



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA**

(PROYECTO)

**FLEXIBILIDAD ALOMÉTRICA N:P EN BOSQUES TROPICALES SECOS
DURANTE LA SUCESIÓN SECUNDARIA**

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

*Nitrogen and Phosphorus Allocation Strategies in a Chronosequence of
Secondary Tropical Dry Forests: Plant Coordination and Environmental Drivers*

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

EMMA JOHANNA MARIA BREThERICK

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES

Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FELIPE FRANCISCO GARCÍA-OLIVA

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM

TUTOR INVITADO: DR. JUAN MANUEL DUPUY RADA

Centro de Investigación Científica Yucatán

MÉXICO, CD. MX. MAYO, 2024



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
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA**

(PROYECTO)

**FLEXIBILIDAD ALOMÉTRICA N:P EN BOSQUES TROPICALES SECOS
DURANTE LA SUCESIÓN SECUNDARIA**

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

*Nitrogen and Phosphorus Allocation Strategies in a Chronosequence of
Secondary Tropical Dry Forests: Plant Coordination and Environmental Drivers*

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

EMMA JOHANNA MARIA BREATHERICK

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES

Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FELIPE FRANCISCO GARCÍA-OLIVA

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM

TUTOR INVITADO: DR. JUAN MANUEL DUPUY RADA

Centro de Investigación Científica Yucatán

MÉXICO, CD. MX. MAYO, 2024

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA
OFICIO: CGEP/CPCB/ IE /0258/2024
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día celebrada el **22 de enero de 2024**, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **BREThERICK EMMA JOHANNA MARIA** con número de cuenta: **522461448**, por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico** titulado: **“Nitrogen and phosphorus allocation strategies in a chronosequence of secondary tropical dry forests: plant coordination and environmental drivers”**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: **“FLEXIBILIDAD ALOMÉTRICA N:P EN BOSQUES TROPICALES SECOS DURANTE LA SUCESIÓN SECUNDARIA”**, ambos realizados bajo la dirección del **DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. SILKE CRAM HEYDRICH
Vocal: DR. BRUNO MANUEL CHÁVEZ VERGARA
Vocal: DRA. MARÍA GUADALUPE BARAJAS GUZMÁN
Vocal: DRA. MARINÉS DE LA PEÑA DOMENE
Secretario: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 21 de marzo de 2024

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ARTURO CARLOS II BECERRA BRACHO

c. c. p. Expediente del alumno

ACBB/ERR/EARR/err



Agradecimientos institucionales

Agradezco al *Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de México*, por permitirme profundizar mi conocimiento biológico y profesional en México.

Este proyecto contó con apoyos financieros brindados por parte del *CONAHCYT* (CF-MG-20191011115425025-154016) y por parte del *PAPIIT* (IN204521).

A *CONAHCYT* por la beca otorgada (CVU: 1148505).

A mi *comité tutor*, quiero expresar mi gratitud por todas las valiosas contribuciones, la asistencia en el campo y el respaldo en el análisis estadístico, así como el apoyo durante el proceso de la redacción de la tesis y de los trámites de titulación y por su infinita paciencia en mi aprendizaje del idioma español:

Dr. Homero Julio Eudes Campo Alves

Dr. Juan Manuel Dupuy Rada

Dr. Felipe García-Oliva

Dra. Julieta Alejandra Rosell García

Agradecimientos personales

Quisiera expresar mi sincero agradecimiento a usted **Dr. Julio Campo Alves** por su invaluable apoyo, orientación y respaldo constante durante mi trayecto académico, en especial en la última etapa durante la redacción de la tesis y el proceso de titulación. Su paciencia inquebrantable y pasión para la ciencia han sido fundamental para mi crecimiento académico. Usted siempre dedicó tiempo y esfuerzo, mostrando una empatía y confianza excepcional, especialmente en momentos personales difíciles. Tener un tutor de tesis que comprende mi situación de encontrarme lejos de mi lugar de origen, y que comparte el sentimiento de tener nuestros corazones divididos entre dos lugares al mismo tiempo, me brinda una gran tranquilidad mental.

Todo lo mencionado me motiva y aumenta aún más mi entusiasmo por seguir aprendiendo de usted. ¡Muchas gracias!

Estoy profundamente agradecida al terminar esta etapa de mi vida, sintiendo que tomar la decisión de formar parte del **Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima**, aun estando lejos de mi tierra natal, fue la elección acertada. Agradezco enormemente el apoyo constante y la creación de hermosas amistades.

Gracias, **M. en C. Enrique Solís**, por la grata experiencia de trabajar juntos en el campo y en el laboratorio, así como por compartir tantas risas y pláticas bonitas. Tu apoyo y enseñanza ha sido invaluable.

Agradezco también a **Itzi, Shaddai y Lau** por su ayuda en la recolección de muestras en campo y en el laboratorio y en especial por las grandes amistades que hemos formado.

Cada uno de ustedes me enseñó un aspecto único de su conocimiento, mostrando paciencia con mi español, brindándome confianza, escuchándome y respaldándome en momentos personales difíciles. Sin ustedes, esta experiencia no habría sido tan enriquecedora. Han demostrado lo crucial que es trabajar en equipo. Espero que nuestros caminos y aprendizajes sigan juntos un poco más.

Agradezco a todo el apoyo en campo en Yucatán por **Francisco Chi May, Luis, César, Erik, Santos**, y al Dr. **Marco Tulio Solano de la Cruz**, que han participado en el proyecto a que la estancia en *Kaxil Kiuic* y en el laboratorio fuera de trabajo eficiente, pero a la vez lleno de risas.

Agradezco sinceramente a **todas las personas** que participan en las labores académicas y cotidianas del **Instituto de Ecología**, especialmente a **Erika Rodríguez Reyes**, al Dr. **Gerardo Rodríguez Tapia** y a **Rosa Jimena Rey Loaiza**. Gracias a su dedicación y esfuerzo, este lugar se convierte en un entorno verdaderamente excepcional, uno que me llena de orgullo al tener la oportunidad de formarme académicamente en un ambiente tan inspirador.

A **James Callaghan**, director de la Reserva Biocultural *Kaxil Kiuic* por el permiso de ingresar a las parcelas del proyecto.

Al **jurado**, quiero expresar mi agradecimiento por la retroalimentación valiosa que ha tenido este trabajo por su aportación. Mil gracias:

Dra. Silke Cram Heydrich
Dr. Bruno Manuel Chávez Vergara
Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán
Dra. Marinés de la Peña Domene
Dra. Julieta Alejandra Rosell García

Thank you, **Dad**, for sharing my passion for biology, for raising me to be someone always willing to fight for my dreams no matter how impossible they may seem from the start, for believing in me, and for assisting me whenever I needed your support. Without you, I wouldn't have been able to study tropical forests on the other side of the planet, and I will always be grateful for that. Thank you for your patience in raising me bilingual and for being the open-minded person you are, sparking my interest in other cultures and languages. Love you lots xxx

Danke, **Mama**, dass du mir mein Leben geschenkt hast und dafür, dass ich mich immer auf deine Hilfe und Unterstützung verlassen kann. Danke, dass du mich zu einem weltoffenen, unabhängigen und neugierigen Menschen erzogen hast, der keine Angst hat, in die große weite Welt zu gehen, neue Sprachen zu lernen und von Neuem zu beginnen. Du hast mir von klein auf den Traum eingepflanzt, an einem anderen Ende der Welt zu leben und in drei Sprachen zu träumen. Danke für deine liebevollen Pakete, die du mir regelmäßig schickst. Sie nehmen mir ein Stück Heimweh. Ich hab dich lieb.

Danke auch an **Paula, Hannah, Leo, Merle, Sarah, Anna** und all die lieben Menschen in Deutschland, die Teil meiner **Wahlfamilie** sind. Ohne eure tiefgehenden Freundschaften wäre alles ein wenig schwieriger für mich, so weit weg von Zuhause. Unsere wunderbaren Telefonate bedeuten mir die Welt und nehmen mir immer mein Heimweh. Ihr seid tief in meinem Herzen verankert.

For all the love from **my (growing) family**, despite being far away, the words I receive daily on my phone mean the world to me. They motivate me to keep going and reassure me that what I am doing makes sense. I love you all infinitely.

Gracias a todas **las amistades que he formado en México** en los últimos cuatro años, ustedes me hacen sentir más en casa y gracias a su paciencia, el español ya se siente una lengua familiar. Me han enseñado muchísimo, cosas que de otra manera no hubiera aprendido... me siento viva por todas las experiencias enriquecedoras. Gracias infinitas, les quiero mucho.

Dedico este trabajo a mis abuelos paternos **Paul John** y **Anne Bretherick**.

Les debo la vida y el amor a la vida, especialmente a los bosques.

*I wish we could have discovered together what tropical forests are like in Mexico, **Gramps**, the creatures are quite different from your forest in Devon. I will be forever grateful for your love and support, I miss you loads but every time I go to the forest, I see a bird and know you are watching me. Thank you for all the support, and for letting me know how much you love me and how proud you are of me until your last breath. I will always carry that in my heart.*

*I hope someday I will be able to show you Mexico and it's fascinating culture, **Granby**. Until then, I am thankful for the lovely phone calls, your interest in my life and your support in my decisions. You make me feel so loved and special.*

I am forever grateful to both of you for planting the seed of interest in trees, forests and Ecology in me.

Contenido

Abreviaturas y símbolos químicos

Resumen	1
Abstract (Resumen en inglés)	5
Introducción general	8
I. La importancia y clasificación de los bosques tropicales secos	8
II. Los bosques tropicales secos secundarios y su investigación	10
III. La dinámica de la sucesión secundaria en los bosques tropicales	11
IV. Especies dominantes en los bosques tropicales secos	13
V. Asignación de nutrientes por plantas: el escalamiento alométrico de nutrientes y la homeostasis estequiométrica	14
Article	18
Abstract	21
1. Introduction	22
2. Materials and Methods	25
2.1 Study area description	25
2.2 Species selection and plant sampling	28
2.3 Chemical analysis	29
2.4 Data analysis	30
3. Results	31
3.1 N and P concentrations and allocation	31
3.2 N and P coordination	33
4. Discussion	34
4.1 Differences between metabolic and structural organs in plant nutrient allocation	34
4.2 Plant nutrient coordination	36
4.3 Nutrient allocation relationships with soil properties	39
References	42
Tables and figures	59

Discusión general – la perspectiva del estudio	70
I. El aumento en la biomasa durante la sucesión secundaria de bosques tropicales secos	70
II. La dinámica de nutrientes del suelo durante la sucesión secundaria de bosques tropicales secos	70
III. La importancia de las Leguminosas durante la sucesión secundaria de bosques tropicales secos	72
IV. ¿Existe limitación por nutrientes durante la sucesión secundaria de bosques tropicales secos?	75
V. Patrones de asignación de nutrientes durante la sucesión secundaria de bosques tropicales secos	77
Coordinación entre N y P en un órgano	79
Coordinación entre órganos en la asignación de un nutriente	80
Estquiometría de órganos	81
Conclusiones	84
Referencias	85

Abreviaturas y símbolos químicos

BTS – Bosques tropicales secos

C – Carbono

H - Coeficiente de regulación homeostática

IC – Intervalo de confianza

N – Nitrógeno

NH₄ – Amonio

NO₃ – Nitrato

P – Fósforo

TDFs – Tropical dry forests

Resumen: Estrategias de asignación de nitrógeno y fósforo en una cronosecuencia de bosques secundarios tropicales secos: coordinación vegetal y factores ambientales

Los bosques tropicales desempeñan roles fundamentales en la conservación de la biodiversidad y la captura de carbono, albergan aproximadamente el 50% de las especies terrestres y almacenan un 25 % del carbono global terrestre. A pesar de ello, la investigación se ha centrado tradicionalmente en los bosques tropicales lluviosos, los ecosistemas tropicales y subtropicales secos son relativamente menos estudiados, en particular los bosques tropicales secos (BTS). Los BTS cubren 42% de la superficie forestal tropical, y son de gran valor para la conservación dada la concentración de especies endémicas que presentan. Estos ecosistemas definidos por su particular contexto climático y la dominancia de especies caducifolias, han experimentado extensos cambios en el uso del suelo y son de los ecosistemas terrestres más vulnerables, especialmente en regiones como México donde las tasas de deforestación, el cambio del uso de suelo y el abandono de las parcelas agrícolas son frecuentes. La sucesión secundaria representa el proceso natural de regeneración del bosque, caracterizado por el desarrollo y la recuperación dinámica de la estructura de la comunidad vegetal, el entorno y la composición de especies a lo largo del tiempo.

Los BTS secundarios derivados de la deforestación requieren mayor atención, ya que los estudios sobre la sucesión secundaria en estos ecosistemas son escasos, en comparación con los bosques tropicales húmedos. La dinámica biogeoquímica del carbono (C), así como del nitrógeno (N) y del fósforo (P), nutrientes cruciales para el crecimiento vegetal, se comprenden parcialmente en estos BTS secundarios. Comprender la asignación de nutrientes y sus relaciones estequiométricas en la

vegetación son aspectos fundamentales para comprender el equilibrio de múltiples elementos químicos en organismos, procesos e interacciones ecológicas y entender los ciclos biogeoquímicos en este ecosistema y su posible recuperación durante la sucesión secundaria.

La asignación de nutrientes limitantes es una estrategia empleada por las plantas para mantener la homeostasis ante condiciones ambientales cambiantes. Esta estrategia implica coordinar diferentes nutrientes dentro de un órgano así como un mismo nutriente entre los órganos, para mantener las actividades metabólicas. El escalamiento de nutrientes es una herramienta útil para medir esta estrategia de coordinación. En particular, explorar los cambios que ocurren durante la sucesión secundaria en la asignación de nutrientes y sus posibles controles es imperativo para comprender los ciclos biogeoquímicos durante la regeneración forestal.

Para ello, se seleccionaron nueve especies dominantes durante la sucesión secundaria de BTS en la Reserva Biocultural de *Kaxil Kiuic*, Yucatán, en una cronosecuencia de rodales forestales con edades de 3 a >100 años después del abandono de uso agrícola. En estas especies se midieron las concentraciones de N y de P en hojas, tallos, raíces gruesas y finas; se exploraron los patrones de las concentraciones de nutrientes durante la sucesión secundaria, las coordinaciones de nutrientes en los órganos (N vs P), así como las coordinaciones de un nutriente entre órganos (p.e. N en hojas vs raíces finas). Finalmente se analizaron las correlaciones de las concentraciones de nutrientes en órganos con características de la vegetación (área basal total, área basal de *Fabaceae*, masa anual de hojarasca) y con las propiedades del suelo (el pH, las concentraciones de C orgánico, N total, nitrato (NO₃), amonio (NH₄), P total y P lábil).

Para una recuperación biogeoquímica exitosa, se espera un aumento de las concentraciones de C y nutrientes en el suelo, acompañado por un incremento aún más rápido de nutrientes en la biomasa de las plantas, junto con un aumento en la biomasa vegetal durante la sucesión secundaria. A lo largo de la sucesión secundaria las concentraciones de N y P en hojas y raíces finas aumentaron, siendo las hojas los únicos órganos que exhibieron un escalamiento flexible, mientras los troncos, raíces gruesas y finas mostraron escalamientos invariantes. Las relaciones entre las concentraciones de nutrientes en los órganos metabólicamente activos y los nutrientes presentes en el suelo fueron más fuertes para el N que para el P, lo cual sugiere que durante la sucesión secundaria podría ocurrir un desacoplamiento entre los ciclos de ambos elementos, probablemente vinculado con las diferentes magnitudes en el ingreso de N por fijación biológica, depósito atmosférico e intemperismo, con los correspondientes a P por vía de depósito atmosférico seco de partículas o cenizas en el dosel de árboles y el intemperismo.

La familia *Fabaceae* representa una fracción significativa (37 % - 98 % del área basal total) de las comunidades de plantas en BTS, especialmente durante las etapas tempranas y medianas de la sucesión secundaria. La contribución de las especies de esta familia es crucial para la recuperación biogeoquímica, ya que su capacidad de la fijación biológica del N₂ atmosférico resulta en concentraciones altas de este nutriente en sus órganos y en sitios donde están más abundantes en comparación con otras familias de árboles. Hay un enriquecimiento del suelo mediante la descomposición de su hojarasca, lo que resulta en un aumento de la concentración de N en el suelo mineral. Por lo tanto, la familia *Fabaceae* desempeña un papel vital como grupo funcional para la regeneración acelerada del ecosistema.

El aumento en el área basal correlacionado con la edad del rodal señala un cambio en la composición de especies, destacándose un incremento en el área basal de leguminosas, que posteriormente disminuyó en etapas más avanzadas de la sucesión. En términos de propiedades del suelo, se observó un aumento en el contenido de C, N total y N mineral (NO_3 y NH_4) durante la sucesión secundaria. Contrariamente, las concentraciones de P total y P lábil no mostraron variaciones significativas. En conclusión, los BTS representan un ecosistemas donde la sucesión secundaria, como práctica de restauración pasiva, demuestra ser efectiva.

Dado el escaso conocimiento sobre los ciclos biogeoquímicos, especialmente en BTS secundarios, este estudio permite avanzar en nuestra comprensión de las respuestas de las plantas a las variaciones de las propiedades del suelo durante la sucesión secundaria. Además, podría proporcionar una base fundamental con implicaciones prácticas para la gestión de la captura de C, la modelización de ciclos biogeoquímicos y la restauración forestal en entornos limitados por el agua.

Abstract: Nitrogen and phosphorus allocation strategies in a chronosequence of secondary tropical dry forests: plant coordination and environmental drivers

Tropical forests play fundamental roles in biodiversity conservation and carbon capture, housing approximately 50% of terrestrial species and storing 25% of global terrestrial carbon (C). Despite this, research has traditionally focused on rainforests, leaving tropical and subtropical dry ecosystems, especially tropical dry forests (TDF), relatively understudied. TDFs cover 42% of tropical forest land and are valuable for conservation due to the concentration of endemic species. These ecosystems, defined by their unique climatic context and the dominance of deciduous species, have undergone extensive land-use changes and are one of the most vulnerable terrestrial ecosystems, particularly in regions like Mexico, where deforestation rates, land-use changes, and abandonment of agricultural plots are frequent. Secondary succession represents the natural process of forest regeneration, characterized by the dynamic development and recovery of the plant community structure, environment, and species composition over time.

Secondary TDFs resulting from deforestation require more attention, as studies on secondary succession in these ecosystems are scarce compared to tropical humid forests. The dynamics of nitrogen (N) and phosphorus (P), crucial nutrients for plant growth, are poorly understood in these secondary TDFs. Understanding nutrient allocation and stoichiometric relationships in vegetation are fundamental aspects of comprehending biogeochemical cycles in this ecosystem and their potential recovery during secondary succession.

Nutrient allocation is a strategy employed by plants to maintain homeostasis amidst changing environmental conditions. This strategy involves coordinating different nutrients within an organ as well as the same nutrient among organs to sustain metabolic activities. Nutrient scaling is a useful tool for measuring this coordination strategy. In particular, exploring changes in nutrient allocation during secondary succession and its potential controls is imperative for understanding biogeochemical cycles during forest regeneration.

To address this, nine dominant species during the secondary succession of tropical dry forests (TDFs) in the Biocultural Reserve of Kaxil Kiuic, Yucatan, were selected along a chronosequence of forest stands aged 3 to >100 years after agricultural abandonment. Nutrient concentrations of N and P were measured in leaves, stems, coarse roots, and fine roots of these species. Patterns of nutrient concentrations during secondary succession, nutrient coordination within organs (N vs P), and coordination of a nutrient among organs (e.g., N in leaves vs fine roots) were explored. Finally, correlations of nutrient concentrations in organs with vegetation characteristics (total basal area, Fabaceae basal area, annual litter mass) and soil properties (pH, concentrations of organic C, total N, nitrate (NO₃), ammonium (NH₄), total P, and labile P) were analyzed.

For successful biogeochemical recovery, an increase in soil carbon and nutrient concentrations is expected, accompanied by an even faster increase in plant biomass nutrients, along with an increase in plant biomass during secondary succession. Throughout secondary succession, concentrations of N and P in leaves and fine roots increased, with leaves being the only organs exhibiting flexible scaling, while stems, coarse roots and fine roots showed invariant scaling. The relationships between nutrient concentrations in metabolically active organs and nutrients present in the soil were stronger for N than for P, suggesting that during secondary succession, a

decoupling between the cycles of both elements could occur, probably linked to the different magnitudes of N input by biological fixation, atmospheric deposition, and weathering, compared to P input by dry atmospheric deposition of particles or ashes in the tree canopy and weathering.

The Fabaceae family represents a significant fraction (37% - 98% of the total basal area) of plant communities in TDFs, especially during the early and middle stages of secondary succession. The contribution of species from this family is crucial for biogeochemical recovery, as their capacity for biological fixation of atmospheric N₂ results in high concentrations of this nutrient in their organs and in sites where they are more abundant compared to other tree families. There is soil enrichment through the decomposition of their litter, increasing soil mineral N concentration. Therefore, the Fabaceae family plays a vital role as a functional group for accelerated ecosystem regeneration.

The increase in basal area correlated with stand age indicates a change in species composition, with a notable increase in the basal area of legumes, which subsequently decreased in later stages of succession. In terms of soil properties, an increase in C content, total N, and mineral N (NO₃ and NH₄) was observed during secondary succession. In contrast, concentrations of total P and labile P showed no significant variations. In conclusion, TDFs represent ecosystems where secondary succession, as a passive restoration practice, proves to be effective.

Given the limited knowledge about biogeochemical cycles, especially in secondary TDFs, this study advances our understanding of plant responses to variations in soil properties during secondary succession. Additionally, it could provide a fundamental basis with practical implications for managing carbon sequestration, modeling biogeochemical cycles, and forest restoration in water-limited environments.

Introducción general

I. La importancia y clasificación de los bosques tropicales secos

Los bosques tropicales constituyen un bioma de suma importancia por dos razones fundamentales: concentran el 50% de la biodiversidad terrestre (Losos and Leigh Jr 2004), lo que los vuelve cruciales para la conservación biológica y servicios ecosistémicos, y funcionan como sumideros significativos del carbono (C), almacenan alrededor del 25% del C del planeta (Townsend et al. 2011). Aunque se ha realizado una extensa investigación centrada en ecosistemas tropicales específicos y su conservación, como en los bosques tropicales lluviosos, húmedos y montanos, la atención a los bosques tropicales secos (BTS) es más reciente (Miles et al. 2006; Lebrija-Trejos et al. 2008; Dirzo et al. 2011; Dupuy et al. 2012; Pennington et al. 2018; Schröder et al. 2021; de la Peña-Domene et al. 2022). Esta menor atención a los BTS resulta sorprendente al considerar que estos bosques representan el tipo de ecosistema forestal tropical dominante, ya que abarcan el 42% de los bosques tropicales y subtropicales, mientras que los bosques tropicales lluviosos constituyen en comparación sólo el 25% (Murphy y Lugo 1986). Existe la creencia común de que los bosques tropicales húmedos muestran una mayor biodiversidad en comparación con los BTS (Pennington et al. 2006; Dirzo et al. 2011), pero cuantificar y comparar patrones de diversidad a lo largo de un rango geográfico tan extenso es un desafío científico y se cree que los datos sobre biodiversidad están subestimados (Pennington et al. 2018). Más recientemente, un estudio mostró que los bosques secos de América Latina en su totalidad contienen tantas o posiblemente más especies en comparación con la selva amazónica (Pennington et al. 2018). El endemismo es importante en este ecosistema seco. En los BTS mexicanos, entre el 60 y 73 % de las especies de plantas son endémicas (Dirzo et al. 2011; Banda-R et al. 2016).

