cual reduce la fotosíntesis (Lambers *et al.*, 2008). La fotosíntesis cambia en el curso de 24 horas y, por tanto, es considerada otra posible causa de los cambios de flujo de CO₂ del suelo en esa escala (Luo y Zhou, 2006). No obstante, si las horas de mayor temperatura son también las horas con menor fotosíntesis, los cambios de la temperatura y el flujo de CO₂ del suelo quedan desacoplados. Lo anterior explicaría por qué, a pesar de un cambio de 4 °C de la temperatura en el suelo, el flujo de CO₂ del suelo prácticamente no cambió durante el ciclo de 24 horas realizado en sequía (Figura 21). En ese ciclo el suelo contenía muy poca agua (0.04 m³ H₂O m⁻³) y buena parte de los árboles había perdido sus hojas. Sin embargo, durante uno de los ciclos de 24 horas realizados en nortes, la temperatura en el suelo presentó una amplitud de 3 °C, el suelo estaba más húmedo (0.14 m³ H₂O m³), y aun así el flujo de CO₂ casi no cambió (Figura 23 C). En última instancia, los resultados a escala de 24 horas recalcan la escasa influencia de la temperatura en el suelo sobre el flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic.

Podría explorarse si a escala de 24 horas, la variación del flujo de CO₂ del suelo corresponde con los cambios de la temperatura en el suelo a una profundidad mayor o menor que 0.1 m. En un bosque tropical húmedo, Sotta *et al.* (2004) observaron que a escala de 24 horas en períodos húmedos, los cambios del flujo de CO₂ del suelo eran explicados mayormente por la temperatura en el suelo a 0.05 m y en períodos secos lo eran por la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad. En el caso de Kaxil Kiuic, la temperatura en el suelo a 0.1 m de profundidad difiere poco de la registrada a 0.15 m (Figura 11) y a mayor profundidad la temperatura es menos variable. Por el contrario, a profundidades menores que 0.1 m, la temperatura en el suelo cambia más en el curso de 24 horas, pero tendría poco sentido relacionar una temperatura más cambiante con un flujo de CO₂ del suelo que prácticamente no cambia. También se podría intentar relacionar el flujo de CO₂ del suelo con la temperatura del aire a escala de 24 horas, como se ha hecho en otros estudios (Parkin y Kaspar, 2003). Sin embargo, la temperatura cambia más en el aire que en el suelo durante lapsos de 24 horas (Figura 11). Así, tendría poco sentido relacionar los amplios cambios de la temperatura del aire con un flujo de CO₂ del suelo que es cuasi-estable en el curso de 24 horas.

Es posible que en Kaxil Kiuic el flujo de CO₂ del suelo no cambió notablemente a escala de 24 horas porque el suelo tenía poco mantillo. Por ejemplo, en un bosque tropical nuboso, Zimmermann *et al.* (2009) registraron que el flujo de CO₂ del suelo varía mucho menos cuando el suelo no contiene mantillo que cuando lo contiene: el flujo vespertino (11:30-17:30) de CO₂ del suelo sin mantillo fue 2.3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y en ese mismo suelo, el flujo nocturno (23:30-05:30) fue 1.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; en suelo con mantillo, el flujo vespertino de CO₂ fue 5.1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que el flujo nocturno de CO₂ fue 1.9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Adicionalmente, en el suelo que contenía mantillo, la temperatura del aire en la superficie del suelo explicó el 92 % de la variación del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas. En el caso de Kaxil Kiuic, sobre el suelo había grandes cantidades de mantillo en mayo, pues mayo, abril y marzo son los meses con la mayor producción de mantillo aéreo (Huechacona-Ruiz, 2016). Empero durante mayo el suelo estaba muy seco como para que la descomposición del mantillo —y, por ende, el flujo de CO₂ del suelo— fuera mayor en las horas más cálidas. En cambio, los otros ciclos de mediciones de 24

horas se realizaron en meses que, aunque húmedos o al menos no tan secos, tienen poca producción de mantillo (Huechacona-Ruiz, 2016) y posteriores al período más húmedo del año. En esos ciclos de mediciones, por tanto, el suelo contenía poco mantillo no sólo por una menor producción, sino porque el mantillo acumulado y generado en períodos secos puede degradarse en su mayoría durante el período más húmedo del año (Hayakawa *et al.*, 2014). En consecuencia, debe explorarse la cantidad de mantillo presente en el suelo en distintos meses del año y la manera en que esa cantidad se relaciona con los cambios del flujo de CO₂ del suelo y la temperatura en el suelo a escala de 24 horas en Kaxil Kiuc.

También es probable que a escala de 24 horas, el flujo de CO₂ del suelo no esté controlado por la temperatura de la misma hora, sino por la de las horas previas. O en otras palabras, el flujo de CO₂ del suelo y la temperatura en el suelo presenten histéresis a escala de 24 horas. En un bosque tropical de la península de Yucatán Vargas y Allen (2008a), mediante histéresis, explicaron rangos del flujo de CO₂ del suelo similares a los de este estudio ($0.6-1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a partir de amplitudes de la temperatura en el suelo de 1-3 °C durante períodos de 24 horas. Con todo, ha de señalarse que en el bosque tropical estudiado por Vargas y Allen (2008a), los flujos de CO₂ del suelo fueron mayores que los observados en Kaxil Kiuc a escala de 24 horas (> 7 contra $< 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Es, pues, importante analizar si a escala de 24 horas, el flujo de CO₂ del suelo y la temperatura en el suelo presentan histéresis.

Por último, a escala de 24 horas precipitaciones podrían ocasionar cambios más importantes del flujo CO₂ del suelo que la temperatura en el suelo. En un bosque tropical húmedo Sotta *et al.* (2004) reportaron que la temperatura y el flujo de CO₂ del suelo disminuían después de precipitaciones. Las precipitaciones también pueden acrecentar el flujo de CO₂ del suelo, especialmente tras un período seco (Kim *et al.*, 2012). Períodos secos son más frecuentes en bosques tropicales secos que en bosques tropicales húmedos y, por consiguiente, las precipitaciones pueden desencadenar mayores cambios del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas en bosques tropicales secos que en

bosques tropicales húmedos. En último término, la precipitación, reflejada en la humedad en el suelo, es la principal causante de los cambios del flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic (Figura 10): debe analizarse cómo cambia el flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas después de una precipitación.

