

# 6 Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas

---

AUTORES RESPONSABLES: Elva Escobar • Manuel Maass

COAUTORES: Javier Alcocer Durand • Enrique Azpra Romero • Luisa I. Falcón Álvarez • Artemio Gallegos García • Francisco Javier García • Felipe García-Oliva • Víctor Jaramillo • Raymundo Lecuanda Camacho • Víctor Magaña • Angelina Martínez-Yrizar • Agustín Muhlia V. • Ranulfo Rodríguez Sobreyra • Jorge Zavala-Hidalgo

REVISORES: Helena Cotler • Omar Masera • Patricia Moreno-Casasola

---

## CONTENIDO

- 6.1 Introducción / 162
- 6.2 Dinámica hidrológica / 163
  - 6.2.1 Ingreso de agua en forma de lluvia / 164
  - 6.2.2 Erosividad de la lluvia / 165
  - 6.2.3 Dinámica del agua en el suelo / 165
  - 6.2.4 Conectividad por corrientes y masas de agua / 165
  - 6.2.5 Balance de energía en ecosistemas marinos / 166
    - *Conciencia y entendimiento de la importancia del estudio de la temperatura de la superficie del mar / 166*
    - *Información disponible de la TSM / 166*
    - *Calidad de la información de la TSM / 167*
    - *Comportamiento espacio-temporal de la TSM / 167*
    - *Acciones para mejorar el conocimiento de la TSM / 167*
- 6.3 Dinámica energética / 167
  - 6.3.1 Ingreso de energía por radiación solar / 167
  - 6.3.2 Productividad primaria / 169
  - 6.3.3 Almacenes de biomasa / 174
  - 6.3.4 Captura de carbono biogénico / 176
  - 6.3.5 Quimioautotrofia / 177
- 6.4 Dinámica biogeoquímica / 177
  - 6.4.1 Descomposición de materia orgánica / 177
  - 6.4.2 Almacenes de carbono en ecosistemas terrestres / 179
  - 6.4.3 Almacenes de carbono en ecosistemas acuáticos / 179
  - 6.4.4 Fijación de nitrógeno en ambientes acuáticos / 180
  - 6.4.5 Flujo de materia y energía en lagos / 181
  - 6.4.6 Exportación de carbono biogénico en ecosistemas acuáticos / 182
- 6.5 Consideraciones finales / 183
- Referencias / 184

---

Escobar, E., M. Maass et al. 2008. Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 161-189.

## Resumen

Este capítulo hace referencia a la diversidad de procesos ecológicos que se dan en los distintos ecosistemas del país tomando en cuenta aquellos que controlan la dinámica funcional de los ecosistemas naturales. Se identificaron 25 procesos funcionales, los cuales constituyen importantes servicios ecosistémicos de soporte, de acuerdo con el marco conceptual del Millennium Ecosystem Assessment. El capítulo describe, con diferente grado de detalle, los procesos de los cuales se contó con información de todo el país (16). Dichos procesos se catalogaron en tres grandes tipos: los ligados a la dinámica hidrológica del ecosistema; los relacionados con la disponibilidad y el flujo de energía, y los de corte biogeoquímico involucrados en la dinámica de elementos minerales en el ecosistema.

No obstante que existen en México especialistas en muchos de los procesos ecológicos fundamentales, en su mayoría son investigadores aislados que trabajan en sitios muy localizados y le dan seguimiento a los procesos por solo algunos años. Más aún, los objetivos, métodos y escalas son tan disímiles entre los

estudios, que resulta muy difícil hacer una integración a escala regional y nacional. Como los ecosistemas son sumamente dinámicos, su estudio requiere mediciones continuas y prolongadas, difíciles de obtener a partir de esfuerzos no sistemáticos, sobre todo en un entorno científico que promueve los estudios locales y de corto plazo. Es de suma importancia redoblar esfuerzos en todo el país para avanzar en el entendimiento del funcionamiento de nuestros ecosistemas, lo que supone además la búsqueda de fondos de financiamiento apropiados y el establecimiento de redes de grupos de investigación que, trabajando de manera coordinada, puedan generar la información a las escalas requeridas. El establecimiento de la Red Mexicana de Investigación Ecológica de Largo Plazo (Mex-LTER), así como el Programa Mexicano del Carbono son claras muestras del interés y disposición por parte de los científicos mexicanos para abordar coordinadamente estudios con el detalle y a las escalas espaciales y temporales que esa tarea requiere.

## 6.1 INTRODUCCIÓN

La enorme diversidad biológica de nuestro país no solo se refleja en el gran número de especies descritas que se mencionan en el capítulo 11, sino además en la enorme diversidad de ecosistemas, así como de procesos ecológicos que son producto de la relación de los organismos entre sí y con su ambiente. Componentes bióticos y abióticos conforman ensamblajes integrados mediante procesos funcionales de corte físico, químico y biológico, en los que el agua, la energía y los materiales fluyen y se transforman. En este capítulo hacemos referencia a la diversidad de procesos ecológicos que se dan en los distintos ecosistemas del país en condiciones naturales. En particular, tomamos en cuenta aquellos que controlan la dinámica funcional de los ecosistemas naturales. El impacto de las actividades humanas en estos se analiza en el presente volumen.

Al igual que en varios de los capítulos, el análisis se hace utilizando el marco conceptual del Millennium Ecosystem Assessment, que reconoce cuatro grandes tipos de servicios ambientales que ofrecen los ecosistemas: de provisión, de regulación, culturales y de soporte (véase el capítulo 4 del volumen II). Los servicios de provisión son aquellos bienes tangibles, recursos finitos aunque renova-

bles, de apropiación directa que se pueden medir, cuantificar e incluso valorar económicamente (*e.g.*, agua, madera, frutos, etc.). Además de estos servicios de provisión directa, los ecosistemas naturales proporcionan mecanismos de regulación de la naturaleza, gracias a los cuales la población humana obtiene diversos beneficios. Estos servicios de regulación resultan de la existencia de propiedades emergentes de los ecosistemas, que son aquellas que se expresan en el ecosistema completo pero no en sus partes por separado (*e.g.*, el control de inundaciones, la resistencia a los incendios, el mantenimiento de la fertilidad edáfica). Otro grupo de servicios se refieren a los de tipo cultural, cuya importancia surge de la percepción individual o colectiva de su existencia. Estos dependen en gran medida del contexto cultural y son fuentes de inspiración para el espíritu humano (*e.g.*, la belleza escénica de un cuerpo de agua, el aire fresco y limpio, la sombra de un ahuehuate milenario, etc.). Por último, hay una larga lista de servicios ambientales poco conocidos y menos entendidos, pero muy importantes pues dan soporte a los anteriores. Estos, conocidos como “servicios ecosistémicos de soporte”, son precisamente los procesos ecológicos básicos que mantienen el ecosistema. Se trata de los procesos funcionales relacionados con la entrada, salida, almacenamiento y flujos internos de agua, energía

y elementos minerales en el ecosistema. Aunque no necesariamente suponen un beneficio directo para la sociedad, los servicios de soporte hacen posible los otros tres tipos de servicios ambientales. Los procesos aquí analizados son el insumo esencial para entender, evaluar y manejar los servicios ecológicos que ofrecen los ecosistemas al hombre y de ahí la importancia de su conocimiento en el ámbito nacional.

Se identificaron 25 procesos ecológicos que, dada su importancia en el control de la dinámica funcional de los ecosistemas, deben ser identificados, evaluados y descritos (cuadro 6.1). Estos fueron catalogados en tres grandes tipos: 1] aquellos ligados con la dinámica hidrológica del ecosistema; 2] los relacionados con la disponibilidad y el flujo de energía, y 3] los de corte biogeoquímico involucrados en la dinámica de elementos minerales en el ecosistema. La mayoría de estos procesos ocurren en todos los ambientes; sin embargo, algunos solo ocurren en ambientes acuáticos y otros son más bien terrestres.

Dada su complejidad, el estudio integral de los procesos funcionales en los ecosistemas es escaso y relativamente reciente en todo el mundo. Programas como el International Geosphere and Biosphere Program (IGBP) han estimulado este tipo de investigación, pero en México poco se ha avanzado al respecto. Con excepción de algunos estudios de largo plazo en ecosistemas particulares (véase por ejemplo Maass *et al.* 2002a, para el caso de los bosques tropicales secos), la investigación de procesos ecosistémicos en México ha ocurrido de manera muy limitada y fraccionada, con objetivos, métodos y escalas

heterogéneas, por lo que resulta difícil hacer un recuento ordenado y sistemático de nuestro conocimiento al respecto.

A continuación se presenta una sinopsis de aquellos procesos funcionales del ecosistema para los que se tiene información en nuestro país. Se puso particular atención en identificar el grado de entendimiento a nivel nacional, así como en la disponibilidad de los datos y su calidad.

## 6.2 DINÁMICA HIDROLÓGICA

La lluvia es la principal vía de ingreso de agua en los ecosistemas terrestres, mientras que el agua de escorrentía y los flujos subterráneos son vías más importantes en humedales y ecosistemas epicontinentales. La fuerza con la que la lluvia impacta al suelo en ecosistemas terrestres determina el grado de erosión. Esto es, lluvias muy intensas rompen el balance de material en la superficie, deteriorando con ello las tasas de infiltración, aumentando las tasas de escorrentía superficial y con ello el arrastre de suelo. A su vez, la dinámica del agua en el suelo está controlada por la gravedad, la capacidad de retención de humedad en el suelo y su potencial hídrico. En ecosistemas acuáticos y marinos, en cambio, la conectividad de las corrientes y masas de agua son las que controlan su dinámica funcional. Una vía importante de salida de agua tanto en ecosistemas terrestres como acuáticos es la evaporación, que además consume una buena parte de la energía disponible. Por ello en los ecosistemas, tanto terrestres

**Cuadro 6.1** Diversidad de procesos funcionales en los ecosistemas

Dinámica hidrológica	Dinámica energética	Dinámica biogeoquímica
1 (*) <i>Ingreso de agua en forma de lluvia</i>	11 (*) <i>Ingreso de energía por radiación solar</i>	16 (*) <i>Entrada de materiales por lluvia y viento</i>
2 (T) <i>Infiltración y percolación</i>	12 (*) <i>Albedo</i>	17 (*) <i>Emisiones de gases N<sub>2</sub>O, CH<sub>4</sub>, CO<sub>2</sub></i>
3 (T) <i>Escorrentía superficial</i>	13 (*) <i>Almacenes de biomasa</i>	18 (*) <i>Descomposición de materia orgánica</i>
4 (T) <i>Escorrentía basal</i>	14 (*) <i>Productividad primaria</i>	19 (*) <i>Almacenes de carbono y nutrientes</i>
5 (T) <i>Evapotranspiración</i>	15 (A) <i>Quimioautotrofia</i>	20 (*) <i>Fijación de nitrógeno</i>
6 (T) <i>Dinámica del agua en el suelo</i>		21 (*) <i>Flujos de materia orgánica y minerales</i>
7 (T) <i>Almacenamiento de agua en el suelo</i>		22 (T) <i>Reciclaje de nutrientes</i>
8 (A) <i>Evaporación</i>		23 (T) <i>Arrastre de materiales por erosión</i>
9 (A) <i>Conectividad por corrientes y masas de agua</i>		24 (T) <i>Lixiviación de materiales</i>
10 (A) <i>Balance de energía en ecosistemas acuáticos</i>		25 (A) <i>Surgencias marinas</i>

Abreviaturas: T = ambientes terrestres, A = ambientes marinos, \* = ambos ambientes (en itálicas aquellos procesos descritos en el presente documento).

como acuáticos, el análisis de los balances de energía permite entender su dinámica hidrológica (Fig. 6.1).

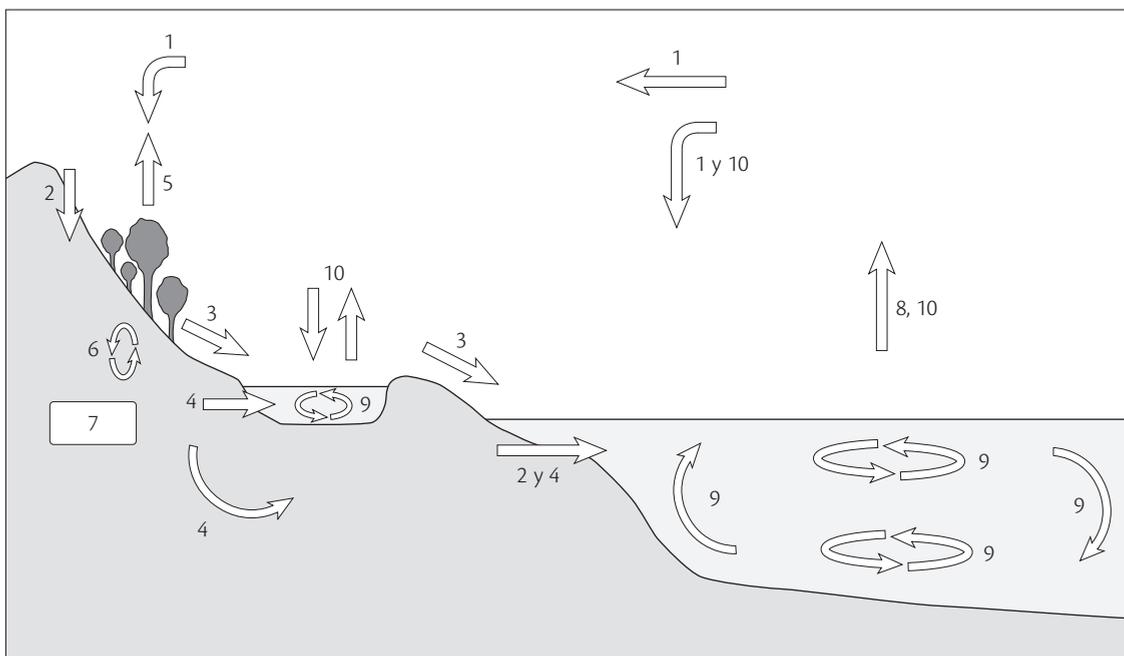
### 6.2.1 Ingreso de agua en forma de lluvia

Como hemos dicho, la principal fuente de ingreso de agua en ecosistemas terrestres es la precipitación atmosférica, fundamentalmente en forma de lluvia; el granizo ocurre de manera esporádica en zonas más templadas del país y la nieve solo se presenta en las cumbres de algunas montañas y sierras muy elevadas. La lluvia, en su proceso de caída desde las nubes, incorpora materiales que atrapa de la atmósfera (polvos, nutrientes, contaminantes, etc.) y se enriquece aún más al cruzar la cobertura de la vegetación. Todo ello cambia su composición química, su volumen y la energía cinética de las gotas. Asimismo, tiene un efecto importante en la dinámica de nutrientes del ecosistema. Sin embargo, son contados los estudios que analizan con detalle dicha dinámica funcional de la precipitación atmosférica.

En México, la mayor parte de los estudios sobre las lluvias se ha concentrado en documentar sus características espacio-temporales en relación con el ciclo anual, las formas de su variabilidad anual (*e.g.*, ENSO) y estacio-

nal (*e.g.*, canícula), los eventos extremos (*e.g.*, huracanes) o las tendencias (*e.g.*, cambio climático). Son relativamente pocos los estudios sobre procesos que permitan explicar tales variaciones, tanto en sus tamaños como en su duración.

La precipitación es sin duda una de las variables que se monitorea, estudia y pronostica con mayor interés, pues es el elemento que determina nuestra disponibilidad de agua. En nuestro país, la mayor parte de las estaciones meteorológicas miden precipitación; entre 1940 y 1960 su número pasó de cientos a más de 3 000. Sin embargo, después de los años setenta la red meteorológica se ha visto significativamente disminuida, aunque ahora se cuenta con estaciones automatizadas, conectadas vía satélite y que proporcionan información en tiempo real. Menos de 50 cuentan con información de alrededor de 100 años, que es de gran utilidad para diagnósticos de tendencia del clima. La información de estas estaciones ha servido para construir bases de datos de precipitación diaria, mensual y anual, siguiendo diversos métodos de asimilación de datos. Hoy día se dispone de al menos cinco bases que permiten acceder a datos de precipitación con resolución espacial de entre 50 y 100 km (IRI/LDEO).



**Figura 6.1** Procesos hidrológicos del ecosistema. La numeración corresponde a la lista de procesos del cuadro 6.1. Las flechas representan flujos y las cajas representan almacenes.