Según el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge (1967), los BTS y subtropicales prosperan en regiones libres de heladas con una temperatura media anual superior a 17°C. Estas áreas suelen recibir precipitaciones anuales entre 250-2000 mm, principalmente durante la temporada de lluvias (de la Peña-Domene et al. 2022). La duración de estación seca – con meses que reciben menos de 100 mm de lluvia mensual - varía de 4 a 8 meses, y depende en gran medida de la posición latitudinal. Otra característica fundamental de los BTS es que la relación entre la evapotranspiración potencial y la precipitación generalmente excede la unidad (ver de la Peña-Domene et al. 2022). Dentro de este marco climático existen diversos ecosistemas de bosques y arboledas, a menudo como zonas de transición entre sabanas y bosques tropicales húmedos (Holdridge. 1967; Murphy y Lugo 1986; Dirzo et al. 2011). Las ecorregiones de los BTS están dominadas por suelos pobres en nutrientes (Rivero-Villar et al. 2022) y una marcada estacionalidad con largos periodos de sequía (de la Peña-Domene et al. 2022), limitando la disponibilidad de los nutrientes y la producción primaria neta (Campo and Vázquez-Yanes 2004). La fenología de la vegetación está estrechamente vinculada a la distribución de lluvias dentro del año, lo que modula la función del ecosistema (Campo y Vázquez-Yanes 2004; Campo et al. 2007; Bejarano et al. 2014; Pajares et al. 2018). Especies caducifolias dominan estos ecosistemas semiáridos (Lohbeck et al. 2013), la hojarasca ocurre principalmente durante la estación seca (Morffi-Mestre et al. 2020). Durante la sucesión secundaria, y particularmente en etapas tempranas, presentan una alta abundancia de árboles y variedad de especies de la familia *Fabaceae*, especies que pueden fijar el N₂ atmosférico mediante simbiosis con bacterias (Toro et al. 2023).

II. *Los bosques tropicales secos secundarios y su investigación*

Actualmente, la mayoría de los bosques tropicales son bosques secundarios en lugar de primarios (Powers y Marín-Spiotta 2017). Los bosques secundarios se definen como aquellos que se regeneran principalmente a través de procesos naturales, como el abandono de campos tras perturbaciones humanas y/o naturales significativas, lo que resulta en diferencias sustanciales en la estructura forestal y en la composición de especies del dosel en comparación con los bosques primarios (Chokkalingam y Jong 2001; Lebrija-Trejos et al. 2008). Los BTS son de los ecosistemas terrestres más vulnerables (Banda-R et al. 2016), y en México estos ecosistemas exhiben las tasas más altas de deforestación en comparación con otros ecosistemas (tasas de deforestación anuales incluyendo todos los tipos de vegetación: -0.5 por ciento vs -3.71 por ciento por BTS) (Guerra-Martínez et al. 2019). Menos del 27% de la cobertura original de los BTS de México permanece sin daños (Trejo y Dirzo 2000), la demás ha sido modificada o perturbada (Lott y Atkinson 2006) principalmente para la extensión de agricultura de temporal y pasturas ganaderas (Mendoza-Ponce et al. 2018). Se evidencian patrones significativos de regeneración en áreas que han sido destinadas a actividades agrícolas y luego abandonadas (Mendoza-Ponce et al. 2018). En Yucatán, los BTS han experimentado cambios extensivos e históricos en el uso del suelo y la cobertura vegetal (Islebe et al. 2015). Estas actividades alteran profundamente los almacenes de nutrientes en los suelos y sus flujos (Ceccon et al. 2002; García-Oliva y Jaramillo 2011; Powers y Marín-Spiotta 2017; Figueroa et al. 2020; van der Sande et al. 2023).

Los bosques tropicales secundarios han recibido menos atención científica que su contraparte no perturbada, lo que señala la importancia de la investigación en los bosques secundarios (Brown y Lugo 1990; Corlett 1995; Chazdon 2014; Powers y Marín-Spiotta 2017; Lennox et al. 2018). Al

mismo tiempo, aunque los bosques tropicales húmedos y lluviosos se han investigado exhaustivamente a lo largo de la sucesión secundaria, no ha sido tan frecuente la atención en los BTS (Lebrija-Trejos et al. 2008; Dupuy et al. 2012; López-Jiménez et al. 2019). El N es crucial para la fotosíntesis debido a su función en la enzima rubisco (la principal enzima involucrada en la fijación de C) y el P es un elemento fundamental en el material genético (ADN y ARN), así como en el balance energético celular (ATP), en el cual se almacena la energía bioquímica (Sternier y Elser 2002). Por lo tanto, el N y el P pueden ser limitantes para el crecimiento y desarrollo de la mayoría de las plantas terrestres (Güsewell 2004; Elser et al. 2007). Si bien el ciclo del C ha sido estudiado durante la sucesión secundaria (Dai et al. 2014; Chazdon et al. 2016), aún existe una brecha de conocimiento con respecto a elementos cruciales para el funcionamiento del ecosistema durante la regeneración de BTS (Ceccon et al. 2004; Güsewell 2004; Campo y Vázquez-Yanes 2004b). Dada la prevalencia de los BTS secundarios es imperativo comprender cómo se recuperan los procesos biogeoquímicos durante la sucesión secundaria después del abandono del uso agrícola y cómo se relacionan con los rasgos de las especies dominantes para comprender la regeneración forestal.

III. La dinámica de la sucesión secundaria en los bosques tropicales secos

El término resiliencia resulta crucial al explorar la sucesión secundaria; mide la velocidad de recuperación del ecosistema después de la perturbación, empleando atributos forestales como la densidad de árboles, altura del dosel, área basal, cobertura de la copa, riqueza y diversidad de especies (Lebrija-Trejos et al. 2008; López-Jiménez et al. 2019), pero también puede incluir la recuperación de aspectos funcionales del ecosistema (Poorter et al. 2016, 2021; van der Sande et al. 2023).

En los BTS, las características distintivas incluyen una baja supervivencia de plántulas, rebrotes frecuentes, prevalencia de especies dispersadas por el viento, estatura más baja y una estructura de dosel menos compleja en comparación con los bosques tropicales lluviosos y húmedos (Murphy y Lugo 1986; Lebrija-Trejos et al. 2008, 2010; Dupuy et al. 2012; Lohbeck et al. 2013). Por lo tanto, incluso en etapas sucesionales maduras, la disponibilidad de luz no es el principal factor limitante (Lebrija-Trejos et al. 2008; Lohbeck et al. 2013), mientras que la disponibilidad de agua y nutrientes son altamente limitantes e impactan significativamente la composición de especies (Lebrija-Trejos et al. 2010; Dupuy et al. 2012). La sucesión en ambientes secos cambia de condiciones más estresantes por demandada evaporativa a condiciones relativamente más húmedas y frescas a medida que el bosque se vuelve más denso, el dosel se cierra, se retiene más humedad y la producción de hojarasca y el contenido de agua en el suelo aumentan (Lebrija-Trejos et al. 2011). Esto favorece a especies tempranas con mejores estrategias para enfrentar la sequía y una mayor eficiencia en el uso del agua en comparación con las especies de sucesión tardía (Lebrija-Trejos et al. 2011; Lohbeck et al. 2013, 2015). La sucesión en los BTS puede ocurrir más rápido en comparación con los bosques tropicales húmedos debido a que su estructura de comunidad vegetal es más simple, tiene una menor diversidad de especies vegetales, una mayor abundancia de especies con semillas dispersadas por el viento y una gran capacidad para rebrotar después de una perturbación (López-Jiménez et al. 2019). Sin embargo, dado que estos bosques son muy heterogéneos en términos del tamaño de las plantas, diversidad y composición de especies, las tasas de recuperación durante la sucesión de este ecosistema son difíciles de generalizar (Rozendaal et al. 2017; Martínez-Ramos et al. 2018; Saenz-Pedroza et al. 2020). Poorter et al. (2021) encontraron que en bosques tropicales secundarios del Neotrópico y África la recuperación del 90% de la biomasa original de bosques no perturbados llevó un tiempo medio de 120 años,

mientras que la recuperación de las propiedades del suelo ocurrió en menos de 10 años. Esta tasa de recuperación varía con con el clima, y la historia de uso del suelo (Poorter et al. 2016; Powers and Marín-Spiotta 2017; Martínez-Ramos et al. 2018).

IV. *Especies dominantes en los bosques tropicales secos*

Las especies dominantes influyen significativamente en las condiciones ambientales, la diversidad de la comunidad y el funcionamiento del ecosistema (Lebrija-Trejos et al. 2011; Avolio et al. 2019). Grime (1998) formalizó la *hipótesis de la proporción de masa* (en inglés: *Mass Ratio Hypothesis*), que predice que las especies abundantes afectan fuertemente el flujo de energía, los ciclos biogeoquímicos y los procesos de descomposición, debido a su gran biomasa y presencia generalizada en las comunidades. Comprender la abundancia de especies en diferentes etapas sucesionales proporciona información respecto a la trayectoria de desarrollo del bosque durante la sucesión secundaria (Lebrija-Trejos et al. 2010). Las especies pioneras que dominan en las primeras etapas sucesionales pueden diferir de las especies presentes en etapas sucesionales tardías y de bosques maduros (Chapin et al. 2011; Kong et al. 2023). Por lo tanto, estudiar las características funcionales de las especies dominantes en cada etapa sucesional puede proporcionar información sobre la estructura y composición del bosque, así como sobre las características funcionales a lo largo de la sucesión secundaria.

La familia *Fabaceae* contiene muchas especies fijadoras de N₂ atmosférico y representa una fracción significativa (37 % - 98 % del área basal total) de las comunidades de plantas en muchos bosques tropicales de tierras bajas (ter Steege et al. 2006; Gei et al. 2018). Muchas especies de leguminosas tienen altas tasas fotosintéticas, especialmente a altas intensidades de luz, debido a

sus altas concentraciones de N en las hojas, lo que las convierte en mejores competidores en las etapas tempranas de la sucesión (McKey 1994). Houlton et al. (2008) afirman que el éxito de estas especies en los bosques tropicales de tierras bajas se debe a un clima favorable, y que las plantas fijadoras de N₂ tienen una ventaja en la adquisición de P. Dado que la fijación de N es enzimática (la principal enzima para este proceso es la nitrogenasa) y requiere un alto aporte de C, la tasa de fijación de N₂ aumenta con el incremento de la temperatura hasta alcanzar una tasa máxima (Houlton et al. 2008). Al mismo tiempo, la mayor concentración de N estimula la producción de la enzima fosfatasa, una enzima muy rica en N que participa en la mineralización del P orgánico para mejorar los suministros de P para la vegetación (Houlton et al. 2008). Además, las especies fijadoras de N₂, que contienen altas concentraciones de N en las hojas y muestran altas abundancias en bosques secundarios al comienzo de la sucesión secundaria, son de gran importancia en el ciclo biogeoquímico local de N. Este enriquecimiento se produce tras el proceso de fijación, la caída de hojas senescentes y su subsiguiente descomposición en el suelo forestal. Según Neves et al. (2022), estas especies enriquecen el suelo con N hasta el doble en comparación con aquellas que no pertenecen a la familia *Fabaceae*, debido a su gran aporte de hojarasca enriquecida en N. Así, proporcionan las *Fabaceae* este nutriente fundamental a otras especies de plantas que enfrentan limitaciones por N (Powers y Marín-Spiotta 2017; Xu et al. 2020).

V. *Asignación de nutrientes por plantas: el escalamiento alométrico de nutrientes y la homeostasis estequiométrica*

El crecimiento de plantas depende de más de 30 elementos, donde pocos son requeridos en grandes cantidades como el N y el P, nutrientes comúnmente limitantes del crecimiento en plantas (Elser et al. 2007; Ågren 2008). El escalamiento de nutrientes en los órganos de las plantas y la

homeostasis estequiométrica son conceptos cruciales para comprender el equilibrio de múltiples elementos químicos en organismos, procesos e interacciones ecológicas. La asignación de nutrientes limitantes a diferentes órganos es una estrategia empleada por las plantas para mantener la homeostasis ante condiciones ambientales cambiantes (Enquist y Niklas 2001, 2002; Niklas y Enquist 2002) y modula sus rasgos funcionales (Reich et al. 2003; Wright et al. 2004; Reich y Oleksyn 2004; Poorter y Bongers 2006). Esta estrategia implica coordinar diferentes nutrientes dentro de un órgano, así como un mismo nutriente entre los órganos con el fin de mantener las actividades metabólicas y la función general de la planta (Zhang et al. 2018). El escalamiento de nutrientes es una herramienta útil para medir esta estrategia; su análisis mediante la relación $y = bx^\alpha$, donde y y x representan concentraciones de nutrientes en órganos de árboles, α es la pendiente de regresión, y b es la intersección en datos transformados a logaritmo. Esta relación permite explorar la relación entre dos nutrientes en un mismo órgano (por ejemplo, N vs P en la hoja) o la asignación de un mismo nutriente en diferentes órganos (por ejemplo, N en hojas vs raíces), donde la relación puede ser alométrica (*i.e.*, con pendientes α distintas a 1) o isométrica (pendientes α igual a 1) (Kerkhoff et al. 2006; Yang et al. 2014; Zhao et al. 2016). Aunque existen estudios con datos globales sobre concentraciones de nutrientes en órganos de las plantas (Wright et al. 2004; Reich y Oleksyn 2004; Kerkhoff et al. 2006; Díaz et al. 2016), la información sobre concentraciones en los diferentes órganos (*i.e.*, hojas, ramas, tallos, troncos, raíces) de las plantas es escasa (Zhang et al. 2018). La investigación principal se ha centrado en hojas y raíces finas, órganos con importantes funciones metabólicas (Güsewell 2004; Yuan et al. 2011), o en estudios que investigan patrones de asignación de nutrientes a lo largo de gradientes ambientales (Zhao et al. 2016; Chen et al. 2020). Sin embargo, se sabe relativamente poco respecto a cómo se asignan

los nutrientes en los bosques secundarios después del abandono de tierras, donde factores ambientales como la estructura del bosque y las propiedades del suelos muestran grandes cambios.

La homeostasis estequiométrica se define como la capacidad de un organismo para mantener composiciones elementales constantes, independientemente de las variaciones en la disponibilidad de nutrientes en el entorno (Sturner y Elser 2002). Yu et al. (2010) encontraron que, a nivel de especies, la homeostasis estequiométrica se correlacionaba positivamente con la dominancia y estabilidad de estas especies. Además, observaron que, en la mayoría de los casos a escala de la comunidad, esta correlación era positiva con la función y estabilidad del ecosistema.

En general, diferentes órganos pueden tener distintos valores homeostáticos estequiométricos y pueden cambiar con la etapa del desarrollo de la planta (Yu et al. 2011; Wang et al. 2019; Rosell et al. 2023), pero la homeostasis estequiométrica foliar es el predictor más importante, ya que la fotosíntesis es clave para la supervivencia, el éxito competitivo y la abundancia de las especies (Yu et al. 2010, 2015). Las especies que presentan mayor control homeostático presentan biomásas grandes, son dominantes en su comunidad, temporalmente estables en abundancia y muestran una mayor resistencia al cambio climático (Yu et al. 2010, 2015). Por lo tanto, los ecosistemas con una abundancia mayor de especies homeostáticas parecen tener una productividad superior y una estabilidad mayor (Yu et al. 2010).

En este estudio, se busca comprender los procesos ecológicos y los ciclos de nutrientes en BTS secundarios durante la sucesión, para ello determiné las concentraciones de N y de P, así como su relación en masa, en hojas, tallos, raíces gruesas y finas de las especies dominantes a lo largo de

una cronosecuencia de regeneración de 3 a más de 100 años después del abandono de parcelas agrícolas y de iniciada de la sucesión secundaria (representativa de los estadios sucesionales temprano, mediano y avanzado), explorando (i) la asignación de N y de P a los diferentes órganos y sus relaciones con las propiedades de la vegetación y del suelo; y (ii) el escalamiento en la asignación de estos nutrientes y su posible variación durante la sucesión secundaria.

Forest Ecosystems

Nitrogen and phosphorus allocation strategies in a chronosequence of secondary tropical dry forests: plant coordination and environmental drivers

--Manuscript Draft--

Manuscript Number:	FECOS-D-24-00066
Full Title:	Nitrogen and phosphorus allocation strategies in a chronosequence of secondary tropical dry forests: plant coordination and environmental drivers
Article Type:	Full Length Article
Keywords:	Biogeochemical recovery, Disturbance, Nutrient cycles, Nutrient scaling
Corresponding Author:	Julio Campo Universidad Nacional Autónoma de México MEXICO
Corresponding Author Secondary Information:	
Corresponding Author's Institution:	Universidad Nacional Autónoma de México
Corresponding Author's Secondary Institution:	
First Author:	Emma Bretherick
First Author Secondary Information:	
Order of Authors:	Emma Bretherick Juan M. Dupuy Felipe García Oliva Anaitzi Rivero Villar Julieta A. Rosell Julio Campo
Order of Authors Secondary Information:	
Manuscript Region of Origin:	MEXICO
Abstract:	<p>Nitrogen (N) and phosphorus (P) allocation in plant organs is of particular interest for understanding plant ecological strategies and biogeochemical cycles. Plants may allocate different nutrients within a specific organ or the same nutrient across different organs. In this study, we explored allocation strategies for N and P in the leaves, stems, and roots of nine dominant tree species in secondary tropical dry forests that differed in age (3 to >100 years) since abandonment. Nutrient concentrations were positively correlated with soil pH in structural organs (stems and coarse roots) and increased in metabolic organs (leaves and fine roots) with increases in tree biomass and soil available N and P. P vs. N relationships were consistently isometric across secondary succession in stems and fine and coarse roots but varied in leaves from allometric in early secondary forest succession to isometric in mid- and late succession. Along succession, the scaling relationships of N and P concentrations among plant organs tended to be isometric between metabolic organs in the case of P, and between structural organs for both nutrients. Conversely, the scaling relationships of N and P concentrations were allometric in comparisons of metabolic vs. structural organs. These results help advance our understanding of plant responses to soil variations during secondary succession and may have practical implications for carbon sequestration management and models, and for forest restoration in water-limited environments.</p>
Suggested Reviewers:	Ángela Pierre Vitória Universidade Estadual do Norte Fluminense apvitoria@gmail.com

	Christian P. Giardina USDA Forest Service, Hawaii, US christian.p.giardina@usda.gov
Additional Information:	
Question	Response

1 Nitrogen and phosphorus allocation strategies in a chronosequence of secondary
2 tropical dry forests: plant coordination and environmental drivers

3

4

5

6 Emma Bretherick ^a, Juan M. Dupuy ^b, Felipe García-Oliva ^c, Anaitzi Rivero Villar ^a,

7 Julieta A. Rosell ^a, Julio Campo ^{a,*}

8

9 ^a *Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 2075, Mexico City 04510, Mexico*

10 ^b *Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., Unidad de Recursos Naturales, Merida, Yucatan 97205,*

11 *Mexico*

12 ^c *Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México,*

13 *Morelia, Michoacan 58190, Mexico*

14 * Corresponding author ORCID 0000-0002-7595-8593; e-mail address: jcampo@ecologia.unam.mx

15

16 ABSTRACT

17

18 Nitrogen (N) and phosphorus (P) allocation in plant organs is of particular interest for
19 understanding plant ecological strategies and biogeochemical cycles. Plants may allocate
20 different nutrients within a specific organ or the same nutrient across different organs. In this
21 study, we explored allocation strategies for N and P in the leaves, stems, and roots of nine
22 dominant tree species in secondary tropical dry forests that differed in age (3 to >100 years)
23 since abandonment. Nutrient concentrations were positively correlated with soil pH in structural
24 organs (stems and coarse roots) and increased in metabolic organs (leaves and fine roots) with
25 increases in tree biomass and soil available N and P. P vs. N relationships were consistently
26 isometric across secondary succession in stems and fine and coarse roots but varied in leaves
27 from allometric in early secondary forest succession to isometric in mid- and late succession.
28 Along succession, the scaling relationships of N and P concentrations among plant organs tended
29 to be isometric between metabolic organs in the case of P, and between structural organs for both
30 nutrients. Conversely, the scaling relationships of N and P concentrations were allometric in
31 comparisons of metabolic vs. structural organs. These results help advance our understanding of
32 plant responses to soil variations during secondary succession and may have practical
33 implications for carbon sequestration management and models, and for forest restoration in
34 water-limited environments.

35

36 *Keywords:* Biogeochemical recovery, Disturbance, Nutrient cycles, Nutrient scaling 37

38 **1. Introduction**

39

40 Tropical forests play an important role in the global carbon cycle because they are responsible
41 for 35% of the terrestrial primary production, and store \approx 50% of the world's plant terrestrial
42 carbon (Mahli, 2012). High rates of land conversion for agricultural use and subsequent land
43 abandonment have increased the proportion of secondary forests in the lowland tropics relative
44 to that of mature forests (Pan et al., 2011; Hansen et al., 2013). These secondary tropical forests
45 account for a large fraction of ecosystem services provided by forests worldwide (Cortés-
46 Calderón et al., 2021). As secondary forests recover following abandonment, the supply of soil
47 nutrients such as nitrogen (N) and phosphorus (P) must be sufficient to sustain high rates of
48 forest productivity (Moonen et al., 2019; Becknell et al., 2021), and the pools of these nutrients
49 must be large enough to replenish the recurrent nutrient losses that occur during deforestation
50 and subsequent agricultural use (Powers and Marín-Spiotta, 2017; van der Sande et al., 2023).
51 The availability of N is known to constrain biomass recovery in secondary tropical dry forests
52 (TDF) and their humid counterparts (Campo and Vázquez-Yanes, 2004; Davidson et al., 2004,
53 2007), and is often lost due to slash fires (Kauffmann et al., 1993) and agricultural land use
54 (Markewitz et al., 2004; Saynes et al., 2005). A recent study showed that N concentrations in
55 soils consistently increase during secondary succession (Sullivan et al., 2019), reflecting inputs
56 by biological N fixation in leguminous tree species (Batermann et al., 2013; Winbourne et al.,
57 2018; Epihov et al., 2021), which are particularly abundant during the earliest stages of forest
58 regrowth after disturbance (Hedin et al., 2009; Menge et al., 2009; Gei et al., 2018). In contrast,
59 the recovery of soil total P is strongly influenced by the local climate, soil conditions, and
60 disturbance history (Valdespino et al. 2009; van der Sande et al., 2023). Plant-available P may

61 not recover during succession (Sullivan et al., 2019) because of low P inputs from rock
62 weathering and atmospheric deposition in TDF landscapes (Campo et al., 2001a, 2001b; Runyan
63 et al., 2013), intensifying ecosystem P-limitation during forest regrowth (Runyan et al., 2012).
64 Thus, for predominately P-limited ecosystems undergoing repeated disturbances, such as TDFs,
65 depletion of soil P can significantly affect plant nutrient requirements and allocation during
66 forest regrowth.

