



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA**

**Dinámica del fósforo edáfico en el bosque tropical seco
secundario de Yucatán, México**

T E S I S

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

JOSÉ SHADDAI OLVERA TORRES

DIRECTOR: DR. JULIO CAMPO ALVES

ASESORES: DR. GERARDO CRUZ FLORES y

M. EN C. ALMA BELLA LÓPEZ LÓPEZ



CIUDAD DE MÉXICO

MAYO DE 2024



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos institucionales

Agradezco a la **UNAM** que mediante la **Facultad de Estudios Superiores Zaragoza** y el **Instituto de Ecología**, permitió mi formación profesional culminando con el presente trabajo de investigación.

Este proyecto contó con el apoyo financiero brindado por el **Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnologías** (CONAHCYT; CF-MG-2019101115425025-154016) y por el **Programa de Apoyos a Proyectos e Innovación Tecnológica** (PAPIIT; IN204521).

A mi comité tutor: **Dr. Julio Campo Alves**, **Dr. Gerardo Cruz Flores** y **Mtra. en C. Alma Bella López López**; por su tiempo, calidez, amabilidad y dedicación, influyendo más allá de mi formación académica.

Agradezco al **Mtro. Enrique Solís Villalpando**, técnico del Laboratorio de Biogeoquímica Terrestre y Clima en el Instituto de Ecología UNAM por la facilitación de las instalaciones y equipo del laboratorio; además de su paciencia, entusiasmo y afectuosa vocación en la enseñanza.

Agradezco al **Dr. Juan Manuel Dupuy Rada**, corresponsable técnico en el presente proyecto por su hospitalidad y facilitar los elementos técnicos, logísticos e intelectuales para sacar adelante este proyecto.

Al **Dr. Marco Tulio Solano De la Cruz**, técnico de la Unidad de Genética Molecular en el Instituto de Ecología UNAM por permitir amablemente el uso de su tiempo y del equipo en los ensayos metodológicos de esta investigación.

A la **Dra. Lucy Natividad Mora Palomino**, técnica académica del Departamento de Ciencias Ambientales y del Suelo en el Instituto de Geología UNAM por el apoyo técnico en los ensayos experimentales que aportaron un mayor peso a los resultados obtenidos en esta investigación.

A la **Biol. Irma Acosta Calixto**, Técnica Académica de la Unidad de Equipos Especializados en el Instituto de Ecología UNAM por su instrucción atenta y amable en el uso de los equipos utilizados en esta investigación.

A la **Dra. Jimena Rey**, responsable de la Biblioteca en el Instituto de Ecología UNAM por permitir y generar un espacio de atención cálida.

Al **Mtro. Francisco Chi May**, **Luis Miguel Uc Uc**, **Cesar Julián Uc Uc**, **Biol. Nicolás Salinas Peba** y a todos los que hicieron posible un trabajo en campo eficiente y ameno.

Agradezco a **James Callaghan**, director general de la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic, quien facilitó el espacio y los recursos para que nuestra estancia en las instalaciones fuera cómoda para acceder a las parcelas experimentales dentro y fuera de la reserva.

Agradecimientos personales

Este proceso tiene una carga muy grande, en el cual, muchas personas depositaron en mis manos, pies y corazón mucho amor y cariño para poder soportarla.

Marcela, honor a quien honor merece y te agradezco con toda mi alma. Si mirara hacia atrás no acabaría por agradecerte, necesitaría otra vida, por esta razón prefiero seguir agradeciéndote cada nuevo día por delante. Gracias, mamá, te amo.

Luis gracias por ser mi papá, gracias por todas tus palabras, silencios, paros, apapachos y juegos. Sería un insulto cualquier ofrecimiento como esta tesis, así que la única manera de agradecerte sería con lo más valioso que tú y mi mamá me dieron. Te amo, papá.

Tonalli, tengo que volver a agradecerle a Marcela la experiencia de la vida contigo. Maestro mío, mucho de lo que soy el día de hoy es por ti. Contigo la vida se ve más ligera, segura, divertida e interesante. Si me hicieran elegir con quien pasar más allá de la eternidad te elegiría a ti, porque aun estando “lejos” siempre estamos cerca sin importar absolutamente nada.

Estás loco, por eso eres el más cuerdo de la casa, te envidio. Parece que lo sabes todo sin decir ni una sola palabra. Gracias por jalarme de la correa. Cooper estas donde debes estar y por eso te agradeceré siempre.

Familia, gracias por alentarme y protegerme con su fuerza, su inteligencia, su alegría, sus tristezas, su mirada, su amor y complicidad en el vaivén de la vida. A los que ya no están, pero siguen arropándome, muchas gracias. A los que siguen sumando kilometraje, o van empezando, agradezco y reconozco cada uno de sus pasos que iluminan la existencia. Estoy muy orgulloso de saber de dónde vengo y con quién lo comparto.

Agradezco a cada uno de mis profesores que, con su vocación sincera y leal, me impulsaron a ir más allá. Inés, Berna, Dr. Héctor Rodolfo García Luisjuan, Dra. Frida Soria Puente, Dra. Aida Gabriela Guzmán López, Dr. Faustino López Barrera, muchas gracias por sus consejos y su confianza depositada en mí.

Julio, agradezco la confianza, sus palabras que me calmaron muchas veces en este valle que parecía prolongado, su paciencia, el recibirme con las puertas abiertas y observar y cultivar en mi un potencial que a veces es difícil notar en uno mismo.

Enrique te agradezco la paciencia, las historias, las clases dadas en carretera, campo y laboratorio. Mi estancia en el laboratorio fue más ligera con tu trato juguetón.

Itzi, te agradezco por recibirme con tanta amabilidad en el laboratorio, para mí, llegar al instituto por primera vez fue como entrar en casa de gigantes y gracias a ti pude ver las cosas más pequeñas y menos intimidantes. Gracias por tus risas y distracciones dignas de toda atención.

Laura, cuando sea grande quiero ser como tú, admiro mucho tu forma de trabajar e inteligencia. Agradezco tu crítica tan constructiva que me impulso mucho en los primeros bosquejos de esta tesis. Con mucho cariño te agradezco, amiga.

Emma, gracias por tu compañía con explosiones de locura, tus palabras de admiración cuando se necesita creer en uno mismo y sobre todo tu escucha.

Agradezco a mis amigos en donde encontré enseñanzas que forjaron mi carácter, apoyo en los momentos más difíciles, de risas a llantos, sinceridad, aventuras y admiración. Son mi salvavidas.

Me agradezco por permitirme seguir adelante y recibir la sabiduría de todos los seres que alimentan la vida.

Dedicatoria

El presente trabajo se lo dedico a todos los que de alguna manera no solo han intervenido en esta etapa tan vertiginosa pero tan grata, sino que me han sostenido en amor.

Marcela Torres Pitaluga

Luis Antonio Olvera San Miguel

Luis Tonalli Olvera Torres

Valentina Bonilla Torres

María Ravelo Bonilla

Olga María Torres Pitaluga

Humberto Torres Adán

Horacio Torres Adán

Alejandra Zamora

Emiliano Arriaga

Martha Mejía

Emi Arriaga

Amaranta Aguilera

Norma López

Contenido

Resumen	1
Introducción	2
Ciclo global del fósforo	3
Ciclo del fósforo en los ecosistemas terrestres	3
Ciclo biogeoquímico del fósforo en el suelo	8
Limitación de la productividad primaria neta por deficiente disponibilidad de fósforo en bosques tropicales y los controles del ciclo del bioelemento en bosques tropicales secos	11
Deforestación y pérdidas del fósforo en bosques tropicales secos y su recuperación durante la sucesión secundaria	13
Los bosques tropicales secos de México y su situación en la Península de Yucatán	17
Justificación	20
Hipótesis	20
Objetivos	21
Métodos	22
Área de estudio	22
Muestreo	27
Fraccionamiento del P edáfico	28
Análisis estadísticos	30
Resultados	31
Discusión	43
Conclusiones	48
Referencias bibliográficas	49
Material Suplementario	63

Resumen

El fósforo (P) es un nutriente que frecuentemente limita el crecimiento de las plantas en bosques tropicales, siendo el suelo su principal fuente de suministro para la vegetación. En este estudio se evaluó la regeneración de su ciclo edáfico en una cronosecuencia de sucesión secundaria de bosques tropicales secos (de 3 a 100 años) en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic y el ejido de San Agustín, en la Península de Yucatán. Para ello, se utilizó la técnica Hedley de fraccionamiento del P determinando el P inorgánico (Pi) y el orgánico (Po) lábil (HCO_3^-), moderadamente lábil (NaOH), el P en minerales primarios (HCl) y el P-ocluido ($\text{P-ocluido} = \text{P-total} - [\text{P-HCO}_3^- \text{ total} + \text{P-NaOH total} + \text{P-HCl}]$), en los primeros 10 cm del perfil de Cambisoles (suelos rojizos con incipiente desarrollo del perfil) y Leptosoles (suelos negros superficiales con alto contenido de materia orgánica y escaso desarrollo pedogenético). Los resultados muestran que las concentraciones del Po moderadamente lábil en ambos suelos fueron mayores en la estación de lluvias que en la estación seca, mientras que se acumuló en el suelo Pi lábil y moderadamente lábil, y Po lábil durante la estación seca. El tiempo de sucesión no afectó las concentraciones del P en Cambisoles; en contraste, en las fracciones de P lábil y moderadamente lábil aumentaron con el tiempo de sucesión en Leptosoles. Se concluye que la estacionalidad de las lluvias modula la dinámica del P en el suelo independientemente de su contenido de materia orgánica, mientras que con el tiempo de sucesión se recupera el ciclo biogeoquímico del P en los suelos orgánicos y más superficiales.

