



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**EFFECTO DEL RÉGIMEN DE LLUVIA EN LA EFICIENCIA DEL USO
DE NUTRIENTES EN BOSQUES TROPICALES SECOS, YUCATÁN**

TESIS

QUE PARA OPTAR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ELIZABETH LEÓN AGUILAR

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. HOMERO JULIO CAMPO ALVES (INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM)

COMITÉ TUTOR:

DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DRA. ANA LUISA ANAYA LANG
(INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM)



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**EFFECTO DEL RÉGIMEN DE LLUVIA EN LA EFICIENCIA DEL USO
DE NUTRIENTES EN BOSQUES TROPICALES SECOS, YUCATÁN**

TESIS

QUE PARA OPTAR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ELIZABETH LEÓN AGUILAR

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. HOMERO JULIO CAMPO ALVES (INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM)

COMITÉ TUTOR:

DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DRA. ANA LUISA ANAYA LANG
(INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM)



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 31 de julio de 2017, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del Posgrado en Ciencias Biológicas, de la alumna **LEÓN AGUILAR ELIZABETH** con número de cuenta **403073986** con la tesis titulada "**EFECTO DEL RÉGIMEN DE LLUVIA EN LA EFICACIA DEL USO DE NUTRIENTES EN BOSQUES TROPICALES SECOS, YUCATÁN**", bajo la dirección del **DR. HOMERO JULIO CAMPO ALVES**:

Presidente:	DRA. MARÍA DEL ROCÍO CRUZ ORTEGA
Vocal:	DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA
Secretario:	DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ
Suplente:	DRA. MARÍA GUADALUPE BARAJAS GUZMÁN
Suplente	DRA. THALITA FERNANDA ABBRUZZINI

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a, 18 de octubre de 2017


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, por permitirme crecer en el conocimiento biológico y profesional.

Este proyecto contó con apoyos financieros brindados por parte del CONACYT (154754: Efectos de la deposición de nitrógeno en el potencial de captura de carbono de bosques tropicales estacionalmente secos) y por parte del PAPIIT (220610: Dinámica del nitrógeno en bosques tropicales estacionalmente secos ante los escenarios de cambio en la deposición atmosférica).

Al CONACYT por la beca otorgada.

A mi tutor el Dr. Julio Campo Alves, por su ayuda, interés y sobre todo por la paciencia que me otorgó durante el tiempo que estuve en su laboratorio.

A mi comité tutor, por todas las aportaciones constructivas que me brindaron para poder concluir este trabajo:

Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez

Dra. Ana Luisa Anaya Lang

Agradecimientos a título personal

A Enrique Solís Villalpando, por su ayuda ilimitada en el procesamiento y determinación de los datos y por sus aportes siempre constructivos para facilitar este trabajo, pero principalmente por ser un amigo de confianza que siempre me apoyó y motivó para poder concluir esta tesis.

A mi jurado, ya que gracias a sus aportaciones constructivas, este trabajo tuvo un mejor término:

Dra. María del Rocío Cruz Ortega

Dra. Ana Elena MendozaOchoa

Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez

Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán

Dra. Thalita Fernanda Abruzzini

A Marylin Bejarano Castillo, por sus aportaciones en el diseño, muestreo y análisis de este trabajo.

A Nicolas Rodrigo Salinas Peba por ayudarme en el trabajo de campo y muestreo, siempre como un compañero incansable y solidario.

A Cecilia Viveros Antonio y Andrea Danilú Uc Angulo por su ayuda brindada durante en el procesamiento de las muestras.

A mis amigos y compañeros del laboratorio “Biogeoquímica terrestre y clima”:

Anaitzi (Señorita Itzi) gracias por ser una gran amiga, sincera y divertida en la que siempre pude confiar y que estuvo conmigo en todo este proceso.

Alejandra Luévano gracias por ser una amiga sincera y desinteresada.

Clément López por siempre ser mi amigo divertido, con el cual puedo seguir contando hasta el día de hoy.

Thalita gracias por ser cercana y cálida y regalarme un poco de su conocimiento.

A Lilia, Patricia, Daniela, Alejandra, Ulises, Gladys y Marinés. Gracias por ser excelentes compañeros y un gran ejemplo a seguir.

Dedicatoria

Esta tesis se la dedico a Adrián Romero Rodríguez, por ser mi compañero valiente y decidido, capaz de afrontar todas las vicisitudes de la vida junto conmigo y por ser dador del más sincero y puro cariño, mil gracias mi Romero, te amo.

A mis tres hijos: Ariana, Maximiliano y Edith Lucía, por llenar mi tiempo con su vida y mostrarme que la fortaleza es mental, pero se requiere de mucho corazón para poder legarla, gracias por ser mis pequeño maestros de la vida.

A mi tía Edith León, por ser la mujer que siempre tiene tiempo y ganas de estar conmigo, por mostrarme la importancia de forjar, mantener y cimentar los lazos familiares, gracias por darme tanto cariño.

A mi madre Guillermina Aguilar por creer en mí y mirarme siempre con esos ojos llenos de orgullo, ojos tiernos u ojos duros, pero que siempre siguen dispuestos a seguir velando por mí.

A Brianda León porque aunque lejana, te llevo siempre en mi mente y corazón.

A mi gran amiga Doña Chinta, querida señora su luz no se apagó, solo trascendió hacia otro lugar y la llevaré conmigo siempre.

A mi abuelo Felipe Aguilar y a mi padre Rubén León, gracias por haber sido semilla y sustrato en mi vida, quedan inmortalizados en mi memoria. Los extraño.

A mis mejores amigas: Denisse Corona, Yazid García, Mireya Becerra y Eva Sánchez, un millón de gracias por estar siempre conmigo y formar parte de mi vida.

“Defender a la naturaleza es defender a los hombres”

Octavio Paz

“Si realmente amas la naturaleza, encontrarás la belleza en todas partes”

Vincent van Gogh.

“La poesía de la tierra nunca ha muerto”

John Keats

*“Olvidar cómo excavar la tierra y cuidar el suelo,
es olvidarnos de nosotros mismos”*

Mahatma Gandhi

*“El que nos encontremos tan a gusto en plena naturaleza,
proviene de que ésta no tiene opinión sobre nosotros”*

Friedrich Nietzsche.

Índice

Lista de cuadros	1
Lista de figuras	2
Resumen	5
Abstract	6
Índice de abreviaturas	7
Introducción	8
Los bosques tropicales secos en la península de Yucatán	12
Efectos de las lluvias en los ciclos del nitrógeno y del fósforo en los bosques tropicales secos	14
Antecedentes	16
Efecto de las especies fabáceas en los suelos.....	16
La senescencia y la reabsorción de nutrientes en la vegetación	18
Hipótesis	20
Objetivo	21
Materiales y métodos	22
Sitios de estudio	22
Especies de estudio	26
Diseño experimental	28
Análisis de las muestras	29
Análisis del nitrógeno y fósforo en el material vegetal	29
Análisis de N y de P en el suelo mineral	29

Cálculo de la eficiencia en la reabsorción de nutrientes	30
Análisis de datos.	30
Resultados	31
Concentración de nitrógeno y fósforo en hojas verdes	31
Masa de hojas senescentes y concentración de nitrógeno y fósforo	34
Eficiencia en la reabsorción de nutrientes	40
Masa y concentración de nitrógeno y fósforo en el mantillo	43
Concentración de nitrógeno y fósforo en el suelo mineral	47
Flujo de nitrógeno en la especie <i>Gymnopodium</i>	49
Flujo de nitrógeno y en la especie <i>Piscidia</i>	50
Flujo de fósforo en la especie <i>Gymnopodium</i>	51
Flujo de fósforo en la especie <i>Piscidia</i>	52
Discusión.....	53
Heterogeneidad en los ciclos del nitrógeno y del fósforo asociadas a las especies	53
Variabilidad regional en los ciclos del nitrógeno y del fósforo	57
Efectos del régimen de lluvia en la eficiencia del uso de nutrientes	58
Conclusiones	61
Bibliografía	62

Lista de cuadros

- Cuadro 1. Características de los sitios de estudio (± 1 error estandar).
- Cuadro 2. Cantidad de hojas senescentes de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia* en dos bosques tropicales secos, durante seis meses de colecta, Yucatán, México
- Cuadro 3. Concentración de N y P registrados en las hojas senescentes de la especie *Gymnopodium* y *Piscidia* en dos bosques tropicales secos, Yucatán, México. Durante seis meses de muestreo Yucatán, México
- Cuadro 4. Cantidad de nitrógeno registrado en las hojas senescentes por unidad de masa de *Gymnopodium* y *Piscidia*, en dos bosques tropicales secos con precipitación contrastante
- Cuadro 5. Cantidad de fósforo registrado en las hojas senescentes por unidad de masa de *Gymnopodium* y *Piscidia*, en dos bosques tropicales secos con precipitación contrastante
- Cuadro 6. Eficiencia en la reabsorción de N de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia*; registrada durante seis meses de muestreo en dos bosques tropicales secos con precipitación contrastante
- Cuadro 7. Eficiencia en la reabsorción de P de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia* registrada durante la temporada de secas y lluvias en dos bosques tropicales secos con precipitación contrastante
- Cuadro 8. Masa de mantillo registrado en el piso forestal bajo las especies *Gymnopodium* y *Piscidia*, en dos bosques tropicales secos con precipitación contrastante
- Cuadro 9. Concentración de nutrientes en el suelo bajo las especies *Gymnopodium* y *Piscidia* en dos bosques tropicales con precipitación contrastante

Lista de figuras

- Figura 1. Distribución global de los bosques tropicales secos en el mundo (a) (Miles *et al.* 2006) y en el continente americano (b) (Portillo-Quintero, Sánchez-Azofeifa 2010). Ambos mapas fueron realizados con *Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer* (MODIS) a una resolución de 500 m.
- Figura 2. Distribución potencial (Rzedowski 1990) y estado de conservación (Oropeza *et al.* 1995) de los bosques tropicales secos en México. Tomado y modificado de Trejo y Dirzo (2000).
- Figura 3. Localización de los sitios de estudio; sitio semiárido y sitio subhúmedo en la península de Yucatán, tomado de Campo 2016.
- Figura 4. Climograma de los sitios de estudio, a) Media de la precipitación y la temperatura mensual para los años 2000 a 2010, tomado de (Bejarano 2013) y b) Media de precipitación y temperatura para la temporada muestreo, lluvias 2011 y secas 2012. Chicxulub (bosque semiárido)* datos para la Estación Meteorológica de Puerto Progreso (21°18'00''N, 89°39'00''O) y Hobonil** (Bosque subhúmedo) datos para la Estación Meteorológica de Tantakin (20°01'49''N, 89°02'50''O), elaborado con datos de CONAGUA.
- Figura 5. Flores, frutos y hojas de la especie *Gymnopodium floribundum* Rolfe. Fotografía tomada del Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Figura 6. Flores, hojas y frutos de la especie *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. Fotografía tomada del Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Figura 7. Concentración de nitrógeno en hojas verdes maduras de las especies de *Gymnopodium* y *Piscidia*, registrados durante la temporada de lluvias en dos bosques tropicales secos. Los valores representan el promedio \pm 1 error estándar ($n=10$), letras distintas significan diferencias significativas ($p<0.05$).

- Figura 8. Concentración de fósforo registrado en hojas verdes de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia*, durante la temporada de lluvias en dos bosques tropicales secos. Los valores representan el promedio \pm 1 error estándar ($n=10$), letras iguales significan que no existieron diferencias significativas ($p>0.05$).
- Figura 9. Concentración de nitrógeno registrado en el mantillo de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia*, durante la temporada de lluvias en dos bosques tropicales secos. Los valores representan el promedio \pm 1 error estándar ($n=20$), letras distintas significan diferencias significativas ($p<0.05$).
- Figura 10. Concentración de fósforo registrado en el mantillo de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia*, durante la temporada de lluvias en dos bosques tropicales secos. Los valores representan el promedio \pm 1 error estándar ($n=20$), letras distintas significan diferencias significativas ($p<0.05$).
- Figura 11. Flujo de N en *Gymnopodium* registrado en las hojas verdes, las hojas senescentes, el mantillo y el suelo, en dos bosques tropicales secos. Las cajas en color café representan a las concentraciones de N en el sitio semiárido y en verde a las concentraciones del sitio subhúmedo. Las flechas rojas indican mayor o menor cantidad de N en comparación con el otro sitio, el símbolo = entre paréntesis simboliza igual cantidad de nutrientes.
- Figura 12. Flujo de N en *Piscidia* registrado en las hojas verdes, las hojas senescentes, el mantillo y el suelo, en dos bosques tropicales secos. Las cajas en color café se refieren a las concentraciones de N en el sitio semiárido y en verde a las concentraciones del sitio subhúmedo. Las flechas rojas indican mayor o menor cantidad de nutrientes en comparación con el otro sitio, el símbolo = entre paréntesis simboliza igual cantidad de nutrientes entre los sitios.
- Figura 13. Flujo de fósforo en *Gymnopodium* registrado en las hojas verdes, hojas senescentes, el mantillo y el suelo. Las cajas en color café se refieren a las concentraciones de P en el sitio semiárido y en verde a las concentraciones del sitio subhúmedo. Las flechas rojas indican mayor o menor cantidad de nutrientes en comparación al otro sitio, el símbolo = entre paréntesis simboliza igual cantidad de P entre los sitios.

- Figura 14. Flujo de fósforo en *Piscidia* registrado en las hojas verdes, hojas senescentes, el mantillo y el suelo. Las cajas en color café se refieren a las concentraciones de P en el sitio semiárido y en verde a las concentraciones del sitio subhúmedo. Las flechas rojas indican mayor o menor cantidad de nutrientes en comparación al otro sitio, el símbolo = entre paréntesis simboliza igual cantidad de P entre los sitios.

Resumen

La eficiencia en la reabsorción (ER) de nutrientes de las especies vegetales, es un rasgo que indica relaciones entre la disponibilidad de nutrientes y la nutrición de las plantas, aspectos poco estudiados en los bosques tropicales secos (BTS) y que pueden responder a distintos factores ambientales, como la precipitación. El presente trabajo tuvo el objetivo de evaluar la ER de nitrógeno (N) y de fósforo (P), en dos especies dominantes en BTS de Yucatán; *Piscidia piscipula* una especie Fabaceae y *Gymnopodium floribundum* una especie Polygonaceae, ambas especies se encuentran presentes en dos BTS con una fuerte diferencia en su cantidad de precipitación media anual.

Para evaluar la ER se seleccionaron diez árboles maduros de cada especie en cada bosque, se determinó las concentraciones de N y de P en las hojas verdes, en las hojas senescentes, en el piso forestal y en el suelo. Los resultados indicaron una mayor concentración de N en las hojas verdes de la especie *Piscidia*. La ER de N fue mayor en *Gymnopodium* (ER mayor a 45 por ciento) y menor en *Piscidia* (ER cercana a 30 por ciento). La ER de P, en cambio, fue superior al 50 por ciento para ambas especies, siendo mayor para *Piscidia* (cercana al 60 por ciento). En el piso forestal y en el suelo del sitio semiárido se encontró una concentración estadísticamente mayor de N total y de Nitrato, con respecto al sitio subhúmedo.

Se puede concluir que la ER de N fue mayor en *Gymnopodium* en comparación con *Piscidia* y el P fue el elemento de mayor limitación para ambas especies y el de mayor reabsorción por parte de *Piscidia*. La precipitación no influyó en la cantidades de nutrientes foliares, ni en la eficiencia en la reabsorción, sin embargo, es el factor que limita la disponibilidad de nutrientes a nivel del piso forestal y del suelo en ambos sitios sugiriendo que existe una relación entre la ER proporcionada por la especie y por la precipitación, pero no es clara.

Abstract

The reabsorption efficiency (RE) of nutrients in the plant species, is a feature that indicates relationships between nutrient availability and plant nutrition, aspects little studied in dry tropical forests (DTF) and that can respond to different environmental factors such as precipitation. The present work had the objective of evaluating the nitrogen (N) and phosphorus (P) RE, in two dominant species in DTF of Yucatan; *Piscidia piscipula* a Fabaceae's species and *Gymnopodium floribundum* a Polygonaceae's species, both species are present in two DTFs with a strong difference in their amount of annual average precipitation. Ten mature trees of each species and in each forest were selected to evaluate RE. The concentrations of N and P were measured in green leaves, senescent leaves, forest floor and soil.

The results indicated a higher concentration of N in the green leaves of the *Piscidia* species. The RE of N was greater in *Gymnopodium* (RE greater than 45 percent) and lower in *Piscidia* (RE close to 30 percent). The RE of P, on the other hand, was superior to 50 percent for both species, being higher for *Piscidia* (close to 60 percent). In the forest floor and in the soil of the semi-arid site had a statistically significant concentration of N total and of Nitrate, with respect to the sub-humid site was found it.

We can be concluded that the RE of N was higher in *Gymnopodium* compared to *Piscidia* and the P was the element of greater limitation for both species and the one of greater reabsorption on the part of *Piscidia*. The precipitation did not influence on the amount of foliar nutrients, or in the efficiency in the resorption, however, it is the factor that limits the availability of nutrients at the level of the forest floor and the soil in both sites suggesting that there is a relationship between the ER provided by the species and by precipitation, but it is not clear.

Índice de abreviaturas

BT	bosque tropical
BTS	bosque tropical estacionalmente seco
C	carbono
ER	eficiencia en la reabsorción
ha	hectárea
H ₂ SO ₄	ácido sulfúrico
Ma	millón de años
msnm	metros sobre el nivel del mar
N	nitrógeno
N ₂	dinitrógeno
NH ₄ ⁺	amonio
NO ₃ ⁻	nitrato
NT	nitrógeno total
O ₂	oxígeno
P	fósforo
PMA	precipitación media anual
PPN	productividad primaria neta
PT	fósforo total
Tg	teragramos (1x10 ¹² gramos)
TMA	temperatura media anual

Introducción

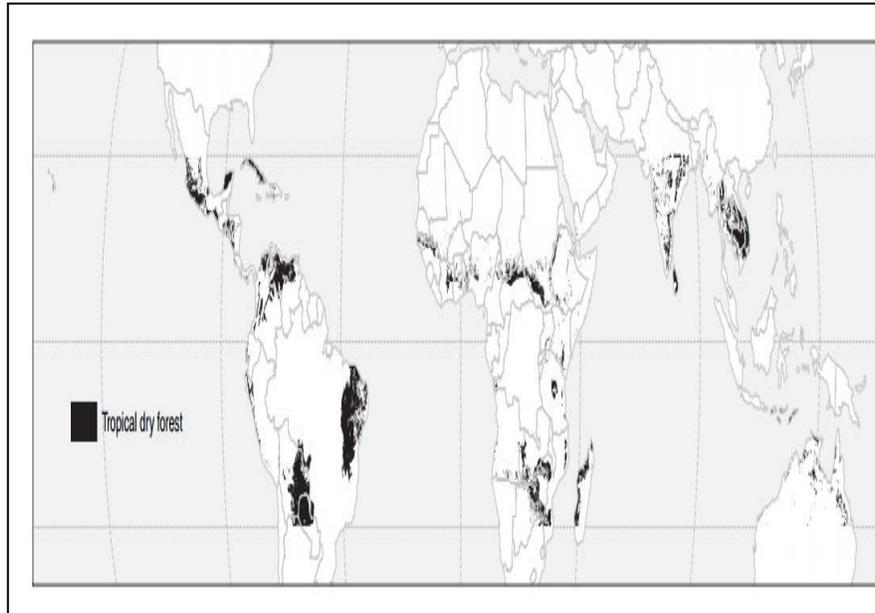
Los bosques tropicales secos (BTS) *sensu* (Bullock 1995) o selva baja caducifolia (Miranda y Hernández 1963) son biomas que tienen alta presencia en el territorio nacional y amplia distribución global, ocupan cerca del 42% de los bosques tropicales del mundo (Murphy y Lugo 1986), se encuentran en todos los continentes a excepción de Europa y se ubican principalmente en el continente americano en un ~66.7 %, desde México hasta Argentina (Miles *et al.* 2006, Pennington 2009) (Figura 1). Su extensión en México transcurre de la costa del Pacífico, en el Golfo de México y a través de la península de Yucatán (Figura 2) (Miles 2006).