### 6.2.2 Erosividad de la lluvia

La erosividad de la lluvia es un índice que estima la fuerza con que la lluvia impacta el suelo, la cual representa la energía potencial disponible para que ocurra la erosión hídrica. Este índice tiene una relación directa con la intensidad de la lluvia (cantidad de lluvia entre tiempo) y generalmente las lluvias más intensas son las más erosivas. Sin embargo, no es posible estimar la erosividad de la lluvia solo con la intensidad promedio, debido a que no es constante durante un mismo evento. Lo anterior se debe a que la intensidad de la lluvia depende de su origen. Por ejemplo, la intensidad de las lluvias asociadas a ciclones tropicales depende de la cantidad de lluvia (García-Oliva *et al.* 1995), mientras que la intensidad de las lluvias de origen convectivo está más relacionada con su duración (Button y Ben-Asher 1983). Por lo anterior, se han establecido distintos índices para estimar la erosividad. Los dos principales índices utilizados son el  $EI_{30}$  (Wischmeier y Smith 1958) y el  $KE_{25}$  (Morgan 1979). Sin embargo, el cálculo de estos índices requiere datos de cantidad de lluvia por lo menos cada 10 minutos recogidos por medio de pluviógrafos.

Recientemente se ha implementado en México una red de pluviógrafos que permitirían calcular la intensidad de la lluvia y los índices de erosividad. Sin embargo la red es muy reciente y no se han hecho los análisis para todo el país. Una aproximación ha sido la utilización del método propuesto por la FAO (1979), que utiliza la precipitación mensual y anual para estimar un índice de erosividad de la lluvia. Este método ha sido aplicado por varios autores en México; por ejemplo, Estrada-Berg y Ortiz-Solorio (1982), a partir de los datos de 760 estaciones meteorológicas distribuidas en el país, estimaron el índice de erosividad para distintas regiones. Ellos concluyen que 60% del territorio nacional tiene lluvias con una fuerza erosiva moderada y que los estados con valores más altos fueron Guerrero, Chiapas y Oaxaca.

Los métodos que utilizan las precipitaciones mensuales subestiman la intensidad y la erosividad de la lluvia, principalmente en zonas con poca precipitación mensual y zonas con una influencia importante de ciclones, las cuales son comunes en México. Por ejemplo en la costa de Jalisco, que tiene una fuerte influencia de los ciclones del Pacífico y una lluvia anual promedio de alrededor de 750 mm, se ha estimado un valor promedio de erosividad de  $6\,525\text{ MJ mm ha}^{-1}\text{ h}^{-1}$ , que es parecido al reportado en sitios tropicales que reciben más de 1 500 mm anuales (García-Oliva *et al.* 1995). Por lo anterior, es necesario

promover la utilización de la red nacional de pluviógrafos que permita tener mejores mediciones de intensidad y erosividad de las lluvias en el país.

### 6.2.3 Dinámica del agua en el suelo

El estudio de los patrones espaciales y temporales de la humedad del suelo son importantes ya que permiten, por un lado, conocer la dinámica de la disponibilidad del agua para las plantas y, por otro, entender los procesos involucrados en los balances hídricos. Los procesos que afectan a estos patrones son muy complejos, ya que no solo dependen de relaciones directas entre factores, sino de sus interrelaciones. Por ejemplo, la humedad del suelo depende de la precipitación, de las características del suelo (que definen la tasa de infiltración del agua y de su capacidad de retención), del relieve, de la demanda evaporativa, de la cobertura vegetal, etc. Por lo anterior, hay una notable variación temporal y espacial de la humedad del suelo; sin embargo, hay pocos aparatos instalados para su medición.

Un componente clave en los modelos hidrológicos utilizados para evaluar o predecir la dinámica del agua en los ecosistemas es la capacidad de retención de humedad en el suelo. En México aún no se han producido este tipo de mapas; sin embargo, ha existido un gran interés por clasificar los suelos a escala nacional, lo cual es un insumo indispensable para construir mapas de retención de humedad. El Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) empezó a realizar el mapeo de suelos en 1971. El propio INEGI (2004) realizó una actualización del mapa de suelos del país a escala 1:250 000 utilizando 30 000 perfiles obtenidos desde 1981.

### 6.2.4 Conectividad por corrientes y masas de agua

El viento es una de las fuentes de energía que generan el movimiento de las masas de agua marina, movimiento que en sus diferentes escalas es relevante para la dispersión de la vida marina y las interacciones biológicas. Tanto partículas como contaminantes y larvas de organismos de importancia comercial se trasladan por corrientes (Harlan *et al.* 2002), que a la vez tienen un impacto significativo en el clima regional, al que contribuyen con calor y humedad e influyen sobre el clima local y la lluvia en el país. La conectividad es responsable del transporte de florecimientos de algas tóxicas.

La conectividad de las poblaciones de especies mari-

nas permite el intercambio geográfico de organismos en subpoblaciones separadas y es un proceso clave para mantener la diversidad genética de la población, pero también contribuye a la dispersión de especies invasoras. El grado de conectividad se mide por el número de organismos en una localidad después del asentamiento de las larvas al ingresar a la población de juveniles. Las escalas en las cuales se lleva a cabo la conectividad poblacional en el mar varían de segundos a meses debido a que las larvas quedan atrapadas en la costa en ondas internas (Pineda y López 2002). La escala de retención de las larvas en una región del océano puede ser mayor cuando estructuras oceánicas y procesos se relacionan; por ejemplo, la estratificación térmica estacional, los giros ciclónicos y anticiclónicos, la presencia del fenómeno de El Niño, que además de distribuir y transportar las larvas influyen en la disponibilidad de alimento (Pineda y López 2002). Como ejemplo, el tiempo requerido para el reclutamiento de larvas en la zona costera es en promedio 1 o 2 semanas por cada 0.5 km<sup>2</sup> (Jones *et al.* 2005). La conectividad combina en el marco físico ondas superficiales gravitacionales, forzamiento por viento, mareas internas, ondas internas de amplitud grande y efectos de frontera (Tapia *et al.* 2004). La surgencia de aguas frías del fondo, ricas en nutrimentos, es una conectividad entre las masas de agua del fondo y las superficiales e influye asimismo en los patrones de distribución de las larvas (Pineda y López 2002) y la variabilidad espacial de la producción primaria.

En el marco biológico muchas especies marinas presentan estadios larvarios pelágicos de talla pequeña cuyas poblaciones se encuentran conectadas por la dispersión de huevecillos y larvas mediante las corrientes. La conectividad es un mecanismo en la dinámica de poblaciones marinas de importancia económica en especies que presentan estadios larvarios. En México los estudios realizados en aspectos de conectividad han documentado especies de invertebrados y peces bénticos costeros en Baja California con balanos (*Semibalanus balanoides*) (Pineda 1994, 1999, 2000; Pineda *et al.* 2006). Los resultados de estos estudios han reconocido que las escalas espaciales son pequeñas (Tapia y Pineda 2007) y complejas (Pineda 1999).

Estos trabajos de conectividad poblacional han permitido reconocer los patrones de distribución de las especies marinas en los que las larvas son dispersadas mar afuera y logran superar el problema de regresar a reproducirse a la costa (Pineda 2000; Tapia y Pineda 2007). La relevancia de estos estudios radica en apoyar la toma de decisiones para la protección de especies en riesgo y los

planes de manejo en escalas espaciales mayores a unas cuantas hectáreas, como las requeridas para áreas marinas protegidas. Estos son complementados por estudios de oceanografía física alimentados por modelos biológicos para inferir posibles rutas de transporte larvario o de retención en los grandes giros anticiclónicos (diámetro de más de 100 km) como los que se observan en el Mar Caribe y el Golfo de México (Zavala-Hidalgo *et al.* 2003), donde las corrientes superficiales alcanzan velocidades de más de 100 cm s<sup>-1</sup>. A la fecha se requiere conocer más sobre el transporte de larvas que se lleva a cabo en eventos episódicos y reconocer las diferencias del transporte y agregación que ocurre en condiciones promedio.

### 6.2.5 Balance de energía en ecosistemas marinos

La temperatura de la superficie del mar (TSM) es una de las principales variables físicas del océano asociadas a los procesos dinámicos y termodinámicos del sistema climático global (SCG) que suceden en la zona de transición océano-atmósfera. En esta interfase, la TSM es la huella térmica que imprimen los flujos de masa y energía relacionados con la evaporación y la lluvia, el flujo de momento por viento, y los flujos de radiación solar y radiación terrestre. Tales procesos termodinámicos determinan en gran parte las características físicas y las condiciones ambientales del clima sobre la superficie del océano, tanto en tiempo como en espacio.

#### Conciencia y entendimiento de la importancia del estudio de la temperatura de la superficie del mar

Estudios meteorológicos recientes sugieren que los patrones de precipitación pluvial en la región tropical del continente americano dependen sustancialmente de la distribución geográfica, intensidad y variabilidad estacional de las fluctuaciones de la TSM del Océano Pacífico tropical oriental, del Mar Caribe y del Golfo de México (Magaña *et al.* 1999), e incluso del Atlántico tropical. Por ello se asevera que las mediciones sistemáticas que se tengan de la distribución y evolución de la TSM son de la mayor importancia para estudiar y entender no solo la expresión contemporánea del clima en nuestro país, sino también la de su evolución y su variabilidad.

#### Información disponible de la TSM

Gracias al desarrollo tecnológico contemporáneo hoy es posible tener mediciones de la TSM, cuyo análisis contri-

buye a desarrollar modelos del sistema climático global que coadyuvan a hacer pronósticos de la evolución del clima con un creciente nivel de detalle y certidumbre. Los satélites artificiales debidamente instrumentados para registrar y medir la TSM han contribuido de manera significativa en los avances del conocimiento de clima terrestre: su pasado reciente, su estado actual y para plantear escenarios de clima futuros. Existen múltiples bancos de información de la TSM distribuidos en muchos países, incluido México. Todos son accesibles vía internet (*e.g.* CONABIO, IMaRS, NOAA, APL Ocean Remote Sensing).

### Calidad de la información de la TSM

La información de la TSM disponible en internet es razonablemente confiable y propia para hacer análisis climatológicos de cualquier región templada o tropical de la Tierra.

### Comportamiento espacio-temporal de la TSM

Se han realizado y publicado estudios diversos sobre la temperatura de la superficie de los mares de México (*e.g.* Soto-Mardones *et al.* 1999; Müller-Karger *et al.* 1999; Lluch-Cota 2001). La mayoría son trabajos cartográficos que presentan la estadística básica indicando valores promedio, mensuales o anuales y valores extremos. Recientemente se han iniciado esfuerzos por construir animaciones de la TSM en mallas, construidas a partir de promedios de la TSM uniformemente espaciados en el tiempo. Las animaciones, todavía incipientes, tienen la ventaja de mostrar una evolución detallada de los cambios espacio-temporales de la TSM que llevan a sugerir qué procesos termodinámicos pudieran ser determinantes para los ecosistemas o el clima, región por región.

### Acciones para mejorar el conocimiento de la TSM

Muchos países han decidido apoyar la creación y el desarrollo de grupos de investigación dedicados al estudio del impacto regional del cambio climático mediante el fortalecimiento de la infraestructura y la capacidad de adquisición, organización y procesamiento de datos ambientales, en particular los generados por la oceanografía satelital operacional, y simultáneamente estimular la participación de académicos en el análisis amplio de la información generada (Fig. 6.2).

La información se ha aplicado para entender mejor la evolución de los ciclones y huracanes, de gran importancia

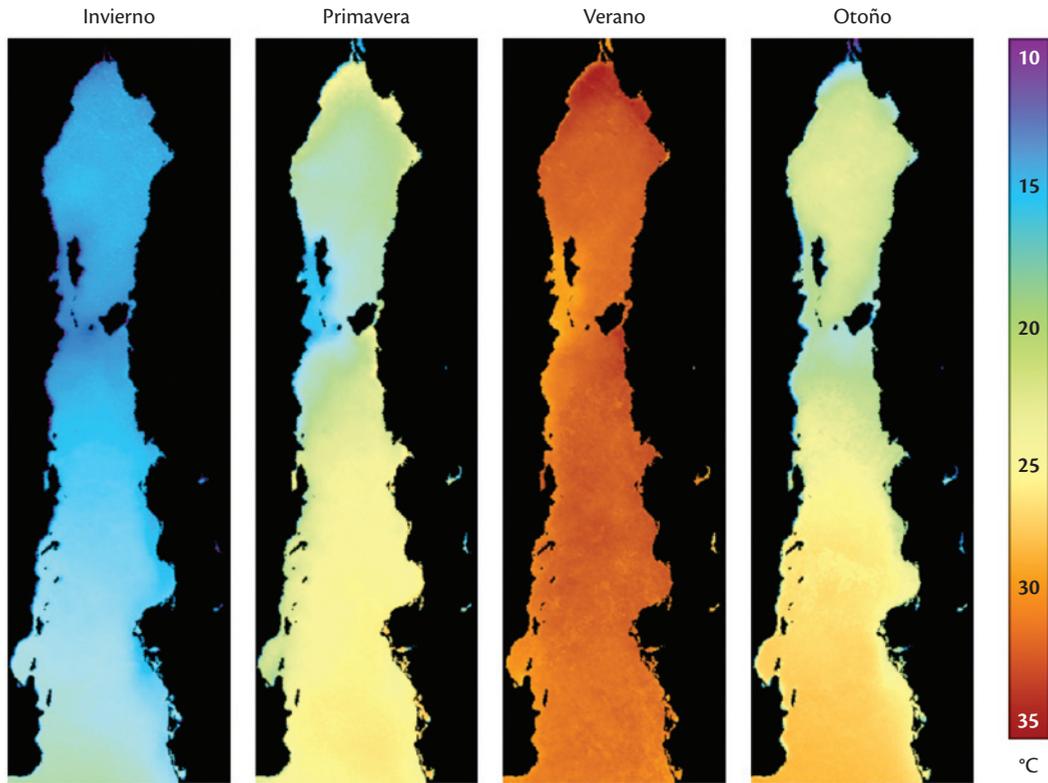
para la planeación de la evacuación de áreas costeras densamente pobladas y para el análisis del impacto potencial de estos eventos extremos. A pesar de que la predicción de las rutas de los huracanes en los mares intraamericanos ha mejorado considerablemente, aún persisten errores en la predicción de los cambios en la intensidad. Estos errores incluyen la intensificación de los ciclones por condiciones atmosféricas y oceánicas favorables (Leipper y Volgenau 1972).

## 6.3 DINÁMICA ENERGÉTICA

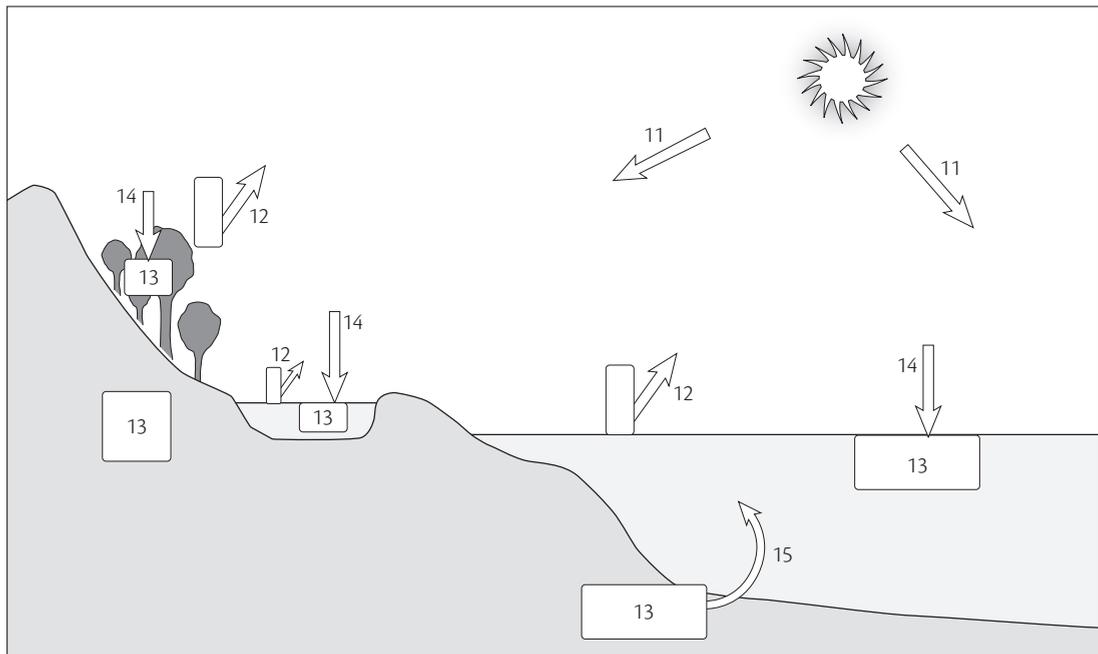
La radiación solar es la principal fuente de energía para los ecosistemas acuáticos y terrestres. Del total de la energía que llega y se queda en el ecosistema (radiación neta), una fracción muy pequeña es fijada mediante la fotosíntesis. Este proceso, que no utiliza más allá de 2% de la radiación neta, representa la fuente más importante de alimentos para la red trófica. El resto de la energía interviene en los procesos de evaporación de agua y calentamiento del aire, el suelo y los cuerpos de agua. Dada la importancia de la energía fijada por la fotosíntesis se han desarrollado estrategias metodológicas para estimar el proceso a escala regional que incluyen el análisis del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI). El NDVI es un índice espectral que se obtiene por medio de sensores remotos desde distintas plataformas satelitales y que se ha utilizado como estimador de la fotosíntesis del ecosistema. La biomasa representa recursos (materia orgánica, nutrientes, energía) almacenados en un ecosistema, por lo que su variación brinda información sobre la dinámica del "capital" de recursos del ecosistema (Fig. 6.3).

