



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"EFECTOS DE LA FERTILIZACION SOBRE EL CONTENIDO
DE N y P EN LA HOJARASCA DE DOS BOSQUES
TROPICALES SECOS SECUNDARIOS EN YUCATAN"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

MARIA GUADALUPE VALENCIA MEJIA



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES

2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: “Efectos de la fertilización sobre el contenido de N y P en la hojarasca de dos bosques tropicales secos secundarios en Yucatán”

realizado por **María Guadalupe Valencia Mejía**

con número de cuenta 08113225-0 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves

Propietario Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia

Propietario Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez

Suplente Dra. Helia Reyna Osuna Fernández

Suplente M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

A Él
que ilumina
mi sendero

A Mario y María
que me dieron
la luz

A Gloria y Eduardo
que son mi luz

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y en especial a la Facultad de Ciencias, que nunca me cerraron sus puertas, aún después de tantos años, y me permitieron concluir exitosamente mi etapa de estudiante.

A los profesores que revisaron este trabajo como sinodales:

Al Dr. Julio Campo, por la dirección de este trabajo, por permitirme formar parte de su muy bien integrado grupo de alumnos, por la confianza depositada en mi trabajo, por su paciencia y su comprensión; por la dedicación que día a día nos brinda a todos, siempre al tanto de los avances en el trabajo de cada uno y estimulando cada logro con expresiones de felicitación pública. Mi sincera admiración y respeto por sus profundos conocimientos, tanto en el campo de la restauración forestal como en el fut bol, no solo de Uruguay, sino también de México.

A la Dra. Alma Orozco, por sus muy valiosas sugerencias y observaciones, por su buen humor, y su paciencia. A pesar de tener su agenda saturada siempre encuentra tiempo para una palabra de aliento.

A la Dra. Reina Ozuna y al Dr. Javier Álvarez, por el tiempo invertido en leer este trabajo y sus atinados comentarios sobre el.

A la Maestra Lupita Barajas, excelente profesora de Ecología y muy estimada amiga, siempre dispuesta al análisis y al trabajo, por su recomendación y confianza llegue al laboratorio del Dr. Julio Campo, y gracias a sus opiniones sobre este documento me permitió darle un enfoque más claro.

Mi más sentido agradecimiento al M. en C. Enrique Solís Villalpando por que su guía y apoyo han sido invaluable, tanto en el trabajo de laboratorio, como en los atinados comentarios durante los seminarios; amigo siempre dispuesto a escuchar. Toda mi admiración y respeto.

Al Instituto de Ecología por facilitar el trabajo y los recursos necesarios para la realización del proyecto del cual derivó esta tesis.

Al CICYT de Yucatán que por medio de los Dres. Ingrid Olmsted (†) y Rafael Durán quienes con su apoyo logístico facilitaron la concreción de este trabajo.

Así mismo, y muy especialmente a la Bióloga Guadalupe Chuc Puc, por su dedicación y apoyo en las colectas de las muestras, ella se convirtió en una parte indispensable del equipo durante todo el trabajo de campo. Muchísimas gracias.

Al CONACYT por apoyar este proyecto mediante el expediente G-0011 y 31954. Asimismo, agradecer al Dr. Carlos Vázquez Yanes (†), quien, junto con el Dr. Julio Campo desarrollaron el proyecto y lograron su aceptación.

Al muchacho más guapo del laboratorio (Rigo), a Isra y Vini, que hicieron amena la estancia en el laboratorio, todos ellos buenos amigos. A Paty, a quien agradezco su apoyo durante el procesamiento de las muestras, y su amistad.

También cabe mencionar a Adriana Pérez y a Rafael Torres, quienes facilitaron nuestro trabajo en el laboratorio.

Quiero agradecer muy especialmente a mi amiga Laura Cortes, sin su insistencia jamás hubiera retomado los estudios y nunca hubiera logrado uno de mis caros anhelos, el cual se culmina con esta tesis. Su apoyo e incondicional amistad me resucitaron del limbo en el que viví por muchos años. (Con los años la vida florece, algunos nos recibimos académicamente, otros se reciben en la escuela de la vida, los hijos a veces llegan tarde pero llegan; gracias a Dios).

También quisiera mencionar a mis nuevos amigos Silvita, Aline e Ivonne, quienes me aceptaron en su grupo a pesar de la gran diferencia de edad, me brindaron su amistad y su cariño.

A Héctor, por la resurrección del corazón.

Por último quisiera agradecer a mis compañeros inseparables en esas largas tardes – noches de trabajo solitario en el laboratorio: al Señor Germán Dehesa y sus Nauyacac, pero muy especialmente al Señor Enrique Muñoz quien me mantuvo al tanto de la vida de esta ciudad todas las tardes, y quien me indicaba la hora de terminar mi trabajo al terminar el su transmisión nocturna.

A mi papi por su infinita paciencia y su amor, me mantuvo a los hijos durante todo el tiempo de la realización de este trabajo, a mi mami por su dedicación y preocupación por mí, y a mis hijos por ser el motor de mi existencia.

RESUMEN

Históricamente los bosques tropicales secos han sido los ecosistemas más degradados por los seres humanos, ya que por sus características climáticas estos han sido objeto de cambio de usos de suelo importantes para el asentamiento de poblaciones y para extensas zonas agrícolas. En la Península de Yucatán, el manejo del uso de suelo se enfocó durante la primera mitad del siglo pasado a la siembra del henequén y maíz, al dejar de ser rentables estas tierras fueron abandonadas y en su lugar se inició el proceso de sucesión. Particularmente en el Parque Nacional Dzibichaltún, se eligieron dos bosques que se desarrollaron luego del cultivo de henequén y con diferente tiempo de abandono (uno de 10 años y otro de ~ 60 años), los cuales fueron sometidos a fertilizaciones con N, P y N+P con el objeto de determinar los efectos de dicha adición sobre la concentración de ambos nutrientes en la hojarasca, y por este medio contribuir a la comprensión de las respuestas de las plantas a la modificación de la disponibilidad de estos nutrientes en sitios donde la producción primaria y la regeneración de la vegetación están limitadas por ellos.

Los resultados obtenidos han permitido comprobar que la concentración de P en la hojarasca es afectada por el tiempo de regeneración del bosque. Si bien la concentración de N no cambió de un bosque a otro, en el bosque sucesional tardío, desarrollado sobre un suelo con disponibilidad mayor, hay contenidos de P sensiblemente superiores que su contraparte más joven.

La concentración de N en la hojarasca varía con la estacionalidad de las lluvias. En ambos bosques, la concentración de los nutrientes variaron con el tiempo, pero presentaron patrones que evidencian diferencias importantes entre los ciclos de N y de P. La concentración de N fue mayor al inicio de la estación lluviosa. Cuando los tejidos foliares son jóvenes; sin embargo, la concentración de P en esa misma época es menor, y aumenta a mediados de la estación. Durante la estación seca la concentración de N en la hojarasca disminuye, pero la correspondiente al P se mantiene elevada especialmente a finales de secas..

En ninguno de los bosques se pudo comprobar que la manipulación experimental de la disponibilidad de N y de P afectara la concentración de N. La fertilización con éste aumentó su concentración en la hojarasca del bosque temprano solo al inicio de lluvias, y disminuyó posteriormente. En el bosque tardío no hubo diferencias significativas después del pico de la primera colecta, además, inhibió la concentración de P en los dos.

La fertilización con P y con N + P no tuvo efectos en la concentración de N en los bosques y si aumentó la concentración de P en los dos.

Así, los resultados han permitido comprobar diferencias en los ciclos de N y de P, que parecen ser independientes del estado sucesional de la vegetación. Por otra parte la liberación de la limitación por P mediante la fertilización en los estados sucesionales tempranos y tardíos, conllevan a aumentos en la concentración de éste en la hojarasca y pudiera por ello acelerar los ciclos internos del N y del P en estos ecosistemas.

La concentración de nutrientes en la hojarasca de estos bosques refleja la limitación por P que existe en esta parte de la Península de Yucatán, la cual, al ser liberada por la adición experimental de éste cambia su patrón de aprovechamiento.

INDICE

CONTENIDO	PÁGINA
Introducción	1
Antecedentes	5
Justificación	14
Objetivos	16
Hipótesis y Predicciones	17
Área de estudio	19
Métodos	26
Resultados	
Bosque sucesional temprano	36
Bosque sucesional tardío	41
Comparación de ambos bosques	42
Discusión	47
Conclusiones	51
Literatura citada	53

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

FIGURA	PÁGINA
1. Ubicación geográfica	24
2. Precipitación mensual	25
3. Distribución de las parcelas del bosque sucesional temprano	27
4. Distribución de las parcelas del bosque sucesional tardío	28
CUADRO	PÁGINA
1. Listado de especies de árboles	31
2. Características de la vegetación	34
3. Características de los suelos	35
4. Efecto tiempo para el bosque temprano	38
5. Efecto tratamiento para el bosque temprano	39
6. Relación detallada por tratamiento y colecta	40
7. Efecto tiempo para el bosque tardío	44
8. Efecto tratamiento para el bosque tardío	45
9. Relación detallada por tratamiento y colecta	46

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales cubren el 14% de la superficie terrestre que se encuentra libre de hielo ($130 \times 10^9 \text{ Km}^2$; Schlesinger 1997). De acuerdo al Sistema de Clasificación de Zonas de Vida de Holdrige (1967) ocupan áreas donde la temperatura media anual supera los 17°C , y la precipitación anual varía entre 250 y más de 4000 mm; la relación evapotranspiración potencial : precipitación sobrepasa la unidad. Entre los bosques tropicales que caen dentro de estos rangos climáticos el 42% de su superficie la ocupan bosques secos, 33% bosques húmedos y 25% bosques lluviosos (Holdrige 1967; Murphy y Lugo 1986).

Se ha reconocido la relación que existe entre el establecimiento de las comunidades vegetales y las condiciones climáticas en las que se desarrollan (Oliver 1973; Pianka 1982). El clima determina la presencia, estructura y función de los bosques tropicales secos (BTS), particularmente la escasez de lluvias (Bullock 1995). En México la distribución espacial de estos bosques está representada por una matriz heterogénea de condiciones topográficas, climáticas y edáficas (Rzedowsky 1978; 1979). Su diversidad florística es alta (Lott *et al.* 1987; Gentry 1995) y contienen un considerable número de especies endémicas; p.e. cerca del 60% de las especies presentes en este tipo de bosque del mundo se encuentra exclusivamente en nuestro país (Rzedowsky 1991).

En el país, los BTS representan el principal ecosistema tropical al cubrir cerca del 14% del territorio nacional (aproximadamente 27×10^6 ha) (Masera 1995). También son conocidos como selva baja caducifolia (Miranda y Hernández X. 1963; Flores *et al.* 1971), o bosque tropical caducifolio (Rzedowsky 1978). Se distribuyen en las laderas de las sierras y lomeríos en la vertiente del Pacífico desde el estado de Sonora ($\approx 29^\circ$ latitud N), hasta Chiapas, en la frontera con Guatemala, con interrupciones en las porciones más húmedas de Nayarit y Oaxaca y con entrantes muy importantes en las cuencas de los ríos Santiago y Balsas (Trejo 1998). También se encuentran en las áreas menos secas del Valle de Tehuacán–Cuicatlán, así como en la región del Bajío en la Altiplanicie Mexicana, y en el área de los Cabos de la península de Baja California Sur. En la vertiente del Golfo de México se les encuentra desde Tamaulipas hasta la península de Yucatán en zonas aisladas y discontinuas.