V CONCLUSIONES

1. La primera hipótesis proponía que el flujo de CO₂ del suelo durante la temporada de nortes sería intermedio respecto a las temporadas de sequía y lluvias, tal como se observó. Por tanto, es necesario que el análisis de la estacionalidad del flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic contemple mediciones durante la temporada de nortes. Además, durante nortes el flujo promedio de CO₂ del suelo es similar al promedio anual.
2. La segunda hipótesis postulaba que la humedad en el suelo influiría más sobre el flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic que la temperatura en el suelo y que ésta sólo tendría influencia durante la temporada de nortes. En congruencia con ello, únicamente durante la temporada de nortes el flujo de CO₂ del suelo aumenta cuando la temperatura lo hace, pero ésta explicó menos del 20 % de la variación espacio-temporal de aquel. Por su parte, la humedad en el suelo, en el mejor de los casos, explicó el 45 % de la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo y en el peor, explicó sólo el 21 %.
3. En principio, se propuso que el flujo de CO₂ del suelo sería mayor en bordes de lomas que en áreas planas alejadas de lomas porque los bordes de lomas recibirían, en la esorrentía, nutrimentos provenientes de las lomas; también se propuso que la diferencia sería consistente durante todo el año, pero sería más marcada en la temporada de lluvias. En apoyo parcial a esa hipótesis el flujo de CO₂ del suelo en bordes de lomas sólo fue estadísticamente mayor que en áreas planas alejadas de lomas durante marzo, junio, julio, septiembre y noviembre, y el contenido total de C en la fracción mineral del suelo fue mayor en bordes de lomas que en áreas planas alejadas de lomas.
4. Se postuló que el flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic cambiaría notablemente a escala de 24 y que sus cambios estarían relacionados al

ascenso y disminución de la temperatura en el suelo. Contrario a esa hipótesis, a escala de 24 horas, el flujo de CO₂ del suelo varió muy poco y su variación no se relacionó con la temperatura en el suelo. Adicionalmente, la variación del flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas fue menos importante que su variación espacial. Así, haber medido los 24 puntos en horas distintas prácticamente no tiene efecto sobre la estimación del flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic.

VI LIMITACIONES, PERSPECTIVAS Y SUGERENCIAS

Los resultados y las conclusiones de este estudio deben interpretarse teniendo en cuenta sus limitaciones. Esas limitaciones dan pie a una serie de perspectivas y sugerencias para mejorar la estimación del flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic; a continuación se comentan algunas.

En el caso de las estimaciones del flujo mensual de CO₂ del suelo, fueron realizadas a partir de registros en un par de días de cada mes y en absoluto son una imagen real del flujo promedio de CO₂ del suelo durante cada mes. Se ha recomendado un muestreo semanal para abarcar de manera adecuada la variación del flujo de CO₂ del suelo a través de meses, temporadas y años (Savage y Davidson, 2003). Sin embargo, las limitaciones de tiempo y dinero fueron la principal razón por la que el muestreo del flujo de CO₂ del suelo se restringió a un par de días por mes. En consecuencia, se recomienda, de ser posible, un muestreo semanal del flujo de CO₂ del suelo para comparar los promedios mensuales obtenidos con tal muestreo contra los presentados en este estudio. Un muestreo semanal del flujo de CO₂ del suelo también ayudaría a evaluar los efectos que las precipitaciones ocurridas a través de un mes tienen sobre el flujo de CO₂ del suelo.

Otra perspectiva importante es explorar los cambios de la biomasa de raíces y microorganismos al pasar de una temporada a otra. Eso permitiría evaluar el modo en que el patrón de precipitación y los cambios de temperatura estimulan a los principales productores de CO₂ en el suelo. Adicionalmente, sería una contribución notable al estudio del flujo de CO₂ del suelo, pues en raras ocasiones se han evaluado los cambios de la biomasa radical y microbiana al pasar de una temporada a otra (Bae *et al.*, 2013).

En cuanto a la relación del flujo de CO₂ del suelo con la temperatura y la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad, ha de comentarse que la profundidad elegida para medir la temperatura y la humedad fue relativamente arbitraria. Aunque la mayor parte del CO₂ en el suelo es producido en el estrato superficial (Luo and Zhou, 2006) y a diferencia de otros estudios (Vargas and Allen, 2008a), la profundidad elegida para medir la temperatura y la humedad en el suelo, y a partir de ellas modelizar el flujo de CO₂ del suelo, no fue seleccionada por ser la profundidad con mayor producción de CO₂ en Kaxil Kiuic. A decir verdad, se desconoce la concentración de CO₂ a través el perfil del suelo en Kaxil Kiuic; en realidad, los estudios que miden la concentración del CO₂ en el perfil del suelo son escasos en bosques tropicales (Hashimoto *et al.*, 2004). La concentración de CO₂ a través del perfil del suelo en Kaxil Kiuic podría estimarse al insertar tubos metálicos a distinta profundidad en el suelo y extraer muestras del aire al interior de esos tubos (Itoh *et al.*, 2012). Eso permitiría saber cuál es la zona con mayor producción de CO₂ y si esa zona es distinta de una temporada a otra. Entonces sería posible evaluar la relación del flujo de CO₂ del suelo con la temperatura y la humedad en el suelo para la profundidad con mayor producción de CO₂ en cada temporada.

Asimismo, podría explorarse cuál es la densidad de raíces en distintas profundidades en el suelo. En Kaxil Kiuic, se tienen datos del crecimiento y la densidad de raíces a distintas profundidades, obtenidos con rizotrones, pero tales datos no estuvieron disponibles para los fines de este estudio. Conocer la profundidad con mayor densidad de raíces ayudaría a comprender por qué el suelo a 0.3 m de profundidad se mantuvo mucho más húmedo que el suelo a 0.1 m de profundidad. Aunado a ello, conocer diferencias en la distribución de raíces en el perfil del suelo permitiría saber si las especies caducifolias y no caducifolias explotan recursos hídricos presentes en profundidades distintas.

Otra perspectiva sería evaluar la relación del flujo CO₂ del suelo con modelos no lineales. Es posible evaluar la relación del flujo de CO₂ del suelo con la temperatura en el suelo usando un modelo exponencial, como se ha hecho en otros estudios (Sotta *et al.*, 2004). También sería posible analizar la relación del flujo de CO₂ del suelo con la

temperatura y la humedad en el suelo ya no con modelos de regresión lineal múltiple, sino con modelos multiplicativos, pues los modelos multiplicativos han funcionado en otros estudios (Vargas and Allen, 2008a).

Deben tenerse en perspectiva otras variables, además de la temperatura y la humedad en el suelo, que expliquen la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic. Existe evidencia de que la biomasa de raíces y microorganismos pueden explicar la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo en una proporción igual o superior a la explicada por la temperatura y la humedad en el suelo (Bae *et al.*, 2013). Por tanto, un primer paso hacia la exploración de otras variables con influencia sobre el flujo de CO₂ del suelo, sería estimar cuánto del flujo de CO₂ del suelo procede de respiración rizo-microbiana y cuánto de fuentes heterotróficas, y debería evaluarse si esa proporción cambia de una temporada a otra. Conocer la cantidad de flujo de CO₂ del suelo que emana de respiración rizo-microbiana o fuentes heterotróficas serviría como aproximación de otras variables con posible influencia sobre el flujo de CO₂ del suelo (área foliar, biomasa microbiana, densidad de raíces finas, enzimas presentes en el suelo, etcétera). Otra aproximación sería el empleo de un análisis geoestadístico, como un semivariograma, para analizar la variación espacio-temporal del flujo de CO₂ del suelo en escalas pequeñas y los factores asociados a esa variación; adicionalmente, ese análisis brindaría una noción más clara del tamaño de muestra adecuado para estimar el flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic.