En estos bosques se pueden observar dos paisajes diferentes del mismo ecosistema; uno verde y uno seco de acuerdo a la temporada, pues la principal característica en estos bosques es la estacionalidad en la precipitación. Como lo definen Bullock *et al.* (1995); son bosques de las regiones tropicales con una marcada estacionalidad en la distribución de las lluvias. La precipitación media anual (PMA) abarca de los 250 a los 2000 mm año⁻¹, y la relación entre el potencial de evapotranspiración y la precipitación suelen exceder la unidad (Murphy y Lugo 1986). El periodo de sequía dura de 3 a 6 meses y en esos meses reciben una precipitación menor que 100 mm mensuales (Gentry 1995, Sánchez-Azofeifa 2005).

La cantidad de precipitación influye sobre la dinámica, estructura y propiedades funcionales de los BTS. Durante las lluvias se sincronizan procesos biológicos como la fotosíntesis, la productividad primaria neta (PPN), el crecimiento y la reproducción de plantas (Murphy y Lugo 1986). La marcada estacionalidad funciona como una fuerza ecológica dominante que provoca la muerte de tejidos vegetales como raíces, hojas y tallos en la época de sequía (Martinez-Yrizar y Sarukhán 1990).

Además de estas particularidades en la precipitación, los BTS presentan una extensa variabilidad climática. Se encuentran en un amplio rango altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 1700 m (Murphy y Lugo 1986) y presentan variaciones en la temperatura media anual (TMA) superiores a 17 °C (Gentry 1995).

a)



b)

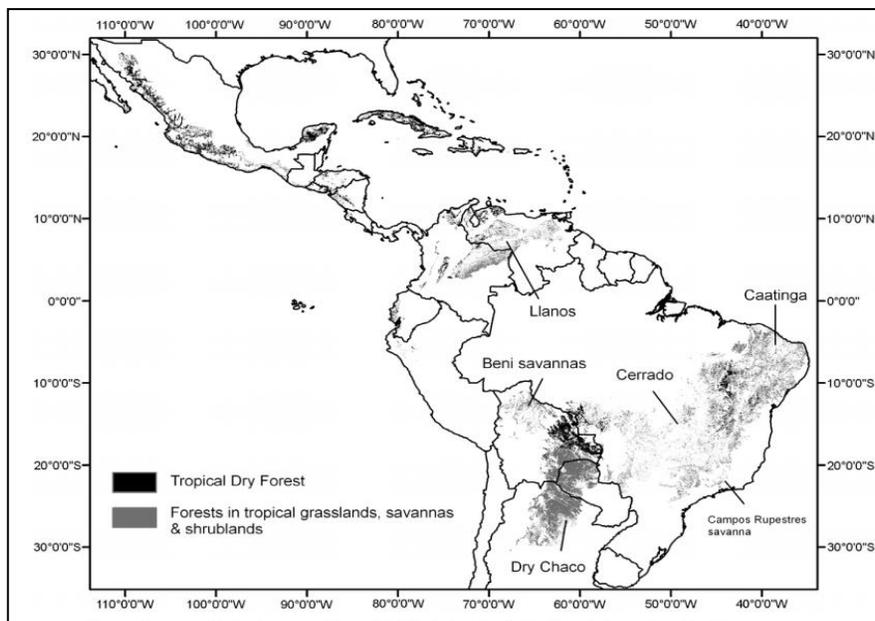


Figura 1. Distribución global de los bosques tropicales secos en el mundo (a) (Miles *et al.* 2006) y en el continente americano (b) (Portillo-Quintero, Sánchez-Azofeifa 2010). Ambos mapas fueron realizados con *Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer* (MODIS) a una resolución de 500 m.

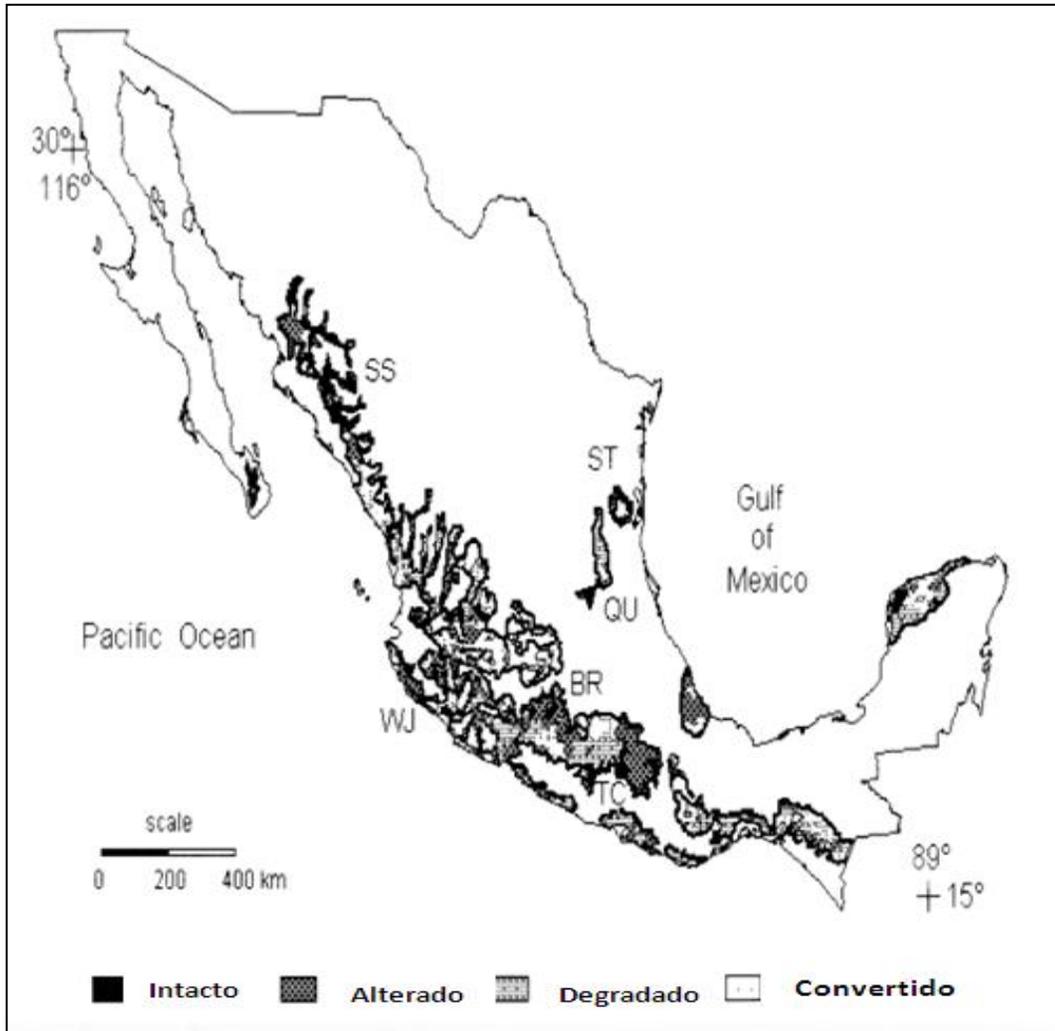


Figura 2. Distribución potencial (Rzedowski 1990) y estado de conservación (Oropeza *et al.* 1995) de los bosques tropicales secos en México. Tomado y modificado de Trejo y Dirzo (2000).

Estas condiciones climáticas han propiciado que existan componentes arbóreos de corta y mediana altura (entre los 4 y los 15 m) (Pennington y Sarukhán 2005) y que coexistan especies perennes y caducifolias con distinto tiempo de residencia foliar (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). Esto convierte a estos ecosistemas en biomas heterogéneos, con amplia variabilidad en sus componentes biológicos.

Las características particulares de los BTS han propiciado que sean ecosistemas ampliamente utilizados por poblaciones humanas, lo cual ha repercutido en cambios en su distribución y estructura original (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). Sus rasgos edáficos y climáticos los han convertido en biomas favorables para la agricultura y la ganadería (Gentry 1995). Han sido utilizados desde la antigüedad por poblaciones mesoamericanas (Murphy y Lugo 1986).

En México los BTS han sido ampliamente utilizados y reducidos. En ellos ocurrió la domesticación de animales y plantas como el frijol y el maíz (Challenger 1998). Trabajos como los de Becerra (2005) sugieren que su origen en México puede remontarse al Mioceno (23 - 5 Ma) y probablemente tuvieron una extensión original cercana al 14 % del territorio (Rzedowski 1990). Actualmente pueden presentar una superficie de entre ~7.7 y ~8.2 % en el territorio mexicano (Trejo 1998).

Los BTS son los de mayor extensión en México (Calderón-Aguilera *et al.* 2012) y representan el 38 % de todos los BTS de América (Portillo-Quintero y Sánchez Azofeifa 2010). Su distribución potencial es del 11.26 % de la superficie mexicana (7.93 millones de ha en condición primaria y 14.19 millones de ha en condición secundaria) (Challenger y Soberón 2008). Este alto grado de sucesión secundaria responde al elevado porcentaje de modificación causado por el manejo al que han estado expuestos. Así, según datos de Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa (2010) cerca del ~70 % de los bosques presentan modificaciones, pueden hallárseles en diferentes niveles de destrucción o transformados hacia otros tipos de vegetación, como pastizales, matorrales, tierras de cultivo o de uso ganadero (Murphy y Lugo 1986). Estos terrenos, después de ser usados son abandonados, generando que gran parte de ellos se encuentren en alguna etapa de sucesión biológica (Miles *et al.* 2006).

La disminución en superficie de los BTS ha puesto en peligro su conservación. A nivel mundial, el bosque tropical seco es considerado uno de los ecosistemas con mayor amenaza (Janzen 1988) y que conserva uno de los menores porcentajes de su área original, aunado a altos niveles de deterioro en México (Murphy y Lugo 1986, Janzen 1988, Miles *et al.*

2006), y a un bajo nivel de protección que ni siquiera alcanza el 0.5 % (Miles *et al.* 2006, Tobón *et al.* 2017). Por ello que puede considerarse como uno de los ecosistemas más amenazados en el país (Pennington *et al.* 2009). El deterioro intenso que sufren los BTS precisa avanzar y profundizar en el desarrollo de proyectos que generen el conocimiento que se requiere para su manejo y conservación.

A pesar del gran deterioro de los BTS en México, ellos juegan un papel biológico importante y representan un ecosistema de alto valor biológico. Existe en ellos un pico de diversidad florística de 1072 especies distribuidas en 355 géneros y 83 familias, este número de especies solamente es superado por BTS de Brasil, no obstante, México solo cuenta con un tercio del número de estudios que se han realizado en este país. Además, el grado de endemismo es el más alto registrado para el continente (~73 %) (Banda *et al.* 2016).

Los bosques tropicales juegan un papel importante en los ciclos biogeoquímicos, clima del planeta y como parte importante en el control del cambio climático global. Cerca del 70 % del nitrógeno (N) terrestre que se obtiene por fijación biológica ocurre en bosques tropicales (Townsend *et al.* 2011), lo que repercute en que ~50 % de las emisiones de óxido nitroso (N₂O, gas de efecto invernadero con alto poder de calentamiento global) del mundo sean producidas en ellos (Lewis *et al.* 2004), además de existir altos niveles de almacenamiento e intercambio atmosférico de CO₂ (Clark 2007).

Los bosques tropicales secos en la península de Yucatán

La península de Yucatán se encuentra dominada por BTS. Los asentamientos mayas influyeron en el desarrollo de estos bosques a través de los asentamientos humanos y cultivos que mantuvieron sobre ellos (Morley y Brainerd 1983). Una de las principales actividades que realizaron fue el cultivo del henequén (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) (Gómez-Pompa 1987) y para ello utilizaron la práctica conocida como “roza, tumba y quema”; que consiste en realizar fuegos controlados para eliminar hojarasca y material vegetal acumulado durante la época de sequía (Miller y Kauffman 1998).

En la actualidad los fuegos controlados son prácticas que se siguen utilizando. Se considera que la península de Yucatán es el sitio con mayor número de incendios de origen forestal en América Latina (Yokelson *et al.* 2009); a pesar de solo ocupar el 7 % del territorio nacional, se tienen registros del 30 % de los incendios forestales del país por prácticas agrícolas (Yokelson *et al.* 2009). Los fuegos terminan con el material vegetal acumulado, pues durante la combustión se volatiliza cerca del 80 % del N y en ocasiones regresan al ecosistema en forma de deposición en formas oxidadas o reducidas (Crutzen y Andreae 1990), sugiriendo que para la península existe una deposición anual de 8 kg N ha⁻¹ (Dentener *et al.* 2006).

En la península existe una marcada estacionalidad climática, que a escala regional transcurre de norte a sur, existe un gradiente de precipitación que se incrementa de 600 mm año⁻¹ en el norte a más de 1000 mm año⁻¹ en el sur (García 1988). Estas variaciones han provocado transformaciones sobre el tipo de suelo y vegetación, la vegetación se transforma de selva baja espinosa en las zonas de menor precipitación a selva mediana subcaducifolia en las zonas de mayor (Miranda-Hernández 1963).

Los BTS de la península de Yucatán se encuentran comunidades vegetales dominadas por *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Piscidia piscipula* (L.) Sargent, *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth, *Bursera simaruba* (L.) Sargent (Roa-Fuentes *et al.* 2013). A menudo las comunidades vegetales se encuentran asentadas en áreas pobres en nutrientes, con amplias formaciones rocosas y afloramientos calcáreos (Ceccón *et al.* 2006). Dentro de la comunidad vegetal, la familia Fabaceae es la mejor representada (Ceccón *et al.* 2002).

Además de las diferencias en la vegetación entre selva baja espinosa y selva baja caducifolia, el tipo de suelo también se ha visto afectado con el régimen de lluvia. Hacia las zonas de menor precipitación puede observarse una predominancia de litosoles negros de poca profundidad ~ 20 cm y ricos en materia orgánica, y hacia el sur, los suelos son rendzinas de mayor profundidad y de coloración rojiza (White y Hood 2004). Los suelos negros y rojos predominan de acuerdo a su ubicación, pero se les pueden encontrar a través de todo el gradiente de precipitación (Shang y Tiessen 2003). El contraste existente en la

vegetación y en su composición florística, ha llevado a sugerir que la precipitación es el componente principal que determina la disponibilidad de nutrientes en la región (Roa-Fuentes *et al.* 2012).

Efectos de las lluvias en los ciclos del nitrógeno y del fósforo en bosques tropicales secos

La temporada de sequía desencadena eventos que marcan la transformación de los BTS. El estrés hídrico es uno de los principales factores que ocasiona el inicio de los eventos fenológicos: floración, fructificación, senescencia, entre otros (Vitousek *et al.* 2010). Esto ha causado que exista una pérdida general de las hojas en al menos el 50 % de los árboles en BTS (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). El proceso de senescencia suele ocurrir al comienzo de la temporada de secas, sin embargo, puede retrasarse tres o cuatro meses dependiendo de las condiciones ambientales como la humedad del suelo y la pendiente del terreno (Martinez-Yrizar y Sarukhán 1990). Pero que repercute tarde o temprano en un cambio de la imagen del bosque.

La senescencia de hojas vinculada a la estacionalidad de la lluvia es uno de los rasgos característicos de los BTS. El fenómeno de senescencia tiene un papel importante para el funcionamiento y reciclaje de nutrientes para los BTS (Berg y McClaugherty 2008, Yuan y Chen 2009). Junto con este proceso existe un estrés a causa de la disminución de agua disponible para las plantas, y que además repercute en una baja en la disponibilidad de macronutrientes como N y P; elementos limitantes de la productividad primaria neta (Campo *et al.* 2003, Vitousek 2010). Por ello la temporada de sequía influye en más de un rasgo ecosistémico y produce una etapa de restricción en los ciclos de nutrientes.

Los cambios derivados de la ausencia de agua además de repercutir en transformaciones visuales del paisaje (bosque de apariencia seca), también influyen en el flujo de nutrientes. Los macronutrientes N y P que son esenciales para la productividad primaria neta de todos los ecosistemas (Vitousek y Howarth 1991, Killingbeck 1996), se encuentran en formas poco disponibles en los BTS durante la ausencia de lluvias, con ello además se genera una

acumulación en el suelo de materia orgánica y de N y P (Davidson *et al.* 1993, Campo *et al.* 1998, Montano 2007). La sequía es un periodo crítico en el almacenamiento y ciclaje de nutrientes, que en ocasiones, son liberados en forma de gases o que sufren una rápida mineralización durante los pulsos de agua que pueden existir durante las primeras lluvias (Austin *et al.* 2004, Singh y Kashyap 2006).

Estudios sobre fertilización sugieren que los BTS presentan una mayor limitación de P (Campo y Vázquez-Yanes 2003), pero que en suelos de Yucatán puede existir una limitación compartida entre el N y el P (Bejarano *et al.* 2014). Por otro lado, la disponibilidad de nutrientes puede obedecer a la humedad del suelo y determinar si los nutrientes son utilizados y mineralizados por los microorganismos o si estos sufren una inmovilización (Austin *et al.* 2004). Al igual que el estado hídrico del suelo, la calidad de la materia orgánica del suelo, es decir, la relación entre el C y el N, así como la concentración de lignina que existe en ella, son factores que también regulan la cantidad y velocidad de la mineralización e inmovilización de N (Lajtha y Schlesinger 1986).

Antecedentes

Efecto de las especies fabáceas en los suelos

Las especies vegetales arbóreas pueden afectar el suelo en un radio de 10 m o más (Riha 1986). Los mecanismos para lograrlo son múltiples, como el intemperismo químico del material parental, la entrada y salida de nutrientes del suelo a través de la generación de material vegetal y posterior caída, la filtración de agua hacia el subsuelo y su liberación hacia la atmósfera, la intercepción de contaminantes atmosféricos y la fijación de dinitrógeno (N_2) por asociación simbiótica, entre otros (Binkley y Giardina 1998).

Las especies de la familia *Fabaceae* incluyen herbáceas, arbustos y árboles que presentan una alta diversidad biológica. Es una familia que se encuentra solamente superada en número de especies por las familias *Asteraceae* y *Orchidaceae*, cuenta con alrededor de 700 géneros y 20 000 especies (Doyle y Luckow 2003), presenta una distribución exitosa en los trópicos secos y húmedos (Rundel 1989) y es una de las familias con mayor número de especies de árboles en los bosques tropicales secos (Gentry 1995).

Una de las principales características de esta familia es su capacidad de mantener una asociación simbiótica con microorganismos fijadores de N_2 , ya que, aunque el N compone ~78 % de la atmósfera (Chapin *et al.* 2011); éste no puede ser tomado por las plantas de manera directa, siendo así, que la fijación biológica permite que las bacterias puedan adquirir N_2 para su posterior liberación en forma de nitrato (NO_3^-) o amonio (NH_4^+) (Sprent y Sprent 1990, Chapin 2002, Ferrari 2004). Los miembros de esta familia demandan grandes cantidades de N y para lograrlo maximizan sus rangos fotosintéticos por unidad de área, lo que repercute en mantener altas concentraciones de nutrientes en sus tejidos (McKey 1994).