Las condiciones climáticas en las que se presentan los BTS en México muestran tendencias claras. Cerca del 38% de estos bosques se encuentran en un clima cálido subhúmedo (Aw_0) que es el de menor humedad de los subhúmedos (Trejo 1998). Los ámbitos de precipitación y temperatura que delimitan a los BTS, o sea, en los que son capaces de desarrollarse estas comunidades caducifolias, se encuentran en zonas con una precipitación total anual entre los 300 y los 1500 mm, y temperatura media anual entre 18 y 28°C. Es importante observar que la cantidad

de lluvia anual que se registra en estos bosques cae en pocos días al año y se concentra en la llamada estación lluviosa (generalmente de mayo a octubre) lo cual se constituye en uno de los elementos cruciales para comprender la respuesta fenológica de sus especies.

Históricamente los BTS en el país y en el mundo han sido utilizados por los humanos desde hace miles de años como lugar de asentamiento y también para otros aprovechamientos. El incremento en la población humana ha causado no solo la desaparición de la cobertura vegetal, sino también el deterioro de lo que queda de los bosques. Actualmente una gran fracción de las tierras forestales tropicales, incluyendo áreas ocupadas por BTS ha sido convertida en tierras para agricultura de temporal, la cual es practicada en el mundo por 240 a 300 millones de personas (Brady y Weil 1996). Por otra parte, el reciente impulso al pastoreo extensivo produce la destrucción boscosa en las áreas tropicales. Estos procesos producen una muy pesada presión de uso de suelo y generan una amenaza para la conservación de la vegetación boscosa tropical, y en particular para la seca (Janzen 1986; Murphy y Lugo 1986).

El cambio en el uso del suelo tiene implicaciones muy importantes para la biodiversidad y función del ecosistema de BTS, y con ello para los servicios que el mismo otorga y su contribución al bienestar humano. La reducción del recubrimiento vegetal resultado de la roza – tumba y quema produce cambios en la

regulación hídrica y conservación del suelo, al disminuir la protección del suelo al impacto de la lluvia, promover su compactación y reducir su capacidad de infiltración. La evaporación del agua del suelo se incrementa como resultado del clareo y a causa de las altas temperaturas que este alcanza por los rayos del sol. La transpiración y la interceptación del dosel son reducidas en gran medida, haciendo que los flujos de evapotranspiración del agua a la atmósfera sean más bajos que en condiciones de bosques sin perturbar (Bruijnzeel 1990). Finalmente, la erosión del suelo aumenta, y con ello la susceptibilidad a la reducción de su fertilidad.

Una forma de contrarrestar los efectos negativos anteriormente citados es la restauración ecológica. Esta se define como el proceso por el cual se renueva y se mantiene la salud del ecosistema (Society for Ecological Restoration 1995), así, se han desarrollado proyectos que catalizan el proceso de sucesión, buscando con ello alcanzar la fidelidad ecológica (la replicación estructural, la restauración de la función del ecosistema y la permanencia en el tiempo; Lamb 1998). Existe la posibilidad de restaurar el bosque incrementando la fertilidad del suelo, ya que ésta influye sobre la recuperación de su estructura (Tucker *et al.* 1998), y por lo tanto, es posible utilizar a los BTS secundarios como una base para su rehabilitación (Solís 2004). Los experimentos de fertilización han aclarado los roles que juegan algunos nutrientes en las dinámicas de las comunidades vegetales (Wedin y Tilman 1993), características microbianas (Lovell y Hatch 1998) y procesos ecosistémicos

(Bremer y Kuikman 1997). La respuesta de las plantas a la fertilización es importante al determinar la capacidad de los sistemas como sumideros de carbono (Eviner *et al.* 2000). En el caso de los BTS secundarios de Yucatán, los bosques están generalmente asociados a suelos que contienen altas cantidades de materia orgánica, pero limitada disponibilidad de nutrientes, los cuales son insuficientes para restaurar la vegetación original (ver Solís y Campo 2004). Ceccon *et al.* (2002) sugiere que la disponibilidad de P es el factor más importante en la restauración del recubrimiento vegetal de la península.

ANTECEDENTES

La estacionalidad de las lluvias controla la dinámica de la producción primaria y la disponibilidad de nutrientes en los BTS (Campo *et al.* 2000, 2001), hecho que pudiera tener consecuencias también en la posible recuperación de áreas perturbadas. Estudios desarrollados en BTS no perturbados han permitido comprobar la existencia de pulsos de nutrientes que podrían limitar la producción primaria (Lodge *et al.* 1994). Estos pulsos son resultado de repentinas adiciones de materia orgánica y de la lisis de la biomasa microbiana del suelo como consecuencia de los cambios generados por la alternancia de periodos de lluvias y de sequía (Hunt *et al.* 1989). Así, el aumento de la humedad del suelo puede

incrementar la toma de nutrientes por parte de las plantas, favorecida por los estallidos lógicos periódicos en las poblaciones de la biomasa microbiana del suelo (Lodge 1993). El rehumedecimiento de los suelos secos resulta en un pulso de mineralización de N y de P atribuido principalmente a la lisis microbiana (Davidson *et al.* 1993; Campo *et al.* 1998). La acumulación de C, N y P en la biomasa microbiana es significativa durante el período seco, y menor durante el período de lluvias (Srivastava y Singh 1988; Sing. *et al.* 1989; Raghubanshi 1991; Srivastava 1992). Estos patrones de variación temporal en la disponibilidad de nutrientes, la biomasa del suelo y su actividad, han sido recientemente reportados por Saynes (2004) para BTS secundarios del estado de Morelos, quien encuentra cambios en los ciclos de inmovilización – mineralización en función del estado sucesional del bosque. Estos cambios parecen relacionarse con la masa y calidad de la hojarasca que es producida.

La producción de hojarasca en BTS es muy variable entre sitios (Martínez-Yrizar 1995). Considerando un mismo sitio es muy variable entre años y entre estaciones, en independencia del estado sucesional del bosque (Lawrence y Read 2003; Campo y Vázquez-Yanes 2004; Valdespino *en prep.*). Las adiciones de nutrientes por depósito de hojarasca varían temporalmente en función de la cantidad de tejido senescente producido (Frangi y Lugo 1991; Lodge *et al.* 1991; Whigham *et al.* 1991;), y de forma importante en función de la concentración de

elementos contenidos en la hojarasca. Esto último se debe a que la concentración de nutrientes en las hojas verdes (especialmente el N y el P) es mayor que en las hojas senescentes debido a la traslocación (Lodge *et al.* 1994; Cárdenas 2004).

Durante la estación seca los árboles dejan caer la mayor parte de la hojarasca, la cual representa del 55 al 66% de la producción total anual en los BTS. En general, en todos los meses hay producción de hojarasca siendo mínima antes de empezar la estación de lluvias, y máxima en los meses secos, principalmente en febrero. La contribución relativa de material leñoso en el total de la hojarasca se incrementa significativamente en el período de lluvias, como resultado de la caída de grandes cantidades de pedazos fragmentados de ramas y troncos de diferente tamaño (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990).

Los árboles que crecen en sitios con bajo contenido de humedad en el suelo generalmente sueltan sus hojas inmediatamente después del fin de la estación de lluvias. Los árboles que crecen en sitios con alto contenido de humedad en el suelo dejan caer sus hojas más tarde ya bien entrada la estación seca. El déficit de agua es entonces, un determinante de la caída de las hojas junto con el fotoperíodo y la temperatura (Reich y Borchert 1984), con excepción de algunas especies en las cuales la caída de las hojas está regulada por fotoperíodo (Bullock y Solís-Magallanes 1990).

La importancia de la producción de hojarasca y del retorno de nutrientes asociado a la misma queda de manifiesto cuando se comparan las diferentes vías de la circulación de nutrientes en BTS. Por ejemplo, los ingresos de P desde la atmósfera al ecosistema son usualmente pequeños (0.1 a $0.5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; Campo *et al.* 2001), y los procedentes del intemperismo podrían ser del mismo orden (Campo 1995). En cambio, cada año las plantas retornan al suelo por producción de hojarasca entre $3.09 \text{ kg P ha}^{-1}$; (Campo *et al.* 2001), y 5.5 kg P ha^{-1} (Singh y Singh 1991). Considerando que el tiempo de residencia del nutriente en el suelo del bosque es menor a los dos años (Campo *et al.* 2001), la hojarasca contribuye al capital de nutrientes disponibles con aproximadamente un orden de magnitud más que otras vías de ingresos (atmosféricos y de intemperismo) al ecosistema. Esta importancia del retorno de hojarasca para la nutrición del bosque ha sido comprobada también en el caso de los macronutrientes Ca, K, y Mg (Campo *et al.* 2000).

La eficiencia del uso de N y de P por los bosques secundarios (*sensu* Vitousek 1984) demuestra que la cantidad de materia en la hojarasca producida por unidad de nutrientes que regresa al suelo varía extensamente entre sitios, así, encontramos reportes de concentraciones entre 1.6 y 2.1% (Lugo y Murphy 1986; Medina 1984 respectivamente), en los BTS promedia 1.93% mientras que la cantidad que ingresa por año por esta vía se ha estimado en $5.76 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2}$. En el

caso del P se han reportado para BTS (Medina 1984; Esteban 1986; Murphy y Lugo 1986; Shing *et al.* 1989) valores que oscilan entre 0.15 y 0.28%. Por otra parte, el porcentaje de P que regresa al suelo en la mayoría de los bosques secundarios sugiere que la vegetación retiene este nutriente (Brown y Lugo 1990). Vitousek (1984) ha sugerido que en muchos bosques tropicales la producción primaria neta podría estar limitada por P. Los estudios de la dinámica del P en BTS evidencian un uso eficiente del nutriente sugiriendo un papel clave de este nutriente en el funcionamiento del ecosistema (Jaramillo y Sanford 1995). Sin embargo, el único estudio sobre el ciclo de este nutriente desarrollado en estos ecosistemas donde se evaluaron los balances del elemento, no arroja evidencias sobre la posible limitación por P en sitios no perturbados (Campo *et al.* 2001). En cambio, en estudios realizados en BTSs en la península de Yucatán, Campo y Vázquez-Yanes (2004), reportaron que la producción primaria neta está limitada por N y/o por P durante la regeneración de la vegetación.

Los bosques secundarios se definen como aquellos que se formaron como consecuencia del impacto humano sobre las tierras forestales. Esta definición excluye a los bosques resultado de disturbios naturales como deslaves o desprendimientos de tierra, incendios forestales o huracanes. Específicamente incluye bosques que son resultado del clareado y abandono de tierras generalmente empleadas para uso agrícola (Brown y Lugo 1990).

La perturbación del bosque para el uso agrícola produce el deterioro y destrucción de su estructura, cambios en su composición florística y afecta su funcionamiento (Vitousek y Reiners 1975). La roza – tumba y quema utilizada para clarear el bosque puede tener una influencia negativa a largo plazo si los nutrientes perdidos durante la transformación de la cobertura vegetal exceden la tasa de reposición en los años siguientes. Durante la quema los capitales de nutrientes pueden perderse por volatilización, o se pueden quedar depositados en el sitio en forma de cenizas, las que pueden ser erosionadas por el viento, o permanecer como combustibles no quemados, asociados a troncos y ramas (Kauffman *et al.* 1993). Posteriormente, durante el uso de la tierra ocurren importantes pérdidas de nutrientes por erosión del suelo y lixiviación, generando un ambiente empobrecido en elementos químicos para sostener el crecimiento vegetal una vez que se abandona el uso de la tierra (Maass 1995).

Durante la sucesión secundaria los bosques acumulan nutrientes rápidamente de forma principal en la biomasa y en el piso (Vitousek y Reiners 1975). La distribución de estos nutrientes en la vegetación y en el suelo varía entre sitios, y también varía entre tejidos de las plantas; por ejemplo Kauffman *et al.* (1993) encontraron que la concentración de N y de P en el follaje es 6 veces mayor que en las ramas mayores a 2.5 cm de diámetro.