### 6.3.1 Ingreso de energía por radiación solar

La radiación solar (energía de radiación que se propaga en forma de ondas electromagnéticas de longitudes de onda que abarcan el intervalo que va de 280 a 4 000 nm) es expresada en términos de su irradiancia ( $W/m^2$ ) o en su caso en términos de su irradiación entendiéndola como la integral de la irradiancia respecto del tiempo ( $MJ/m^2$ ). La radiación solar es la energía de radiación de la que se tiene más información a partir de mediciones que desde 1999 ha venido realizando el Servicio Meteorológico Nacional en su red solarimétrica, integrada por 94 puntos distribuidos en el territorio nacional en donde se instalaron piranómetros que miden la radiación solar global



**Figura 6.2** Estructura espacial de la TSM del Golfo de California para las cuatro estaciones del año, durante el periodo 1996-2001. Tomado de Márquez García (2003).



**Figura 6.3** Procesos energéticos del ecosistema. La numeración corresponde a la lista de procesos del cuadro 6.1. Las flechas representan flujos y las cajas representan almacenes.

(radiación directa + difusa) en términos de su irradiancia promediada cada 10 minutos.

Independientemente de esta red, en la UNAM se cuenta con registros de radiación solar global medidos en la estación solarimétrica de Ciudad Universitaria de 1967 a la fecha; además se cuenta con los datos que se registran desde 1968 en una estación solarimétrica, también de la UNAM, ubicada en el poblado de Orizabita, Hgo. La red de 94 estaciones automáticas del Servicio Meteorológico Nacional (SMN) miden la irradiancia solar global con piranómetros estándar de segunda clase. Aunque estos piranómetros fueron referenciados de fábrica, tienen ya una antigüedad de entre 1 y 5 años, dependiendo del sitio en donde se instalaron, periodo en el cual no se ha seguido un programa de recalibración.

La red de estaciones tiene una cobertura bastante amplia del territorio nacional; sin embargo, fue diseñada tomando en cuenta solo criterios hidrológicos, dejando de lado otros como los que tienen que ver con la regionalización territorial, siguiendo criterios que se refieren a los usos del suelo, la orografía y los diferentes factores climáticos que existen en el territorio nacional. La Comisión Federal de Electricidad cuenta con una red de alrededor de 20 piranógrafos sin recalibración y 6 piranómetros también sin recalibración. La Secretaría de Marina coordina una red de alrededor de 10 piranógrafos sin recalibrar y 10 heliógrafos (miden las horas de sol brillante). En fechas recientes la Semar ha instalado 22 estaciones meteorológicas automáticas con piranómetro, de las cuales no se tiene información de sus programas de mantenimiento y recalibración.

Unas cuantas universidades del país han hecho pública en internet información de radiación solar: desde luego el Observatorio de Radiación Solar del Instituto de Geofísica de la UNAM (IGF-UNAM), ya mencionado, con sus datos para Ciudad Universitaria, en el Distrito Federal, y Orizabita, Hgo. <<http://www.geofisica.unam.mx/ors/ors-red.html>>, el Grupo de Energía de la Universidad de Sonora, y de manera más reciente el Centro de Investigación en Energía de la UNAM <<http://xml.cie.unam.mx/xml/se/cs/meteo.xml>>.

Recientemente, el IGF-UNAM ha propuesto la creación de una base de datos nacionales, con un servidor de internet, para hacer de manera amplia disponible la información de radiación solar. Se busca conjuntar en esta base de datos la información que ha sido medida por diferentes instituciones en el país, como universidades, centros de investigación, el servicio Meteorológico Nacional, la Comisión Federal de Electricidad, la Comisión

Nacional del Agua, la Armada de México, etc. Para asegurar una alta calidad en la información solarimétrica es necesario que los piranómetros que se usen estén sujetos a un sistemático y permanente programa de mantenimiento preventivo y referenciación (recalibración) contra los estándares que mantiene la escala de Referencia Radiométrica Mundial (World Radiometric Reference, WRR; <<http://www.pmodwrc.ch/pmod.php?topic=wrc>>.

Es claro que a pesar del valor que han tenido en el pasado los mapas existentes como única fuente disponible de información de radiación solar para el país es indispensable contar con información actualizada. En ese sentido, el Observatorio de Radiación Solar del IGF-UNAM trabaja actualmente en la elaboración de nuevos mapas de radiación solar para México, basados en la información solarimétrica facilitada por el SMN una vez validada actualizando los programas de recalibración de los piranómetros de las 94 estaciones que maneja. Este será un desarrollo muy importante, ya que por primera ocasión se podrá contar con mapas basados en datos medidos en un número significativo de estaciones (Muhlia y García 2007).

Para asegurar la calidad de los datos es necesario que las diversas instituciones establezcan programas para la calibración, al menos bianual, de sus sensores de radiación solar. México cuenta con una institución reconocida por la OMM para llevar a cabo la calibración de equipos: el Observatorio de Radiación Solar del IGF-UNAM. Este observatorio es uno de los centros radiométricos regionales de la AR-IV, que tienen como una de sus funciones principales la de coadyuvar con dicha organización en la diseminación de la Referencia Radiométrica Mundial, haciendo la comparación anual de los equipos en el país, y cada cinco años una intercomparación regional (la AR-IV comprende los países de América del Norte, del Centro y del Caribe), además de participar quinquenalmente en las calibraciones internacionales, con sus equipos de referencia, que se llevan a cabo en el Centro Radiométrico Mundial, en Davos, Suiza. Por lo tanto, la calibración de la red nacional puede llevarse fácilmente a cabo, si existe el interés de las instituciones involucradas.

### 6.3.2 Productividad primaria

La productividad primaria es el resultado del proceso de fijación de CO<sub>2</sub> atmosférico por fotosíntesis. La cantidad total de carbono fijado por unidad de área y tiempo es la productividad primaria bruta (PPB), mientras que la productividad primaria neta (PPN) es la diferencia entre el carbono que entra al ecosistema por la PPB y el que se

pierde por la respiración de los autótrofos (e.g., plantas, algas, etc.). En los ecosistemas terrestres en equilibrio dinámico, la mayor parte de la PPN se transfiere al suelo vía caída de hojarasca, exudados y mortalidad de raíces y otras partes de las plantas. Otra fracción, que es generalmente pequeña, se pierde por herbivoría, y es la energía que se transfiere a los consumidores primarios (herbívoros).

El entendimiento de los patrones espaciales y temporales de la PPN es central para el estudio de los ecosistemas ya que esta: 1] es un indicador de la cantidad de carbono y energía que ingresa al ecosistema; 2] proporciona la energía que sustenta todos los procesos biológicos, incluyendo la dinámica trófica y la descomposición de la materia orgánica; 3] es la variable que mejor integra innumerables interacciones de elementos (nutrientes minerales), organismos y el ambiente físico; 4] por ser un proceso integrativo, es un componente crítico para entender las respuestas a las transformaciones de los ecosistemas y del paisaje por actividad antrópica y al cambio global, y 5] es un indicador del potencial de carbono que puede ser almacenado en el ecosistema.

Por su significado ecológico existen numerosas estimaciones de la PPN en diferentes ecosistemas terrestres del mundo, pero debido principalmente a limitaciones metodológicas, la mayoría de las estimaciones no incluyen todos los componentes de la PPN. En su lugar, se utilizan indicadores de PPN, como la producción de hojarasca. En los ecosistemas terrestres el cociente PPN total/producción foliar varía entre 1.5 y 5.0 dependiendo de la zona de vida. La PPN también se ha estimado por la reflectancia de la vegetación usando sensoría remota que se vincula con datos de estructura y química del dosel (e.g., cantidad de clorofila, nitrógeno, lignina y celulosa) y con variables del ambiente físico.

México posee una amplia variedad de ecosistemas terrestres. Sin embargo, los estudios de productividad primaria son muy contados y la mayor parte aborda procesos relacionados con la PPN (e.g., crecimiento diametral de troncos, tasas de almacenamiento de carbono en la vegetación, producción de hojarasca y de raíces, etc.). Una revisión bibliográfica para el periodo 1990-2006 en revistas indexadas que tratan estos temas, muestra que, con muy distintos objetivos y enfoques de estudio, se han publicado alrededor de 40 trabajos en ecosistemas terrestres, la mayoría en los años más recientes de ese periodo, y sin estar representados todos los ecosistemas del país (cuadro 6.2). Existe un mayor número de estudios con un enfoque agronómico o que analizan los bosques

secundarios y el efecto del cambio de uso de suelo, o bien que son de carácter paleoecológico (Sluyter 1997; Lawrence y Foster 2002; Campo y Vázquez-Yanes 2004).

Entre los estudios en ecosistemas nativos de México, uno que usa sensoría remota analiza indicadores de productividad de la vegetación y su relación con variables del balance de agua (Mora e Iverson 1998), mientras que Therrell *et al.* (2002) relacionan la cronología del crecimiento de árboles y su relación con la precipitación a largo plazo. A escala regional, Franklin *et al.* (2006), usando también sensoría remota, estiman la PPN de la vegetación nativa en las planicies de Sonora, y Lawrence (2005) compara el bosque tropical seco en un gradiente de lluvia en el sur de Yucatán.

A escala local existe un número mayor de trabajos, de los cuales la mayoría se han realizado en las zonas áridas y semiáridas. Uno de estos trabajos, con diferentes técnicas y modelación, compara y valida las estimaciones de PPB para un sitio en la cuenca del Río Sonora (Gebremichael y Barros 2006). Otro estudio en Baja California estima el intercambio neto de CO<sub>2</sub> del ecosistema y su variación con factores ambientales (Hastings *et al.* 2005). Otros analizan la producción de hojarasca (cuadro 6.3), en distintos sitios del Desierto Sonorense (Maya y Arriaga 1996; Búrquez *et al.* 1999; Martínez-Yrizar *et al.* 1999) y en el Desierto de Tehuacán (Pavón *et al.* 2005).

Un grupo significativo de trabajos se han realizado en el bosque tropical seco, principalmente en la región de Chamela, Jalisco. Martínez-Yrizar *et al.* (1996) estimaron la PPN del bosque, Maass *et al.* (1995) la estacionalidad del índice de área foliar y Bullock (1997) el del crecimiento radial de árboles. Martínez-Yrizar y Sarukhán (1990) analizaron los patrones espacio-temporales de producción de hojarasca (cuadro 6.3), y Maass *et al.* (2002b) la caída de la fracción leñosa gruesa. En cuanto a la productividad y el recambio de raíces finas está el trabajo de Kummerow *et al.* (1990), mientras que Castellanos *et al.* (2001) analizaron el efecto de la roza, tumba y quema en estas variables en comparación con el bosque preservado. En Yucatán, Campo y Vázquez-Yanes (2004) estudiaron los bosques secos de la porción noroeste del estado, mientras que Whigham *et al.* (1990) y Lawrence y Foster (2002) han trabajado en los bosques tropicales subperennifolios de la región este y sureste de la Península de Yucatán.

Para el bosque tropical perennifolio están los trabajos realizados principalmente en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, por Álvarez-Sánchez y Guevara (1993, 1999), Sánchez y Álvarez-Sánchez (1995) y Martínez-Sánchez (2001) sobre la producción de hojarasca (cuadro 6.3), y

**Cuadro 6.2** Localidades donde se han realizado estudios de productividad primaria de ecosistemas terrestres en México en el periodo 1990-2006

Estado(s)	Localidad	Estudio
Sonora	Desierto Sonorense, Hermosillo	Producción de hojarasca
		Descomposición
		Potencial microbiano
	Manglar en Las Guásimas	Producción de hojarasca
Baja California Sur	Desierto Sonorense, La Paz	Producción de hojarasca
		Flujo neto de carbono
		Descomposición
	Manglar en El Conchalito	Producción de hojarasca
Tamaulipas, Nuevo León y Coahuila	Desierto Tamaulipeco	Biomasa aérea y subterránea
Puebla	Zapotitlán de las Salinas	Producción de hojarasca
Nayarit	Manglar en Teacapán-Agua Brava	Producción de hojarasca
Jalisco	Bosque tropical seco, Chamela	Productividad primaria neta
		Producción de hojarasca
		Crecimiento diametral de troncos
		Descomposición
		Potencial microbiano
		Almacenes de carbono en suelo y vegetación
Guerrero	Manglar en Barra de Tecoaapa	Producción de hojarasca
Oaxaca	Región de los Chimalapas	Biomasa aérea y raíces finas
Chiapas	Altos de Chiapas	Almacenes de carbono en suelo y vegetación
	Selva Lacandona	Almacenes de carbono
Veracruz	Bosque tropical perennifolio, Los Tuxtlas	Productividad primaria neta
		Producción de hojarasca
		Descomposición
		Crecimiento diametral
		Biomasa aérea y subterránea
	Volcán de Acatlán	Producción de hojarasca
	Manglar en Sontecomapan y La Mancha	Producción de hojarasca
		Descomposición
Yucatán	Parque Nacional Dzibilchaltún	Producción de hojarasca
Campeche	El Refugio (ca. NE límite Reserva de la Biosfera Calakmul)	Producción de hojarasca
		Descomposición
		Producción de hojarasca
	Manglar en Laguna de Términos	Crecimiento diametral de troncos
Quintana Roo	Bosque tropical subperennifolio Nicolás Bravo (60 km al SE de Calakmul)	Producción de hojarasca
	Arroyo Negro (120 km al sur de Calakmul)	Producción de hojarasca
	Región noreste	Descomposición y producción de leño muerto
	La Pantera	Biomasa aérea

**Cuadro 6.3** Producción de hojarasca en distintos ecosistemas terrestres de México

Ecosistema	Estado(s)	Producción de hojarasca (g m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	Referencia
Desierto Sonorense	Baja California Sur y Sonora	60 a 357	1, 2
Desierto de Tehuacán	Puebla	25	3
Bosque tropical seco	Sitios de ladera	Jalisco	319 a 434
	Sitios de arroyo	Jalisco	613 a 700
	> 60 años de regeneración	Yucatán	850
Bosque tropical perennifolio	Veracruz	1 006	7
Bosque tropical subperennifolio	Yucatán	630 a 780	8
Bosque mixto	Veracruz	845	9
Bosque templado de niebla	Veracruz	584 a 612	10
Manglar	Baja California Sur, Sonora, Nayarit, Guerrero, Veracruz y Campeche	307 a 1 750	11 a 17

Nota: este componente de productividad primaria neta es el más estudiado ya que representa la principal vía del regreso de los nutrientes y de la materia orgánica al suelo. Además es el componente de mayor contribución a la PPN total anual del ecosistema.

Referencias: 1) Maya y Arriaga (1996); 2) Martínez-Yrizar *et al.* (1999); 3) Pavón *et al.* (2005); 4) Martínez-Yrizar y Sarukhán (1990); 5) Martínez-Yrizar *et al.* (1996); 6) Campo y Vázquez-Yanes (2004); 7) Martínez-Sánchez (2001); 8) Lawrence y Foster (2002); 9) Williams-Linera y Tolome (1996); 10) Williams-Linera *et al.* (2000); 11) Aké-Castillo *et al.* (2006); 12) Arreola-Lizárraga *et al.* (2004); 13) Barreiro-Güemes (1999); 14) Day *et al.* (1996); 15) Félix-Pico *et al.* (2006); 16) Flores-Verdugo *et al.* (1990); 17) Tovilla-Hernández y De la Lanza-Espino (1999).

de crecimiento diametral de árboles por Ricker y del Río (2004).

La producción de hojarasca de un bosque mixto con elementos tropicales y templados en Veracruz fue analizada por Williams-Linera y Tolome (1996), y en un bosque de niebla en el volcán Acatlán, Veracruz, por Williams-Linera *et al.* (2000) (cuadro 6.3). Para un bosque templado dominado por *Quercus* spp., Bernal-Flores *et al.* (2006) analizaron el crecimiento estacional de la vegetación de pastos nativos en un sistema de pastoreo rotativo del bosque. Basados en un análisis de crecimiento diametral de poblaciones de pinos en el centro de México, García *et al.* (2004) obtuvieron una estimación de productividad, mientras que Biondi *et al.* (2005) analizaron el crecimiento de *Pinus hartwegii* y el clima a la altura del límite arbóreo del Nevado de Colima.