La asociación simbiótica se desarrolla en nódulos formados en las raíces de las plantas. Las bacterias que se alojan son principalmente del género *Rhizobium* o *Bradyrhizobium* (Sprent 2007, Doyle 2011). Los nódulos miden entre 2 y 5 mm de diámetro y son órganos que le suministran a las bacterias un medio bajo en O_2 y suministros alimenticios ricos en C

(Downie 2014). En los BTS mexicanos se ha observado una sincronización entre la formación de estos nódulos y el grado de humedad del suelo, del mismo modo, se ha visto la completa ausencia de fijación de N₂ durante el pico más alto de sequía (González – Ruiz *et al.* 2008).

El gran número de plantas fijadoras que se encuentran en los bosques tropicales tiene fuertes implicaciones biogeoquímicas relacionadas con altas entradas de N en el ecosistema (Houlton *et al.* 2008), el cual al ser adquirido por las plantas, vuelve a formar parte del ciclo de nutrientes de los ecosistemas tras la muerte vegetal o la senescencia de estructuras como hojas, raíces o material leñoso (Ågren *et al.* 2004, McGroddy *et al.* 2004). Los bosques tropicales suelen tener de dos a tres veces más N en el suelo comparado con los bosques templados que carecen de estas especies en sus estadios maduros (Bøckman 1997).

Las fabáceas incrementan el ciclaje de N en los ecosistemas. Al ser la familia mejor representada en los BTS (Gentry 1995), el mantillo así como el suelo mineral bajo sus especies se ven enriquecidos por su presencia, lo que provoca que también haya un incremento en la circulación de N en estos ecosistemas (Vitousek y Sanford 1986). Para la península de Yucatán es la familia que aporta la mayor cantidad de biomasa que cae sobre el suelo (~67 %) y por lo tanto la que colabora con la mayor cantidad de nutrientes (Ceccón *et al.* 2002).

En el caso de familias vegetales distintas a las fabáceas presentan otras características que les permiten llevar a cabo un uso eficiente o de conservación de los nutrientes, por ejemplo, pueden reabsorber el N durante la senescencia de las hojas, también pueden aumentar el tiempo de residencia de las hojas o aumentar la fijación de carbono por unidad de N absorbido por la planta, sin embargo, para el caso de los BTS, el mecanismo de reabsorción de nutrientes puede ser el más importante (Harrington *et al.* 2001).

La senescencia y la reabsorción de nutrientes en la vegetación

Los cambios en la coloración del paisaje de todos los BTS de verde a café, son el resultado de un proceso de senescencia foliar, este proceso que culmina en la muerte de las hojas, también afecta a raíces y repercute en grandes pérdidas de N y P para las plantas (Chapin *et al.* 2002). Uno de los mecanismos que evitan que estas pérdidas sean totales es la reabsorción de nutrientes, la cual acontece durante la senescencia de las hojas (Aerts 1996, Chapin *et al.* 2002) y se considera como la principal estrategia vegetal que subsana las necesidades nutricionales (Aerts 1996, Killingbeck 1996, Yuan y Chen 2009).

La senescencia es un proceso degenerativo que ocurre a distintos grados, desde el nivel orgánico, orgánico, tisular, hasta el celular (Noodén 1988), es un tipo de muerte celular programada que inicia en las células del mesófilo y se extiende hacia el resto, comienza generalmente en los márgenes de la hoja y se difunde hacia el interior, pero también puede iniciar de manera indefinida en forma de manchones (Lim *et al.* 2007). Durante la senescencia se incrementa la actividad catabólica celular y se degradan los materiales acumulados durante el crecimiento de la hoja como la clorofila, proteínas como la Ribulosa bifosfato carboxilasa (RuBisCO), lípidos y Ácido Ribonucléico (ARN) y son trasladados a través del floema para almacenamiento o utilizarse para la generación de nuevos tejidos como producción de semillas. (Lim *et al.* 2007).

La senescencia foliar es un proceso catalítico que es controlado genéticamente y que actúa en conjunto con el ambiente. Fisiológicamente hablando, la pérdida de la integridad de los cloroplastos es el evento más importante que ocurre en las células vegetales durante la senescencia, los cloroplastos liberan la mayor cantidad de N para su reciclaje y reabsorción (Makino y Osmond 1991). Por el contrario, el núcleo y las mitocondrias, que son esenciales para la expresión de genes y para la producción de energía, son las últimas estructuras que permanecen hasta el final de la senescencia (Yen *et al.* 1998). Se ha demostrado que hay otros cambios durante la senescencia, como son la disminución en la expresión de genes relacionados con la fotosíntesis (e.g. CAB2, chlorophyll A/B-binding protein 2), en la síntesis de proteínas y cambios hormonales (Woo *et al.* 2001).

Durante la senescencia se realiza la reabsorción de nutrientes que beneficia la productividad primaria (PPN), al poder reutilizar grandes cantidades de N y P. Anualmente los árboles cubren parte de sus necesidades nutricionales a través de la reabsorción de nutrientes (May y Killingbeck 1992, Ryan y Bormann 1992), sin embargo, el proceso suele ser incompleto, permitiendo que el resto de elementos retornen al suelo y puedan ser reciclados, siendo así, se ha observado que los hábitats con bajos niveles nutricionales presentan alta eficiencia en la reabsorción (ER), en comparación con especies que habitan en ecosistemas sin deficiencias de nutrientes (Lal *et al.* 2001, Diehl *et al.* 2003, Wright y Westoby 2003, Kóbe *et al.* 2005, Aerts *et al.* 2007). Sin embargo, esto ha sido contradictorio con otros estudios donde no se ha encontrado esta relación (Chapin y Moilanen 1991, Reich *et al.* 1992, Aerts 1996, Lambers *et al.* 1998, Kazakou *et al.* 2007, Yuan y Chen 2009).

Además de la fertilidad del suelo existen otros elementos ambientales que afectan la eficiencia en la reabsorción de nutrientes. Para el N y P se ha descrito a la precipitación media anual y a la temperatura media anual, como los factores primordiales que influyen en ella (Yuan y Chen 2009, Elser *et al.* 2010), además, se han propuesto diferencias debidas a la identidad de cada especie vegetal, formando en conjunto distintos factores que determinan estas fluctuaciones en la reabsorción (Houlton *et al.* 2008).

La identidad de la especie y su pertenencia a un determinado grupo funcional, son características de estudio de este proceso de reabsorción. En las especies fabáceas se han observado las mayores concentraciones de N en las hojas senescentes, es decir, que su proceso de reabsorción es menos eficiente (Killingbeck 1993, Tateno 2003, Kobe *et al.* 2005, Stewart *et al.* 2008, Rentería y Jaramillo 2011, Mao *et al.* 2013). En las hojas senescentes de las fabáceae suelen encontrarse altas concentraciones de N sean o no activamente fijadoras de N (McKey 1994), sugiriendo la posible existencia de una compensación evolutiva entre la reabsorción y la fijación de N (Killingbeck 1996).

Algunos autores mencionan que la disponibilidad de agua es el factor importante en el control y proceso de la eficiencia en la reabsorción (ER) de nutrientes en los BTS (Austine *et al.* 2004, Rentería *et al.* 2005, Cárdenas y Campo 2007, Rentería y Jaramillo 2011). La

ER es un proceso que ha sido bien descrito para muchos ecosistemas, pero en menor medida para los BTS (Jaramillo y Sanford 1995), al igual que las mediciones sobre productividad primaria neta y dinámica de nutrientes (Jaramillo *et al.* 2011); i.e., el 86 % de los artículos sobre ciclos de nutrientes en bosques tropicales se refieren a los bosques tropicales húmedos y tan solo el 14 % a los BTS (Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005).

Por esta razón, para evaluar si la cantidad de precipitación media anual es importante en la eficiencia en la reabsorción de nutrientes, se seleccionaron dos bosques tropicales estacionalmente secos que presentan precipitación contrastante. Las especies con las que se realizó este trabajo son abundantes en estos bosques y provienen de familias distintas *Piscidia pisciúpula* (fabácea) con relación simbiótica con bacterias fijadoras de N₂ y *Gymnopodium floribundum* (polygonaceae), especie que no mantiene asociación con bacterias fijadoras, por ello, las hipótesis propuestas fueron:

Hipótesis

H1- La circulación del N y P asociados a *Piscidia* (Fabaceae) serán mayores que los flujos correspondiente a *Gymnopodium* (Polygonaceae), lo cual se evidenciará por mayores concentraciones de los nutrientes en las hojas verdes, hojas senescentes, mantillo y suelo mineral de *Piscidia*.

H2- La eficiencia en la reabsorción de nutrientes N y P será mayor en la especie polygonacea *Gymnopodium*, lo cual podrá observarse en menores concentraciones de N y P en las hojas senescentes.

H3- La circulación de N y de P se incrementará con la cantidad de lluvia, lo cual se verá reflejado en mayores concentraciones en las hojas verdes y senescentes del sitio subhúmedo respecto al sitio semiárido.

Para probar estas hipótesis se propuso el siguiente objetivo general con sus objetivos particulares:

Objetivos

Objetivo general

Evaluar la eficiencia en la reabsorción de N y de P en dos especies de árboles, *Piscidia piscipula* y *Gymnopodium floribundum*, bajo condiciones contrastantes de lluvia en dos bosques tropicales secos de Yucatán.

Objetivos particulares

- Determinar la concentración de N y P en hojas verdes.
- Cuantificar la concentración de N y P en hojas senescentes.
- Explorar las posibles relaciones entre la eficiencia en la reabsorción de N y de P y la abundancia de ambos nutrientes en el mantillo y el suelo mineral.

Para ambas especies, en los dos BTS.

Materiales y métodos

Sitios de estudio

Este estudio se realizó en dos BTS de la Península de Yucatán que presentan características contrastantes de precipitación media anual (PMA), pero que son similares en su temperatura media anual (TMA). Uno de los bosques tiene clima semiárido y recibe la mitad de la precipitación que el otro bosque, el cual puede considerarse como subhúmedo (Cuadro 1). Los bosques difieren en la PMA; en la altura de la vegetación (Roa-Fuentes 2013) y en la descomposición de la materia orgánica (Campo y Merino 2016).

El bosque semiárido se ubica al noroeste de los límites del área conocida como zona del henequén; en la localidad de Chicxulub en el municipio de Chicxulub Pueblo, en las coordenadas 21° 14' N – 89° 33' O (Figura 3). Este bosque fue utilizado en las primeras etapas del cultivo del *Agave fourcroydes* Lem. y después fue abandonado hace ~50 ó 60 años (González-Iturbe *et al.* 2002). Presenta un clima semiárido cálido (BS₀); de acuerdo a la clasificación climática de Köppen, modificada por García (2004). Recibe una PMA de 687 mm y una TMA de 26.4 °C (Bautista *et al.* 2009). La estación de lluvia es de 5 meses al año (junio-octubre) (Figura 4). El principal tipo de suelo es *Leptosol lítico*; existe también el *Leptosol hiperesquelético calcárico* que presenta una coloración negra rojiza y una textura franco arenosa con alto contenido de materia orgánica y el *Leptosol calcárico húmico* de color rojizo con textura franca arenosa (Cuadro 1) (Maldonado 2013).

El bosque subhúmedo en Hobonil se encuentra hacia el sur del estado en el municipio de *Tzucacáb* en las coordenadas 20° 00' N – 89° 02' O (Figura 3). El clima es cálido subhúmedo (Aw₁), de acuerdo al sistema climático de Köppen, modificada por García (2004), presenta lluvias en verano con una PMA de 1193 mm y una TMA de 26.3 °C (Figura 4). Fue utilizado con anterioridad como zona de agricultura. Presenta principalmente suelo *Leptosol mólico calcárico húmedo* con una coloración café oscuro rojizo, una textura franco arcillo-arenosa y un contenido de materia orgánica del 13.8 %.

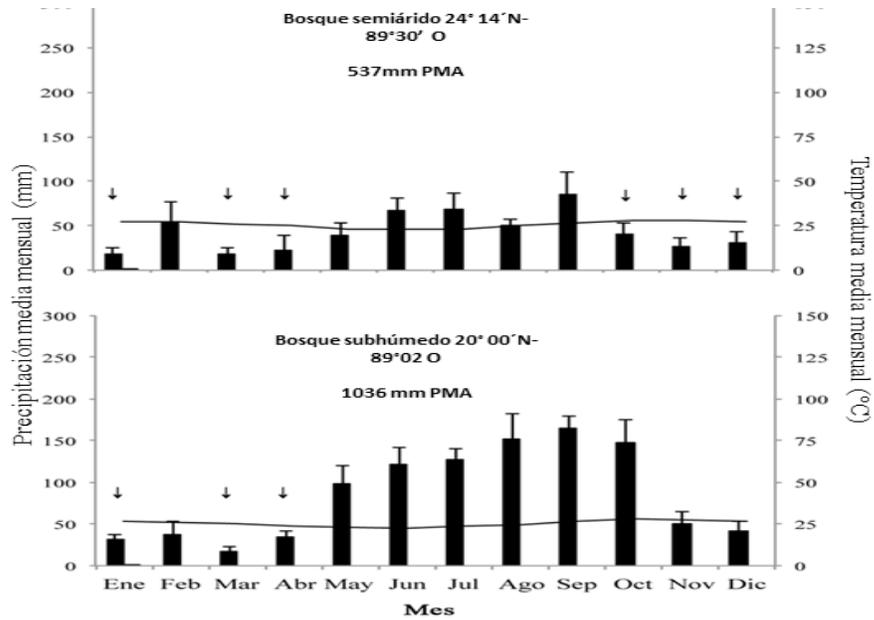
Además existe *Luvisol* de color rojo oscuro con textura franco arcillo arenosa y un contenido de materia orgánica entre el 3.4 y 4.9 % (Cuadro 1) (Maldonado 2013).

La temperatura, topografía y vegetación de los sitios de estudio son similares entre sí, la principal diferencia entre ellos es la precipitación. El bosque subhúmedo presenta un mes más de precipitación (Cuadro 1), tiene una altitud ligeramente mayor, y entre los sitios hay una distancia de ~146 km (INEGI, 2015). Ambos bosques pueden considerarse como maduros ya que presentan un tiempo de abandono de cultivo superior a los 50 años (Roafuentes *et al.* 2013).



Figura 3. Localización de los sitios de estudio; sitio semiárido y sitio subhúmedo en la península de Yucatán, tomado de Campo 2016.

a)



b)

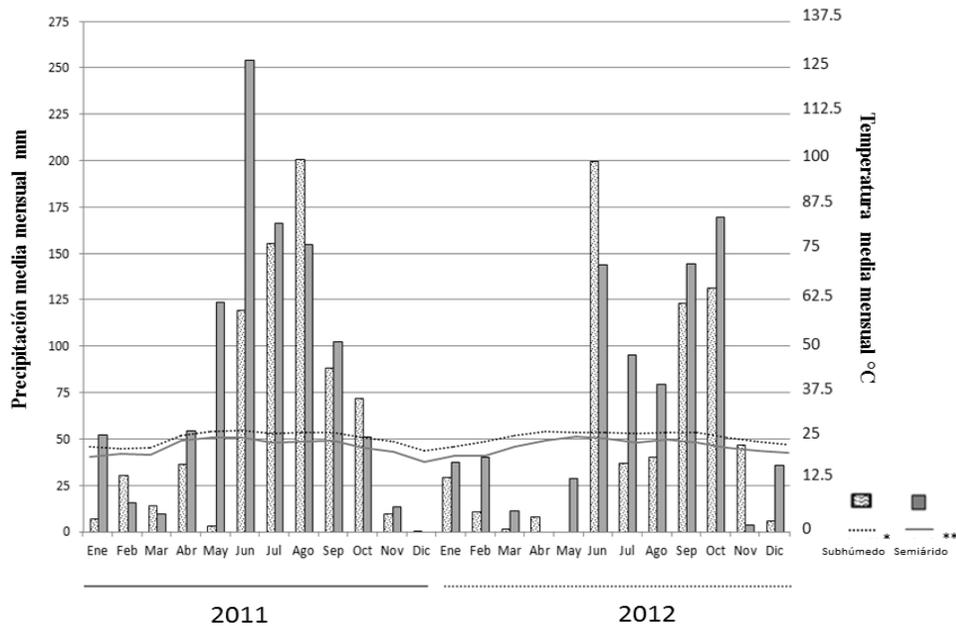


Figura 4. Climograma de los sitios de estudio, a) Media de la precipitación y la temperatura mensual para los años 2000 a 2010, tomado de (Bejarano 2013) y b) Media de precipitación y temperatura para la temporada muestreo, lluvias 2011 y secas 2012. Chicxulub (bosque semiárido)* datos para la Estación Meteorológica de Puerto Progreso (21°18'00''N, 89°39'00''O) y Hobonil** (Bosque subhúmedo) datos para la Estación Meteorológica de Tantakin (20°01'49''N, 89°02'50''O), elaborado con datos de CONAGUA.

Cuadro 1. Características de los sitios de estudio (± 1 error estandar)

Sitio de estudio	Semiárido	Subhúmedo
Coordenadas	21°17' N, 89°36' O	20° 00' N, 89°02' O
Altitud (msnm)	8	36
Tipo de clima	BS1	Aw1
Precipitación media anual (mm)	537 \pm 32	1036 \pm 67
Temperatura media anual (°C)	25.8 \pm 0.69	26.2 \pm 0.42
Meses de sequía	Noviembre-Mayo	Diciembre-Abril
Precipitación media en los meses de sequía (mm mes ⁻¹)	23.6 \pm 4.4	45.2 \pm 6.9
Altura de los árboles (m)	3.30 \pm 0.22	5.35 \pm 0.19
Área basal (m ² ha ⁻¹)	30.1 \pm 5.2	30.9 \pm 4.9
Biomasa aérea (Mg ha ⁻¹)	47.44 \pm 7.23	65.59 \pm 9.70
Biomasa subterránea (Mg ha ⁻¹)	22.12 \pm 1.15	19.27 \pm 0.17
Suelo	<i>Leptosol hiperesquelético calcárico y L. calcárico húmico</i>	<i>Leptosol mólico calcárico y Luvisol</i>
Densidad (g cm ⁻³)	0.61 \pm 0.02	0.80 \pm 0.01
Arenas %	74.5 \pm 1.0	58.4 \pm 1.5
Limos %	1.0 \pm 0.0	1.7 \pm 0.3
Arcillas %	21.7 \pm 1.0	39.9 \pm 1.7
pH (H ₂ O)	8.1 \pm 0.05	7.6 \pm 0.07

Elaborado con datos de Roa-Fuentes *et al.* 2013; Maldonado 2013; Roa-Fuentes *et al.* 2015.

Especies de estudio

La composición florística general de los bosques en la Península de Yucatán es similar a la encontrada en sustratos calizos en todo el trópico seco del Caribe y América Central (White y Hood 2004). Los bosques del norte y del centro de la península contienen varias especies de amplia distribución; entre ellas se encuentra *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Caesalpinia gaumeri* Britton y Rose Greenm., *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. y *Thouinia paucidentata* Radlk. De estas especies, *Gymnopodium floribundum* y *Piscidia piscipula* que en lo posterior se llamarán solamente por su género (*i.e.*, *Gymnopodium* y *Piscidia*), forman parte de las cinco especies de mayor distribución e importancia para la península de Yucatán (White y Hood 2004).

La especie *Gymnopodium* pertenece a la familia polygonace, es un árbol de 2 a 7 m de altura) y suele ser más abundante en los bosques maduros (Zamora 2008). Es un árbol caducifolio que se reproduce por semilla y presenta propagación clonal. Se distribuye en los estados de Chiapas, Oaxaca, Tabasco, Quintana Roo y Yucatán, donde su nombre común es *ts'iits'ilche* (maya). Se utiliza como especie melífera y como leña (CICY 2017). La especie florece de octubre a junio y fructifica de febrero a junio y su tipo de dispersión es anemócora a corta distancia (Valdez-Hernández *et al.* 2010) (Figura 5).



Figura 5. Flores, frutos y hojas de la especie *Gymnopodium floribundum* Rolfe. Fotografía tomada del Centro de Investigación Científica de Yucatán.