67

68 Nitrogen and phosphorus frequently limit plant growth and play important roles in plant
69 metabolism (Güsewell, 2004; Elser et al., 2007). Plants need to allocate the nutrients they absorb
70 to different organs to meet the requirements of growth, reproduction, nutrient storage, and
71 defense (Lambers and Oliveira, 2019). Moreover, nutrient allocation also reflects a plant's
72 relative investment in essential molecules, such as N-rich proteins and P-rich RNAs, which are
73 required by all organs (Sterner and Elser, 2002; Kerkhoff et al., 2006; Elser et al., 2010; Reich et
74 al., 2010). The way in which these limiting resources are allocated reflects how plants adapt to
75 changes in their environment (Niklas and Enquist, 2001, 2002; Enquist and Niklas, 2002) and
76 reflects the expression of their functional traits along the continuum of ecological strategies
77 (Reich et al., 2003; Reich and Oleksyn, 2004; Wright et al., 2004; Poorter and Bongers, 2006).
78 The allocation of nutrients involves two main components: (i) the allocation of multiple nutrients
79 within an organ and (ii) the allocation of a single nutrient across multiple organs (Güsewell,
80 2004). Scaling between the concentrations of different nutrients within a given organ can be
81 examined using the log-transformed version of the equation $Y = bX^a$. Scaling between nutrient X
82 and nutrient Y can be isometric (with slopes of 1) or allometric (with slopes different from 1).
83 For example, a slope > 1 implies that one nutrient (Y) experiences a disproportionately greater

84 increase than another nutrient (X) within a given organ. It has been widely observed that different
85 nutrients are coupled within certain organs, such as leaves (Wright et al., 2004), stems (Meerts,
86 2002; Heineman et al., 2016; Bauters et al., 2022; Rosell et al., 2023), and fine and coarse roots
87 (Gordon et al., 2000; Rosell et al., 2023), and that the allocation of a single nutrient can be
88 coupled across multiple organs (Kerkhoff et al., 2006) in diverse sites and ecosystems under
89 different environmental stresses (Wright et al., 2001, 2003; Farquhar et al., 2002; Palmroth et al.,
90 2013). However, relatively little is known about the allocation of nutrients in secondary forests
91 after land abandonment, where environmental factors, such as climate and soil type, do not
92 change, but forest structure and soils show marked variations throughout ecological succession.
93

94 The substantial variation in soil nutrient availability, vegetation biomass, and composition (e.g.,
95 in the abundance of leguminous trees) that occurs during tropical secondary forest succession
96 (Poorter et al., 2016, 2021; van der Sande et al., 2023) provides an excellent natural opportunity
97 to investigate how differences in soil and vegetation impact N and P allocation in plant organs.
98 In this study, we examined the N and P concentrations in the leaves, stems, coarse roots, and fine
99 roots of a subset of dominant tree species along a chronosequence of secondary forest succession
100 (3 to >100 years) in the *Kaxil Kiuic Biocultural Reserve (KKBR)*, located in the Yucatan
101 Peninsula, Mexico. The *KKBR* has low variability in climate, parent material, dominant soils,
102 and vegetation type (TDF) (Kralosinikov et al., 2013), and similar tree species dominate the forest
103 composition across secondary succession (Dupuy et al., 2012). The main aims of this study were
104 to investigate: (i) how N and P concentrations and N : P in leaves, stems, and coarse and fine
105 roots vary with soil and vegetation properties; (ii) whether the nutrient scaling relationships
106 differ across different plant organs; and (iii) whether the scaling relationships vary during

107 secondary succession. Given the aforementioned ability of plants to adapt to different allocation
108 strategies, we posit the following two hypotheses. First, N and P have different scaling
109 relationships across organs, owing to their different physiological functions. Second, the scaling
110 relationships of nutrients among plant organs will change during succession, reflecting changes
111 in environmental factors, such as stand forest biomass and soil nutrient availability.

112

113 For this purpose, we sampled 248 individuals from nine dominant tree species from five stand
114 ages of TDFs over a wide environmental gradient in forest structure and soil properties to
115 explore nutrient allocation (N vs. P scaling exponents) in different plant organs (leaves, stems,
116 coarse roots, and fine roots) and factors influencing nutrient allocation. Leaves and fine roots are
117 major metabolic plant organs that implement carbon assimilation and nutrient uptake,
118 respectively, whereas stems and coarse roots are important structural and storage plant organs
119 that link leaves and fine roots. Nutrient concentrations in the leaves, stems, and roots (both
120 coarse and fine roots) are related to organ function, organ growth and turnover rates, and plant
121 growth form (Westoby et al., 2002; Kerkhoff et al., 2006; Minden et al., 2014). Thus,
122 understanding the partitioning of nutrients among plant organs and how plants respond to soil
123 gradients is crucial for predicting how nutrient fluxes and ecosystem functions (Güsewell, 2004;
124 Vitousek, 2004; Elser et al., 2007) will respond to changes in land use, and for ecological
125 restoration practices in tropical landscapes.

126

127 **2. Materials and methods**

128

129 *2.1. Study area description*

130

131 The study was conducted in the *Kaxil Kiuic Biocultural Reserve* (KKBR, 20°0'21" to 20°09'50"
132 N, 89°36'32" to W) (1,800 ha) and the adjacent *ejido* (communally owned land) of *San Agustín*,
133 both situated in the municipality of *Oxkutzcap*, Yucatan State, Mexico. The region is located in
134 the center of the Yucatan Peninsula. The native vegetation in the region is made up of TDF,
135 classified as *bosque tropical subcaducifolio* in the Rzedowski system (2006) and defined
136 primarily as tropical dry forest by Holdridge (1967). Canopy height varies from 12 to 18 m, and
137 vegetation is dominated by *Fabaceae* (Dupuy et al., 2012), generally the most species-rich
138 family in neotropical TDFs (Pennington et al., 2006). Like most of the Yucatan Peninsula, the
139 study region consists of a mosaic of secondary forests of different ages following slash-and-burn
140 agriculture. The abundance of successional forest cover offers an opportunity to examine the
141 effects of forest recovery on plant nutrient allocation.

142

143 The climate in the region is warm and sub-humid (Awo (w')(i) g) (García, 2004). Mean annual
144 temperature is high (26° C) and temperature varies little over the year, ranging from below 22° C
145 in the coolest months (December to February) to 27-29° C in April and May. Mean annual
146 precipitation is 1,166 mm (*Comisión Nacional del Agua*, personal communication), most of
147 which (75% of the annual total) falls during the rainy season, from the end of May or early June
148 through October, with a peak period in September as a result of hurricanes and tropical storms.
149 The dry season spans November to April. Vegetation phenology is closely linked to the seasonal
150 rainfall distribution that drives ecosystem function (Campo and Carlos Vázquez, 2004; Campo et
151 al., 2007; Bejarano et al., 2014; Pajares et al., 2018), whereas annual increases in tree biomass
152 are strongly influenced by variability in interannual rainfall (Whigham et al., 1990). The impact

153 of fire on TDF landscapes in the Yucatan Peninsula has increased markedly in intensity in recent
154 decades because of human land use (Mendoza et al., 2018; Montoya et al., 2023). The region is a
155 flat area with low-elevation hills (60 to 190 m a.s.l.), dominated by a combination of shallow
156 soils of the *Rendolls* and Lithic groups, mostly associated with hills and rocky outcrops, and
157 poorly developed, deeper, reddish clayey soils with poor differentiation of horizons (*Udalfs*),
158 mostly associated with flat terrains developed on karstic parent material. Given the pronounced
159 rainfall seasonality, notable nutrient accumulation occurs during the dry season, when soil
160 leaching and root nutrient uptake are the lowest (Pajares et al., 2018).

161

162 We sampled vegetation along a chronosequence ranging from early successional (ages 3-5 and
163 11-12 years), mid-successional (18-25 and 26-32 years), and late-successional (78 to >100 years)
164 secondary forests. All forest stands were ~1 km away from each other. Previous land use was
165 slash-and-burn agriculture involving maize, beans, and squash cultivation (milpa agricultural
166 ecosystem). Information regarding past land use and time of land abandonment was gathered
167 through interviews with landowners. In 2013, 15 conglomerates were established by Juan
168 Manuel Dupuy, following the Mexican National Forest Inventory design along the
169 chronosequence. Each conglomerate comprised four circular plots (400 m² each) arranged in an
170 inverted Y pattern (60 plots in total). Within each plot, all trees with a diameter at breast height
171 (dbh) equal to or greater than 7.5 cm were measured (diameter and height) and identified. Tree
172 basal area increased with forest stand age, and the late-successional forests had the largest basal
173 area (Table 1). Leguminous trees dominated the tree basal area (Table 1), although their relative
174 basal area (a proxy for potential N fixation in TDF ecosystems; Gei et al., 2018) varied
175 significantly among stand age categories, it was not consistently related to successional stage

176 (mean \pm 1 SE: 59 \pm 2, 68 \pm 3, 41 \pm 1, 52 \pm 4, and 35 \pm 5 % of the total basal area, for forests of
177 ages 3-5, 11-12, 18-25, 26-32 and 78 to >100 years, respectively). Fine litterfall (components:
178 leaves, fine woody material, flowers) dry mass did not change with forest stand age. Soils are
179 shallow (< 30 cm in depth), with a sandy-loam texture; approximately 70 % of the organic
180 matter in the soil is concentrated within the top 10 cm (Julio Campo, unpublished data). Soil pH
181 ranged from 7.1 to 7.4, and soil organic carbon (SOC), total nitrogen (Total N) and mineral N
182 (NO₃ and NH₄) concentrations increased with forest stand age (Table 1). In contrast, stand age
183 did not affect total and available P (labile P) concentrations in the soil.

184

185 2.2. *Species selection and plant sampling*

186

187 We selected the nine most abundant angiosperm species across secondary forest succession
188 representing different phylogenetic lineages (Supplementary data, Table S1) to obtain a
189 representative and diverse span of leaf, stem, and root traits. Five of these species were legume
190 trees, *Caesalpinia gaumeri* Greenm., *Lonchocarpus xuul* Lundell, *Lysiloma latisiliquum* (L.)
191 Benth., *Mimosa bahamensis* Benth., and *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. Two belonged to the
192 *Polygonaceae*, *Gymnopodium floribundum* Rolfe and *Neomillspaughia emarginata* (H.Gross)
193 S.F. Blake, one to *Bixaceae*, *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) and one to *Burseraceae*,
194 *Bursera simaruba* (L.) Sarg. We selected four to six large individuals (~7.5 cm dbh) per species
195 to sample plant organs. A total of 248 trees were sampled (9 species \times 5 forest stand age
196 categories \times 6 replicates); 18 and 4 trees could not be sampled for the first two stages of forest
197 recovery (forests 3-5 and 11-12 years old, respectively) because no trees with the minimum dbh
198 (7.5 cm) were found. For each species, leaves and fine roots (diameter < 2 mm) were sampled.

199 Mature sun exposed leaves were collected from four points (north, south, west, and northwest) in
200 the middle of the tree crown, and roots were excavated from the 0-10 cm upper soil at a distance
201 of 10 cm from the stem. Fine roots were collected close to where the coarse root sample was
202 taken (see below) to avoid collection of fine roots from neighboring specimens. For each tree, we
203 collected a composite sample comprising four sampling points for leaves and fine roots. For
204 woody organs, we selected sapwood and excluded heartwood because sapwood represents a
205 large nutrient pool that can be mobilized in plant metabolism (Rosell et al., 2023). For trunks, we
206 sampled the base above any basal swelling using a saw and a screwdriver to obtain wood wedges
207 with a depth of 2 cm after removing bark. We selected upright stems to avoid bias from tension
208 or compression wood. From the same individuals, we collected sapwood (excluding bark) blocks
209 from coarse underground organs (hereafter coarse roots, diameter > 2 cm) at a soil depth of 0-10
210 cm. We measured stem and root diameters at the point at which the sample was taken using a
211 diameter tape or callipers.

212

213 *2.3. Chemical analysis*

214

215 Plant samples (i.e., fresh green leaves, stems, coarse roots, and fine roots) were oven-dried to a
216 constant weight for 48 h at 60°C and then ground to a fine powder. We determined N and P
217 concentrations by Kjeldahl digestion using 7 mL of concentrated H₂SO₄, 1.1 g of digesting
218 mixture (K₂SO₄ and Cu₂SO₄, 9 : 1), and 3 mL of H₂O₂. We analyzed digestions and standards
219 colourimetrically using an NP analyzer (Technicon Autoanalyzer III; Seal Analytical, Mequon,
220 WI, USA). We ran duplicates for all determinations, repeating those differing > 10%. We used
221 concentrations to estimate N : P mass ratio (hereafter N : P ratio).

222

223 2.4. Data analysis

224

225 We examined differences in both nutrient concentrations and ratios across organs and
226 successional stages using ANOVA with log₁₀-transformed variables when assumptions
227 (normality or homoscedasticity) were not met. When transformations did not lead to normality or
228 homoscedasticity, we used Welch corrections or Kruskal–Wallis tests. To examine the relative
229 importance of soil nutrients (SOC, total N, NO₃, NH₄, total P and labile P concentrations) and/or
230 vegetation properties (total tree density, *Leguminosae* tree density, and annual litterfall, Anaitzi
231 Rivero-Villar, unpublished data) as drivers of N and P concentrations and ratios in plant organs,
232 we carried out correlation analyses using Pearson correlation or the non-parametric Kendall
233 correlation, when normality was not achieved after a log₁₀ transformation.

234

235 We carried out a principal component analysis (PCA) of the concentrations of N and P in each
236 plant organ, vegetation characteristics, soil properties (SOC, total N, NO₃, NH₄, total P and labile
237 P concentrations, and pH) and successional stage. The varimax rotation was applied to the PCA
238 (*R package psych*; Revelle, 2022) and three principal components were extracted.

239

240 We explored functional coordination between plant organs using scaling relationships. We
241 examined the scaling of the same nutrient between organs and whether this scaling differed
242 across successional stages or between active metabolic organs that are high nutrient demanding
243 (i.e., green leaves and fine roots) vs. low-nutrient-demanding woody organs (stems and coarse
244 roots). We fit models using standardized major axis (SMA) regressions, as implemented in the

245 *smatr* package (Warton et al., 2012). We tested for differences in slopes, intercepts, and whether
246 slopes differed from isometry. All analyses were carried out in R v.4.1.2 (R Development Core
247 Team, 2021).

248

249 **3. Results**

250

251 *3.1. N and P concentrations and allocation*

252

253 We found a wide range of N and P concentrations across our samples (0.59 to 33.27 mg g⁻¹ for N
254 and 0.07 to 3.94 mg g⁻¹ for P). Most of the variation in N and P concentrations was driven by
255 differences between metabolic (leaves and fine roots) and structural (stems and coarse roots)
256 organs (e.g., average N concentrations were 19.55, 6.98, 8.24, and 20.03 mg g⁻¹ in leaves, stems,
257 coarse roots, and fine roots, respectively, and average P concentrations in the same organs were
258 1.72, 0.53, 0.72, and 2.00 mg g⁻¹). Both nutrients increased their concentration following the
259 same order: stem < coarse root < leaf ~ fine root (Fig. 1a, b) ($p < 0.001$). In contrast, the N : P
260 ratio increased in the opposite order: leaf < fine root < coarse root < stem (Fig. 1c) ($p < 0.001$).
261 Also, we observed a consistent and significant increase in N and P concentrations in metabolic
262 organs with increasing successional stage (Fig. 2a-b and j-k) ($p < 0.001$). In contrast,
263 successional stage did not have consistent effects on nutrient concentrations in structural organs.
264 On the one hand, stem N and coarse root P concentrations tended to decrease with increasing
265 forest stand age (Fig. 2d, h) ($p = 0.003$ and $p = 0.10$, respectively). On the other hand, no
266 significant differences were found in P concentrations in stems or N concentrations in coarse
267 roots with forest stand age (Fig. 2e, g) ($p = 0.143$ and $p = 0.342$, respectively). The N : P ratio in

268 leaves and coarse roots varied significantly with stand age but showed different patterns. The
269 leaf N : P ratio decreased with forest stand age (Fig. 2c) ($p = 0.003$), increased for coarse roots
270 (Fig. 2i) ($p < 0.001$), and remained unaffected for stems and fine roots (Fig. 2f, l) ($p = 0.839$ and
271 0.363 , respectively).

272

273 Leaf and fine root nutrients were generally positively correlated with vegetation characteristics
274 ($Tau = 0.169$ to 0.183 , $p < 0.01$, in the case of N; $R = 0.151$ to 0.363 , $p < 0.05$; in the case of P)
275 and soil properties (R or $Tau = 0.107$ to 0.267 , and 0.092 to 0.227 , for N and P, respectively; $p <$
276 0.05) (Table S2). The leguminous tree basal area and mineral N concentration in soils were the
277 factors that best explained the variation in nutrient concentrations in these metabolic organs. In
278 contrast, N and P concentrations in stems and coarse roots were generally unrelated to vegetation
279 and soil properties (Table S2), but some exceptions were observed. The basal area of trees (total
280 or leguminous trees) was negatively correlated with stem N ($Tau = -0.185$ and -0.085 ,
281 respectively; $p < 0.05$) and with coarse root P concentration ($Tau = -0.107$ with total basal area
282 of trees, $p < 0.05$). In contrast, N concentration in stems and N and P concentrations in coarse
283 roots were positively correlated with soil pH ($Tau = 0.132$, for stem N; and $Tau = 0.101$ and
284 0.157 , for coarse root N and P, respectively; $p < 0.05$). Also, coarse root nutrient concentrations
285 were positively correlated with soil organic carbon concentration ($Tau = 0.094$ for N and 0.097
286 for P, $p < 0.05$).

287

288 Across the entire dataset of plant nutrients and soil and vegetation characteristics, the first
289 principal axis summarized 24 per cent of the variation, reflecting the large variation in plant
290 nutrient allocation among organs (Fig. 3, Table 2). Nitrogen and P allocation in leaves, coarse

291 roots, and fine roots and N in stems had the highest correlation scores on this axis. The second
292 axis accounted for 16 per cent of the variation. The total basal area of trees and that of
293 leguminous trees had large loadings on this component. Nutrient allocation to structural organs
294 was strongly and positively associated with the pH of soils. In contrast, nutrient allocation in
295 metabolic organs in the positive part of this spectrum were strongly and positively associated with
296 the basal area of trees (as a whole and dominated by leguminous trees) and with high plant-
297 available N (NH_4 and NO_3) and P (labile P) concentrations in soils.

298

299 *3.2. N and P coordination*

300

301 N and P concentrations showed strong positive correlations across all organs (Fig. 4) ($R = 0.379$
302 to 0.842 , $p < 0.001$; Table S3). The slopes for N vs. P were significantly different from 1 in
303 leaves and coarse roots but showed isometric relationships between nutrients in stems and fine
304 roots (Fig. 4).

305

306 Nitrogen and P showed a significant correlation among all organs along forest stand ages and
307 consistently isometric relationships were observed in the case of stems, coarse roots, and fine
308 roots (Fig. S1) ($R = 0.112$ to 0.966 , $p < 0.001$; Table S4). In contrast, N vs. P in leaves varied
309 with secondary succession. Isometric relationships were shown in mid (18-32 years) and late-
310 successional forests (78 to >100 years) (Fig. S1c-e), whereas allometric relationships were
311 observed in earlier secondary successional forests (3-12 years) (Fig. S1a, b).

312

313 Concentrations of N and P were positively correlated among all organs (Fig. 5 and 6) ($R = 0.048$
314 to 0.746 , $p < 0.001$; Table S5), with the only exception being leaf vs. stem P ($R = 0.006$, $p =$
315 0.236). Generally, scaling slopes between N and P concentrations in all organ pairs were
316 significantly different from 1; however, isometric relationships were observed between coarse
317 roots vs. stems for both N and P, and fine root vs. leaf P (Figs. 5 and 6). Scaling of N : P ratios
318 among organs showed a positive correlation between metabolic organs (leaf vs. fine root; $R =$
319 0.036 , $p < 0.01$), structural organs (stem vs. coarse root; $R = 0.019$, $p < 0.05$), and in the case of
320 stems vs. fine roots ($R = 0.035$, $p < 0.01$) (Table S5). The slopes of N : P ratio in all three organ
321 pairs were significantly different from 1; the slopes for stems vs. coarse roots were significantly
322 larger than those for leaves vs. fine roots and stems vs. fine roots (Fig. 7 and Table S5).

323

324 The scaling of N in all organ pairs showed positive correlations across succession ($R = 0.122-$
325 0.900 , $p < 0.05$), except for leaves vs. stems in the earliest successional forest (3-5
326 years; $R = 0.099$, $p > 0.05$) (Table S6). Isometric relationships were observed between structural
327 organs for both nutrients (N or P) in four out of five stand age categories and between metabolic
328 organs for P across succession.

329

330 **4. Discussion**

331

332 *4.1. Differences between metabolic and structural organs in plant nutrient allocation*

333

334 Our results show that nutrient allocation varies greatly between structural organs and metabolic
335 organs involved in plant photosynthesis, respiration, and nutrient uptake processes, all of which

336 require higher nutrient concentrations to maintain physiological functions that are important for
337 plant survival and productivity (Minden et al., 2014; He et al., 2016) (Fig.1). TDF deciduous
338 species with short leaf lifespans often exhibit high photosynthetic rates (Hulshof et al., 2014;
339 Roa-Fuentes et al., 2015; Rodrigues Ribeiro et al., 2022), and high turnover rates of active fine
340 roots (Kummerow et al., 1990; Castellanos et al., 1991), therefore, they need leaves and fine
341 roots rich in N and P (Wright et al., 2004). Moreover, plants in water-limited conditions (as
342 occurs in TDFs) tend to have high leaf N and P concentrations to increase water use efficiency
343 (Wright et al., 2003), and sustain plant growth (Bai et al., 2008). We also observed greater
344 concentrations of nutrients in fine roots than in leaves. This result may reflect *Brouwer's*
345 *hypothesis* (Brouwer, 1983), which postulates that plant organs compete for nutrients during
346 growth, and the organ nearest to the nutrient source will be the most successful (i.e., nutrients are
347 transported to distant organs only after the needs of organs adjacent to the nutrient source are
348 met). In contrast to nutrient-rich metabolic organs, the nutrient content in stems and coarse roots
349 (i.e., organs that involve fewer metabolic processes) did not change with secondary succession
350 and may be diluted by the carbon-rich support structure of woody tissue (Meerts, 2002; Kerkhoff
351 et al., 2006) with an increase in tree size (Table S1). This nutrient dilution in a C-rich matrix
352 explains the relatively low nutrient concentrations in woody organs (on average approximately
353 three times lower than in leaves and fine roots), even though we only sampled sapwood (i.e.,
354 nutrient-rich tissue of woody organs; Meerts, 2002).

355

356 Despite the positive correlation between N concentration and photosynthetic and respiratory
357 rates (Wright et al., 2005; Donovan et al., 2011), we observed a higher N : P ratio in woody
358 organs (relatively P-poor) than in leaf and fine root organs (P-rich), suggesting that plants tend to

359 allocate more P to P-rich ribosomes for protein synthesis to sustain higher metabolic activity,
360 which resulted in a disproportionate increase in tissue P content (Sterner and Elser, 2002; Ågren,
361 2004, 2008; Elser et al., 2010). We found that the N : P ratio of leaves decreased with increasing
362 forest age, which indicates that early successional forests could be more vulnerable to soil P
363 availability than later successional stages.

364

365 *4.2. Plant nutrient coordination*

366

367 Our finding of P vs. N scaling exponents greater than 1 for green leaves and coarse roots (Fig.
368 4a, c), implies P investments that were increasingly greater than N investments (Elser et al.,
369 2010). This result is consistent with the suggestion that plants in P-limited situations prioritize P
370 allocation in leaves (P vs. N scaling > 1) to maintain the operation of vital physiological
371 functions (Fortunel et al., 2012; Yan et al., 2016). Our results showed that soil N availability
372 (NH_4 and NO_3 concentrations) and P availability, despite having a relatively low P gradient
373 during succession, showed a strong positive correlation with leaf nutrient concentrations (Table
374 S2). Townsend et al. (2007) found that plants living in more P-limited soils, as in the tropics
375 (Townsend et al., 2011; Du et al., 2020) due to P-poor parent materials (Augusto et al., 2017;
376 Rivero-Villar et al., 2022), had a higher scaling exponent. Vegetation could upregulate the
377 relative accumulation of the more limited element (or downregulate the relative accumulation of
378 the less limited element) to maintain stable physiological activities (Ågren, 2008; Guo et al.,
379 2020). A larger leaf P investment is required to maximize photosynthesis during a short growing
380 season (Ågren, 2008; van Ommen Kloeke et al., 2012; Sardans and Peñuelas, 2013). Moreover,
381 the larger woody organs (i.e., stems and coarse roots) could act as a nutrient reservoir (Heineman

382 et al., 2016; Rosell et al., 2023) so that trees can store and release nutrients when necessary to
383 compensate for nutrient limitation. Taken together, our results regarding leaf and coarse root
384 exponents could reflect the abundance of legume tree species in our study, species that have high
385 ecological success in secondary succession of TDFs (Gei et al., 2018) because of their ability to
386 enhance P acquisition in P-poor habitats (Hedin et al., 2009; Phillips et al., 2013; Nasto et al.,
387 2014).