En el caso de los manglares de las lagunas costeras de México, la mayoría de los estudios de productividad primaria se han centrado en la cuantificación de la producción de hojarasca de cuatro de las especies presentes en el país: *Avicenia germinans* L., *Conocarpus erectus* L., *Laguncularia racemosa* L. y *Rhizophora mangle* L. (Aké-Castillo *et al.* 2006). Dichos estudios muestran que la productividad varía significativamente entre las especies de mangle y con el gradiente de salinidad en la laguna, y que

la producción anual de hojarasca muestra un amplio rango de valores a nivel nacional (cuadro 6.3). En general, se ha reportado que el patrón de caída de hojarasca en los manglares es estacional, relacionado con cambios ambientales, principalmente radiación, temperatura, influencia de las mareas y salinidad (Flores-Verdugo *et al.* 1990; Day *et al.* 1996; Barreiro-Güemes 1999; Tovilla-Hernández y De la Lanza-Espino 1999; Arreola-Lizárraga *et al.* 2004; Félix-Pico *et al.* 2006).

La información sobre los procesos relacionados con la productividad primaria en los ecosistemas terrestres de México es muy limitada y fragmentada. La mayoría de los estudios se limitan a dos o tres años de medición y se restringen a un solo componente del proceso productivo (principalmente la cuantificación de la caída de hojarasca). Se necesitan más estudios en sitios específicos que incorporen la variabilidad espacial y temporal a mayor escala, y que representen una gama más completa de ecosistemas del país. Aunque para los desiertos y el bosque tropical seco hay un número importante de publicaciones, estas se concentran en unas cuantas áreas. Las estimaciones específicas para cada tipo de ecosistema y sitio son de gran valor para obtener datos más confiables de productividad que hoy se usan para estimar la contribución de los ecosistemas al flujo de gases de invernadero

por cambio de uso de suelo y para validar modelos predictivos.

El Índice Espectral de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) se obtiene mediante sensores remotos desde distintas plataformas satelitales y se ha utilizado en investigación científica como un indicador del estrés hídrico o “verdor” de la vegetación, y por lo tanto como un estimador de la capacidad de fotosíntesis del ecosistema. Aunque existen diferentes bases de datos NDVI generados con diferentes resoluciones espaciales y temporales, este índice ha tenido aplicaciones muy diversas y ha sido una herramienta de análisis muy valiosa en ecología (Rasmussen 1998a, 1998b; Paruelo *et al.* 2005; Pettorelli *et al.* 2005). Diversos estudios muestran que el NDVI se relaciona con la productividad primaria neta terrestre por lo que se ha usado para elucidar la relación entre las fluctuaciones estacionales de la productividad y el clima en distintos ecosistemas y áreas geográficas. El NDVI ha sido también usado para establecer parámetros en modelos de PPN a escala global. Se le ha utilizado además como un indicador de la biomasa relativa y para analizar la variabilidad estacional e interanual de la cobertura vegetal a distintas escalas espaciales y temporales. Por su relación directa con distintos procesos ecológicos clave, algunos trabajos han utilizado esta herramienta para estimar el índice de área foliar (IAF) en diversos ecosistemas. Otros estudios han mostrado la relación que existe entre el NDVI y características fisiológicas asociadas con el estrés hídrico y el déficit de nutrientes. Su aplicación se ha extendido a analizar las relaciones con la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub>, la precipitación pluvial y la evapotranspiración actual y potencial a varias escalas y en diferentes partes de la Tierra, haciendo posible la predicción. También se ha explorado su aplicación para evaluar respuestas ecológicas al cambio ambiental, el estatus de conservación de los recursos naturales y planear acciones de restauración. Muchos trabajos han aplicado series de tiempo del NDVI para evaluar y predecir el impacto del pastoreo y la carga animal, la extensión de la deforestación, el efecto de la contaminación y la degradación del hábitat, o bien para predecir la densidad, el vigor y el rendimiento de cultivos de valor comercial como el maíz y el trigo (*e.g.* Báez-González *et al.* 2002; Evans y Geerken 2004).

A pesar del enorme potencial de análisis que representa la aplicación de estos datos derivados de sensoramiento remoto, que permiten entender procesos de la superficie terrestre como la productividad primaria, los balances de energía, los ciclos biogeoquímicos y su dinámica a grandes escalas espaciales y temporales (Mora e Iverson 1998;

Paruelo *et al.* 2005), los trabajos con este enfoque en México no solo se han realizado en muy pocas regiones y ecosistemas del país, sino que han sido planteados con muy distintos objetivos. Algunos de estos estudios han dirigido su atención a la detección del cambio en la cobertura vegetal y modificación del paisaje por el cambio de uso de suelo. Por ejemplo, el trabajo de Sader *et al.* (1994) documenta los patrones de desmonte en la frontera entre México y Guatemala, el de Ruiz-Luna y Berlanga Robles (1999) la degradación del sistema costero Huizache-Caimanero en Sinaloa, el de Lira y García (2003) presenta una descripción de las clases de vegetación en Michoacán, mientras que el trabajo de Franklin *et al.* (2006) estima la extensión de la conversión del desierto en las planicies de Sonora por desmonte para la siembra de zacate buffel. Otros estudios han analizado la relación entre el NDVI y la variabilidad estacional e interanual de la vegetación, como el trabajo de Lyon *et al.* (1998) en Chiapas y el de Cayrol *et al.* (2000) donde se muestra que las series cronológicas NDVI reflejan con éxito la variabilidad del estatus de la vegetación, la biomasa y el índice de área foliar en sitios semiáridos en la Cuenca del Río San Pedro en el norte de México. El trabajo de Salinas-Zavala *et al.* (2002) analiza a escala regional en el noroeste de México la relación entre la variabilidad en el NDVI y variables climáticas durante las distintas fases del fenómeno El Niño. Por su dimensión, el trabajo de Mora e Iverson (1998) es relevante, pues evalúa el vínculo entre los datos de sensoría remota y modelación estadística como una herramienta de análisis de procesos ecológicos a escala de paisaje. Su estudio aborda para todo nuestro país y sus ecorregiones las relaciones entre indicadores de la productividad de la vegetación, derivados de un análisis multitemporal de imágenes de satélite, y la estacionalidad con distintas variables de balance de agua.

Para los ecosistemas de las zonas críticas de transición como los manglares, las marismas y la vegetación ribereña, existen varios trabajos con este mismo enfoque. Entre estos destacan los estudios realizados en el Delta del Río Colorado por Nagler *et al.* (2001, 2004) que comparan la firma espectral de la vegetación y su correlación con características de la vegetación ribereña y del suelo. Otros trabajos han examinado la degradación y extensión de afectación de los bosques de mangle por disturbio antrópico en la costa de Sinaloa (Ruiz-Luna y Berlanga-Robles 1999) y en otro prominente sistema estuarino en la costa entre Sinaloa y Nayarit (Kovacs *et al.* 2004, 2005).

Aunque el uso del NDVI como herramienta de investigación es cada vez más común en otras regiones del mun-

do, aún son muy contados los estudios en México que apliquen las bases de datos NDVI para cuantificar la heterogeneidad espacial de procesos funcionales a nivel de ecosistema o a escala regional, o para parametrizar y validar modelos de PPN y fenología en los distintos ecosistemas terrestres del país.

La variación estacional del NDVI en el ámbito nacional (Figs. 6.4a, b) muestra grandes contrastes entre regiones, reflejo de la enorme heterogeneidad ambiental que caracteriza a México.

### 6.3.3 Almacenes de biomasa

La cuantificación de la biomasa almacenada en las comunidades vegetales proporciona información sobre la cantidad de recursos disponibles en un lugar o región para alimento, combustibles y fibras. Es un dato básico en la estimación de rendimientos en ecosistemas agrícolas. Desde una perspectiva ecológica, la biomasa representa recursos almacenados en un ecosistema y cuya variación debida a la dinámica natural o a los disturbios antrópicos brinda información sobre las variaciones en el “capital” de recursos del ecosistema. Recientemente, la biomasa vegetal de los ecosistemas ha sido utilizada para seguir los cambios en el ciclo del carbono debidos a los cambios de uso del suelo, a la deforestación y a la quema de la vegetación. La biomasa vegetal constituye por lo tanto una fuente o un sumidero de gases de efecto invernadero, por lo que su estimación para alimentar modelos en los ámbitos local, regional o nacional se vuelve fundamental.

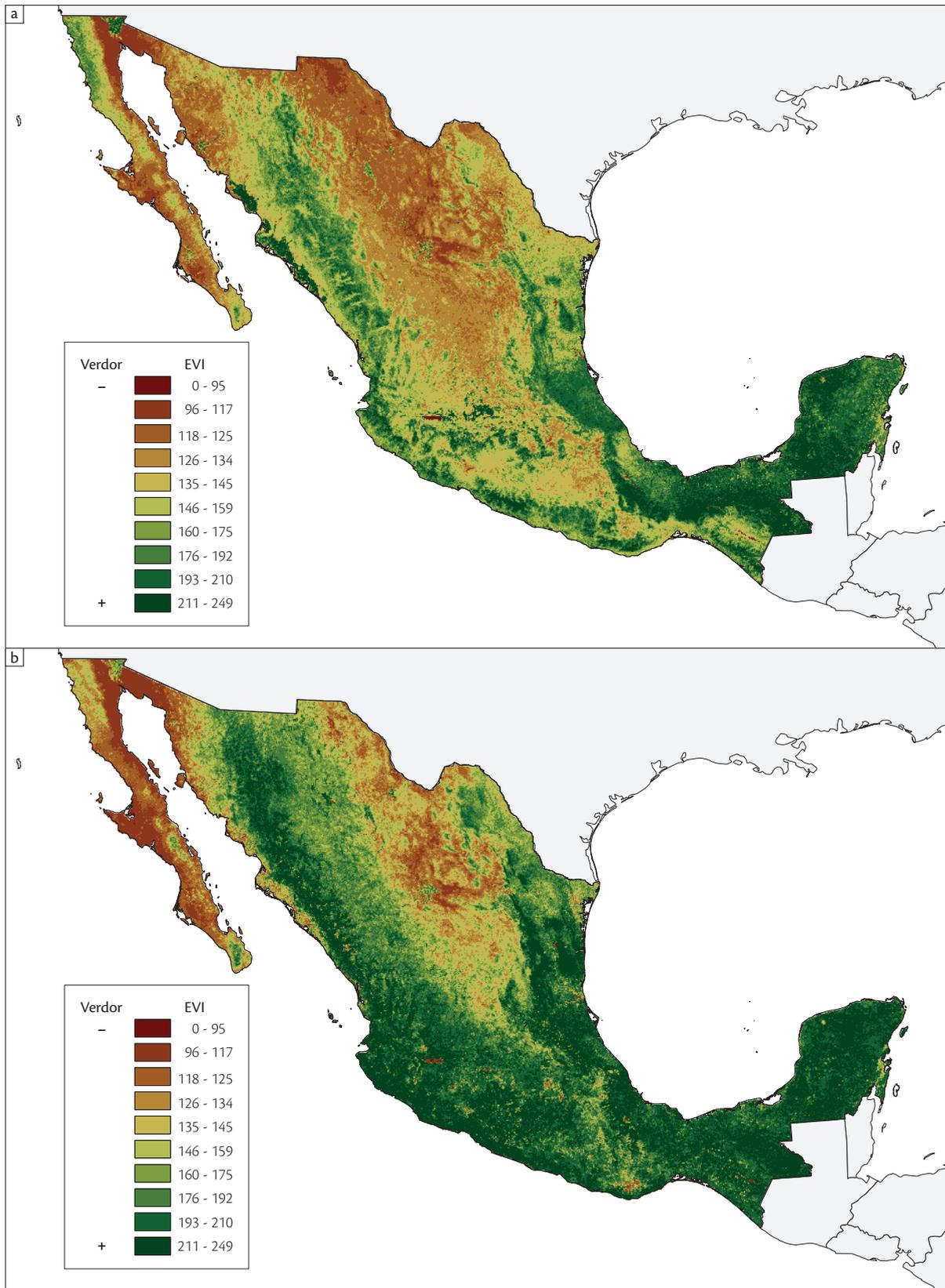
Existen cuantificaciones puntuales de la biomasa vegetal en algunos ecosistemas del país, pero en general hay un gran vacío de información en este tema. Hay muy pocos estudios que tomen en cuenta los componentes de la biomasa muerta o de las raíces. El componente de biomasa muerta (troncos caídos, mantillo, tocones, raíces) es importante para entender la dinámica del carbono en el mediano y largo plazos en los ecosistemas. Los estudios que abarcan el nivel regional o nacional se basan en mayor o menor medida en información derivada del Inventario Nacional Forestal Periódico y en algunos casos se han tratado de corregir algunas de las deficiencias de este (e.g. Cairns *et al.* 2000). La necesidad de cuantificaciones *in situ* de la biomasa de diferentes ecosistemas se hace evidente ante el hecho de que la aplicación de ecuaciones alométricas generales a sitios particulares puede producir errores de estimación importantes, como lo han mostrado Hughes *et al.* (1999) y Cairns *et al.* (2003). La

variación espacial es un factor crítico en las cuantificaciones de biomasa a nivel local, especialmente cuando se quiere generalizar a grandes unidades de vegetación.

Las estimaciones de biomasa para ecosistemas particulares se han realizado en el trópico seco en la región de Chamela, Jalisco (Martínez-Yrizar *et al.* 1992; Jaramillo *et al.* 2003a; Kauffman *et al.* 2003), con un ámbito de valores de 60 a 121 Mg ha<sup>-1</sup> de biomasa aérea para el bosque tropical caducifolio y de 247 a 390 Mg ha<sup>-1</sup> para el bosque tropical subcaducifolio, y en la Península de Yucatán (Lawrence y Foster 2002; Cairns *et al.* 2003), con valores que oscilan entre 125 y 192 Mg ha<sup>-1</sup>. En el trópico húmedo en Los Tuxtlas, Veracruz (Hughes *et al.* 2000) y en la selva Lacandona (De Jong *et al.* 2000), la biomasa aérea es mucho mayor, con valores entre 320 y 572 Mg ha<sup>-1</sup>, mientras que en el matorral semiárido de Tamaulipas (Návar *et al.* 2002) la biomasa en pie apenas alcanza los 60 Mg ha<sup>-1</sup>. Para el bosque mesófilo de Oaxaca en la región de los Chimalapas (Asbjornsen *et al.* 2005) el valor de biomasa en dos tipos de sustrato geológico (sedimentario y metamórfico) varió de 196 a 299 Mg ha<sup>-1</sup>, respectivamente. De los trabajos anteriores, solo en Chamela y en Los Tuxtlas se han cuantificado todos los componentes de la biomasa del ecosistema. El estudio de Cairns *et al.* (2000) cuantifica con un método mixto (*i.e.* inventario forestal y muestreo de campo) la biomasa aérea de diferentes unidades de vegetación del sureste de México.

En ecosistemas marinos los almacenes de biomasa se han evaluado en comunidades bénticas, comunidades de organismos asociados a los fondos marinos, de la plataforma continental, el talud continental y la planicie abisal del Golfo de México (Escobar *et al.* 1997; Escobar y Soto 1997; Manickchand-Heileman *et al.* 1998; Escobar *et al.* 1999). Estos muestran que la biomasa, expresada en unidades de carbono, disminuye con la profundidad y se relacionan en forma directa con la materia orgánica generada en columna de agua y exportada al fondo (González-Ocampo *et al.* 2007). En la planicie abisal se han reconocido algunas localidades con biomasa elevada que responden a concentraciones altas de materia orgánica autóctona vinculada a infiltraciones de metano y de aceites en el fondo (MacDonald *et al.* 2004; García-Villalobos y Escobar-Briones 2007).

En ecosistemas acuáticos epicontinentales mexicanos, los estudios que evalúan los almacenes de biomasa son escasos y comúnmente consisten en reconocer la dinámica de la clorofila como un indicador de la biomasa fitoplanctónica. Al respecto, se ha encontrado (Adame *et al.* 2008) que algunos lagos, a pesar de ser en promedio



**Figura 6.4** Índice de vegetación mejorado (EVI): **(a)** marzo de 2005 (CONABIO 2008a); **(b)** agosto de 2005 (CONABIO 2008b).

oligotróficos, muestran amplias fluctuaciones no solo en un ciclo anual (44.5 a 851 mg de clorofila “a” m<sup>-2</sup>), sino variaciones interanuales importantes (promedios anuales 158 a 270 mg de clorofila “a” m<sup>-2</sup>) en la biomasa de los productores primarios.

Dada la necesidad de tener información de biomasa en modelos que incorporan el cambio de uso del suelo para estimar balances de carbono, se vuelve prioritario tener estimaciones de campo confiables, en particular de aquellos ecosistemas que están siendo objeto del disturbio antrópico. Asimismo, en ecosistemas terrestres es preciso tener información de calidad sobre la biomasa de la vegetación secundaria que empieza a dominar la cobertura en diversas regiones boscosas del país (templadas y tropicales), ya que a pesar de que pueden ser estructuralmente similares a los bosques primarios, la biomasa no lo es y puede conducir a sobreestimaciones significativas en los modelos.