La especie *Piscidia* pertenece a la familia fabaceae, la cual es la familia mejor representada en estos bosques (Roa-Fuentes *et al.* 2013). Es un árbol de rápido crecimiento que alcanza entre 5 a 8 m (máximo 20 m) de altura, se desarrolla en selvas altas, medianas y bajas, perennifolias, subperennifolias y caducifolias. Es una especie caducifolia que puede reproducirse a través de las semillas, producen una vaina que contiene múltiples semillas con dispersión anemócora y también presenta reproducción clonal (Reed *et al.* 2007). Se distribuye en los estados de Chiapas, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Quintana Roo y Yucatán donde su nombre común es *ja'abin* (maya) (CICY 2017). Se utiliza con fines medicinales, en rituales, de manera culinaria y como especie maderable. Su floración ocurre en los meses de enero a abril, y su fructificación entre febrero y junio (CICY 2017) (Figura 6).



Figura 6. Flores, hojas y frutos de la especie *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. Fotografía tomada del Centro de Investigación Científica de Yucatán.

Diseño experimental

En los dos bosques se eligieron 10 árboles de cada especie que presentaran características de árboles maduros, es decir, que tuvieran un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor que 10 cm. El muestreo de colecta de hojas verdes se realizó para determinar las concentraciones de N y P en hojas vivas expuestas al sol y que garantizara que estaban llevando a cabo procesos fotosintéticos, se colectaron hojas maduras que se encontraran totalmente extendidas y expuestas al sol y se tomaron de una rama en cada uno de los ejes cartesianos, con las cuatro muestras tomadas por árbol se creó una sola muestra (muestra compuesta) dando un total de 40 muestras (i.e., diez árboles, dos especies, dos sitios), la colecta se realizó durante la temporada de lluvias en el mes de septiembre del 2013.

La colecta de hojas senescentes para determinar las concentraciones de N y P en las hojas muertas, se realizó cada dos meses durante un año (6 colectas), durante la temporada de lluvias 2011 y secas 2012. Para realizar las colectas, se colocaron cuatro trampas circulares debajo de cada árbol a una altura de 70 cm del suelo, las trampas fueron de 50 cm de diámetro (0.1963 m^2) y se pusieron en cada uno de los cuatro ejes cartesianos. Las cuatro muestras de hojas senescentes que fueron obtenidas por árbol se juntaron en una sola muestra (muestra compuesta), lo que dio un total de 240 muestras (i.e., diez árboles, dos especies, dos sitios y 6 meses de colecta).

El mantillo y el suelo mineral fueron recolectados para la determinación de N y P totales, así como para nitrato (NO_3^-) y amonio (NH_4^+) y fueron muestreados al final de la temporada de secas (abril 2013), para ello se utilizó un anillo de 0.2 m de diámetro (0.0314 m^2) que fue colocado en 8 sitios del piso forestal bajo la copa de los árboles. Bajo el mantillo colectado se tomó igual número de muestras de suelo a 5 cm de profundidad, debido a la presencia de un suelo poco profundo y muy rocoso no se utilizaron núcleos para la colecta y para ello se recurrió al uso de una pequeña pala. Con las 8 muestras obtenidas de mantillo se juntaron en dos muestras compuestas por árbol y lo mismo se realizó con el suelo, dando un total de 80 muestras de mantillo y 80 muestras de suelo (i.e., diez árboles, dos especies, dos sitios y dos muestras).

Análisis de las muestras

Análisis del nitrógeno y del fósforo en el material vegetal

Las muestras obtenidas de hojas verdes, hojas senescentes y mantillo fueron secadas a 60 °C por 48 horas. Las hojas senescentes y el mantillo fueron separados en su fracción correspondiente a *Piscidia* y a *Gymnopodium* y separadas del resto de hojas provenientes de otras especies, para su identificación se recurrió a ejemplares del Herbario Nacional de México, del Instituto de Biología de la UNAM.

Posteriormente, para la determinación de N y P las muestras fueron molidas finamente en un molino de acero inoxidable Krups GX4100. Las muestras fueron digeridas en H₂SO₄ concentrado (Anderson e Ingram 1993), para lo cual se utilizó 0.25 g de muestra molida, con 0.01 g de (K₂SO₄ y Cu₂SO₄, 9:1), 7 ml de H₂SO₄ al 98 %, y 3 ml de H₂O₂ al 30 %, las muestras se digirieron a una temperatura de 375 °C por 3 h. Después los tubos de ensayo fueron aforados hasta la medida de 75 ml con agua destilada y filtradas en papel filtro Whatman No. 1. La solución filtrada se guardó en viales y se refrigeró a 4 °C para su posterior lectura en el autoanalizador.

Análisis de nitrógeno y de fósforo en el suelo mineral

Para la determinación de N y de P totales las muestras de suelo fueron secadas a temperatura ambiente y tamizadas finamente en una malla de 2 mm, se realizaron digestiones ácidas con H₂SO₄ concentrado utilizando la técnica de Anderson e Ingram ya citada (1993) y para determinar las concentraciones de NH₄⁺ y nitrato NO₃⁻, se utilizaron 10 g de la muestra tamizada y se agregaron 50 mL de solución de 2 M KCl, las muestras se agitaron constantemente durante 30 min en un agitador de vaivén Lovejoy, inc. 4005 y fueron filtradas en papel Whatman No 1. La solución filtrada se guardó en viales y se refrigeró a 4 °C para su posterior lectura en el autoanalizador.

Todas las muestras fueron determinadas mediante lectura colorimétrica de los extractos en un autoanalizador (Technicon Autoanalyzer II) en el laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima del Instituto de Ecología de la UNAM.

Cálculo de la eficiencia en la reabsorción de nutrientes

Se determinó la eficiencia en la reabsorción de N y de P para cada árbol, se obtuvo como el porcentaje de cambio en su concentración de nutrientes en las hojas verdes menos la concentración en las hojas senescentes, de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$*ER = \left[\frac{C \text{ verde} - C \text{ senescente}}{C \text{ verdes}} \right] \times 100 \%$$

*Donde ER es la eficiencia de la reabsorción; C es la concentración del nutriente, Cverde es la concentración del nutriente en las hojas verdes y en las hojas senescentes (C senescente) (Killingbeck y Costinga 1988).

Análisis de datos

Se utilizó un ANOVA de dos factores para analizar la variación en las concentraciones de N y de P en hojas verdes (sitio y especie) y de tres factores para analizar la concentración de N y de P en hojas senescentes (sitio, especie y la temporada de colecta). El análisis de la concentración de N y de P en el mantillo y el suelo se realizó con un ANOVA de dos factores (sitio y especie). Finalmente para el análisis de la cantidad de hojas senescentes se utilizó un ANOVA de tres factores (sitio: especie: tiempo de colecta). Cuando existieron diferencias significativas se realizó la prueba post hoc Tukey HSD (Honestly Significant Difference).

Los análisis estadísticos se realizaron con los paquetes *vegan 2.0-7* y *Rcmdr* con el software R (R Development Core Team 2015). Se realizó análisis de variancia (ANOVA) siempre y cuando se cumplieran con los supuestos de homocedasticidad y normalidad, en caso contrario se transformaron los datos con logaritmo natural.

Resultados

Concentración de nitrógeno y fósforo en hojas verdes

Las concentraciones de N y P estuvieron sujetas a variaciones entre las dos especies y los dos sitios. La especie *Piscidia* presentó una concentración de $28.9 \pm 1.2 \text{ mg g}^{-1}$ de N en el sitio semiárido, lo que resultó ser mayor en un 22 % más que el N de las hojas de *Gymnopodium* en el bosque subhúmedo de $20.4 \pm 0.5 \text{ mg g}^{-1}$ ($F=13.12$, $p= 0.0$, $Gl= 1$) Efecto de la especie. El N de las hojas de *Piscidia* en el bosque semiárido ($26.8 \pm 1.6 \text{ mg g}^{-1}$) fue estadísticamente igual al de *Gymnopodium* en el bosque subhúmedo ($23.5 \pm 0.9 \text{ mg g}^{-1}$) (Figura 7), aunque fue visible un aumento en el N foliar con la disminución de la precipitación, esta diferencia no fue significativa ($F=2.15$ $p=0.1$, $Gl=1$).

El P registrado fue estadísticamente igual, el efecto de la especie ($F=1.02$, $p=0.32$, $Gl=1$), del sitio ($F=2.24$, $p=0.24$, $Gl=1$) y de la interacción del sitio y la especie ($F= 3.14$, $p=0.08$, $Gl=1$) no mostraron ninguna diferencia. En *Gymnopodium* se obtuvo una concentración de $1.7 \pm 0.04 \text{ mg g}^{-1}$ en el sitio semiárido y $2.0 \pm 0.03 \text{ mg g}^{-1}$ en el sitio subhúmedo y para *Piscidia* $1.9 \pm 0.03 \text{ mg g}^{-1}$ y $2.2 \pm 0.04 \text{ mg g}^{-1}$ respectivamente (Figura 8).

Por otro lado la relación N:P en *Gymnopodium* fue de 11.5 ± 0.4 en el sitio semiárido y 10.1 ± 0.8 en el sitio subhúmedo, en *Piscidia* fue de 13.0 ± 1.1 en el sitio semiárido y 13.8 ± 1.3 en el sitio subhúmedo, la especie *Piscidia* fue significativamente mayor ($F=9.7$, $p=0.04$, $Gl=1$), no existió un efecto del sitio ($F=1.5$, $p=0.23$, $Gl=1$) y tampoco de la interacción entre del sitio y la especie ($F=2.0$, $p=0.19$, $Gl=1$).

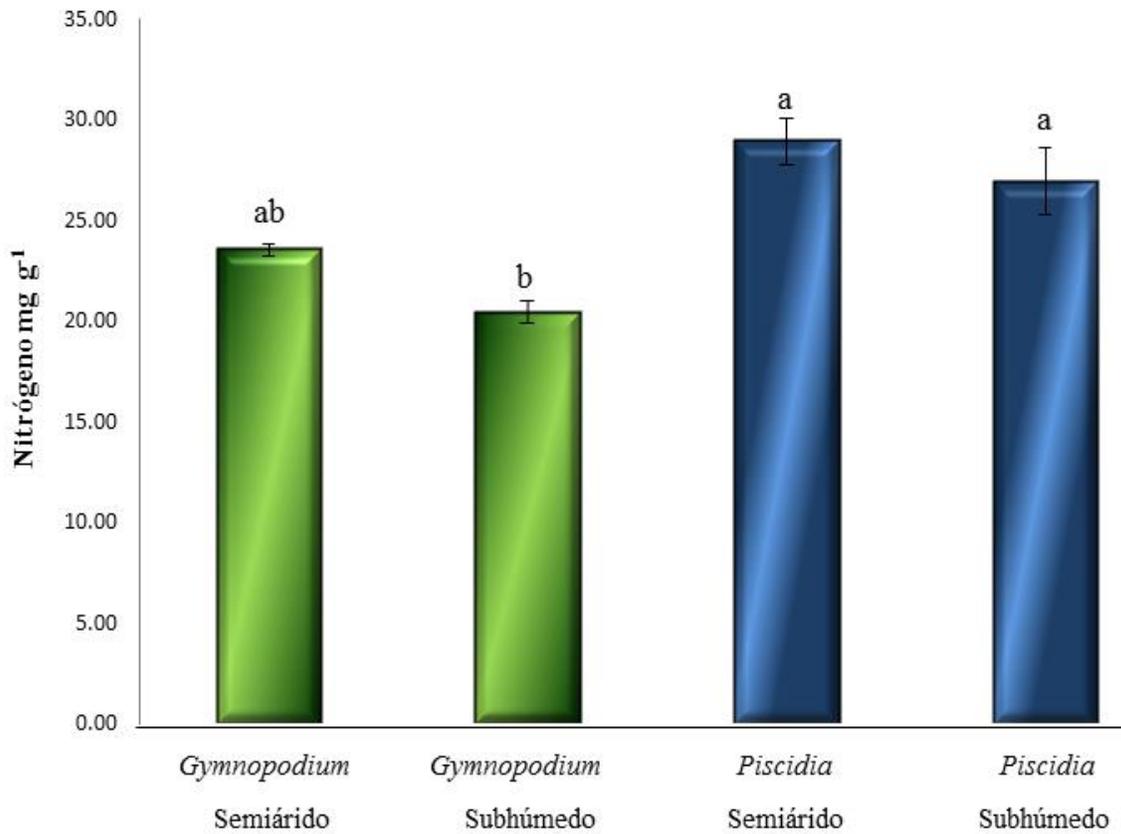


Figura 7. Concentración de nitrógeno en hojas verdes maduras de las especies de *Gymnopodium* y *Piscidia*, registrados durante la temporada de lluvias en dos bosques tropicales secos. Los valores representan el promedio \pm 1 error estándar ($n=10$), letras distintas significan diferencias significativas ($p<0.05$).

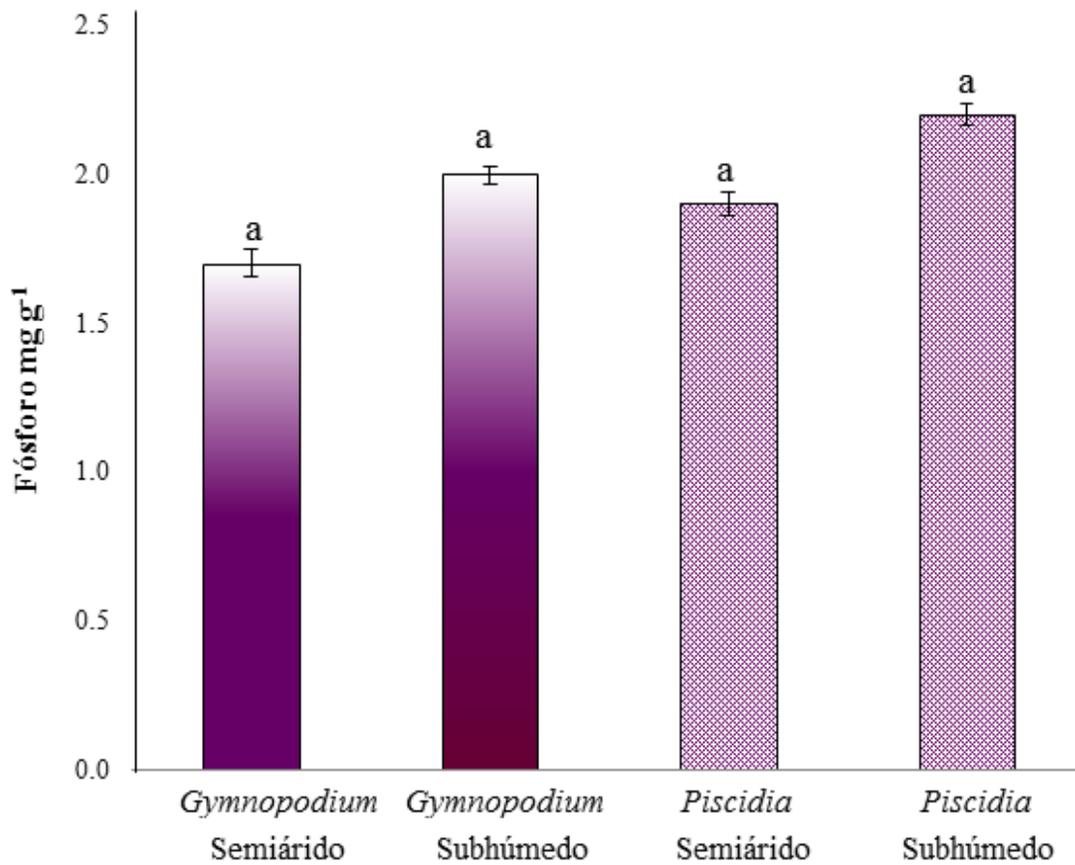


Figura 8. Concentración de fósforo registrado en hojas verdes de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia*, durante la temporada de lluvias en dos bosques tropicales secos. Los valores representan el promedio \pm 1 error estándar ($n=10$), letras iguales significan que no existieron diferencias significativas ($p>0.05$).

Masa de hojas senescentes y concentración de nitrógeno y fósforo

Se obtuvo un total de 807.3 g m^{-2} de hojas senescentes provenientes de *Piscidia* en el bosque semiárido, esta cantidad fue mayor en un 28% a la registrada en *Gymnopodium* de la cual se registraron 578.5 g m^{-2} para el mismo bosque. En la recolección mensual de hojas senescentes, se pudo observar, que durante los meses de junio a octubre la caída fue baja $<35.6 \text{ g m}^{-2}$ y estadísticamente igual para las dos especies en ambos sitios (Cuadro 2).

Durante los meses de sequía (diciembre - abril), se observó un incremento en la caída de hojas que fue distinto en cada sitio y en cada especie y donde se alcanzó un registro máximo de 379.8 g m^{-2} en la especie *Gymnopodium* en el bosque subhúmedo durante el mes de abril (Cuadro 2). Las diferencias encontradas fueron producto de la combinación de todas las variables evaluadas, efecto del sitio ($F=36.1, p<0.01, Gl=1$), efecto de la temporalidad ($F=15.98, p=0.02, Gl=5$), efecto de la interacción entre la especie y el sitio ($F=12.5, p=0.02, Gl=1$), efecto de la interacción entre el sitio y la estacionalidad ($F=12.4, p=0.02, Gl=5$), efecto de la interacción de la especie y la estacionalidad ($F=8.8, p=0.03, Gl=5$), así como del efecto del sitio y la estacionalidad ($F=32, p<0.01, Gl=5$).

La concentración de N de las hojas senescentes tuvo variaciones entre especies a lo largo de los meses de muestreo; en *Gymnopodium* se observó una concentración de entre 12.7 y 17.9 mg g^{-1} en el sitio semiárido y de entre 11.2 y 15.9 mg g^{-1} en el bosque subhúmedo; sin embargo, las mayores concentraciones se registraron en los meses de lluvia entre junio y octubre (Cuadro 3). En las hojas senescentes de *Piscidia* se encontró una concentración de entre 19.2 y 20.1 mg g^{-1} en el bosque semiárido y entre 18.3 y 19.1 mg g^{-1} en el bosque subhúmedo, esta concentración fue mayor respecto a *Gymnopodium* en un $\sim 38 \%$. Existió un efecto estadístico de casi todas las variables evaluadas; del sitio ($F=7.16, p=0.04, Gl=1$), de la especie ($F=7.3, p=0.04, Gl=1$), de la temporalidad ($F=10.98, p=0.01, Gl=5$), de la interacción entre la especie y la temporalidad ($F=3.6, p=0.04, Gl=5$) y de la interacción entre el sitio y la especie ($F=3.8, p=0.04, Gl=1$), solamente no se encontraron diferencias entre la interacción del sitio y la temporalidad ($F=2.2, p=0.08, Gl=5$) (Cuadro 3).

El P se mantuvo constante en las hojas senescentes de ambas especies, no hubo diferencias significativas ($p > 0.05$); el efecto del sitio ($F=2.6$, $p=0.08$, $Gl=1$), efecto de la especie ($F=2.3$, $p=0.06$, $Gl=1$), efecto de la temporalidad ($F=1.17$, $p=0.21$, $Gl=5$), de la interacción del sitio y la especie ($F=4.3$ $p=0.04$, $Gl=1$), efecto de la interacción entre el sitio y la temporalidad ($F=0.9$, $p=0.28$, $Gl=5$) y de la interacción entre el sitio y la especie ($F=1.2$ $p=0.07$, $Gl=1$).

La relación N:P se mantuvo entre 12 y 22, las menores relaciones se encontraron en el mes de diciembre y las mayores en el mes de abril, se obtuvo un efecto estadísticamente significativo entre de la temporalidad ($F=7.8$, $p=0.04$, $Gl=5$) y no se registró este efecto en el sitio ($F=2.6$, $p=0.7$ $Gl=1$), de la especie ($F=2.3$, $p=0.06$, $Gl=1$), y tampoco entre la interacción entre el sitio y temporalidad ($F=4.2$, $p=0.06$, $Gl=5$) (Cuadro 3).