Palabras clave: *Ciclo del fósforo; heterogeneidad biogeoquímica; variaciones estacionales del P; variaciones sucesionales del P.*

Introducción

El fósforo (P) es uno de los nutrientes esenciales para las plantas (Chapin *et al.*, 2011; Elser *et al.*, 2007; Weil & Brady, 2017), ya que participa en la regulación de la producción primaria neta (PPN) del mundo e interviene en funciones como la fotosíntesis, la respiración, el almacenamiento y la transferencia de energía. Además, es un componente básico de macromoléculas (i.e. ácidos nucleicos y fosfolípidos) que participan en todos los procesos fisiológicos, convirtiéndolo en un factor importante en los ecosistemas (Smeck, 1985; Weil & Brady, 2017). Sin embargo, el suministro del P edáfico es limitado debido a que no posee fases estables de gas atmosférico como el nitrógeno (N); por lo tanto, su principal ingreso a los ecosistemas es mediante la intemperización del material parental para posteriormente distribuirse a diferentes almacenes en el suelo con disponibilidad variada para las plantas (Filippelli, 2008; Okin *et al.*, 2004; Walker & Syers, 1976).

La técnica de Hedley del fraccionamiento del P examina las formas en las que este nutriente se almacena en el suelo, evaluando así su disponibilidad (Hedley & Stewart, 1982; Johnson *et al.*, 2003; Tiessen & Moir, 2007; Yang & Post, 2011). Mientras que, el modelo conceptual de Walker & Syers (1976) y Tiessen *et al.* (1984), ofrecen un valioso contexto de los procesos del P a través del tiempo, separando el P inorgánico (Pi) y el P orgánico (Po) en varios grupos con diferente disponibilidad para las plantas (Birkeland *et al.*, 1989; Chapin *et al.*, 1994; Crews *et al.*, 1995; Johnson *et al.*, 2003; Lajtha & Schlesinger, 1988; Walker, 1989).

Los bosques tropicales (BT) constituyen el bioma terrestre más importante en el mundo (Powers & Marín-Spiotta, 2017); sin embargo, la actual dinámica en el cambio de uso del suelo enfocada en la deforestación ha vuelto más grande la cantidad de BT secundarios (Chazdon *et al.*, 2016).

Actualmente, en las zonas tropicales y subtropicales del mundo, los bosques tropicales secos (BTS) son el tipo de BT dominante (~42%) (Murphy & Lugo, 1986; Powers & Marín-Spiotta, 2017); sin embargo, en comparación con los bosques húmedos, históricamente en los BTS secundarios persisten importantes vacíos en el conocimiento de su dinámica biogeoquímica (Campo *et al.*, 2001a, b; Powers & Marín-Spiotta, 2017; Valdespino *et al.*, 2009).

En los BT, el P es un factor limitante para el crecimiento de las plantas (Holl, 1999; Kochian, 2012) a pesar de estar muy bien conservado (Campo *et al.*, 2001a) debido a su uso eficiente en las plantas (Campo *et al.*, 2001b) las cuales, responden con adaptaciones estratégicas en respuesta a la deficiencia del P en suelo (Wu *et al.*, 2020). Esta limitación podría ser el principal conductor en la PPN en los BTS (Campo *et al.*, 2001a; Campo & Vázquez-Yanes, 2004). Sin embargo, existe escasa información sobre el ciclo del P durante la sucesión forestal (Valdespino *et al.*, 2009), por lo que es importante comprender los patrones y mecanismos que promueven la disponibilidad del P en la sucesión secundaria de los BTS (Powers & Marín-Spiotta, 2017; Wu *et al.*, 2020).

Ciclo global del fósforo

El ciclo global del P no tiene un componente gaseoso significativo (Filippelli, 2008; Schlesinger & Bernhardt, 2020). La mayoría del P deriva de la intemperización química del suelo (de 0.05 a 1.0 kg/ha*año, Newman, 1995) (Okin *et al.*, 2004; Walker & Syers, 1976). Sin embargo, la deposición atmosférica del P es una contribución crítica al suministro del P disponible cuando se deposita en algunos BT altamente intemperizados (0.07 a 1.7 kg/ha*año, Newman, 1995) (Mahowald *et al.*, 2005; Okin *et al.*, 2004; Schlesinger & Bernhardt, 2020; Yang & Post, 2011). Además, en la mayoría de los suelos sólo una pequeña fracción del P total está disponible para la biota (alrededor de 13.8×10^{15} g P está en estado lábil o en formas orgánicas) (Schlesinger & Bernhardt, 2020; Wang *et al.*, 2022). La vegetación posiblemente almacena alrededor de 0.5 Pg P (Peta gramo, Pg = 10^{15} g), absorbiendo de 70 a 100 Tg P/año (Tera gramo, Tg = 10^{12} g) (Smil, 2000), lo cual implica una renovación del 0.5% del nutriente al año en los suelos a través de su recirculación en sus formas orgánicas (Schlesinger & Bernhardt, 2020).

El principal flujo en el ciclo global del P es a través de los ríos (Filippelli, 2008; McDowell & Sharpley, 2001; Schlesinger & Bernhardt, 2020), que transportan alrededor de 21 Tg P/año al mar (Smil, 2000). Sin embargo, solo alrededor del 10% de este flujo está potencialmente disponible para la biota marina y el resto sedimenta rápidamente en la plataforma continental; por lo tanto, las profundidades del mar representan una importante reserva del P con un contenido promedio de aproximadamente 3×10^{-6} molar ($\sim 93 \mu\text{g/L}$) (Schlesinger & Bernhardt, 2020). En una escala de tiempo de cientos de millones de años, los sedimentos del océano profundo mediante la subducción del manto y el posterior levantamiento tectónico devuelve las rocas a la superficie (Buendía *et al.*, 2010; Guidry *et al.*, 2000) para estar sujetos a la erosión, completando así, el ciclo global del P (Schlesinger & Bernhardt, 2020).

Actualmente, las actividades humanas han mejorado la disponibilidad del P mediante fertilizantes provenientes de la extracción de rocas fosfatadas (Filippelli, 2008; Schlesinger & Bernhardt, 2020). Esta actividad impacta en el ciclo global del P a un ritmo excesivo que provoca la escasez del P para la agricultura, estimando una duración de las reservas globales del P alrededor de unos 370 años (Cooper *et al.*, 2011; Schlesinger & Bernhardt, 2020).

Ciclo del fósforo en los ecosistemas terrestres

Las dinámicas del ciclo del P en ecosistemas terrestres están influenciadas por interacciones entre los distintos factores que integran los procesos biogeoquímicos y el ecosistema. El P terrestre, al inicio del desarrollo del suelo se encuentra en minerales de apatita cálcica y fosfatos inorgánicos (principalmente de hierro [Fe], aluminio [Al] y calcio [Ca]) (Crews *et al.*, 1995; Filippelli, 2008; Walker & Syers, 1976; Yang & Post, 2011). La intemperización de los minerales fosfatados libera el nutriente en la solución del suelo (Crews *et al.*, 1995;

Cross & Schlesinger, 1995; Smeck, 1985) en distintas formas de ortofosfato (H_2PO_4 , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-}) (Weihrach & Opp, 2018) las cuales son específicas y dependientes del pH (Figura 1).

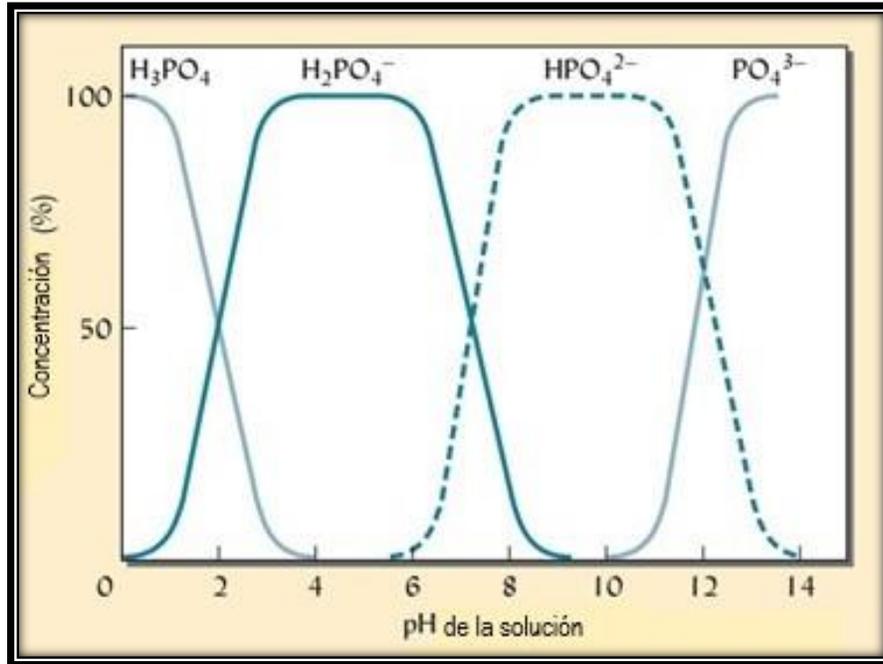
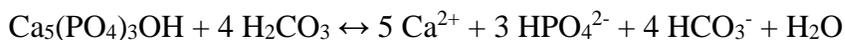


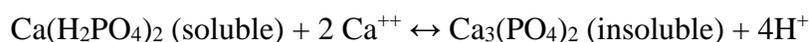
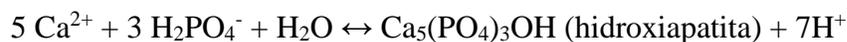
Figura 1. El efecto del pH del suelo en las concentraciones relativas de las distintas formas del ion fosfato. En un valor de pH bajo, existen más iones H^+ disponibles en solución. En suelos cercanos a la neutralidad tanto el HPO_4^{2-} y el H_2PO_4^- se encuentran en la misma cantidad; además, estas formas de P son altamente lábiles (tomado de Weil & Brady, 2017).