#### 6.3.4 Captura de carbono biogénico

Las escalas temporales relevantes de variación en los flujos de carbono en la dimensión global van desde millones de años para los procesos controlados por los movimientos de la corteza terrestre, a la escala de días e incluso segundos, para los procesos relacionados con el intercambio aire-océano y la fotosíntesis por el fitoplancton. Es importante reconocer que el contenido de CO<sub>2</sub> atmosférico está modulado por la variación en la tasa de intercambio de la atmósfera con el océano y entre la atmósfera y la biosfera, y esta varía latitudinal, longitudinal y batimétricamente. En condiciones naturales el nivel de concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera en la escala global está determinado en última instancia por procesos geológicos (González-Ocampo *et al.* 2007).

Las actividades humanas en los últimos 200 años han alterado el ciclo global del carbono de manera significativa. Sin embargo, las tasas de cambio en los flujos de CO<sub>2</sub> atmosférico no solo dependen de los cambios en las actividades humanas, sino también de procesos biogeoquímicos que ocurren en los mares, de procesos climatológicos y de las interacciones de la biota con el ciclo del carbono. Estos procesos e interacciones contribuyen a la captura de carbono orgánico en los sedimentos de los márgenes continentales en los mares. Otros mecanismos de captura que han sido descritos en la literatura incluyen el carbono orgánico atrapado en estructuras carbonatadas como los arrecifes de coral, la exportación de esqueletos de cocolitofóridos, foraminíferos y pterópo-

dos en mares saturados de CO<sub>2</sub> como los mares tropicales, la retención de carbono orgánico en organismos longevos como las ballenas, cuyo promedio de vida es de un siglo, y la degradación de sus huesos, que toma más de 50 años. Una forma adicional de captura de carbono biogénico se da en aguas oceánicas tropicales estratificadas térmicamente de manera perenne, en las cuales la persistencia del circuito microbiano ejemplifica un mecanismo de captura de CO<sub>2</sub>.

La información sobre la evaluación de captura de carbono biogénico en los mares mexicanos es limitada y se circunscribe a los estudios realizados en el margen del Pacífico nororiental caracterizado por una zona de oxígeno mínimo natural que permite la preservación y captura de carbono orgánico. Esta zona es la más extensa a nivel global y tiene un papel importante en la bomba biológica del océano (captura de carbono en el océano interior por la exportación de carbono orgánico) lo que explica las variaciones regionales observadas en el CO<sub>2</sub> atmosférico (Paytan *et al.* 1996). A nivel global la bomba biológica secuestra 60% del carbono en el océano profundo y 40% en márgenes continentales. Lo anterior es de importancia fundamental en la modulación del clima en la Tierra. En el caso particular de México, la tasa de captura de carbono orgánico en el Pacífico oriental tropical es 0.6 mg cm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. La zona de mínimo de oxígeno (ZMO) se produce por la elevada productividad primaria exportada al fondo asociada a anillos y giros de mesoescala y la reducida circulación marina. La elevada productividad primaria y la ZMO han variado en sincronía con los cambios climáticos de escala glaciario-interglaciario por miles de años (Ortiz *et al.* 2004), desempeñando un papel relevante en modular los flujos de CO<sub>2</sub> en el sistema océano-atmósfera. La información existente evalúa el flujo de carbono orgánico sedimentario en núcleos de sedimento del talud continental frente a Baja California Sur (Mazatlán) (Ganeshram y Pedersen 1998) y el Golfo de Tehuantepec (Thunell y Kepple 2004), que presentan variaciones en la captura de carbono orgánico y relevancia en el ciclo del carbono en la región. No existen estudios similares en el Golfo de México ni en el Mar Caribe, donde la captura del carbono orgánico solamente se da en sedimentos carbonatados.

Se desconoce la magnitud de la captura de carbono biogénico en aguas continentales mexicanas pero se puede suponer de baja magnitud debido a que existen muy pocos lagos profundos en México. A pesar de lo anterior, la presencia de una estratificación prolongada tiene implicaciones importantes tales como una extensa anoxia hipó-

limnética (Alcocer *et al.* 2000) derivadas de importantes tasas de exportación de carbono orgánico al fondo incluso para lagos oligotróficos (*e.g.*,  $206 \pm 82 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  para el Lago Alchichica, Puebla), lo cual revela la importancia potencial de los lagos tropicales para la captura de carbono orgánico.

### 6.3.5 Quimioautotrofia

La vida en la Tierra depende en su mayor parte de la fotosíntesis; sin embargo en los fondos marinos, en ausencia de luz, existen ecosistemas que funcionan con fuentes energéticas diferentes. La quimiosíntesis es el proceso por el cual una molécula de carbono ( $\text{CO}_2$  o  $\text{CH}_4$ ) y nutrientes se transforman biológicamente empleando para ello la oxidación de moléculas inorgánicas (*e.g.*  $\text{H}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ) o  $\text{CH}_4$  como fuente de energía en remplazo de la luz. Poblaciones de gran tamaño pueden sostenerse a base de producción primaria quimiosintética en hábitats del fondo marino con condiciones de baja concentración de oxígeno disuelto como las ventilas hidrotermales, infiltraciones de metano y cadáveres de ballena; asimismo, se ha encontrado quimiosíntesis en algunas cuevas anquihalinas y lagos de origen tectónico y volcánico. Se denominan quimioautótrofos los organismos que obtienen carbono por vía quimiosintética y se subdividen en metanógenos, halófilos, sulforreductores y termoacidófilos, muchos de los cuales cuentan con simbiosis a bacterias que llevan en el interior del organismo que las alberga el proceso quimiosintético. Los microorganismos tanto de vida libre en el agua y sedimentos como los simbiotes son la base de la colonización y sostienen una trama trófica compleja. Como ejemplos se encuentran almejas del género *Bathymodiolus* (Bivalvia: Mytilidae) y gusanos de tubo del género *Riftia* (Pogonophora). Los estudios sobre quimiosíntesis en México se han centrado en ventilas hidrotermales de la Cuenca de Guaymas en el Golfo de California (Nelson *et al.* 1989; Teske *et al.* 2002), cadáveres de ballenas en la planicie del Pacífico oriental (Feldman *et al.* 1998) y en infiltraciones de metano en la planicie abisal del sur del Golfo de México (MacDonald *et al.* 2004). Existen registros de ecosistemas sostenidos por quimiosíntesis basada en  $\text{H}_2\text{S}$  en pH bajo en cuevas de Villa de Luz, Tabasco (Hose y Pizarowicz 1999), y registros inéditos en sistemas anquihalinos en Quintana Roo. Para entender mejor el proceso de la quimiosíntesis en estos ecosistemas es necesario realizar estudios enfocados a la interacción simbiótica empleando para ello diferentes alcances cuantitativos de la biología molecular, la isotopía estable

y la química de la masa de agua en la escala relevante a los organismos ( $\mu\text{m}$  a  $\text{cm}$ ).

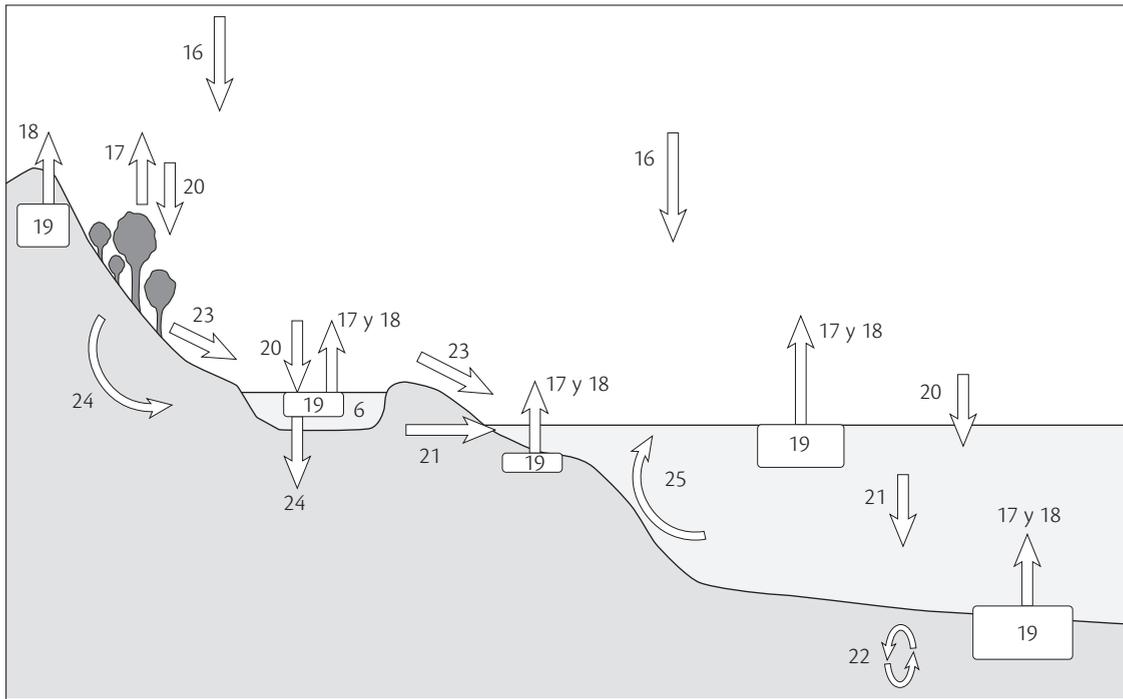
## 6.4 DINÁMICA BIOGEOQUÍMICA

Mediante los procesos de descomposición de la materia orgánica, los elementos minerales utilizados por los organismos en su crecimiento son reciclados en el ecosistema. Además de nutrientes como el nitrógeno y el fósforo, este proceso de mineralización libera grandes cantidades de  $\text{CO}_2$  producto de la respiración microbiana. Por ello la estimación de los almacenes de carbono en los ecosistemas es fundamental para entender las consecuencias de la transformación de los ecosistemas naturales y las emisiones de bióxido de carbono a escalas regional y nacional. En el caso de los ecosistemas marinos, la exportación del material orgánico particulado se ha reconocido como la ruta principal de transporte de carbono y bioelementos hacia el piso oceánico y tiene un papel importante en los ciclos biogeoquímicos dentro del océano. Respecto a los sistemas epicontinentales, los estudios de sistemas lénticos mexicanos (lagos, presas) son escasos y se circunscriben a los principales lagos (Chapala, Jalisco); por otro lado, los ambientes lóticos (ríos y arroyos) son prácticamente desconocidos desde un punto de vista limnoecológico. La eutrofización, derivada del vertimiento de aguas residuales y fertilizantes a los cuerpos acuáticos, es uno de los principales problemas hoy día en México. La eutrofización conlleva el incremento desmedido de biomasa algal o de plantas vasculares (*e.g.*, lirio acuático) que, ya sea por su gran cantidad o su baja palatabilidad, terminan siendo exportados al fondo de lagos y embalses (Fig. 6.5).

### 6.4.1 Descomposición de materia orgánica

La descomposición es un proceso ecosistémico clave por medio del cual los restos orgánicos de plantas y animales son degradados por agentes físicos (*e.g.*, lixiviación y fragmentación) y biológicos (*e.g.*, actividad de los microorganismos del suelo) y como consecuencia se libera  $\text{CO}_2$  a la atmósfera y elementos minerales al suelo en formas que pueden ser usadas para la producción microbiana y vegetal (Chapin *et al.* 2002).

El entendimiento de los patrones espaciales y temporales de descomposición es central para el estudio de los ecosistemas terrestres ya que la descomposición, *I*] es la base de la actividad biológica del suelo y de las cadenas



**Figura 6.5** Procesos biogeoquímicos del ecosistema. La numeración corresponde a la lista de procesos del cuadro 6.1. Las flechas representan flujos y las cajas representan almacenes.

tróficas basadas en los detritus; 2] contribuye a la formación de suelo; 3] determina la fertilidad y la retención de nutrientes del suelo; 4] es un componente básico del ciclo de carbono en el ecosistema, y 5] se ha utilizado como un índice del funcionamiento del ecosistema que puede ser incorporado a modelos predictivos de la dinámica ecosistémica para diferentes escenarios de cambio climático global (Chapin *et al.* 2002; Andersen y Nelson 2006).

A pesar de que México posee una amplia gama de ecosistemas terrestres, y de la importancia del proceso de descomposición en el ciclo del carbono y en el funcionamiento del ecosistema, existen en la actualidad muy pocos estudios en el país sobre este tema y solo hasta la década de los noventa se empieza a orientar la investigación ecológica hacia este aspecto. Una revisión bibliográfica hecha para este capítulo que abarca el periodo 1990-2006 en revistas indexadas muestra que se publicaron tan solo 12 trabajos, todos con muy distintos enfoques y preguntas de investigación.

De estos trabajos, únicamente cuatro abordan en forma directa la descomposición de los residuos vegetales en ecosistemas nativos de México. Dos analizan el componente foliar de la hojarasca en el bosque tropical lluvioso en Veracruz (Álvarez-Sánchez y Enríquez 1996;

Barajas-Guzmán y Álvarez-Sánchez 2003) y uno más en el bosque tropical seco, en distintas etapas sucesionales, en Campeche (Xuluc-Tolosa *et al.* 2003). El cuarto estudio analiza la descomposición del material leñoso en el bosque tropical subcaducifolio de Yucatán (Harmon *et al.* 1995). En adición, un trabajo de tesis de maestría analiza la descomposición foliar de especies leñosas en el bosque tropical seco de Jalisco (Martínez-Yrizar 1984).

De los otros siete trabajos, tres abordan distintos aspectos relacionados con la descomposición: uno analiza la presencia de micelio en el suelo y su efecto en la concentración de nutrientes en un bosque tropical lluvioso en el sur de México (Guevara y Romero 2004); otro analiza la micoflora asociada a la descomposición foliar de especies selectas en un bosque de niebla (Heredia 1993), y uno más, los efectos de la actividad del cangrejo terrestre en remoción de hojarasca en un bosque semidecuido en las dunas costeras de Veracruz (Kellman y Delfosse 1993).

Con un enfoque agronómico, dos trabajos analizan la descomposición de residuos orgánicos, uno de los residuos añadidos *in situ* al suelo de un cultivo de maíz en Tabasco (Cruz *et al.* 2002), y el otro, añadidos en condiciones de laboratorio al suelo de un cultivo de maíz y uno de frijol en Guanajuato (Reyes-Reyes *et al.* 2003). Un ter-

cer trabajo en Tabasco, con un enfoque aplicado, investiga la influencia de dos tipos de pastizal inducido y de un bosque sucesional en la dinámica de la descomposición de una leguminosa y la fertilidad del suelo (Geissen y Morales-Guzman 2006).

Por último, un par de trabajos analizan el potencial microbiano del suelo y la mineralización de carbono mediante la incubación de suelo del bosque tropical caducifolio en Jalisco (García-Oliva *et al.* 2003) y de distintas comunidades del Desierto Sonorense en Sonora (Núñez *et al.* 2001).

A diferencia de otros procesos ecosistémicos, como la producción de hojarasca, la información sobre la descomposición de materia orgánica en los ecosistemas de México es particularmente escasa. Se necesitan estudios que incorporen la variabilidad espacial y temporal a mayor escala, y que representen una muestra más completa de los distintos ecosistemas del país. Aunque se cuenta con información para el bosque tropical caducifolio y el bosque tropical lluvioso, esta información es muy puntual y se centra en unas cuantas especies y sitios de estudio. Estimaciones específicas para cada tipo de ecosistema, así como el estudio de los factores que afectan las tasas de descomposición, son de gran importancia para entender cómo las actividades antrópicas y otro tipo de cambios pueden influir en la estructura y el funcionamiento del ecosistema.

#### 6.4.2 Almacenes de carbono en ecosistemas terrestres

La estimación de los almacenes de carbono en los ecosistemas es fundamental para entender las consecuencias de la transformación de los ecosistemas naturales con propósitos agropecuarios y de los cambios de cobertura vegetal sobre las emisiones de bióxido de carbono a escalas regional y nacional. A pesar de la importancia del reservorio, en particular en los bosques tropicales y templados del país, la información publicada sobre los almacenes de carbono y de las emisiones debidas a las perturbaciones naturales o al cambio de uso del suelo es aún escasa. Asimismo, no hay mucha información respecto del almacén de carbono en perfiles completos del suelo y mucho menos aún del tamaño de los reservorios con diferentes tiempos de residencia. En muchos casos, las estimaciones de los almacenes de carbono en la biomasa vegetal terrestre se han realizado multiplicando el valor de la biomasa por un factor que varía entre 0.47 y 0.50.

