

**Contribución del estrato arbustivo a los flujos de agua y
CO₂ de un matorral subtropical en el Noroeste de
México**

**Understory contribution to water vapor and CO₂ fluxes
from a subtropical shrubland in northwestern Mexico**

Martha L. Vargas Terminel¹, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8365-5528>

Enrico A. Yépez², ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4746-573X>

Tonantzin Tarin³, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5125-579X>

Carlos A. Robles Zazueta⁴, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8384-4708>

Jaime Garatuza Payán⁵, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2357-910X>

Julio C. Rodríguez⁶, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9143-9198>

Christopher J. Watts⁷

Enrique R. Vivoni⁸, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2659-9459>

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

²Instituto Tecnológico de Sonora, Departamento de Ciencias del Agua y del Medio Ambiente, Ciudad Obregón, Sonora, México, enrico.yepez@itson.edu.mx

³University of Delaware, Department of Plant and Soil Sciences, Newark, USA, tonantzin.tarin@gmail.com

⁴University of Nottingham, Division of Plant and Crop Sciences, Sutton Bonington, Leicestershire, UK, carlos.robleszazueta@nottingham.ac.uk

⁵Instituto Tecnológico de Sonora, Departamento de Ciencias del Agua y del Medio Ambiente, Ciudad Obregón, México, jaime.garatuza@itson.edu.mx

⁶Universidad de Sonora, Departamento de Agricultura y Ganadería, Hermosillo, México, jcrod@guayacan.uson.mx

⁷Universidad de Sonora, Departamento de Física, Hermosillo, México, cwatts@correo.fisica.uson.mx

⁸ Arizona State University, School of Earth and Space Exploration, School of Sustainable Engineering and the Built Environment, Tempe, USA, vivoni@asu.edu

Autor para correspondencia: Enrico A. Yépez,
enrico.yepez@itson.edu.mx

Resumen

La productividad neta del ecosistema y evapotranspiración (ET) de los ecosistemas áridos y subtropicales es poco entendida por la escasez de mediciones de flujos de CO₂ y vapor de agua. Todavía las contribuciones relativas a los flujos en los diferentes estratos (p. ej., sotobosque) han sido pobremente analizadas. Este estudio estima ET y los flujos de CO₂ en un estrato arbustivo con presencia de *Mimosa distachya* de un matorral subtropical, en relación con estimaciones netas de la ET y el flujo de CO₂ del ecosistema, determinado con la técnica de covarianza de vórtices. Se tomaron lecturas instantáneas de ET y del intercambio de CO₂ en cuatro parcelas durante distintos periodos durante el día (9, 11, 14 y 18 horas), usando una cámara estática (16.4 m³), equipada con un analizador de gases infrarrojo de rápida respuesta. La variación de flujos durante los periodos de medición se usó para integrar la magnitud del flujo durante el día. Se presentó gran variación en los flujos durante julio y septiembre, donde hubo más ganancia de CO₂ de la atmósfera hacia el ecosistema, con un intercambio neto de CO₂ de $-1.35 \pm 1.93 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $-1.15 \pm 0.74 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, para cada mes, respectivamente, lo cual indica que la fotosíntesis fue más alta que la respiración en este estrato. En un periodo seco durante agosto, el flujo de CO₂ fue de $-0.85 \pm 0.73 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Durante estos periodos, el ET fue de $3.63 \pm 0.15 \text{ mm d}^{-1}$ en julio; $2.71 \pm 0.08 \text{ mm d}^{-1}$ en agosto, y $1.59 \pm 0.5 \text{ mm d}^{-1}$ en septiembre. Comparando estos resultados con los flujos netos de vapor de agua y CO₂ del ecosistema, se encontró que el estrato arbustivo aporta entre 17 y 21% a los flujos de CO₂ y de 25 a 39% en los flujos de vapor de agua durante el monzón de Norteamérica.

Palabras clave: biogeociencias, ecohidrología, sotobosque, evapotranspiración, intercambio neto de CO₂, *Mimosa distachya*.

Abstract

The net ecosystem production and evapotranspiration (ET) of arid and subtropical ecosystems is poorly understood by the lack of measurements of CO₂ and water vapor fluxes. Moreover, the contributions related to the fluxes in the different strata (*i.e.* understory) have been poorly studied. The present investigation estimates ET and CO₂ fluxes of a shrubby understory with the presence of *Mimosa distachya* from a subtropical shrubland in relation to the net estimates of ecosystem ET and net CO₂ fluxes determined with the eddy covariance technique. Instantaneous ET and CO₂ exchange measurements were carried in four plots for different time periods during the day (9, 11, 14 and 18 hours) using a static chamber (16.4 m³) coupled with a fast response infrared gas analyzer. The variation of the fluxes during diurnal cycles was used to integrate the magnitude of the flux during the daylight hours. There was great variation in the understory fluxes, during July and September where there was more CO₂ gain from the atmosphere towards the ecosystem with a net CO₂ exchange of $-1.35 \pm 1.93 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and $-1.15 \pm 0.74 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectively, indicating that photosynthesis was higher than respiration in this stratum. In a dry period during August the CO₂ flux was $-0.85 \pm 0.73 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. During these periods, ET was $3.63 \pm 0.15 \text{ mm d}^{-1}$ in July; $2.71 \pm 0.08 \text{ mm d}^{-1}$ in August, and $1.59 \pm 0.5 \text{ mm d}^{-1}$ in September. Comparing these results with the total ecosystem ET and the net CO₂

exchange, it was found that the understory contributes with 17 and 21% to CO₂ fluxes and from 25 to 39% in water vapor fluxes during the North American Monsoon.

Keywords: Biogeosciences, ecohydrology, understory, evapotranspiration, net CO₂ exchange, *Mimosa distachya*.

Recibido: 29/08/2019

Aceptado: 22/01/2020

Introducción

Los ecosistemas áridos y semiáridos cubren alrededor de 40% de la superficie terrestre (Shaw, Huxman, & Lund, 2005). Tales ecosistemas han tomado un interés importante en el estudio del ciclo global del carbono (C) debido a la complejidad de procesos funcionales dinámicos que intervienen para definir su productividad; representan hasta 30% de la productividad primaria neta, almacenan alrededor de 15% del contenido de C orgánico en el suelo y controlan el almacenamiento de CO₂ en ecosistemas terrestres a nivel global (Schlesinger & Bernhardt, 2013; Poulter *et al.*, 2014; Ahlström *et al.*, 2015); y están limitados por la

disponibilidad de agua, siendo la precipitación el factor principal que regula su productividad (Biederman *et al.*, 2017). Los regímenes de lluvia en estos ecosistemas son estacionales; los eventos de precipitación se presentan en forma de “pulsos intermitentes” (Ehleringer, 2001; Huxman *et al.*, 2004), haciendo que sus procesos biogeoquímicos tengan respuestas altamente sensibles a la intensidad y frecuencia en la precipitación (Austin *et al.*, 2004; Verduzco *et al.*, 2015); ello provoca que la actividad ecofisiológica de la vegetación y los organismos presentes del suelo sea muy dinámica y difícil de predecir (Vargas *et al.*, 2013; Biederman *et al.*, 2016).

El balance de C y H₂O en ecosistemas terrestres está delimitado por el intercambio de elementos y energía, el cual se da por medio de la asimilación de CO₂ a través del proceso la fotosíntesis (PPB, productividad primaria bruta) y la emisión de CO₂ hacia la atmósfera por medio de la respiración del ecosistema (R_{eco}). Este intercambio de CO₂ entre la atmósfera y el ecosistema comprende el balance neto de PPB y R_{eco} siendo conocido como intercambio neto del ecosistema (*Net Ecosystem Exchange*, NEE por sus siglas en inglés), el cual es una aproximación robusta de la productividad neta del ecosistema ($PNE = -NEE$) (Chapin, Matson, & Vitousek, 2011; Grace, Mitchard, & Gloor, 2014).

El intercambio de elementos y energía entre el ecosistema y la atmósfera se ha medido por diferentes técnicas, pero a escala de ecosistema, la más utilizada es la covarianza de vórtices (EC, *Eddy Covariance*; Baldocchi, 2008). Sin embargo, esta técnica tiene limitaciones para representar flujos en distintos estratos del ecosistema, pues asume una extensión de terreno grande y homogénea, y no

distingue entre los diferentes estratos del ecosistema (p. ej., sotobosque y microbiota del suelo). Por tanto, las contribuciones relativas a los flujos ecosistémicos del dosel y sotobosque no se conocen ampliamente (Scott *et al.*, 2003). Se ha encontrado que debido a las condiciones que presenta el sotobosque, como una velocidad del viento baja, gran heterogeneidad y turbulencia intermitente, provoca que las mediciones de EC sean inconsistentes. Las cámaras estáticas son herramientas adecuadas para estudios de dinámica de intercambio de gases a escalas pequeñas con amplia variabilidad espacial (Angell, Svejcar, Bates, Saliendra, & Johnson, 2001; Yépez *et al.*, 2005) y presentan una relación aceptable con la técnica de covarianza de vórtices (Angell & Svejcar, 1999; Czóbel *et al.*, 2005; Wohlfahrt, Fenstermaker, & Arnone III, 2008).