El proceso de intemperización puede ocurrir mediante distintos procesos. Por ejemplo, durante la temporada lluviosa, el agua al reaccionar con el dióxido de carbono genera ácido carbónico, el cual puede disolver los minerales fosfatados de Ca (i.e. hidroxyapatita, monetita, brushita, fosfato monocálcico) liberando el P como un producto disuelto en un ion fosfato (PO_4^{3-}) (Filippelli, 2008; Walker & Syers, 1976; Yang & Post, 2011).

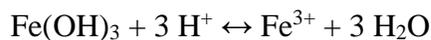
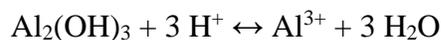


La intemperización, también puede ocurrir al aumentar la acidez del suelo mediante la respiración bioquímica (producción de CO_2) para liberar P disuelto a partir de los minerales pobremente cristalinos. De esta forma, el P disuelto se vuelve accesible para la absorción de microorganismos y las raíces de las plantas (Filippelli, 2008; Yang & Post, 2011). Sin embargo, en suelos calcáreos, la solubilidad del mineral puede cambiar de dirección con un

aumento del pH, altas concentraciones de calcio intercambiable y carbonato de calcio (CaCO₃) para producir la precipitación del P en minerales de solubilidad variable y reduciendo así su disponibilidad (Chapin *et al.*, 2011; Penn & Camberato, 2019).



La intemperización del suelo con una disminución del pH también promueve la disolución de hidróxidos de Al y Fe a través de la hidrólisis de Al y Fe (Penn & Camberato, 2019).



La solución resultante de Al³⁺ y Fe³⁺ puede entonces precipitar directamente con el P en solución para formar componentes insolubles (Chapin *et al.*, 2011; Penn & Camberato, 2019).



Por lo tanto, el pH de la solución del suelo es fundamental dentro del ciclo del P terrestre ya que influye en su solubilidad, movilidad en el suelo y disponibilidad biológica (Penn & Camberato, 2019). Además, la interacción del nutriente con otros minerales provoca que solo una pequeña parte (entre el 5 y 10%, Powers & Marín-Spiotta, 2017) logre ser adsorbida por los microorganismos y plantas. La mayor parte del P en el suelo termina ligado en la superficie de los minerales secundarios que con el paso lento pero continuo del tiempo logra ser encapsulado entre estas partículas minerales (Filippelli, 2008; Yang & Post, 2011) (Figura 2).

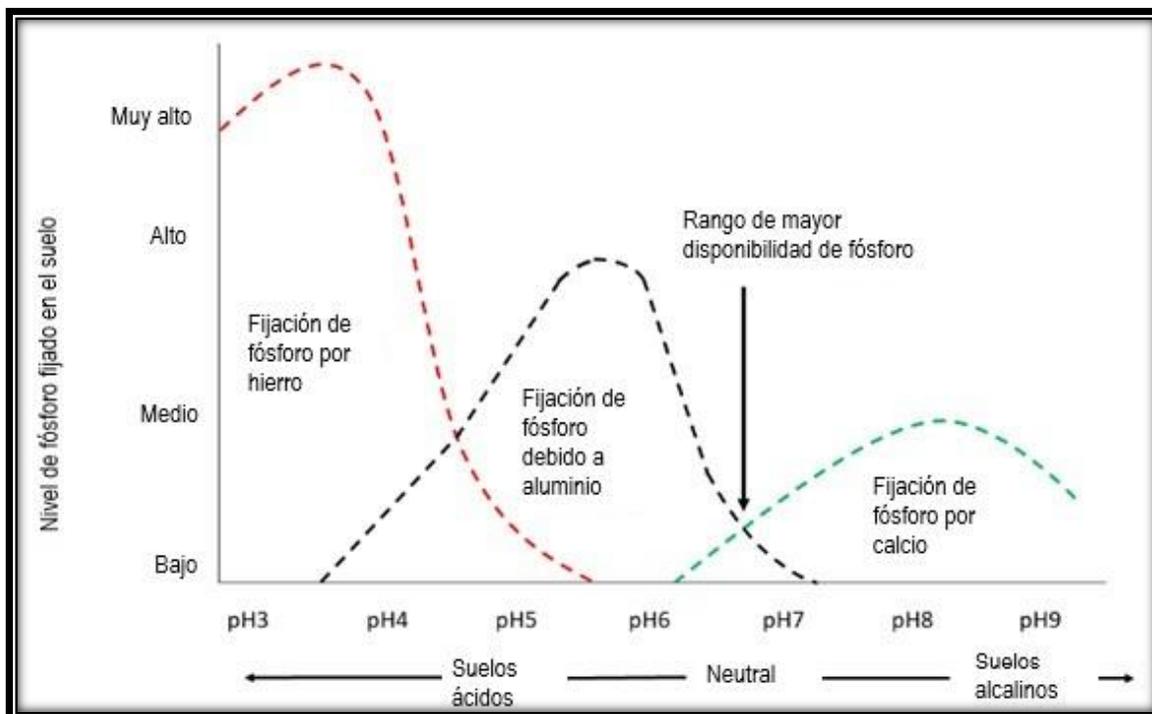


Figura 2. Representación general de la disponibilidad del P y su relación con el pH del suelo. (Penn & Camberato, 2019, redibujado de Price, 2006)

La absorción del P por parte de los minerales secundarios de Fe y Al, es considerado un almacén de difícil acceso para plantas y microorganismos. Sin embargo, las plantas pueden establecer una asociación simbiótica con ciertos hongos micorrícicos, las cuales logran acceder a este almacén mediante la secreción de ácidos orgánicos y enzimas fosfatasa que logran disolver los minerales secundarios de Fe y Al (Crews *et al.*, 1995; Tiessen & Moir, 2007; Yang & Post, 2011). El P que se libera, es absorbido activamente mediante las asociaciones con hongos micorrícicos lo que permite una difusión rápida del fósforo hacia las raíces de las plantas (Figura 3) (Crews *et al.*, 1995; Filippelli, 2008; Yang & Post, 2011).

Los microorganismos tienen un papel central en la conservación y transformación del P (Tate & Salcedo, 1988). A través de la síntesis del P dentro de la biomasa microbiana, se renueva con relativa rapidez una porción importante del almacén del P disponible (Geng *et al.*, 2022; Harrison, 1982; Hedley & Stewart, 1982; Jonasson *et al.*, 1999; Turner *et al.*, 2007). Mientras que, las plantas mediante la caída de hojarasca, su posterior acumulación y descomposición (hojas y raíces) (Maranguit *et al.*, 2017; O'Halloran *et al.*, 1987) crea en el corto plazo una retroalimentación positiva sobre el ciclo del P en el suelo (Gonzalez & Zak, 1994); además de incrementar el carbono orgánico en el suelo (COS) y a su vez estimular las actividades microbianas como la mineralización del P proveniente de esta materia orgánica del suelo (MOS) (Zhu *et al.*, 2021).