Pocos estudios han cuantificado los almacenes de carbono en los ecosistemas como un todo, incluyendo los

almacenes aéreo y subterráneo en la biomasa viva, en la necromasa y en el suelo. En particular, el almacén en la biomasa muerta es importante en la dinámica del carbono de mediano y largo plazos en los ecosistemas dominados por plantas leñosas. Los trabajos que han cuantificado los almacenes ecosistémicos de carbono se han llevado a cabo en unas cuantas regiones: *a*] en el trópico húmedo en la región de Los Tuxtlas, Ver., en selva primaria, secundaria y praderas (Hughes *et al.* 1999, 2000; Jaramillo *et al.* 2003b); *b*] en el trópico seco en la región de Chamela, Jal., en selva baja, selva mediana y praderas (Jaramillo *et al.* 2003a), y *c*] en la zona templada de los Altos de Chiapas, en bosques de encino, mesófilo, de pino, bosques degradados, tierras cultivadas y praderas (De Jong *et al.* 1999). Otro estudio muy completo, en el que se cuantificaron todos los almacenes excepto el de las raíces, que se estimó con ecuaciones alométricas, es el de De Jong *et al.* (2000) en la selva Lacandona de Chiapas. Estos dos últimos tienen un énfasis regional y evalúan el impacto del cambio de uso del suelo en las emisiones de carbono a la atmósfera. En este mismo contexto, Cairns *et al.* (2000) calculan los almacenes de carbono aéreos en la biomasa viva para una variedad de condiciones de uso y cobertura del suelo, utilizando inventarios forestales, ecuaciones de regresión y verificaciones en campo. Al igual que en el caso anterior, se realizaron estimaciones regionales de emisiones de carbono a la atmósfera.

En otro estudio con énfasis regional, Mendoza-Vega *et al.* (2003) se concentran en la cuantificación de los almacenes de carbono en el suelo y en las raíces de una variedad de condiciones de uso y de cobertura en los Altos de Chiapas, con métodos muy intensivos de campo. Etchevers *et al.* (2006) incluyen datos de almacenes de carbono en sistemas agrícolas de ladera en Oaxaca, en conjunto con estimaciones de algunos bosques primarios y secundarios de la región. Reportan datos para las porciones aérea y subterránea de la vegetación, así como para el perfil del suelo. A pesar de que parece existir una moda en cuanto a la estimación de los almacenes de carbono en ecosistemas terrestres, debido a su relevancia para calcular emisiones y flujos de carbono a diferentes escalas, la información publicada en revistas especializadas arbitradas es escasa.

#### 6.4.3 Almacenes de carbono en ecosistemas acuáticos

El almacén de carbono biogénico en los ecosistemas acuáticos es, junto con la exportación, fundamental para el

balance de CO<sub>2</sub> en la atmósfera. En los ecosistemas acuáticos este proceso implica el retiro de cada molécula de carbono biogénico del ciclo del carbono en la escala de tiempo grande, es decir, por más de 100 años. Esto lo reconocemos en almacenes representados en organismos longevos como las ballenas, o en la acumulación de estructuras como los arrecifes de coral en los mares o los estromatolitos masivos de los lagos salinos. Lo vemos asimismo ejemplificado en los circuitos microbianos de los mares tropicales perennemente estratificados y en la exportación masiva al fondo marino de agregados microalgales como resultado de florecimientos de diatomeas y cocolitofóridos. Se ha reconocido que el papel del almacén de carbono biogénico en los mares excede al de los ecosistemas terrestres.

La materia orgánica que conforma los almacenes de carbono en los sedimentos oceánicos se origina por fijación fotosintética del carbono inorgánico a partir del CO<sub>2</sub> atmosférico y el depósito del fitoplancton o consumidores en el fondo. Otra parte proviene del flujo de materiales biológicos de ríos y del continente al mar costero. En los sedimentos marinos el almacén de carbono desempeña un papel importante: es un reservorio en el ciclo global del carbono que se deriva de la acumulación de materia orgánica a lo largo del tiempo y dado que es un proceso en la escala grande (más de 100 años) se vincula con la generación de recursos energéticos. El talud constituye el almacén principal de carbono en el océano. Las primeras compilaciones de carbono orgánico total (COT) en sedimentos superficiales marinos en México datan de la década de los sesenta; el Pacífico posee una media mayor de COT que el promedio del océano global, debido a una productividad elevada que excede 200 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, que se debe a surgencias por viento y a los aportes fluviales. Este aporte contribuye a generar la zona de oxígeno mínimo natural más amplia del Pacífico oriental tropical (Lara-Lara *et al.* 2007; Silverberg *et al.* 2007; Sánchez y Carriquiry 2007). El aporte elevado de nutrientes a la zona costera de fuentes continentales y de materia orgánica genera eventos de hipoxia en determinados escenarios, al modificar las proporciones N/P y N/Si, como son estratificación superficial y tiempos de residencia del agua extensos. Los nutrientes provenientes de surgencias de aguas oceánicas subsuperficiales dan lugar a una productividad fitoplanctónica elevada y a la acumulación subsecuente de carbono, que trae consigo una deficiencia de oxígeno. Los efectos combinados entre aguas con contenido bajo de oxígeno en las zonas de surgencias naturales y la disponibilidad elevada de nutrientes tiende

a incrementar la exportación vertical de carbono orgánico e intensifica la hipoxia costera. Es necesario que en los próximos años se realicen estudios para evaluar la generación de zonas de hipoxia por los efectos que ocasionan en la reducción de biodiversidad y en la producción secundaria acuática (Hernández de la Torre y Gaxiola Castro 2007). Procesos y efectos similares son observados en sistemas acuáticos epicontinentales, con el agravante de que el aporte de nutrientes y materia orgánica a estos es un fenómeno ahora ya generalizado. Las consecuencias (*e.g.*, generación de anoxia y producción de ácido sulfhídrico) son de mayor intensidad tomando en cuenta el menor volumen de agua que contienen los lagos y embalses.

#### 6.4.4 Fijación de nitrógeno en ambientes acuáticos

La actividad biogeoquímica de los procariontes tiene efectos globales en la ecología de los ecosistemas acuáticos, ya que estos organismos están en la base de todos los ciclos biogeoquímicos, y constituyen la fuente de materia orgánica particulada que finalmente será regenerada en superficie o exportada a la profundidad.

Las tasas de crecimiento del plancton en las aguas superficiales de ambientes oligotróficos suelen estar limitadas por la disponibilidad de formas reducidas de nitrógeno (N). El nitrógeno reducido puede entrar a las regiones superficiales de la columna de agua, donde se lleva a cabo la mayor parte de la fijación biológica del carbono, por medio de la advección o difusión de nitratos y nitritos provenientes de agua profunda, o por medio de la conversión de nitrógeno atmosférico a nitrógeno reducido a partir de la actividad de bacterias fijadoras de nitrógeno. La fijación de nitrógeno atmosférico equivale a una fuente de nitrógeno reducido que entra a la red trófica en cuerpos de agua en las regiones tropicales y subtropicales; esta es por lo tanto, una reacción esencial para la incorporación de formas reducidas de nitrógeno que limitan la productividad primaria.

A partir del análisis de la proporción entre el nitrógeno y el fósforo presente en la materia orgánica, se han identificado regiones en el océano que en teoría tienen gran actividad de incorporación (fijación) o pérdida (desnitrificación) de nitrógeno. El Golfo de México se ha identificado como una región en la que la fijación de nitrógeno debe ser muy alta por la presencia de fondos bien oxigenados, mientras que la región oriental del Océano Pacífico tendría tasas muy altas de desnitrificación (Gruber y

Sarmiento 1997) que ocurren dada la presencia de una masa de agua hipóxica que reduce la concentración de nitrato requerido para la fotosíntesis, reduce la productividad biológica y la captura de carbono orgánico en sedimentos (la fuente de oxígeno a la reserva atmosférica oceánica).

A la fecha, en México se ha llevado a cabo un análisis de la diversidad bacteriana de fitoplancton con actividad fotoautótrofa y diazótropa en aguas superficiales del Canal de Yucatán, a partir de los datos generados por la fragmentación de las moléculas de ADN o *shotgun* como parte del Global Ocean Sampling (Rusch *et al.* 2007). Existen otros estudios que han analizado las tasas de fijación de nitrógeno por comunidades formadoras de tapices y estromatolitos en el lago Alchichica, Puebla, y en Cuatrociénegas, Coahuila (Falcón *et al.* 2002, 2007). En general, se espera que la fijación de nitrógeno sea importante en regiones oligotróficas, encontrando mayor producción nueva mar afuera y en ambientes limnéticos con poca entrada de nutrientes. A futuro se requiere, por una parte, la identificación de los principales grupos diazótrofos en los cuerpos acuáticos mexicanos y por otra una caracterización de la ocurrencia estacional del proceso de fijación de nitrógeno respecto a la hidrodinámica regional y la proporción de ocurrencia con otros procesos del uso de nutrientes nitrogenados.

#### 6.4.5 Flujo de materia y energía en lagos

En México los intereses de índole práctica (*i.e.*, uso múltiple del recurso acuático), así como lo novedoso y la diversidad de los ambientes acuáticos epicontinentales tropicales, han promovido su estudio, sobre todo por medio de descripciones a nivel individual o regional. Sin embargo, los aún escasos estudios disponibles para el país no permiten hacer generalizaciones de sus características ecológicas y, menos aún, de tipo comparativo a escala geográfica más amplia.

Los aspectos dinámicos del funcionamiento de los ambientes acuáticos mexicanos son aún desconocidos. Apenas se ha iniciado el conocimiento —limnoecológico— descriptivo básico y en algunos casos se cuenta con registros de mediano o largo plazo de algunas variables limnoecológicas de relevancia, tales como temperatura del agua o nivel del lago, que permiten dar inicio a los estudios ecológicos a largo plazo; tal es el caso de Pátzcuaro, Michoacán, o de Alchichica, Puebla. Este último es el único sistema acuático epicontinental incluido en la Red

Mexicana de Estudios Ecológicos a Largo Plazo (Red Mex-LTER).

Existen dos cuestiones de especial importancia para el entendimiento de la dinámica del funcionamiento de estos ecosistemas: *a*] los flujos de materia y energía, y *b*] la variabilidad temporal, que incluye tanto los flujos como las cantidades *stock*. Respecto a lo anterior, se requiere comenzar por hacer los balances de energía, de agua y de sustancias químicas diversos (*e.g.*, nutrientes). Sobre esto último, la evidencia disponible hoy día ha mostrado que, a diferencia de los ambientes acuáticos templados en donde el fósforo tiene un papel preponderante en el control de la producción primaria, en los ambientes tropicales existe cada vez más evidencia que indica que es el nitrógeno y no el fósforo el elemento clave que limita el crecimiento fitoplanctónico (Lewis 2002). Para lagos mexicanos existen varios trabajos que apoyan estas observaciones, por ejemplo los de Bernal-Brooks *et al.* (2003) y Ramos-Higuera *et al.* (2008).

De lo anterior se han esbozado fenómenos peculiares que no han sido registrados en otros sistemas. Baste mencionar dos ejemplos. La dominancia de fitoplancton de talla grande  $> 2 \mu\text{m}$  (Adame *et al.* 2008) y su relevancia en el flujo de carbono y nutrientes en lagos oligotróficos, observación que resulta contradictoria respecto a lo registrado tanto para el ambiente oceánico como para el lacustre, así como la regulación de la producción primaria por el silicio y no por el fósforo o el nitrógeno; otro aspecto notable es la regulación de la producción primaria por la luz antes que por nutrientes en lagos naturalmente turbios mexicanos y la relevancia de la interacción arcillas suspendidas, materia orgánica disuelta, bacterias como fuente de carbono para sostener la red trófica en lugar del fitoplancton (Lind *et al.* 1992).

Posteriormente es necesario reconocer la utilización de estos recursos, así como medir la producción biológica. Existe una cantidad muy limitada de mediciones de producción primaria (*e.g.* para el Lago de Chapala por Lind *et al.* 1992) y menos aún de producción secundaria. Lo más cercano a la primera variable es la medición de la biomasa fitoplanctónica expresada por la concentración de clorofila que, determinada a lapsos regulares, puede aproximarse a una medida de producción primaria.

Ahora bien, la medición de los procesos y relevancia de los mecanismos de descomposición y reciclamiento, así como el delineado y modelado de las redes tróficas de cuerpos acuáticos epicontinentales son prácticamente desconocidos. En casos contados se han realizado intentos de delinear redes tróficas de lagos mexicanos, pero

estos modelos son más bien conceptuales y no cuentan con evaluaciones de cantidades *stock* (*i.e.*, biomasa), ni de flujos.

Por otro lado, los escasos avances que se han realizado relativos a la limnoecología mexicana no dan un seguimiento a lo largo de varios ciclos anuales, por lo cual es imposible aún reconocer los patrones de cambio ambiental con el tiempo ni de los procesos ni tampoco de los componentes químicos o bióticos involucrados. Hasta hace poco tiempo existía la idea de que la estacionalidad en los trópicos (dos épocas predominantes: una fría de secas y una cálida de lluvias) permitía caracterizar los procesos con base en dos muestreos al año, uno para cada época contrastante. Sin embargo, los estudios realizados en otras regiones tropicales han mostrado que los trópicos presentan patrones de variabilidad temporal muy diversos, que van del ciclo diario hasta los periodos de largo plazo y no periódicos, pasando por el ciclo anual y otros de periodicidades intermedias. Esto pone de manifiesto la complejidad de los procesos ecológicos en los ambientes acuáticos epicontinentales tropicales y la necesidad de realizar estudios para describir esta diversidad de procesos en los próximos años. Recientemente (Adame *et al.* 2008) se ha sugerido la existencia de un ciclo con periodicidad bienal, controlado por procesos internos más que externos al sistema.

#### 6.4.6 Exportación de carbono biogénico en ecosistemas acuáticos

La exportación del material orgánico particulado se ha reconocido como la ruta principal de transporte de carbono y bioelementos hacia el piso oceánico y tiene un papel importante en los ciclos biogeoquímicos del océano. La literatura refiere que el zooplancton —por la herbivoría— y las bacterias —por medio de la remineralización—, remueven entre 80 y 90% de la productividad primaria en los estratos superficiales de la columna de agua. De la producción primaria estimada a nivel global, 40 a 50 Gt  $\text{C a}^{-1}$ , solo 1.5% se exporta y deposita en el sedimento superficial en mar abierto al fondo y >17% en el talud, donde está disponible para la fauna que habita los fondos marinos. La mayor parte del material es oxidado en la columna de agua y en los sedimentos.

A pesar de la escasa cantidad de material orgánico que llega al fondo oceánico, este determina algunas propiedades del sedimento, como el volumen de  $\text{O}_2$  disuelto disponible para la vida en los fondos marinos, la consolidación del sedimento, la proporción de minerales y el

tamaño de grano. Estos dos últimos que contribuyen a la estructuración de los fondos marinos y conforman el hábitat de organismos en una gran diversidad de formas y con papeles distintos en el ecosistema (*e.g.* degradación de materia orgánica, remineralización de elementos). Por lo tanto, las partículas que viajan a través de la columna de agua son de interés para predecir las condiciones de oxigenación que se encuentren en aguas profundas de una región y con ello los tipos de asociaciones faunísticas que ocurren, tanto en columna de agua como en el sedimento.

La composición orgánica e inorgánica de las partículas en la columna de agua es alterada por la actividad bacteriana durante su estancia en la columna de agua y en su caída al fondo, ya sea enriqueciéndolas con la colonización de las bacterias o bien mermando su valor energético durante la remineralización. La naturaleza, la cantidad y el flujo de las partículas han sido determinados con el uso de trampas de sedimentos. Los resultados han permitido validar modelos del destino de la productividad local en el océano mundial.

En México los estudios sobre la exportación de carbono biogénico son limitados y se han determinado a partir de registros paleoceanográficos y con trampas de sedimento (Lara-Lara *et al.* 2007; Silverberg *et al.* 2007; Sánchez y Carriquiry 2007). Los resultados de dichos estudios han permitido establecer la frecuencia de fenómenos como El Niño y otros en escalas mayores, como la oscilación decadal del Pacífico. En el Golfo de México la tasa de exportación de carbono biogénico se conoce solamente para aguas costeras superficiales (Biggs 1992).

El flujo de las partículas hacia el piso oceánico se ha estimado para los mares tropicales en menos de 40  $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$  (Deuser *et al.* 1981) y proviene de la producción primaria en la capa eufótica, donde predominan cianobacterias y ocasionalmente diatomeas, coccolitofóridos y dinoflagelados (Deuser *et al.* 1981; Jeffrey *et al.* 1983; González Ocampo 2005). En el caso de ecosistemas acuáticos epicontinentales, los cálculos de los flujos solamente se han realizado en lagos con estudios a largo plazo (*i.e.* Alchichica, Adame *et al.* 2008). Evaluaciones recientes —para el mismo lago— de tasas de exportación de carbono biogénico mediante el uso de trampas de sedimento han revelado un intervalo de entre 65 y 451  $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ , promediando  $206 \pm 82 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$  exportados al sedimento. Es importante aclarar que la contribución principal de carbono biogénico procede de la producción primaria de la zona eufótica llevada a cabo principalmente por diatomeas (Oliva *et al.* 2001).