Debido a la estructura del sotobosque, que consiste en un mosaico de patrones heterogéneos, muy común en las zonas áridas y semiáridas (Loik, Breshears, Lauenroth, & Belnap, 2004), el uso de cámaras estáticas es recomendable para detectar los efectos de la vegetación y el cambio de uso de suelo en los flujos de CO₂ y vapor de agua (Delgado-Balbuena *et al.*, 2013). Escasas investigaciones han cuantificado la evapotranspiración y los flujos de CO₂ a escalas intermedias o en compartimentos específicos de los ecosistemas (Scott *et al.*, 2003). Sin embargo, se ha observado que en ecosistemas áridos y semiáridos el sotobosque o estratos inferiores pueden contribuir hasta con un 44% de los flujos netos de C (Misson *et al.*, 2007) y hasta 62% de la ET en un bosque de mezquite (Yépez *et al.*, 2007).

Debido a que con cámaras estáticas de intercambio de gases es posible cuantificar estos flujos ecosistémicos (Arnone & Obrist, 2003;

Jasoni, Smith, & Arnone, 2005; Delgado-Balbuena *et al.*, 2013), en el presente estudio se midieron los flujos de CO₂ y vapor de agua en un estrato arbustivo con presencia de *Mimosa distachya* en un matorral subtropical del noroeste de México, para estimar la contribución relativa a los flujos totales del ecosistema. Las hipótesis elaboradas por los autores proponen que este estrato arbustivo contribuye con un porcentaje significativo a los flujos totales de CO₂ y vapor de agua del ecosistema, además de que su contribución relativa varía en función de la disponibilidad de agua en suelo durante la temporada de lluvia.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El sitio de estudio es un matorral subtropical. Se encuentra en el municipio de Rayón, en la parte central del estado de Sonora, México (29.74° N, -110.54° O), a una altitud de ~632 msnm (Vivoni *et al.*, 2010). El clima de la zona es árido semicálido BSoh(x') de acuerdo con la clasificación de García (1998). Esta zona posee una marcada estacionalidad, influenciada

por el fenómeno del sistema del monzón de Norteamérica, lo que permite una activa temporada de lluvias durante el verano, lo que representa hasta 70% de la precipitación anual (Villarreal *et al.*, 2016). Los registros históricos reportan una temperatura promedio anual de 21.4 °C, con una precipitación media de 502 mm año⁻¹ durante el periodo 1974-2016 (CICESE, 2018). El sitio está equipado con un sistema de covarianza de vórtices (Baldocchi *et al.*, 2001; Baldocchi, 2008), que monitorea de manera continua el flujo de CO₂ y vapor de agua del matorral (Watts *et al.*, 2007). Los suelos son poco profundos (~1 m) y se clasifican como regosol-yermosol, con textura franco arenosa (de 0 a 30 cm) y arcilla arenosa (de 30 a 100 cm) (Verduzco *et al.*, 2018).

En su mayoría, la vegetación del sitio se caracteriza por especies micrófilas, con presencia de espinas y pérdida de hojas durante la temporada seca (Rzedowski, 2006). Presenta dos estratos definidos por: (1) un estrato arbóreo, dominado por las especies de *Prosopis velutina*, *Acacia cochliacantha* *Parkinsonia praecox* y consorcios de *Fouquieria macdougalii* con *Jatropha cordata*; y (2) un estrato arbustivo conformado por *Ambrosia cordifolia*, *Encelia farinosa*, *Lycium berlandieri* y una notable presencia de *Mimosa distachya* (Tarin *et al.*, 2014).

Intercambio neto de CO₂ (NCE) y evapotranspiración del estrato arbustivo (ET_{arb})

Para fines del presente estudio se emplearon los términos de intercambio neto de CO₂ (*net CO₂ exchange*, *NCE* por sus siglas en inglés) y evapotranspiración del estrato arbustivo (*ET_{arb}*) para referir al intercambio de CO₂ y al flujo de vapor de agua medido con la cámara estática. Se utilizarán los conceptos de intercambio neto del ecosistema (*net ecosystem exchange*, *NEE* por sus siglas en inglés) y evapotranspiración del ecosistema (*ET*) para hacer alusión al intercambio de CO₂ y flujo de vapor de agua proveniente de la técnica de covarianza de vórtices (*EC*).

Las mediciones del intercambio de gases se llevaron a cabo durante el verano de 2012, los días del año 199, 220-221 y 258-259, durante la temporada del monzón de Norteamérica. Los flujos de CO₂ y vapor de agua se cuantificaron utilizando una cámara estática de intercambio de gases (domo), un método desarrollado y explicado detalladamente en Arnone y Obrist (2003). La cámara es una versión modificada de la cámara de 4.2 metros de diámetro fabricada por *Shelter Systems Inc.* (Menlo Park, CA, EUA). La cámara tiene una altura de 2.0 m, un peso de 30 kg, volumen de 16.4 m³ y cubre un área de 12.25 m². Su estructura se forma por una cubierta semitransparente y moderadamente translúcida de polietileno (PE), que permite el paso de 90% de la luz hacia el interior de la cámara (Arnone & Obrist, 2003). Se modificó la versión usada por Arnone y Obrist (2003), pues se construyó una base inferior para mayor soporte y sellado (Figura 1).

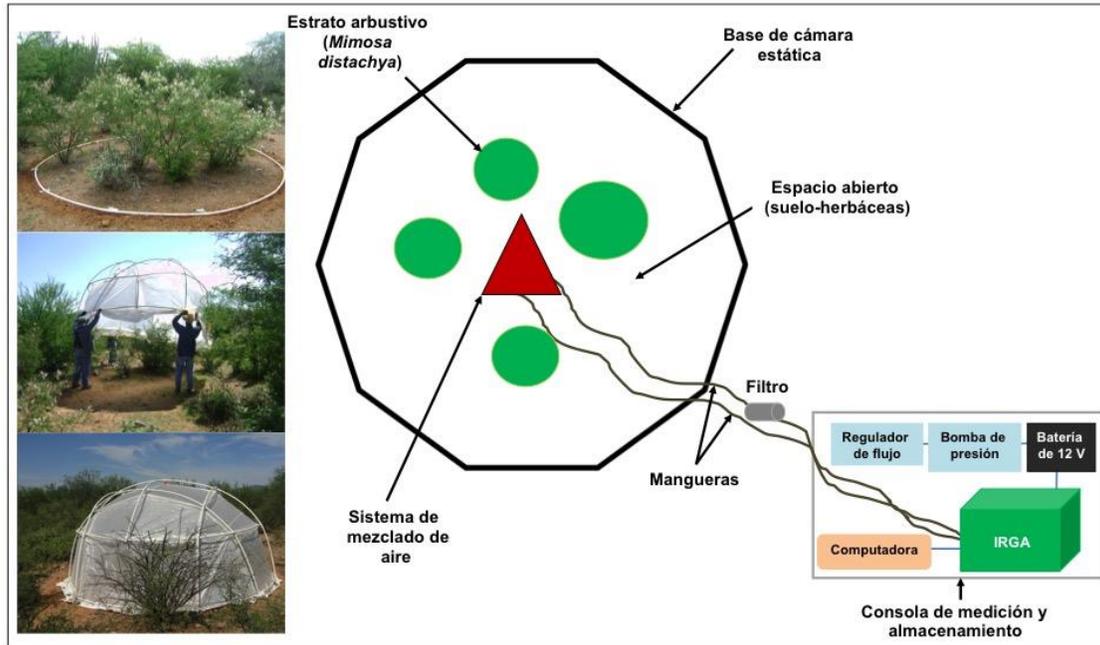


Figura 1. Diseño experimental para la medición de intercambio de gases con una cámara estática y diagrama del sistema de medición, control y almacenamiento.

Se seleccionaron cuatro parcelas experimentales que tuvieran *M. distachya* y un área foliar similar, la cual se determinó con un ceptómetro (Sun Scan SS1, Delta T Devices Ltd., Cambridge, UK) (Tabla 1). Las mediciones tuvieron una duración entre 120 y 140 segundos después de colocar la cámara a cada parcela experimental; terminada cada medición fue removida y aireada por varios minutos antes de ser puesta en otra parcela (Hamerlynck *et al.*, 2011). Se tomaron lecturas instantáneas de NCE y ET_{arb} en las parcelas experimentales en cuatro periodos del día (9, 11, 14 y 18 horas).