También como perspectiva, debe probarse qué tan confiables son los modelos del flujo de CO₂ del suelo en función de la humedad en el suelo en Kaxil Kiuic. Para ello, basta con cotejar valores estimados con los modelos contra valores observados del flujo de CO₂ del suelo. Si los modelos predicen adecuadamente el flujo de CO₂ del suelo, éste podría calcularse a partir de mediciones continuas de la humedad en el suelo a 0.1 m de profundidad en Kaxil Kiuic.

Se reconoce que no se dispone de información acerca de la causa propuesta para la diferencia del flujo de CO₂ del suelo entre bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas: la cantidad de nutrimentos en la escorrentía que arriba a los bordes de lomas. Por consiguiente, se aconseja medir la escorrentía causada por precipitaciones de diferente magnitud y la cantidad de nutrimentos en ella. Para ello, se puede diseñar algún mecanismo que permita recoger la cantidad de agua que escurre desde las lomas hacia sus bordes (Chen *et al.*, 2011).

También debe tenerse en cuenta que no se midió el flujo de CO₂ del suelo en distintas posiciones de una loma. Eso sería muy interesante y podría ser comparado con lo observado en otros bosques tropicales secos (Takahashi *et al.*, 2011). La razón por la que no se midió el flujo de CO₂ en distintas posiciones de una misma loma fue que, al estar constituidas en su mayoría por roca caliza, no fue posible insertar anillos de PVC en las lomas. Con todo, cámaras de sistema cerrado estático ayudarían a estimar el flujo de CO₂ en distintas posiciones de una loma. Algunas cámaras estáticas no requieren ser insertadas a gran profundidad en el suelo, sino que basta con colocarlas gentilmente encima del suelo para estimar el flujo de CO₂ del suelo. Así pues, se recomienda estimar el flujo de CO₂ del suelo en distintas posiciones de una loma usando cámaras estáticas.

Si bien la cantidad de C en la fracción mineral del suelo es una aproximación de la cantidad de materia orgánica en el suelo, no es precisamente una forma de C que sea arrastrada desde las lomas hacia sus bordes. Más importantes pueden ser la calidad del mantillo presente en bordes de lomas y en áreas planas alejadas de lomas, pues el mantillo sí puede ser arrastrado por la escorrentía desde las lomas hacia sus bordes. Sin embargo, en este trabajo no se midió ni comparó la calidad de mantillo en bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas. Por tanto, debe mantenerse como una perspectiva importante evaluar la calidad del mantillo en bordes de lomas y áreas planas alejadas de lomas.

También es posible que la cantidad de C en la fracción mineral del suelo fuera superior en bordes de lomas que en áreas planas simplemente por diferencias en el tipo de suelo. Los estudios con un enfoque edafológico sobre el flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales son sumamente escasos; en consecuencia, se sabe muy poco sobre la manera en que las propiedades del suelo afectan al flujo de CO₂ del suelo en bosques tropicales. Por ello, se sugiere estudiar propiedades, tales como textura, pH, espacio poroso, contenido de materia orgánica, de los suelos en Kaxil Kiuic, y analizar su relación con el flujo de CO₂ del suelo.

Debe enfatizarse que el flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas no fue estudiado con el instrumento más adecuado. Las cámaras automáticas son ideales para estudios sobre el flujo de CO₂ del suelo a escala de 24 horas, ya que cuentan con un brazo mecánico que despeja el área de suelo estudiada, entre una medición y otra. En cambio, en el presente estudio se utilizó una cámara manual para medir el flujo de CO₂ del suelo durante períodos de 24 horas. La cámara manual permaneció sobre el área del suelo entretanto transcurrían las 24 horas y de esa manera impidió que posibles precipitaciones humedecieran el área de suelo bajo monitorización. Las precipitaciones pueden ser más importantes para los cambios del flujo de CO₂ del suelo en Kaxil Kiuic por períodos de 24 horas. Así, se recomienda estudiar la variación del flujo de CO₂ del suelo en el curso de 24 horas mediante una cámara automática.

El uso de una cámara automática, además, permitiría evaluar el cambio del flujo de CO₂ del suelo de un día al siguiente. Las mediciones del flujo de CO₂ del suelo para un mismo mes se realizaron durante dos días en este estudio y por ello debe evaluarse la manera en que ello pudo afectar las estimaciones del flujo de CO₂ del suelo. Asimismo, una cámara automática permitiría evaluar si la variación del flujo de CO₂ del suelo en el curso de una semana es más importante que su variación en lapsos de 24 horas.

Por último, queda la perspectiva de estimar las emisiones de otros gases de efecto invernadero en los suelos de Kaxil Kiuic. Las emisiones de metano (CH_4) y óxido de nitrógeno (N_2O) han sido estudiadas en otros bosques tropicales y se ha documentado que su emisión es muy sensible al aumento de humedad en el suelo (Itoh *et al.*, 2012; Davidson *et al.*, 2008; Davidson *et al.*, 2004). Puesto que el CH_4 y el N_2O tienen una mayor fuerza radiativa que el CO_2 y dado que la disponibilidad de agua en el suelo cambia mucho a través del año en Kaxil Kiuic; es importante explorar las emisiones de esos gases de efecto invernadero.