La acumulación de nutrientes en la vegetación del bosque secundario es rápida en las primeras etapas del desarrollo sucesional (Bowen y Nambiar 1984). Así, una gran parte del total de los nutrientes acumulados en la madurez del bosque fueron tomados tempranamente en su desarrollo. Durante el desarrollo del bosque la concentración de nutrientes en la biomasa se ve diluida por el incremento de biomasa no funcional (Brown y Lugo 1990). Estas características de los bosques secundarios tienen implicaciones en el manejo de los reservorios de nutrientes; con el tiempo de regeneración, la eficiencia en el uso de los nutrientes se incrementa, con una disminución de su toma y un aumento en su reutilización (Brown y Lugo 1990).

Si bien las plantas parecen responder a la baja disponibilidad de nutrientes en el suelo con cambios en la eficiencia de su uso (gramo de nutriente perdido por gramo de masa perdida; Vitousek 1984), en la masa de las hojas (Cordell *et al.* 2001a), y en su capacidad fotosintética (Cordell *et al.* 2001b), cuando la cantidad de nutrientes en el suelo es reducida, los ecosistemas tienen una producción primaria neta limitada (Vitousek y Farrington 1997).

Los nutrientes minerales tienen funciones especiales y específicas en el metabolismo de las plantas. El nitrógeno (N) es un importante constituyente de proteínas y juega un papel esencial en todas las actividades enzimáticas. El fósforo (P) está involucrado en la transferencia de energía dentro de las células (adenosín

trifosfato ATP, nicotinamida adenina dinucleótido fosfato reducida NADPH). Ambos nutrientes son elementos estructurales de los ácidos nucleicos (Marschner 1995) y son requeridos en cantidades relativamente grandes para sostener el crecimiento de las plantas (Lambers et al. 1998).

La relación estequiométrica entre nutrientes es un importante indicador del estado nutricional de las plantas. En particular, si la proporción de N:P en las hojas es alrededor de 10 la planta está en un estado equilibrado para sostener su crecimiento (Van den Driessche 1974; Ingestad 1979; Lajtha y Klein 1998). Esto indica que las plantas deben absorber 10 veces más N que P para promover un crecimiento balanceado. Desviaciones de esta proporción podrían conducir a un crecimiento limitado por N (en caso de valores menores) o por P (en caso de valores mayores) (Koerselman y Meuleman 1996). La limitación del crecimiento por nutrientes puede ser evaluada tanto a nivel de la especie como a nivel de la comunidad; sin embargo, en las comunidades naturales donde diferentes especies coexisten, puede existir una amplia heterogeneidad en los requerimientos y cada una de ellas puede estar limitada diferencialmente por N, por P, o por ambos (DiTomasso y Aarssen 1989; Koerselman y Meuleman 1996).

El estudio de la limitación por nutrientes de la producción primaria en bosques tropicales ha estado concentrado en bosques húmedos y lluviosos, y principalmente en vegetación sin perturbar (ver los trabajos desarrollados en

Hawai citados en Vitousek y Farrington 1997). Recientemente se ha empezado a estudiar esta limitación en BTS, especialmente durante la sucesión secundaria de la vegetación de la Península de Yucatán. Lawrence y Foster (2002) mediante el estudio de la dinámica de elementos en una secuencia de los primeros 25 años de la regeneración de BTS en Yucatán, encontraron que si bien el mantillo, la producción de hojarasca y la materia orgánica aumentan con la edad del bosque, la cantidad de P que retorna al suelo no cambia a lo largo de la regeneración sugiriendo que este nutriente puede ser limitante para la producción primaria. Sin embargo, la determinación de las posibles limitantes nutricionales de la producción primaria exigen estudios experimentales de adición de nutrientes (Eviner et al. 2000). En ese sentido, se han obtenido evidencias directas de la existencia de una cantidad insuficiente de N y de P en suelos de BTS secundarios de Yucatán con consecuencias para la regeneración de la vegetación (Ceccon *et al.* 2003) y para el crecimiento de las plantas (Campo y Vázquez-Yanes 2004).

Evidencias obtenidas para BTS de Yucatán indican que durante la regeneración de la vegetación ocurre la acumulación de P en el suelo (Ceccon *et al.* 2002) y en los tejidos foliares de las plantas (Campo y Dirzo 2003). Al comienzo de la regeneración la vegetación está limitada por N en combinación con P; si bien la limitación por N parece atenuarse con el tiempo, la correspondiente al P podría continuar conforme avanza la sucesión (Campo y Vázquez – Yanes 2004).

JUSTIFICACIÓN

El deterioro que sufren los BTS en México exige la realización de estudios que contribuyan a su conservación y restauración, así como al desarrollo de programas de manejo de áreas protegidas. Para ello se requiere información detallada sobre la composición, estructura y dinámica de esta vegetación, así como sobre el funcionamiento del ecosistema en áreas perturbadas y no perturbadas (Campo y Vázquez Yanes, CONACYT GOO11N). La implementación de programas de regeneración es muy importante, considerando que a nivel nacional las zonas protegidas de este tipo de comunidades tropicales son escasas (19 áreas; INE 1998) y que las tasas de deforestación de este ecosistema se han visto acentuadas particularmente en los últimos 20 años (Trejo y Dirzo 2000). Ello ha conducido a paisajes dominados por un mosaico de vegetación secundaria, con limitada capacidad de regeneración.

En el escenario presente, el estudio de esta tesis tiene como objetivo general determinar los efectos de la fertilización con N y/o P sobre la concentración de ambos nutrientes en la hojarasca de BTS secundarios en estados de regeneración contrastante. La información generada contribuirá a comprender las respuestas de las plantas a la modificación experimental de la disponibilidad de N y de P en los

suelos en sitios donde la producción primaria y la regeneración de la vegetación están limitadas por estos nutrientes.

OBJETIVOS

- Determinar la concentración de N y de P en la hojarasca de dos BTS secundarios de estado sucesional contrastante (uno temprano de 10 años y otro tardío de ~ 60 años) en Yucatán, México.

- Analizar la variación estacional en la concentración de N y de P en la hojarasca de dos BTS secundarios en estado sucesional contrastante en Yucatán, México.

- Determinar los efectos de la fertilización con N, con P y con N + P sobre la concentración de N y de P en la hojarasca de dos BTS secundarios en estado sucesional contrastante en Yucatán, México.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Hipótesis 1. La concentración de N y de P en la hojarasca es afectada por el tiempo de regeneración del bosque

Predicciones

- Debido a la mayor abundancia de árboles de especies leguminosas en las etapas tempranas de la regeneración de la vegetación, se espera que la concentración de N en la hojarasca sea mayor en sitios con bosques de etapas tempranas de la sucesión que en aquellos de etapas tardías
- Considerando que la sucesión lleva con el tiempo a la acumulación de nutrientes en los tejidos vegetales, la concentración de P en la hojarasca aumentará con la edad del bosque

Hipótesis 2. La concentración de N y de P en la hojarasca de los BTSs varía con la estacionalidad de las lluvias

Predicción

- La concentración de N y de P en la hojarasca será mayor cuando las plantas presentan tejidos foliares jóvenes (i.e., al comienzo de la estación lluviosa) y ambas concentraciones disminuirán durante la estación seca

Hipótesis 3. La manipulación experimental de la disponibilidad de N y de P en el suelo de BTS donde el crecimiento de las plantas está limitado por estos nutrientes, afecta su concentración en la hojarasca

Predicción

- La fertilización con N y con P aumentará su concentración en la hojarasca en sitios donde estos nutrientes limitan el crecimiento de las plantas

ÁREA DE ESTUDIO

En la Península de Yucatán, los antiguos mayas han utilizado extensivamente las tierras cubiertas por BTS para la agricultura, para la satisfacción de sus necesidades alimenticias y la obtención de fibras y madera (Hernández X. *et al.* 1995).

El cultivo del henequén (*Agave fourcroydes* Lem), fue una de las actividades más importantes para los mayas (Flores 1987, Primark *et al.* 1998). Durante los años setenta esta actividad empleó alrededor del 50% de la población económicamente activa en esta región (De Teresa 1992). Conforme fueron abandonando los cultivos por la baja en su rentabilidad, el paisaje se transformó en un complejo mosaico que incluye milpa – henequén, plantación abandonada de henequén y bosques secundarios (Hernández X. *et al.* 1995). Para este trabajo se seleccionaron dos áreas con BTS secundarios dentro de los límites del Parque Nacional Dzibilchaltún.

Dzibilchaltún es considerada como una de las ciudades mayas más antiguas. Su nombre significa donde hay escrituras sobre piedras planas (del maya **dzibbi** – escrito, y **chaltún** – piedra plana). Cuenta con edificios que datan de 600 años a.c. y 4 800 estructuras prehispánicas entre las que sobresalen El Palacio, el Templo del Pedestal y el Templo de las Siete Muñecas.

Su ubicación geográfica se encuentra entre los 21°05'N y 21° 06'N, y entre 89° 34'W y 89° 39'W. La casi totalidad (~ 95%) de la superficie del Parque se encuentra en terrenos del Ejido Chablekal y solo un porcentaje mínimo del Parque incluye terrenos del Ejido Dzibilchaltún.

En el Diario Oficial de la Federación del 14 de abril de 1987 (De la Madrid Hurtado 1987) se publicó el decreto en el cual se le transfiere al Gobierno del Estado de Yucatán la administración, acondicionamiento, conservación, desarrollo y vigilancia del Parque, incluyendo los siguientes objetivos:

- “Que es necesario proteger el patrimonio de la flora y la fauna de Estado de Yucatán;...que es necesario conservar sus bellezas naturales y sus riquezas arqueológicas;... así como realizar investigaciones básicas y aplicadas en la entidad, primordialmente en el campo de la ecología y el manejo de los recursos naturales”.
- “Que de los estudios e investigaciones de los que se ha hecho referencia, se ha concluido que el área geográfica que cubre la región de Dzibilchaltún, contiene ecosistemas característicos de la selva baja caducifolia y selva secundaria; y el hábitat natural de una gran cantidad de especies vegetales y animales amenazados o en peligro de extinción, como la *Acacia*, *Mimosa*, *Neomillspaughia*, *Pithecellobium*mismas que requieren de su protección”.

En la zona se ha identificado la siguiente problemática: pastoreo, agricultura (milpa, henequén), cacería, extracción de madera, leña y demás productos vegetales, así como de tierra y material pétreo. La selva y el acahual del parque nacional y sus alrededores abastecen de madera para la construcción de casas, fabricación de muebles, herramientas y utensilios, de leña, tierra y material pétreo para su venta en la ciudad de Mérida. Asimismo, se practica la cacería de subsistencia (chachalacas, conejos, perdices). Por otra parte, en la región la mayoría de la gente cultiva árboles y plantas comestibles en milpas y huertos dedicados al autoconsumo. El ganado vacuno de Chablekal y Dzibilchaltún suele cruzar normalmente el parque y abreviar en el cenote Xlakah, por lo que es común encontrarlo ramoneando abiertamente en el acahual y en la selva.