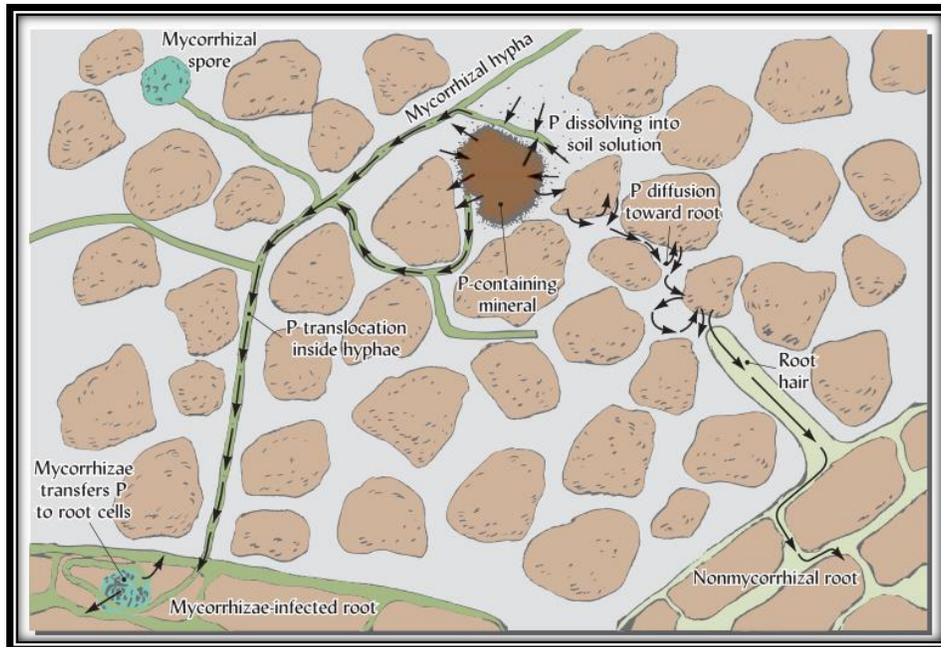


Figura 3. Difusión simple y asociación con hongos micorrícicos en el movimiento de iones fosfato hacia las raíces de las plantas. En suelos con una baja concentración de P lábil su difusión puede ser muy limitante para las raíces. Sin embargo, las asociaciones con hongos micorrícicos ayudan a la raíz a obtener P mediante el transporte citoplasmático (tomado de Weil & Brady, 2017).

El depósito seco (i.e., polvo) puede ser otra entrada del P en los ecosistemas terrestres, principalmente en suelos tropicales altamente intemperizados (Mahowald *et al.*, 2005; Okin *et al.*, 2004; Yang & Post, 2011); sin embargo, se sugiere que su tasa de entrada suele ser pequeña (Yang & Post, 2011).

La escorrentía superficial y subterránea también intervienen en el ciclo del fósforo. Estos fenómenos con el tiempo pueden disminuir la concentración del P en el suelo (Filippelli, 2008; McDowell & Sharpley, 2001); eventualmente, cualquier pérdida a través de la escorrentía es balanceada por nuevo P intemperizado desde los minerales primarios en la base de la columna del suelo, o inmovilizado rápidamente por los microorganismos (Filippelli, 2008; Yang & Post, 2011).

Actualmente, el ciclo del P terrestre está dominado principalmente por la agricultura y las actividades humanas. La fertilización, por ejemplo, permitió incrementar el P disuelto para el incremento de la producción de alimentos presentándose así, un crecimiento exponencial de la población global como consecuencia. Por otro lado, la deforestación, remueve el almacén del P en la materia vegetal además de remover el horizonte O y A del suelo. También las fuertes alteraciones al paisaje provocan que gran parte del P sea lixiviado y transportado mediante escorrentía hacia ríos, lagos y océanos (Filippelli, 2008).

Ciclo biogeoquímico del fósforo en el suelo

El P en el suelo se puede esquematizar en distintos almacenes. La disponibilidad para biota de cada almacén es específica. Sin embargo, el P puede experimentar cambios en su bioquímica a través del tiempo (Figura 4).

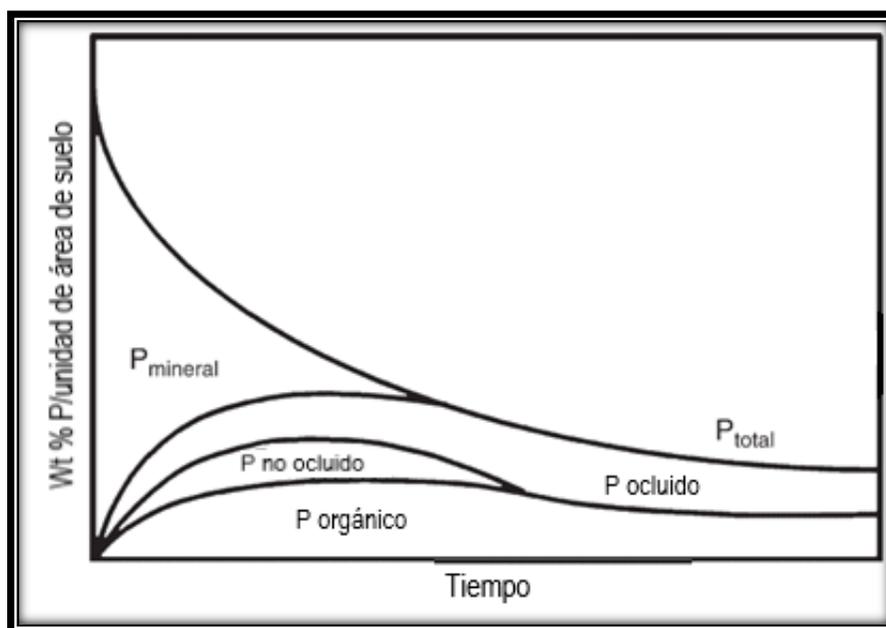


Figura 4. Cambios de la geoquímica del P en el suelo a través del tiempo (basado en T. W. Walker & Syers, 1976). Se muestra la transformación de P mineral a P lábil (P no ocluido) y orgánico antes de que el P-ocluido y P_o sean las formas dominantes. Existe una pérdida continua del P total en el sistema (Filippelli, 2009).

En el inicio del desarrollo del suelo, el P se encuentra en una forma mineral (P mineral, P-HCl) (Crews *et al.*, 1995; Filippelli, 2008; Walker & Syers, 1976; Yang & Post, 2011). El P de origen mineral, comúnmente es referido como P inorgánico (P_i) y constituye una fracción pequeña del P-total en el suelo (entre el 5 y 10% del almacén total del P edáfico) (Powers & Marín-Spiotta, 2017).

La disolución de los minerales primarios como consecuencia de la intemperización libera el P en la solución del suelo. El nutriente, una vez ahí, puede incorporarse en el almacén de P lábil que de acuerdo con su origen mineral puede ser definido como P lábil inorgánico ($P_i\text{-NaHCO}_3$). Este almacén está disponible rápidamente para las plantas y la biota del suelo (Crews *et al.*, 1995; Cross & Schlesinger, 1995; Smeck, 1985).

El P que se incorpora a las plantas es transformado para su uso en la producción de biomasa y ésteres de fosfato (ácidos nucleicos, fosfolípidos y fosfatos de azúcar) (Smeck, 1985). Este

P puede retornar al suelo a través de la senescencia de las hojas y la muerte las raíces finas de la vegetación (Campo & Merino, 2019; O'Halloran *et al.*, 1987; Smeck, 1985) y es comúnmente conocido como P orgánico (Po). El avance del desarrollo del suelo puede incrementar la cantidad de Po debido a su acumulación en la MOS (Yang & Post, 2011). Además, hojarasca que cae al suelo y la MOS acumulada es una mezcla compleja de materiales con diversos grados de descomposición bacteriana y fúngica y mineralización (Bolan, 1991; Campo & Merino, 2019; Turner *et al.*, 2002; Walbridge, 1991; Wood *et al.*, 1984). Las fuentes de Po más lábiles a la mineralización conocidos como P lábil orgánico (Po-NaHCO₃) son los fosfatos mono-éster (fosfatos de azúcar, fosfoproteínas y mono-nucleótidos) y di-éster (DNA, RNA, fosfolípidos).

En el suelo, comúnmente las fuentes de Po menos lábiles a la mineralización conocidos como P moderadamente lábil orgánico son los fosfatos de inositol (Figura 5) (Huang *et al.*, 2017; Turner *et al.*, 2002). Este almacén de Po constituye entre el 35-65% del P total en el suelo y a veces hasta el 90% (McConnell *et al.*, 2020). Además, el Po acumulado no solo es derivado de la acumulación de los desechos de plantas y animales (Smeck, 1985); sino que entre el 3 – 14% está retenido (inmovilizado) en la biomasa microbiana (Weihrauch & Opp, 2018). Actualmente, los cambios en la composición del Po durante el desarrollo del suelo no están bien definidos (Vitousek *et al.*, 1997). Sin embargo, la descomposición y la mineralización del Po en el corto plazo se sabe que son procesos impulsados biológicamente (O'Halloran *et al.*, 1987); los cuales, son controlados por plantas y microorganismos (McConnell *et al.*, 2020). Además, la limitación del Po está controlada por factores ambientales que influyen en la productividad y la mineralización (por ejemplo, el pH, la temperatura, la humedad del suelo, la MOS, etc.) (Weihrauch & Opp, 2018).