Los estudios sobre la descripción microscópica de las partículas biogénicas exportadas al fondo marino reconocen partículas orgánicas e inorgánicas. La presencia de pigmentos en muestras de agua de fondo (González 2005; González-Ocampo *et al.* 2007) y en sedimentos abisales del Golfo de México (Ley 2003) sugiere la existencia de mecanismos de agregación en columna de agua y estrategias que facilitan la exportación del carbono biogénico al fondo como los ciclones, las tormentas de invierno y las ondas internas vinculados con el acoplamiento pelágico-bentónico. Para el caso de los ambientes epicontinentales, la elevada concentración de clorofila en el sedimento se presenta con cierto desfase respecto a los florecimientos de fitoplancton de la columna de agua y la presencia de la clorofila en el sedimento es evidencia de la exportación de carbono biogénico al fondo y de la presencia de un acoplamiento pelágico-bentónico (Alcocer *et al.* 2008).

La frecuencia con la cual se exporta material con pigmentos al sedimento abisal y los mecanismos que facilitan la exportación son desconocidos y es uno de los temas que requieren prioridad en el estudio de la exportación de carbono biogénico en los próximos años.

## 6.5 CONSIDERACIONES FINALES

En este capítulo solo se han abordado algunos de los procesos que se consideran importantes para entender, de manera sistémica e integral, la dinámica funcional de los ecosistemas en México. No obstante que existen en nuestro país especialistas en muchos de los procesos identificados, en su mayoría son investigadores que trabajan en sitios muy localizados y le dan seguimiento a los procesos por solo algunos años. Más aún, los objetivos, métodos y escalas son tan disímiles entre los estudios, que resulta muy difícil hacer una integración a nivel regional y nacional. Por la misma razón, la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas a escala global apenas comienza a conformarse.

Los pocos esfuerzos existentes para plasmar en mapas de alcance nacional estos procesos del ecosistema se basan en información puntual y acotada, cuya extrapolación a todo el país deja mucho que desear pues los modelos empleados no son robustos y los supuestos establecidos no siempre se cumplen. Sin embargo, es importante reconocer que son una primera aproximación que ayuda a generar la conciencia de su importancia, así como el interés necesario para abordarlos de una manera más apropiada.

Asimismo, no obstante la limitada, heterogénea y, dados los enormes huecos existentes, desarticulada descripción que se hace en este capítulo de los procesos ecosistémicos, el documento constituye una importante revisión del estado de conocimiento que se tiene en nuestro país al respecto.

Es de suma importancia redoblar esfuerzos para avanzar en el entendimiento de la forma de funcionar de nuestros ecosistemas y en particular de aquellos que son modificados a pasos acelerados. Siendo los procesos ecosistémicos sumamente dinámicos, su estudio requiere mediciones continuas y prolongadas, difíciles de obtener a partir de esfuerzos no sistemáticos, sobre todo en un entorno científico que durante décadas ha promovido los estudios locales y de corto plazo. Más aún, la situación se ha tornado crítica ante el hecho de que algunas dependencias públicas no permiten la consulta de información relevante por considerarla clasificada, y que algunos programas nacionales de monitoreo se han desmantelado o no tienen los recursos suficientes para mantenerse apropiadamente. Es indispensable revertir esta situación. El esfuerzo que ello implica no sólo requiere la búsqueda de fondos de financiamiento apropiados, sino además el establecimiento de redes de grupos de investigación que, trabajando de manera coordinada, puedan generar la información a las escalas requeridas. El establecimiento de la Red Mexicana de Investigación Ecológica de Largo Plazo (Mex-LTER), así como el Programa Mexicano del Carbono, son claras muestras del interés y la disposición de los científicos mexicanos para abordar estudios con el detalle y a las escalas espaciales y temporales que esa tarea requiere.

La tarea de entender los procesos ecológicos básicos que mantienen el funcionamiento de los ecosistemas cobra particular importancia en nuestros esfuerzos por identificar, conservar y aprovechar los servicios que nos brindan los ecosistemas. Solo con un claro entendimiento de cómo operan estos procesos ecológicos básicos será posible diseñar e implementar un programa de manejo sustentable de ecosistemas que incluya la óptima administración de los servicios ecológicos de los cuales depende nuestro desarrollo económico y social.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Raúl Ahedo y a Eric Márquez García por su ayuda en la preparación de este documento.

## REFERENCIAS

- Adame, M.F., J. Alcocer y E. Escobar. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* **53**: 22-31.
- Aké-Castillo, J.A., G. Vázquez, J. López-Portillo. 2006. Litterfall and decomposition of *Rhizophora mangle* L. in a coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico. *Hidrobiología* **559**: 101-111.
- Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M.R. Sánchez y G. Vilaclara. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **27**: 3166-3169.
- Alcocer, J., E. Escobar y L.A.H. Oseguera. 2008. Acoplamiento pelágico-bentónico: respuesta de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica* **18**: 115-122.
- Álvarez-Sánchez, J., y S. Guevara. 1993. Litterfall dynamics in a Mexican lowland tropical forest. *Tropical Ecology* **34**: 127-142.
- Álvarez-Sánchez, J., y S. Guevara. 1999. Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) in a tropical rain forest. *Biotropica* **31**: 89-92.
- Álvarez-Sánchez, J., y R.B. Enríquez. 1996. Leaf decomposition in a Mexican tropical rain forest. *Biotropica* **28**: 657-667.
- Andersen, D.C., y S.M. Nelson. 2006. Flood pattern and weather determine *Populus* leaf litter breakdown and nitrogen dynamics on a cold desert floodplain. *Journal of Arid Environment* **64**: 626-650.
- APL Ocean Remote Sensing. Johns Hopkins University, Applied Physics Laboratory, Ocean Remote Sensing, Sea Surface Temperature, en <<http://fermi.jhuapl.edu/index3.html>> (consultado en mayo de 2008).
- Arreola-Lizárraga J.A., F.J. Flores-Verdugo, A. Ortega-Rubio. 2004. Structure and litterfall of an arid mangrove stand on the Gulf of California, Mexico. *Aquatic Botany* **79**: 137-143.
- Asbjornsen, H., N. Velázquez-Rosas, R. García-Soriano y C. Gallardo-Hernández. 2005. Deep ground fires cause massive above- and below-ground biomass losses in tropical montane cloud forests in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **21**: 427-434.
- Báez-González, A.D., P. Chen, M. Tiscareño-López y R. Srinivasan. 2002. Using satellite and field data with crop growth modeling to monitor and estimate corn yield in Mexico. *Crop Science* **42**: 1943-1949.
- Barajas-Guzmán, G., y J. Álvarez-Sánchez. 2003. The relationships between litter fauna and rates of litter decomposition in a tropical rain forest. *Applied Soil Ecology* **24**: 91-100.
- Barreiro-Güemes, M.T. 1999. Mangrove leaf litter input and foliage renovation of an estuarine system in southeast Mexico. *Revista de Biología Tropical* **47**: 729-737.
- Bernal-Brooks, F.W., L. Dávalos-Lind y O.T. Lind. 2003. Seasonal and spatial variations in algal growth potential and growth-limiting nutrients in a shallow endorheic lake: Lake Pátzcuaro (Mexico). *Lakes y Reservoirs: Research and Management* **8**: 83-93.
- Bernal-Flores, A., A. Hernández-Garay, J. Pérez-Pérez, J.G. Herrera-Haro, M. Martínez-Menes et al. 2006. Patrón de crecimiento estacional de pastos nativos en un bosque de encino, en el estado de México, México. *Agrociencia* **40**: 39-47.
- Biggs, D.C. 1992. Nutrients, plankton, and productivity in a warm-core ring in the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* **97**: 2143-2154.
- Biondi, F., P.C. Hartsough e I. Galindo-Estrada. 2005. Daily weather and tree growth at the tropical treeline of North America. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **37**: 16-24.
- Bullock, S.H. 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *International Journal of Biometeorology* **41**: 13-16.
- Búrquez, A., A. Martínez-Yrizar y S. Núñez. 1999. Sonoran Desert productivity and the effect of trap size on litterfall estimates in dryland vegetation. *Journal of Arid Environments* **43**: 459-465.
- Button, B.J., y J. Ben-Asher. 1983. Intensity-duration relationships of desert precipitation at Avdat, Israel. *Journal of Arid Environment* **6**: 1-12.
- Cairns, M.A., P.K. Haggerty, R. Álvarez, B.H.J. De Jong e I. Olmsted. 2000. Tropical Mexico's recent land-use change: a region's contribution to the global carbon cycle. *Ecological Applications* **10**: 1426-1441.
- Cairns, M.A., I. Olmsted, J. Granados y J. Argáez. 2003. Composition and aboveground tree biomass of a dry semi-evergreen forest on Mexico's Yucatán Peninsula. *Forest Ecology and Management* **186**: 125-132.
- Campo, J., y C. Vázquez-Yanes. 2004. Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems* **7**: 311-319.
- Castellanos, J., V.J. Jaramillo, R.L. Sanford y J.B. Kauffman. 2001. Slash-and-burn effects on fine root biomass and productivity in a tropical dry forest ecosystem in Mexico. *Forest Ecology and Management* **148**: 41-50.
- Cayrol, P., A. Chehbouni, L. Kergoat, G. Dedieu, P. Mordelet et al. 2000. Grassland modeling and monitoring with SPOT-4 VEGETATION instrument during the 1997-1999 SALSA experiment. *Agricultural and Forest Meteorology* **105**: 91-115.
- CONABIO. Automatic Processing in CONABIO of near-real time operational MODIS ocean products applied to

- Mexico seas monitoring, en <ftp://200.12.166.180/Operational\_Satellite\_Products/MODIS/Ocean\_Products/readme.html>.
- CONABIO. 2008a. Índice de vegetación mejorado (EVI), marzo 2005, México. Obtenido de imágenes MODIS, resolución espacial 500 m.
- CONABIO. 2008b. Índice de vegetación mejorado (EVI), agosto 2005, México. Obtenido de imágenes MODIS, resolución espacial 500 m.
- Cruz, A.G., S. Salgado García, F.J. Catzín Rojas y A.I. Ortiz Ceballos. 2002. Descomposición del follaje de "nescafé" (*Mucuna* spp.) en la época seca. *Interciencia* **27**: 625-630.
- Chapin III, F.S., P.A. Matson y H.A. Mooney. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, Nueva York.
- Day, J.W., C. Coronado-Molina, F.R. Vera-Herrera, R. Twilley, V.H. Rivera-Monroy *et al.* 1996. A 7-year record of above-ground net primary production in a southeastern Mexican mangrove forest. *Aquatic Botany* **55**: 39-60.
- De Jong, B.H.J., M.A. Cairns, P.K. Haggerty, N. Ramírez-Marcial, S. Ochoa-Gaona *et al.* 1999. Land-use change and carbon flux between 1970s and 1990s in central highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management* **23**: 373-385.
- De Jong, B.H.J., S. Ochoa-Gaona, M.A. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial, M.A. Cairns *et al.* 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* **29**: 504-511.
- Deuser, W., E.H. Ross y R.F. Anderson. 1981. Seasonality in the supply of sediment to the deep Sargasso Sea and implications for the rapid transfer of matter to the deep ocean. *Deep-Sea Research* **28A**: 495-505.
- Escobar, E., M. López García, L.A. Soto y M. Signoret. 1997. Density and biomass of the meiofauna of the upper continental slope in two regions of the Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas* **23**: 463-489.
- Escobar, E., y L.A. Soto. 1997. Continental shelf benthic biomass in the western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research* **17**: 585-604.
- Escobar, E., M. Signoret y D. Hernández. 1999. Variation of the macrobenthic infaunal density in a bathymetric gradient: Western Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas* **25**: 193-212.
- Estrada-Berg, J.W. y C.A. Ortiz-Solorio. 1982. Plano de erosión hídrica del suelo en México. *Geografía Agrícola* **3**: 23-27.
- Etchevers, J.D., C. Prat, C. Balbontín, M. Bravo y M. Martínez. 2006. Influence of land use on carbon sequestration and erosion in Mexico, a review. *Agronomy for Sustainable Development* **26**: 21-28.
- Evans, J., y R. Geerken. 2004. Discrimination between climate and human-induced dryland degradation. *Journal of Arid Environments* **57**: 535-554.
- Falcón, L.I., E. Escobar-Briones y E. Romero. 2002. Nitrogen fixation patterns displayed by cyanobacterial consortia in Alchichica crater-lake, Mexico. *Hydrobiologia* **467**: 71-78.
- Falcón, L.I., R. Cerritos, L. Eguiarte, V. Souza. 2007. Nitrogen fixation in microbial mat and stromatolite communities from Cuatro Ciénegas, Mexico. *Microbial Ecology* **54**: 363-373.
- FAO. 1979. *Metodología provisional para la evaluación de la degradación de los suelos*. Roma.
- Feldman, R.A., T.M. Shank, M.B. Black, A.R. Baco, C.R. Smith *et al.* 1998. Vestimentiferan on a whale fall. *The Biological Bulletin* **194**: 116-119.
- Félix-Pico, E.F., O.E. Holguín-Quiñones, A. Hernández-Herrera, F. Flores-Verdugo. 2006. Mangrove primary production at El Conchalito Estuary in La Paz Bay (Baja California Sur, Mexico). *Ciencias Marinas* **32**: 53-63.
- Flores-Verdugo, F.J., F. González-Farías, O. Ramírez-Flores, F. Amezcua-Linares, A. Yáñez-Arancibia *et al.* 1990. Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapán-Agua Brava lagoon-estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries* **13**: 219-230.
- Franklin, K.A., K. Lyons, P.L. Nagler, D. Lampkin, E.P. Glenn *et al.* 2006. Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation* **127**: 62-71.
- Ganeshram, R.S., y T.F. Pedersen. 1998. Glacial-interglacial variability in upwelling and bioproductivity off NW Mexico: Implications for Quaternary paleoclimate. *Paleoceanography* **13**: 634-645.
- García, R., A. Gómez, J. López, J. Vargas y W.R. Horwath. 2004. Tree growth and  $\delta^{13}\text{C}$  among populations of *Pinus greggii* Engelm. at two contrasting sites in central Mexico. *Forest Ecology and Management* **198**: 237-247.
- García-Oliva, F., J.M. Maass y L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* **34**: 2491-2498.
- García-Oliva, F., B. Sveshtarova y M. Oliva. 2003. Seasonal effects on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 179-188.
- García-Villalobos, F.J., y E. Escobar-Briones. 2007. Distribución espacial del carbono orgánico total en el sedimento superficial de la planicie abisal del Golfo de México, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, pp. 117-128.
- Gebremichael, M., y A.P. Barros. 2006. Evaluation of MODIS gross primary productivity (GPP) in tropical monsoon regions. *Remote Sensing of Environment* **100**: 150-166.
- Geissen, V., y G. Morales-Guzmán. 2006. Fertility of tropical soils under different land use systems: A case study of soils in Tabasco, Mexico. *Applied Soil Ecology* **31**: 169-178.