Dentro del parque nacional, la topografía es plana con una pendiente entre 1° y 2° de inclinación (Duch-Gary 1988). Desde el punto de vista geológico, el área se encuentra dentro de la llamada Plataforma Yucateca, que es una masa compacta formada por rocas sedimentarias de origen cretácico, carente de fallas tectónicas; estas rocas descansan a su vez sobre formaciones terciarias estables. Durante el Plioceno se iniciaron movimientos alternativos de sumersión – emersión que continuaron hasta el período reciente. La porción más septentrional de esta plataforma donde se ubica el parque aún se encuentra emergiendo con inclinación NNE y SSE (Gobierno del Estado 1992). Los suelos corresponden al tipo de

Haprendolls líticos (Solís y Campo 2004), son poco profundos y contienen un alto porcentaje de pedregosidad (conocidos como **ek'lum**) (Hernández X. *et al.* 1995). Contienen elevados contenidos de cationes básicos intercambiables y su abundancia no presenta relaciones con la vegetación (Campo 2000). La profundidad del horizonte A varía entre 50 y 100 mm y la densidad aparente es aproximadamente de 0.5 g cm^{-3} (Solís y Campo 2004). La materia orgánica generalmente es mayor al 10% en la superficie y el pH es ligeramente básico (ver Cuadro 3)

Como el resto de la Plataforma Yucateca, el área de estudio carece de corrientes hídricas superficiales; sin embargo, presenta cenotes, sartenejas y aguadas, las cuales contienen agua de elevada dureza, por su alta concentración de Ca soluble (Gobierno del Estado 1992, Hernández X. *et al.* 1995).

La región presenta un clima de tipo BSo(h')w(x')(i')gw", cálido subhúmedo, siendo el más seco de éstos, con una precipitación anual de 537 mm (García , 1988). La lluvia anual durante los años de 1998 al 2000 promedió 741 ± 130 mm (media \pm E.S.) (Campo y Dirzo 2003). Esta región de la península presenta una marcada estación seca que dura de seis a siete meses (noviembre – mayo), y una estación lluviosa que alcanza su pico en septiembre (Figura 1). La temperatura promedio anual es 26.3°C , registrándose las más altas entre los meses de abril y octubre (promedio de 27.5°C) y las más bajas entre diciembre y febrero (23°C).

La temperatura máxima del aire alcanza con frecuencia 45°C al final de la primavera, la mínima rara vez baja de los 10°C (García 1988). Por su cercanía con la costa, la humedad relativa del aire varía entre 72 y 77% (Gobierno del Estado 1992).

Dentro del Parque Nacional se encuentran tres tipos de cobertura/uso del suelo: (1) BTS secundario, (2) acahual y (3) plantaciones de henequén. El BTSs es conocido como **noh k'aax** y cubre aproximadamente el 50% del área del parque. Alcanza una altura máxima del dosel de 10 m en los sitios mejor conservados, y las especies predominantes pertenecen a la familia Leguminosae.

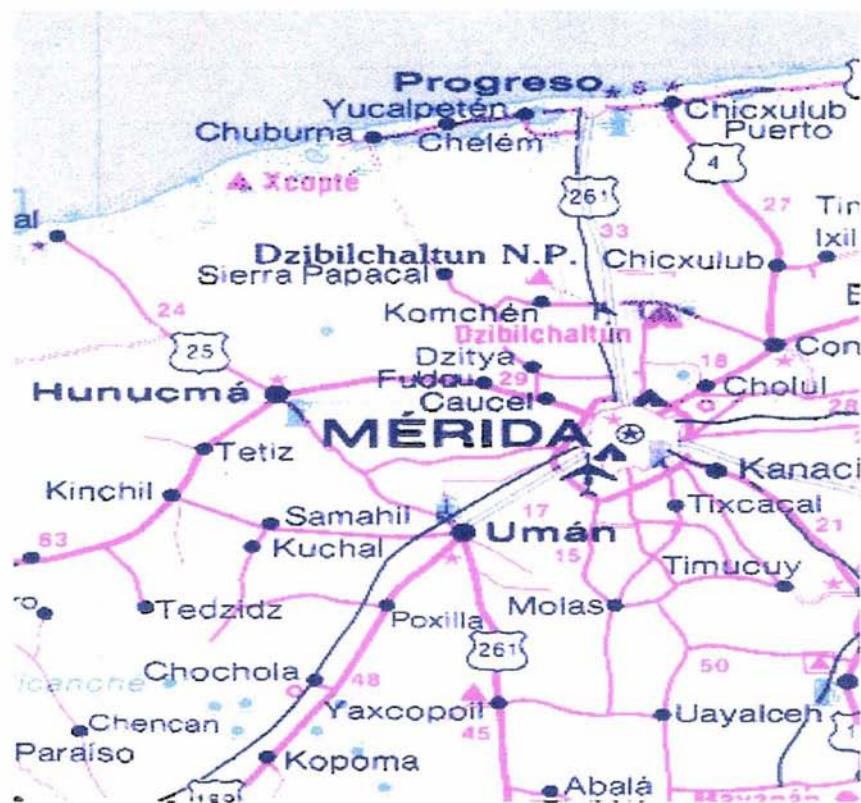


Figura 1. Ubicación geográfica de la zona de estudio, en el Parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán

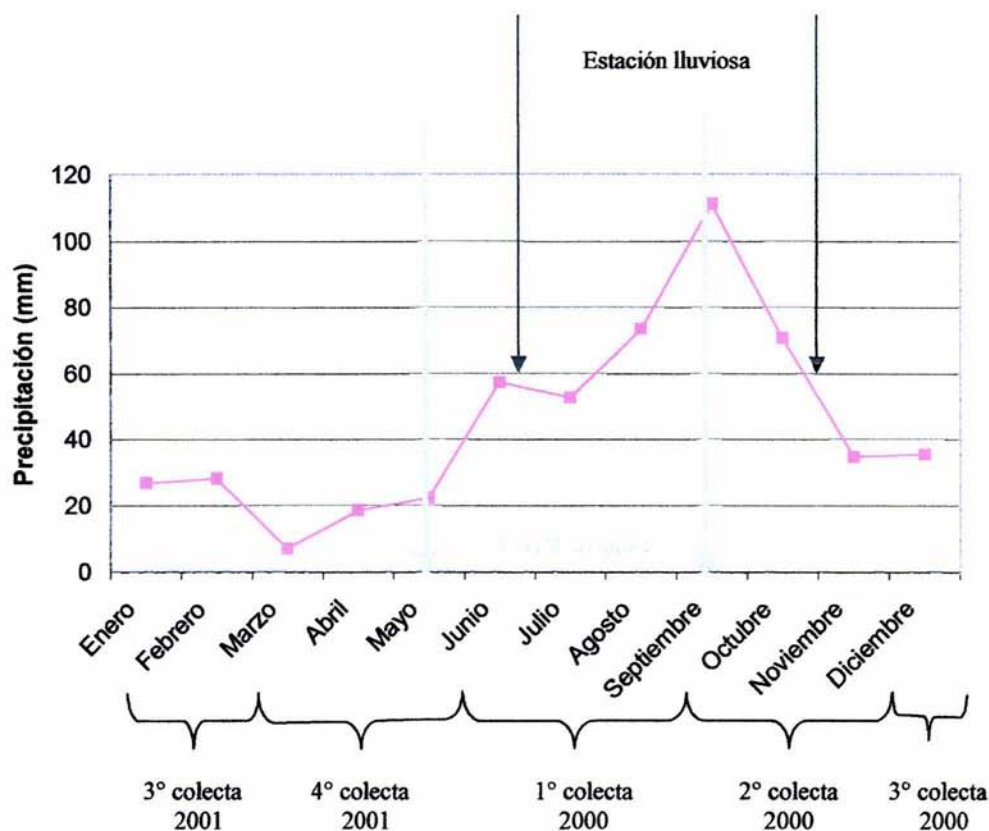


Figura 2. Precipitación mensual promedio en la Estación Meteorológica de Chicxulub, Yucatán ($21^{\circ} 17' N$, $89^{\circ} 34' E$; García 1988). Con verde se indican los momentos de fertilización y con llaves se indican los tiempos de colecta.

MÉTODOS

En 1997 se establecieron 16 parcelas de 12 m x 12 m, en dos sitios con bosques secundarios dentro del Parque de Dzibichaltun, con el fin de estudiar la limitación por nutrientes del crecimiento de las plantas durante la regeneración de la vegetación (ver Campo y Vázquez – Yanes 2004). Ambos sitios fueron usados previamente para la siembra de henequén y la agricultura de roza-tumba-quema, y fueron abandonados en tiempos diferentes. Uno de ellos tiene un tiempo de abandono de 10 años (bosque sucesional temprano, Figura 3) y otro fue abandonado hace ~ 60 años (bosque sucesional tardío, Figura 4). Las características de la composición específica y de la estructura y producción primaria de la vegetación se presentan en los Cuadros 1 y 2, respectivamente; las de los suelos en el Cuadro 3.

Las parcelas de cada sitio fueron sorteadas y se les administraron fertilizantes durante tres años consecutivos (1998 – 2000), en dos oportunidades (en el mes de mayo, a finales de la estación seca, se agregó el 60% de la cantidad total anual de fertilizante, y en septiembre, en la estación de lluvias, se adicionó el 40% restante). Los fertilizantes utilizados fueron urea (N), superfosfato triple (P), urea más superfosfato triple (N + P). Cada tratamiento con fertilizante estuvo representado por cuatro parcelas en cada sitio, mientras que otras 4 parcelas se

mantuvieron como testigo (i.e. sin fertilizar). Estos tratamientos totalizaron una adición anual de 220 kgN/ha y de 75kgP/ha para cada parcela. Dado que ambos fertilizantes son físicamente secos, la urea ((NH₂)₂CO) y el superfosfato triple (Ca(H₂PO₄)₂H₂O) fueron aplicados a mano sobre el mantillo sin perturbar. En el caso de las parcelas fertilizadas con ambos nutrientes, se utilizaron las mismas cantidades que en las parcelas que recibieron un solo fertilizante (i.e. N o P). Entre las parcelas de cada sitio se dejó un espacio de 8 m de ancho (amortiguamiento) para evitar mezclas entre los tratamientos.

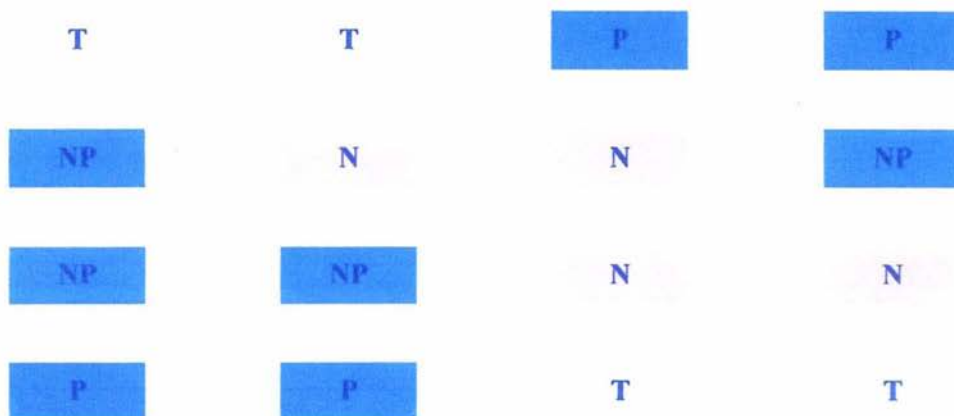


Figura 3. Diagrama de distribución de las parcelas en el bosque sucesional temprano (10 años), las letras indican el tipo de fertilización aplicado a cada una de ellas: T = testigo, P = fósforo, N = nitrógeno y NP = nitrógeno más fósforo.