Tabla 1. Índice de área foliar para las parcelas experimentales en el estrato arbustivo del matorral subtropical.

Parcela	Promedio	Desviación estándar	Error estándar
1	0.6	0.30	0.12
2	0.6	0.32	0.11
3	0.8	0.46	0.16
4	0.9	0.77	0.27

Antes de cada medición se estableció al centro de cada parcela un sistema de mezclado de aire formado por seis abanicos de 12 cm de diámetro, cuatro orientados en horizontal y dos de manera vertical para la homogeneización del aire dentro de la cámara. El aire dentro de la cámara estática fue circulado hacia un analizador de gases en infrarrojo (IRGA, LI-840, LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, EUA) para determinar la concentración (cambio) de CO₂ y vapor de agua. Para esto se utilizó una bomba neumática (GAST, Benton Harbor, MI, EUA) para la circulación del aire hacia el IRGA; un regulador de flujo (*Dwyer Instruments, Inc., Michigan City, IN, EUA*) para circular el aire a 1 litro por minuto, y un filtro (Balston DFU, Haverhill, MA, EUA) para evitar el paso de impurezas hacia el IRGA. Los datos recolectados por el IRGA se almacenaron en una computadora portátil usando el *software* de adquisición de datos del *LI-840* (Figura 1).

Cálculos de flujos con cámaras estáticas

El cálculo de NCE y ET_{arb} en cada parcela experimental se obtuvo mediante la ecuación de flujo para cámaras estáticas de Jasoni *et al.* (2005):

$$\frac{F = m \cdot V \cdot P}{A \cdot R \cdot T} \quad (1)$$

donde F es el flujo instantáneo neto de CO_2 ($\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$) o H_2O ($\text{mmol m}^2 \text{s}^{-1}$); m , la razón de cambio de concentración de CO_2 y H_2O con respecto al tiempo (p. ej., Figura 2); V , el volumen total de la cámara estática (m^3); P , la presión atmosférica (kPa); R , la constante de los gases ideales ($8.3144 \text{ m}^3 \text{ Pa mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$); T , la temperatura promedio del aire durante la medición (K), y A es el área de la cámara estática (m^2).

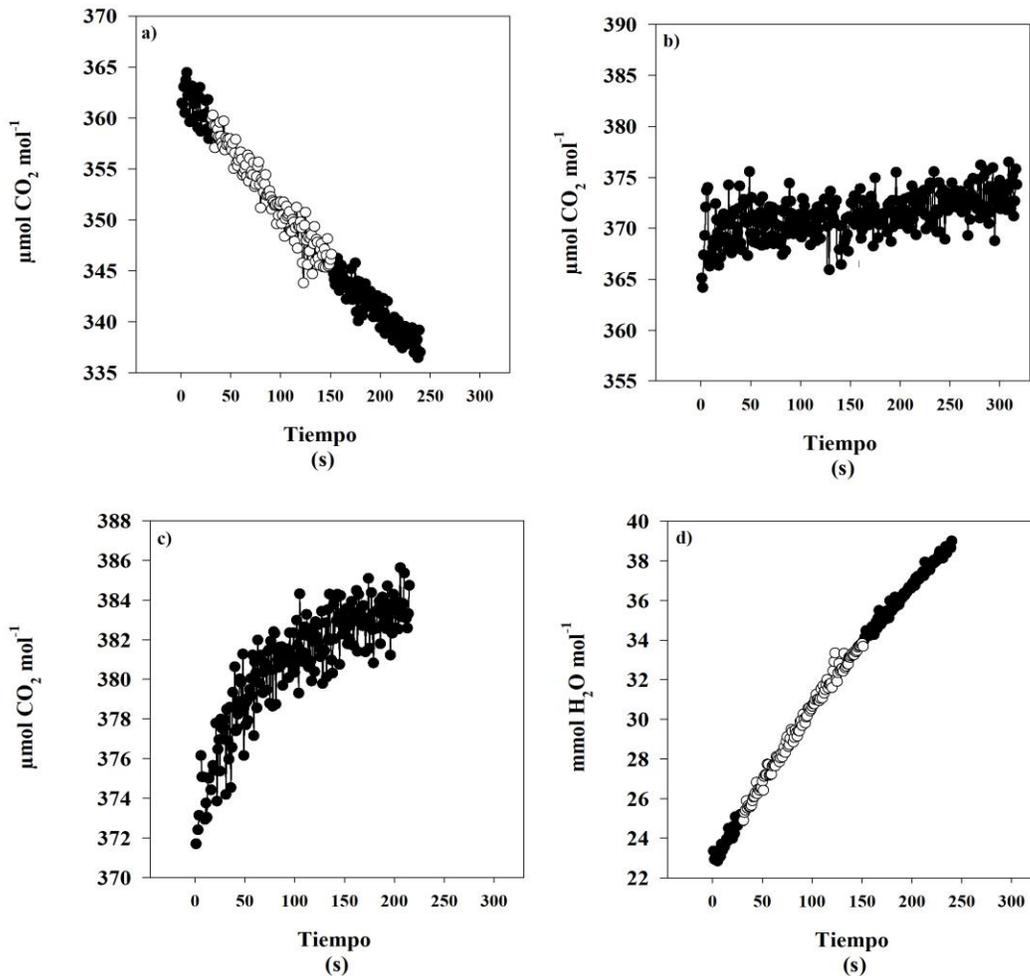


Figura 2. Ejemplos de mediciones instantáneas de cambios en las concentraciones de CO_2 y vapor de agua dentro de la cámara de un periodo de medición en una parcela experimental con presencia de *M. distachya*. El panel a) representa asimilación de CO_2 ; b) compensación entre asimilación y emisión; c) emisión de CO_2 , y d) salida de agua. La porción en color blanco son los 120 segundos considerados para el cálculo de NCE y ET_{arb} .

Durante cada medición, P se obtuvo del IRGA y la T con un termopar. Para tener la pendiente (m) de cada medición se tomaron los datos del incremento de concentración de gases después de 30 s de iniciadas las mediciones, a fin de permitir la estabilización de las condiciones dentro de la cámara. En cada medición, los incrementos instantáneos de CO_2 y H_2O se graficaron para determinar m ; con estas mediciones, pendientes negativas representan captura de CO_2 del ecosistema, mientras que pendientes positivas son emisión de CO_2 y vapor de agua (ET) hacia la atmósfera (Figura 2).

Para integrar los flujos de CO_2 y vapor de agua a escala diurna se siguió el procedimiento de Potts *et al.* (2006), donde los valores instantáneos de NCE y ET_{arb} de cada parcela se calcularon utilizando una curva de ajuste y la función de integración trapezoidal (*SigmaPlot* v.12, *Systat Software, Inc.*, Chicago, IL, EUA).

Intercambio neto del ecosistema (NEE) y evapotranspiración (ET)

La técnica de covarianza de vórtices (EC, por sus siglas en inglés) emplea mediciones de alta frecuencia (10 Hz) de la concentración de gases (p. ej., H_2O , CO_2 o CH_4) y la dirección del viento en tres dimensiones, lo cual permite estimar el intercambio vertical de energía y gases entre el

ecosistema y la atmósfera, con base en la turbulencia que ocurre en la atmósfera (Baldocchi, 2014; Aubinet, Vesala, & Papale, 2012). El flujo se define como la covarianza de la velocidad de las fluctuaciones verticales de la velocidad del viento y la concentración de CO₂ y agua, multiplicada por la densidad promedio del aire en un espacio de tiempo (Delgado-Balbuena *et al.*, 2019).

El sistema de covarianza de vórtices en el sitio de estudio consistió en un anemómetro sónico de tres dimensiones (CSAT3, *Campbell Scientific*, Logan, Utah, EUA) y un analizador de gases en infrarrojo de configuración abierta (LI-7500, LI-COR Biosciences, Lincoln, Nebraska, EUA), que realizan las mediciones a 20 Hz y se colocaron a 6 m sobre la vegetación. Además, se midieron variables meteorológicas, que incluyeron humedad relativa y temperatura (HMP45D, *Vaisala*, Helsinki, Finland); precipitación (TR-525USW, *Texas Electronics*, Dallas, TX, EUA), y humedad de suelo (CS616, *Campbell Scientific*, Logan, UT, EUA). Los datos derivados del sistema de EC y de los sensores de meteorología se guardaron en una consola de control y almacenamiento de datos (CR5000, *Campbell Scientific*, Logan, Utah, EUA). A la postre, los datos se procesaron y promediaron a medias horas para obtener *NEE* y *ET* (Verduzco *et al.*, 2018). Estudios previos describen con mayor detalle la instrumentación del sistema de EC y los sensores meteorológicos en el sitio de estudio, así como el procesamiento y controles de calidad de datos de *NEE* y *ET* (Watts *et al.*, 2007; Vivoni *et al.*, 2010; Méndez-Barroso *et al.*, 2014; Tarin *et al.*, 2014).