BIBLIOGRAFÍA

- Adachi, M., Y. S. Bekku, A. Konuma, W. R. Kadir, T. Okuda y H. Koizumi (2005). Required sample size for estimating soil respiration rates in large areas of two tropical forests and of two types of plantation in Malaysia. *Forest Ecology and Management*(210), 455-459.
- Adachi, M., Y. S. Bekku, W. Rashidah, T. Okuda y H. Koizumi (2006). Differences in soil respiration between different tropical ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 34(2), 258-265.
- Adachi, M., A. Ishida, S. Bunyavejchewin, T. Okuda y H. Koizumi (2009). Spatial and temporal variation in soil respiration in a seasonally dry tropical forest, Thailand. *Journal of Tropical Ecology*, 25(05), 531-539.
- Atkin, O. K. y M. G. Tjoelker (2003). Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in plant science*, 8(7), 343-351.
- Atkin, O. K., D., Bruhn y M. G. Tjoelker (2005). Response of plant respiration to changes in temperature: mechanisms and consequences of variations in Q_{10} values and acclimation. En: *Plant respiration from cell to ecosystem*, H. Lambers y M. Ribas-Carbo (Eds). Springer. Dordrecht, The Netherlands. Vol. 18, pp. 95-135.
- Bae, K., D. K. Lee, T. J. Fahey, S. Y. Woo, A. K. Quaye y Y.-K. Lee (2013). Seasonal variation of soil respiration rates in a secondary forest and agroforestry systems. *Agroforestry systems*, 87(1), 131-139.
- Balvanera, P., A. Castillo y M. J. Martínez-Harms (2011). Ecosystem Services in Seasonally Dry Tropical Forests. En *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. United States of América. pp. 259-277.
- Banda, K., A. Delgado-Salinas, K. G. Dexter, R. Linares-Palomino, A. Oliveira-Filho, D. Prado, M. Pullan, C. Quintana, R. Riina, Rodríguez, G. M., J. Weintritt, P. Acevedo-Rodríguez, J. Adarve, E. Álvarez, A. Aranguren, J. C. Arteaga, G. Aymard, A. Castaño, N. Ceballos-Mago, A. Cogollo, H. Cuadros, F. Delgado, W. Devia, H. Dueñas, L. Fajardo, A. Fernández, M. A. Fernández, J. Franklin, E. H. Fred, L. A. Galetti, R. Gonto, R. González-M., R. Graveson, E. H. Helmer, A. Idárraga, R. López, H. Marcano-Vega, O. G. Martínez, H. M. Maturo, M. McDonald, K. McLaren, O. Melo, F. Mijares, V. Mogri, D. Molina, N del P. Moreno, J. M. Nassar, D. M. Neves, L. J. Oakley, M. Oatham, A. R. Olvera-Luna, F. F. Pezzini, O. J. R. Dominguez, M. E. Ríos, O. Rivera, N. Rodríguez, A. Rojas, T. Särkinen, R. Sánchez, M. Smith, C. Vargas, B. Villanueva y R. T. Pennington (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383-1387.

- Bardgett, R. D., G. B. De Deyn y N. J. Ostle (2009). Special feature-editorial plant-soil interactions and the carbon cycle. *Journal of Ecology*(97), 838-839.
- Bond-Lamberty, B. y A. Thomson (2010). Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288), 579-582.
- Bond-Lamberty, B., C., Wang y S. T. Gower (2004). A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology*(10), 1756-1766.
- Bradford, J. B. y M. G. Ryan (2008). Quantifying soil respiration at landscape scales. En: *Field measurements for forest carbon monitoring. A landscape-scale approach*, C. M. Hoover (Ed). Springer. New York, EUA. pp. 143-162.
- Bréchet, L., S., Ponton, T. Alméras, D. Bonal y D. Epron (2011). Does spatial distribution of tree size account for spatial variation in soil respiration in a tropical forest? *Plant and soil*, 347(1-2), 293-303.
- Brunner, I., C. Herzog, M. A. Dawes, Arend, M. y Sperisen, C. (2015). How tree roots respond to drought. *Frontiers in plant science*, 6.
- Caamal-Sosa, J. P., D. López-Merlín, V. Maldonado-Montero, J. M. Dupuy y M. Olguin (2014). Sitio de monitoreo intensivo de carbono (SMIC) Kaxil-Kiuc. PNUD-CONAFOR, Yucatán, México.
- Cach-Pérez, M. J., J. L. Andrade, N. Chilpa-Galván, M. Tamayo-Chim, R. Orellana y C. Reyes-García (2013). Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical conservation science*, 6(2), 283-302.
- Callaghan, J. M. y R. Pasos-Enríquez (2010). Reserva biocultural Kaxil Kiuc. En: *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*, R. Durán-García y M. Méndez-González (Eds). CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. Mérida, Yucatán, México. (pp. 439).
- Chambers, J. Q., E. S. Tribuzy, L. C. Toledo, B. F. Crispim, N. Higuchi, J. dos Santos, A. C. Araújo, B. Kruijt, A. D. Nobre y S. E. Trumbore (2004). Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications*, 14(sp4), 72-88.
- Chapin III, F. S., J. McFarland, A. D. McGuire, E. S. Euskirchen, R. W. Ruess y K. Kielland (2009). The changing global carbon cycle: linking plant-soil carbon dynamics to global consequences. *Journal of Ecology*(97), 840-850.
- Chapin III, F. S., G. M. Woodwell, J. T. Randerson, E. B. Rastetter, G. M. Lovett, D. D. Baldocchi, D. A. Clark, M. E. Harmon, D. S. Schimel, R. Valentini, C. Wirth, J. D. Aber, J. J. Cole, M. L. Goulden, J. W. Harden, m: Heimann, R. W. Howarth, P. A. Matson, A. D. McGuire, J. M. Melillo, H. A. Mooney, J. C. Neff, R. A. Houghton, M. L. Pace, M. G. Ryan, S. W. Running, O. E. Sala, W. H. Schlesinger y E.-D. Schulze

- (2006). Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods. *Ecosystems*, 9(7), 1041-1050.
- Chen, S., Y. Huang, W. Xie, Z. JianWen, Y. Lu y Z. Hu (2013). A new estimate of global soil respiration from 1970 to 2008. *Chinese Science Bulletin*, 58(33), 4153-4160.
- Chen, Y. H., M. K. Wang, G. Wang, M. H. Chen, D. Luo, F. H. Ding y R. Li (2011). Phosphorus Runoff from Sewage sludge applied to different slopes of lateritic soil. *Journal of environmental quality*, 40(6), 1903-1910.
- Chongsuvivatwong, V. (2012). epicalc: Epidemiological calculator (R package version 2.15.1.0). Descargado de <http://CRAN.R-project.org/package=epicalc>
- Cleveland, C. C. y A. R. Townsend (2006). Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *PNAS*, 103(27), 10316-10321.
- Dai, Z., R. A. Birdsey, K. D. Johnson, J. M. Dupuy, J. L. Hernandez-Stefanoni y K. Richardson (2014). Modeling Carbon Stocks in a Secondary Tropical Dry Forest in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Water Air Soil Pollut*, 225(1925), 1-15.
- Davidson, E. A. y I. A. Janssens (2006). Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(9), 165-173.
- Davidson, E. A., F. Y. Ishida y D. C. Nepstad (2004). Effects of an experimental drought on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Global Change Biology*(10), 718-730.
- Davidson, E. A., I. A. Janssens y Y. Luo (2006). On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10} . *Global Change Biology*(12), 154-164.
- Davidson, E. A., D. C. Nepstad, F. Y. Ishida y P. M. Brando (2008). Effects of an experimental drought and recovery on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Global Change Biology*(14), 2582-2590.
- Davidson, E. A., L. V. Verchot, J. H. Cattânio, I. L. Ackerman y J. E. M. Carvalho (2000). Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry*, 48(1), 53-69.
- Davidson, E., K. Savage, L. Verchot y R. Navarro (2002). Minimizing artifacts and biases in chamber-based measurements of soil respiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113(1), 21-37.
- de Gerenyu, V. L., Y. A. Kurbatova, I. Kurganova, A. Tiunov, A. Y. Anichkin, T. Myakshina y A. Kuznetsov (2011). Daily and seasonal dynamics of CO₂ fluxes from soils under different stands of monsoon tropical forest. *Eurasian Soil Science*, 44(9), 984-990.
- de la Rosa-Manzano, E., J. L. Andrade, G. Zotz y C. Reyes-García (2014). Epiphytic