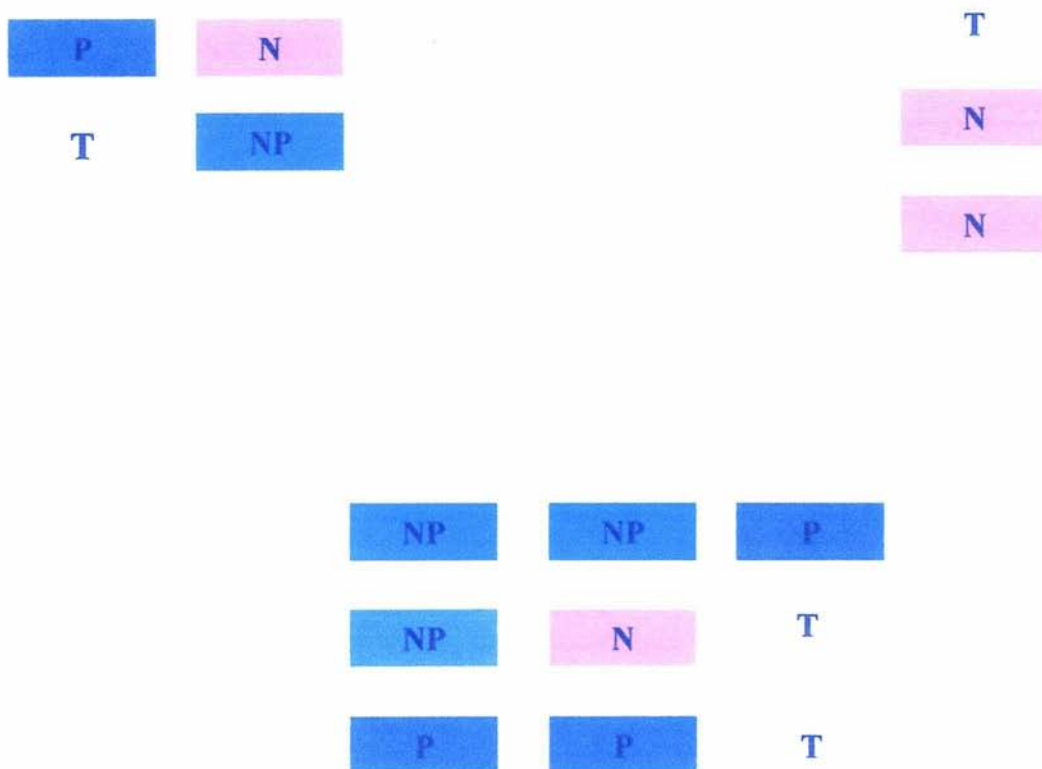


Figura 4. Diagrama de distribución de las parcelas en el bosque sucesional tardío (~60 años), las letras indican el tipo de fertilización aplicado a cada una de ellas: T = testigo, P = fósforo, N = nitrógeno y NP = nitrógeno más fósforo.

Dentro de los 10 m x 10 m centrales de cada parcela se colocaron cinco trampas circulares de 0.5 m de diámetro (0.196m^2) sobre un bastidor de aluminio a un metro de altura, fijadas firmemente al suelo con tres varillas de aluminio, donde se colectó la hojarasca (totalizando 20 muestras de hojarasca por tratamiento, 5

trampas x 4 parcelas de cada tratamiento) de forma mensual. El material colectado se empaquetó y etiquetó; en éste estudio se analizó la hojarasca correspondiente al período comprendido entre junio del año 2000 a mayo de 2001 (tercer y último año de fertilización; cuando la fertilización produjo aumentos significativos en el crecimiento de las plantas y en la producción primaria de la vegetación; ver Campo y Vázquez-Yanes 2004).

En el laboratorio las muestras de hojarasca fueron secadas en estufa a 40°C durante 72 h. Posteriormente cada muestra se molió por separado y se elaboraron mezclas compuestas trimestrales para cada trampa, correspondientes a los meses húmedos (junio – agosto y septiembre – noviembre), y correspondientes a los meses secos (diciembre – febrero y marzo – mayo); respetando la parcela y el tratamiento.

Para el análisis químico de la concentración de N y de P en la hojarasca se digirió una submuestra de 0.25 g de cada muestra compuesta (material previamente secado y molido), mediante una mezcla de 10:1 de K_2SO_4 con Cu_2SO_4 , 7 ml H_2SO_4 y 3 ml de H_2O_2 . Las submuestras se colocaron en un bloque digestor a 370°C, durante 2 h o hasta que el extracto quedara incoloro (i.e. digestión total de la materia orgánica). El contenido de los tubos fue aforado a 75 ml con agua destilada, filtrado en papel Whatman No. 1, almacenado en viales y refrigerado (4°C) hasta su análisis químico. En la lectura de la concentración de P en el

extracto se utilizó la solución concentrada, mientras que para la lectura de la concentración de N se tomó una alícuota del extracto la que se diluyó en agua destilada (0.5 ml de extracto en 9.5 ml de agua destilada). Las lecturas se llevaron a cabo en equipo automatizado (Autoanalyzer) en el Laboratorio de Biogeoquímica del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Los datos obtenidos fueron analizados estadísticamente usando el programa STATISTICA (Stat Soft, Inc. 1984 – 1999 M.R.). Los efectos del tiempo de colecta y de los tratamientos fueron analizados mediante ANOVA. En aquellos casos donde existieron diferencias significativas ($p < 0.05$), se realizaron test a posteriori (Test de diferencias honestas de Tukey); de forma previa se comprobó la homogeneidad de varianzas y normalidad de los datos. Se comparó la concentración de N y de P entre ambos bosques mediante la prueba t de students.

Cuadro 1. Listado de las especies de árboles (≥ 2.5 cm DAP) en el bosque sucesional temprano (10 años de edad) y en el bosque sucesional tardío (~ 60 años de edad), seleccionados para este estudio. Fuente Ceccon *et al.* (2002).

Especies	Bosque sucesional temprano	Bosque sucesional tardío
<i>Acacia collinsii</i> Saff.		*
<i>Acacia gaumeri</i> Blake	*	
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. and Cham.) Benth.	*	
<i>Acacia riparia</i> Kunth.	*	*
<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.		*
<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl		*
<i>Bauhinia</i> sp.		*
<i>Bunchosia glandulosa</i> Turcz.	*	*
<i>Bursera simaruba</i> (L) Sarg.	*	*
<i>Caesalpinia vesicaria</i> L.	*	
<i>Caesalpinia yucatanensis</i> Grenm.	*	*
<i>Capparis incana</i> Kunth.	*	
<i>Cnidoscolus souzae</i> (Pax)	*	*
<i>Colubrina greggii</i> S. Watson	*	*
<i>Crataeva tapia</i> L.		*
<i>Croton glabellus</i> L.	*	
<i>Diospyros anisandra</i> S.F. Blake		*

<i>Diospyros cuneata</i> Standl.		*
<i>Diospyros verae-crucis</i> (Standl.) Standl.	*	*
<i>Eupatorium</i> sp.	*	
<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	*	
<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	*	*
<i>Gyrocarpus americanus</i> Jacq.		*
<i>Havardia albicans</i> (Kunth) Britton and Rose	*	*
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.		*
<i>Jatropha gaumeri</i> Greenm. *		*
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roem. and Schult.) Zucc.		*
<i>Leucaena leucocephala</i> Wit	*	
<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell	*	
<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.	*	
<i>Malpighia glabra</i> L.		*
<i>Malpighia lundellii</i> Morton		*
<i>Malpighia</i> sp.		*
<i>Mimosa bahamensis</i> Benth	*	*
<i>Neea choriophylla</i> Standl.	*	*
<i>Neea</i> sp.	*	
<i>Neomillspaughia emarginata</i> (Gross.) Blake	*	
<i>Parmentiera millspaughiana</i> Williams		*
<i>Piscidia piscipula</i> (L) Sarg.	*	*
<i>Phyllanthus mocinianus</i> Baill.		*

<i>Phyllostylon brasiliense</i> Capan.		*
<i>Pisonia aculeata</i> L.	*	
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth	*	*
<i>Pithecellobium mangense</i> Macbr.	*	*
<i>Platymiscium yucatanum</i> Standl.	*	
<i>Plumeria rubra</i> L.		*
<i>Podopterus mexicanus</i> Humb. and Bonpl.		*
<i>Randia aculeata</i> L.	*	*
<i>Randia longiloba</i> Hemsl.		*
<i>Samyda yucatanensis</i> Standl.		*
<i>Senna atomaria</i> (L.) Irwin and Barneby	*	*
<i>Senna racemosa</i> (Mill.) Irwin and Barneby	*	*
<i>Thouinia paucidentata</i> Radlk.	*	*
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	*	*

* Indica la presencia de la especie

Cuadro 2. Características de la vegetación en el bosque sucesional temprano y en el bosque sucesional tardío, seleccionados para este estudio. Fuente: Campo y Vázquez – Yanes (2004).

	Bosque sucesional temprano	Bosque sucesional tardío
Densidad ¹ (ind / ha)	4358	4015
Área basal ¹ (m ² / ha)	9.4	15.0
Altura ¹ (m)	3.85	5.95
Crecimiento diamétrico ¹ (mm / año)	1.6	0.8
Producción de hojarasca (Mg/ha año)	9.2	8.5

¹Individuos con DAP \geq 2.5 cm

Cuadro 3. Características de los suelos bajo el bosque sucesional temprano y el bosque sucesional tardío, previamente al experimento de fertilización. Fuente: Campo y Vázquez-Yanes (2004).

	Bosque sucesional temprano	Bosque sucesional tardío
pH	7.3	7.4
Materia orgánica (%)	37.5	32.3
NH ₄ – N (μg /g)	50.4	33.5
NO ₃ – N (μg /g)	72.9	100.3
N total (mg/g)	21.7	17.4
P lábil (μg /g)	11.0	18.9
P total (mg/g)	1.7	2.9

RESULTADOS

BOSQUE SUCESIONAL TEMPRANO

La concentración de N en la hojarasca del bosque sucesional temprano presentó diferencias significativas, cuando se consideran todos los tratamientos de forma conjunta (Cuadro 4), los meses en donde se presentaron los valores más altos de N fueron de junio – agosto (inicio de lluvias), mientras que en el resto de las colectas la concentración fue menor y estadísticamente no presentaron diferencias significativas. En cambio, la concentración de P fue menor a comienzos de la estación lluviosa y presentó sus valores mayores en el período septiembre-noviembre (entre mediados y fines de la estación lluviosa), disminuye nuevamente a principio de secas y aumenta significativamente a finales de secas. La relación N:P en la hojarasca del bosque sucesional temprano presentó diferencias temporales significativas, teniendo un valor máximo en la colecta de junio – agosto (Cuadro 4).

Al analizar el efecto del tratamiento sobre la concentración de N en todas las colectas en conjunto, se observa que solo entre las parcelas que recibieron N y N+P hay diferencias significativas; ningún tratamiento es significativamente diferente al testigo (Cuadro 5). La fertilización con P aumentó el contenido de P en la hojarasca con respecto al testigo, la adición de N presentó diferencias significativas

con respecto a las parcelas fertilizadas con P, sin embargo, los tratamientos con N y con N+P no fueron significativamente diferentes al testigo. La relación N:P tendió a ser menor en las parcelas fertilizadas que en el testigo, pero solo en el tratamiento con P las diferencias fueron significativas (Cuadro 5).

La concentración de N, la de P y su relación N:P presentaron interacción tiempo – tratamiento ($F = 6.697, p = 9.308 \times 10^{-9}$, $F = 4.868, p = 4.371 \times 10^{-6}$ y $F = 5.072, p = 2.0 \times 10^{-5}$ respectivamente $n=304$).