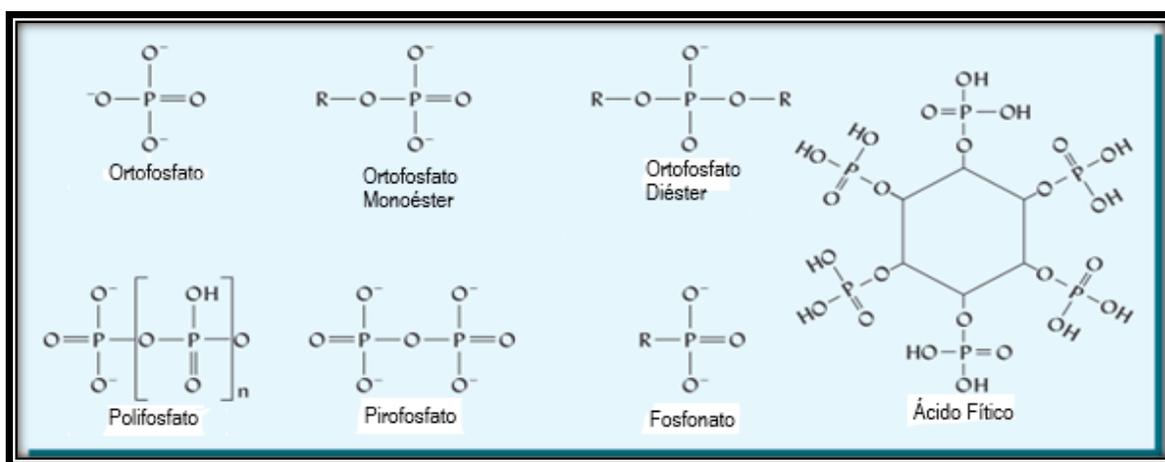


Figura 5. Tipos de componentes de fósforo orgánico comúnmente encontrados en los suelos, donde “R” representa el resto de una molécula orgánica más grande. La mayoría del fósforo orgánico del suelo se presenta como algún tipo de éster de fosfato. El ion inorgánico de ortofosfato está también representado (parte superior izquierda). El ácido fítico (extrema derecha) es una molécula de almacenamiento vegetal y un ejemplo de un mono-éster de fosfato, es uno de los más abundantes compuestos orgánicos de fósforo en los suelos. Los ácidos nucleicos que componen la molécula del código genético, DNA, son ejemplos de un di-éster de fosfato común en pequeñas cantidades en los suelos (tomado de Weil & Brady, 2017)

El Pi-NaHCO_3 derivado de un origen mineral o de la mineralización del Po-NaHCO_3 que no es absorbido por plantas y microorganismos puede ligarse a las superficies de ciertos minerales secundarios formados a partir pH (Figura 6). Este P representa un almacén de P moderadamente lábil inorgánico (Pi-NaOH), el cual es accesible para las plantas en respuesta al gradiente de difusión que ocurra alrededor de las raíces de las plantas o de la actividad de los microorganismos y puede variar de acuerdo con las propiedades del suelo (Wang *et al.*, 2022); las cuales determinan la capacidad de intercambio catiónico, el producto de la solubilidad y la cinética de la disolución de los minerales secundarios (McConnell *et al.*, 2020; Crews *et al.*, 1995; Cross & Schlesinger, 1995; Smeck, 1985; Turner *et al.*, 2007; Walker & Syers, 1976).

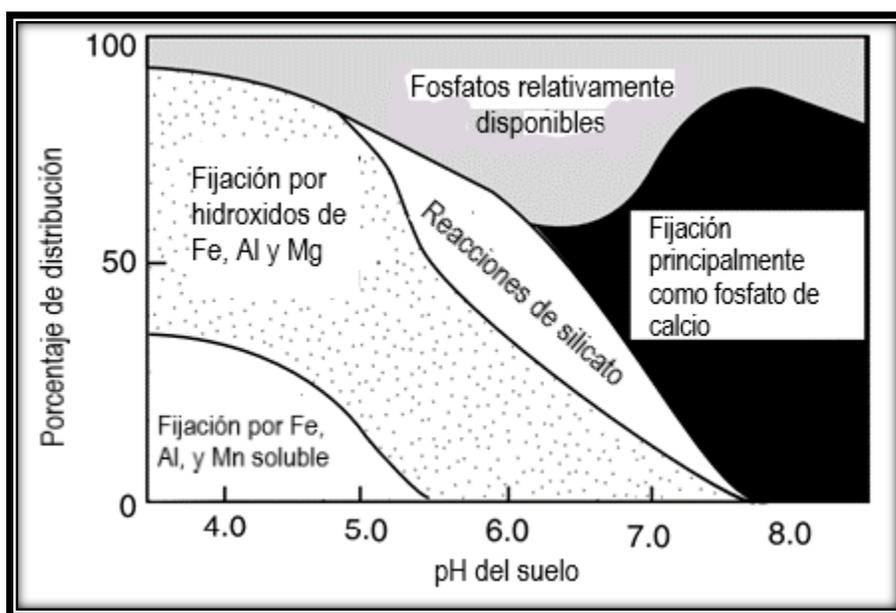


Figura 6. Efecto del pH en la mayoría de las formas del P presentes en el suelo. La baja solubilidad de los componentes de P en un bajo y alto pH resultan en una ventana relativamente estrecha de P disponible cerca de un pH de 6.5 (tomado de Chapin *et al.*, 2011).

Los minerales secundarios de P (i.e., el almacén de P-NaOH) con el tiempo pueden ser encapsulados por óxidos secundarios Fe y Al u otros minerales del suelo. Este almacén comprende el P-ocluido, el cual es de difícil acceso y accesible solo a largo plazo (Figura 4) (Crews *et al.*, 1995; Smeck, 1985; Yang & Post, 2011; Tiessen & Moir, 2007). Sin embargo, se sugiere que los hongos sí son capaces de adquirir estas formas de P considerando esta reserva como una fuente importante para las plantas y sus asociados microbianos por décadas (Frizano *et al.*, 2002).

En la mayoría de los suelos, el ciclo de transformaciones del P, requiere una escala de tiempo geológica, de cientos a miles de años; sin embargo, transformaciones parciales son evidentes y significativas dentro de una escala de tiempo pedológica (Smeck, 1985). Además, se puede

decir que el Pi-NaHCO_3 es altamente dinámico en el suelo, es regulado y distribuido entre sus formas lábiles (Pi y Po-NaHCO_3) y moderadamente lábiles (Pi y Po-NaOH) (O'Halloran *et al.*, 1987) mediante procesos de sorción-desorción en las partículas del suelo e inmovilización-mineralización mediante procesos biológicos (O'Halloran *et al.*, 1987). Estos procesos coexisten (McConnell *et al.*, 2020) debido a que la MOS no solo puede incrementar el Pi en la solución del suelo mediante la mineralización del Po (Guppy *et al.*, 2005), sino también puede influir en el incremento de su solubilidad (Hunt *et al.*, 2007; Oburger *et al.*, 2011). Esto genera un equilibrio dinámico (Krey *et al.*, 2013) dependiente de las propiedades físicas y químicas del suelo (Wang *et al.*, 2022). Sin embargo, es fundamental definir las condiciones en las cuales un proceso domina sobre otro (McConnell *et al.*, 2020).

Limitación de la productividad primaria neta por deficiente disponibilidad de fósforo en bosques tropicales y los controles del ciclo del bioelemento en bosques tropicales secos

Los BT a pesar de que ocupan aproximadamente el 12% del área terrestre global son considerados uno de los biomas más importantes en todo el mundo (Powers & Marín-Spiotta, 2017) debido a que almacenan el 50% de toda la biodiversidad (Townsend *et al.*, 2011) y ser un importante sumidero de carbono (C) (25% del total almacenado en plantas, Townsend *et al.*, 2011; y un almacén tres veces más grande en los suelos que en la vegetación, Pan *et al.*, 2011) (Lewis *et al.*, 2009; Luysaert *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2008; Stephens *et al.*, 2007). Debido a esto, tienen una capacidad desproporcionada de afectar los niveles de CO_2 atmosférico (Clark, 2007); por lo tanto, tienen un papel central en los ciclos biogeoquímicos globales y en la regulación del clima en el planeta (Bonan, 2008; Clark, 2007; Malhi & Phillips, 2004).

Los BTS representan cerca del 40% de todos los tipos de bosques en los trópicos (más de $1.05 \times 10^6 \text{ km}^2$) (Arellano-Martín *et al.*, 2022; Mesa-Sierra *et al.*, 2022; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). El almacén de C en los BTS cubre densidades importantes en la vegetación (39-57 MgC/ha) y en el suelo (40-80 MgC/ha) (Houghton & Nassikas, 2017). Sin embargo, a pesar de que los BTS contienen grandes cantidades de C almacenado, la mayor parte de los esfuerzos de la investigación se ha enfocado en los bosques tropicales húmedos (BTH) (Campo & Merino, 2016; Corona-Núñez *et al.*, 2018; Dirzo *et al.*, 2011; Skutsch *et al.*, 2009).

El ciclo del C terrestre no es posible entenderlo sin considerar las formas en las que otros nutrientes restringen su dinámica (Townsend *et al.*, 2011). El P es uno de los nutrientes que afecta múltiples aspectos del ciclo del C (Aragao *et al.*, 2009; Chave *et al.*, 2010; Quesada *et al.*, 2009). El P puede limitar la recuperación completa y a largo plazo de los BTs debido a que es considerado un nutriente que limita fuertemente la producción primaria neta (PPN) de estos bosques en suelos muy intemperizados y lixiviados (Cleveland & Townsend, 2006; Tanner *et al.*, 1998; van der Sande *et al.*, 2022; Vitousek, 1984; Vitousek *et al.*, 2010).

La limitación por P de la PPN en los ecosistemas terrestres es un fenómeno global que afecta a múltiples procesos ecosistémicos pero algunos estudios sugieren que la magnitud de sus efectos es mayor en regiones tropicales y subtropicales (Hou *et al.*, 2020).