- orchids in tropical dry forests of Yucatan, Mexico—Species occurrence, abundance and correlations with host tree characteristics and environmental conditions. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(2), 100-109.
- de Mendiburu, F. (2014). agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research (R package version 1.2-0). Descargado de <http://CRAN.R-project.org/package=agricolae>
- Dirzo, R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (2011). Introduction. En: *Seasonally Dry Tropical Forests Ecology and Conservation*, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. Estados Unidos de América. pp. xi-xiii.
- Dupuy, J. M., J. L. Hernández-Stefanoni, R. A. Hernández-Juárez, E. Tetetla-Rangel, J. O. López-Martínez, E. Leyequién-Abarca, F. J. Tun-Dzul y F. May-Pat (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44(2), 151-162.
- Epron, D., A. Bosc, D. Bonal y V. Freycon (2006a). Spatial variation of soil respiration across a topographic gradient in a tropical rain forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 22(05), 565-574.
- Epron, D., Y. Nouvellon, P. Deleporte, S. Ifo, G. Kazotti, A. T. M'Bou, W. Mouvondy L. S. Andre O. Roupsard C. Jourdan O. Hamel (2006b). Soil carbon balance in a clonal Eucalyptus plantation in Congo: effects of logging on carbon inputs and soil CO₂ efflux. *Global Change Biology*(12), 1021-1031.
- Feeley, K. J., S. J. Wright, A. R. Kassim y S. J. Davies (2007). Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters* (10), 1-9.
- Fisher, J. B., A., G. Angeles F. W. Ewers y J. Lopez-Portillo (1997). Survey of root pressure in tropical vines and woody species. *International Journal of Plant Sciences*, 158(1), 44-50.
- Flexas, J., J. Galmes, M. Ribas-Carbo y H. Medrano (2005). The effects of water stress on plant respiration. En: *Plant respiration from cell to ecosystem*, H. Lambers y M. Ribas-Carbo (Eds). Springer. Dordrecht, The Netherlands. Vol. 18, pp. 85-94.
- Fox, J. y S. Weisberg (2011). *An (R) Companion to Applied Regression*. Thousand Oaks (CA): Sage. Descargado de <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- García-Oliva, F. y V. J. Jaramillo (2011). Impact of anthropogenic transformation of seasonally dry tropical forests. En: *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. Estados Unidos de América. pp. 159-172.
- Garduño, R. (2004). ¿Qué es el efecto invernadero? En: *Cambio climático: una visión desde México*, J. Martínez, A. Fernández y P. Osnaya (Eds). Instituto Nacional de Ecología. D. F., México. pp. 29-39.

- Geoghegan, J., D. Lawrence, L. C. Schneider y K. Tully (2010). Accounting for carbon stocks in models of land-use change: an application to Southern Yucatan. *Regional Environmental Change*, 10(3), 247-260.
- Gerbing, D. W. (2014). lessR: Less Code, More Results. (R package version 3.1). Descargado de <http://cran.r-project.org/web/packages/lessR/index.html>
- Giardina, C. P., C. M. Litton, S. E. Crow y G. P. Asner (2014). Warming-related increases in soil CO₂ efflux are explained by increased below-ground carbon flux. *Nature Climate Change*, 4, 822-827
- Giraldo, J. P. y M. Holbrook (2011). Physiological mechanisms underlying the seasonality of leaf senescence and renewal in seasonally dry tropical forest trees. En: *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. Estados Unidos de América. pp. 129-140.
- Grace, J. y Rayment, M. (2000). Respiration in the balance. *Nature*, 404, 819-820.
- Hanks, R. J. (1992). *Applied Soil Physics Soil Water and Temperature Applications* L. Springer. pp. 176.
- Hanpattanakit, P., M. Y. Leclerc, A. M. Mcmillan, P. Limtong, J.-L., Maeght, S. Panuthai, K. Inubushi y A. Chidthaisong (2015). Multiple timescale variations and controls of soil respiration in a tropical dry dipterocarp forest, western Thailand. *Plant and Soil*, 390(1-2), 167-181.
- Hansen, M. C., P. V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S. V. Stehman, S. J. Goetz, T. R. Loveland, A. Kommareddy, A. Egorov, L. Chini, C. O. Justice, J. R. G. Townshend (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342(6160), 850-853.
- Hanson, P., N. Edwards, C. Garten y J. Andrews (2000). Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48(1), 115-146.
- Harris, N. L., S. Brown, S. C. Hagen, S. S. Saatchi, S. Petrova, W. Salas, M. C. Hansen, P. V. Potapov y A. Lotsch (2012). Baseline map of carbon emissions from deforestation in tropical regions. *Science*, 336(6088), 1573-1576.
- Hashimoto, S., N. Tanaka, M. Suzuki, A. Inoue, H. Takizawa, I. Kosaka, K. Tanaka, C. Tantasirin, N. Tangtham (2004). Soil respiration and soil CO₂ concentration in a tropical forest, Thailand. *J For Res*(9), 75-79. doi:10.1007/s10310-003-0046-y
- Hayakawa, C., S. Funakawa, K. Fujii, A. Kadono y T. Kosaki (2014). Effects of climatic and soil properties on cellulose decomposition rates in temperate and tropical forests. *Biol Fertil Soils*(50), 633-643.
- Heimann, M. y M. Reichstein (2008). Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate

- feedbacks. *Nature*, 451(7176), 289-292.
- Högberg, P. y D. J. Read (2006). Towards a more plant physiological perspective on soil ecology. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21(10), 548-554.
- Högberg, P., A. Nordgren, N. Buchmann, A. F. Taylor, A. Ekblad, M. N., Högberg G. Nybergm M. Ottosson-Löfvenius y D. J. Read (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411(6839), 789-792.
- Huechacona-Ruiz, A. H. (2016). Dinámica de la producción de hojarasca y el índice de área foliar en un bosque tropical seco en Yucatán. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C., Mérida, Yucatán, México. pp. 111.
- INEGI. (2004). Guías para la interpretación de cartografía edafología. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- Ishizuka, S., A. Iswandi, Y. Nakajima, S. Yonemura, S. Sudo, H. Tsuruta y D. Muriyarso (2005). Spatial patterns of greenhouse gas emission in a tropical rainforest in Indonesia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*(71), 55-62.
- Itoh, M., Y. Kosugi, S. Takanashi, S. Kanemitsu, K. I. Osaka, Y. Hayashi, M. Tani y A. R. Nik (2012). Effects of soil water status on the spatial variation of carbon dioxide, methane and nitrous oxide fluxes in tropical rain-forest soils in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*(28), 557-570.
- Jaramillo, V. J., A. Martínez-Yrizar y R. L. Sanford Jr. (2011). Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests: ecology and conservation. En: *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. Estados Unidos de América. (pp. 109-128).
- Johnston, C. A., P. Groffman, D. D. Breshears, Z. G. Cardon, W. Currie, W. Emanuel, J. Gaudinski. R. B. Jackson, K. Lajtha, K. Nadelhoffer, D. Nelson Jr., W. Mac Post, G. Retallack y L., Wielopolski (2004). Carbon cycling in soil. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(10), 522-528.
- Katayama, A., T. Kume, H. Komatsu, M. Ohashi, M. Nakagawa, M. Yamashita, K. Otsuki, M. Suzuki y T. Kumagai (2009). Effect of forest structure on the spatial variation in soil respiration in a Bornean tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(10), 1666-1673.
- Kim, D.-G., R. Vargas, B. Bond-Lamberty y M. Turetsky (2012). Effects of soil rewetting and thawing on soil gas fluxes: a review of current literature and suggestions for future research. *Biogeosciences*, 9(7), 2459.
- Kosugi, Y., T. Mitani, M. Itoh, S. Noguch, M. Tani, N. Matsuo, S. Takanashi, S. Ohkubo y A. R. Nik (2007). Spatial and temporal variation in soil respiration in a Southeast Asian tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 147(1-2), 35-47.

- Kume, T., N. Tanaka, N. Yoshifuji, T. Chatchai, Y. Igarashi, M. Suzuki y S. Hashimoto (2013). Soil respiration in response to year-to-year variations in rainfall in a tropical seasonal forest in northern Thailand. *Ecohydrology*, 6(1), 134-141.
- Kurc, S. A. y E. E. Small (2007). Soil moisture variations and ecosystem-scale fluxes of water and carbon in semiarid grassland and shrubland. *Water Resources Research*, 43, 1-13..
- Kutílek, M. y D. R. Nielsen (2015). *Soil: The Skin of the Planet Earth*. Springer. pp. 238.
- Kuzyakov, Y. (2002). Separating microbial respiration of exudates from root respiration in non-sterile soils: a comparison of four methods. *Soil Biology & Biochemistry*(34), 1621-1631.
- Kuzyakov, Y. (2006). Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(3), 425-448.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons (2008). *Plant Physiological Ecology (Second Edition ed.)*. Springer, New York, EUA.
- Lawrence, M. A. (2013). ez: Easy analysis and visualization of factorial experiments. (R package version 4.2-2). Descargado de <http://CRAN.R-project.org/package=ez>
- Leff, J. W., W. R. Wieder, P. G. Taylor, A. R. Townsend, D. R. Nemergut, A. S. Grandy y C. C. Cleveland (2012). Experimental litterfall manipulation drives large and rapid changes in soil carbon cycling in a wet tropical forest. *Global Change Biology*(18), 2969-2979.
- Leon, E., R. Vargas, S. Bullock, E. Lopez, A. R. Panosso y N. La Scala Jr. (2014). Hot spots, hot moments, and spatio-temporal controls on soil CO₂ efflux in a water-limited ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*(77), 12-21.
- León-Palomo, M. A. (2013). Flujo de agua en árboles de una selva mediana subcaducifolia en Yucatán, México. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Conkal, Conkal, Yucatán, México. pp. 44.
- Li, Y., M. Xu, O. J. Sun y W. Cui (2004). Effects of root and litter exclusion on soil CO₂ efflux and microbial biomass in wet tropical forests. *Soil Biology & Biochemistry*(36), 2111-2114.
- LI-COR. (2012). LI-8100A automated soil CO₂ flux system and LI-8150 multiplexer instruction manual. LI-COR, Nebraska, EUA.
- Linares-Palomino, R., A. T. Oliveira-Filho y R. T. Pennington (2011). Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. En: *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. Estados Unidos de América. pp. 3-21.

- López-Martínez, J. O., L. Sanaphre-Villanueva, J. M. Dupuy, J. L. Hernández-Stefanoni, J. A. Meave y J. A. Gallardo-Cruz (2013). β -Diversity of functional groups of woody plants in a tropical dry forest in Yucatan. *PloS one*, 8(9), e73660.
- Lu, H.-z., L.-q. Sha, J. Wang, W.-y. Hu y B.-x. Wu (2009). Seasonal variation of soil respiration and its components in tropical rain forest and rubber plantation in Xishuangbanna, Yunnan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20(10), 2315-2322.
- Luo, Y. y X. Zhou (2006). *Soil respiration and the environment*. Elsevier, Burlington, MA, EUA.
- Maas, M. y A. Burgos (2011). Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests. En: *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. Estados Unidos de América. pp. 141-156.
- Madigan, M. T., J. M. Martinko, K. S. Bender, D. H. Buckley y D. A. Stahl (2015). *BROCK. Biología de los microorganismos* (C. Barrachina, M. Berlanga, M. G. Claros, C. García-López, M. Gacto, I. Gibert, D. Yero, I. Moriyón, R. Conde, M. Iriarte, A. Prats, C. Rodríguez, F. Ruiz-Berraquero y V. Tarrida, Trads. 14^a edición). Pearson Educación S. A., Slovenia, Eslovaquia.
- Mage, S. M. y S. Porder (2013). Parent material and topography determine soil phosphorus status in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Ecosystems*, 16(2), 284-294.
- Maier, M., H. Schack-Kirchner, E. E. Hildebrand y D. Schindler (2011). Soil CO₂ efflux vs. soil respiration: Implications for flux models. *Agricultural and Forest Meteorology*(151).
- Manzoni, S., P. Taylor, A. Richter, A. Porporato y G. I. Agren (2012). Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*(196), 79-91.
- McBratney, A. B., U. Stockmann, D. A. Angers, B. Minasny y D. J. Field (2014). Challenges for soil organic carbon research. En: *Soil carbon*, A. E. Hartemink y K. McSweeney (Eds). Springer. Ginebra, Suiza. pp. 3-16.
- McKee, T. y J. R. McKee (2003). *Bioquímica: la base molecular de la vida* (J. M. González de Buitrago, Trad. Tercera edición). McGraw-Hill/InterAmérica de España, S. A. U., Madrid, España.
- Meir, P. y R. T. Pennington (2011). Climatic change and seasonally dry tropical forests. En: *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. Estados Unidos de América. pp. 279-299.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravillious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, J. E. Gordon (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests.