Para representar los flujos diurnos de *NEE* y *ET*, y poder compararlos con las mediciones de *NCE* y *ET_{arb}*, se realizó un promedio

de siete días de las observaciones de *NEE* y *ET*, que incluyeron tres días previos de medición con la cámara estática, el día de medición y tres días posteriores.

Resultados

Condiciones ambientales

La Figura 3 muestra las variaciones de las condiciones meteorológicas durante el periodo de mediciones de flujos de CO₂ y vapor de agua en el matorral subtropical de Rayón, Sonora, México. La temperatura varió entre 24.48 y 34.79 °C, mientras que HR mostró un comportamiento inverso a la temperatura, con valores entre 77.90 y 21.52%. Durante la época de lluvias en el sitio de estudio se registraron 39 eventos de precipitación, de los cuales, 62% fue mayor a 3 mm y el restante (39%) se trató de eventos menores a 3 mm, con periodos secos (intervalos entre los eventos de precipitación menores o iguales a cuatro días). Similar a HR, la humedad de suelo respondió a los patrones de precipitación. La humedad de suelo se incrementó con la presencia de lluvia y disminuyó

cuando terminaron los pulsos de precipitación; el valor más alto observado de humedad de suelo fue de $0.20 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ después de un evento de lluvia de más de 70 mm y el más bajo de $0.01 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$.

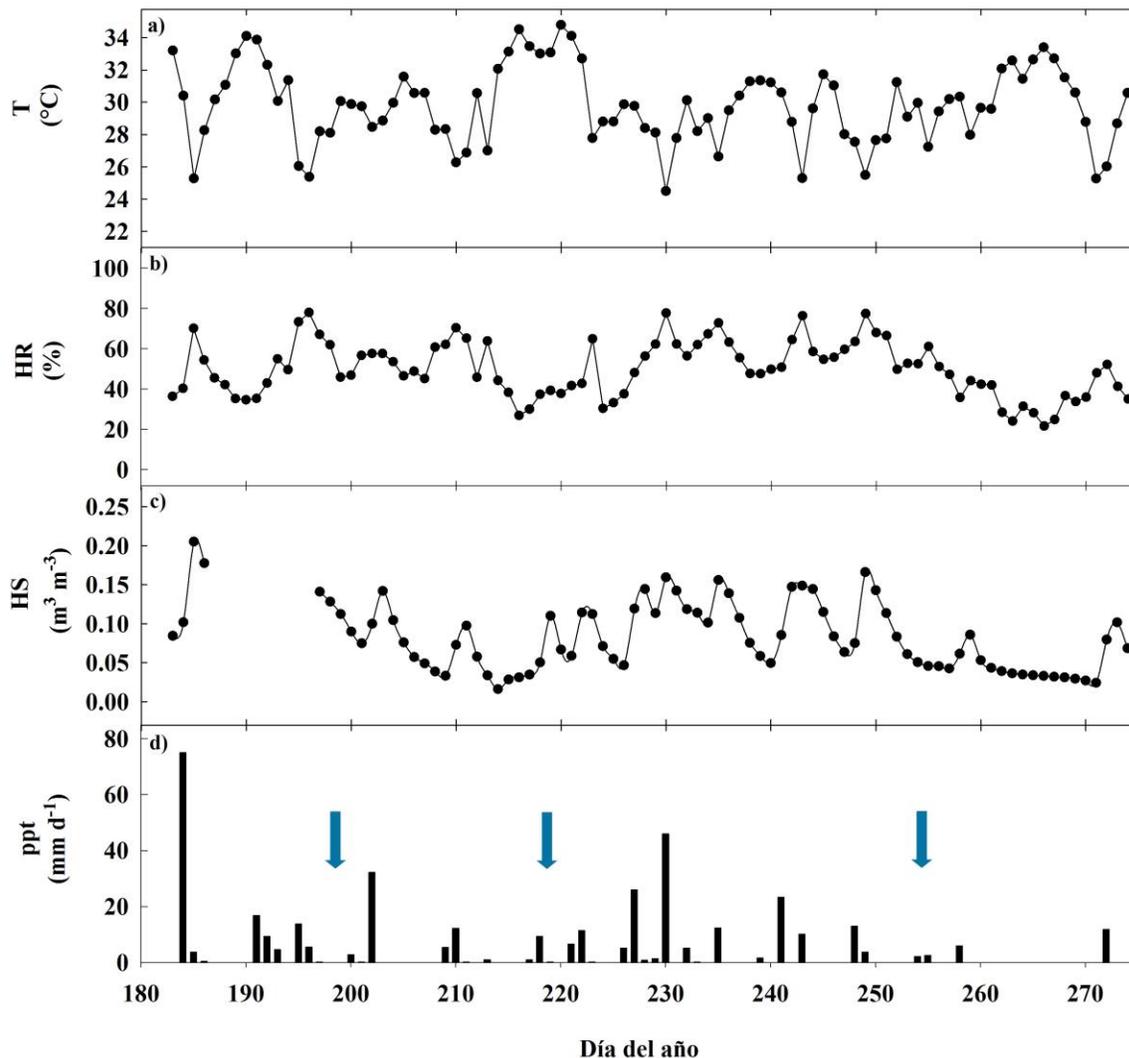


Figura 3. Micrometeorología diaria promedio para el periodo julio-septiembre de 2012: a) temperatura (T); b) humedad relativa (HR); c) humedad de suelo (HS), y d) precipitación (ppt). Las flechas indican los

días del año (199, 220-221 y 258-259) en que se efectuaron las mediciones de NCE y ET_{arb} con la cámara estática.

NCE y flujo de vapor de agua en el estrato arbustivo

La Figura 4 ilustra la magnitud y trayectoria de NCE y ET_{arb} durante un ciclo diurno en el verano de 2012. Los flujos promedio ($n = 4$) máximos de NCE se detectaron a las 11:00 horas, con valores de -2.46 ± 0.54 y $-5.08 \pm 0.96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para los meses de agosto y septiembre, respectivamente, con excepción de julio, que mostró el valor más alto de NCE a las 9:00 con $-6.83 \pm 1.32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Durante la tarde, los flujos promedio disminuyeron al rango de -0.35 ± 1.72 , -1.02 ± 0.10 y $-0.21 \pm 0.27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Notablemente, se observa el mismo comportamiento de NCE con respecto a NEE durante los periodos diurnos, coincidiendo con sus valores máximos de asimilación de CO_2 a las mismas horas del día.