388

389 The positive correlations between N and P concentrations indicate the conservatism of N and P
390 scaling relationships in leaves, stems, and roots (both coarse and fine roots). N and P association
391 indicated different responses to environmental variation among different organs across
392 succession (Fig. S1). Invariant scaling slopes were observed for stems and roots (both coarse and
393 fine roots), whereas scaling slopes for leaves changed with forest stand age; slopes decreased
394 from early-succession forests to mid- and late-succession forests, reflecting that plants in earlier
395 stages increased leaf P per unit of N faster than those in the more advanced succession stage. This
396 result also implied that N-to-P stoichiometry was more stable in stems and roots than in leaves in
397 the studied TDF. These results contradict the evidence of higher conservatism of leaves
398 compared to stems and belowground organs reported across large environmental gradients
399 (Reich et al., 2010; Minden et al., 2014; Zhao et al., 2016). However, the invariant scaling slopes
400 shown by woody organs indicate that they are less responsive to environmental constraints and
401 have higher conservatism in nutrient allocation than leaves, or both. Consistent with the
402 conservatism of N and P scaling relationships in metabolic organs reported in previous studies,
403 we also observed invariant scaling in the fine roots. Finally, our study showed a trend of flatter

404 scaling slopes in stems and belowground organs than in leaves (Fig. 4), implying a faster decline
405 in P than N in non-leaf organs across the entire dataset.

406

407 We further found that leaves tended to be disproportionately assigned more P and less N than
408 fine roots, which was reflected by the higher P vs. N scaling exponent for leaves than for fine
409 roots (Fig. 4). Although morphological, anatomical, and physiological differences among these
410 organs are all possible causes for the variant P vs. N scaling exponents between them (Wang et
411 al., 2019; Zhao et al., 2021), a high N concentration in plant tissues can represent protein
412 concentrations related to nutrient uptake, whereas a high P concentration increases the potential
413 to construct biological compounds related to energy and growth (Collins et al., 2016). For
414 example, plants need to invest more P in leaves to maintain a high rate of photosynthesis, and at
415 the same time, they need to allocate more N to fine roots for a faster turnover rate and a lower
416 cost of nutrient uptake (Withington et al., 2006; Caplan et al., 2014).

417

418 Our results showed that plant nutrient coordination among organs was not fixed. For example,
419 the scaling relationship between leaf and woody organs was significant for N (Fig. 5), supporting
420 findings of previous meta-analyses that have shown N and P allocation to be constrained across
421 plant organs (Kerkhoff et al., 2006; Agren, 2008). However, our results for leaf P vs. stem P
422 differed from those observed for N (Fig. 6) and were consistent with previous studies showing
423 that leaf and stem nutrient concentrations are not closely correlated (Pietsch et al., 2014). This
424 result for leaf P vs. stem P indicates that leaf P is more constrained than stem P, suggesting that
425 the allocation of nutrients to woody organs increases when nutrients are no longer limiting
426 photosynthesis. The dynamics of N storage may differ from the dynamics of the storage of other

427 elements because plants generally store N as organic amino acids (Chapin et al., 1990). In
428 contrast, P can be stored as inorganic phosphate in vacuoles (Sinclair and Vadez, 2002; Campo
429 and Merino, 2019). The observed accumulation of P in coarse roots at high leaf P concentrations
430 (slope = 0.47; Fig. 6b) suggests the importance of P storage reserves in the allocation of large
431 belowground biomass in TDFs (Roa-Fuentes et al., 2012).

432

433 In fact, it is possible that differences in plant growth among organs (Reich et al., 2010) may lead
434 to different scaling relationships for N and P concentrations across organs, as suggested in our
435 first hypothesis. Our results indicated that the scaling relationships for N and P tended to be
436 allometric between metabolic vs. structural organs (N and P increased faster in woody organs
437 than in metabolic organs; Figs. 5 and 6), suggesting more conservatism in leaves and fine roots
438 than in woody organs. Moreover, scaling relationships tended to be isometric between structural
439 organs (for both N and P) and between metabolic organs in the case of P. These differences may
440 be the result of interactions between many plant physiological processes, such as photosynthesis,
441 respiration, nutrient absorption and transportation, which modulate plant nutrient allocation
442 strategies (Reich et al., 2003; Kerkhoff et al., 2006).

443

444 *4.3. Nutrient allocation relationships with soil properties*

445

446 Across the entire dataset, this study showed a striking contrast in the sensitivity of nutrient
447 concentration to vegetation biomass and soil nutrient availability in nutrient-poor structural
448 organs compared to nutrient-rich metabolically active organs. Nutrients in metabolically active
449 organs increased with changes in soil nutrient availability (as suggested in our second

450 hypothesis), whereas nutrients in stems and coarse roots seemed to be less sensitive to variations
451 in soil nutrient pools. In particular, the strength of the relationships between nutrient
452 concentrations in metabolically active organs and soil nutrients was stronger for N than for P
453 (Table S3), suggesting that stoichiometric decoupling between N and P cycles could occur across
454 secondary succession, which may reflect their divergent biogeochemical drivers during forest
455 regrowth (van der Sande et al., 2023).

456

457 Overall, considering that concentrations of leaf N and P covaried with their soil-available pools,
458 it is difficult to determine whether the ecosystem sequestration of nutrients in the canopy is
459 proportional to the soil availability of each nutrient independently or whether increases in the
460 availability of one limiting nutrient led to increases in the uptake of non-limiting nutrients to
461 maintain a stoichiometric balance. In contrast to the covariation in leaf and soil nutrients, we did
462 not observe a direct influence of soil N and P on nutrient allocation to woody organs. However,
463 we cannot rule out that the variability in nutrient concentrations in structural organs could be
464 evidence that both N and P are limiting for tree growth because an increase in the availability of
465 these limiting elements should result in an increase in tree growth and not an increase in wood
466 nutrient concentrations, as proposed by Han et al. (2011). In fact, possible nutrient limitations in
467 these secondary forests are consistent with experimental evidence that P alone or in combination
468 with N limits tree growth in the Yucatan TDFs (Campo and Vázquez-Yanes, 2004). Although
469 dominant tree species have a disproportionate influence on forest biomass and nutrient cycling,
470 and quantifying forest nutrient stocks by sampling species with high basal areas is important for
471 improving our understanding of tropical forest regeneration and biogeochemical recovery
472 following land abandonment, the hypothesis of nutrient limitation needs to be verified through an

473 experimental study of primary production at the ecosystem level. Lastly, our results advance our
474 understanding of plant responses to soil variation during secondary succession and can provide
475 practical implications for carbon sequestration management and models, and for forest
476 restoration in water-limited environments.

477

478 **Funding**

479 The project was supported by UNAM-PAPIIT IN204521 and Mexican National Council of
480 Humanities, Sciences and Technologies (CONAHCYT) CF-MG-20191011115425025-154016.

481 Emma Bretherick holds a fellowship from the CONAHCYT (CVU 1148505), for her M. Sc. studies.

482 Anaitzi Rivero Villar holds a postdoctoral contract supported by the CONAHCYT Grant CF-MG-
483 20191011115425025-154016.

484

485 **Availability of data**

486 The datasets generated during the current study are available from the corresponding author on
487 reasonable request.

488

489 **Credit authorishp contribution**

490 All the authors have contributed sufficiently to this manuscript to be included as authors.

491

492 **Declaration of competing interest**

493 The authors have no relevant financial or non-financial interests to disclose.

494

495 **Acknowledgements**

496 This article constitutes a requisite for obtaining a Master's in Science in the Programa de
497 Posgrado en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional Autónoma de México) by Emma
498 Bretherick. We would like to thank Enrique Solís Villalpando, Francisco Chi May and
499 Marco Tulio Solano de la Cruz for kind help with fieldwork and laboratory work,
500 and to James Callaghan, director of the Kaxil Kiuic Biocultural Reserve, for logistical support.

501

502 **Supplementary data**

503 The online version contains supplementary material available at

504 <https://doi.org/10.1186/xxxxxxx>.

505

506 **References**

507

508 Ågren, G.I., 2004. The C:N: P stoichiometry of autotrophs - theory and observations. *Ecol. Lett.*
509 7, 185-191. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00567.x>.

510 Ågren, G.I., 2008. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities. *Annu.*
511 *Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 153-170. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173515>.

512 Augusto, L., Achat, D.L., Jonard, M., Vidal, D., Ringeval, B., 2017. Soil parent material- a major
513 driver of plant nutrient limitations in terrestrial ecosystems. *Glob. Change Biol.* 23, 3808-3824.
514 <https://doi.org/10.1111/gcb.13691>.

515 Bai, Y., Wu, J., Xing, Q., Pan, Q., Huang, J., Yang, D., Han, X., 2008. Primary production and
516 rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology* 89, 2140-
517 2153. <https://doi.org/10.1890/07-0992.1>.

518 Batterman, S.A., Hedin, L.O., van Breujel, M., Rasijn, J., Craven, D.J., Hall, J.S., 2013. Key role
519 of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. *Nature* 502, 224-227.
520 <https://doi.org/10.1038/nature12525>.

521 Bauters, M., Grau, O., Doetterl, S., Heineman, K.D., Dalling, J.W., Prada, C.M., Griepentrog,
522 M., Malhi, Y., Riutta, T., Scalon, M., Oliveras, I., Inagawa, T., Majalap, N., Beeckman, H., van
523 den Bulcke, J., Perring, M.P., Dourdain, A., Hérault, B., Vermeir, P., Makelele, I.A., Fernández,
524 P.R., Sardans, J., Peñuelas, J., Janssens, I.A., 2022. Tropical wood stores substantial amounts of
525 nutrients, but we have limited understanding why. *Biotropica* 54, 596-606.
526 <https://doi.org/10.1111/btp.13069>.

527 Becknell, J.M., Vargas, G.G., Pérez-Avilés, D., Medvidgy, D., Powers, J.S., 2021. Above-
528 ground net primary productivity in regenerating seasonally dry tropical forest: Contributions of
529 rainfall, forest age and soil. *J. Ecol.* 109, 3903-3915. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13767>.

530 Bejarano, M., Crosby, M.M., Parra, V., Etchevers, J.D., Campo, J., 2014. Precipitation regime
531 and nitrogen addition effects on leaf litter decomposition in tropical dry forests. *Biotropica* 46,
532 415-424. <https://doi.org/10.1111/btp.12127>.

533 Brouwer, R. 1983. Functional equilibrium: sense or nonsense? *Neth. J. Agric. Sci.* 31, 335-348.

534 Campo, J., Maass, M., de Pablo, L., 2001a. Weathering in a tropical dry forest of Mexico.
535 *Agrociencia* 35, 245-254.

536 Campo, J., Maass, M., Jaramillo, V.J., Martínez-Yrizar, A., Sarukhán, J., 2001b. Phosphorus
537 cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53, 161-179.
538 <https://doi.org/10.1023/A:1010663516029>.

539 Campo, J., Vázquez-Yanes, C., 2004. Effects of nutrient limitation on aboveground carbon
540 dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems* 7, 311-319.
541 <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0249-2>.

542 Campo, J., Solís, E., Valencia, M.G., 2007. Litter N and P dynamics in two secondary tropical
543 dry forests after relaxation of nutrient availability constraint. *For. Ecol. Manag.* 252, 33-40.
544 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.022>.

545 Campo, J., Merino, A., 2019. Linking organic P dynamics in tropical dry forests to changes in
546 rainfall regime: evidences of the Yucatan Peninsula. *For. Ecol. Manag.* 438, 75-85.
547 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.018>.

548 Caplan, J.S., Wheaton, C.N., Mozdzer, T.J., 2014. Belowground advantages in construction cost
549 facilitate a cryptic plant invasion. *AoB Plants* 6, plu020.
550 <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu020n8>.

551 Castellanos, A., Maass, J.M., Kummerow, J., 1991. Root biomass of a dry deciduous tropical
552 forest in Mexico. *Plant Soil* 131, 225-228. <http://www.jstor.org/stable/42936949>.

553 Chapin, F.S. III, Schulze, E.-D., Mooney, H.A., 1990. The ecology and economics of storage in
554 plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 423-447. <https://www.jstor.org/stable/2097032>.

555 Collins, C.G., Wright, S.J., Wurzburger, N., 2016. Root and leaf traits reflect distinct resource
556 acquisition strategies in tropical lianas and trees. *Oecologia* 180, 1037-1047.
557 <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3410-7>.

558 Cortés-Calderón, S., Mora, F., Arreola-Villa, F., Balvanera, P., 2021. Ecosystem services supply
559 and interactions along secondary tropical dry forests succession. *For. Ecol. Manag.* 482, 118858.
560 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118858>.

561 Davidson, E.A., Reis de Carvalho, C.J., Vieira, I.C.G., Figueiredo, R.O., Moutinho, P., Ishida,
562 F.Y., Primo dos Santos, M.T., Guerrero, J.B., Kalif, K., Sabá, R.T., 2004. Nitrogen and
563 phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecol. Appl.* 14, S150-
564 S163. <https://doi.org/10.1890/01-6006>.

565 Davidson, E.A., Reis de Carvalho, C.J., Figueira, A.M., Ishida, F.Y., Ometto, J.P.H.B., Nardoto,
566 G.B., Sabá, R.T., Hayashi, S.N., Leal, E.C., Vieira, I.C.G., Martinelli, L.A., 2007. Recuperation
567 of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature* 447, 995-
568 998. <https://doi.org/10.1038/nature05900>.

569 Donovan, L.A., Maherali, H., Caruso, C.M., Huber, H., de Kroon, H., 2011. The evolution of the
570 worldwide leaf economics spectrum. *Trends Ecol. Evol.* 26, 88-95.
571 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.011>.

572 Du, E., Terrer, C., Pellegrini, A.F.A., Ahlström, A., van Lissa, C.J., Zhao, X., Xia, N., Wu, X.,
573 Jackson, R.B., 2020. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nat.*
574 *Geosci.* 13, 2021-2026. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0530-4>.

575 Dupuy, J.M., Hernández- Stefanoni, J.L., Hernández- Juárez, R.A., Tetetla-Rangel, E., López-
576 Martínez, J.O., Leyequién-Abarca, E., Tun-Dzul, F.J., May-Pat, F., 2012. Patterns and correlates
577 of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in
578 Yucatan, Mexico. *Biotropica* 44, 151-162. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00783.x>.

579 Epihov, D.Z., Saltonstall, K., Batterman, S.A., Hedin, L.O., Hall, J.S., van Breugel, M., Leake,
580 J.R., Beerling, D.J., 2021. Legume-microbiome interactions unlock mineral nutrients in
581 regrowing tropical forests. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 16, e2022241118.
582 [doi:10.1073/pnas.2022241118](https://doi.org/10.1073/pnas.2022241118).

583 Elser, J.J., Bracken, M.E.S., Cleland, E.E., Gruner, D.S., Harpole, W.S., Hillebrand, H., Ngai,
584 J.T., Seabloom, E.W., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2007. Global analysis of nitrogen and
585 phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems.
586 *Ecol. Lett.* 10, 1135-1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>.

587 Elser, J.J., Fagan, W.F., Kerkhoff, A.J., Swenson, N.G., Enquist, B.J., 2010. Biological
588 stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change.
589 *New Phytol.* 186, 593-608. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03214.x>.

590 Enquist, B.J., Niklas, K.J., 2002. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in
591 seed plants. *Science* 295, 1517-1520. <https://doi.org/10.1126/science1066360>.

592 Farquhar, G.D., Buckley, T.N., Miller, J.M., 2002. Optimal stomatal control in relation to leaf
593 area and nitrogen content. *Silva Fenn.* 36, 625-627. <https://doi.org/10.14214/sf.530>.

594 Fortunel, C., Fine, P.V., Baraloto, C., 2012. Leaf, stem and root tissue strategies across 758
595 Neotropical tree species. *Funct. Ecol.* 26, 1153-1161. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02020.x)
596 [2435.2012.02020.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02020.x).

597 García, E. 2004. Modifications to Köppen Climate Classification System, UNAM, Mexico City.
598 (in Spanish)

599 Gei, M., Rozendaal, D.M.A., Poorter, L., Bongers, F., Sprent, J.I., Garner, M.D., Aide, T.M.,
600 Andrade, J.L., Balvanera, P., Becknell, J.M., Brancalion, P.H.S., Cabral, G.A.L., Gomes César,
601 R., Chazdon, R.L., Cole, R.J., Colletta, G.D., de Jong, B., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt,
602 S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., do Espírito Santo, M.M., Fernandes, G.W., Ferreira Nunes, Y.R.,
603 Finegan, B., Granda Moser, V., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Junqueira, A.B., Kennard,
604 D., Lebrija-Trejos, E., Letcher, S.G., Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M.,
605 Meave, J.A., Menge, D.N.L., Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Ochoa-Gaona, S., Orihuela-

606 Belmonte, E., Ostertag, R., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotto, D., Reich, P.B., Reyes-
607 García, C., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Sanaphre-Villanueva, L., Sanchez-
608 Azofeifa, A., Schwartz, N.B., Silva de Almeida, A., Almeida-Cortez, J.S., Silver, W., de Souza
609 Moreno, V., Sullivan, B.W., Swenson, N.G., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal, H., das
610 Magalhães Veloso, M.D., Vester, H.F.M., Guimarães Vieira, I.C., Zimmerman, J.K., Powers,
611 J.S., 2018. Legume abundance along successional and rainfall gradients in neotropical forests.
612 *Nat. Ecol. Evol.* 2, 1104-1111. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0559-6>.
613 Gordon, W.S., Jackson, R.B., 2000. Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology* 81, 275-280.
614 <https://doi.org/10.2307/177151>.
615 Guo, Y., Yan, Z., Gheyret, G., Zhou, G., Xie, Z., Tand, Z., 2020. The community-level scaling
616 relationship between leaf nitrogen and phosphorus changes with plant growth, climate and
617 nutrient limitation. *J. Ecol.* 108, 1276-1286. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13369>.
618 Güsewell, S. 2004. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New*
619 *Phytol.* 164, 243-266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x>.
620 Han, W.X., Fang, J.Y., Reich, P.B., Woodward, F.I., Wang, Z.H., 2011. Biogeography and
621 variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant
622 functional type in China. *Ecol. Lett.* 14, 788-796. [https://doi.org/10.1111/j.1461-](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01641.x)
623 [0248.2011.01641.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01641.x).
624 Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau,
625 D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice,
626 C.O., Townshend, J.R.G., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover
627 change. *Science* 342, 850-853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>.

628 He, M., Song, X., Tian, F., Zhang, K., Zhang, Z., Chen, N., Li, X., 2016. Divergent variations in
629 concentrations of chemical elements among shrub organs in a temperate desert. *Sci. Rep.* 6,
630 20124. <https://doi.org/10.1038/srep20124>.

631 Hedin, L.O., Brookshire, E.N.J., Menge, D.N.L., Barron, A.R., 2009. The nitrogen paradox in
632 tropical forest ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 613-635.
633 <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110246>.

634 Heineman, K.D., Turner, B.L., Dalling, J.W. 2016. Variation in wood nutrients along a tropical
635 soil fertility gradient. *New Phytol.* 211, 440-454. <https://doi.org/10.1111/nph.13904>.

636 Holdridge, L.R., 1967. *Life Zone Ecology*, Tropical Science Center, San José.

637 Hulshof, C.M., Martínez-Yrizar, A., Burquez, A., Enquist, B.J., 2014. Plant functional trait
638 variation in tropical dry forests: a review and synthesis, in: Sánchez-Asofeifa, A., Powers, J.S.,
639 Fernandes, G.W., Quesada M. (Eds.), *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology,*
640 *Conservation, and Management.* CRC Press, Florida, pp. 129-140.

641 Kauffman, J.B., Sanford Jr, R.L., Cummings, D.L., Salcedo, I.H., Sampaio, E.V.S.B., 1993.
642 Biomass and nutrient dynamics associated with slash fires in Neotropical dry forests. *Ecology*
643 74, 140-151. <https://doi.org/10.2307/1939509>.

644 Kerkhoff, A., Fagan, W., Elser, J., Enquist, B.J., 2006. Phylogenetic and growth form variation
645 in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *Am. Nat.* 168, E103-E122.
646 <https://doi.org/10.1086/507879>.

647 Krasilnikov, P., Gutiérrez-Castorena, M.C., Ahrens, R.J., Cruz-Gaistardo, C.O., Sedov, S.,
648 Solleiro-Rebolledo, E., 2013. *The Soils of Mexico*, Springer, New York.

649 Kummerow, J., Castellanos, J., Maass, M., Larigauderie, A., 1990. Production of fine roots and
650 the seasonality of their growth in Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90, 73-80.
651 <https://doi.org/10.1007/BF00045590>.

652 Lambers, H., Oliveira, R.S., 2019. *Plant Physiological Ecology*, third ed. Springer, New York.

653 Mahli, Y., 2012. The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *J.*
654 *Ecol.* 100, 65-75. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01916.x>.

655 Markewitz, D., Davidson, E., Moutinho, P., Nepstad, D., 2004. Nutrient losses and redistribution
656 after forest clearing on a highly weathered soil in Amazonia. *Ecology* 14, S177-S199.
657 <https://doi.org/10.1890/01-6016>.

658 Meerts, P., 2002. Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review.
659 *Ann. For. Sci.* 59, 713-722. <https://doi.org/10.1051/forest:2002059>.

660 Mendoza-Ponce, A., Corona-Núñez, R., Kraxner, F., Leduc, S., Patrizio, P., 2018. Identifying
661 effects of land use cover changes and climate change on terrestrial ecosystems and carbon stocks
662 in Mexico. *Glob. Environ. Change* 53, 12-23. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2018.08.004>.

663 Menge, D.N.L., Levin, S.A., Hedin, L.O., 2009. Facultative versus obligate nitrogen fixation
664 strategies and their ecosystem consequences. *Am. Nat.* 174, 465-477.
665 <https://doi.org/10.1086/605377>.

666 Minden, V., Kleyer, M., Byers, D., 2014. Internal and external regulation of plant organ
667 stoichiometry. *Plant Biol. J.* 16, 897-907. <https://doi.org/10.1111/plb.12155>.

668 Moonen, P.C.J., Verbist, B., Bosela, F.B., Norgrove, L., Dondeyne, S., van Meerbeek, K.,
669 Kearsley, E., Verbeeck, H., Vermeir, P., Boeckx, P., Muys, B., 2019. Disentangling how
670 management affects biomass stock and productivity of tropical secondary forests fallows. *Sci.*
671 *Total Environ.* 659, 101-114. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.138>.

672 Montoya, L.E., Corona Núñez, R.O., Campo, J., 2023. Fires and their key drivers in Mexico. *Int.*
673 *J. Wildland Fire* 32, 651-664. <https://doi.org/10.1071/WF22154>.

674 Nasto, M.K., Alvarez-Clare, S., Lekberg, Y., Sullivan, B.W., Townsend, A.R., Cleveland, C.C.,
675 2014. Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in lowland
676 tropical rain forests. *Ecol. Lett.* 17, 1282-1289. <https://doi.org/10.1111/ele.12335>.

677 Niklas, K.J., Enquist, B.J., 2001. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass
678 production rates and body size. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 2922-2927.
679 <https://doi.org/10.1073/pnas.041590299>.

680 Niklas, K.J., Enquist, B.J., 2002. On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves,
681 stems, and roots. *Am. Nat.* 159, 482-497. <https://doi.org/10.1086/339459>.

682 Pajares, S., Campo, J., Bohannan, B.J.M., Etchevers, J.D., 2018. Environmental controls on the
683 soil microbial communities in a seasonally dry tropical forest. *Appl. Environ. Microbiol.* 84,
684 e00342-18. <https://doi.org/10.1128/AEM.00342-18>.

685 Palmroth, S., Katul, G.G., Maier, C.A., Ward, E., Manzoni, F., Vico, G., 2013. On the
686 complementary relationship between marginal nitrogen and water-use efficiencies among *Pinus*
687 *taeda* leaves grown under ambient and CO₂-enriched environments. *Ann. Bot.* 111, 467-477.
688 <https://doi.org/10.1093/aob/mcs268>.

689 Pennington, R.T., Lewis, G.P., Ratter, J.A., 2006. An overview of the plant diversity,
690 biogeography and conservation in neotropical savannas and seasonally dry forests, in:
691 Pennington, R.T., Lewis, G.P., Ratter, J.A. (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry*
692 *Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. CRC Press, Boca Raton, pp. 1-29.

693 Pietsch, K.A., Ogle, K., Cornelissen, J.H.C., Cornwell, W.K., Bönisch, G., Craine, J.M., Jackson,
694 B.G., Kattge, J., Peltzer, D.A., Peñuelas, J., Reich, P.B., Wardle, D.A., Weedon, J.T., Wright,

695 I.J., Zanne, A.E., Wirth, C., 2014. Global relationship of wood and leaf litter decomposability:
696 the role of functional traits within and across plant organs. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 1046-1057.
697 <https://doi.org/10.1111/geb.12172>.