- Journal of Biogeography, 33(3), 491-505.
- Mo, J., W. Zhang, W. Zhu, P. Gundersen, Y. Fang, D. Li y H. Wang (2007). Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China. *Global Change Biology*(14).
- Mooney, H. A. (2011). Synthesis and Promising Lines of Research On Seasonally Dry Tropical Forests. En: *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. Estados Unidos de América. pp. 301-306.
- Mooney, H. A., S. H. Bullock y E. Medina (1995). Introduction. En: *Seasonally dry tropical forests*, S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds). Cambridge University Press. New York, Estados Unidos de América. pp. 1-8.
- Moyano, F. E., N. A. Vasilyeva, L. Bouckaert, F. Cook, J. M. Craine, A. Don, D. Epron, P. Formanek, A. Franzluebbers, U. Ilstedt, T. Kätterer, V. Orchard, M. Reichstein, A. Rey, L. Ruamps, J.-A. Subke, I. K. Thomsen y C. Chenu (2012). The moisture response of soil heterotrophic respiration: interaction with soil properties. *Biogeosciences*, 9(3), 1173-1182.
- Murdoch, D. (2014). tables: Formula-drive table generation (R package version 0.7.79). Descargado de <http://CRAN.R-project.org/package=tables>
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo (1995). Dry forests of Central América and the Caribbean. En: *Seasonally dry tropical forests*, S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds). Cambridge University Press. New York, Estados Unidos de América. pp. 9-34.
- Mutuo, P. K., G. Cadisch, A. Albrecht, C. Palm y L. Verchot (2005). Potential of agroforestry for carbon sequestration and mitigation of greenhouse gas emissions from soils in the tropics. *Nutrient cycling in Agroecosystems*, 71(1), 43-54.
- Ohashi, M., T. Kume, S. Yamane y M. Suzuki (2007). Hot spots of soil respiration in an Asian tropical rainforest. *Geophysical Research Letters*, 34(8).
- Pan, Y., R. A. Birdsey, J. Fang, R. Houghton, P. E. Kauppi, W. A. Kurz, O. L. Phillips, A. Shvidenko, S. L. Lewis, J. G. Canadell, P. Ciais, R. B. Jackson, S. W. Pacala, A. D. McGuire, S. Piao, A. Rautiainen, S. Sitch y D. Hayes (2011). A large and presistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988-993. doi:10.1126/science.1201609
- Pardos, J. A. (2010). Los ecosistemas forestales y el secuestro de carbono ante el calentamiento global. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria Ministerio de Ciencia e Innovación, Madrid, España.
- Parkin, T. B. y T. C. Kaspar (2003). Temperature controls on diurnal carbon dioxide flux. *Soil Science Society of América Journal*, 67(6), 1763-1772.
- Pennington, R. T., M. Lavin y A. Oliveira-Filho (2009). Woody plant diversity, evolution,

- and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 437-457.
- Portillo-Quintero, C. y G. A. Sánchez-Azofeifa (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Américas. *Biological Conservation*, 143(1), 144-155.
- Pumpanen, J., P. Kolari, H. Ilvesniemi, K. Minkkinen, T. Vesala, S. Niinistö, A. Lohila, T. Larmola, M. Morero, M. Pihlatie, I. Janssens, J. C. Yuste, J. M. Grünzweig, S. Reth, J.-A. Subke, K. Savage, W. Kutsch, G. Østreg, W. Ziegler, P. Anthoni, A. Lindroth y P. Hari (2004). Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123(3), 159-176.
- R Core Team. (2014). R: A language and environment for statistical computing (Version R x64 3.1.0). Viena, Austria. Descargado de <http://www.R-project.org/>
- RStudio Team. (2015). RStudio: Integrated Development for R. (Version 0.99.442). Boston, MA: RStudio, Inc. Descargado de <http://www.rstudio.com/>
- Raich, J. W. y Potter, C. S. (1995). Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 9(1), 23-36.
- Raich, J. W., C. S. Potter y D. Bhagawati (2002). Interannual variability in global soil respiration, 1980–94. *Global Change Biology*, 8(8), 800-812.
- Raich, J. y W. H. Schlesinger (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44(2), 81-99.
- Ramírez-Guardado, M. A. (2015). Estimación del carbono retenido en la biomasa aérea, en una selva tropical de Yucatán, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C. Mérida, Yucatán, México. pp. 93.
- Ruehr, N. K., A. Knohl y N. Buchmann (2010). Environmental variables controlling soil respiration on diurnal, seasonal and annual time-scales in a mixed mountain forest in Switzerland. *Biogeochemistry*, 98(1-3), 153-170.
- Rustad, L. E., T. G. Huntington y R. D. Boone (2000). Controls on soil respiration: implications for climate change. *Biogeochemistry*, 48(1), 1-6.
- Ryan, M. G. y B. E. Law (2005). Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, 73(1), 3-27.
- Sánchez-Azofeifa, A. G. y C. Portillo-Quintero (2011). Extent and drivers of change of neotropical seasonally dry tropical forests. En: *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. Estados Unidos de América. pp. 45-57.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, J. P. Rodríguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. M. E. R. Kalacska L. Fajardo, J. A. Gamon y Pueblo Cuevas-Reyes (2005). Research priorities for neotropical dry forests.

- Biotropica, 37(4), 477-485.
- Satakhun, D., F. Gay, N. Chairungsee, P. Kasemsap, P. Chantuma, S. Thanisawanyangkura, P. Thaler y D. Epron (2013). Soil CO₂ efflux and soil carbon balance of a tropical rubber plantation. *Ecological research*, 28(6), 969-979.
- Savage, K. E. y E. A. Davidson (2003). A comparison of manual and automated systems for soil CO₂ flux measurements: trade-offs between spatial and temporal resolution. *Journal of Experimental Botany*, 54(384), 891-899.
- Sayer, E. J., M. S. Heard, H. K. Grant, T. R. Marthews y E. V. Tanner (2011). Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nature Climate Change*, 1(6), 304-307.
- Sayer, E. y E. Tanner (2010). A new approach to trenching experiments for measuring root-rhizosphere respiration in a lowland tropical forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(2), 347-352.
- Schlesinger, W. H. y J. A. Andrews (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*(48), 7-20.
- Schlesinger, W. H. y E. S. Bernhardt (2013). *Biogeochemistry: an analysis of global change* (Third edition). Elsevier, Oxford, UK.
- Schlesinger, W. H., M. C. Dietze, R. B. Jackson, R. P. Phillips, C. C. Rhoades, L. E. Rustad y J. M. Vose (2015). Forest biogeochemistry in response to drought. *Global Change Biology*(22), 2318-2328.
- Schwendenmann, L., E. Veldkamp, T. Brenes, J. J. O'Brien y J. Mackensen (2003). Spatial and temporal variation in soil CO₂ efflux in an old-growth neotropical rain forest, La Selva, Costa Rica. *Biogeochemistry*(64), 111-128.
- Smith, T. M. y Smith, R. L. (2007). *Ecología* (6ª edición ed.). Pearson Education S. A., Madrid, España.
- Soil Science Society of América. (2008). *Glossary of soil science terms 2008*. Soil Science Society of América, Madison, WI, EUA.
- Song, Q.-H., Z.-H. Tan, Y.-P. Zhang, M. Cao, L.-Q. Sha, Y. Tang, N.-S. Liang, D. Schaefer, J.-B. Zhao, X. Zhang, L. Yu y X.-B. Deng (2013). Spatial heterogeneity of soil respiration in a seasonal rainforest with complex terrain. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 6(2), 65-72.
- Sotta, E. D., P. Meir, Y. Malhi, A. D. Nobre, M. Hodnett y J. Grace (2004). Soil CO₂ efflux in a tropical forest in the central Amazon. *Global Change Biology*(10), 601-617.
- Stockmann, U., M. A. Adams, J. W. Crawford, D. J. Field, N. Henakaarchchi, M. Jenkins, B. Minasny, A. B. McBratney, V. de Remy de Courcilles, K. Singh, I. Wheeler, L. Abbott, D. A. Angers, J. Baldock, M. Bird, P. C. Brookes, C. Chenu, J. D. Jastrow,