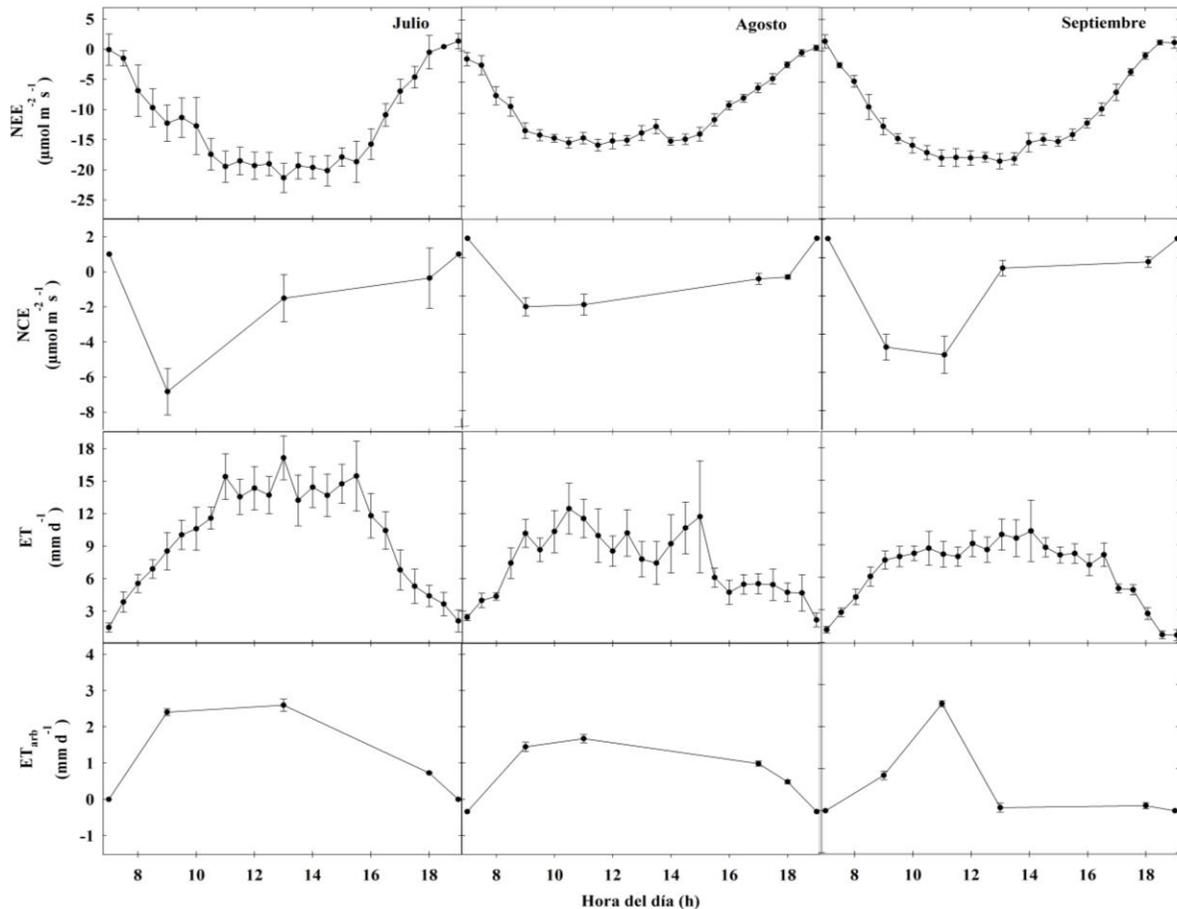


Figura 4. Trayectoria diaria del intercambio neto de CO_2 (NCE) y evapotranspiración (ET_{arb}) del estrato arbustivo con presencia de *M. distachya* y del intercambio neto del ecosistema (NEE) y evapotranspiración (ET) total del ecosistema determinado por covarianza de vórtices (EC) durante el periodo de estudio.

Por otra parte, el valor promedio de la ET_{arb} a las 09:00 horas durante julio fue $2.40 \pm 0.09 \text{ mm d}^{-1}$, mientras que en agosto mostró un valor de $1.54 \pm 0.10 \text{ mm d}^{-1}$, y en septiembre de $0.84 \pm 0.10 \text{ mm d}^{-1}$.

Los valores máximos de *ET* se observan entre las 11:00 y 14:00 horas, con valores de 2.59 ± 0.16 , 1.73 ± 0.09 , 2.54 ± 0.07 mm d⁻¹ para julio, agosto y septiembre, respectivamente, mostrando los valores mínimos a las 18:30 horas (en el rango de 0.07 a 0.72 mm d⁻¹).

Evapotranspiración e intercambio neto del ecosistema

La *ET* y el flujo de CO₂ del ecosistema —obtenidos con la técnica de EC— se muestran en la Figura 4. Los valores negativos de *NEE* comienzan alrededor de las 7:00 horas durante julio y agosto, con rangos entre -1.28 y -0.08 μmol m⁻² s⁻¹; mientras que en septiembre el ecosistema comienza a presentar ganancia de CO₂ a las 7:30 horas, con un valor de -2.23 μmol m⁻² s⁻¹. Estos valores se incrementan de manera continua y rápida hasta las 11:00 horas, aproximadamente, para los tres meses, mostrando valores máximos de asimilación de CO₂, de -18.54, -15.14 y -17.12 μmol m⁻² s⁻¹ para julio, agosto y septiembre. Durante la tarde, el ecosistema responde al decremento de la radiación solar, los valores negativos de CO₂ disminuyen a valores mínimos de -0.51, -0.29 y -3.37 μmol m⁻² s⁻¹.

El intercambio de vapor de agua a nivel ecosistema comienza a las 6:30 horas con la disponibilidad de radiación solar y el aumento de temperatura. Durante el mes de julio hubo valores promedio entre 1.10

y 17.14 mm d⁻¹; agosto mostró rangos de *ET* entre 1.50 y 12.43 mm d⁻¹. Los resultados medidos por *EC* indican que el mes de septiembre difiere de los anteriores; el inicio de la dinámica de los flujos de vapor de agua del ecosistema se da a las 7:00 horas y concluye el ciclo diurno para las 17:30 horas, mostrando un rango de valores entre 1.13 y 10.27 mm d⁻¹. Los valores de evapotranspiración no comienzan cercanos o iguales a cero debido a que las mediciones fueron sólo con disponibilidad de radiación solar.

Dinámica de flujos integrados del estrato arbustivo y el ecosistema

El estrato arbustivo con presencia de la leguminosa *M. distachya* tiene una importante contribución a la dinámica de los flujos de CO₂ y vapor de agua durante las horas luz en el matorral subtropical que estudiaron los autores. El estrato arbustivo presentó una gran variabilidad en los flujos diurnos totales, siendo julio y septiembre los meses de mayores ganancias de C, con valores de $-1.3 \pm 1.93 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y $-1.15.85 \pm 0.74 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente, sugiriendo que durante estos periodos, la fotosíntesis fue más fuerte que la respiración en tal estrato. En agosto, cuando se presentó un periodo seco, *NCE* fue de $-0.85 \pm 0.73 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, menor que los otros dos meses; la *ET*_{arb} de julio fue $3.63 \pm 0.15 \text{ mm d}^{-1}$.

¹; mientras agosto presentó $2.71 \pm 0.08 \text{ mm d}^{-1}$, y septiembre con $1.59 \pm 0.05 \text{ mm d}^{-1}$. Cabe destacar que la variación en la evapotranspiración siguió el patrón de disponibilidad de agua, mostrando los flujos más bajos en septiembre (Figura 5).

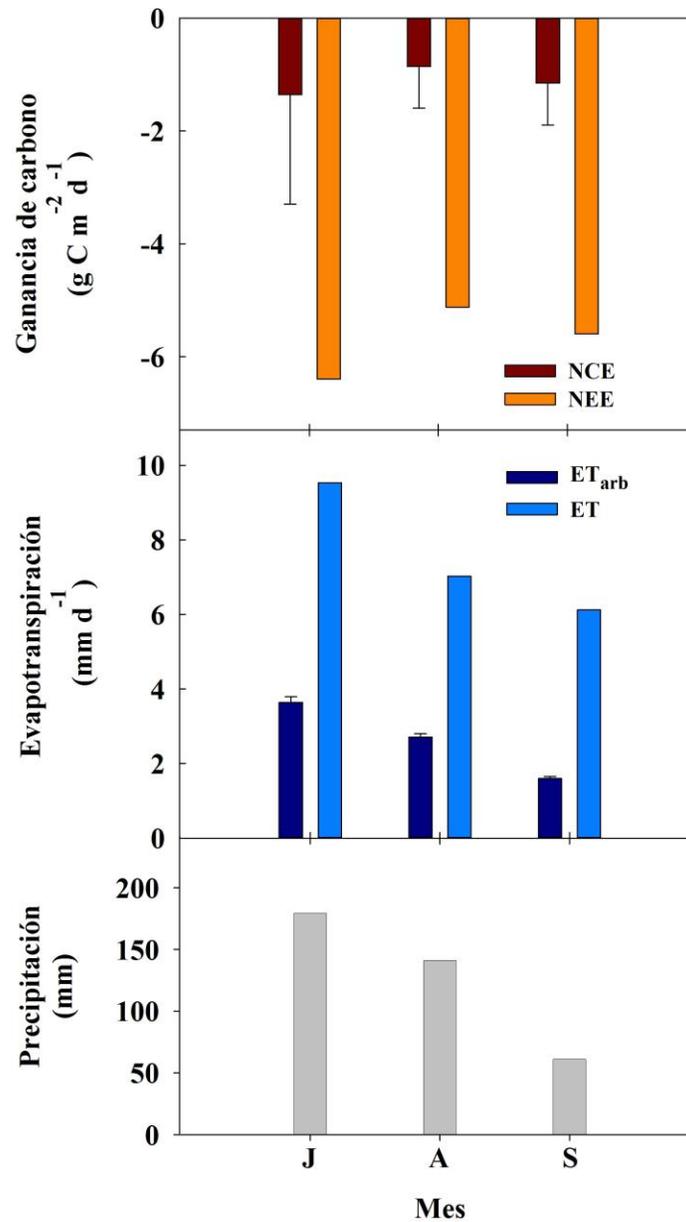


Figura 5. Comparación de flujos de NCE y ET_{arb} y los flujos totales del ecosistema (NEE y ET) durante el periodo de estudio, en donde J = julio, A = agosto, S = septiembre.