Tomando cada tratamiento por separado, de forma consistente la concentración de N en la hojarasca colectada al inicio de la temporada de lluvias (i.e. junio-agosto) fue significativamente mayor que la correspondiente a las restantes colectas para todos los tratamientos (ver Cuadro 6). La concentración de P en la hojarasca colectada en las parcelas testigo y en las parcelas fertilizadas con N o con P muestra una tendencia a ir aumentando con el tiempo desde el inicio de la estación de lluvias y presentó sus valores mayores a fines de la estación seca (Cuadro 6). En cambio, la concentración de P en la hojarasca colectada en las parcelas fertilizadas con N+P fue mayor en el período septiembre-noviembre. Considerando cada tratamiento por separado en la relación N:P, en todos los tratamientos se presentan diferencias significativas en el tiempo.

Cuadro 4 . Concentración (media \pm E.E.) de N y de P y relación N:P en la hojarasca de un bosque sucesional temprano (10 años de edad) en Yucatán. Efecto tiempo. Considerando todos los datos en conjunto.

	Junio – Agosto 2000	Septiembre – Noviembre 2000	Diciembre 2000 – Febrero 2001	Marzo – Mayo 2001	<i>F</i>	<i>p</i>
N(%)	2.10 \pm 0.17 a	1.17 \pm 0.08 b	1.24 \pm 0.04 b	1.19 \pm 0.07 b	75.449	0.000
P(%)	0.054 \pm 0.006 d	0.083 \pm 0.009 a	0.066 \pm 0.008 c	0.079 \pm 0.008 b	13.572	2.472x 10 ⁻⁸
N : P	40.12 \pm 4.60 a	18.72 \pm 2.12 c	28.58 \pm 4.30 b	18.96 \pm 2.50 c	30.551	2.7320 x 10 ⁻¹⁷

En letras se indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la concentración en diferentes tiempos.

Cuadro 5. Concentración (media \pm E.E.) de N y de P y relación N:P en la hojarasca de un bosque sucesional temprano (10 años de edad) en Yucatán. Efecto tratamiento. Considerando todos los datos en conjunto.

	Parcela testigo	+ N	+ P	+ N P	<i>F</i>	<i>p</i>
N (%)	1.46 \pm 0.07 ab	1.51 \pm 0.11 a	1.40 \pm 0.09 ab	1.30 \pm 0.10 b	2.903	0.0350
P (%)	0.066 \pm 0.008 bc	0.059 \pm 0.006 c	0.080 \pm 0.008 a	0.078 \pm 0.009 ab	7.476	7.614 x 10 ⁻⁵
N : P	30.91 \pm 3.80 a	27.15 \pm 2.73 ab	24.02 \pm 3.65 b	24.28 \pm 3.34 ab	3.0792	0.027801

En letras se indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la concentración en diferentes parcelas.

Cuadro 6. Concentración de N y de P y relación N:P (media \pm E. E.) en la hojarasca de un bosque sucesional temprano (10 años de edad) en Yucatán. Relación detallada por tratamiento y por colecta.

Tratamiento testigo						
Lluvias		Secas				
	1° colecta	2° colecta	3° colecta	4° colecta	F	<i>p</i>
N(%)	1.83 \pm 0.01 a	1.45 \pm 0.05 b	1.31 \pm 0.04 b	1.25 \pm 0.09b	12.413	1.08455 x 10 ⁻⁶
P(%)	0.054 \pm 0.004 b	0.064 \pm 0.009 b	0.057 \pm 0.010 b	0.090 \pm 0.009a	5.194	0.002563862
N:P	36.19 \pm 3.00 a	30.33 \pm 3.27 a	41.29 \pm 6.66 a	15.85 \pm 2.25 b	7.364	0.000214
Momentos de las fertilizaciones						
Tratamiento N						
N(%)	2.50 \pm 0.24 a	1.12 \pm 0.10 b	1.22 \pm 0.04 b	1.21 \pm 0.06 b	26.015	1.11 x 10 ⁻¹¹
P(%)	0.038 \pm 0.006 c	0.066 \pm 0.006 ab	0.054 \pm 0.007 bc	0.079 \pm 0.008 a	9.02	3.50 x 10 ⁻⁵
N:P	43.36 \pm 3.81 a	18.44 \pm 1.83 c	28.94 \pm 2.98 b	17.89 \pm 2.31 c	18.692	0.00000
Tratamiento P						
N(%)	2.00 \pm 1.18 a	1.44 \pm 0.05 b	1.14 \pm 0.04 c	1.03 \pm 0.08 c	19.155	2.377 x 10 ⁻⁹
P(%)	0.059 \pm 0.007 b	0.088 \pm 0.009a	0.081 \pm 0.008 ab	0.093 \pm 0.007 a	4.042	0.010103957
N:P	43.36 \pm 5.53 a	19.09 \pm 1.59 b	21.35 \pm 5.05 b	12.29 \pm 1.33 b	10.330	9.0 x 10 ⁻⁵
Tratamiento N+P						
N(%)	2.08 \pm 0.18 a	0.61 \pm 0.12 c	1.31 \pm 0.04 b	1.21 \pm 0.05 b	29.707	1.874 x 10 ⁻¹²
P(%)	0.066 \pm 0.008 b	0.118 \pm 0.012 a	0.072 \pm 0.008 b	0.058 \pm 0.008 b	9.675	1.749 x 10 ⁻⁵
N:P	37.57 \pm 4.93 a	7.02 \pm 1.78 c	22.74 \pm 2.52 b	29.81 \pm 4.12 ab	14.022	3.131 x 10 ⁻⁷

BOSQUE SUCESIONAL TARDÍO

La concentración de N en la hojarasca del bosque sucesional tardío presentó variación temporal cuando se consideran todos los tratamientos de forma conjunta (Cuadro 7). Como en su contraparte más joven, fue mayor en el período junio – agosto. La concentración de P fue mayor en septiembre-noviembre que al comienzo de la estación de lluvias y de la de secas. La relación N:P presentó variación temporal significativa presentando sus valores mayores en junio – agosto (inicio de la temporada de lluvias).

Considerando todas las colectas se observó que los tratamientos mantuvieron la concentración de N en la hojarasca respecto al testigo (Cuadro 8). En cambio, la concentración de P disminuyó cuando se aplicó la fertilización con N. Ningún otro efecto fue observado. La relación N:P en la hojarasca fue incrementada por la fertilización con N, pero esta solo presentó diferencias significativas con respecto al tratamiento N+P.

La concentración de N no presentó interacción tiempo – tratamiento ($F= 1.339$, $p= 0.2157$ $n=304$); en cambio la concentración de P y la relación N:P si presentaron interacciones ($F= 4.000$, $p= 7.546 \times 10^{-5}$, y $F= 4.009$, $p= 7.342 \times 10^{-5}$ respectivamente $n=304$).

Considerando los tratamientos por separado, de forma consistente la concentración de N en la hojarasca colectada en el período junio-agosto fue significativamente mayor con respecto a las siguientes colectas (Cuadro 9); solo en el tratamiento con P se mantuvo la concentración de N hasta el trimestre siguiente. En cambio, la concentración de P en la hojarasca presentó un patrón diferente. En el testigo y en las parcelas que recibieron N únicamente, no se observaron cambios temporales. La fertilización con P (solo o combinado con N) incrementó la concentración del nutriente en la hojarasca colectada inmediatamente a la segunda aplicación (i.e. en el período septiembre-noviembre).

La relación N:P fue mayor al inicio de la estación de lluvias tanto en el testigo como en las parcelas que recibieron N (solo o combinado con P). En las parcelas fertilizadas solamente con P se observó un aumento en esta relación a principios de la estación de secas (diciembre – febrero) (Cuadro 9).

COMPARACIÓN DE AMBOS BOSQUES

Considerando las parcelas testigo, se pudo comprobar que la concentración de N en la hojarasca fue similar en ambos bosques ($t=0.05$; $p=0.95$)(Cuadros 5 y 7). En cambio, la concentración de P en el bosque sucesional tardío fue mayor que

en su contraparte temprana ($t=7.74$; $p=1.080 \times 10^{-12}$), sitio en el que también se presentó una mayor relación N:P ($t=4.95$; $p=1.905 \times 10^{-5}$).

Cuadro 7. Concentración (media \pm E.E.) de N y de P y relación N:P en la hojarasca de un bosque sucesional tardío (60 años de edad) en Yucatán. Efecto tiempo. Considerando todos los datos en conjunto.

	Junio – Agosto 2000	Septiembre – Noviembre 2000	Diciembre 2000 – Febrero 2001	Marzo – Mayo 2001	<i>F</i>	<i>p</i>
N(%)	2.11 \pm 0.13 a	1.59 \pm 0.08 b	1.43 \pm 0.05 bc	1.31 \pm 0.08 c	57.857	1.288 x 10 ⁻²⁹
P(%)	0.099 \pm 0.008 b	0.121 \pm 0.011 a	0.094 \pm 0.008 b	0.114 \pm 0.012 ab	6.597	2.477 x 10 ⁻⁴
N : P	25.39 \pm 3.31 a	15.77 \pm 1.76 b	19.31 \pm 2.07 ab	15.47 \pm 2.30 b	13.235	3.826 x 10 ⁻⁸

En letras se indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la concentración en diferentes tiempos.

Cuadro 8. Concentración (media \pm E.E.) de N y de P y relación N:P en la hojarasca de un bosque sucesional tardío (60 años de edad) en Yucatán. Efecto tratamiento. Considerando todos los datos en conjunto.

	Parcela testigo	+ N	+ P	+ N P	<i>F</i>	<i>p</i>
N (%)	1.66 \pm 0.10 a	1.56 \pm 0.07 a	1.60 \pm 0.11 a	1.61 \pm 0.07 a	0.699	0.5531
P (%)	0.108 \pm 0.011 a	0.090 \pm 0.009 b	0.115 \pm 0.010 a	0.115 \pm 0.009 a	5.836	6.898 x 10 ⁻³
N : P	18.79 \pm 2.8 ab	22.08 \pm 2.9 a	18.37 \pm 2.3 ab	16.69 \pm 1.90 b	3.175	0.0244

En letras se indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre la concentración en diferentes parcelas.

Cuadro 9. Concentración de N y de P y relación N:P (media \pm E. E.) en la hojarasca de un bosque sucesional tardío (60 años de edad) en Yucatán. Relación detallada por tratamiento y por colecta.