- R. Lal, J. Lehmann, A. G. O'Donnell, W. J. Parton, D. Whitehead y M. Zimmermann (2013). The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 164, 80-99.
- Subke, J.-A., I. Inglima y M. F. Cotrufo (2006). Trends and methodological impacts in soil CO₂ efflux partitioning: a metanalytical review. *Global Change Biology*(12), 921-943.
- Taiz, L. y E. Zeiger (2006). *Plant Physiology (Fourth Edition)*. Sinauer Associates, Inc., Publishers, China.
- Takahashi, M., K. Hirai, P. Limtong, C. Leungvutivirog, S. Panuthai, S. Suksawang, S. Anusontpornperm y D. Marod (2011). Topographic variation in heterotrophic and autotrophic soil respiration in a tropical seasonal forest in Thailand. *Soil Science and Plant Nutrition*, 57(3), 452-465.
- Tang, J., D. D. Baldocchi y L. Xu (2005). Tree photosynthesis modulates soil respiration on a diurnal time scale. *Global Change Biology*, 11(8), 1298-1304.
- Tanner, L. H., D. L. Smith, J. Curry y J. Twist (2014). Effect of land use change on carbon content and CO₂ flux of cloud forest soils, Santa Elena, Costa Rica. *Open Journal of Soil Science*(4), 64-71.
- Trumbore, S. (2000). Age of soil organic matter and soil respiration: radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications*, 10(2), 399-411.
- Vargas, R. (2012). How a hurricane disturbance influences extreme CO₂ fluxes and variance in a tropical forest. *Environmental Research Letters*, 7(3), 035704.
- Vargas, R. y M. F. Allen (2008a). Diel patterns of soil respiration in a tropical forest after Hurricane Willma. *Journal of geophysical research*, 113, 1-10.
- Vargas, R. y M. F. Allen (2008b). Environmental controls and the influence of vegetation type, fine roots and rhizomorphs on diel and seasonal variation in soil respiration. *New Phytologist*, 179(2), 460-471.
- Vargas, R., E. B. Allen y M. F. Allen (2009). Effects of Vegetation Thinning on Above-and Belowground Carbon in a Seasonally Dry Tropical Forest in Mexico. *Biotropica*, 41(3), 302-311.
- Vargas, R., M. S. Carbone, M. Reichstein y D. D. Baldocchi (2011). Frontiers and challenges in soil respiration research: from measurements to model-data integration. *Biogeochemistry*(102), 1-13. doi:DOI 10.1007/s10533-010-9462-1
- Wagai, R., A. W. Kishimoto-Mo, S. Yonemura, Y. Shirato, S. Hiradate y Y. Yagasaki (2013). Linking temperature sensitivity of soil organic matter decomposition to its molecular structure, accessibility, and microbial physiology. *Global Change Biology*, 19(4), 1114-1125.

- Wall, D. H., G. González y B. L. Simmons (2011). Seasonally dry tropical forest soil diversity and functioning. En: Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation, R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds). Island Press. Estados Unidos de América. pp. 61-70.
- Wang, Y., Y. Hao, X. Y. Cui, H. Zhao, C. Xu, X. Zhou y Z. Xu (2014). Responses of soil respiration and its components to drought stress. *Journal of soils and sediments*, 14(1), 99-109.
- Wen, X.-F., G.-R. Yu, X.-M. Sun, Q.-K. Li, Y.-F. Liu, L.-M., Zhang, C.-Y. Ren, Y.-L. Fu y Z.-Q. Li (2006). Soil moisture effect on the temperature dependence of ecosystem respiration in a subtropical *Pinus* plantation of southeastern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 137(3), 166-175.
- Wood, T. E., D. Matthews, K. Vandecar y D. Lawrence (2016). Short-term variability in labile soil phosphorus is positively related to soil moisture in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Biogeochemistry*, 127(1), 35-43.
- Xia, S.-W., J. Chen, D. Schaefer y U. M. Goodale (2016). Effect of topography and litterfall input on fine-scale patch consistency of soil chemical properties in a tropical rainforest. *Plant and Soil*, 404, 385-398.
- Xuluc-Tolosa, F., H. Vester, N. Ramí, J. Castellanos-Albores y D. Lawrence (2003). Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 174(1), 401-412.
- Yam-Uicab, O. (2012). Estimación de la biomasa aérea arbórea en un paisaje de selva mediana subcaducifolia en el sur del estado de Yucatán. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C. Mérida, Yucatán, México. pp. 69.
- Yu, X., T. Zha, Z. Pang, B. Wu, X. Wang, G. Chen, C. Li, J. C., X. Li y H. Wu(2011). Response of soil respiration to soil temperature and moisture in a 50-year-old oriental arborvitae plantation in China. *Plos One*, 6(12), e28397.
- Zanchi, F. B., M. J. Waterloo, B. Kruijt, J. Kesselmeier, F. J. Luizão, A. O. Manzi y A. J. Dolman (2012). Soil CO₂ efflux in central amazonia: Environmental and methodological effects. *Acta Amazonica*, 42(2), 173-184.
- Zhang, Y., L. Sha, G. Yu, Q. Song, J. Tang, X. Yang, Y. Wang, Z. Zheng, S. Zhao, Z. Yang y X. Sun (2006). Annual variation of carbon flux and impact factors in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, SW China. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 49(2), 150-162.
- Zimmermann, M., P. Meir, M. Bird, Y. Malhi y A. Ccahuana (2009). Litter contribution to diurnal and annual soil respiration in a tropical montane cloud forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 41(6), 1338-1340.