698 Poorter, L., Bongers, F., 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain
699 forest species. *Ecology* 87, 1733-1743.
700 [https://doi.org/10.1890/00129658\(2006\)87\[1733:LTAGPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/00129658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2).

701 Poorter, L., Bongers, F., Aide, T.M., Almeyda Zambrano, A.M., Balvanera, P., Becknell, J.M.,
702 Boukili, V., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N., Chazdon, R.L., Craven, D., de Almeida-
703 Cortez, J.S., Cabral, G.A.L., de Jong, B.H.J., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy,
704 J.M., Durán, S.M., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., César, R.G., Hall, J.S., Hernandez-
705 Stefanoni, J.L., Jakovac, C.C., Junqueira, A.B., Kennard, D., Letcher, S.G., Licona, J.C.,
706 Lohbeck, M., Marín-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P., Meave, J.A., Mesquita, R.,
707 Mora, F., Muñoz, R., Muscarella, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., de Oliveira, A.A.,
708 Orihuela-Belmonte, E., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Rodríguez-
709 Velázquez, J., Romero-Pérez, I.E., Ruíz, J., Saldarriaga, J.G., Sanchez-Azofeifa, A., Schwartz,
710 N.B., Steininger, M.K., Swenson, N.G., Toledo, M., Uriarte, M., van Breugel, M., van der Wal,
711 H., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Vizcarra Bentos, T.,
712 Williamson, G.B., Rozendaal, D.M.A., 2016. Biomass resilience in Neotropical secondary
713 forests. *Nature* 530, 211-214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>.

714 Poorter, L., Craven, D., Jakovac, C.C., van der Sande, M.T., Amissah, L., Bongers, F., Chazdon,
715 R.L., Farrior, C.E., Kambach, S., Meave, J.A., Muñoz, R., Norden, N., Rüger, N., van Breugel,
716 M., Almeyda Zambrano, A.M., Amani, B., Andrade, J.L., Brancalion, P.H.S., Broadbent, E.N.,
717 de Foresta, H., Dent, D.H., Derroire, G., Dewalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Fantini, A.C.,

718 Finegan, B., Hernández-Jaramillo, A., Hernández-Stefanoni, J.L., Hietz, P., Junqueira, A.B.,
719 N'dja, J.K., Letcher, S.G., Lohbeck, M., López-Camacho, R., Martínez-Ramos, M., Melo,
720 F.P.L., Mora, F., Müller, S.C., N'guessan, A.E., Oberleitner, F., Ortiz-Malavassi, E., Pérez-
721 García, E.A., Pinho, B.X., Piotto, D., Powers, J.S., Rodríguez-Buriticá, S., Rozendaal, D.M.A.,
722 Ruíz, J., Tabarelli, M., Mancini Teixeira, H., de Sá Barretto Sampaio, E.V., van der Wal, H.,
723 Villa, P.M., Fernandes, G.W., Santos, B.A., Aguilar-Cano, J., de Almeida-Cortez, J.S., Alvarez-
724 Davila, E., Arreola-Villa, F., Balvanera, P., Becknell, J.M., Cabral, G.A.L., Castellanos-Castro,
725 C., de Jong, B.H.J., Nieto, J.E., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., García, H., García-
726 Villalobos, D., Hall, J.S., Idárraga, A., Jiménez-Montoya, J., Kennard, D., Marín-Spiotta, E.,
727 Mesquita, R., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Peña-Claros, M., Pérez-Cárdenas, N.,
728 Rodríguez-Velázquez, J., Villanueva, L.S., Schwartz, N.B., Steininger, M.K., Veloso, M.D.M.,
729 Vester, H.F.M., Vieira, I.C.G., Williamson, G.B., Zanini, K., Hérault, B., 2021.
730 Multidimensional forest recovery. *Science* 374, 1370-1376.
731 <https://doi.org/10.1126/science.abh3629>.
732 Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L.,
733 Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., Mcguire,
734 A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D., 2011. A large and persistent carbon sink in
735 the World's forests. *Science* 333, 988-993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>.
736 Phillips, R.P., Brzostek, E., Midgley, M.G., 2013. The mycorrhizal-associated nutrient economy:
737 a new framework for predicting carbon–nutrient couplings in temperate forests. *New Phytol.*
738 199, 41-51. <https://doi.org/10.1111/nph.12221>.

739 Powers, J.S., Marín-Spiotta, E., 2017. Ecosystem processes and biogeochemical cycles in
740 secondary tropical forest succession. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48, 497-519.
741 <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944>.

742 R Development Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing,
743 v.4.1.2. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. [www document] URL
744 <http://www.r-project.org> [accessed 23 October 2023].

745 Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., Walters,
746 M.B., 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int. J. Plant*
747 *Sci.* 164, S143-S164. <https://doi.org/10.1086/374368>.

748 Reich, P.B., Oleksyn, J., 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature
749 and latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 11001-11006.
750 <https://doi.org/10.1073/pnas.0403588101>.

751 Reich, P.B., Oleksyn, J., Wright, I.J., Niklas, K.J., Hedin, L., Elser, J.J., 2010. Evidence of a
752 general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and
753 biomes. *Proc. R. Soc. B* 277, 877-883. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1818>.

754 Rengel, Z., Cakmak, I., White, P.J., 2023. Marschner's Mineral Nutrition of Plants, fourth ed.
755 Academic Press, London.

756 Revelle, W., 2022. psych: Procedures for psychological, psychometric, and personality research.
757 v.2.2.5. [www document] URL <http://CRAN.R-project.org/package=psych> [accessed 28 July
758 2023].

759 Rivero-Villar, A., Ruíz-Suárez, G., Templer, P.H., Souza, V., Campo, J., 2021. Nitrogen cycling
760 in tropical dry forests is sensitive to changes in rainfall regimen and nitrogen deposition.
761 *Biogeochemistry* 153, 283-302. <https://doi.org/10.1007/s10533-021-00788-6>.

762 Rivero-Villar, A., de la Peña-Domene, M., Rodríguez Tapia, G., Giardina, C.P., Campo, J., 2022.
763 A pantropical overview of soils across tropical dry forest ecoregions. *Sustainability* 14, 6803.
764 <https://doi.org/10.3390/su.14116803>.

765 Roa-Fuentes, L.L., Campo, J., Parra, V., 2012. Plant biomass allocation across a precipitation
766 gradient: an approach to seasonally dry tropical forest at Yucatán, Mexico. *Ecosystems* 15, 1234-
767 1244. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9578-3>.

768 Roa-Fuentes, L.L., Templer, P.H., Campo, J., 2015. Effects of precipitation regime and soil
769 nitrogen on leaf traits in seasonally dry tropical forests of the Yucatan Peninsula, Mexico.
770 *Oecologia* 179, 585-597. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3354-y>.

771 Rodrigues Ribeiro, D., Alves Silva, J.L., do Nascimento, M.T., Vitoria, A.P., 2022. Leaf habits
772 and their relationship with leaf and wood traits in tropical dry forests. *Trees* 36, 7-24.
773 <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02200-0>.

774 Rosell, J., Marcati, C., Olson, M., Lagunes, X., Vergilio, P.C.B., Jiménez-Vera, C., Campo, J.,
775 2023. Inner bark vs sapwood is the main driver of nitrogen and phosphorus allocation in stems
776 and roots across three tropical woody plant communities. *New Phytol.* 239, 1665-1678.
777 <https://doi.org/10.1111/nph.19085>.

778 Runyan, C.W., D’Odorico, P., Lawrence, D., 2012. Effect of repeated deforestation on
779 vegetation dynamics for phosphorus-limited tropical forests. *J. Geophys. Res. B* 117, G01008.
780 <https://doi.org/10.1029/2011JG001841>.

781 Runyan, C.W., D’Odorico, P., Vandecar, K.L., Das, R., Schmook, B., Lawrence, D., 2013.
782 Positive feedbacks between phosphorus deposition and forest canopy trapping, evidence from
783 Southern Mexico. *J. Geophys. Res. B* 118, 1521-1531. <https://doi.org/10.1002/2013JG002384>.

784 Rzedowski, J., 2006. Vegetation of Mexico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de
785 la Biodiversidad, Mexico.
786 www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf (in Spanish)

787 Sardans, J., Peñuelas, J., 2013. Tree growth changes with climate and forest type are associated
788 with relative allocation of nutrients, especially phosphorus, to leaves and wood: tree
789 stoichiometry and growth. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 494-507.
790 <https://doi.org/10.1111/geb.12015>.

791 Saynes, V., Hidalgo, C., Etchevers, J.D., Campo, J., 2005. Soil C and N dynamics in primary and
792 secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Appl. Soil Ecol.* 29, 282-289.
793 <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.11.007>.

794 Sinclair, T.R., Vadez, V., 2002. Physiological traits for crop yield improvement in low N and P
795 environments. *Plant Soil* 245, 1-15. <https://doi.org/10.1023/A:1020624015351>.

796 Sterner, R.W., Elser, J.J., 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from*
797 *Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton.

798 Sullivan, B.W., Nifong, R.L., Nasto, M.K., Alvarez-Claire, S., Dencker, C.M., Soper, F.M.,
799 Shoemaker, K.T., Ishida, F.Y., Zaragoza-Castells, J., Davidson, E.A., Cleveland, C.C., 2019.
800 Biogeochemical recuperation of lowland tropical forest during succession. *Ecology* 100, 1-14.
801 <https://doi.org/10.1002/ecy.2641>.

802 Townsend, A.R., Cleveland, C.C., Asner, G.P., Bustamante, M.C.M., 2007. Controls over foliar
803 N: P ratios in tropical rain forests. *Ecology* 88, 107-118.
804 [https://doi.org/10.1890/00129658\(2007\)88\[107:cofnri\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/00129658(2007)88[107:cofnri]2.0.co;2).

805 Townsend, A.R., Cleveland, C.C., Houlton, B.Z., Alden, C.B., White, J.W.C., 2011. Multi-
806 element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Front. Ecol. Environ.* 9, 9-17.
807 <https://doi.org/10.1890/100047>.

808 van der Sande, M.T., Powers, J.S., Kuyper, T.W., Norden, N., Salgado-Negret, B., Silva de
809 Almeida, J., Bongers, F., Delgado, D., Dent, D.H., Derroire, G., do Espirito Santo, M.M.,
810 Dupuy, J.M., Fernandes, G.W., Finegan, B., Gavito, M.E., Hernández-Stefanoni, J.L., Jakovac,
811 C.C., Jones, I.L., Magalhães Veloso, M.D., Meave, J.A., Mora, F., Muñoz, R., Pérez-Cárdenas,
812 N., Piotto, D., Álvarez-Dávila, E., Caceres-Siani, Y., Dalban-Pilon, C., Dourdain, A., Du, D.V.,
813 García Villalobos, D., Ferreira Nunes, Y.R., Sanchez-Azofeifa, A., Poorter, L., 2023. Soil
814 resistance and recovery during neotropical forest succession. *Phil. Trans. R. Soc. B* 378,
815 2'21074. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0074>.

816 Valdespino, P., Romualdo, R., Cadenazzi, L., Campo, J., 2009. Phosphorus cycling in primary
817 and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Ann. For. Sci.* 66, 107.
818 <https://doi.org/10.1051/forest:2008075>.

819 van Ommen Kloeke, A.E.E., Douma, J.C., Ordoñez, J.C., Reich, P.B., van Bodegom, P.M.,
820 2012. Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen
821 species in response to environmental conditions. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 224-235.
822 <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00667.x>.

823 Vitousek, P., 2004. *Nutrient Cycling and Limitation: Hawai'i as a Model System*. Princeton
824 University Press, Princeton.

825 Wang, Z., Yu, K., Lv, S., Niklas, K.J., Mipam, T.D., Crowther, T.W., Umaña, M.N., Zhao, Q.,
826 Huang, H., Reich, P.B., 2019. The scaling of fine root nitrogen versus phosphorus in terrestrial
827 plants: a global synthesis. *Funct. Ecol.* 33, 2081-2094. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13434>.

828 Warton, D.I., Duursma, R.A., Falster, D.S., Taskinen, S., 2012. Smatr 3—an R package for
829 estimation and inference about allometric lines. *Methods Ecol. Evol.* 3, 257-259.
830 <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x>.

831 Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J., 2002. Plant ecological
832 strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*
833 33, 125-159 doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452.

834 Whigham, D.F., Zugastay Towle, P., Cabrera Cano, E.F., O'Neill, J.P., Ley, E., 1990. The effect
835 of variation in precipitation on growth and litter production in a tropical dry forest in the Yucatan
836 of Mexico. *Trop. Ecol.* 31, 23-34.

837 Winbourne, J.B., Feng, A., Reynolds, L., Piotta, D., Hastings, M.G., Porder, S., 2018. Nitrogen
838 cycling during secondary succession in Atlantic Forest of Bahia, Brazil. *Sci. Rep.* 8, 1377.
839 <https://doi.org/10.1038/s41598-018-19403-0>.

840 Withington, J.M., Reich, P.B., Oleksyn, J., Eissenstat, D.,M., 2006. Comparisons of structure
841 and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecol. Monogr.* 76, 381-397.
842 [https://doi.org/10.1890/00129615\(2006\)076\[0381:Cosals\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1890/00129615(2006)076[0381:Cosals]2.0.Co;2).

843 Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and
844 nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low nutrient habitats.
845 *Funct. Ecol.* 15, 423-434. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x>.

846 Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., 2003. Least-cost input mixtures of water and nitrogen for
847 photosynthesis. *Am. Nat.* 161, 98-111. <https://doi.org/10.1086/344920>.

848 Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares,
849 J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J.,
850 Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets,

851 Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas,
852 S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum.
853 Nature 428, 821-827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>.

854 Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Garnier, E., Hikosaka, K., Lamont,
855 B.B., Lee, W., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Villar, R., Warton, D.I., Westoby, M., 2005.
856 Assessing the generality of global leaf trait relationships. New Phytol. 166, 485-496.
857 <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01349.x>.

858 Yan, Z., Li, P., Chen, Y., Han, W., Fang, J., 2016. Nutrient allocation strategies of woody plants:
859 an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig, stems and leaves. Sci.
860 Rep. 6, 20099. <https://doi.org/10.1038/srep20099>.

861 Zhao, M., Luo, Y., Chen, Y., Shen, H., Zhoo, X., Fang, J., Hu, H., 2021. Varied nitrogen versus
862 phosphorus scaling exponents among shrub organs across eastern China. Ecol. Indic. 121,
863 107024. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107024>.

864 Zhao, N., Yu, G.R., He, N.P., Xia, F., Wang, Q., Wang, R., Xu, Z., Jia, Y., 2016. Invariant
865 allometric scaling of nitrogen and phosphorus in leaves, stems, and fine roots of woody plants
866 along an altitudinal gradient. J. Plant Res. 129, 647-657. <https://doi.org/10.1007/s10265-016->
867 0805-4.

Tables and figures

Nitrogen and phosphorus allocation strategies in a chronosequence of secondary tropical dry forests: plant coordination and environmental drivers

Bretherick et al.

Table 1Characteristics of soil and vegetation (mean \pm 1 SE) of secondary tropical dry forests studied. $n = 60$.

	Time since abandonment (years)					<i>p</i>
	3-5	11-12	18-25	26-32	78- >100	
<i>Soil</i> ¹						
pH	7.2 \pm 0.09	7.4 \pm 0.08	7.1 \pm 0.07	7.1 \pm 0.10	7.2 \pm 0.05	ns
Organic C (mg g ⁻¹)	125 \pm 29	175 \pm 25	110 \pm 15	183 \pm 35	236 \pm 40	< 0.01
Total N (mg g ⁻¹)	12 \pm 2.1	15 \pm 2.9	10 \pm 1.4	18 \pm 4.3	23 \pm 5.1	< 0.05
NO ₃ (μg g ⁻¹)	40 \pm 5	71 \pm 11	66 \pm 8	83 \pm 9	84 \pm 13	< 0.01
NH ₄ (μg g ⁻¹)	20 \pm 4	30 \pm 3	37 \pm 11	39 \pm 6	45 \pm 5	< 0.05
Total P (μg g ⁻¹)	770 \pm 77	873 \pm 96	652 \pm 56	942 \pm 131	823 \pm 117	ns
Labile P (μg g ⁻¹)	19 \pm 5	17 \pm 7	20 \pm 5	19 \pm 7	21 \pm 4	ns
<i>Vegetation</i>						
Total basal area of trees ² (m ² ha ⁻¹)	1.14 \pm 0.24	2.37 \pm 0.82	12.45 \pm 1.80	20.33 \pm 2.73	24.25 \pm 1.60	< 0.001
Basal area of leguminous trees ² (m ² ha ⁻¹)	0.57 \pm 0.14	1.47 \pm 0.39	5.18 \pm 1.04	10.31 \pm 2.00	8.62 \pm 1.33	< 0.001
Litterfall ³ (Mg ha ⁻¹ yr ⁻¹)	nda	3.05 \pm 0.18	3.33 \pm 0.11	3.55 \pm 0.15	3.52 \pm 0.18	ns
*Anaitzi Rivero-Villar unpublished data						
¹ Soil depth 0-10 cm; ² Stem diameter at breast height (dbh) \geq 7.5 cm; ³ Fine litterfall						
ns, non-significant						
nda, no data available						

Table 2

Eigenvalues, cumulative percent variation, and eigenvectors of the first three rotated components (RCs) for soil and vegetation characteristics

	<i>RC 1</i>	<i>RC 2</i>	<i>RC 3</i>
<i>Eigenvalue</i>	5.49	3.79	3.20
<i>Cumulative percent variation</i>	23.9	40.4	54.3
<i>Eigenvectors</i>			
pH (soil pH)	0.111	-0.371	0.520
SOC (soil organic carbon concentration)	0.103	0.120	0.909
Total N (soil total nitrogen concentration)	0.094	0.178	0.866
NO ₃ (soil nitrate concentration)	0.098	0.476	0.232
NH ₄ (soil ammonium concentration)	0.162	0.367	0.361
Total P (soil total phosphorus concentration)	0.047	0.059	0.608
Labile P (soil available phosphorus concentration)	0.057	0.334	0.541
Total BA (total basal area of trees)	0.039	0.854	0.222
Leg BA (basal area of leguminous trees)	0.030	0.759	0.299
Litterfall (annual fine litterfall dry mass)	0.174	0.302	0.097
Leaf N (leaf nitrogen concentration)	0.833	0.335	0.108
Leaf P (leaf phosphorus concentration)	0.692	0.458	0.073
Stem N (stem nitrogen concentration)	0.789	-0.351	0.099
Stem P (stem phosphorus concentration)	0.376	-0.335	-0.016
CR N (coarse root nitrogen concentration)	0.873	-0.209	0.102
CR P (coarse root phosphorus concentration)	0.786	-0.327	0.085
FR N (fine root nitrogen concentration)	0.848	0.320	0.052
FR P (fine root phosphorus concentration)	0.741	0.313	0.004

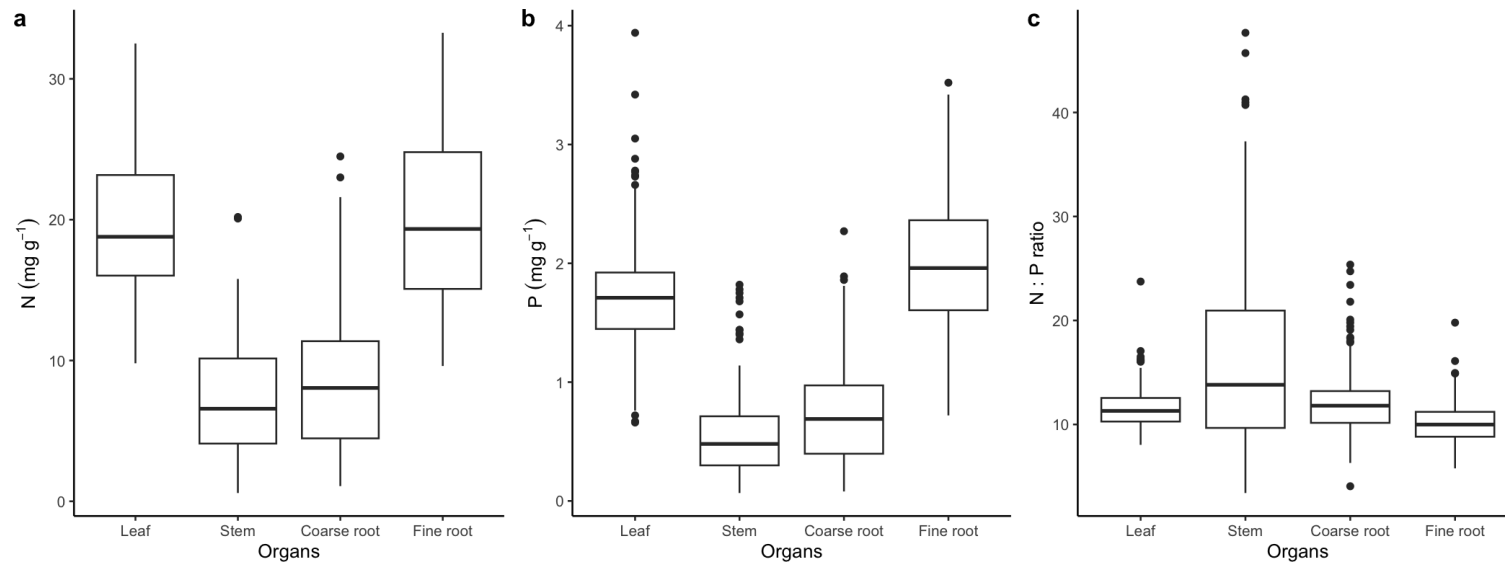


Fig. 1. Box plots showing nitrogen (a) and phosphorus (b) concentrations and nitrogen : phosphorus ratio (c) in leaf, stem, coarse root, and fine root of dominant tree species in secondary tropical dry forests.

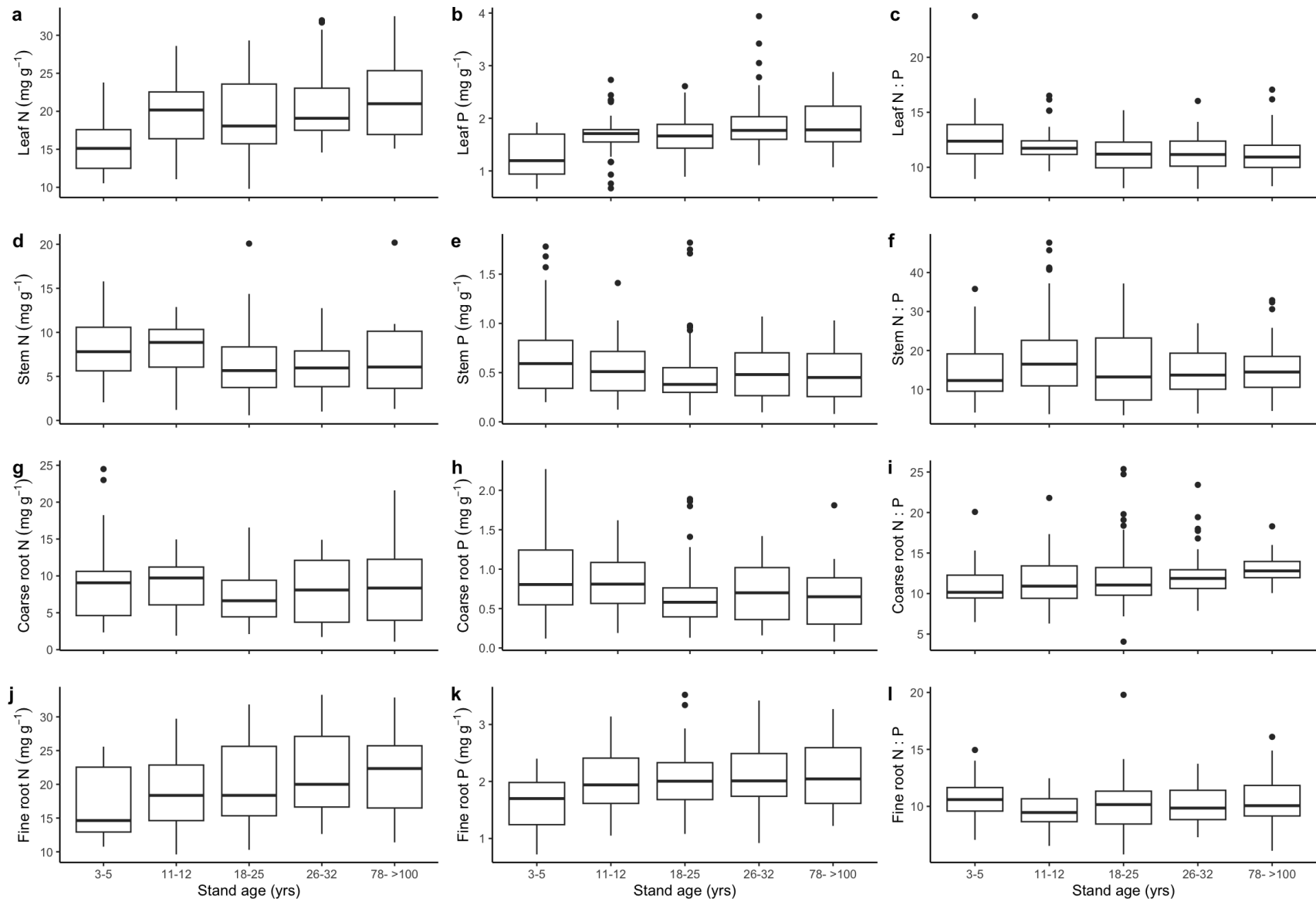


Fig. 2. Nitrogen and phosphorus concentrations and nitrogen : phosphorus ratio in leaf (**a-c**), stem (**d-f**), coarse root (**g-i**) and fine root (**j-l**) of dominant tree species in the secondary tropical dry forest with different stand age.