La cantidad de N total que se registró por unidad de masa fue de 1559.2 g m^{-2} de N en el sitio semiárido y 849 g m^{-2} de N en el sitio subhúmedo, en comparación a *Gymnopodium* quien aportó 788 g m^{-2} de N en el sitio semiárido y 820.6 g m^{-2} de N en el sitio subhúmedo. Al igual que la recolección de hojas senescentes, hubo una concentración que resultó ser estadísticamente igual para la cantidad de N durante los meses de lluvia (junio – octubre) y un incremento durante la época de sequía (diciembre - abril) (Cuadro 4). Se encontró un efecto estadístico de la especie ($F=9.33$, $p=0.03$, $Gl=1$), de la estacionalidad ($F=18.43$ $p=0.02$, $Gl=1$) y de la interacción entre el sitio y la estacionalidad ($F=18.06$, $p=0.02$, $Gl=1$), no se encontró un efecto significativo de la interacción entre el sitio y la especie ($F=3.4$, $p=0.62$, $Gl=1$), de la interacción entre la especie y la estacionalidad ($F=6.22$, $p=0.06$, $Gl=1$) ni un efecto del sitio ($F=3.1$, $p=0.26$, $Gl=1$) (Cuadro 4).

La especie *Piscidia* aportó la mayor cantidad de P por unidad de masa en el sitio semiárido con 77.1 g m⁻², seguido por *Gymnopodium* en el bosque semiárido con 56.5 g m⁻², los menores niveles se encontraron en *Piscidia* en el bosque subhúmedo con 29.0 g m⁻² (Cuadro 5). Existió un efecto significativo de la estacionalidad ($F=13.2$ $p=0.04$, $Gl=1$), de la interacción entre el sitio y la estacionalidad ($F=10.5$, $p=0.04$, $Gl=1$) y de la interacción entre la especie y la estacionalidad ($F=9.8$, $p=0.04$, $Gl=1$) y no hubo diferencias a causa del sitio ($F=6.2$, $p=0.14$, $Gl=1$), de la especie ($F=12.1$, $p=0.05$, $Gl=1$) ni de la interacción entre el sitio y la especie ($F=8.6$, $p=0.09$, $Gl=1$) (Cuadro 5).

Cuadro 2. Cantidad de hojas senescentes de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia* en dos bosques tropicales secos, durante seis meses de colecta, Yucatán, México

Mes	<i>Gymnopodium</i>		<i>Piscidia</i>	
	Sitio semiárido	Sitio subhúmedo	Sitio semiárido	Sitio subhúmedo
	g m ⁻²			
Jun	27.0 ± 8.6 ^e	21.6 ± 4.7 ^e	12.9 ± 2.4 ^e	3.4 ± 0.9 ^e
Ago	35.5 ± 4.5 ^d	16.2 ± 3.5 ^e	4.2 ± 0.7 ^e	3.1 ± 0.0 ^e
Oct	6.4 ± 1.0 ^e	11.6 ± 1.2 ^e	3.3 ± 0.5 ^e	4.2 ± 0.8 ^e
Dic	191.9 ± 13.2 ^c	122.1 ± 10.9 ^{cd}	321.3 ± 18.5 ^a	44.6 ± 3.8 ^d
Feb	187.3 ± 14.6 ^c	135.6 ± 12.2 ^c	267.7 ± 15.4 ^b	125.5 ± 2.5 ^c
Abr	130.5 ± 15.5 ^c	379.8 ± 12.7 ^a	197.8 ± 19.4 ^c	266.3 ± 23.8 ^b
Total	578.5 ± 11.2	687.0 ± 5.3	807.3 ± 8.6	447 ± 6.3

Los valores representan el promedio ± 1 error estándar ($n=10$). Se indican letras distintas cuando hubo diferencias significativas ($p<0.05$) entre todos los datos a excepción del total.

Cuadro 3. Concentración de N y P registrados en las hojas senescentes de la especie *Gymnopodium* y *Piscidia* en dos bosques tropicales secos, Yucatán, México. Durante seis meses de muestreo Yucatán, México

<i>Gymnopodium</i>						
Mes	Sitio semiárido			Sitio subhúmedo		
	N	P	N:P	N	P	N:P
mg g ⁻¹						
Jun	17.1 ± 0.1a	0.9 ± 0.0a	17.5 ± 0.5b	15.6 ± 0.1 a	1.0 ± 0.0a	15.8 ± 2.1b
Ago	17.9 ± 0.1a	1.0 ± 0.0a	18.1 ± 0.5b	15.9 ± 0.1a	1.0 ± 0.0a	16.4 ± 2.2b
Oct	17.9 ± 0.2a	0.9 ± 0.0a	20.6 ± 0.7b	15.7 ± 0.1a	1.0 ± 0.0a	16.0 ± 1.7b
Dic	12.9 ± 0.2b	1.0 ± 0.0a	13.1 ± 0.6c	11.2 ± 0.1b	0.9 ± 0.0a	11.9 ± 1.5c
Feb	13.5 ± 0.2b	0.8 ± 0.1a	16.5 ± 0.9b	11.7 ± 0.1b	0.9 ± 0.0a	12.7 ± 1.6c
Abr	12.7 ± 0.1b	0.8 ± 0.0a	15.2 ± 0.3b	11.7 ± 0.1b	0.7 ± 0.0a	16.4 ± 1.6b
<i>Piscidia</i>						
Jun	19.9 ± 0.1a	1.1 ± 0.0a	18.7 ± 0.9b	18.6 ± 0.1a	0.9 ± 0.0a	21.5 ± 0.5b
Ago	20.1 ± 0.1a	1.0 ± 0.0a	19.3 ± 0.6b	18.3 ± 0.0 a	0.8 ± 0.0a	22.9 ± 0.5b
Oct	20.1 ± 0.0a	1.1 ± 0.0a	19.1 ± 0.8b	18.6 ± 0.1a	0.9 ± 0.0a	20.7 ± 0.7b
Dic	19.2 ± 0.2a	1.0 ± 0.0a	18.9 ± 2.8b	18.4 ± 0.2 a	0.7 ± 0.0a	27.9 ± 1.2a
Feb	19.3 ± 0.2a	1.0 ± 0.0a	21.3 ± 4.7b	19.1 ± 0.1 a	0.7 ± 0.0a	31.8 ± 0.8a
Abr	19.8 ± 0.1a	0.81 ± 0.1a	24.4 ± 0.4a	19.0 ± 0.1a	0.6 ± 0.1a	31.5 ± 0.4a

Los valores representan el promedio ± 1 error estándar (n=10). Se muestran letras distintas cuando hubo diferencias significativas de manera vertical para cada variable (p<0.05).

Cuadro 4. Cantidad de nitrógeno registrado en las hojas senescentes por unidad de masa de *Gymnopodium* y *Piscidia*, en dos bosques tropicales secos con precipitación contrastante

Mes	<i>Gymnopodium</i>		<i>Piscidia</i>	
	Sitio semiárido	Sitio subhúmedo	Sitio semiárido	Sitio subhúmedo
	N (g m ⁻²)			
Jun	46.2 ± .3 e	33.7 ± 0.7 e	26.1 ± 0.7 e	6.3 ± 0.6 e
Ago	63.5 ± .5 e	26.8 ± 0.8 e	8.5 ± 0.1 e	5.7 ± 0.3 e
Oct	11.4 ± .8 e	18.3 ± 0.1 e	6.9 ± 0.9 e	8.2 ± 0.5 e
Dic	247.7 ± 1.2 c	136.6 ± 0.4 d	612.5 ± 1.7 a	82.4 ± 1.6 de
Feb	253.0 ± 1.6 c	159.1 ± 1.1 d	509.2 ± 0.8 a	239.4 ± 0.9 c
Abr	166.4 ± 0.5 d	446.1 ± 0.8 b	396.0 ± 0.6 b	507.3 ± 1.8 a
Total	788.2	820.6	1559.2	849.3

Los valores representan el promedio ± 1 error estándar ($n=10$). Se indican letras distintas cuando hubo diferencias significativas ($p<0.05$) entre todos los datos a excepción del total.

Cuadro 5. Cantidad de fósforo registrado en las hojas senescentes por unidad de masa de *Gymnopodium* y *Piscidia*, en dos bosques tropicales secos con precipitación contrastante

Mes	<i>Gymnopodium</i>		<i>Piscidia</i>	
	Sitio semiárido	Sitio subhúmedo	Sitio semiárido	Sitio subhúmedo
	P (g m ⁻²)			
Jun	2.6 ± 0.5 c	2.1 ± 0.6 c	1.4 ± 0.2 c	0.3 ± 0.0 d
Ago	3.2 ± 0.7 c	1.6 ± 0.0 c	0.44 ± 0.0 d	0.3 ± 0.0 d
Oct	5.6 ± 0.4 c	1.2 ± 0.2 c	0.35 ± 0.0 d	0.4 ± 0.0 d
Dic	19.0 ± 0.9 b	10.0 ± 0.7 b	32.5 ± 0.6 a	3.1 ± 0.1 c
Feb	15.3 ± 1.4 b	12.4 ± 0.5 b	26.4 ± 0.9 a	8.1 ± 0.3 bc
Abr	10.8 ± 1.1 b	26.9 ± 0.6 a	16.0 ± 1.1 b	16.8 ± 0.9 b
Total	56.5	54.2	77.1	29

Los valores representan el promedio ± 1 error estándar ($n=10$). Se indican letras distintas cuando hubo diferencias significativas ($p<0.05$) entre todos los datos a excepción del total.

Eficiencia en la reabsorción de nutrientes

La eficiencia en la reabsorción (ER) de N fue de entre 25 y 40 % mayor en la especie *Gymnopodium* durante los meses de sequía de octubre a diciembre, esto en comparación a *Piscidia* y a las concentraciones que se encontraron durante los meses de lluvia para la misma especie. *Piscidia* mantuvo constante con su ER, la cual fue cercana al 30 % durante todos los meses (Cuadro 6). Existió un efecto significativo de la especie ($F=10.98, p<0.01, Gl=1$), de la temporalidad ($F=2.13, p=0.04, Gl=5$) y de la interacción entre la especie: y la estacionalidad ($F=4.06, p=0.03, Gl=5$), no se obtuvo un efecto del sitio ($F=1.83, p=0.28, Gl=1$), tampoco de la interacción entre el sitio y la especie ($F=1.54, p=0.72, Gl=1$), ni de la interacción entre el sitio y la estacionalidad ($F=2.03, p=0.09, Gl=1$).

En el caso del P fue *Piscidia* quien indicó tener la mayor ER, la cual osciló entre el 55 y el 67%, la cual se mantuvo constante a través de todos los meses de muestreo en ambos sitios, en cambio, *Gymnopodium* tuvo una ER menor, de entre 44 y 54% en ambos sitios (Cuadro 7). Se pudo observar un efecto significativo de la especie ($F=11.24, p<0.01, Gl=1$) y de la interacción entre el sitio y la especie ($F=4.22, p=0.04, Gl=1$), sin embargo, esto no se halló a causa del sitio ($F=4.6, p=0.13, Gl=1$), tampoco de la temporalidad ($F=7.86, p=0.06, Gl=5$), ni de la interacción entre el sitio y la temporalidad ($F=1.29, p=0.09, Gl=5$), ni entre la especie y la temporalidad ($F=1.9, p=0.08, Gl=5$).

Cuadro 6. Eficiencia en la reabsorción de N de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia*; registrada durante seis meses de muestreo en dos bosques tropicales secos con precipitación contrastante

	<i>Gymnopodium</i>		<i>Piscidia</i>	
	Sitio semiárido	Sitio subhúmedo	Sitio semiárido	Sitio subhúmedo
Mes	% de N reabsorbido (mg g ⁻¹)			
Jun	27.3 ± 0.8 c	23.9 ± 1.5 c	31.4 ± 2.1 b	31.6 ± 2.6 b
Ago	26.6 ± 0.8 c	21.9 ± 1.3 c	30.6 ± 2.2 b	32.8 ± 2.7 b
Oct	26.7 ± 0.9 c	22.9 ± 1.2 c	30.6 ± 2.4 b	31.7 ± 2.6 b
Dic	45.3 ± 0.7 a	45.3 ± 1.1 a	33.2 ± 2.2 b	30.9 ± 2.8 b
Feb	42.6 ± 2.3 a	44.6 ± 1.4 a	30.3 ± 2.6 b	30.6 ± 2.5 b
Abr	46.2 ± 1.3 a	44.3 ± 1.4 a	31.7 ± 2.3 b	30.9 ± 2.4 b

Los valores representan el promedio ± 1 error estándar (n=10). Se indican letras distintas cuando hubo diferencias significativas entre todos los datos ($p < 0.05$).

Cuadro 7. Eficiencia en la reabsorción de P de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia* registrada durante la temporada de secas y lluvias en dos bosques tropicales secos con precipitación contrastante

Mes	<i>Gymnopodium</i>		<i>Piscidia</i>	
	Sitio semiárido	Sitio subhúmedo	Sitio semiárido	Sitio subhúmedo
	% de P reabsorbido, en mg g ⁻¹			
Junio	49.3 ± 1.1 b	50.5 ± 2.1 b	58.7 ± 0.5 a	55.3 ± 0.6 b
Agosto	44.1 ± 0.7 b	51.4 ± 1.4 b	57.2 ± 0.7 a	56.5 ± 0.8 a
Octubre	49.5 ± 0.8 b	51.4 ± 0.9 b	57.9 ± 1.1 a	56.3 ± 0.8 a
Diciembre	48.2 ± 0.7 b	52.5 ± 2.1 b	58.4 ± 1.0 a	64.2 ± 0.9 a
Febrero	54.4 ± 1.0 b	54.5 ± 1.6 b	60.1 ± 1.3 a	66.9 ± 0.4 a
Abril	54.2 ± 0.9 b	53.7 ± 1.3 b	60.9 ± 0.9 a	67.4 ± 0.6 a

Los valores representan el promedio ± 1 error estándar ($n=10$). Se muestran letras distintas cuando hubo diferencias significativas entre todos los datos ($p<0.05$).

Masa y concentraciones de nitrógeno y fósforo en el mantillo

El mantillo que fue encontrado en los bosques mostraba diferentes etapas de descomposición; sin embargo, se pudieron identificar los restos correspondientes a las hojas de cada especie con menor degradación, no obstante debido a ello, pudo existir una subestimación en la masa del mantillo. Se observó además una mayor acumulación de mantillo en el sitio semiárido, esto se comprobó con la cantidad que pudo ser recolectada y cuya masa total fue superior en un $\sim 50\%$ en el bosque semiárido en comparación al subhúmedo para ambas especies (Cuadro 8), existió un efecto significativo del sitio ($F=10.93, p=0.03, Gl=1$) y de la interacción entre la especie y el sitio ($F=6.8, p=0.04, Gl=1$), pero no pudo observarse para la especie ($F=4.8, p=0.13, Gl=1$).

El mantillo de *Piscidia* fue quien tuvo las mayores concentraciones de N, con 19.4 mg g^{-1} en el sitio semiárido y 17.7 mg g^{-1} en el sitio subhúmedo, estas diferencias fueron estadísticamente distintas de las de *Gymnopodium* quien tuvo 13.14 mg g^{-1} en el sitio semiárido y 11.3 mg g^{-1} en el sitio subhúmedo estas concentraciones tuvieron un efecto de la especie ($F=13.17, p=0.0, Gl=1$), las cuales no se encontraron por efecto del sitio ($F=3.1, p=0.14, Gl=1$), ni de la interacción entre la especie y el sitio ($F=4.1, p=0.08, Gl=1$) (Figura 9).

El P que se encontró en el mantillo osciló entre 0.6 y 0.7 mg g^{-1} , sin que se obtuvieran diferencias significativas a causa del sitio ($F=1.15, p=0.2, Gl=1$), de la especie ($F=0.36, p=0.29, Gl=1$), o de la interacción entre la especie y el sitio ($F=0.86, p=0.45, Gl=1$) (Figura 10).

La relación N: P fue mayor en la especie *Piscidia*, de 27.7 ± 05 en el bosque semiárido y de 25.3 ± 09 en el sitio subhúmedo, estos valores fueron estadísticamente iguales entre ellas y superiores a las encontradas en *Gymnopodium* de 19.4 ± 07 en el sitio semiárido y 25.3 ± 09 en el sitio subhúmedo, se observó un efecto de la especie ($F=6.29, p=0.03, Gl=1$), pero no fue así para el sitio ($F=1.86, p=0.32, Gl=1$), ni para la interacción entre la especie y el sitio ($F=1.45, p=0.30, Gl=1$).

Cuadro 8. Masa de mantillo registrado en el piso forestal bajo las especies *Gymnopodium* y *Piscidia*, en dos bosques tropicales secos con precipitaciónn contrastante

Especie	Sitio	Masa (kg m ⁻²)
<i>Gymnopodium</i>	Semiárido	1.54 ± 129 a
	Subhúmedo	0.84 ± 96 b
<i>Piscidia</i>	Semiárido	0.99 ± 70 b
	Subhúmedo	0.49 ± 27 c

Los valores representan el promedio ± 1 error estándar ($n=20$). Se indican letras distintas cuando hubo diferencias significativas entre todos los datos ($p<0.05$).

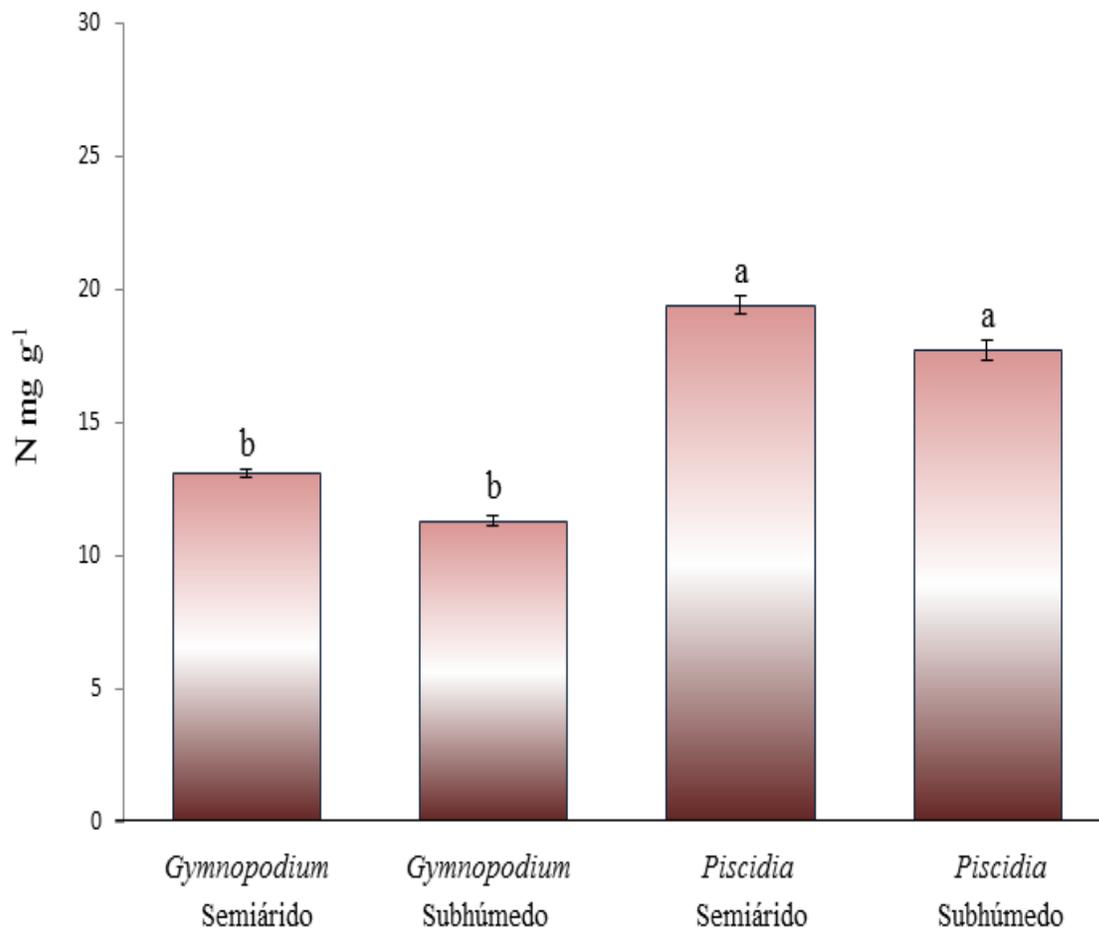


Figura 9. Concentración de nitrógeno registrado en el mantillo de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia*, durante la temporada de lluvias en dos bosques tropicales secos. Los valores representan el promedio \pm 1 error estándar ($n=20$), letras distintas significan diferencias significativas ($p<0.05$).