La aportación al flujo de CO₂ y agua por parte del estrato arbustivo fue considerable. La contribución relativa del estrato arbustivo al flujo de CO₂ del ecosistema durante los días de estudio fue de 20 y 35% al flujo de agua. Los valores máximos de ganancia de CO₂ se observaron durante el mes de julio, tanto lo obtenido por la cámara estática como por el sistema de EC. Por otra parte, tanto con *NCE* y *NEE* variaron de acuerdo con la disponibilidad de humedad. La variación en *ET*_{arb} y *ET* siguió el patrón de disponibilidad de agua en el suelo, mostrando los flujos más bajos en septiembre.

Discusión

La dinámica de los flujos de H₂O y CO₂ es más activa durante la temporada de lluvias. Todavía se desconoce la contribución relativa del sotobosque o estratos inferiores del ecosistema. En el matorral se tiene un estrato arbustivo con presencia de la leguminosa *M. distachya*, por lo que la hipótesis planteada acerca de este arbusto tiene una importante contribución a la magnitud y dinámica de los flujos de agua y CO₂ en dicho ecosistema.

Existen metodologías que permiten medir los flujos de agua y CO₂, separar los flujos a nivel del ecosistema y estrato arbustivo, como las

cámaras estáticas, las cuales son herramientas útiles para medir flujos de vapor de agua y CO₂ en los diferentes estratos de los ecosistemas y de parcelas experimentales (Amone & Obrist, 2003; Yépez *et al.*, 2005).

El área cubierta por las cámaras estáticas incluye todos los componentes representativos del ecosistema, por lo que se elimina la necesidad de separar las mediciones de flujos en los espacios arbustivos (suelo *vs.* herbáceas), y el estrato arbustivo, un procedimiento necesario para las cámaras pequeñas usadas por Angell y Svejcar (1999) y Angell *et al.* (2001), además de permitir la replicación, lo que permite rigor estadístico (Yépez *et al.*, 2005).

También se ha demostrado que los métodos de cámaras estáticas tienen una relación consistente con los flujos estimados con la técnica de EC (Oechel *et al.*, 1998; Angell *et al.*, 2001; Wohlfahrt *et al.*, 2008), sin perder la representatividad del ecosistema.

Los resultados obtenidos por los autores muestran una dinámica y comportamiento variable de los flujos de CO₂ y vapor de agua en los periodos diurnos, prevaleciendo valores considerables de asimilación de CO₂ (Figura 4), lo que representa una contribución relativa de entre 17 y 21% del flujo neto del ecosistema (p. ej., *NEE*), mientras que la evapotranspiración del estrato arbustivo representó entre 25 y 39% del flujo total de la *ET* en el ecosistema. Esta respuesta sugiere que hubo suficiente humedad en el suelo durante la temporada del monzón para que *M. distachya* se mantuviera fisiológicamente activa, ya que la fotosíntesis durante las horas luz siempre fue dominante, a pesar de

presentar una depresión importante a partir del mediodía, lo que quizás limitó su contribución a los flujos ecosistémicos netos de CO₂ (Figura 4).

La actividad de los microorganismos del suelo probablemente también se vio influenciada por la disponibilidad de agua en el suelo para contribuir a la dinámica del intercambio de gases.

En las parcelas de estudio existe una presencia importante de costras biológicas del suelo, las cuales pudieron contribuir al intercambio neto de CO₂. En el desierto de Mojave, Jasoni *et al.* (2005) atribuye que las tasas de asimilación más altas pudieron haber sido debido a la fotosíntesis de las comunidades autótrofas del suelo como las costras biológicas, que en condiciones óptimas de disponibilidad de agua y temperatura para realizar su actividad biológica pueden contribuir de manera significativa a la biogeoquímica del ecosistema (Delgado-Baquerizo, Maestre, & Gallardo, 2013).

La mayoría de los eventos de precipitación de los ecosistemas áridos y semiáridos son pulsos menores a 3 mm (Loik *et al.*, 2004), pulsos de lluvia pequeños para provocar una respuesta de la mayoría de las plantas, pero lo suficientemente grandes como para estimular una respuesta de las costras biológicas, que por lo general se encuentran de 1 a 2 mm de la superficie del suelo, entre la cubierta de la vegetación (Austin *et al.*, 2004). Así, sería plausible considerar una contribución importante de las costras biológicas del suelo a los flujos de C de este estrato arbustivo. Por ejemplo, en el sitio se presentaron, en promedio, intervalos de tres días entre cada evento de precipitación, donde 58% fue mayor a 3 mm (Figura 2). Tomando en cuenta que hubo presencia óptima de humedad en las

parcelas del estrato arbustivo con presencia de *M. distachya*, se tuvo un microambiente ideal para una alta actividad fisiológica de esta leguminosa y de las costras biológicas.

Los autores no tienen conocimiento acerca de estudios que proporcionen datos de los patrones diurnos de *NCE* y *ET* en estratos inferiores de ecosistemas, como el sotobosque en ecosistemas semiáridos. Sin embargo, la contribución relativa del estrato arbustivo con presencia de *M. distachya* es similar a reportes previos en varios ecosistemas, y en particular para zonas semiáridas (Misson *et al.*, 2007; Yépez, Scott, Cable, & Williams, 2007). De igual forma, es posible comparar nuestros valores de *NCE* (Figura 4) medidos con la cámara estática durante la temporada de lluvias con otros ecosistemas arbustivos. Por ejemplo, Jasoni *et al.* (2005) reporta valores máximos de asimilación diurnos de $-1.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el desierto de Mojave; mientras que Obrist, DeLucia, y Arnone, (2003), al igual que Prater, Obrist, Arnone III, y DeLucia (2006), reportan valores de $-3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y rangos de $0.2-4.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, y Angell *et al.* (2001) mostraron valores de entre -7 y $-10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ dentro en la Gran Cuenca (*Great Basin*). En el contexto de las ganancias de C diurnas en pastizales y cultivos manejados se puede mencionar que lo reportado por Delgado-Balbuena *et al.* (2013) con rangos entre -0.1 y $-6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ son similares a nuestras mediciones.

El intercambio neto de CO_2 del matorral subtropical, en los meses estudiados durante el monzón de Norteamérica, presenta niveles cercanos o similares a otros ecosistemas estacionales secos de México (Delgado-Balbuena *et al.*, 2019) y en particular de la región del monzón

de Norteamérica (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019). En general, los valores de ganancia de C son consistentes con otros ecosistemas áridos y semiáridos, pues la ganancia observada de $-6.39 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ está en el rango de lo reportado para el desierto de Mojave, con $-1.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Wohlfahrt *et al.*, 2008), y praderas semiáridas con valores entre $-6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Zhao *et al.*, 2006) y $-3.9 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Kato *et al.*, 2004).

Conclusiones

La variabilidad de los flujos de vapor de agua y CO_2 en el ecosistema estuvo influenciada por la presencia de precipitaciones durante la temporada del monzón en el verano. El uso de cámaras estáticas (con área de 12.25 m^2 y volumen de 16.4 m^3) es una herramienta útil para medir el intercambio de gases en los ecosistemas, que además permite estudiar la contribución relativa y variabilidad del intercambio de gases a escalas más pequeñas con amplia heterogeneidad espacial, sin perder la representatividad del ecosistema. Es importante hacer distinciones entre los diversos estratos que presentan los ecosistemas, ya que cada uno contribuye de manera diferente a las variaciones del intercambio de gases con la atmósfera. Los autores han demostrado que el estrato arbustivo contribuye de forma significativa a los flujos de vapor de agua y CO_2 del

ecosistema. Comparando los resultados estimados por la técnica de EC, se encontró que el estrato arbustivo con presencia de *M. distachya* representa una contribución importante y significativa al intercambio de CO₂ y agua en el ecosistema, ya que puede contribuir hasta con 20 y 35%, respectivamente.

Estudiar las contribuciones relativas de los estratos arbustivos y su dinámica hacia los flujos de vapor de agua y CO₂ permite entender y conocer la dinámica funcional de los ecosistemas áridos y semiáridos.

Es importante comprender y estudiar los flujos de vapor de agua y CO₂ relacionados con las precipitaciones debido a que se prevé que el cambio climático afectará los patrones de lluvia y, por lo tanto, se verá reflejado en la dinámica de los flujos de los ecosistemas.

Agradecimientos

El presente trabajo fue posible gracias al financiamiento de los proyectos “Sistema de monitoreo eco-hidrológico para la adaptabilidad ante el cambio climático en el sur de Sonora”; al Cuerpo Académico de Ciencias del Agua, PROFAPI-ITSON, “Estimación de ET y sus componentes evaporación y transpiración en la región del Monzón Mexicano”, CONACYT CB-2009-01-132188, y “US-Mexico Border Water & Environmental Sustainability Training” NSF 1130254. MLVT contó con apoyo de CONACYT (542178) y del Programa de Fortalecimiento de la Calidad Educativa (SEP-PFCE 2019) para la preparación del manuscrito. Queremos agradecer a Marco Antonio González, Lucía Nevešćanin y Margarita Guerra por su

soporte durante las campañas de campo y a Tola Vargas por su compañía en la realización de este manuscrito.