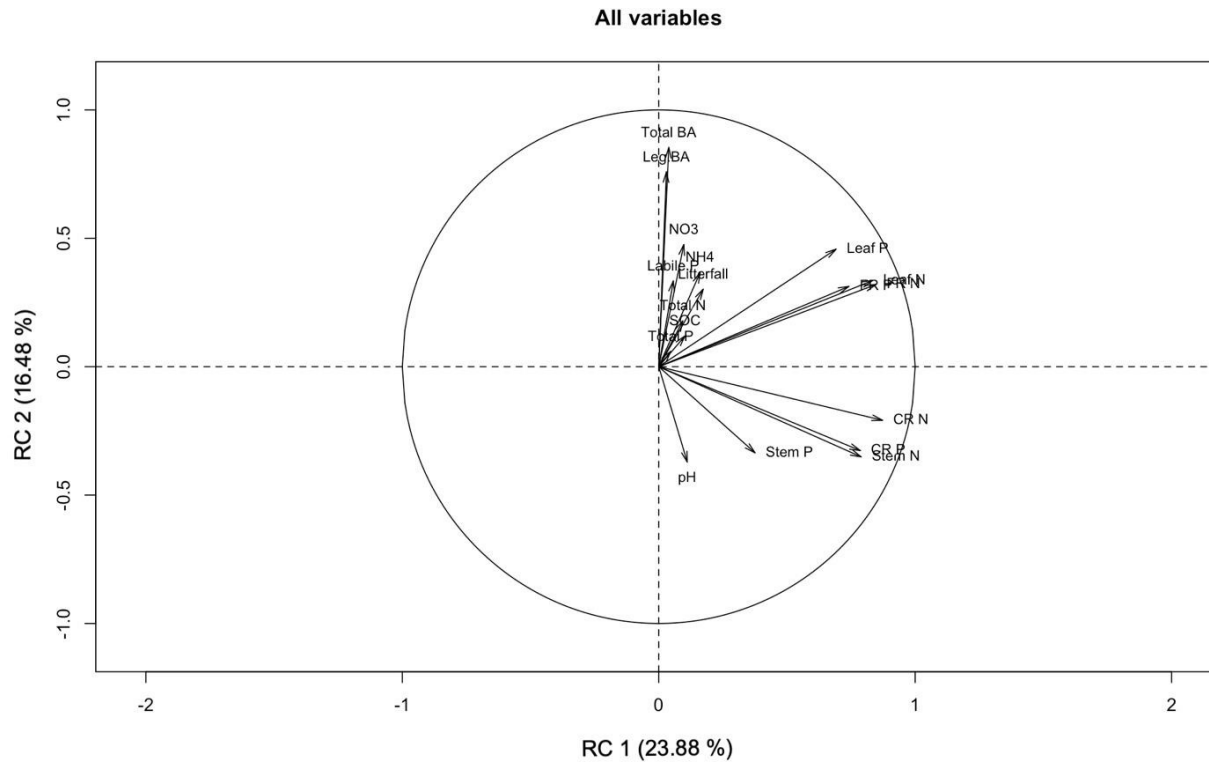


Fig. 3. Principal component analysis of nitrogen (N) and phosphorus (P) in leaf, stem, coarse root and fine root, and soil and other vegetation characteristics in secondary tropical dry forests. RC1, rotated component 1; RC2, rotated component 2. Loadings and abbreviations are shown in Table 2.

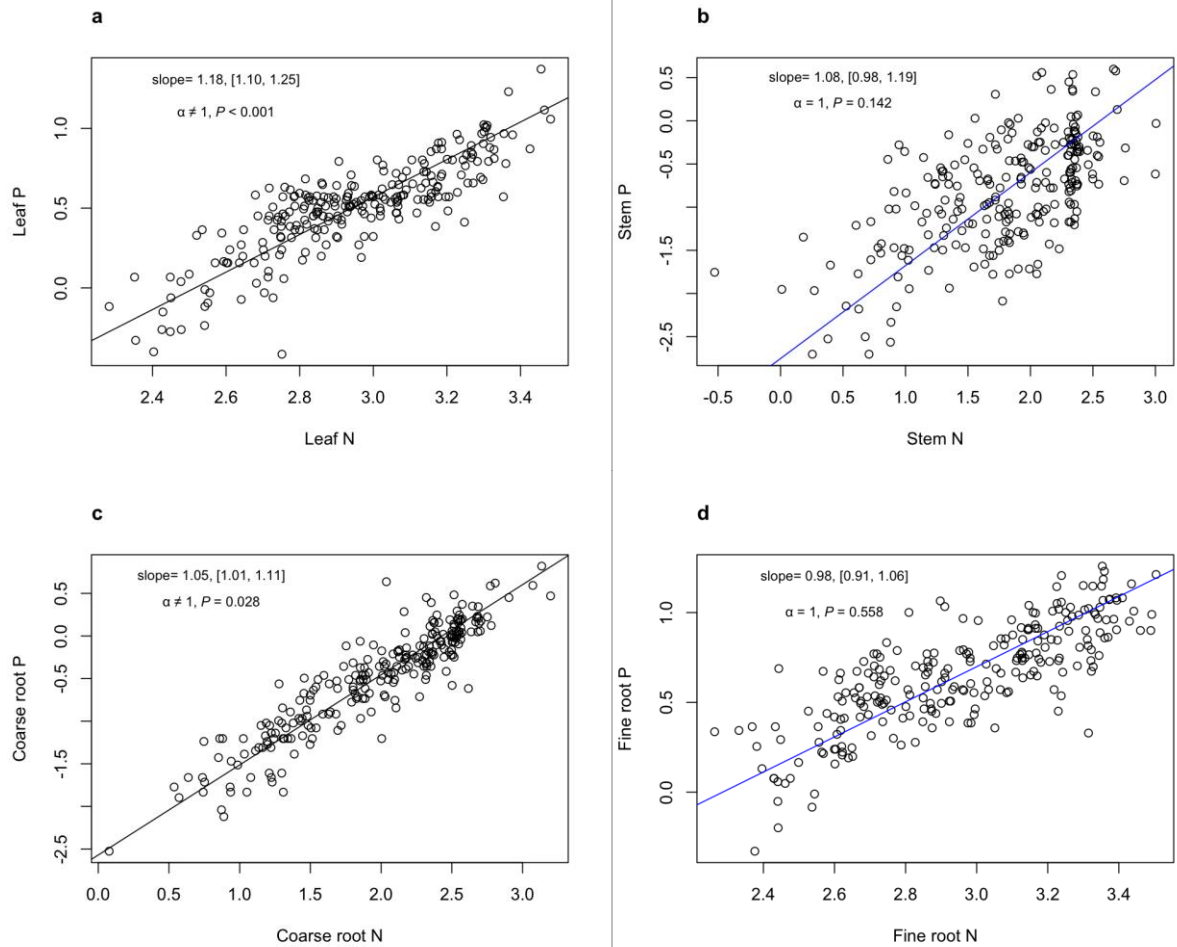


Fig. 4. Scaling between nitrogen and phosphorus concentrations in leaf (a), stem (b), coarse root (c) and fine root (d) of dominant tree species in secondary tropical dry forests. Isometry between nitrogen and phosphorus is indicated with blue regression line. Axes are \log_{10} -transformed.

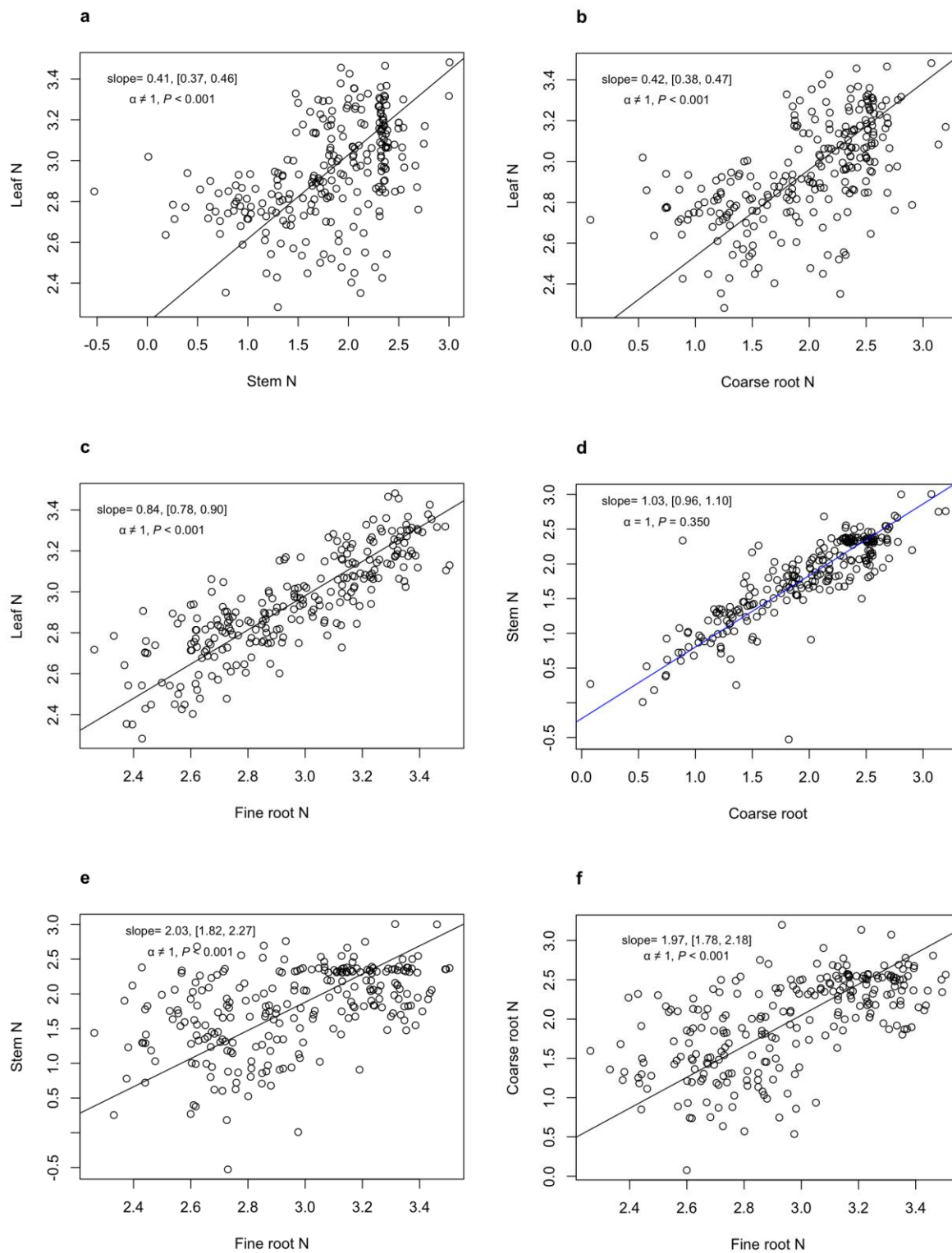


Fig. 5. Scaling of nitrogen concentration between leaf and stem (a), leaf and coarse root (b), leaf and fine root (c), stem and coarse root (d), stem and fine root (e) and, coarse root and fine root (f) of dominant tree species in secondary tropical dry forests. Isometry between organs is indicated with blue regression line. Axes are \log_{10} -transformed.

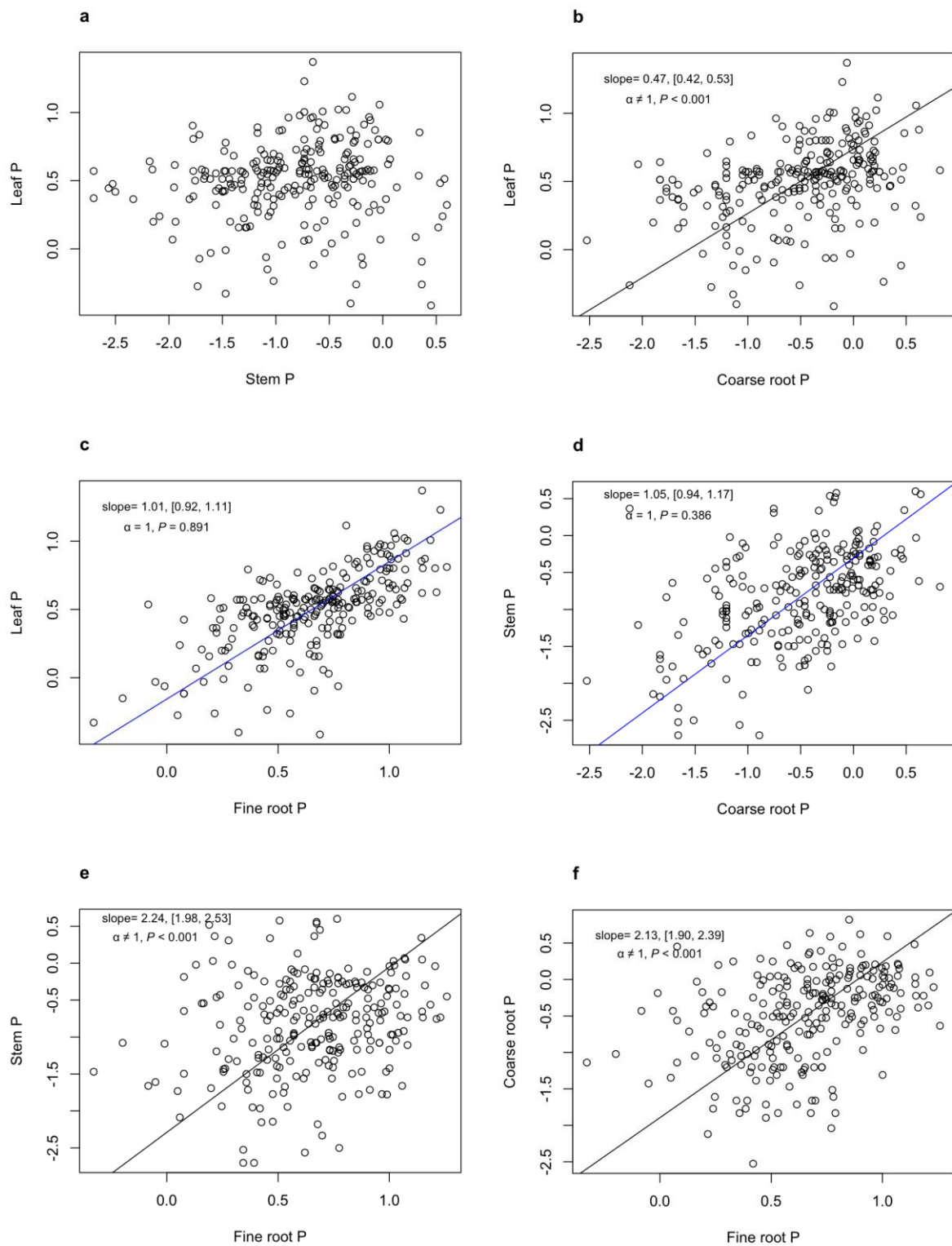


Fig. 6. Scaling of phosphorus concentration between leaf and stem (a), leaf and coarse root (b), leaf and fine root (c), stem and coarse root (d), stem and fine root (e) and, coarse root and fine root (f) of dominant tree species in secondary tropical dry forests. Isometry between organs is indicated with blue regression line. Axes are log₁₀-transformed.

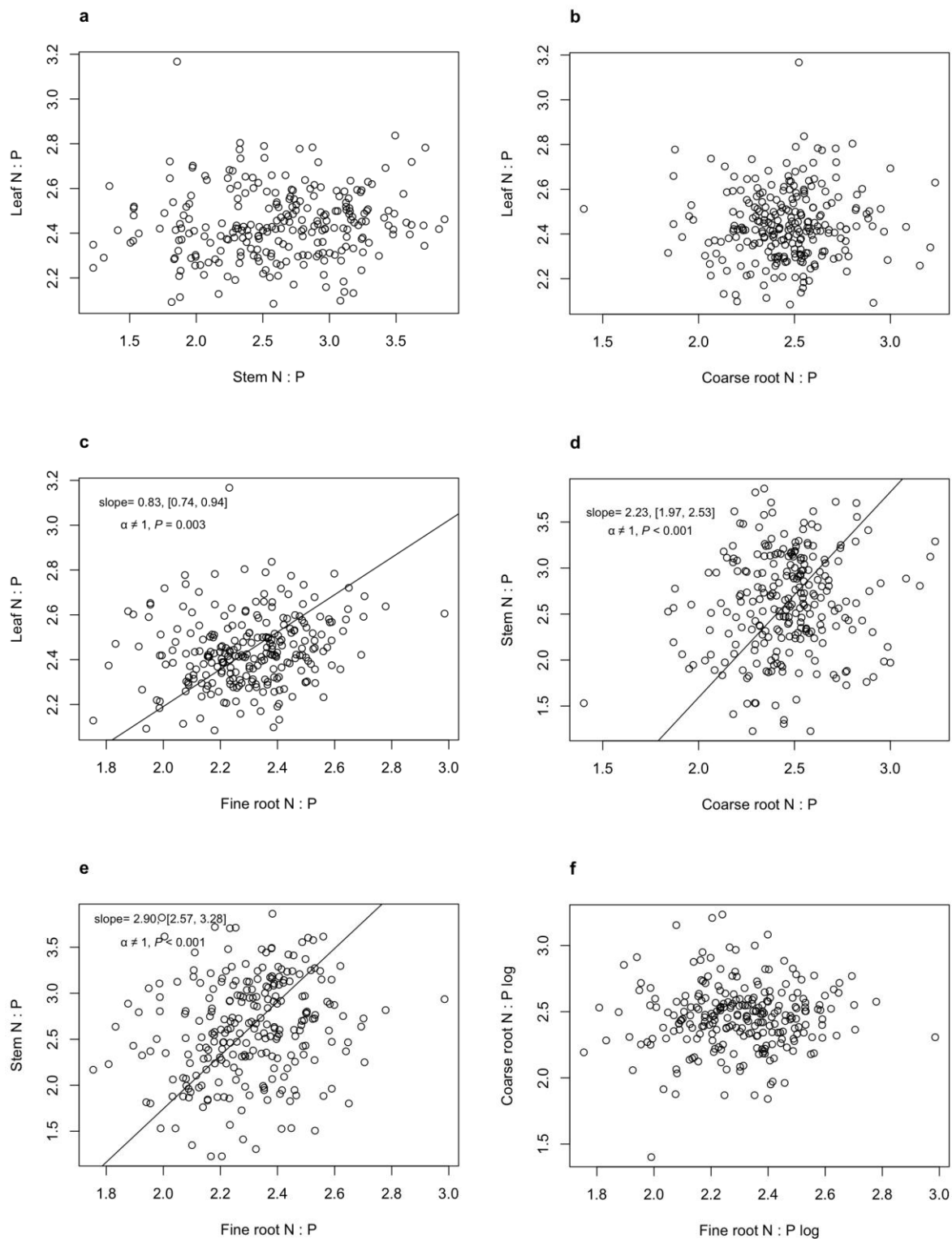
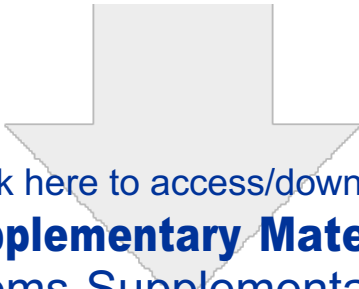


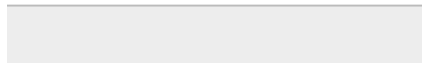
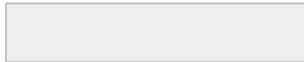
Fig. 7. Scaling of nitrogen : phosphorus ratio between leaf and stem (a), leaf and coarse root (b), leaf and fine root (c), stem and coarse root (d), stem and fine root (e) and, coarse root and fine root (f) of dominant tree species in secondary tropical dry forests. Axes are \log_{10} -transformed.



Click here to access/download

Supplementary Material

Forest Ecosystems-Supplementary material.docx



Discusión general - la perspectiva del estudio

I. El aumento en la biomasa durante la sucesión secundaria de bosques tropicales secos

Estudios previos han demostrado que en el BTS de la Reserva Biocultural *Kaxil Kiuic* en Yucatán, a lo largo del proceso de la sucesión secundaria cambia la estructura del bosque mientras que disminuye la importancia relativa del área basal de las leguminosas (Cuadro 1; Bretherick et al. en revisión). Esta disminución en el área basal de *Fabaceae* indica un cambio en la composición de especies, como también se ha demostrado en otros BTS en el Neotrópico (Lebrija-Trejos et al. 2010; Chapin et al. 2011; Gei et al. 2018). En este estudio, resulta desafiante determinar si este BTS ha restablecido su biomasa original durante la regeneración, debido a la ausencia de sitios de BTS primarios cercanos. Por lo tanto, queda como inferencia si el bosque aún se encuentra en proceso de recuperación después de 100 años o si ya ha alcanzado su estructura original.

II. La dinámica de nutrientes del suelo durante la sucesión secundaria de bosques tropicales secos

Para una recuperación biogeoquímica exitosa, se espera un aumento de los almacenes de C y de nutrientes en el suelo, aquí explorados por un indicador aproximado como son sus concentraciones en el suelo, acompañado por un incremento de nutrientes almacenados en la biomasa de las plantas, junto con un aumento en la biomasa vegetal durante la sucesión secundaria (Leuschner y Rode 1999; Sullivan et al. 2014; Norden et al. 2015; Poorter et al. 2016). El muestreo del suelo mineral (0-10 cm de profundidad) realizado en la estación seca demostró que las concentraciones de C y, de N total y N mineral (NO_3 y NH_4), aumentaron con la edad del rodal (Cuadro 1; Bretherick et al. en revisión). Estos patrones son consistentes con estudios previos en otros BTS de la Península de Yucatán (Ceccon et al. 2002; Campo y Vázquez-Yanes 2004; Campo et al. 2007). En cambio, las concentraciones de P total y lábil no exhibieron un efecto del tiempo de sucesión, y parecieron

conservarse a niveles estables, en línea con otros hallazgos de bosques tropicales durante la sucesión secundaria (Lawrence y Schlesinger 2001; Batterman et al. 2013; Veldkamp et al. 2020), y estudios realizados en las mismas parcelas mediante técnicas de fraccionamiento de P (Olvera 2024) probablemente por las estrategias de un ciclo cerrado de este elemento en estos ecosistemas en comparación con otros macronutrientes (Campo et al. 2000, 2001b; Rivero-Villar et al. 2021). El estudio de fraccionamiento del P en estos suelos (Olvera 2024) indica que la proporción de P orgánico lábil es máxima al comienzo de la sucesión (80% del P lábil total) y disminuye a valores entre el 50 y 70% con el tiempo de sucesión secundaria, sugiriendo un aumento en la mineralización del P durante la regeneración, lo cual podría explicar el aumento en la concentración de P foliar observado durante la regeneración (Bretherick et al. en revisión). Por otra parte, hay un aumento de P lábil inorgánico que podría ser consecuencia de: (i) el aporte al suelo de tejidos más ricos en P que facilitarían su mineralización, (ii) el efecto de la presencia de leguminosas, grupo que posee la capacidad de mineralizar P orgánico a P inorgánico (Houlton et al. 2008), o (iii) de ambos procesos. Estos cambios también podrían atribuirse a cambios en la composición de la comunidad microbiana del suelo, así como en la actividad enzimática del suelo, aspectos aquí no analizados, pero en estudio (Julio Campo, datos no publicados). Especialmente, las bacterias desempeñan un papel crucial en la mineralización y solubilización del P edáfico (Khan et al. 2009; Sharma et al. 2013; Mauch-Mani et al. 2017).