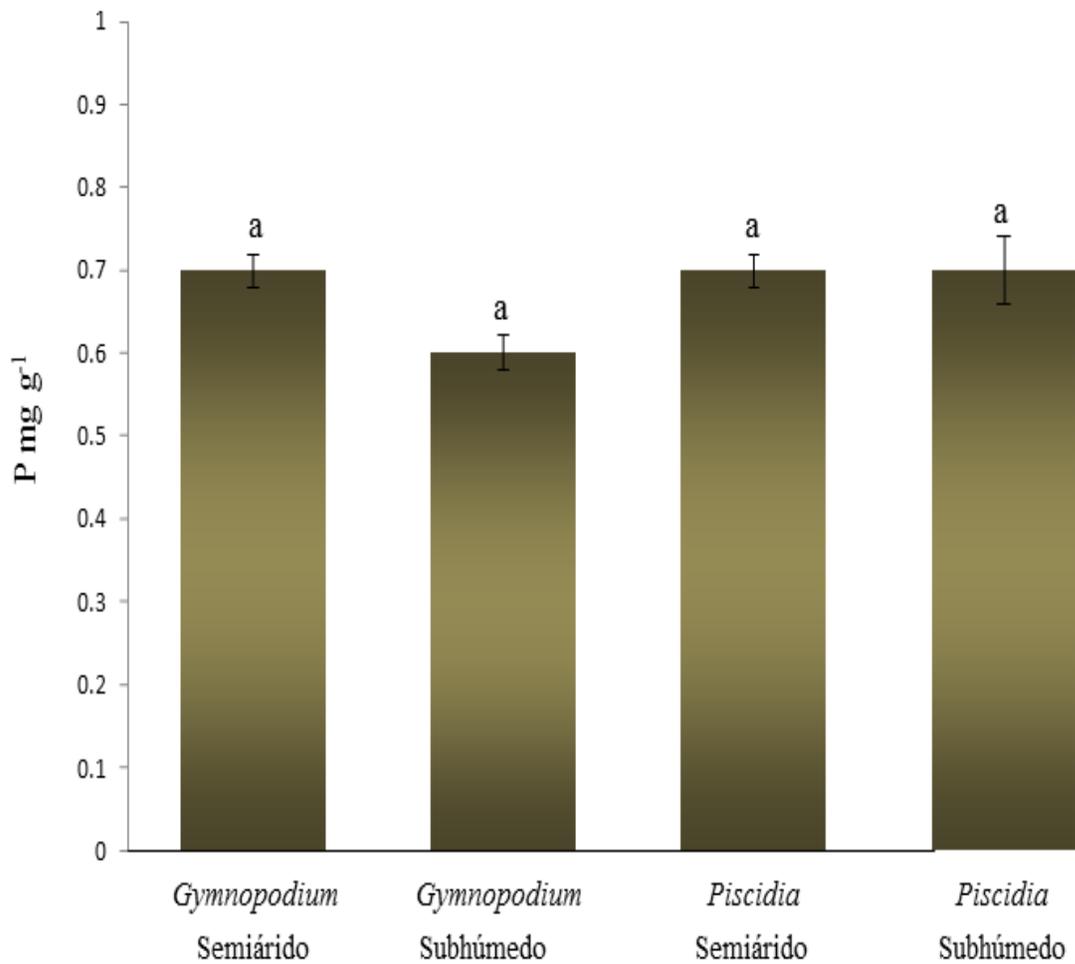


Figura 10. Concentración de fósforo registrado en el mantillo de las especies *Gymnopodium* y *Piscidia*, durante la temporada de lluvias en dos bosques tropicales secos. Los valores representan el promedio \pm 1 error estándar ($n=20$), letras distintas significan diferencias significativas ($p<0.05$).

Concentración de nitrógeno y fósforo en el suelo mineral

El suelo bajo *Piscidia* fue ligeramente mayor en concentración de nitrógeno total (NT) entre el 13 y el 34 % en comparación con *Gymnopodium* en ambos sitios; sin embargo, esta diferencia no fue significativa, efecto de la especie ($F= 2.06, p=0.08, Gl=1$), no obstante se observó una marcada diferencia entre los sitios ($F= 7.3 p=0.03, Gl=1$) donde se encontraron diferencias de hasta un 70 %, pero tampoco se registró un efecto de la interacción entre la especie y el sitio ($F= 2.8, p=0.07, Gl=1$) (Cuadro 9).

El NO_3^- tuvo un comportamiento parecido y se encontró una diferencia significativa a causa del sitio ($F=6.2, p=0.04, Gl=1$), pero no por la especie ($F=0.74 p=0.12, Gl=1$), ni por la interacción entre la especie y el sitio ($F=3.16 p=0.06, Gl=1$). En cambio el NH_4^+ en el suelo no varió entre las especies, ni entre los sitios, se mantuvo constante; efecto de la especie ($F= 0.64, p=0.75, Gl=1$), efecto del sitio ($F=1.21 p=0.1, Gl=1$), efecto de la interacción entre la especie y el sitio ($F=0.92, p= 0.1, Gl=1$) y lo mismo se halló con el PT donde tampoco se notaron diferencias significativas; efecto de la especie ($F= 1.80 p=0.09, Gl=1$), efecto del sitio ($F=1.2, p=0.12, Gl=1$), efecto de la interacción entre la especie y el sitio ($F=0.96, p=0.15, Gl=1$) (Cuadro 9).

Cuadro 9. Concentración de nutrientes en el suelo bajo las especies *Gymnopodium* y *Piscidia* en dos bosques tropicales con precipitación contrastante

Sitio	Especie	N total	P total	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺
		mg g ⁻¹		μg g ⁻¹	
Semiárido	<i>Gymnopodium</i>	19.3 ± 0.9 a	3.5 ± 0.8 b	12.1 ± 0.7 a	5.2 ± 1.0 b
	<i>Piscidia</i>	22.2 ± 0.9 a	3.2 ± 0.3 b	16.4 ± 0.9 a	4.1 ± 4.7 b
Subhúmedo	<i>Gymnopodium</i>	5.6 ± 0.4 b	3.9 ± 0.4 b	2.1 ± 0.9 b	5.3 ± 0.7 b
	<i>Piscidia</i>	8.6 ± 1.6 b	3.4 ± 0.02 b	4.6 ± 1.9 b	4.3 ± 0.5 b

Los valores representan el promedio ± 1 error estándar ($n=20$). Se indican letras distintas cuando hubo diferencias significativas de manera vertical ($p<0.05$).

Flujo de nitrógeno en la especie *Gymnopodium*

En el sitio semiárido se obtuvo la mayor concentración de N en las hojas verdes (23.5 mg g^{-1}), pero al mismo tiempo fue en este sitio donde existió una mayor ER, lo que repercutió en que los niveles de las hojas senescentes se mantuvieron iguales en ambos bosques. En el sitio subhúmedo existió una mayor transformación de los flujos de N en el mantillo con respecto al sitio semiárido, la cual fue cercana al 2 %. Pero finalmente el flujo de NT y NO_3^- en el suelo mineral respondieron al efecto del sitio donde fueron mayores sus concentraciones y no a la influencia de la especie (Figura 11).

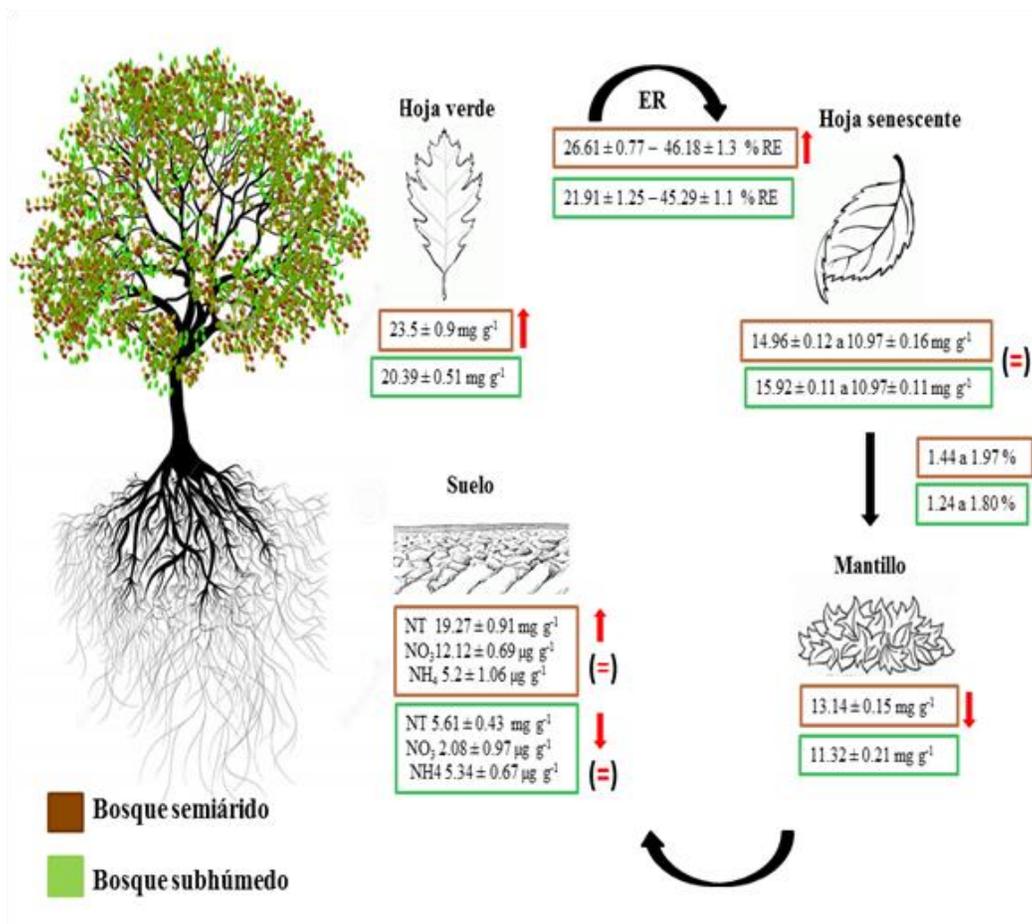


Figura 11. Flujo de N en *Gymnopodium* registrado en las hojas verdes, las hojas senescentes, el mantillo y el suelo, en dos bosques tropicales secos. Las cajas en color café representan a las concentraciones de N en el sitio semiárido y en verde a las concentraciones del sitio subhúmedo. Las flechas rojas indican mayor o menor cantidad de N en comparación con el otro sitio, el símbolo = entre paréntesis simboliza igual cantidad de nutrientes.

Flujo de nitrógeno en la especie *Piscidia*

Para la especie *Piscidia* existieron niveles constantes de su N foliar en ambos sitios, así como su ER fue constante, por lo tanto las concentraciones encontradas en las hojas senescentes fue igual para los dos sitios. No se encontraron diferencias en las concentraciones de mantillo y en el suelo el NT y el NO_3^- se mantuvo con niveles superiores en el bosque semiárido, por otro lado el NH_4^+ fueron constantes (Figura 12).

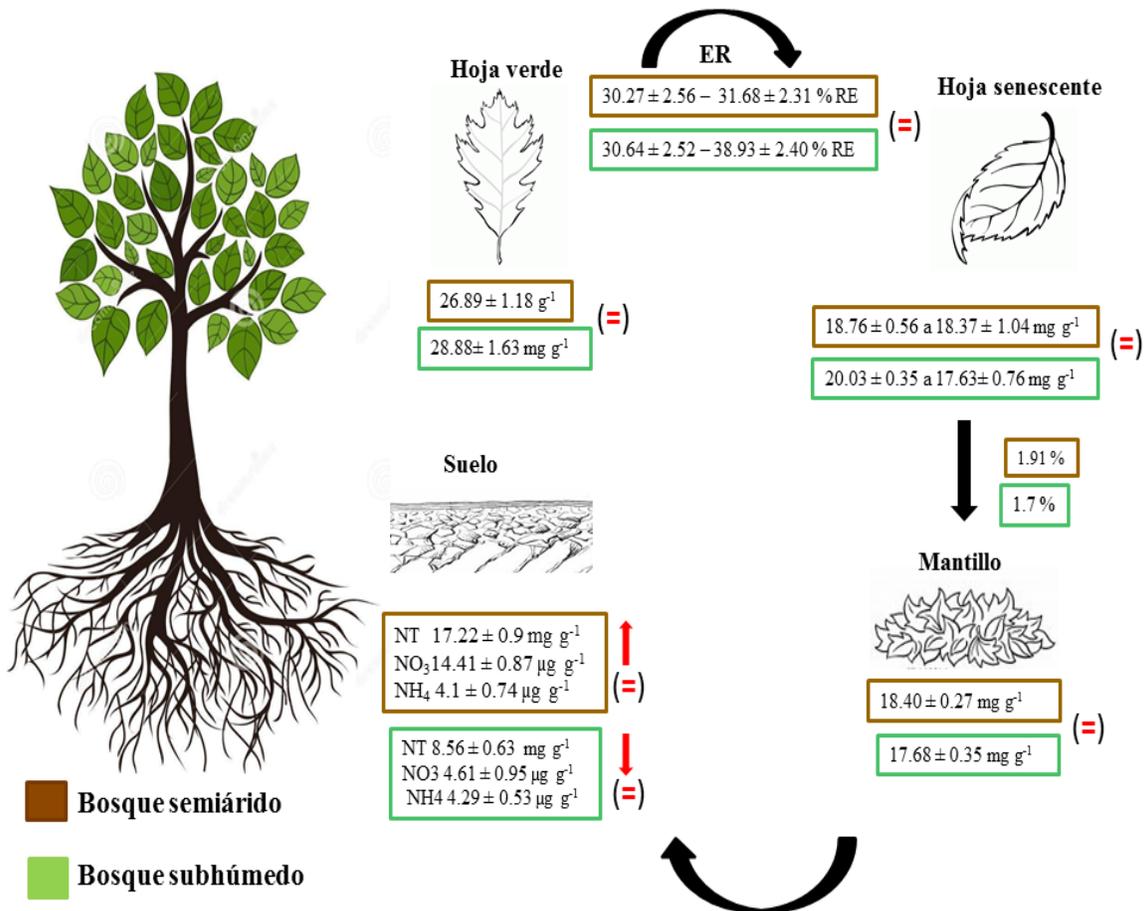


Figura 12. Flujo de N en *Piscidia* registrado en las hojas verdes, las hojas senescentes, el mantillo y el suelo, en dos bosques tropicales secos. Las cajas en color café se refieren a las concentraciones de N en el sitio semiárido y en verde a las concentraciones del sitio subhúmedo. Las flechas rojas indican mayor o menor cantidad de nutrientes en comparación con el otro sitio, el símbolo = entre paréntesis simboliza igualdad de nutrientes entre los sitios.

Flujo de fósforo en la especie *Gymnopodium*

El P se encontró en mayor cantidad en las hojas del sitio subhúmedo en comparación al sitio semiárido, pero ocurrió que al igual como con el N, su ER fue mayor en este sitio, sin embargo, existió un cambio abrupto con el P que se pudo encontrar en el mantillo y el suelo, los cuales disminuyeron drásticamente, pero los resultados del fósforo fueron muy similares en ambos sitios (Figura 13).

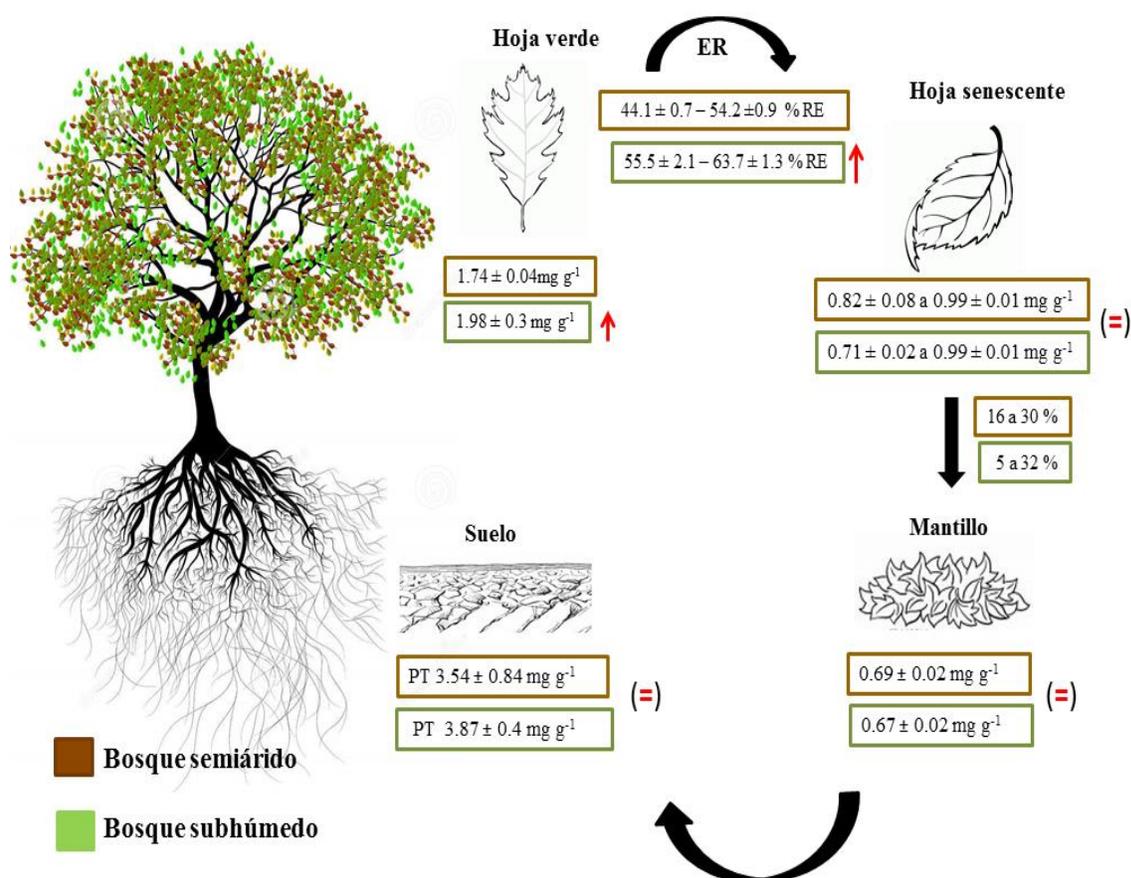


Figura 13. Flujo de fósforo en *Gymnopodium* registrado en las hojas verdes, hojas senescentes, el mantillo y el suelo. Las cajas en color café se refieren a las concentraciones de P en el sitio semiárido y en verde a las concentraciones del sitio subhúmedo. Las flechas rojas indican mayor o menor cantidad de nutrientes en comparación al otro sitio, el símbolo = entre paréntesis simboliza igual cantidad de P entre los sitios.