La baja concentración de P presente en el material parental (con excepción de las rocas sedimentarias) durante el desarrollo de los suelos limita el crecimiento de las plantas y otros procesos ecosistémicos. Esto es posible debido a que los procesos de desarrollo del suelo contribuyen a la inaccesibilidad del P en algunas partes del suelo para las raíces, separando físicamente a la biota de los almacenes del nutriente y los minerales que lo contienen (Vitousek *et al.*, 2010).

La limitación de P puede incrementar con el tiempo. A medida que la disponibilidad de P en el suelo disminuye, las relaciones foliares de N:P y las tasas de reabsorción de P aumentan. Lo anterior sugiere un uso eficiente de P característico de un sistema limitado por P (Bünemann *et al.*, 2011; Vitousek, 1984; Walker & Syers, 1976; Wardle *et al.*, 2004).

Los procesos microbianos también pueden estar limitados por la disponibilidad de P en el suelo. El contenido de P en la hojarasca regula su tasa de descomposición (Bünemann *et al.*, 2011), sugiriendo que su liberación de la materia orgánica del suelo (MOS) y el flujo de C a la atmósfera están limitados por su disponibilidad de P (Bünemann *et al.*, 2011). La limitación del P en la actividad microbiana puede tener múltiples implicaciones; por ejemplo, la alta inmovilización microbiana de P acentuaría su limitación en el suelo afectando el crecimiento de las plantas. Sin embargo, los microorganismos pueden representar un almacén crucial de P al prevenir pérdidas permanentes hacia depósitos con menor disponibilidad y/o que se pierda por lixiviación (Bünemann *et al.*, 2004; Bünemann *et al.*, 2011).

Los cambios climáticos, también podrían estar afectando al ciclo del P. El aumento de las concentraciones de CO₂ atmosférico estimula el crecimiento de los árboles, sugiriendo que podría haber una mayor demanda de nutrientes en las plantas (incluyendo el P). Lo anterior resultaría en aumentos de Po en la biomasa viva y en la MOS en descomposición. Las tasas de descomposición podrían suprimirse en suelos pobres al aumentar las relaciones de C:P en la hojarasca. Por lo tanto, el ciclo del P regularía fuertemente las respuestas de los BTS al cambio global (Bünemann *et al.*, 2011).

La deficiencia de oxígeno en los suelos podría limitar el uso de P por parte de las plantas, al retardar la descomposición de la MOS por lo que el Po puede llegar a acumularse (Ugolini & Mann, 1979). La formación de complejos insolubles de Fe (III) con el P, también son consecuencia de suelos anaeróbicos. En cambio, condiciones aeróbicas reducen los complejos de Fe a complejos más solubles (Fe [II]) aumentando considerablemente las tasas de agotamiento del P en el suelo (Miller *et al.*, 2001; Thompson *et al.*, 2006). Sin embargo, la unión del P en las partículas del suelo y su precipitación dentro de minerales secundarios (hidróxidos de Fe, Al, Mg o Ca) representa una competencia del P disponible en el suelo con la biota en el corto tiempo (Olander & Vitousek, 2004); además de representar un almacén acumulable de P en el largo plazo (Vitousek *et al.*, 2010).

El fuego es otro factor ambiental que podría aumentar la limitación de P. El fuego con al menos 2,000 °C durante 30 minutos puede transformar el Po en Pi (piro-mineralización). En cambio, a temperaturas > 774 °C oxidan el P a P₂O₅ y de esta manera se volatiliza (Galang *et al.*, 2010). Esto ocasiona pérdidas que pueden ir de 8-11 kg P/ha (Giardina *et al.*, 2000; Sommer *et al.*, 2004; Weihrauch & Opp, 2018).

Deforestación y pérdidas del fósforo en bosques tropicales secos y su recuperación durante la sucesión secundaria

En los trópicos, la deforestación es un fenómeno que causa la pérdida de millones de bosques primarios cada año (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2023) y es la principal amenaza de los BTS en México (Corona-Núñez & Campo, 2022). Como fenómeno que cambia la cobertura vegetal, provoca una disminución en la calidad del suelo, afectando negativamente sus procesos físicos (erosión y compactación), químicos (disrupción del ciclo de nutrientes) y biológicos (pérdida de la diversidad microbiana y de la macrofauna del suelo, su abundancia y actividad) (Lai & Kumar, 2020; Tilman *et al.*, 2001; van der Sande *et al.*, 2023). Estos cambios se presentan generalmente de forma más rápida en la capa superior del suelo, donde la mayoría de los eventos de actividad microbiana, acumulación y descomposición de raíces y hojarasca toman lugar (van der Sande *et al.*, 2023).

La frecuencia e intensidad de incendios en un sitio, por ejemplo, puede resultar en grandes pérdidas de P superficial, ocasionando que la recuperación de la concentración del P hacia los valores de los bosques primarios no suceda o se presente de manera muy lenta (Bauters *et al.*, 2021; van der Sande *et al.*, 2023). Mientras tanto, las concentraciones de los almacenes de P más profundos en el perfil del suelo es posible que no sean tan diferentes entre los bosques más viejos y el suelo en uso agrícola (van der Sande *et al.*, 2023).

La disminución de la cobertura y producción vegetal puede ocasionar un aumento de la temperatura y una mayor respuesta a la descomposición de la MOS. Lo anterior, produciría una disminución del P y carbono orgánico del suelo (COS). Mientras que un aumento de la temperatura facilita el encapsulamiento del P disponible y mineral secundario del suelo (P-NaHCO₃ y P-NaOH). Además, existe una relación de la pérdida de cobertura vegetal con el riesgo de incrementar la pérdida de partículas finas del suelo conducidas por el efecto del viento, las cuales contienen mayor contenido de P y mayor capacidad de adsorción a diferencia de las partículas gruesas (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2013; Dixon *et al.*, 2016; Hou *et al.*, 2018; Jobbagy & Jackson, 2000; O'Halloran *et al.*, 1987; Yuan *et al.*, 2017).

La disminución de las partículas finas ocasiona que los suelos sean propensos a la pérdida de nutrientes mediante lixiviación y escorrentía cuando se experimenta una alta cantidad de precipitación (Sims *et al.*, 1998). En cambio, si la precipitación se presenta en un suelo con un mayor contenido de partículas finas puede afectar positivamente la disponibilidad del P (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2013; Hou *et al.*, 2018; O'Halloran *et al.*, 1987).

La recuperación biogeoquímica del P durante la sucesión secundaria de los BTS es un fenómeno que aún debe ser evaluado (Sullivan *et al.*, 2019), debido a que durante la sucesión en BT las concentraciones de P pueden disminuir o permanecer relativamente estables (Peltzer *et al.*, 2010; Powers & Marín-Spiotta, 2017). Estos cambios poco predecibles en la concentración del P (Peltzer *et al.*, 2010) son debido a la diversidad biológica, química y biofísica de los trópicos (Porder & Hilley, 2011; Townsend *et al.*, 2008). Por lo tanto, la regeneración de los bosques puede ser a través de diferentes procesos (Figura 7) (van der Sande *et al.*, 2023) y comenzar con cantidades de nutrientes bastante diferentes (Powers & Marín-Spiotta, 2017). Sin embargo, existen factores clave que deben tomarse en cuenta como el clima, el material parental del suelo, la fertilidad inherente del sitio y el tipo e intensidad del uso del suelo anterior (Feldpausch *et al.*, 2004; Kauffman *et al.*, 2009).

Los ecosistemas forestales tropicales durante la sucesión secundaria inician con un capital inicial de nutrientes en el suelo (Powers & Marín-Spiotta, 2017). Es posible que nutrientes como el P que deriva de las rocas disminuya su concentración a lo largo de la sucesión (generalmente en etapas de la sucesión de más de 30 años). Lo anterior posiblemente es debido al aumento de la productividad de las plantas que incorporan una mayor concentración de P en su biomasa de forma que excedan las entradas del nutriente en el suelo (van der Sande *et al.*, 2023; Vitousek & Reiners, 1975). Por lo tanto, es común, que la máxima concentración del P en el suelo sea dentro de los primeros años del desarrollo del ecosistema (Peltzer *et al.*, 2010; Walker & Syers, 1976).

El crecimiento de la biomasa arbórea y el aumento del área del dosel pueden ayudar a retener el P que es transportado por el viento para obtener una mayor entrada del nutriente dentro del ecosistema (Powers & Marín-Spiotta, 2017) (Figura 8). Estudios han demostrado que la disminución de P disponible puede ser compensada por el incremento de la deposición atmosférica durante la sucesión forestal (Powers & Marín-Spiotta, 2017; Runyan *et al.*, 2013).

Las plantas, también pueden aumentar la disponibilidad de P al presentar inversiones en características y mecanismos que además les ayudan a optimizar la absorción del P. Los mecanismos como la producción de enzimas, las asociaciones simbióticas con hongos micorrícicos, el crecimiento acelerado de raíces o la proliferación de raíces finas (Lambers *et al.*, 2008; Toro *et al.*, 2023; Zemunik *et al.*, 2015) podrían movilizar P desde una profundidad mayor dentro del perfil del suelo hacia capas menos profundas (Jobbagy & Jackson, 2000; Sullivan *et al.*, 2019). De esta forma el P se puede movilizar desde fracciones menos disponibles hacia almacenes más lábiles (Richter *et al.*, 2006). Sin embargo, los cambios en las fracciones del P en el suelo pueden no resultar en su acumulación en la superficie del suelo debido a la intensa absorción biótica, la cual no permitiría un aumento en el P-total neto en la superficie del suelo (Sullivan *et al.*, 2019).