Finalmente, la concentración de P total en el suelo no varió con la sucesión secundaria y parece estar en el extremo inferior del rango reportado para los BTS en Yucatán bajo condiciones más áridas (Ceccon et al. 2002; Campo y Vázquez-Yanes 2004; Campo et al. 2007; Campo y Merino 2019), ubicándose en un rango de 652-942 $\mu\text{g g}^{-1}$, mientras que son comparables con la reportada

para otros BTS en Yucatán en condiciones de precipitación comparable (Campo 2016), reflejando la gran sensibilidad del contenido de P en el suelo al régimen de lluvia en los suelos yucatecos.

En general, las tendencias observadas en las propiedades del suelo durante la regeneración del BTS en *Kaxil Kiuic* son comparables a las reportadas en otros estudios en el Neotrópico, donde las concentraciones de C y N en el suelo aumentan durante la secundaria de los bosques tropicales (secos y húmedos), y las del P total, así como el P lábil, no varían (Saynes et al. 2005; Valdespino et al. 2009; Sullivan et al. 2019; van der Sande et al. 2023).

Un estudio desarrollado respecto a la dinámica de nutrientes en la hojarasca (Rivero-Villar et al. en preparación), cuyos datos de necromasa se utilizaron en este estudio (Cuadro 1 Bretherick et al. en revisión) demuestra que la masa anual no cambia significativamente con la edad de recuperación del bosque en *Kaxil Kiuic*, en consistencia con lo reportado por Powers y Marín-Spiotta (2017) de que la hojarasca alcanza valores de bosques primarios rápidamente.

III. La importancia de las Leguminosas durante la sucesión secundaria de bosques tropicales secos

Todas las especies del estudio pertenecientes a la familia *Fabaceae* (ver métodos en Bretherick et al. en revisión), con excepción de *Caesalpinia gaumeri*, poseen la capacidad simbiótica para fijar N₂ atmosférico (Tedersoo et al. 2018) y mostraron en este estudio las concentraciones más altas de N y de P en todos los órganos. Para N en hojas, las especies leguminosas presentaron concentraciones de 22.9 ± 0.3 mg/g (media \pm 1 EE), mientras que las no leguminosas mostraron valores de 15.8 ± 0.2 mg/g. Además, se registraron concentraciones mayores en tallos, raíces

gruesas y raíces finas para las especies de leguminosas en comparación con las no leguminosas (N en tallos: 9.1 ± 0.2 mg/g para *Fabaceae*, 4.5 ± 0.2 mg/g para no *Fabaceae*; N en raíces gruesas: 11.3 ± 0.3 vs 4.9 ± 0.2 mg/g ; N en raíces finas: 24.4 ± 0.2 vs 15.2 ± 0.4 mg/g ; para P en hojas: 2.0 ± 0.04 vs 1.4 ± 0.03 mg/g; P en tallos: 0.6 ± 0.03 vs 0.5 ± 0.03 mg/g; P en raíces gruesas: 0.9 ± 0.03 vs 0.5 ± 0.03 mg/g; P en raíces finas: 2.3 ± 0.04 vs 1.6 ± 0.03 mg/g). Asimismo, las relaciones N:P (en masa) fueron más altas en las especies de *Fabaceae* en comparación con las no leguminosas; por ejemplo, las relaciones N:P en hojas para *Fabaceae* fueron de 11.8 ± 0.1 , mientras que para no *Fabaceae* fueron de 11.4 ± 0.2 (la relación N:P fue en tallos 18.1 ± 0.1 vs 13.1 ± 0.8 ; en raíces gruesas: 12.3 ± 0.2 vs 11.7 ± 0.3 ; en raíces finas: 10.7 ± 0.2 vs 9.6 ± 0.2) (Bretherick et al. en preparación). La mayor concentración de N así como mayores valores en la relación N:P en *Fabaceae* se explican por la ya indicada capacidad para la fijación de N atmosférico, así como por su mayor capacidad de acceso al N mineral en suelo en condiciones secas (Güsewell 2004; Gei et al. 2018). Además, las leguminosas tienen un mayor requerimiento de P para el mantenimiento de la simbiosis y sus altas demandas de ATP para el adecuado funcionamiento de la nitrogenasa (Graham y Vance 2000; Houlton et al. 2008; Hedin et al. 2009; Marschner 2012; Phillips et al. 2013; Nasto et al. 2014).

Las concentraciones más altas de N en las hojas de las *Fabaceae* se han interpretado en la literatura como un mecanismo de adaptación a la sequía, ya que concentraciones más altas de N conducen a una mayor eficiencia en el uso del agua (McKey 1994; Adams et al. 2016; Guo et al. 2017; Querejeta et al. 2022). Además, las bacterias fijadoras de N en simbiosis con *Fabaceae* producen el azúcar trehalosa en los nódulos (Altamirano-Hernández et al. 2004), el cual puede ser trasladado a las hojas de las plantas, donde actúa como un osmoprotector, permitiéndoles afrontar períodos

prolongados de sequía (Streeter 1980; Farías-Rodríguez et al. 1998; Altamirano-Hernández et al. 2004). Al mismo tiempo, la hipótesis de la sequía estacional para las hojas compuestas (en inglés: *seasonal drought hypothesis for compound leaves*) propone que el tamaño y tipo de hoja de las especies de *Fabaceae*, también contribuye a la tolerancia a la sequía, ya que las hojas compuestas pequeñas pueden desprender folíolos individuales cuando están sometidas a estrés severo (Malhado et al. 2010; Gei et al. 2018). Además, las hojas compuestas son más eficientes en la disipación del calor a través de procesos convectivos, lo que resulta en temperaturas foliares más bajas y una menor pérdida de agua por transpiración en comparación con hojas simples de una superficie similar (Gates 1980; Malhado et al. 2010).

Se ha demostrado que los bosques tropicales secundarios más jóvenes a menudo parecen estar limitados por N y muestran condiciones más secas y calurosas (Davidson et al. 2004, 2007; Campo y Vázquez-Yanes 2004; Lebrija-Trejos et al. 2011). Las especies de *Fabaceae* pueden ser favorecidas bajo estas condiciones y, por lo tanto, aportan una proporción al área basal total y así como a la biomasa aérea de la vegetación (Batterman et al. 2013; Sullivan et al. 2014; Gei et al. 2018; Toro et al. 2023).

Las correlaciones positivas y significativas encontradas entre el área basal total, y especialmente el área basal de *Fabaceae* con N (Bretherick et al., en preparación) con las propiedades del suelo sugirieron que esta familia es importante para enriquecer el suelo con este nutriente durante las etapas tempranas e intermedias de la sucesión secundaria indirectamente después de que se ha descompuesto su hojarasca rica en N en el suelo del bosque (Vitousek 1984; Batterman et al. 2013; Powers y Marín-Spiotta 2017; Xu et al. 2020; Veldkamp et al. 2020). Para validar esta suposición,

se requiere una investigación comparativa respecto a la reabsorción de nutrientes y sus efectos en la descomposición y la mineralización de nutrientes presentes en hojas senescentes de especies *Fabaceae* y no *Fabaceae*.

IV. ¿Existe limitación de nutrientes durante la sucesión secundaria de bosques tropicales secos?

Observaciones previas han resaltado que distintas especies, caracterizadas por variaciones en sus fisiologías y diferencias anatómicas, se agrupan funcionalmente como las especies *Fabaceae* y las no *Fabaceae* que muestran variaciones en sus requerimientos de nutrientes (Sterner y Elser 2002; Güsewell 2004; Reich y Oleksyn 2004; Han et al. 2011). Mientras que definir las limitaciones de nutrientes a escala del ecosistema es crucial, es igualmente importante delinear las limitaciones a escala de especies, especialmente entre las más abundantes de la comunidad vegetal.

Desde un punto de vista funcional, en este estudio se evidencia la recuperación del N asociada a la biomasa (mediante un indicador como es el área basal) de *Fabaceae*, como se ha mostrado en otras investigaciones en bosques tropicales (Batterman et al. 2013; Sullivan et al. 2014; Powers y Marín-Spiotta 2017; Xu et al. 2020; Veldkamp et al. 2020; Waring et al. 2021) por lo cual ellas podrían acelerar la recuperación de este nutriente y aliviar o eliminar una posible limitación por N durante la regeneración (Cecon et al. 2004). Dada la gran área basal de *Fabaceae* en esta comunidad vegetal, entre el 41 y el 68% del total del área basal de los rodales en etapas tempranas y medias de la sucesión secundaria (Bretherick et al. en revisión), es esperable que esta familia también contribuya a la recuperación del C almacenado en la biomasa de la comunidad y al incremento de C orgánico en el suelo, con posibles consecuencias favorables para la actividad de los microorganismos del suelo (Xu et al. 2020b; Zhou et al. 2023) y, con ello, del ciclo del C

durante la regeneración de los bosques (ver también Turner 2010; Batterman et al. 2013; Veldkamp et al. 2020).

En general, los bosques tropicales parecen estar limitados por P (Townsend et al. 2007) debido a sus suelos altamente intemperizados (Vitousek et al. 2010), en BTS de Neotrópico donde la intemperización del suelo generalmente es menor (Rivero-Villar et al. 2022 Sustainability) existen limitantes para el acceso al P disponible presente en el suelo debido a la baja disponibilidad de agua lo cual limita la movilización del nutriente y favorece su acumulación fundamentalmente durante la estación seca (Campo et al. 1998; Olvera 2024). En Yucatán, los suelos son dominados por contenidos de arcilla de alta actividad y son menos erosionados (Krasilnikov et al. 2013) en comparación con otros suelos en los trópicos. La determinación de la existencia de un nutriente que resulte limitante durante la regeneración de BTS requiere pruebas directas a través de experimentos de fertilización multifactoriales (Campo y Vázquez-Yanes 2004), donde se midan la respuesta del bosque en productividad y la dinámica de sus plantas ante el cambio en la disponibilidad de un recurso. Si existe una limitación de P, su dinámica estará principalmente influenciada por la translocación biológica y su mineralización desde el mantillo, siendo esta última la principal fuente de ingreso al suelo en este ecosistema forestal (Campo et al. 2001b).

Se han propuesto como evidencias indirectas de la limitación de P (i) una baja concentración de P en el suelo, (ii) una alta abundancia de N en comparación con P en el suelo, (iii) relaciones N:P altas en hojas verdes y en la hojarasca (Cleveland et al. 2011). Dado que no tenemos datos sobre experimentos de fertilización en esta ubicación, solo se pueden hacer inferencias con base en evidencias indirectas. Por un parte, las relaciones N:P en hojas verdes cambian a lo largo de la

sucesión secundaria, con valores más altos en bosques jóvenes sugiriendo que si existiera deficiencia de P, ésta estaría al comienzo de la sucesión. Por otra parte, la falta de relación significativa entre las concentraciones de N y de P en tallos y la disponibilidad de estos nutrientes en el suelo, ha sido sugerida como evidencia de una posible limitación en el crecimiento de los árboles en bosques tropicales (Han et al. 2011; Heineman et al. 2016). Estas evidencias indirectas son consistentes con las evidencias experimentales obtenidas BTS en otras ubicaciones de la Península de Yucatán, que indican que el P solo o en combinación con N limita el crecimiento de árboles en BTS (Campo y Vázquez-Yanes 2004). Llevando a cabo estudios de fertilización y midiendo las respuestas tanto a escala del ecosistema como de especies (p.e., incluyendo *Fabaceae* y no *Fabaceae*) abundantes durante la sucesión secundaria permitiría explorar una posible limitación por P o una co-limitación por P y N, y determinar la posibilidad de la existencia de cambios abruptos en ese sentido durante la regeneración del bosque.

V. Patrones de asignación de nutrientes durante la sucesión secundaria de bosques tropicales secos

El estudio revela marcadas variaciones en concentraciones de nutrientes y relaciones N:P entre órganos, particularmente entre aquellos metabólicamente activos y estructurales, donde consistentemente las hojas y raíces finas presentaron en términos relativos mayores concentraciones de nutrientes y menores relaciones N:P que los tallos y raíces gruesas. Yuan et al. (2011) encontraron patrones similares comparando raíces gruesas y finas. Estos patrones concuerdan con las expectativas debido a los requerimientos de nutrientes inherentemente elevados de hojas y raíces finas para funciones metabólicas esenciales como fotosíntesis, absorción de nutrientes y agua, y división celular (Zhang et al. 2018) indispensables para la supervivencia y crecimiento del árbol (Ågren 2008; Minden y Kleyer 2014).

Por otro lado, los órganos estructurales, vinculados con funciones de almacenamiento y transporte de nutrientes, tienden a tener concentraciones de nutrientes comparativamente más bajas, especialmente de P (Mindén y Kleyer 2014). Mayores relaciones N:P en órganos estructurales (tallos y raíces gruesas) en comparación con órganos metabólicos (hojas y raíces finas) respaldan *la hipótesis de la tasa de crecimiento* (en inglés: *Growth rate hypothesis*), que predice que los tejidos de crecimiento más rápido demandan más ARN y, por tanto más P, para sostener la biosíntesis de proteínas exhibiendo relaciones N:P más bajas (Sterner y Elser 2002; Elser et al. 2010).

La relación entre las concentraciones de nutrientes en órganos metabólicamente activos y los nutrientes del suelo fue más estrecha para el N que para el P, lo cual sugiere que durante la sucesión secundaria podría ocurrir un desacoplamiento entre los ciclos de N y P, probablemente vinculado a las diferentes magnitudes del ingreso de N con los correspondientes a P (exclusivamente bajos por vía del depósito atmosférico y el intemperismo (Campo et al. 2001a, b). Es difícil determinar si la absorción de nutrientes por parte de las plantas es proporcional a su disponibilidad en el suelo, o si los aumentos en la disponibilidad de un nutriente limitante incrementan la absorción de nutrientes no limitantes para mantener un equilibrio estequiométrico.

Por otro lado, no se observó un efecto de significativo del tiempo de sucesión secundaria en la concentración de los nutrientes en los órganos estructurales, ni una co-variación con los nutrientes del suelo. La variabilidad de N en tallos y P en raíces gruesas podría deberse a un exceso de absorción de estos nutrientes. Cuando hay limitación de un nutriente, el que no es limitante sigue

siendo absorbido y almacenado en los órganos leñosos (Ågren 2008; Rosell et al. 2023). En contraste con los órganos metabólicos, en los órganos leñosos un aumento en la disponibilidad de un nutriente limitante no debería resultar necesariamente en un aumento de la concentración de nutrientes, sino en un aumento del crecimiento del árbol (ver Bretherick et al. en revisión).

Coordinación entre N y P en un órgano

Se identificaron patrones alométricos de asignación de nutrientes (N vs. P) en hojas y raíces gruesas ($\alpha > 1$), mientras que en tallos y raíces finas se observaron patrones isométricos ($\alpha = 1$). Estos hallazgos coinciden con la interdependencia entre N y P en el funcionamiento de un órgano (Kerkhoff et al. 2006; Minden y Kleyer 2014; Zhao et al. 2016; Zhang et al. 2018). Si bien se observó un aumento más pronunciado en la concentración de P en comparación con la de N en hojas y raíces gruesas, lo que sugiere una inversión mayor de P por cada unidad de incremento en N (Elser et al., 2010), los valores del exponente α estuvieron más cercanos a 1, registrando un valor de 1.18 con un intervalo de confianza (IC) entre 1.10 y 1.25 para hojas y 1.05 (IC de 1.01 a 1.11) para raíces gruesas, en contraste con los valores propuestos de $2/3$ o $3/4$ (y su inverso al intercambiar los ejes, 1.33 o 1.5, respectivamente; Wright et al. 2004; Niklas et al. 2005; Kerkhoff et al. 2006; Elser et al. 2010). Una posible explicación para estas diferencias entre los valores reportados en la literatura y este estudio podría ser que los estudios anteriores utilizaron datos globales donde se incluyen una gran cantidad variedad de especies de distintos grupos funcionales de plantas con marcadas diferencias en formas de vida, crecimiento (por ejemplo hierbas, arbustos, árboles) y tamaños, en diversas condiciones climáticas, topográficas y edáficas, mientras que en el presente estudio medí las concentraciones de nutrientes del mismo ecosistema, en la misma

ubicación, sin variación en clima, material parental, suelos dominantes y vegetación, utilizando un mismo conjunto de especies con tamaños similares (DAP de aproximadamente 7.5 cm).

Durante el análisis de las etapas sucesionales, se observó que las relaciones entre N y P en los tallos y las raíces finas permanecieron isométricas en todos los estadios. Además, se encontró una relación isométrica entre N y P en raíces gruesas en cada etapa sucesional. En contraste, en las hojas, la relación entre el N y el P pasó de ser alométrica en etapas tempranas de la sucesión a isométrica en etapas intermedias y avanzadas. El escalamiento isométrico indica una relación invariante entre las concentraciones de N y de P dentro de un mismo órgano. Esta consistencia interna refleja una estequiometría fija que puede considerarse como una estrategia para mantener la estabilidad en la asignación de recursos a lo largo de la sucesión secundaria. Esta estrategia implica asignar nutrientes de manera proporcional a un órgano bajo condiciones ambientales cambiantes; es decir, inflexibilidad. Por lo tanto, la isometría puede interpretarse como el resultado de una estrategia que los organismos utilizan para asegurar que las funciones metabólicas críticas no se vean limitadas por uno u otro nutriente.

Coordinación entre órganos en la asignación de un nutriente

En el caso de los patrones de asignación de nutrientes entre los órganos, la comparación de hojas, tallos, raíces gruesas y finas en dos grupos funcionales de órganos - metabólicos y estructurales - mostró que las combinaciones de órganos de distintos grupos funcionales exhibieron relaciones alométricas, con excepción de P entre hojas y tallos. Es posible que las diferencias entre los órganos en el crecimiento de la planta (Reich et al. 2010) conduzcan a diferentes relaciones de

escalamiento de las concentraciones de N y de P entre órganos con demandas metabólicas muy disímiles.

En relación con el N, se observó una relación isométrica entre los órganos estructurales (raíces gruesas y tallos), mientras que, en el caso del P, tanto los órganos estructurales como los metabólicos (hojas y raíces finas) presentaron un patrón isométrico. Este escalamiento isométrico de los nutrientes en combinaciones de órganos con funciones similares coincide con lo reportado por Kerkhoff et al. (2006) y por Yang et al. (2014), sugiriendo que los órganos con procesos fisiológicos vinculados entre sí, como la fotosíntesis y la absorción de nutrientes en hojas y raíces finas, o el almacenamiento y transporte de nutrientes en tallos y raíces gruesas, tienen demandas nutricionales similares.

Estequiometría de órganos

En términos generales, diversos estudios han evidenciado que los distintos órganos de las plantas presentan relaciones estequiométricas de elementos (por ejemplo, relaciones N:P) variables, y exhiben patrones diferentes, como una homeostasis estequiométrica. Este fenómeno se manifiesta mediante una estequiometría que permanece fija e invariable en un órgano específico (Ågren 2008; Yu et al. 2011). En una investigación reciente, Zhao et al. (2020) descubrieron que los órganos con una mayor actividad metabólica tienden a mostrar menor variabilidad en macro y micronutrientes, lo que resulta en estequiometrías más consistentes en comparación con los órganos estructurales. Este hallazgo se resalta mediante el exponente $\alpha < 1$ observado en las proporciones de nutrientes en órganos metabólicos (y) en comparación con los órganos estructurales (x), indicando una composición más estable. Este resultado era previsible, dado que

los órganos estructurales desempeñan una función importante en el almacenamiento de nutrientes (Rosell et al. 2023).

El coeficiente de regulación homeostática (H), conocido como la fuerza de la homeostasis estequiométrica, se determina a partir de la correlación entre el contenido de un nutriente en un órgano a escala de la comunidad vegetal y su concentración en el suelo (Sturner y Elser 2002; Zhao et al. 2020). Un aumento en el valor de H indica menos variación en las concentraciones, nutrientes más estables y así una homeostasis más estricta (Yu et al. 2011; Wang et al. 2019), lo cual fue observado en órganos metabólicos (Zhao et al. 2020). Dicho estudio también señaló que las hojas, en particular, mostraban un nivel más alto de homeostasis estequiométrica que las raíces finas. Nuestra investigación no se alinea con las evidencias de una menor flexibilidad en las hojas que en tallos, ni en órganos subterráneos en la relación N y P (Elser et al. 2010; Minden y Kleyer 2014; Zhao et al. 2016) ya que el patrón del escalamiento entre los dos nutrientes en hojas cambió durante la sucesión secundaria.

Nuestros resultados concuerdan con Zhao et al. (2020) para el escalamiento de un mismo nutriente entre órganos. Observamos un aumento menor de N en las hojas en comparación con el incremento de N en los tallos, así como en las raíces gruesas y finas ($\alpha_{N \text{ hojas: tallo}}$, $\alpha_{N \text{ hojas: raíces gruesas}}$, $\alpha_{N \text{ hojas: raíces finas}} < 1$). De manera similar, se observaron menores aumentos en las raíces finas en comparación con los órganos estructurales ante un incremento en N ($\alpha_{N \text{ raíces finas: tallo}}$, $\alpha_{N \text{ raíces finas: raíces gruesas}} < 1$). También, el escalamiento de P entre órganos, presentó un menor aumento de P en las hojas en comparación con su incremento en las raíces gruesas, mientras que las raíces finas mostraron una estabilidad mayor en relación con los órganos estructurales ($\alpha_{\text{hojas: raíces gruesas}}$, $\alpha_{\text{raíces finas: tallos}}$, $\alpha_{\text{raíces}}$

finas: raíces gruesas < 1). Calcular el valor de H confirmaría que los órganos metabólicos muestran mayor regulación homeostática en comparación con órganos estructurales para N y para P entre órganos.

La transición de relaciones alométricas a isométricas de N y P en hojas durante la sucesión sugiere un fortalecimiento en la homeostasis en el conjunto de especies investigadas, lo que se ha asociado con un incremento en la estabilidad del sistema (Yu et al. 2010, 2015). Los ecosistemas dominados por especies con mayor homeostasis presentan una mayor productividad, son más resistentes a las perturbaciones y, por lo tanto, muestran una mayor estabilidad (Yu et al. 2010, 2015). Dado que en general se puede concluir que las relaciones de N y P muestran isometría en todos los órganos excepto en las hojas, que luego parecen aumentar en homeostasis con el tiempo de sucesión, se puede suponer que el grupo de especies estudiado podría estar aumentando la estabilidad del ecosistema durante la sucesión secundaria; un análisis a escala comunitaria permitiría evaluar si esta situación ocurre también a escala del bosque, o es una propiedad exclusiva de las especies dominantes.