Flujo de fósforo en la especie *Piscidia*

El P en *Piscidia* cambió con respecto a lo encontrado en *Gymnopodium*, pues además de tener mayores concentraciones en las hojas verdes, fue el sitio semiárido donde se registró una ER fue muy alta, lo cual repercutió en que las hojas senescentes existieran niveles remanentes de P menores al 35%, los nutrientes encontrados en el mantillo y en el suelo fueron muy parecidos entre bosques y no existió un cambio drástico como ocurrió con el N) (Figura 14).

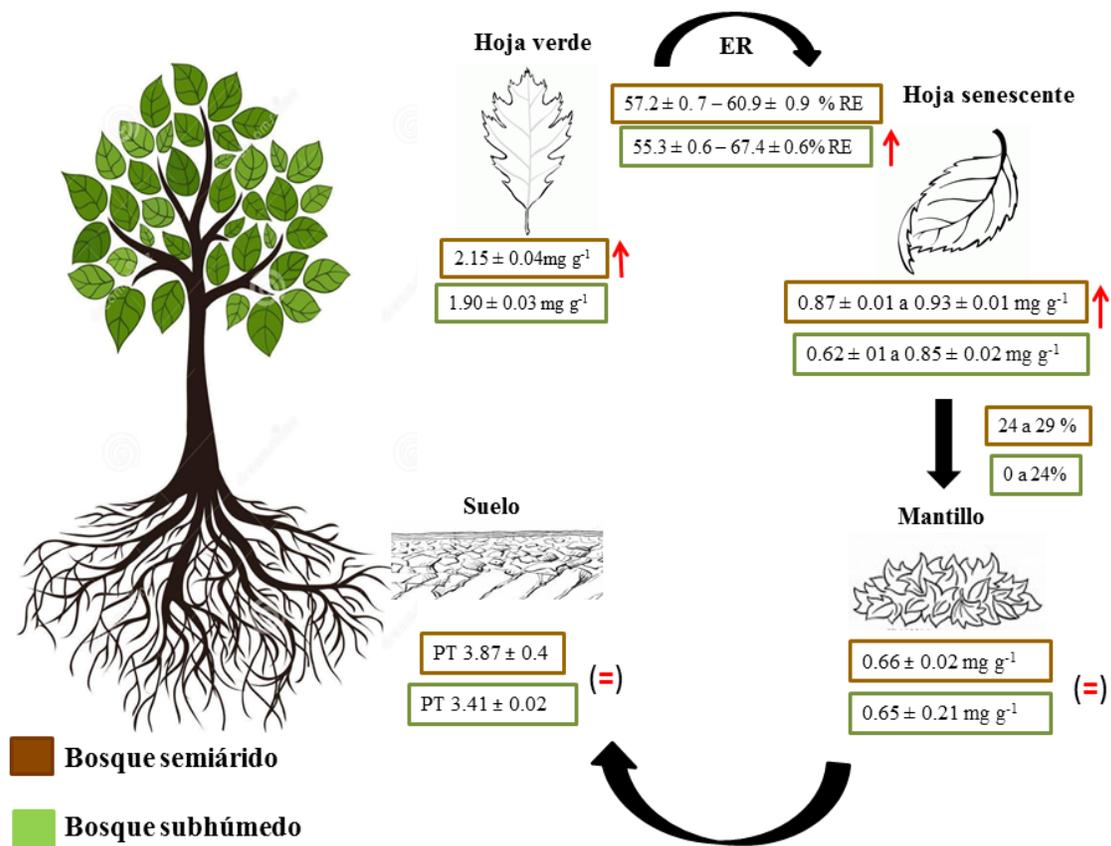


Figura 14. Flujo de fósforo en *Piscidia* registrado en las hojas verdes, hojas senescentes, el mantillo y el suelo. Las cajas en color café se refieren a las concentraciones de P en el sitio semiárido y en verde a las concentraciones del sitio subhúmedo. Las flechas rojas indican mayor o menor cantidad de nutrientes en comparación al otro sitio, el símbolo = entre paréntesis simboliza igual cantidad de P entre los sitios.

Discusión

Heterogeneidad en los ciclos del nitrógeno y del fósforo asociada a las especies

Los principales nutrientes que limitan la PPN de las plantas son el N y el P (Aerts y Chapin 2002) y una manera indirecta de saber acerca de la nutrición vegetal, es a través de mediciones de los nutrientes en las hojas. Nuestros resultados sugieren que las diferencias encontradas en las hojas verdes pudieron deberse a las diferencias en el uso de N por parte de la familia Fabaceae, en comparación con la Polygonaceae. Los datos de N foliar encontrados en ambas especies; de 20.4 mg g⁻¹ para el sitio semiárido y de 23.5 mg g⁻¹ para el sitio subhúmedo en *Gymnopodium* y de 28.8 mg g⁻¹ y 26.8 mg g⁻¹ para *Piscidia*, respectivamente (Figura 7), fueron superiores a los hallados en otros BTS en Yucatán por Campo y Dirzo (2003) quienes reportaron niveles hasta de 18 mg g⁻¹. El N foliar fue estadísticamente mayor en la especie *Piscidia*, lo cual sugiere que la familia reflejó probablemente un proceso de asimilación más eficiente, quizás por la capacidad simbiótica de fijación de N₂ atmosférico.

Algunos estudios sugieren que las concentraciones más altas de N se hayan en las hojas de especies de los bosques tropicales, debido probablemente a la poca limitación de este elemento en los trópicos (Yuan y Chen 2009). No obstante, la variación en la concentración de N en hojas verdes, es uno de los rasgos foliares que ha sido documentado para distintas especies en los bosques tropicales (Campo y Dirzo 2003, Rentería y Jaramillo 2011, Roa *et al.* 2015). Los resultados mostraron, como se postuló en la primera hipótesis, que la circulación de N en *Piscidia* sería mayor que la correspondiente a *Gymnopodium* y se reflejaría en los niveles de N en sus hojas, por otro lado, la concentración de P, aunque también fue mayor en las hojas verdes de *Piscidia*, que en las hojas de *Gymnopodium*, estadísticamente resultaron ser iguales (Figura 8), por lo que la primera hipótesis no se cumplió para el P.

El N de las hojas senescentes resultó ser estadísticamente mayor en la especie *Piscidia*, donde se encontraron niveles de entre 19.2 1 mg g⁻¹ y 20.1 mg g⁻¹ en el bosque semiárido y entre 18.3 y 19.1 mg g⁻¹ en el bosque subhúmedo, esta concentración fue mayor respecto a *Gymnopodium* en un ~ 38 %. La especie *Gymnopodium* por su parte tuvo en los dos bosques la mayor eficiencia en la reabsorción (ER) de N ~ 45 %. (Cuadro 6), por lo que encontramos las menores concentraciones en sus hojas seniles (Cuadro 4), lo cual concuerda con nuestra segunda hipótesis, ya que al no ser una especie que tiene la capacidad de asociarse con especies fijadoras de N₂, requiere una alta ER para satisfacer sus necesidades nutricionales.

Las concentraciones de P en las hojas senescentes en cambio, fueron bajas en ambas especies y en los dos sitios, según los niveles establecidos por Killingbeck (1996). Estadísticamente fue *Piscidia* quien tuvo la mayor ER alcanzando hasta el 67% y provocando que las hojas senescentes fueran muy pobres en P (Cuadros 3 y 5). Esta condición de bajos nutrientes en las hojas senescentes por una alta eficiencia en la translocación de nutrientes, producen hojas senescentes de baja calidad, lo cual podría reducir la descomposición del mantillo y los rasgos de mineralización, repercutiendo en procesos ecosistémicos como la respiración del suelo y la fijación de N₂ (Aerts 1997, Reed 2011).

Cuando se considera el flujo de N, se encuentra que es *Piscidia* quien deja caer la mayor cantidad de N total en ambos bosques; con un total de 1559.2 g m⁻² de N en el bosque semiárido y de 849.3 g m⁻² de N en el bosque subhúmedo, en comparación con *Gymnopodium* donde se encontró 849.3 g m⁻² de N en el bosque semiárido y 788.2 g m⁻² de N en el bosque subhúmedo (Cuadro 3). La especie *Piscidia* perdió grandes cantidades de hojas senescentes al comienzo de la época de sequía, durante el mes de octubre en el bosque semiárido, esto casi duplicó la cantidad de hojas seniles que perdió en el bosque subhúmedo, en cambio, la especie *Gymnopodium* aunque también tuvo mayor pérdida en el bosque semiárido, ésta no fue tan pronunciada como en el bosque subhúmedo (Cuadro 2).

El P que se registró en el mantillo fue estadísticamente igual entre las especies y los bosques ($p > 0.05$) (Figura 10), de forma consistente, las concentraciones de P en el piso forestal del bosque semiárido y subhúmedo (rangos de 0.36 a 0.45 mg g⁻¹ para *Piscidia*, y de 0.27 a 0.39 mg g⁻¹ para *Gymnopodium*, respectivamente) fueron menores que las concentraciones presentes en hojas senescentes (alrededor de 0.70 mg g⁻¹ en ambas especies), sugiriendo una aceleración del ciclo del elemento por una rápida liberación desde el mantillo.

La comparación de los valores de la concentración de N en el mantillo de *Piscidia* de 19.4 mg g⁻¹ en el sitio semiárido y 17.7 mg g⁻¹ en el sitio subhúmedo que resultaron mayores a los de *Gymnopodium* de 13.14 mg g⁻¹ en el sitio semiárido y 11.3 mg g⁻¹ en el sitio subhúmedo, sugieren que el ciclo del N en el piso forestal bajo *Piscidia* está balanceado (es decir no predomina la mineralización), mientras que bajo *Gymnopodium* domina la mineralización de N. Esta situación podría reflejar la mayor descomposición de hojas senescentes de *Gymnopodium* como consecuencia de un menor contenido de compuestos recalcitrantes de difícil ataque por parte de los descomponedores (Bejarano *et al.* 2014).

La concentración de N en el mantillo bajo *Piscidia* fue mayor en ambos sitios en comparación con *Gymnopodium* (Figura 9), resultado que coincide con nuestra primera hipótesis, pero además, pudimos observar que la concentración en las hojas senescentes es mayor que en el piso forestal, este proceso dominante de la liberación del nutriente durante la descomposición indican una rápida mineralización de los nutrientes por descomposición del mantillo.

En los suelos bajo *Piscidia* no se encontraron mayores concentraciones de N total que los suelos bajo *Gymnopodium* (Cuadro 9). Considerando las concentraciones de N y P en hojas verdes, hojas senescentes, mantillo y suelo, se puede sugerir que existen diferencias en la intensidad del ciclo del N entre especies, no obstante, esto no se cumple del todo, pues existe una heterogeneidad en los ciclos de nutrientes. Los diferentes patrones observados entre el ciclo del N y del P sugieren que los ciclos de ambos elementos no están acoplados, es decir, las relaciones de elementos no son absolutos y cambian con respecto a la degradación de los tejidos, pero son cercanos a los postulados por Redfield (Schlesinger *et al.* 2011). La mayor concentración de un nutriente en el piso forestal que en la hojarasca u hojas senescentes, es indicador de inmovilización del nutriente en el por parte de los microorganismos (Campo *et al.* 2000).

La relación que existió entre el N y P (N:P) cambió con la degradación de las hojas y entre los sitios; en las hojas verdes de *Gymnopodium* se encontró una N:P de 13.5 ± 0.4 en el bosque semiárido y de 10.1 ± 0.6 en el bosque subhúmedo, para *Piscidia* de 13.0 ± 1.1 en el sitio semiárido y 13.8 en el sitio subhúmedo, pero en las hojas senescentes esta relación aumentó alcanzando hasta 20.5, como consecuencia de la gran disminución en los niveles de P en las hojas senescentes (Cuadro 5). Finalmente en el piso forestal y en el suelo la relación N:P fue de ~29 (Cuadro 8 y 9). Estos datos sugieren según Koerselman y Meuleman (1996) y Townsend *et al.* (2007), que las especies *Gymnopodium* y *Piscidia* presentan una fuerte limitación por P la cual pudo observarse en las hojas senescentes y que coincide con los altos niveles de ER de P que se registraron (Cuadro 7). Los resultados coinciden con otros encontrados en bosques tropicales (McGroddy *et al.* 2004, Hättenschwiler *et al.* 2008, Yuan y Chen 2009).

Variabilidad regional en el ciclo del nitrógeno y del fósforo

De acuerdo a nuestra tercera hipótesis del trabajo, no obstante, no se pudo observar que en el sitio con mayor precipitación existiera una mayor concentración de N y P en las hojas verdes, ya que ésta respuesta se debió a la especie en sí misma (Figuras 7 y 8). La producción de hojas senescentes por su parte, tuvo un efecto que dependió de la especie y el sitio, siendo *Gymnopodium* quien presentó una producción de hojas senescentes ligeramente mayor en el sitio subhúmedo que en el sitio semiárido (687 y 578 g m⁻², respectivamente), por otro lado *Piscidia* casi duplicó su producción de hojas senescentes en el sitio semiárido (807 g m⁻²) en comparación al sitio subhúmedo (447 g m⁻²) (Cuadro 3), lo que sugiera un efecto importante de la precipitación sobre la producción, y abscisión de las hojas en esta especie.

Los nutrientes del mantillo pueden tener una función crítica en los BTS, en donde las variaciones estacionales de los nutrientes en el piso forestal constituyen uno de los aspectos más importantes del ciclo de nutrientes (Campo *et al.* 2000). Los resultados encontrados sugieren que en el sitio semiárido existen la mayor producción de hojas senescentes (Cuadro 3) y que es *Piscidia* quien aporta mayor cantidad de materia orgánica al piso forestal, probablemente por una mayor sensibilidad al estrés hídrico.

La concentración de nutrientes en los suelos reflejaron diferencias en los dos sitios (Cuadro 9); en el caso del N total éste fue mayor en el sitio semiárido que en el subhúmedo y ligeramente mayores al N total registrado por Campo *et al.* (2016) en el sitio semiárido, sin embargo, los valores del NO₃⁻ fueron muy similares al igual que las cantidades de NH₄⁺. En este caso fueron las condiciones climáticas y específicamente la precipitación quien tuvo la mayor influencia sobre la nutrición del suelo como sugiere Reich y Oleskyn (2004).

Por otro lado y contrario también con esta tercera hipótesis; no se observó una mayor ER en las especies que se encontraron en el sitio semiárido, la cual respondió a la especie; sin embargo, en el suelo sí se pudo observar este incremento en la inmovilización de nutrientes como consecuencia de la menor precipitación (Cuadro 9).

Efectos del régimen de lluvia en la eficiencia de la reabsorción de nutrientes

Diversos estudios han explorado la reabsorción de nutrientes en relación a distintos rasgos ecosistémicos, como el clima, el suelo, la temperatura y rasgos de las plantas como el grosor foliar (Aerts 1996, Yuan, Kazakou *et al.* 2007, Yuan y Chen 2009), en general se ha observado una generalización acerca del aumento en la eficiencia en la reabsorción de N desde los trópicos hacia la tundra, contrariamente a lo que ocurre con el P, cuya eficiencia se incrementa desde las zonas de altas latitudes hacia las zonas tropicales (Yuan y Chen 2009). Siendo la temperatura y la precipitación los factores climáticos que más afectan la ER de nutrientes (Yuan y Chen 2009, Vergutz 2012).

Aunque la correlación entre la ER y el estatus nutricional no siempre han sido observados (Aerts y Chapin 2000, Kobe *et al.* 2005, Kazakou 2007), en general se ha notado una baja eficiencia en la reabsorción de N por parte de las especies fabáceas, pero este rasgo puede ser adaptativo y consideradamente flexible (Vergutz *et al.* 2012). En el caso particular de la leguminosa *Piscidia*, se pudo observar este aspecto de la baja eficiencia en la reabsorción de N en comparación a *Gymnopodium* (Cuadro 6), lo que nos puede sugerir que la especie está fijando N₂ atmosférico y lo cual coincidiría con nuestra primera hipótesis

El aspecto que pudo observarse de manera más clara con respecto a la precipitación, fue el cambio en la ER. La especie *Gymnopodium* presentó su mayor ER de N en el sitio semiárido, a pesar de ser en este sitio donde se encuentran las mayores cantidades de NT y NO₃ (Cuadro 6, Figura 11). El P respondió de manera distinta, la ER niveles de P encontrados fueron significativamente mayores en las especies que se encuentran en el sitio semiárido, es decir, probablemente las especies se encuentran respondiendo a la cantidad de lluvia local y esto se vea reflejado al disminuir las cantidades de P con el aumento de la precipitación, éste fenómeno se ha observado en trabajos como los de Roa *et al.* (2015).

La ER además puede aumentar en aquellas plantas que crecen en suelos muy húmedos propensos a la lixiviación (Buamscha *et al.* 1998), pero con nuestros registros no se observó este patrón (Cuadros 6 y 7). Los nutrientes en las hojas, no correspondieron a las que se encontraron en el suelo, es decir, el NT, NH_4^+ , NO_3^- y PT se mantuvieron constantes en los sitios, lo cual puede sugerir que la precipitación y las condiciones del ecosistema afectan más el uso y la eficiencia de nutrientes que lo que *Piscidia* y *Gymnopodium* pudieran estar afectando directamente el suelo, cabe mencionar que es posible que estos cambios no se hayan visto reflejados al momento del muestreo, o que sea la edad de los sitios lo que aún no permita percibir que estos cambios sean registrados (Jenny 1941).

La ER además es regulada por rasgos foliares, formas de crecimiento y almacenes nutricionales de las plantas (Kull y Krujit 1999, Vergutz *et al.* 2012). Como se observó en este trabajo, las hojas verdes tuvieron mayores concentraciones de N, por lo tanto, es posible que tal como se ha observado que varias especies de esta familia y que puedan regular o combinar mecanismos de asimilación de N del suelo en conjunto con la fijación de N_2 (Peoples y Craswell 1992).

La alta ER que se observó, es una estrategia de conservación y también una adaptación ambiental que puede ayudar a mantener en equilibrio el estado nutricional de los ecosistemas (Aerts 1996, Reed *et al.* 2012). Varios autores sugieren que existe una variedad de parámetros en los BTS que pueden provocar una alta variabilidad en la ER, registrándose niveles de entre 0 y 62 % (Rentería *et al.* 2005) y que pueden influir provocando un menor éxito en la ER de nutrientes, estos factores pueden ser la disponibilidad de agua (Escudero *et al.* 1992; Rentería *et al.* 2005), el tiempo de abscisión (Killingbeck *et al.* 1990, del Arco *et al.* 1991), la sombra (Chapin y Moilanen 1991), la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Rentería *et al.* 2005) o el estatus nutricional actual de las plantas (Chapin 1980).

Según Killingbeck (1996) la ER puede considerarse completa en el caso del N, cuando se encuentran niveles menores a 7 mg en las hojas senescentes, en este estudio se encontró en ambas especies niveles superiores a los 10 mg g⁻¹ en ambos sitios, por lo cual podemos sugerir que las especies están llevando a cabo una reabsorción incompleta de este recurso Figura (Cuadro 6 y 7, Figura 9 y 10). El P por su parte deberá tener concentraciones menores a 0.5mg g⁻¹ para considerársele con un ER total y mayores a 0.8 mg g⁻¹ para considerar una ER incompleta, no obstante nuestros datos de P se encuentran entre estos dos límites, lo que ofrece una aproximación de la alta eficiencia que están realizando las especies (Cuadro 7, Figuras 13 14).