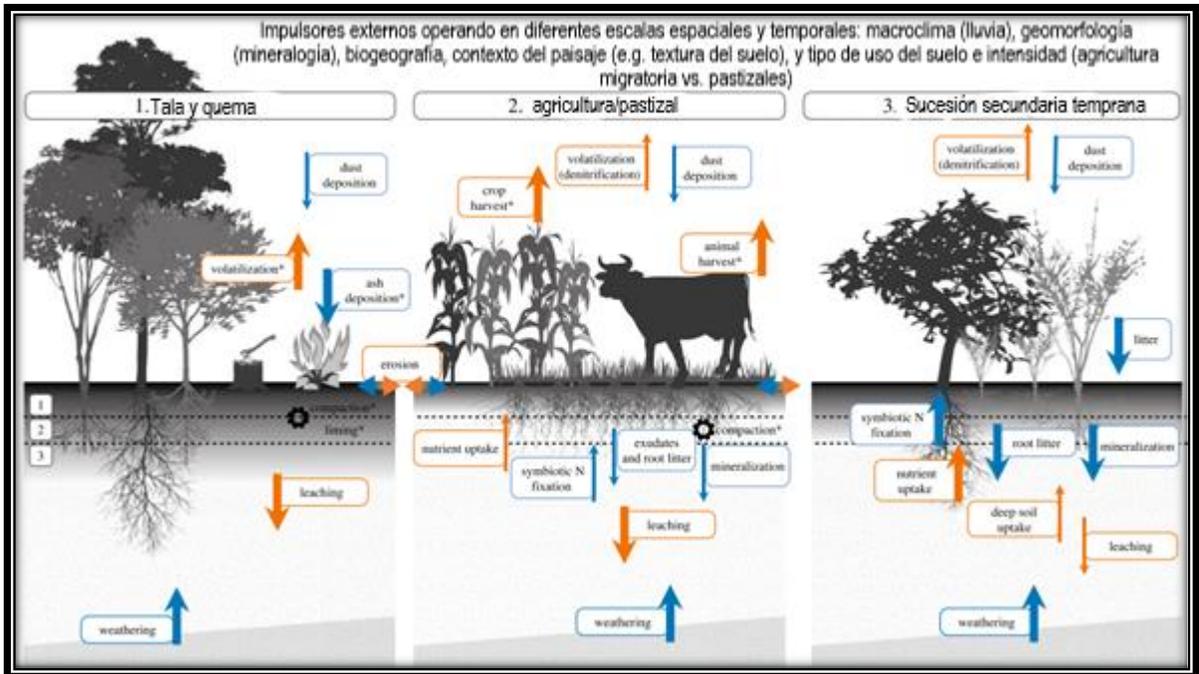


Figura 7. El diagrama muestra como el flujo de nutrientes (N y P) cambia en tres diferentes fases: (1) tala y quema, (2) actividad agrícola, (3) crecimiento de bosque joven. Los flujos están indicados como entradas (flechas azules) y las pérdidas (flechas anaranjadas) del sistema del suelo. Los flujos pueden ser determinados por diferentes procesos, ej. descomposición, fijación de nitrógeno, actividad de hongos micorrízicos, deposición de polvo. La erosión puede permitir entradas o salidas de nutrientes, dependiendo de la posición topográfica de la parcela. Otros procesos afectan la estructura y la química del suelo (ej. compactación, encañado) que son indicados por engranajes (o llantas). La magnitud del flujo es indicada por el tamaño de la flecha. La mayoría de los procesos ocurren en todos los estadios, y los asteriscos (*) indican que el proceso es único para ese estadio. Las capas de suelo consisten en roca madre (tramado), suelo mineral (punteado) y la acumulación de materia orgánica arriba de la capa de suelo mineral (escala de grises). Las líneas punteadas y los números hacen referencia a las dos capas estudiadas: (1) suelo superficial (0-15 cm de profundidad) y (2) subsuelo (15-30 cm de profundidad); (3) se refiere al suelo profundo (no estudiado). El ciclo de agricultura de temporada es afectado por una jerarquía de conductores externos (indicados hasta arriba) para operar desde la escala regional a local, y desde la escala temporal larga a corta (tomado de van der Sande et al., 2023).

El clima también ejerce un fuerte control sobre los ciclos biogeoquímicos durante la sucesión secundaria a través de su influencia sobre las tasas de acumulación de biomasa arbórea y la PPN (Anderson *et al.*, 2006). Además de impulsar disturbios como el fuego, la sequía y los ciclones tropicales (Powers & Marín-Spiotta, 2017).

Los cambios en la biomasa forestal son de los impulsores más importantes en muchos de los procesos ecosistémicos en los bosques secundarios (Powers & Marín-Spiotta, 2017). La recuperación de la biomasa arbórea generalmente viene acompañada con la producción de hojarasca en un plazo de 10 a 20 años (Barlow *et al.*, 2007; Brown & Lugo, 1990; Ewel, 1976). En algunos casos, las tasas de producción pueden superar a las de los bosques

primarios (Aryal *et al.*, 2015; Ostertag *et al.*, 2008), debido a las diferencias en la composición de las especies (Powers & Marín-Spiotta, 2017).

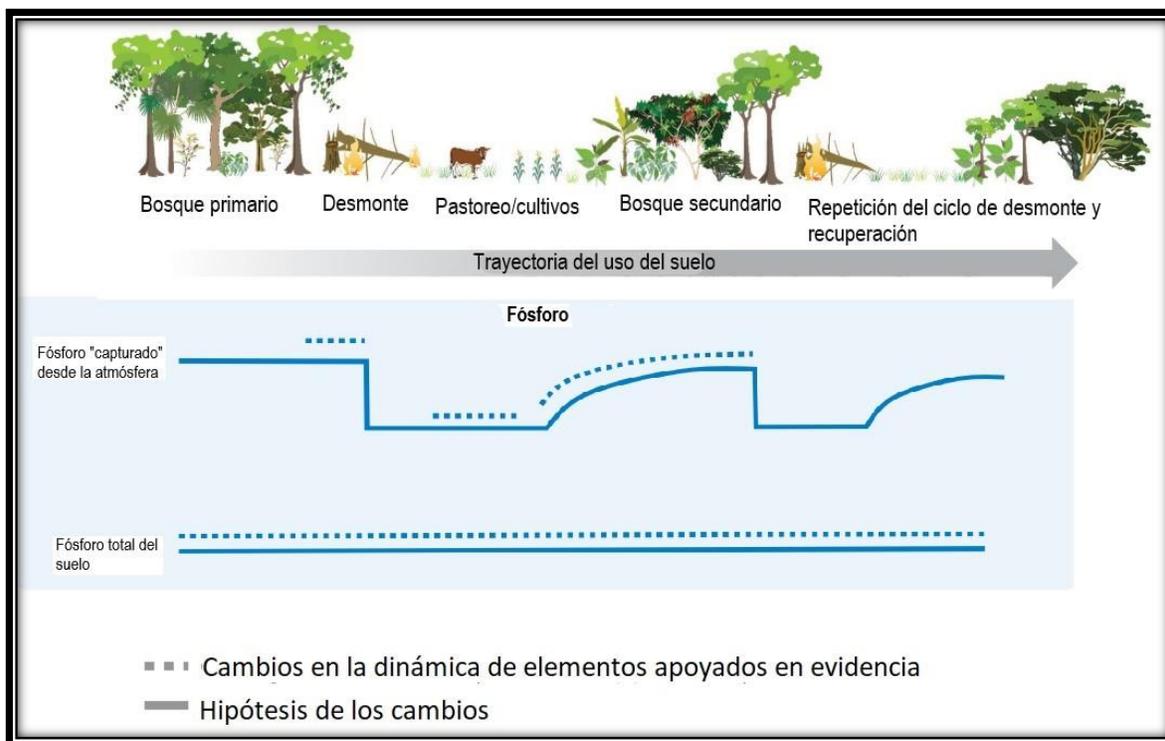


Figura 8. Trayectoria del cambio del uso del suelo y la sucesión secundaria en los BTS. Además, se incluyen las trayectorias comprobadas e hipotéticas del P capturado desde la atmósfera y el P-total del suelo durante el cambio de uso de suelo y la sucesión secundaria del BTS. Imagen tomada de Powers & Marín-Spiotta, (2017).

En los suelos de los bosques tropicales, el C contenido en la hojarasca se vuelve el principal restaurador cuando su tasa de producción excede las pérdidas desde la descomposición. En BT subhúmedos en México, el incremento de la producción de hojarasca durante la sucesión permitió la acumulación de C, N, P y K en el horizonte orgánico del suelo (Aryal *et al.*, 2015). Mientras que, en un BTS en México, las concentraciones de P en la hojarasca incrementaron durante la sucesión secundaria a pesar de que el P-NaHCO₃ fuera bajo y el P-total del suelo no cambiara (Valdespino *et al.*, 2009). Por lo tanto, se sugiere que el ciclo del P es más conservador al inicio de la sucesión (Powers & Marín-Spiotta, 2017).