Tratamiento testigo						
	Lluvias		Secas			
	1° colecta	2° colecta	3° colecta	4° colecta	F	p
N(%)	2.17 \pm 0.12 a	1.63 \pm 0.09 b	1.44 \pm 0.05 b	1.40 \pm 0.13 b	12.823	7.266 x 10 ⁻⁷
P(%)	0.099 \pm 0.009a	0.104 \pm 0.009a	0.113 \pm 0.009a	0.118 \pm 0.017a	0.593	0.6212
N:P	24.83 \pm 2.38 a	17.19 \pm 1.47 b	14.81 \pm 1.75 b	18.35 \pm 3.51 ab	3.334	0.0238
Momentos de las fertilizaciones						
Tratamiento N						
N(%)	2.08 \pm 0.11 a	1.46 \pm 0.06 b	1.44 \pm 0.05 b	1.28 \pm 0.08 b	20.718	6.56 x 10 ⁻¹⁰
P(%)	0.088 \pm 0.009a	0.098 \pm 0.006a	0.082 \pm 0.009a	0.092 \pm 0.011a	0.595	0.6204
N:P	31.65 \pm 5.63 a	16.07 \pm 1.30 b	21.26 \pm 2.22 ab	19.36 \pm 2.82 b	4.298	0.0074
Tratamiento P						
N(%)	1.96 \pm 0.19 a	1.79 \pm 0.12 a	1.40 \pm 0.04 b	1.28 \pm 0.07 c	7.201	0.0002
P(%)	0.121 \pm 0.007 a	0.146 \pm 0.015 a	0.064 \pm 0.009 b	0.130 \pm 0.009 a	12.267	1.251 x 10 ⁻⁶
N:P	17.77 \pm 2.31 b	16.80 \pm 2.84 bc	27.85 \pm 2.87 a	11.09 \pm 1.20 c	8.865	0.0000
Tratamiento N+P						
N(%)	2.23 \pm 0.09 a	1.50 \pm 0.07 b	1.43 \pm 0.05 b	1.30 \pm 0.06 b	41.509	5.43 x 10 ⁻¹⁶
P(%)	0.087 \pm 0.009 b	0.137 \pm 0.012 a	0.119 \pm 0.007 ab	0.118 \pm 0.009 ab	4.880	0.003712
N:P	27.30 \pm 2.90 a	13.03 \pm 1.42 b	13.34 \pm 1.44 b	13.09 \pm 1.81 b	18.885	2.995 x 10 ⁻⁹

DISCUSION

La concentración de N en la hojarasca de las parcelas testigo del bosque sucesional temprano presentó un valor promedio de 1.4 % y las del bosque sucesional tardío de 1.6 %, lo cual lleva a rechazar la hipótesis de un mayor contenido de N al comienzo de la regeneración. Por otra parte, estos valores se ubican dentro del rango del contenido del nutriente en la hojarasca de otros BTS del mundo (0.8-3.3%, Jaramillo y Sanford 1995; Lal *et al.* 2001), pero, son elevados cuando se comparan con los obtenidos en otros BTS secundarios de la Península de Yucatán (1.05 a 1.1 %; Read y Lawrence 2003). La concentración de P en la hojarasca de este estudio varió de acuerdo a lo esperado (0.07 y 0.11 %, en los bosques sucesionales temprano y tardío, respectivamente). Estos valores caen en la parte media superior de los rangos reportados por Jaramillo y Sanford (1995) (0.02 a 0.13 %), y por Lal *et al.* (2001) (0.03 a 0.24 %), y tienden a ser superiores a los reportados por Read y Lawrence (2003) (0.04 a 0.09 %). Las diferencias en el contenido de nutrientes de este estudio con aquellos de los bosques estudiados por Read y Lawrence podría ser resultado de diferencias en la composición de especies entre estos sitios y de las edades de los bosques, aunque no se puede descartar que las mismas pudieran ser también producto de la heterogeneidad en suelos e historias de uso de la tierra que existe la región (ver Duch-Gary 1988).

El contenido de N en la hojarasca del bosque sucesional temprano tendió a disminuir desde el inicio de la estación lluviosa hasta finales de la estación seca, de acuerdo a lo esperado en este estudio (ver testigo). Este patrón probablemente sea el reflejo del aumento en la disponibilidad de nutrientes en el suelo que ocurre al comienzo de la estación lluviosa (Campo *et al.* 1998), lo cual favorece que las hojas nuevas sean ricas en N (Lal *et al.* 2001, Cárdenas 2004); también es muy probable que las hojas de esta colecta no fueran senescentes y con lo cual su contenido del nutriente no fue traslocado (ver Cuevas *et al.* 1991). Luego, con el desarrollo de la hoja, la concentración de N disminuye (Cárdenas 2004), aunque en la hojarasca esta disminución podría deberse también a una participación mayor del material leñoso. Esta disminución también puede ser causada por el lavado de la hoja realizado por la lluvia, cuando cantidades importantes de nutrientes son lixiviadas (ver Campo *et al.* 2000, 2001). Al iniciar la estación seca, la producción de hojarasca aumenta (Campo y Vázquez-Yanes 2004), pero el contenido de N en las hojas senescentes disminuye sugiriendo su traslocación. Finalmente, la hojarasca presentó una drástica disminución en la concentración de N durante el período septiembre – noviembre, lo cual puede relacionarse con un aumento relativo de tejidos leñosos en la masa de hojarasca.

Contrariamente al N, la concentración de P en la hojarasca colectada en las parcelas testigo al inicio de la estación de lluvia fue menor que aquella colectada a

finales del periodo de secas. La comprensión de este aumento en la concentración del nutriente durante el período marzo – mayo, exige la realización de nuevos estudios.

Finalmente, la proporción N:P en la hojarasca de las parcelas testigo es consistente con la existencia de limitación por P reportada en un trabajo previo sobre la dinámica del C aéreo en este bosque (Campo y Vázquez – Yanes 2004).

En el bosque sucesional tardío, como en su contraparte más joven, la concentración de N en la hojarasca es mayor al inicio de la estación de lluvias. Como ya se comentó anteriormente, este cambio podría reflejar la mayor concentración del nutriente en las hojas al comienzo de la estación. La concentración de N en la hojarasca tendió a mantenerse con la adición de P en el segundo período de muestreo de la estación lluviosa, sugiriendo la liberación del nutriente desde el suelo o una mayor fijación biológica. La concentración de P en la hojarasca del bosque sucesional tardío aumentó después de la segunda adición del nutriente. Así, en este bosque la vegetación respondió a la liberación de la limitación por P aumentando la concentración del nutriente en la hojarasca en las parcelas que recibieron P y N+P, lo cual es consistente con las respuestas observadas en las hojas de los árboles (Campo y Dirzo 2003).

A pesar de que el suelo del bosque sucesional tardío contiene una disponibilidad y capital total de P mayor que el correspondiente al bosque

sucesional temprano (3.10 g m^{-2} , 118.3 g m^{-2} y 3.00 g m^{-2} , 81.99 g m^{-2} respectivamente, Solís 2004), la relación N:P en la hojarasca colectada en las parcelas testigo es elevada principalmente al comienzo de la estación de lluvias, y consistente con un posible déficit de P para sostener la producción en este bosque. De forma consistente todos los tratamientos con fertilizantes tendieron a disminuir el valor de esta relación, sugiriendo el aprovechamiento del P agregado y una estimulación de la mineralización de P orgánico bajo adición de N. Así mismo, la menor proporción N:P en la hojarasca colectada en las parcelas testigo del bosque sucesional tardío (~ 19) que en la del temprano (~ 30) es consistente con la acumulación del nutriente en el suelo (Solís y Campo 2004), y en tejidos foliares de los árboles (Campo y Dirzo 2003) durante la sucesión. A pesar de ello, estudios de la producción primaria en este bosque (Campo y Vázquez – Yanes 2004) y de la dinámica de plántulas en el mismo (Ceccon *et al.* 2004), confirman que la vegetación continúa bajo limitación por P, en este sitio de mejor status nutricional.

CONCLUSIONES

El presente trabajo determinó el contenido de N y de P de la hojarasca de dos BTSs de edad contrastante, luego de tres años de fertilización repetida. Los resultados obtenidos han permitido comprobar que la concentración de P en la hojarasca es afectada por el tiempo de regeneración del bosque. Si bien la concentración de N no cambió de un bosque a otro, en el bosque sucesional tardío, desarrollado sobre un suelo con disponibilidad mayor, hay contenidos de P sensiblemente superiores que su contraparte más joven.

La concentración de N en la hojarasca varía con la estacionalidad de las lluvias. En ambos bosques, la concentración de los nutrientes variaron con el tiempo, pero presentaron patrones que evidencian diferencias importantes entre los ciclos de N y de P. La concentración de N fue mayor al inicio de la estación lluviosa. Cuando los tejidos foliares son jóvenes; sin embargo, la concentración de P en esa misma época es menor, y aumenta a mediados de la estación. Durante la estación seca la concentración de N en la hojarasca disminuye, pero la correspondiente al P se mantiene elevada especialmente a finales de secas..

En ninguno de los bosques se pudo comprobar que la manipulación experimental de la disponibilidad de N y de P afectara la concentración de N. La fertilización con éste aumentó su concentración en la hojarasca del bosque

temprano solo al inicio de lluvias, y disminuyó posteriormente. En el bosque tardío no hubo diferencias significativas después del pico de la primera colecta, además, inhibió la concentración de P en los dos.

La fertilización con P y con N + P no tuvo efectos en la concentración de N en los bosques y sí aumentó la concentración de P en los dos.

Así, los resultados han permitido comprobar diferencias en los ciclos de N y de P, que parecen ser independientes del estado sucesional de la vegetación. Por otra parte la liberación de la limitación por P mediante la fertilización en los estados sucesionales tempranos y tardíos, conllevan a aumentos en la concentración de éste en la hojarasca y pudiera por ello acelerar los ciclos internos del N y del P en estos ecosistemas.

La concentración de nutrientes en la hojarasca de estos bosques refleja la limitación por P que existe en esta parte de la Península de Yucatán, la cual, al ser liberada por la adición experimental de éste cambia su patrón de aprovechamiento.

En concreto, en el bosque sucesional temprano la fertilización con N no afectó la concentración de N o de P en la hojarasca, pero la adición de P y N+P aumentó el contenido de P. Sin embargo, en el bosque tardío la fertilización con N disminuyó la concentración de P, no hubo un efecto significativo de la fertilización con P y N+P.

LITERATURA CITADA

- Bowen, G. D. y E. K. S. Nambiar. 1984. Nutrition of Plantation Forest. Academic Press. New York. U. S. A.
- Brady, C. N. y R. R. Weil. 1996. The Nature and Properties of Soil. Macmillan Publishing Company. New York 881 p.
- Bremer E. y P Kuikman. 1997. Influence of competition for nitrogen in soil on net mineralization of nitrogen. *Plant Soil* **190**:119 – 126.
- Brown, S. y A. E. Lugo. 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology* **6**: 1 – 32.
- Bruijnzeel, L. A. 1990. Nutrient input-output budgets of tropical forest ecosystem: A review. *Journal of Tropical Ecology* **7**: 1 – 24.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* **22**: 22 - 35
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. Páginas 277 – 303 *en*: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina, editores. *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Campo, J. 1995. Ciclo del fósforo en un sistema tropical estacional. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. 153 p.
- Campo, J., V. J. Jaramillo y J. M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: Effects of seasonality and level of wetting. *Oecología*. **115**: 167 – 172.
- Campo, J. 2000. Estudios biogeoquímicos en bosques tropicales secos: una herramienta para la restauración. Páginas 448 – 455 *en*: Quintero – Lizaola, R. T. Reyna – Trujillo, L. Corlay – Chee, A. Ibáñez – Huerta, y N. E. García – Calderón editores. *La Edafología y sus Perspectivas al Siglo XXI*. Tomo II. Colegio de Postgraduados, Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma de Chapingo. México.

- Campo, J., M. Maass, V. J. Jaramillo, A. Martínez – Yrizar y J. Sarukhan. 2000. Calcium, potassium and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* **49**: 21 – 36.
- Campo, J., M. Maass, V. J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar y J. Sarukhán. 2001. Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry*: **53**: 161 – 179.
- Campo, J. y R. Dirzo. 2003. Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forest of Yucatán, México. *Journal of Tropical Ecology*: **19**: 525 – 530.
- Campo, J. y C. Vázquez-Yanes. 2004. Effect of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, México. *Ecosystems*: **7**: 311 – 319.
- Cárdenas, I. 2004. Contenido de N y P en hojas de *Lysiloma divaricata* y sus efectos en la descomposición. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. México. 61 p
- Ceccon, E., I. Olmsted, C. Vázquez – Yanes y J. Campo. 2002. Vegetación y propiedades del suelo en dos bosques tropicales secos de diferente estado regeneracional en Yucatán. *Agrociencia* **36** 621 – 631.
- Ceccon, E., P. Huante y J. Campo. 2003 Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatan, México. *Forest Ecology and Management* **182**: 387 – 402.
- Ceccon, E. S. Sánchez y J. Campo. 2004. Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, México: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology* **170**: 277 – 285.
- Cordell, S., G. Goldstein, F. C. Meinzer y P. M. Vitousek. 2001a. Morphological and physiological adjustment to N and P fertilization in nutrient-limited *Metrosideros polymorpha* canopy trees in Hawaii. *Tree Physiology* **21**: 43 – 50.