- González-Ocampo, M. 2005. *Composición y caracterización isotópica  $\delta^{13}\text{C}$  de partículas de carbono orgánico en estratos batimétricos de aguas oceánicas del suroeste del Golfo de México*. Tesis de maestría, UNAM, México.
- González-Ocampo, M., E. Escobar-Briones y P. Morales-Puente. 2007. Composición y caracterización isotópica  $\delta^{13}\text{C}$  de carbono orgánico particulado en aguas oceánicas del suroeste del Golfo de México, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, pp. 75-100.
- Gruber, N., y J.L. Sarmiento. 1997. Global patterns of marine nitrogen fixation and denitrification. *Global Biogeochemical Cycles* **11**: 235-266.
- Guevara, R., e I. Romero. 2004. Spatial and temporal abundance of mycelial mats in the soil of a tropical rain forest in Mexico and their effects on the concentration of mineral nutrients in soils and fine roots. *New Phytologist* **163**: 361-370.
- Harlan, J.A., S.E. Swearer, R.R. Leben y C.A. Fox. 2002. Surface circulation in a Caribbean island wake. *Continental Shelf Research* **22**: 417-343.
- Harmon, M.E., D.F. Whigham, J. Sexton e I. Olmsted. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the northeastern Yucatán Peninsula, Mexico. *Biotropica* **27**: 305-316.
- Hastings, S.J., W.C. Oechel y A. Muhlia-Melo. 2005. Diurnal, seasonal, and annual variation in the net ecosystem  $\text{CO}_2$  exchange of a desert shrub community (Sarcocaulis) in Baja California, Mexico. *Global Change Biology* **11**: 927-939.
- Heredia, G. 1993. Mycoflora associated with green leaves and leaf litter of *Quercus germana*, *Quercus sartorii* and *Liquidambar styraciflua* in a Mexican cloud forest. *Cyptogamiae: Micologie* **14**: 171-183.
- Hernández de la Torre, B., y G. Gaxiola Castro (comps.). 2007. *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México.
- Hose, L.D., y J.A. Pisarowicz. 1999. Cueva de Villa Luz, Tabasco, Mexico: Reconnaissance study of an active sulfur spring cave and ecosystem. *Journal of Cave and Karst Studies* **61**: 13-21.
- Hughes, R.F., J.B. Kauffman y V.J. Jaramillo. 1999. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* **80**: 1892-1907.
- Hughes, R.F., J.B. Kauffman y V.J. Jaramillo. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a humid tropical region of Mexico. *Ecological Applications* **10**: 515-527.
- IMaRS. Institute for Marine Remote Sensing-Daily-Sea Surface Temperature, en <<http://imars.usf.edu/sst/index.html>> (consultado en marzo de 2008).
- INEGI. 2004. *Informe nacional sobre perfiles del suelo versión 1.2*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes.
- IRI/LDEO. *Climate data library. UNAM gridded monthly precipitation data*. Disponible en <<http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/UNAM/gridded/monthly/pcp>>.
- Jaramillo, V.J., J.B. Kauffman, L. Rentería-Rodríguez, D.L. Cummings y L.E. Ellingson. 2003a. Biomass, C, and N pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* **6**: 609-629.
- Jaramillo, V.J., R. Ahedo-Hernández y J.B. Kauffman. 2003b. Root biomass and carbon in a tropical evergreen region of Mexico: Changes with secondary succession and forest conversion to pasture. *Journal of Tropical Ecology* **19**: 457-464.
- Jeffrey, A., R.C. Pflaum, J.M. Brooks y W.M. Sackett. 1983. Vertical trends in particulate organic carbon  $^{13}\text{C}$ : $^{12}\text{C}$  ratios in the upper water column. *Deep-Sea Research. Part A. Oceanographic Research Papers* **30**: 971-983.
- Jones, G.P., S. Planes y S.R. Thorrold. 2005. Coral reef fish larvae settle close to home. *Current Biology* **15**: 1314-1318.
- Kauffman, J.B., M.D. Steele, D.L. Cummings y V.J. Jaramillo. 2003. Biomass dynamics associated with deforestation, fire, and conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **176**: 1-12.
- Kellman, M., y B. Delfosse. 1993. Effect of the red land crab (*Gecarcinus lateralis*) on leaf litter in a tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **9**: 55-65.
- Kovacs, J.M., F. Flores-Verdugo, J.F. Wang y L.P. Aspden. 2004. Estimating leaf area index of a degraded mangrove forest using high spatial resolution satellite data. *Aquatic Botany* **80**: 13-22.
- Kovacs, J.M., J.F. Wang y F. Flores-Verdugo. 2005. Mapping mangrove leaf area index at the species level using IKONOS and LAI-2000 sensors for the Agua Brava Lagoon, Mexican Pacific. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **62**: 377-384.
- Kummerow, J., J. Castellanos, J.M. Maass y A. Larigauderie. 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Plant Ecology* **90**: 73-80.
- Lara-Lara, J.R., J. García-Pámanes y C. Bazán-Guzmán. 2007. Flujo vertical de materia orgánica particulada en la región central del Golfo de California, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, pp. 383-395.
- Lawrence, D., y F. Foster. 2002. Changes in biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in southern Mexico: An overview. *Interciencia* **27**: 400-408.
- Lawrence, D. 2005. Regional-scale variation in litter production and seasonality in tropical dry forest of southern Mexico. *Biotropica* **37**: 561-570.

- Leipper, D., y D. Volgenau. 1972. Hurricane heat potential of the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography* **2**: 218-224.
- Lewis, W.M. 2002. Causes for the high frequency of nitrogen limitation in tropical lakes. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **28**: 210-213.
- Ley, C.K. 2003. *Variación de la concentración de clorofila (a) en aguas oceánicas y de sedimento del mar profundo del Golfo de México*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Lind, O.T., R. Doyle, D.S. Vodopich, B.G. Trotter, J.G. Limón et al. 1992. Clay turbidity: Regulation of phytoplankton production in a large nutrient-rich tropical lake. *Limnology and Oceanography* **37**: 549-565.
- Lira, J., y E. García. 2003. Characterization of vegetation in the south of Mexico by means of a canonical expansion. *International Journal of Remote Sensing* **24**: 1083-1093.
- Lluch-Cota, D.B., W.S. Wooster y S.R. Hare. 2001. Sea surface temperature variability in coastal areas of the northeastern Pacific related to the El Niño-Southern Oscillation and the Pacific Decadal Oscillation. *Geophysical Research Letters* **28**: 2029-2032.
- Lyon, J.G., D. Yuan, R.S. Lunetta y C.D. Elvidge. 1998. A change detection experiment using vegetation indices. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* **64**: 143-150.
- Maass, J.M., J.M. Vose, W.T. Swank y A. Martínez-Yrizar. 1995. Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management* **74**: 171-180.
- Maass, J.M., V.J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez et al. 2002a. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, en E.A. Noguera, J.H. Vega Rivera, A.N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.), *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, pp. 525-542.
- Maass, J.M., A. Martínez-Yrizar, C. Patiño y J. Sarukhán. 2002b. Distribution and annual net accumulation of above-ground dead phytomass and its influence on throughfall quality in a Mexican tropical deciduous forest ecosystem. *Journal of Tropical Ecology* **18**: 821-834.
- MacDonald, I.R., G. Bohrmann, E. Escobar, F. Abegg, P. Blanchon et al. 2004. Asphalt volcanism and chemosynthetic life in the Campeche Knolls, Gulf of Mexico. *Science* **304**: 999-1002.
- Magaña, V. (ed.). 1999. *Los impactos del Niño en México*. UNAM-InterAmerican Institute for the Global Change Research-Secretaría de Gobernación-Secretaría de Educación Pública-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.
- Manickchand-Heileman, S., L.A. Soto y E. Escobar. 1998. A preliminary trophic model of the continental shelf, southwestern Gulf of Mexico. *Estuarine and Coastal Shelf Science* **46**: 885-899.
- Martínez-Sánchez, J.L. 2001. Leaf litterfall composition in a tropical rain forest in Mexico. *Geo-Eco-Trop* **25**: 29-44.
- Martínez-Yrizar, A. 1984. *Procesos de producción y descomposición de hojarasca en selvas estacionales*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Martínez-Yrizar, A., y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* **6**: 433-444.
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J.M. Maass et al. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **8**: 87-96.
- Martínez-Yrizar, A., J.M. Maass, A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 169-175.
- Martínez-Yrizar, A., S. Núñez, H. Miranda y A. Búrquez. 1999. Temporal and spatial variation of litter production in Sonoran Desert communities. *Plant Ecology* **145**: 37-48.
- Márquez García, E. 2003. *Cartografía y análisis climatológico de la temperatura de la superficie del mar en el Golfo de California (1996-2001)*. Tesis de licenciatura, UNAM, México.
- Maya, Y., y L. Arriaga. 1996. Litterfall and phenological patterns of the dominant overstorey species of a desert scrub community in north-western Mexico. *Journal of Arid Environments* **34**: 23-35.
- Mendoza-Vega, J., E. Karlton y M. Olsson. 2003. Estimations of amounts of soil organic carbon and fine root carbon in land use and land cover classes, and soil types of Chiapas highlands, Mexico. *Forest Ecology and Management* **177**: 191-206.
- Mora, F., y L.R. Iverson. 1998. On the sources of vegetation activity variation, and their relation with water balance in Mexico. *International Journal of Remote Sensing* **19**: 1843-1871.
- Morgan, R.P.C. 1979. *Soil erosion*. Longman, Nueva York.
- Muhlía, A., y M. García. 2007. *Mapas de irradiación solar total, promedios diarios, mensuales y estacionales, calculada a partir de datos solarimétricos de la República mexicana*. Zacatecas, México.
- Müller-Karger, F.E., J.J. Walsh, R.H. Evans y M.B. Meyers. 1991. On the seasonal phytoplankton concentration and sea surface temperature cycles of the Gulf of Mexico as determined by satellites. *Journal of Geophysical Research* **96**: 12645-12665.
- Nagler, P.L., E.P. Glenn y A.R. Huete. 2001. Assessment of spectral vegetation indices for riparian vegetation in the Colorado River Delta, Mexico. *Journal of Arid Environments* **49**: 91-110.
- Nagler, P.L., E.P. Glenn, T.L. Thompson y A.R. Huete. 2004. Leaf area index and normalized difference vegetation index as predictors of canopy characteristics and light interception by riparian species on the lower Colorado River. *Agricultural and Forest Meteorology* **125**: 1-17.

- Návar, J., E. Méndez y V. Dale. 2002. Estimating stand biomass in the Tamaulipan thornscrub of northeastern Mexico. *Annals of Forest Science* **58**: 813-821.
- Nelson, D.C., C.O. Wirsen y H.W. Jannasch. 1989. Characterization of large, autotrophic *Beggiatoa* spp. abundant at hydrothermal vents of the Guaymas basin. *Applied Environmental Microbiology* **55**: 2909-2917.
- NOAA. Current Operational 50 km Nighttime SST Charts for the year 2008, en <[www.osdpd.noaa.gov/PSB/EPS/SST/sst\\_50km.html](http://www.osdpd.noaa.gov/PSB/EPS/SST/sst_50km.html)> (consultado en mayo de 2008).
- Núñez, S., A. Martínez-Yrizar, A. Búrquez y F. García-Oliva. 2001. Carbon mineralization in the southern Sonoran Desert. *Acta Oecologica* **22**: 269-276.
- Oliva, M.G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y M.R. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* **466**: 299-306.
- Ortiz, J.D., S.B. O'Connell, J. DelViscio, W. Dean, J.D. Carriquiry *et al.* 2004. Enhanced marine productivity off western North America during warm climate intervals of the past 52 k.y. *Geology* **32**: 521-524.
- Paruelo, J.M., G. Piñeiro, C. Oyonarte, D. Alcaraz, J. Cabello *et al.* 2005. Temporal and spatial patterns of ecosystem functioning in protected arid areas in southeastern Spain. *Applied Vegetation Science* **8**: 93-102.
- Pavón, N.P., O. Briones y J. Flores-Rivas. 2005. Litterfall and nitrogen content in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* **60**: 1-13.
- Paytan, A., M. Kastner y F.S. Chávez. 1996. Glacial to interglacial fluctuations in productivity in the equatorial Pacific as indicated by marine barite. *Science* **274**: 1355-1357.
- Pettorelli, N., J.O. Vik, A. Mysterud, J.M. Gaillard, C.J. Tucker *et al.* 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 503-510.
- Pineda, J. 1994. Internal tidal bores in the nearshore: Warm-water fronts, seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. *Journal of Marine Research* **52**: 427-458.
- Pineda, J. 1999. Circulation and larval distribution in internal tidal bore warm fronts. *Limnology and Oceanography* **44**: 1400-1414.
- Pineda, J. 2000. Linking larval settlement to larval transport: Assumptions, potentials, and pitfalls. *Oceanography of the Eastern Pacific* **1**: 84-105.
- Pineda, J., y M. López. 2002. Temperature, stratification and barnacle larval settlement in two Californian sites. *Continental Shelf Research* **22**: 1183-1198.
- Pineda, J., V.R. Starczak y T. Stueckle. 2006. Timing of successful settlement: Demonstration of a recruitment window in the barnacle *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series* **320**: 233-237.
- Ramos-Higuera, E., J. Alcocer, E. Ortega-Mayagoitia y A. Camacho. 2008. Nitrógeno: elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical. *Hidrobiológica* **18**: 193-201.
- Rasmussen, M.S. 1998a. Developing simple, operational, consistent NDVI-vegetation models by applying environmental and climatic information: Part I. Assessment of net primary production. *International Journal of Remote Sensing* **19**: 97-117.
- Rasmussen, M.S. 1998b. Developing simple, operational, consistent NDVI-vegetation models by applying environmental and climatic information: Part II. Crop yield assessment. *International Journal of Remote Sensing* **19**: 119-139.
- Reyes-Reyes, B.G., E. Zamora-Villafranco, M.L. Reyes-Reyes, J.T. Frías-Hernández, V. Olalde-Portugal *et al.* 2003. Decomposition of leaves of huisache (*Acacia tortuosa*) and mesquite (*Prosopis* spp.) in soil of the central highlands of Mexico. *Plant and Soil* **256**: 359-370.
- Ricker, M., y R. del Río. 2004. Projecting diameter growth in tropical trees: A new modeling approach. *Forest Science* **50**: 213-224.
- Ruiz-Luna, A., y C.A. Berlanga-Robles. 1999. Modification in coverage patterns and land use around the Huizache-Caimanero lagoon system, Sinaloa, Mexico: A multi-temporal analysis using LANDSAT images. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **49**: 37-44.
- Rusch, D.B., A.L. Halpern, G. Sutton, K. Heidelberg, S. Williamson *et al.* 2007. The Sorcerer II Global Ocean Sampling Expedition: I. Northwest Atlantic through eastern tropical Pacific. *PloS Biology* **5**: e77 doi:10.1371/journal.pbio.0050077.
- Sader, S.A., T. Sever, J.C. Smoot y M. Richards. 1994. Forest change estimates for the Northern Peten region of Guatemala, 1986-1990. *Human Ecology* **22**: 317-332.
- Salinas-Zavala, C.A., A.V. Douglas y H.F. Díaz. 2002. Inter-annual variability of NDVI in northwest Mexico. Associated climatic mechanisms and ecological implications. *Remote Sensing Environment* **82**: 417-430.
- Sánchez, A., y J. Carriquiry. 2007. Flujos de carbono orgánico sedimentario a lo largo del margen continental del Pacífico nororiental mexicano durante los últimos 50 000 años, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, pp. 427-436.
- Sánchez, G., y J. Álvarez-Sánchez. 1995. Litterfall in primary and secondary tropical forests of Mexico. *Tropical Ecology* **36**: 191-201.
- Silverberg, N., F. Aguirre-Bahena, M.Y. Cortés-Martínez y E.J. Urcádiz-Cázares. 2007. Flujos verticales de carbono orgánico e inorgánico particulado en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz y comparación con otros ambientes en el norte de México, en B. Hernández de la Torre y G. Gaxiola-Castro (eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*.

- Instituto Nacional de Ecología, Semarnat-Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México, pp. 411-425.
- Sluyter, A. 1997. Regional, Holocene records of the human dimension of global change: Sea-level and land-use change in prehistoric Mexico. *Global and Planetary Change* **14**: 27-146.
- Soto-Mardones, L., S.G. Marinote y A. Parés-Sierra. 1999. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* **25**: 1-30.
- Tapia, F., J. Pineda, J. Ocampo-Torres, H. Fuchs, E. Parnell *et al.* 2004. High-frequency observations of wind-forced onshore transport at a coastal site in Baja California. *Continental Shelf Research* **24**: 1573-1585.
- Tapia, F., y J. Pineda. 2007. Stage-specific distribution of barnacle larvae in nearshore waters: Potential for limited dispersal and high mortality rates. *Marine Ecology Progress Series* **342**: 177-190.
- Teske, A., K. Hinrichs, U. Edgcomb, A.V. de Vera Gómez, D. Kysela *et al.* 2002. Microbial diversity of hydrothermal sediments in the Guaymas basin: Evidence for anaerobic methanotrophic communities. *Applied and Environmental Microbiology* **68**: 1994-2007.
- Therrell, M.D., D.W. Stahle, M.K. Cleaveland y J.D.A.N. Villanueva-Díaz. 2002. Warm season tree growth and precipitation over Mexico. *Journal of Geophysical Research* **107**: 4205, doi:10.1029/2001JD000851.
- Thunell, R.C., y A.B. Kepple. 2004. Glacial-Holocene  $\delta^{15}\text{N}$  record from the Gulf of Tehuantepec, Mexico: Implications for denitrification in the eastern equatorial Pacific and changes in atmospheric  $\text{N}_2\text{O}$ . *Global Biogeochemical Cycles* **18**: GB1001, doi:10.1029/2002GB002028.
- Tovilla-Hernández, C., y G. de la Lanza-Espino. 1999. Ecología, producción y aprovechamiento del mangle *Conocarpus erectus* L., en Barra de Tecoaapa, Guerrero, México. *Biotropica* **31**: 121-134.
- Whigham, D.F., P. Zugastay Towle, E.F. Cabrera Cano, J. O'Neill y E. Ley. 1990. The effect of variation in precipitation on basal area growth and litter production in a tropical dry forest in Mexico. *Tropical Ecology* **31**: 23-34.
- Williams-Linera, G., y J. Tolome. 1996. Litterfall, temperate, and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest. *Biotropica* **28**: 649-656.
- Williams-Linera, G., M.S. Devall y C. Álvarez-Aquino. 2000. A relict population of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* at the Acatlán Volcano, Mexico: Structure, litterfall, phenology and dendroecology. *Journal of Biogeography* **27**: 1297-1309.
- Wischmeier, W.H., y D.D. Smith. 1958. Rainfall energy and its relationship to soil loss. *Transactions of the American Geophysical Union* **39**: 285-291.
- Xuluc-Tolosa, F.J., H.F.M. Vester, N. Ramírez-Marcial, 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**: 401-412.
- Zavala-Hidalgo, J., S.L. Morey y J.J. O'Brien. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model, *Journal of Geophysical Research* **108**: 3389, doi:10.1029/2003JC001879.