El clima, las propiedades químicas y estructurales del suelo, la disponibilidad de nutrientes y la actividad de los organismos, son los factores que controlan la descomposición del mantillo (Berg y Laskowski 2006). Nuestros sitios de estudio presentaron una fuerte variación en la precipitación, pero no en el resto de factores climáticos, por ello, podría ser elemento de mayor influencia en la concentración de N y P encontradas en el mantillo como sugiere Chapin (2001). En este trabajo se obtuvieron valores que reflejaron una mayor cantidad de N total en el suelo del sitio semiárido (Cuadro 9), lo cual puede deberse a los mayores niveles de materia orgánica que se han registrado para este sitio (Campo *et al.* 2016).

Muchas especies han sido consideradas eficaces para la restauración ecológica cuando pueden ingresar altas cantidades de N al suelo, además de ser especies de rápido crecimiento, alta productividad (Vitousek 2002) y resistentes a ambientes estresantes (Ashton *et al.* 1997), por ello, las especies *Piscidia* y *Gymnopodium* parecen ser una opción viable para la restauración ecológica, y como respuesta al cambio climático inminente, ya que pueden adaptarse a distintos rasgos de precipitación, pueden utilizar el N y el P de manera eficiente reabsorbiendo o como en el caso de *Piscidia* fijando N₂, además de ser utilizados con distintos fines antrópicos.

Conclusiones

- Existen diferencias que no fueron consistentes en todos los aspectos analizados del ciclo de cada nutriente. La circulación del N asociada a *Piscidia* fue mayor que en *Gymnopodium* lo cual se reflejó en mayores concentraciones de N en hojas verdes y en hojas senescentes, sin embargo, la alta eficiencia en la reabsorción dio como resultado poca diferencia entre los niveles registrados en las hojas senescentes, en el mantillo y en el suelo mineral de ambas especies.
- Las diferencias en la precipitación no influyó en la cantidades de nutrientes foliares, ni en la eficiencia en la reabsorción, sin embargo, es el factor que limita la disponibilidad de nutrientes a nivel del piso forestal y del suelo en ambos sitios.
- La eficiencia en la reabsorción de N fue mayor en *Gymnopodium* y cercana al 45 % y el P fue el elemento de mayor reabsorción superando el 60% en la especie *Piscidia*. El P fue el elemento que se mantuvo constantemente bajo en los estudios analizados, por lo que se puede concluir que es el elemento de mayor limitación para ambas especies.

Bibliografía

- Aerts R. 1996. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79:439–49.
- Aerts R, Chapin FS. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* (30):1–67.
- Aerts R, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Callaghan TV. 2007. Climate change has only a minor impact on nutrient resorption parameters in a high latitude peatland. *Oecologia* (151): 132–39.
- Ågren GI. 2004. The C:N:P stoichiometry of autotrophs – theory and observations. *Ecology Letters* 7:185-191.
- Anderson J, Ingram S. 1993. Tropical soil biology and fertility. A Handbook of Methods. Wallingford: CAB International.
- Austin AT, Vitousek PM. 1998. Nutrient dynamics on a precipitation gradient in Hawai'i. *Oecologia*, 113: 519–29.
- Austin A.T, Yahdjian L, Stark JM, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta DA, Schaeffer SM. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141(2): 221–35.
- Banda-RK, Delgado-Salinas A, Dexter KG, Linares-Palomino R *et al.*. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*. 353 (6305):1384-1388.
- Banda-RK, Delgado-Salinas A, Kyle GD
- Bautista FD, Delgado-Carranza C. 2009. Calibration of the equations of hargreaves and thornthwaite to estimate the potential evapotranspiration in semi-arid and subhumid tropical climates for regional applications. *Atmósfera* 22(4):331-48.
- Bautista F, Palacio-Aponte G, Quintana P. 2011. Spatial distribution and development of soils in tropical karst areas from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Geomorphology* 135:308–21.
- Baker AS. 1969. Colorimetric determination of nitrate in soil and plant extracts. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* (7) 802 -7.

- Bejarano M, Crosby MM, Parra V, Etchevers JD, Campo J. 2014. Precipitation regime and nitrogen addition effects on leaf litter decomposition in tropical dry forests *Biotropica* 46:415-24.
- Bern CR, Townsend AR, Farmer GL. 2005. Unexpected dominance of parent-material strontium in a tropical forest on highly weathered soils. *Ecology* 86:626-32.
- Berg B, McClaugherty C. 2008. Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration , 2nd edn. Springer-Verlag, Berlin.
- Binkley D, Giardina C. 1998. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42: 89-106.
- Binkley D. 2005. How nitrogen-fixing trees change soil carbon tree species effects on soils in implications for global change. *Springer* 155-64.
- Borchert R, Rivera G, Hagnauer W. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by anormal drought and rain. *Biotropica* 34: 27-39.
- Bullock, SH, Mooney HA & Medina E (Editores) 1995. Seasonally dry tropical forest, x Cambridge University Press.
- Campo J, Maass JM, Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A . 2000. Calcium, potassium, and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 49:21-36.
- Campo J, Dirzo R. 2003. Leaf quality and herbivory responses to soil nutrient addition in secondary tropical dry forests of Yucatán, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 19(5):525-30.
- Campo J, Vázquez-Yanes C. 2004. Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems* 7:311-19.
- Campo J, Solís E, Valencia MG. 2007. Litter N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after relaxation of nutrient availability constraint. *Forest Ecology and Management* 252:33-40.
- Campo J, Gallardo JF. 2012. Comparison of P and cation cycling in two contrasting seasonally dry forest ecosystems. *Annals of Forest Science* 69(8): 887–94.

- Cárdenas I, Campo J. 2007. Foliar nitrogen and phosphorus resorption and decomposition in the nitrogenfixing tree *Lysiloma microphyllum* in primary and secondary seasonally tropical dry forests in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* (23) 107-13.
- Campo J, Merino A. 2016. Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forests. *Global Change Biology* 22:1942-56.
- Campo J. 2016. Shift from ecosystem P to N limitation at precipitation gradient in tropical dry forests at Yucatan, Mexico. *Environmental Research Letters* 11(9):1-11.
- Castellanos J, Maass M, Kummerow J. 1991. Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil* 131: 225-28.
- Ceccón E, Olmsted I, Vázquez-Yanes C, Campo-Alves J. 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forest of differing regeneration status in Yucatan. *Agrociencia* 36:621-31.
- Cernusak LA, Winter K, Turner BL. 2009. Leaf nitrogen to phosphorus ratios of tropical trees: experimental assessment of physiological and environmental controls. *New Phytologist* 185:770-79.
- Challenger A. 1998. Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro. CONABIO. IBUNAM. ASM, SC, México.
- Challenger A, J Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres, en *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 87-108.
- Chapin FS III, Matson AP, Mooney HA. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer 436 p.
- Chapin FS III, Eviner VT. 2004. Biogeochemistry of terrestrial net primary production in *Treatise on Geochemistry*. Elsevier, Amsterdam 215-47 p.
- CICY (Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.). 2017. <http://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/index.php>
- Clark DA. 2007. Detecting tropical forests' responses to global climatic and atmospheric change: current challenges and a way forward. *Biotropica* 39: 4–19.
- Cornelissen JHC, van Bodegom PM, Aerts R, Callaghan TV. 2007. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters* 10:619–27.

- Crews TE. 1999. The presence on nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: Evolutionary vs Ecological Considerations. *Biogeochemistry* 46: 233-46.
- Daufresne T, Hedin LO. 2005. Plant coexistence depends on ecosystem nutrient cycles. Extension of the resource-ratio theory. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 102:9212-17.
- Davidson EA, Matson PA, Vitousek PM, Riley R, Dunkin K, García-Méndez G, Maass, J. M. 1993. Processes regulating soil emissions of NO and N₂O in seasonally dry tropical forest. *Ecology* (74):130-39.
- Davidson, EA, Reis de Carvalho JC, Vieira GCI, Figueredo De OR, Moutinho P, Ishida YF, Dos Santos PMT, Guerrero BJ, Kalif K, Sabá TR. 2004. *Ecological Applications* 14(4): S150-S63.
- Dentener F, Drevet J, Lamarque JF, Bey I. 2006. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: A multimodel evaluation. *Global Biogeochemical Cycles* 20: GB4003.
- Doyle JJ, Luckow MA. 2003. The Rest of the Iceberg. Legume Diversity and Evolution in a Phylogenetic Context. *Plant Physiology* 131(3):900-10.
- Downie JA. 2014. Legume nodulation. *Current Biology* 24(5): R184-90. Eldridge DJ, Bowker MA, Maestre FT, Roger E, Reynolds JF, Whitford WG. 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14:709–22.
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl, DR, Folarin A, Huberty A et al..2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature* 408:578-80.
- Ferrari A, Wall LG. 2004. Utilización de árboles fijadores de nitrógeno para la revegetación de suelos degradados. *Revista de la Facultad de Agronomía-La Plata* 105 (2) 63-87.
- Gentry AH. 1995. *Seasonally Dry Tropical Forests*, Bullock S, Mooney H, Medina E, Eds. Cambridge University Press, Cambridge, 146–94 p.
- Gómez-Pompa A. 1987. On Mayan silviculture. *Estudios Mexicanos* 3:1-17.
- González-Iturbe JA, Olmsted I, Tun-Dzul F. 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 167:67-82.

- Harrington RA, Fownes JH, Vitousek PM. 2001. Production and resource use efficiencies in N-and P-limited tropical forests: A comparison of responses to long-term fertilization. *Ecosystems* 4:646-57.
- Hirsch AM. 1992. Developmental biology of legume nodulation. *New Phytologist* 122: 211–37.
- Houlton BZ, Wang YP, Vitousek PM, Field CB. 2008. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature* 454:327-30.
- Holbrook NM, Whitbeck JL, Mooney HA. 1995. Drought responses of neotropical forest trees. In *seasonally dry tropical forests: Ecology and Conservation*; Dirzo R, Bullock SH, Mooney HA. Eds. Cambridge: Cambridge University Press, 243-76 p.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2013.
- Iturbe-Ormaetxe II, Escuredo PR, Arrese-Igor C, Becana M. 1998. Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat, *Plant Physiology*. 116:173– 81.
- Jaramillo JV, Martínez-Yrizar A, Sanford LR Jr. 2011. *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, Capítulo 7. Dirzo R, Young HS, Mooney H, Ceballos G. Eds. Island Press.
- Janzen DH. 1988. Tropical Dry Forests. The most endangered major tropical ecosystem. In *Biodiversity*. ed. Wilson EO. Washington, D.C., Natl. Acad 130-37 p.
- Kempers AJ. 1974. Determination of sub –microquantities of ammonium and nitrates in soils with fenol, sodium nitroprusside and hypochlorite. *Geoderma* (12) 201-6.
- Killingbeck TK. 1986. The terminological jungle visited: making a case for use of the term resorption. *Oikos* 42:263-64.
- Killingbeck TK. 1996. Nutrients in Senesced Leaves: Keys to the Search for Potential Resorption and Resorption Proficiency. *Ecology* 77:1716-27.
- Kobe RK, Lepczyk C A, Iyer M. 2005. Resorption efficiency decreases within creasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology* 86:2780-92.
- Koerselman W, Arthur FM. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33:1441-50.
- Lambers HJ, Raven A, Shaver GR Smith SE. 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology and Evolution* 23:95–103.

- Lajtha K, Schlesinger WH. 1986. Plant response to variations in nitrogen availability in a desert shrubland community. *Biogeochemistry* 2: 29-37.
- Lewis SL, Malhi Y, Phillips OL. 2004. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Philos T Royal Society Botanical* 359: 437–62.
- Lim PO, Kim HJ, Nam HG. 2007. Leaf Senescence. *The annual review of plant biology* 58:115-36.
- Lodeiro AR, González P, Hernández A, Balagué LJ, Favelukes G. 2000. Comparison of drought tolerance in nitrogen-fixing and inorganic nitrogen-grown common beans. *Plant Science* 154(1):31-41.
- Losos E and Leigh EG Jr. (eds). 2004. *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a large scale plot network*. University of Chicago Press, Chicago
- Mao R, Song CC, Zhang XH, Wang XW, Zhang ZH. 2013. Response of leaf, sheath and stem nutrient resorption to 7 years of N addition in freshwater wetland of Northeast China. *Plant Soil* 364:385–94.
- Marín D. 1981. Duración foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en árboles de un bosque muy seco tropical. *Acta científica venezolana* 32:508-14.
- Martínez-Yrizar A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest. 13th cap. In *Seasonally Dry Tropical Forests*. Edit. Bullock HS, Mooney AH, Medina E. Cambridge University Press 326-45.
- McKey D. 1994. Legumes and nitrogen: the evolutionary ecology of a nitrogen-demanding lifestyle. Pages 211–228 in J. I. Sprent, McKey D, editors. *Advances in legume systematics*. Part 5. The nitrogen factor. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Matson PA, Vitousek P. 1995. Nitrogen trace gas emissions in a tropical dry forest ecosystem. In *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge 452.
- McGill WB, Cole CV. 1981. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter. *Geoderma* 26:267-86.
- McGroddy ME, Daufresne T, Hedin LO. 2004. Scaling of C:N:P stoichiometry in forest worldwide: Implications of terrestrial Redfield- type ratios. *Ecology* 85(4): 2390-401.

- Maldonado MV. 2013. Fracción activa de la materia orgánica del suelo en bosques tropicales estacionalmente secos: Variación sucesional y edafoclimática. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México 87 p.
- Miles L, Newton CA, DeFries SR, Ravilious C, May I, Blyth S, Kapos V, Gordon J. 2006. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Journal of Biogeography* (33): 491–505.
- Miller PM, Kauffman JB. 1998. Effects of slash and burn agriculture on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecology Management* 103: 191-201.
- Moguel–Ordóñez Y, Echazarreta–Gonzalez C, Mora–Escobedo R. 2005. Calidad fisicoquímica de la miel de abeja *Apis mellifera* producida en el estado de Yucatán durante diferentes etapas del proceso de producción y tipos de floración. *Técnica Pecuaria de México* 43:323–34.
- Murphy PG, Lugo AE. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematic* 17:67-88.
- Nooden LD. 1988. The phenomena of senescence and aging. In *Senescence and Aging in Plants*, ed. LD Nooden, AC Leopold, pp. 1–50. San Diego: Academic.
- Paruelo JM, Lauenroth WK. 1996. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of north America. *Ecological Applications* 6:1212–24.
- Pennington DT, Sarukhán J. 2005. Árboles tropicales de México, guía para la identificación de las principales especies. UNAM-FCE, 523 p.
- Pennington DT, Lavin M, Oliveira-Filho A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry Tropical Forests. *The Annual review of Ecology. Evolution and Systematics* 40:437-57.
- Portillo-Quintero CA, Sánchez-Azofeifa GA. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the America. *Biological Conservation* 143: 144–55.
- Punyasena SW, Eshel G, McElwain CJ. 2008. The influence of climate on the spatial patterning of Neotropical plant families. *Journal of Biogeography* 35: 117-30.
- R- project-Core-Team and contributors worldwide. Maintainer: R Core Team
R-core@r-project.org
- Read L, Lawrence D. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry

- tropical forests in Yucatan. *The Ecological Society of America* 85-97.
- Reed SC, Cleveland CC, Townsend AR. 2007. Controls over leaf litter and soil nitrogen fixation in two lowland tropical rain forests. *Biotropica* 39: 585-92.
- Reed SC, Cleveland CC, Townsend AR. 2011. Functional ecology of free-living nitrogen fixation: a contemporary perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 489–512.
- Reich PB, Oleskyn J. 2004. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 101(30):11001-6.
- Rentería YL, Jaramillo JV, Martínez-Yrizar A, Pérez-Jiménez A. 2005. Nitrogen and Phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees* 19:431-41.
- Rentería YL, Jaramillo JV. 2011. Rainfall drives leaf traits and leaf nutrient resorption in a tropical dry forest in Mexico. *Oecologia* 165: 201-11.
- Roa-Fuentes LL, Campo J, Parra-Tabla V. 2013. Plant biomass allocation across a precipitation gradient: An approach to seasonally dry tropical forest at Yucatán, México. *Ecosystems*.
- Roa-Fuentes LL, Templer PH, Campo J. 2015. Effects of precipitation regime and soil nitrogen on leaf traits in seasonally dry tropical dry forests of the Yucatan Peninsula Mexico. *Oecologia* (179): 585-97.
- Ryan FD, Bormann H F. 1982. Nutrient resorption in northern hardwood forests *Bioscience* 32: 29-32.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*, 1ª edición. Editorial Limusa, 235p.
- Rzedowski J. 1990. *Vegetación Potencial*. Atlas Nacional de México, Sección Naturaleza. Hoja IV.8.2, Vol II. Mapa escala:1:4,000 000. Instituto de Geografía, UNAM, México
- Sánchez-Azofeifa A, Quesada M, Rodríguez JP, Jafet M, Nassar, Stoner KE, Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo AJC, Kalacska MER, Fajardo L, John AG, Cuevas-Reyes P. 2005. Research Priorities for Neotropical Dry Forests *Biotropica* 37 (4) 477-85.
- Schlesinger WH, Cole JJ, Finzi AC, Holland EA (2011) Introduction to coupled biogeochemical cycles. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 5-8.
- Schubert S. 1995. Nitrogen assimilation by legumes-processes and ecological limitations.

Fertilizer Restoration 42: 99–107.

- Sterner RW, Elser JJ. 2002. *Ecological Stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA. 439 p.
- Tateno M. 2003. Benefit to N₂-fixing alder of extending growth period at the cost of leaf nitrogen loss without resorption. *Oecologia* (137): 338–43.
- Tilman D. 1982. *Resource Competition and Community Structure* (Princeton Univ Press, Princeton).
- Tobón W, Urquiza T, Koleff P, Schroeter M, Ortega-Álvarez R, Campo J, Trejo I, Lindig Cisneros R, Carabias J, Sarukhán J, Bonn A. 2017. Restoration planning using a multi-criteria approach to guide Aichi targets in a megadiverse country. *Conservation Biology* 1-36.
- Trejo I, Dirzo R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133-42.
- Townsend AR, Cleveland CC, Asner GP, Bustamante MMC. 2007. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology* 88:107-18.
- Van Klinken RD, Flack LK, Pettit W. 2006. Wet-season dormancy release in seed banks of a tropical leguminous shrub is determined by wet heat. *Annals of Botany* 98: 875–83.
- Valdespino P, Romualdo R, Cadenazzi L, Campo J. 2009. Phosphorus cycling in primary and secondary seasonally dry tropical forest. *Ann. For. Sci.* 66(107): 107p1-p8.
- Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Ferreira N, Jackson BR. 2012. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs* 82(2): 205-20.
- Vitousek PM. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119:553-72.
- Vitousek PM, Farrington H. 1997. Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry* 46: 179-202.
- Vitousek PM, Howarth RW. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea-how can it occur. *Biogeochemistry* 13:87-115.

- Vitousek PM. 1998. In successes, limitations, and frontiers in ecosystem science, eds. Pace ML, Groffman PM. Springer Verlag, New York. pp 432-51.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton ZB, Chadwick AO. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20:5-15.
- Wardle DA, Walker LR, Bardgett RD. 2004. Ecosystem properties and forest decline in contrasting longterm chronosequence. *Science* 305:509-13.
- White DA, Hood CS. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan peninsula. *Journal of Vegetation Science* 15(2):151-60.
- Yen CH, Yang CH. 1998. Evidence for programmed cell death during leaf senescence in plants. *Plant Cell Physiol* 39:922-27.
- Yokelson RJ, Crouse JD, DeCarlo PF, Karl T, Urbanski S, Atlas E, Campos T. 2009. Emissions from biomass burning in the Yucatan. *Atmospheric Chemistry and Physics*. 9:5785- 812.
- Yuan Z, Chen HYH. 2009. Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology and Biogeography* 18: 532-42.
- Zamora P. 2009. Flora útil y su manejo en el cono sur del estado de Yucatán, México. *Polibotánica* 28: 1405-2768.