Referencias

- Ahlström, A., Raupach, M. R., Schurgers, G., Smith, B., Arneth, A., Jung, M., Reichstein, M., Canadell, J. G., Friedlingstein, P., Jain, A. K., Kato, E., Poulter, B., Sitch, S., Stocker, B. D., Viovy, N., Wang, Y. P., Wiltshire, A., Zaehle, S., & Zeng, N. (2015). The dominant role of semi-arid ecosystems in the trend and variability of the land CO₂ sink. *Science*, 348(6237), 895-899. DOI: 10.1126/science.aaa1668
- Angell, R. F., Svejcar, T., Bates, J., Saliendra, N. Z., & Johnson, D. A. (2001). Bowen ratio and closed chamber carbon dioxide flux measurements over sagebrush steppe vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 108(2), 153-161. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(01\)00227-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(01)00227-1)
- Angell, R., & Svejcar, T. (1999). A chamber design for measuring net CO₂ exchange on rangeland. *Journal of Range Management*, 52(1), 27-31. DOI: 10.2307/4003488
- Arnone III, J. A., & Obrist, D. (2003). A large daylight geodesic dome for quantification of whole-ecosystem CO₂ and water vapour fluxes in arid shrublands. *Journal of Arid Environments*, 55(4), 629-643. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(02\)00291-4](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00291-4)
- Aubinet, M., Vesala, T., & Papale, D. (Eds.). (2012). *Eddy covariance: A practical guide to measurement and data analysis*. Springer

Science & Business Media. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-94-007-2351-1>

- Austin, A. T., Yahdjian, L., Stark, J. M., Belnap, J., Porporato, A., Norton, U., Ravetta, D. A., & Schaeffer, S. M. (2004). Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 141(2), 221-235. DOI: 10.1007/s00442-004-1519-1
- Baldocchi, D. (2014). Measuring fluxes of trace gases and energy between ecosystems and the atmosphere—the state and future of the eddy covariance method. *Global change biology*, 20(12), 3600-3609. DOI: 10.1111/gcb.12649
- Baldocchi, D. (2008). 'Breathing' of the terrestrial biosphere: Lessons learned from a global network of carbon dioxide flux measurement systems. *Australian Journal of Botany*, 56(1), 1-26. DOI: 10.1071/BT07151
- Baldocchi, D., Falge, E., Gu, L., Olson, R., Hollinger, D., Running, S., Anthoni, P., Bernhofer, C., Davis, K., Jose-Fuentes, R. E., Goldstein, A., Katul, G., Law, B., Lee, X., Malhi, Y., Meyers, T., Munger, W., Oechel, W., Paw, K. T., Pilegaard, K., Schmid, H. P., Valentini, R., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K., & Wofsy, S. (2001). FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 82(11), 2415-2434. DOI: 10.1175/1520-0477(2001)082<2415:FANTTS>2.3.CO;2
- Biederman, J. A., Scott, R. L., Bell, T. W., Bowling, D. R., Dore, S., Garatuza-Payán, J., Kolb, T. E., Krishnan, P., Krofcheck, D. J.,

- Litvak, M. E., Maurer, G. E., Meyers, T. P., Oechel, W. C., Papuga, S. A., Ponce-Campos, G. E., Rodriguez, J. C., Smith, W. K., Vargas, R., Watts, C. J., Yépez, E. A., & Goulden, M. L. (2017). CO₂ exchange and evapotranspiration across dryland ecosystems of southwestern North America. *Global Change Biology*, 23(10), 4204-4221. DOI: 10.1111/gcb.13686
- Biederman, J. A., Scott, R. L., Goulden, M. L., Vargas, R., Litvak, M. E., Kolb, T. E., Yépez, E. A., Oechel, W. C., Blanken, P. D., Bell, T. W., Garatuza-Payán, J., Maurer, G. E., Dore, S., & Burns, S. P. (2016). Terrestrial carbon balance in a drier world: The effects of water availability in southwestern North America. *Global Change Biology*, 22(5), 1867-1879. DOI: 10.1111/gcb.13222
- CICESE, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. (2018). *Base de Datos Climatológica Nacional (Sistema CLICOM)*. Recuperado de <http://clicom-mex.cicese.mx/mapa.html>
- Chapin, III, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York, USA: Springer. DOI: 10.1007/978-1-4419-9504-9
- Czóbel, S., Fóti, S., Balogh, J., Nagy, Z., Bartha, S., & Tuba, Z. (2005). Chamber series and space-scale analysis of CO₂ gas-exchange in grassland vegetation: A novel approach. *Photosynthetica*, 43(2), 267-272. DOI:10.1007/s11099-005-0043-9.
- Delgado-Balbuena, J., Yépez E. A., Paz-Pellat, P., Ángeles-Pérez, G., Aguirre-Gutiérrez, C., Alvarado-Barrientos, M. S., Arredondo, T., Ayala-Niño, F., Bullock, S. H., Castellanos, A. E., Cueva, A.,

- Figueroa-Espinoza, B., Garatuza-Payán, J., González- del-Castillo, E., González-Sosa, E., Guevara-Escobar, A., Hinojo-Hinojo, C., Kyaw-Tha, P. U., Lizárraga-Celaya, C., Maya-Delgado, Y., Oechel, W., Pérez-Ruiz, E. R., Quesada-Avedaño, M., Robles- Zazueta, C. A., Rodríguez, J. C., Rojas-Robles, N. E., Tarin- Terrazas, T., Troyo-Diéguéz, T., Uuh-Sonda, J., Vargas-Terminel, M. L., Vargas, R., Vega-Puga, M. G., Verduzco, V. S., Vivoni, E. R., & Watts, C. J. (2019). Flujos verticales de carbono en ecosistemas terrestres. En: Paz-Pellat, F., Hernández-Ayón, J. M., Sosa-Ávalos, R., & Velázquez-Rodríguez, A. S. (eds.). *Estado del ciclo del carbono: agenda azul y verde*. (716 p.). Texcoco, México: Programa Mexicano del Carbono.
- Delgado-Balbuena, J., Arredondo, J. T., Loescher, H. W., Huber-Sannwald, E., Chavez-Aguilar, G., Luna-Luna, M., & Barretero-Hernandez, R. (2013). Differences in plant cover and species composition of semiarid grassland communities of Central Mexico and its effects on net ecosystem exchange. *Biogeosciences Discussions*, 9(106), 17099-17137. DOI: 10.5194/bg-10-4673-2013
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., & Gallardo, A. (2013). Biological soil crusts increase the resistance of soil nitrogen dynamics to changes in temperatures in a semi-arid ecosystem. *Plant and Soil*, 366(1-2), 35-47. DOI: 10.1007/s11104-012-1404-3

- Ehleringer, J. R. (2001). Productivity of deserts. In: *Terrestrial Global Productivity* (pp. 345-362). DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-012505290-0/50016-8>
- García, E. (1998). *Climas (Clasificación de Köppen, modificada por García) Escala 1: 1 000 000*. Ciudad de México, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Grace, J., Mitchard, E., & Gloor, E. (2014). Perturbations in the carbon budget of the tropics. *Global Change Biology*, 20(10), 3238-3255. DOI: 10.1111/gcb.12600
- Hamerlynck, E. P., Scott, R. L., Moran, M. S., Schwander, A. M., Connor, E., & Huxman, T. E. (2011). Inter-and under-canopy soil water, leaf-level and whole-plant gas exchange dynamics of a semi-arid perennial C₄ grass. *Oecologia*, 165(1), 17-29. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1757-3>
- Hinojo-Hinojo, C., Castellanos, A. E., Huxman, T., Rodríguez, J. C., Vargas, R., Romo-León, J. R., & Biederman, J. A. (2019). Native shrubland and managed buffelgrass savanna in drylands: Implications for ecosystem carbon and water fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 268, 269-278. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.01.030>
- Huxman, T. E., Cable, J. M., Ignace, D. D., Eilts, J. A., English, N. B., Weltzin, J., & Williams, D. G. (2004). Response of net ecosystem gas exchange to a simulated precipitation pulse in a semi-arid grassland: the role of native versus non-native grasses and soil texture. *Oecologia*, 141(2), 295-305. DOI: 10.1007/s00442-003-1389-y