Conclusiones

Este estudio constituye un esfuerzo para comprender los cambios en las estrategias de plantas dominantes durante la sucesión secundaria del bosque tropical seco y sus respuestas a los cambios en términos de la estructura de la vegetación y las propiedades del suelo. Una mayor comprensión de estos cambios exige, por una parte, estudios a escala de la comunidad, así como la realización de experimentos donde se modifique la disponibilidad de los recursos limitantes para el crecimiento de las plantas en estos ecosistemas como son el agua, el N y el P. Más allá de este reconocimiento, este novedoso estudio aporta a la comprensión de los patrones de asignación de N y de P por parte de las plantas durante la sucesión secundaria, su posible control interno y su sensibilidad a la variabilidad en las propiedades del suelo, así como en el entorno de la vegetación del rodal. Como tal contribuye a la comprensión de los cambios biogeoquímicos que ocurren durante la sucesión secundaria de este tan amenazado ecosistema, y genera información útil para la modelización del funcionamiento del ecosistema, y para los esfuerzos que se realizan para su restauración (Mesa-Sierra et al. 2022; Mesa-Sierra et al. en revisión)

Referencias

- Adams MA, Turnbull TL, Sprent JI, Buchmann N (2016) Legumes are different: Leaf nitrogen, photosynthesis, and water use efficiency. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:4098–4103. <https://doi.org/10.1073/pnas.1523936113>
- Ågren GI (2008) Stoichiometry and Nutrition of Plant Growth in Natural Communities. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:153–170. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173515>
- Altamirano-Hernández J, Farías-Rodríguez R, Jaramillo VJ, Peña-Cabriales JJ (2004) Seasonal variation in trehalose contents of roots and nodules of leguminous trees in a tropical deciduous forest in Mexico. *Soil Biol Biochem* 36:869–871. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.01.007>
- Avolio ML, Forrester EJ, Chang CC, et al (2019) Demystifying dominant species. *New Phytologist* 223:1106–1126. <https://doi.org/10.1111/nph.15789>
- Banda-R K, Delgado-Salinas A, Dexter KG, et al (2016) Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* (1979) 353:1383–1387. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Batterman SA, Hedin LO, Van Breugel M, et al (2013) Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. *Nature* 502:224–227. <https://doi.org/10.1038/nature12525>
- Bejarano M, Crosby MM, Parra V, et al (2014) Precipitation Regime and Nitrogen Addition Effects on Leaf Litter Decomposition in Tropical Dry Forests. *Biotropica* 46:415–424. <https://doi.org/10.1111/btp.12127>
- Bretherick E, Dupuy J, García-Oliva F, et al Nitrogen and phosphorus allocation strategies in a chronosequence of secondary tropical dry forests: plant coordination and environmental drivers. *For Ecosyst*
- Brown S, Lugo AE (1990) Tropical Secondary Forests. *J Trop Ecol* 6:1–32
- Campo J (2016) Shift from ecosystem P to N limitation at precipitation gradient in tropical dry forests at Yucatan, Mexico. *Environmental Research Letters* 11:095006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/9/095006>
- Campo J, Jaramillo V, Maass M (1998) Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115:167–172
- Campo J, Maass JM, Jaramillo VJ, Yrizar AM (2000) Calcium, potassium, and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem
- Campo J, Maass JM, Liberto De Pablo Y (2001a) Weathering in a Mexican tropical dry forest. *Agrociencia* 35:245–254
- Campo J, Maass M, Jaramillo VJ, et al (2001b) Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53:161–179
- Campo J, Merino A (2019) Linking organic P dynamics in tropical dry forests to changes in rainfall regime: Evidences of the Yucatan Peninsula. *For Ecol Manage* 438:75–85. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.018>
- Campo J, Solís E, Valencia MG (2007) Litter N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after relaxation of nutrient availability constraints. *For Ecol Manage* 252:33–40. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.022>
- Campo J, Vázquez-Yanes C (2004) Effects of Nutrient Limitation on Aboveground Carbon Dynamics during Tropical Dry Forest Regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems* 7:311–319. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0249-2>
- Ceccon E, Olmsted I, Vazquez-Yanes C, Campo-Alves J (2002) Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatan. *Agrociencia* 36:621–631

- Ceccon E, Sánchez S, Campo J (2004) Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, Mexico: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology (formerly Vegetatio)* 170:277–285. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000021699.63151.47>
- Chapin FS, Matson PA, Vitousek PM (2011) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*, Second Edi. Springer New York, New York, NY
- Chazdon RL (2014) *Second Growth*. University of Chicago Press, Chicago and London
- Chazdon RL, Broadbent EN, Rozendaal DMA, et al (2016) Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Sci Adv* 2:1–10. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>
- Chen X, Wang M, Li M, et al (2020) Convergent nitrogen–phosphorus scaling relationships in different plant organs along an elevational gradient. *AoB Plants* 12:. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plaa021>
- Chokkalingam U, Jong W (2001) Secondary forest : a working definition and typology. *International Forestry Review* 3:19–26
- Cleveland CC, Townsend AR, Taylor P, et al (2011) Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a pan-tropical analysis. *Ecol Lett* 14:939–947. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01658.x>
- Corlett RT (1995) Tropical secondary forests. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 19:159–172. <https://doi.org/10.1177/030913339501900201>
- Dai Z, Birdsey RA, Johnson KD, et al (2014) Modeling Carbon Stocks in a Secondary Tropical Dry Forest in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Water Air Soil Pollut* 225:1925. <https://doi.org/10.1007/s11270-014-1925-x>
- Davidson EA, de Carvalho CJR, Figueira AM, et al (2007) Recuperation of nitrogen cycling in Amazonian forests following agricultural abandonment. *Nature* 447:995–998. <https://doi.org/10.1038/nature05900>
- Davidson EA, Reis de Carvalho CJ, Vieira ICG, et al (2004) Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest. *Ecological Applications* 14:150–163. <https://doi.org/10.1890/01-6006>
- de la Peña-Domene M, Tapia GR, Mesa-Sierra N, et al (2022) Climatic and edaphic-based predictors of normalized difference vegetation index in tropical dry landscapes: A pantropical analysis. *Global Ecology and Biogeography* 31:1850–1863. <https://doi.org/10.1111/geb.13565>
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, et al (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529:167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Dirzo R, Young H, Mooney H, Ceballos G (2011) *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Island Press
- Dupuy JM, Hernández-Stefanoni JL, Hernández-Juárez RA, et al (2012) Patterns and Correlates of Tropical Dry Forest Structure and Composition in a Highly Replicated Chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica* 44:151–162. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00783.x>
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, et al (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol Lett* 10:1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
- Elser JJ, Fagan WF, Kerkhoff AJ, et al (2010) Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist* 186:593–608. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03214.x>

- Enquist BJ, Niklas KJ (2002) Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science* 295:1517–20. <https://doi.org/10.1126/science.1066360>
- Enquist BJ, Niklas KJ (2001) Invariant scaling relations across tree-dominated communities. *Nature* 410:655–660. <https://doi.org/10.1038/35070500>
- Fariás-Rodríguez R, Mellor RB, Arias C, Peña-Cabriales JJ (1998) The accumulation of trehalose in nodules of several cultivars of common bean (*Phaseolus vulgaris*) and its correlation with resistance to drought stress. *Physiol Plant* 102:353–359. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1020303.x>
- Figuroa D, Ortega-Fernández P, Abbruzzini TF, et al (2020) Effects of Land Use Change from Natural Forest to Livestock on Soil C, N and P Dynamics along a Rainfall Gradient in Mexico. *Sustainability* 12:8656. <https://doi.org/10.3390/su12208656>
- García-Oliva F, Jaramillo V (2011) Impact of Anthropogenic Transformation of Seasonally Dry Tropical Forests on Ecosystem Biogeochemical Processes. In: Dirzo R, Young H, Mooney H, Ceballos G (eds) *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. pp 159–172
- Gates DM (1980) *Biophysical Ecology*. Springer New York, New York, NY
- Gei M, Rozendaal DMA, Poorter L, et al (2018) Legume abundance along successional and rainfall gradients in Neotropical forests. *Nat Ecol Evol* 2:1104–1111. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0559-6>
- Graham PH, Vance CP (2000) Nitrogen fixation in perspective: an overview of research and extension needs. *Field Crops Res* 65:93–106. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(99\)00080-5](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(99)00080-5)
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902–910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Guerra-Martínez F, García-Romero A, Cruz-Mendoza A, Osorio-Olvera L (2019) Regional analysis of indirect factors affecting the recovery, degradation and deforestation in the tropical dry forests of Oaxaca, Mexico. *Singap J Trop Geogr* 40:387–409. <https://doi.org/10.1111/sjtg.12281>
- Guo Y, Yang X, Schöb C, et al (2017) Legume Shrubs Are More Nitrogen-Homeostatic than Non-legume Shrubs. *Front Plant Sci* 8:. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01662>
- Güsewell S (2004) N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist* 164:243–266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x>
- Han WX, Fang JY, Reich PB, et al (2011) Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecol Lett* 14:788–796. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01641.x>
- Hedin LO, Brookshire ENJ, Menge DNL, Barron AR (2009) The Nitrogen Paradox in Tropical Forest Ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:613–635. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110246>
- Heineman KD, Turner BL, Dalling JW (2016) Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. *New Phytologist* 211:440–454. <https://doi.org/10.1111/nph.13904>
- Holdridge LR (1967) *Life zone ecology*. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica
- Houlton BZ, Wang Y-P, Vitousek PM, Field CB (2008) A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature* 454:327–330. <https://doi.org/10.1038/nature07028>
- Islebe G, Calmé S, León-Cotés J, Schmook B (2015) *Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula*. Springer International Publishing, Cham
- Kerkhoff AJ, Fagan WF, Elser JJ, Enquist BJ (2006) Phylogenetic and Growth Form Variation in the Scaling of Nitrogen and Phosphorus in the Seed Plants. *Am Nat* 168:E103–E122. <https://doi.org/10.1086/507879>

- Khan AA, Jilani G, Akhtar MS, et al (2009) Phosphorus Solubilizing Bacteria: Occurrence, Mechanisms and their Role in Crop Production. *Agricultural Biological Science* 1:48–58
- Kong F, Chen X, Zhang M, et al (2023) Pioneer tree species accumulate higher neighbourhood diversity than late-successional species in a subtropical forest. *For Ecol Manage* 531:120740. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120740>
- Krasilnikov P, Gutiérrez-Castorena MC, Ahrens RJ, et al (2013) *The Soils of Mexico*. Springer, Netherlands
- Lawrence D, Schlesinger WH (2001) Changes in Soil Phosphorus during 200 Years of Shifting Cultivation in Indonesia. *Ecology* 82:2769. <https://doi.org/10.2307/2679959>
- Lebrija-Trejos E, Bongers F, Pérez-García EA, Meave JA (2008) Successional Change and Resilience of a Very Dry Tropical Deciduous Forest Following Shifting Agriculture. *Biotropica* 40:422–431. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00398.x>
- Lebrija-Trejos E, Pérez-García EA, Meave JA, et al (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91:386–398. <https://doi.org/10.1890/08-1449.1>
- Lebrija-Trejos E, Pérez-García EA, Meave JA, et al (2011) Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *J Trop Ecol* 27:477–489. <https://doi.org/10.1017/S0266467411000253>
- Lennox GD, Gardner TA, Thomson JR, et al (2018) Second rate or a second chance? Assessing biomass and biodiversity recovery in regenerating Amazonian forests. *Glob Chang Biol* 24:5680–5694. <https://doi.org/10.1111/gcb.14443>
- Leuschner C, Rode MW (1999) The role of plant resources in forest succession: changes in radiation, water and nutrient fluxes, and plant productivity over a 300-yr-long chronosequence in NW-Germany. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 2:103–147. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00067>
- Lohbeck M, Lebrija-Trejos E, Martínez-Ramos M, et al (2015) Functional Trait Strategies of Trees in Dry and Wet Tropical Forests Are Similar but Differ in Their Consequences for Succession. *PLoS One* 10:e0123741. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123741>
- Lohbeck M, Poorter L, Lebrija-Trejos E, et al (2013) Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94:1211–1216. <https://doi.org/10.1890/12-1850.1>
- López-Jiménez LN, Durán-García R, Dupuy-Rada JM (2019) Recuperación de la estructura, diversidad y composición en una selva mediana subperennifolia en Yucatán, México. *Madera y Bosques* 25:. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2511587>
- Losos E, Leigh Jr E (2004) *Tropical forest diversity and dynamism: findings from a large-scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago
- Lott E, Atkinson T (2006) *Mexican and Central American Seasonally Dry Tropical Forests*. CRC/Taylor & Francis, pp 315–342
- Malhado ACM, Whittaker RJ, Malhi Y, et al (2010) Are compound leaves an adaptation to seasonal drought or to rapid growth? Evidence from the Amazon rain forest. *Global Ecology and Biogeography* 19:852–862. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00567.x>
- Marschner P (2012) *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*, third edition. Elsevier
- Martínez-Ramos M, Balvanera P, Arreola Villa F, et al (2018) Effects of long-term inter-annual rainfall variation on the dynamics of regenerative communities during the old-field succession of a neotropical dry forest. *For Ecol Manage* 426:91–100. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.04.048>

- Mauch-Mani B, Valdes-Lopez O, Torres YT, et al (2017) Microbial Phosphorus Solubilization and Its Potential for Use in Sustainable Agriculture. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00971>
- McKey D (1994) The evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. In: *Advances in Legume Systematics 5 : The Nitrogen Factor*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp 211–228
- Mendoza-Ponce A, Corona-Núñez R, Kraxner F, et al (2018) Identifying effects of land use cover changes and climate change on terrestrial ecosystems and carbon stocks in Mexico. *Global Environmental Change* 53:12–23. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2018.08.004>
- Mesa-Sierra N, de la Peña M, Campo J, Giardina C Forest landscape restoration of a critical endangered ecosystem: An overview of worldwide efforts in tropical dry forests. *Restor Ecol*
- Mesa-Sierra N, de la Peña-Domene M, Campo J, Giardina CP (2022) Restoring Mexican Tropical Dry Forests: A National Review. *Sustainability* 14:3937. <https://doi.org/10.3390/su14073937>
- Miles L, Newton AC, DeFries RS, et al (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J Biogeogr* 33:491–505. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01424.x>
- Minden V, Kleyer M (2014) Internal and external regulation of plant organ stoichiometry. *Plant Biol* 16:897–907. <https://doi.org/10.1111/plb.12155>
- Morffi-Mestre H, Ángeles-Pérez G, Powers JS, et al (2020) Multiple Factors Influence Seasonal and Interannual Litterfall Production in a Tropical Dry Forest in Mexico. *Forests* 11:1241. <https://doi.org/10.3390/f11121241>
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of Tropical Dry Forest. Source: *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67–88
- Nasto MK, Alvarez-Clare S, Lekberg Y, et al (2014) Interactions among nitrogen fixation and soil phosphorus acquisition strategies in lowland tropical rain forests. *Ecol Lett* 17:1282–1289. <https://doi.org/10.1111/ele.12335>
- Neves N, Paula R, Araujo E, et al (2022) Contribution of legume and non-legume trees to litter dynamics and C-N-P inputs in a secondary seasonally dry tropical forest. *IForest* 15:8–15. <https://doi.org/10.3832/ifor3442-014>
- Niklas KJ, Enquist BJ (2002) On the Vegetative Biomass Partitioning of Seed Plant Leaves, Stems, and Roots. *Am Nat* 159:482–497. <https://doi.org/10.1086/339459>
- Niklas KJ, Owens T, Reich PB, Cobb ED (2005) Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecol Lett* 8:636–642. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00759.x>
- Norden N, Angarita HA, Bongers F, et al (2015) Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:8013–8018. <https://doi.org/10.1073/pnas.1500403112>
- Olvera J (2024) Dinámica del fósforo edáfico en el bosque tropical seco secundario de Yucatán, México. Instituto de Ecología, UNAM
- Pajares S, Campo J, Bohannan BJM, Etchevers JD (2018) Environmental Controls on Soil Microbial Communities in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Appl Environ Microbiol* 84:. <https://doi.org/10.1128/AEM.00342-18>
- Pennington RT, Lehmann CER, Rowland LM (2018) Tropical savannas and dry forests. *Current Biology* 28:R541–R545. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.014>
- Pennington T, Lewis G, Ratter J (2006) *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. CRC Press
- Phillips RP, Brzostek E, Midgley MG (2013) The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon–nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist* 199:41–51. <https://doi.org/10.1111/nph.12221>

- Poorter L, Bongers F (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733–1743. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1733:LTAGPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2)
- Poorter L, Bongers F, Aide TM, et al (2016) Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530:211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Poorter L, Craven D, Jakovac CC, et al (2021) Multidimensional tropical forest recovery. *Science* (1979) 374:1370–1376. <https://doi.org/10.1126/science.abh3629>
- Powers JS, Marín-Spiotta E (2017) Ecosystem Processes and Biogeochemical Cycles in Secondary Tropical Forest Succession. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 48:497–519. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944>
- Querejeta JI, Prieto I, Armas C, et al (2022) Higher leaf nitrogen content is linked to tighter stomatal regulation of transpiration and more efficient water use across dryland trees. *New Phytologist* 235:1351–1364. <https://doi.org/10.1111/nph.18254>
- Reich PB, Oleksyn J (2004) Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:11001–11006. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403588101>
- Reich PB, Oleksyn J, Wright IJ, et al (2010) Evidence of a general 2/3-power law of scaling leaf nitrogen to phosphorus among major plant groups and biomes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277:877–883. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1818>
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, et al (2003) The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *Int J Plant Sci* 164:S143–S164. <https://doi.org/10.1086/374368>
- Rivero-Villar A, de la Peña-Domene M, Rodríguez-Tapia G, et al (2022) A Pantropical Overview of Soils across Tropical Dry Forest Ecoregions. *Sustainability* 14:6803. <https://doi.org/10.3390/su14116803>
- Rivero-Villar A, Ruiz-Suárez G, Templer PH, et al (2021) Nitrogen cycling in tropical dry forests is sensitive to changes in rainfall regime and nitrogen deposition. *Biogeochemistry* 153:283–302. <https://doi.org/10.1007/s10533-021-00788-6>
- Rosell JA, Marcati CR, Olson ME, et al (2023) Inner bark vs sapwood is the main driver of nitrogen and phosphorus allocation in stems and roots across three tropical woody plant communities. *New Phytologist* 239:1665–1678. <https://doi.org/10.1111/nph.19085>
- Rozendaal DMA, Chazdon RL, Arreola-Villa F, et al (2017) Demographic Drivers of Aboveground Biomass Dynamics During Secondary Succession in Neotropical Dry and Wet Forests. *Ecosystems* 20:340–353. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0029-4>
- Saenz-Pedroza I, Feldman R, Reyes-García C, et al (2020) Seasonal and successional dynamics of size-dependent plant demographic rates in a tropical dry forest. *PeerJ* 8:e9636. <https://doi.org/10.7717/peerj.9636>
- Saynes V, Hidalgo C, Etchevers JD, Campo JE (2005) Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology* 29:282–289. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.11.007>
- Schröder JM, Ávila Rodríguez LP, Günter S (2021) Research trends: Tropical dry forests: The neglected research agenda? *For Policy Econ* 122:102333. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2020.102333>
- Sharma SB, Sayyed RZ, Trivedi MH, Gobi TA (2013) Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *Springerplus* 2:587. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-587>

- Sterner R, Elser J (2002) *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press
- Streeter JG (1980) Carbohydrates in Soybean Nodules. *Plant Physiol* 66:471–476. <https://doi.org/10.1104/pp.66.3.471>
- Sullivan BW, Nifong RL, Nasto MK, et al (2019) Biogeochemical recuperation of lowland tropical forest during succession. *Ecology* 100:.. <https://doi.org/10.1002/ecy.2641>
- Sullivan BW, Smith WK, Townsend AR, et al (2014) Spatially robust estimates of biological nitrogen (N) fixation imply substantial human alteration of the tropical N cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:8101–8106. <https://doi.org/10.1073/pnas.1320646111>
- Tedersoo L, Laanisto L, Rahimlou S, et al (2018) Global database of plants with root-symbiotic nitrogen fixation: Nod <sc>DB</sc>. *Journal of Vegetation Science* 29:560–568. <https://doi.org/10.1111/jvs.12627>
- ter Steege H, Pitman NCA, Phillips OL, et al (2006) Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443:444–447. <https://doi.org/10.1038/nature05134>
- Toro L, Pereira-Arias D, Perez-Aviles D, et al (2023) Phosphorus limitation of early growth differs between nitrogen-fixing and nonfixing dry tropical forest tree species. *New Phytologist* 237:766–779. <https://doi.org/10.1111/nph.18612>
- Townsend AR, Cleveland CC, Asner GP, Bustamante MMC (2007) Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology* 88:107–118
- Townsend AR, Cleveland CC, Houlton BZ, et al (2011) Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Front Ecol Environ* 9:9–17. <https://doi.org/10.1890/100047>
- Trejo I, Dirzo R (2000) Deforestation of seasonally dry tropical forest. *Biol Conserv* 94:133–142. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00188-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00188-3)
- Turner MG (2010) Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91:2833–2849. <https://doi.org/10.1890/10-0097.1>
- Valdespino P, Romualdo R, Cadenazzi L, Campo J (2009) Phosphorus cycling in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Ann For Sci* 66:107–107. <https://doi.org/10.1051/forest:2008075>
- van der Sande MT, Powers JS, Kuyper TW, et al (2023) Soil resistance and recovery during neotropical forest succession. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 378:.. <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0074>
- Veldkamp E, Schmidt M, Powers JS, Corre MD (2020) Deforestation and reforestation impacts on soils in the tropics. *Nat Rev Earth Environ* 1:590–605. <https://doi.org/10.1038/s43017-020-0091-5>
- Vitousek PM (1984) Litterfall, Nutrient Cycling, and Nutrient Limitation in Tropical Forests. *Ecology* 65:285–298
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010) Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20:5–15
- Walker TW, Syers JK (1976) The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 15:1–19
- Wang J, Wang J, Wang L, et al (2019) Does stoichiometric homeostasis differ among tree organs and with tree age? *For Ecol Manage* 453:117637. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117637>
- Waring BG, De Guzman ME, Du D V., et al (2021) Soil biogeochemistry across Central and South American tropical dry forests. *Ecol Monogr* 91:.. <https://doi.org/10.1002/ecm.1453>

- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, et al (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Xu H, Detto M, Fang S, et al (2020a) Soil nitrogen concentration mediates the relationship between leguminous trees and neighbor diversity in tropical forests. *Commun Biol* 3:317. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-1041-y>
- Xu H, Qu Q, Lu B, et al (2020b) Response of soil specific enzyme activity to vegetation restoration in the Loess hilly region of China. *Catena (Amst)* 191:104564. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104564>
- Yang X, Tang Z, Ji C, et al (2014) Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across Northern China. *Sci Rep* 4:5448. <https://doi.org/10.1038/srep05448>
- Yu Q, Chen Q, Elser JJ, et al (2010) Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecol Lett* 13:1390–1399. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01532.x>
- Yu Q, Elser JJ, He N, et al (2011) Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland. *Oecologia* 166:1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1902-z>
- Yu Q, Wilcox K, Pierre K La, et al (2015) Stoichiometric homeostasis predicts plant species dominance, temporal stability, and responses to global change. *Ecology* 96:2328–2335. <https://doi.org/10.1890/14-1897.1>
- Yuan ZY, Chen HYH, Reich PB (2011) Global-scale latitudinal patterns of plant fine-root nitrogen and phosphorus. *Nat Commun* 2:344. <https://doi.org/10.1038/ncomms1346>
- Zhang J, He N, Liu C, et al (2018) Allocation strategies for nitrogen and phosphorus in forest plants. *Oikos* 127:1506–1514. <https://doi.org/10.1111/oik.05517>
- Zhao N, Yu G, He N, et al (2016) Invariant allometric scaling of nitrogen and phosphorus in leaves, stems, and fine roots of woody plants along an altitudinal gradient. *J Plant Res* 129:647–657. <https://doi.org/10.1007/s10265-016-0805-4>
- Zhao N, Yu G, Wang Q, et al (2020) Conservative allocation strategy of multiple nutrients among major plant organs: From species to community. *Journal of Ecology* 108:267–278. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13256>
- Zhou J, Sun T, Shi L, et al (2023) Organic carbon accumulation and microbial activities in arable soils after abandonment: A chronosequence study. *Geoderma* 435:116496. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2023.116496>