- Cordell, S., G. Goldstein, F. C. Meinzer y P. M. Vitousek. 2001b. Regulation of life-span and nutrient-use efficiency of *Metrosideros polymorpha* trees at two extremes of a long chronosequence. *Oecologia* **127**: 198 – 206.
- Cuevas, E. S. Brown y A. E. Lugo. 1991. Above - and belowground organic matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broadleaf secondary forest. *Plant Soil* **135**: 257 – 268.
- Davidson, E. A., P. A. Matson, P. M. Vitousek, R. Eiley, K. Dunking, G. García – Méndez y J. M. Maass. 1993. Processes regulating soil emission of NO and N₂O in a seasonally dry tropical forest. *Ecology* **74**: 130 – 139.
- De la Madrid Hurtado, M. Presidente Constitucional de los Estados Unidos Mexicanos. 1987. “Decreto por el que se declara Parque Nacional, con el nombre de Dzibilchaltún, la superficie de 5 394 392.68ha, ubicada en el Municipio de Mérida, Yuc”. *Diario Oficial de la Federación*. 14 de abril. 4 - 9 p
- De Teresa, A. P. 1992. Crisis Agrícola y Economía Campesina: El Caso de los Productores de Henequén en Yucatán, Porrúa-UAM, México. 305 p
- DiTomasso, A y L. W. Aarssen. 1989. Resource manipulations in natural vegetatio: a review. *Vegetatio*: **84**: 9 – 29.
- Duch-Gary, J. 1988. La Conformación Territorial del Estado de Yucatán. Universidad Autónoma de Chapingo, México. 427 p.
- Esteban J. R. 1986. Contenido mineral de la hojarasca en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. ENEP Zaragoza, UNAM.
- Eviner, V. T., F. S. Chapin III, C. E. Vaughn. 2000. Nutrient manipulations in Terrestrial Ecosystems. Páginas 291 – 307 *en* O. E. Sala, R. B. Jackson, H. A. Mooney, R. W. Howarth editors. *Methods in Ecosystem Science*.
- Flores, M. G., X. Jiménez, F. Madrigal, F. Moncayo y F. Takaki. 1971. Memorias del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México.

- Flores, J. S. 1987. Uso de los Recursos Vegetales en la Península de Yucatán: Pasado, Presente y Futuro. Cuadernos de Divulgación INIREB. Jalapa, México. 135 p
- Frangi, J. L. y A. E. Lugo. 1991. Hurricane damage to a flood plain forest in the Luquilla Mountains of Puerto Rico. *Biotrópica* **23**: 324 – 335
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köeppen. (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset Larios, 4° Ed. México.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. Páginas 146 – 194 *en*: Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina, editores. *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Gobierno del Estado de Yucatán, INAH, Biocenosis, y Pronatura. 1992. Plan maestro del Parque Nacional Dzibichaltún (Primera versión preliminar). Mérida, Yucatán. 3 páginas más mapas y anexos.
- Hernández, X., E. Bello, y S. Levy T. 1995. La Milpa en Yucatán: Un Sistema de Producción Agrícola Tradicional. Tomo I. Colegio de Postgraduados. Montesillo, Texcoco. México.
- Holdrige, L. 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 206 p.
- Hunt, H. W., E.T.Elliot, y D. E. Walter. 1989. Inferring trophic transfers from pulse – dynamics in detrital food webs. *Plant Soil* **115**: 247 – 259.
- INE. 1998. Instituto Nacional de Ecología. Listado de Áreas Naturales Protegidas en México. SEMARNAP. México.
- Ingestad, T. 1979. Nitrogen stress in birch seedlings. II. N, K, P, Ca and Mg nutrition. *Physiologia. Plantarum*. **45**: 149 – 157.
- Janzen, D. H., 1986. Tropical dry forest: The most endangered major tropical ecosystem. *En* Wilson, O. E., *Biodiversity*. National Academy Press. p 130 – 137.

- Jaramillo, V. J. y R. L. Sanford. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forest. Páginas 346 – 361 *en*: Bullock S. H., H. A. Mooney y E. Medina, editores. Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Kauffman, J. B., R. L. Sanford Jr., D. L. Cummings, I. H. Salcedo y E.V.S.B. Sampaio. 1993. Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in neotropical dry forests. *Ecology* **74**: 140 – 151.
- Koerselman, W. y A. F. M. Meuleman. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *The Journal of Applied Ecology*. **33**: 1441 – 1450.
- Lajtha, K. y M. Klein. 1998. The effect of varying nitrogen and phosphorus availability on nutrient use by *Larrea tridentate*, a desert evergreen shrub. *Oecologia* **75**: 348 – 353.
- Lal, C. B., C. Annapurna, A.S. Raghubanshi y J. S. Singh. 2001. Foliar demand and resource economy of nutrients in Dry Tropical Forest species. *Journal of Vegetation Science* **12**: 5 – 14.
- Lamb D. 1998. Large scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: The potential role of timber plantations. *Restoration Ecology* **6**: 271 – 279.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer. New York. 540 p
- Lawrence, D. y D. Foster. 2002. Changes in forest biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in southern Mexico: An overview. *Interciencia* **27**: 400 – 408.
- Lawrence, D. y L. Read. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forest of the Yucatan. *Ecological applications* **13**: 85 – 97.
- Lodge, D.J. 1993. Nutrient cycling by fungi in wet tropical forest. Páginas 37 – 58 *en*: Isaac, S., J.C. Franfland, R. Watling, y A.J.S. Walley., editors. *Aspects of Tropical Mycology*. (BMS Symposium Series Vol. 19)., Cambridge University, U: K:

- Lodge, D. J., F. N. Scatena, C. E. Asbury y M. J. Sanchez. 1991. Fine litterfall and related nutrients inputs resulting from hurricane Hugo in subtropical wet and lower montane rain forests of Puerto Rico. *Biotrópica* **23**: 336 – 342.
- Lodge, D. J., W. H. McDowell y C. P. McSwiney. 1994. The importance of nutrient pulses in tropical forests. *Trends in Ecology Evolution* **9**: 384 – 387.
- Lott, E., S. H. Bullock y A. Solís – Magallanes. 1987. Floristic diversity structure of upland and arroyo forest of Coastal Jalisco. *Biotropica* **19**: 228 – 235.
- Lovell R. D. y D. J. Hatch. 1998. Stimulation of microbial activity following spring applications of nitrogen. *Biology and Fertility of Soils* **26**: 28 – 30.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of a tropical dry forest to pasture and agriculture. Páginas 346 – 362 *en* Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina, editores. *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academia Press. Londres, U. K. 674 p
- Martínez – Yrizar, A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. Páginas 327 – 345 *en* Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina, editores. *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in México over a five – year period. *Journal of Tropical Ecology* **6**: 433 – 444.
- Masera, O. R. 1995. Carbon mitigation scenarios for Mexican forest: methodological considerations and results. *Interciencia* **20**: 388 – 395
- Medina, E. 1984. Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. Páginas 134 – 154 *en*: Medina, E., H. A. Money y C. Vazquez – Yanez , editores. *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Junk, The Hague.

- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México **23**: 29 – 47.
- Moore, A. W., J. S. Russell y J. E. Coaldrake. 1967. Dry matter and nutrient content of a subtropical semiarid forest of *Acacia harpophylla*. F. Muell. (Brigalow). Australian Journal of Botany **15**: 11 – 24.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. Annual Review Ecology and Systematic **17**: 67 – 88.
- Oliver, J. E. 1973. Climate and Man's environment. An introduction to applied climatology. John Wiley and Sons, New York.
- Pianka, E. R. 1982. Evolutionay Ecology. Harper and Row, New York
- Primark, R. B., D. Bray, H. A. Galleti e I. Ponciano. 1998. Timber, Tourist, and Temples. Conservation and Development in the Maya Forest of Belice, Guatemala and México. Islands Press. Miami. U. S. A. 426 p
- Raghubanshi, A. S. 1991. Dynamics of soil biomass C, N and P in a Dry Tropical Forest in India. Biology and. Fertility of Soils **12**: 55 – 59.
- Read, L. y D. Lawrence. 2003. Litter nutrient dynamics during succession in dry Tropical forests of the Yucatan: regional and seasonal effects. Ecosystems **6**: 747 – 761.
- Reich, P. B. y R. Borchert. 1984. Water and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology **72**: 61 – 74
- Rzedowsky, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. D. F. México.
- Rzedowsky, J. 1979. Los bosques secos y semihúmedos de México con afinidades neotropicales. Páginas 37 – 46 en Rabinoch and G. Halffter editores. Tópicos de Ecología Contemporánea. Fondo de Cultura Económica, México.
- Rzedowsky, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botánica Mexicana **14**: 3 - 21

- Saynes, V. 2004. Ciclos del carbono y nitrógeno en el suelo de bosques tropicales secos: efectos del tiempo de regeneración. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Instituto de Ecología. UNAM.
- Schlesinger, W. H. 1997. Biogeochemistry. Academic Press. San Diego, Cal. 588p
- Singh, J. S., A. S. Raghubanshi, R. S. Singh y S. C. Srivastava. 1989. Microbial biomass acts as a source of plants nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* **338**: 499 – 500.
- Singh, L., y J. S. Singh. 1991. Storage and flux of nutrients in dry tropical forest in India. *Annals of Botany* **68**: 275 – 284.
- Society for Ecological Restoration. 1995. *Definition of Ecological Restoration*. Society for Ecological Restoration. Madison. U.S.A.
- Solis E. Dinámica del N del suelo durante la sucesión secundaria y la fertilización de bosques tropicales secos de Yucatán. Tesis de Maestría. UNAM.
- Solís, E. y J. Campo. 2004. Soil N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after fertilization. *Forest Ecology and Management* **195**: 409 – 418.
- Srivastava, S. C. y J. S. Sing. 1988. Carbon and phosphorus in the soil biomass of some tropical soils of India. *Soil Biology and Biochemistry*. **20**: 743 – 747.
- Srivastava, S. C. 1992. Microbial C, N, and P in Dry Tropical soils: seasonal changes and influence of soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry*. **24**: 711 – 714.
- STATISTICA Stat Soft, Inc. 1984 – 1999 M.R.
- Trejo, I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: Relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. 210 pp.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in México. *Biology Conservation* **94**: 133 – 142.

- Tucker J., E. S. Brondozzio y E. F. Moran. 1998. Rates of forest regrowth in Eastern Amazonia: a comparison of Altamira and Bragantina regions, Para Satate, Brazil. *Interciencia* **23**: 1 - 10
- Valdespino, P. 2004. Flujos de N y P asociados a la hojarasca de Bosques Tropicales Secos primarios y secundarios en la Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM En preparación.
- Van den Driessche, R. 1974. Prediction of mineral nutrients status of trees by foliar analysis. *Botanical Review*. **40**: 347 – 394.
- Vitousek, P. M. y W. A. Reiners. 1975. Ecosystems succession and nutrient retention: a hypothesis. *BioScience* **25**: 376 – 381.
- Vitousek, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* **65**: 285 – 298.
- Vitousek, P. M. y H. Farrington. 1997. Nutrient limitation and soil development: experimental tests of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry* **37**: 63 – 75.
- Wedin D. y D. Tilman. 1993. Competition among grasses along a nitrogen gradient: Initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs* **63**:199 – 229.
- Whigham, F. F., I. Olmsted, E. Cabrera – Cano, y M. Harmon. 1991. The impact of Hurricane Gilberto in trees litterfall and woody debris in a Dry Tropical Forest in the northeastern Yucatán Peninsula. *Biotropica* **23**: 434 – 441.