- Jasoni, R. L., Smith, S. D., & Amone III, J. A. (2005). Net ecosystem CO₂ exchange in Mojave Desert shrublands during the eighth year of exposure to elevated CO₂. *Global Change Biology*, 11(5), 749-756. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2005.00948.x
- Kato, T., Tang, Y., Gu, S., Cui, X., Hirota, M., Du, M., Li Y., Zhao X., & Oikawa, T. (2004). Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 124(1-2), 121-134. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2003.12.008>
- Loik, M. E., Breshears, D. D., Lauenroth, W. K., & Belnap, J. (2004). A multi-scale perspective of water pulses in dryland ecosystems: Climatology and ecohydrology of the western USA. *Oecologia*, 141(2), 269-281. DOI: 10.1007/s00442-004-1570-y
- Méndez- Barroso, L. A., Vivoni, E. R., Robles- Morua, A., Mascaro, G., Yépez, E. A., Rodríguez, J. C., Watts, C. J., Garatuza-Payán, J., & Saíz-Hernández, J. A. (2014). A modeling approach reveals differences in evapotranspiration and its partitioning in two semiarid ecosystems in Northwest Mexico. *Water Resources Research*, 50(4), 3229-3252. DOI: 10.1002/2013WR014838
- Misson, L., Baldocchi, D. D., Black, T. A., Blanken, P. D., Brunet, Y., Yuste, J. C., Dorsey, J. R., Falk, M., Granier, A., & Irvine, M. R. (2007). Partitioning forest carbon fluxes with overstory and understory eddy-covariance measurements: A synthesis based on FLUXNET data. *Agricultural and Forest Meteorology*, 144(1-2), 14-31. DOI: 10.1016/j.agrformet.2007.01.006

- Obrist, D., DeLucia, E. H., & Arnone, J. A. (2003). Consequences of wildfire on ecosystem CO₂ and water vapour fluxes in the Great Basin. *Global Change Biology*, 9(4), 563-574. DOI:<https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00600.x>
- Oechel, W. C., Vourlitis, G. L., Brooks, S., Crawford, T. L., & Dumas, E. (1998). Intercomparison among chamber, tower, and aircraft net CO₂ and energy fluxes measured during the Arctic System Science Land-Atmosphere-Ice Interactions (ARCSS-LAII) Flux Study. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 103(D22), 28993-29003. DOI: <https://doi.org/10.1029/1998JD200015>
- Potts, D. L., Huxman, T. E., Cable, J. M., English, N. B., Ignace, D. D., Eilts, J. A., & Williams, D. G. (2006). Antecedent moisture and seasonal precipitation influence the response of canopy- scale carbon and water exchange to rainfall pulses in a semi- arid grassland. *New Phytologist*, 170(4), 849-860. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01732.x
- Poulter, B., Frank, D., Ciais, P., Myneni, R. B., Andela, N., Bi, J., Broquet, G., Canadell, J. G., Chevallier, F., Liu, Y. Y., Running, S. W., Sitch, S., & Van der Werf, G. R. (2014). Contribution of semi-arid ecosystems to interannual variability of the global carbon cycle. *Nature*, 509(7502), 600-603. DOI: [10.1038/nature13376](https://doi.org/10.1038/nature13376)
- Prater, M. R., Obrist, D., Arnone III, J. A., & DeLucia, E. H. (2006). Net carbon exchange and evapotranspiration in postfire and intact sagebrush communities in the Great Basin. *Oecologia*, 146(4), 595-607. DOI: [10.1007/s00442-005-0231-0](https://doi.org/10.1007/s00442-005-0231-0)

- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (1ª ed.). México, DF, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Recuperado de https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf
- Schlesinger, W. H., & Bernhardt, E. S. (2013). *Biogeochemistry: An analysis of global change* (3rd ed.). Academic Press. DOI: 10.1016/C2010-0-66291-2
- Scott, R. L., Watts, C., Payán, J. G., Edwards, E., Goodrich, D. C., Williams, D., & Shuttleworth, W. J. (2003). The understory and overstory partitioning of energy and water fluxes in an open canopy, semiarid woodland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 114(3-4), 127-139. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(02\)00197-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(02)00197-1)
- Shaw, M. R., Huxman, T. E., & Lund, C. P. (2005). Modern and Future Semi-Arid and Arid Ecosystems. In: Baldwin I. T., Caldwell, M. M., Heldmaier, G., Jackson, R. B., Lange, O. L., Mooney, H. A., Schulze, E.-D., Sommer, U., Ehleringer, J. R. M., Dearing, D., & Cerling, T. E. (eds.). *A history of atmospheric CO₂ and its effects on plants, animals, and ecosystems. Ecological studies (analysis and synthesis)* (pp. 415-440). New York, USA: Springer. DOI: https://doi.org/10.1007/0-387-27048-5_19
- Tarin, T., Yépez, E. A., Garatuza-Payán, J., Watts, C. J., Rodríguez, J. C., Vivoni, E. R., & Méndez-Barroso, L. A. (2014). Partición de la evapotranspiración usando isótopos estables en estudios ecohidrológicos. *Tecnología y ciencias del agua*, 5(3), 97-114.

- Vargas, R., Sonnentag, O., Abramowitz, G., Carrara, A., Chen, J. M., Ciais, P., Correia, A., Keenan, T. F., Kobayashi, H., Ourcival, J.-M., Papale, D., Pearson, D., Pereira, J. S., Piao, S., Rambal, S., & Baldocchi, D. D. (2013). Drought influences the accuracy of simulated ecosystem fluxes: A model-data meta-analysis for Mediterranean oak woodlands. *Ecosystems*, 16(5), 749-764. DOI: 10.1007/s10021-013-9648-1
- Verduzco, V. S., Garatuza-Payán, J., Yépez, E. A., Watts, C. J., Rodríguez, J. C., Robles-Morua, A., & Vivoni, E. R. (2015). Variations of net ecosystem production due to seasonal precipitation differences in a tropical dry forest of northwest Mexico. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(10), 2081-2094. DOI: 10.1002/2015JG003119
- Verduzco, V. S., Vivoni, E. R., Yépez, E. A., Rodríguez, J. C., Watts, C. J., Tarin, T., Garatuza-Payán, J., Robles-Morua, A., & Ivanov, V. Y. (2018). Climate change impacts on net ecosystem productivity in a subtropical shrubland of Northwestern Mexico. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 123(2), 688-711. DOI: 10.1002/2017JG004361
- Villarreal, S., Vargas, R., Yépez, E. A., Acosta, J. S., Castro, A., Escoto-Rodríguez, M., Lopez, E., Martínez-Osuna, J., Rodríguez, J. C., Smith, S. V., Vivoni, E. R., & Watts, C. J. (2016). Contrasting precipitation seasonality influences evapotranspiration dynamics in water-limited shrublands. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 121(2), 494-508. DOI: 10.1002/2015JG003169

- Vivoni, E. R., Watts, C. J., Rodríguez, J. C., Garatuza-Payán, J., Méndez-Barroso, L. A., & Saiz-Hernández, J. A. (2010). Improved land-atmosphere relations through distributed footprint sampling in a subtropical scrubland during the North American monsoon. *Journal of Arid Environments*, 74(5), 579-584. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2009.09.031
- Watts, C. J., Scott, R. L., Garatuza-Payán, J., Rodríguez, J. C., Prueger, J. H., Kustas, W. P., & Douglas, M. (2007). Changes in vegetation condition and surface fluxes during NAME 2004. *Journal of Climate*, 20(9), 1810-1820. DOI: 10.1175/JCLI4088.1
- Wohlfahrt, G., Fenstermaker, L. F., & Amone III, J. A. (2008). Large annual net ecosystem CO₂ uptake of a Mojave Desert ecosystem. *Global Change Biology*, 14(7), 1475-1487. DOI:10.1111/j.1365-2486.2008.01593.x
- Yépez, E. A., Huxman, T. E., Ignace, D. D., English, N. B., Weltzin, J. F., Castellanos, A. E., & Williams, D. G. (2005). Dynamics of transpiration and evaporation following a moisture pulse in semiarid grassland: A chamber-based isotope method for partitioning flux components. *Agricultural and Forest Meteorology*, 132(3-4), 359-376. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.09.006>
- Yépez, E. A., Scott, R. L., Cable, W. L., & Williams, D. G. (2007). Intraseasonal variation in water and carbon dioxide flux components in a semiarid riparian woodland. *Ecosystems*, 10(7), 1100-1115. DOI: 10.1007/s10021-007-9079-y

Zhao, L., Li, Y., Xu, S., Zhou, H., Gu, S., Yu, G., & Zhao, X. (2006). Diurnal, seasonal and annual variation in net ecosystem CO₂ exchange of an alpine shrubland on Qinghai-Tibetan plateau. *Global Change Biology*, 12(10), 1940-19. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01197.x