En ocasiones, la regeneración (sucesión secundaria) de los BTs puede contribuir a la persistencia de la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2023; Chazdon *et al.*, 2009; Jakovac *et al.*, 2021); por ejemplo, durante la sucesión forestal, los suelos que abandonan un uso agrícola pueden permitir un crecimiento más rápido de la vegetación si es que contienen una alta concentración y actividad de arcillas (van der Sande *et al.*, 2023). Esto permite un mejor crecimiento de raíces finas que mejoran la

absorción de nutrientes, la entrada de hojarasca, el incremento de los almacenes de nutrientes, una reducción en la compactación del suelo y mejoramiento de su estructura (Figura 7) (van der Sande *et al.*, 2023). Sin embargo, la resistencia y la recuperación del suelo son ampliamente dependientes de su contexto durante la sucesión (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2023); por lo tanto, la mayoría de las propiedades se recuperan naturalmente después del abandono de su uso agrícola (Hoffland *et al.*, 2020; van der Sande *et al.*, 2023) con variaciones en sus trayectorias y tasas de regeneración a pesar de haber sido expuestos a condiciones ambientales locales similares e historias de disturbio (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2023; Norden *et al.*, 2015).

Los bosques tropicales secos de México y su situación en la Península de Yucatán

Los BTS se pueden encontrar referidos en la literatura como selva baja/mediana caducifolia o subcaducifolia (Miranda & Hernández-X., 1963), bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 2006) y bosque tropical decíduo (Leopold, 1950). Generalmente se identifican como aquellos bosques que ocurren en regiones tropicales caracterizadas por una temperatura media anual mayor a los 17 °C (Murphy & Lugo, 1986) con una precipitación media anual entre 100 a 2000 mm con una estacionalidad pronunciada (Murphy & Lugo, 1986), entre 3 a 10 meses de sequía (de la Peña-Domene *et al.*, 2022) en la cual, se recibe menos de 100 mm de lluvia (Pennington *et al.*, 2009).

La considerable variación en la precipitación total anual, la duración de la estación seca, las características topográficas de cada sitio, así como las condiciones edáficas (Campo *et al.*, 2023), modulan su estructura y función especialmente en el ciclo del C (Campo & Merino, 2016; Mendes *et al.*, 2020). Por otro lado, también contribuyen a una alta riqueza de especies, endemismos, fisionomías y diversidad de grupos funcionales (Campo *et al.*, 2023; de la Peña-Domene *et al.*, 2022).

Actualmente cerca del 90% de los BTS han sido altamente alterados, convirtiéndolos en uno de los ecosistemas terrestres más amenazados del mundo (Mesa-Sierra *et al.*, 2022), asociándolos así, con un intenso uso del suelo, lo que crea mosaicos dinámicos de bosques, áreas de uso agrícola y suelos que soportan otras prácticas humanas (de la Peña-Domene *et al.*, 2022); por lo tanto, los BTS secundarios son el tipo de BT dominante (Powers & Marín-Spiotta, 2017). Sin embargo, estos han recibido menos estudio que los bosques primarios (Campo *et al.*, 2001a, b; Powers & Marín-Spiotta, 2017), persistiendo importantes vacíos en el conocimiento y evaluación de su dinámica biogeoquímica (Valdespino *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2022).

En México, los BTS ocupan aproximadamente el 10.54% del territorio nacional (Mendoza-Ponce *et al.*, 2018), por lo que poseen una extensa historia de sustento para comunidades humanas existentes desde tiempos prehispánicos hasta el presente, resultando así, en paisajes dominados por mosaicos de BTS secundarios en diferentes estados de sucesión (Mesa-Sierra

et al., 2022). Su extensa diversidad cultural y biológica está relacionada con su gran heterogeneidad, sus propiedades climáticas, topográficas y edáficas (Mesa-Sierra *et al.*, 2022; Rzedowski, 2006). De igual modo, posee una gran variación en su estructura vegetal, una alta riqueza florística (Trejo & Dirzo, 2000) y un alto grado de endemismos (~60% de sus especies) (Roa-Fuentes *et al.*, 2012). A pesar de ocupar grandes extensiones en la vertiente del pacífico y del Golfo de México (Pennington & Sarukhán, 2005) solo el 10% está bajo algún esquema de protección (López-Barrera *et al.*, 2017). Esto ha provocado la degradación de aproximadamente el 62% de sus remanentes forestales, siendo la producción ganadera, la agricultura, el desarrollo turístico y la minería los principales riesgos de los BTS (Bonilla-Moheno *et al.*, 2013; López-Barrera *et al.*, 2017; Mesa-Sierra *et al.*, 2022). Debido a esto se han exacerbado los efectos del cambio climático como la intensificación de los efectos de la sequía, la intensidad de los fenómenos naturales y la reducción de la fertilidad del suelo, afectando así, la resiliencia ecológica y por lo tanto social en estos ecosistemas (Manent *et al.*, 2014; Mesa-Sierra *et al.*, 2022).

En la Península de Yucatán, los BTS constituyen la vegetación más extensa (aproximadamente 49, 309 km², Durán & Méndez, 2010), encontrándose a no más de 400 metros sobre el nivel del mar (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1995). El centro de este territorio muestra algunas características topográficas caracterizadas por áreas planas alternadas con bajas colinas, en las cuales, los suelos son mucho más delgados pero ricos en MOS y nutrientes minerales (Dupuy *et al.*, 2012). Esto otorga, junto con una marcada estacionalidad climática (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003) y el desarrollo de actividades humanas, una gran heterogeneidad espacial en los suelos. Además, en estos bosques, la tasa de residencia de los bioelementos en los suelos es superior a un año, debido a que su tasa de recambio está limitada por la época de lluvias (Campo & Vázquez-Yanes, 2004), limitando a su vez la PPN (Campo *et al.*, 2007). Por otro lado, la presencia de un material parental cárstico (Bautista *et al.*, 2005) les confiere características biogeoquímicas únicas.

Los suelos de la Península de Yucatán se forman sobre calizas terciarias en un paisaje kárstico de afloramientos rocosos planos y depresiones poco profundas (Bautista *et al.*, 2011), y generalmente se dividen en suelos negros poco profundos que rodean los afloramientos rocosos y suelos rojos más profundos con poca diferenciación en sus horizontes en un relieve ligeramente inferior (Campo, 2016). La mayor parte de la matriz de los suelos negros está compuesta por desechos orgánicos y los fragmentos de piedra caliza. El contenido de estos suelos principalmente son metales de óxidos amorfos y minerales secundarios estables; así como algunos minerales como illitas, talco y clorita (2:1) los cuales derivan de la erosión en las impurezas de la calcita y dolomita (Shang & Tiessen, 2003). Los suelos rojos son más espesos y arcillosos. En general, estos suelos son más profundos, y suelen contener material fino. La caolinita tiene predominio en una matriz de óxidos de hierro pigmentados de color rojo con contenido de Fe (Cabadas *et al.*, 2010).

El cambio del uso del suelo, en la península de Yucatán, ha tenido fuertes efectos sobre los BTS, con una reducción del 98% del área de su cobertura original. Las áreas deforestadas fueron remplazadas por cultivos de henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) desde la primera mitad del siglo XX, lo que ha resultado en extensas áreas dañadas o degradadas y en mosaicos

de bosques secundarios (Mizrahi *et al.*, 1997). Los BTS, se les ha asociado suelos con una disponibilidad de nutrientes limitada e insuficiente para la restauración de la vegetación original a pesar de tener un alto contenido de MOS (Ceccon *et al.*, 2002). Debido a esto, la península es considerada como una de las áreas donde existe una mayor prioridad de restauración y una baja proyección de estabilidad climática entre los años 2015 y 2039 (Mesa-Sierra *et al.*, 2022).

La regeneración de los BTS en la Península de Yucatán puede estar limitada por el reducido suministro de nutrientes minerales que impide la recuperación de los bosques (Ceccon *et al.*, 2002) y la baja variabilidad en los rasgos funcionales de las especies (las modificaciones en la cobertura vegetal pudieron haber contribuido a la selección de ciertos rasgos funcionales en las plantas) (Rico-Gray & García-Franco, 1992). Además, el régimen de precipitación sobre los BTS contribuye a configurar el control de los ciclos biogeoquímicos (Campo *et al.*, 2001a, b; Verduzco *et al.*, 2015).

La limitación del crecimiento de las plantas por la deficiencia en la disponibilidad de nutrientes de los BTS en la península de Yucatán se ha estudiado mediante la adición experimental de nutrientes para verificar la tasa de algunos procesos ecosistémicos como la PPN (Campo, 2003; Campo & Vázquez-Yanes, 2004; Ceccon *et al.*, 2002, 2003; Tanner *et al.*, 1998). Por ejemplo, Campo & Dirzo, (2003) encontraron que la adiciones de N + P incrementaron la concentración de P en las hojas de los árboles dominantes en los estadios tempranos de la regeneración. En general, las concentraciones bajas de un nutriente en las hojas indican una menor disponibilidad de ese nutriente además de estar correlacionado a la limitación del crecimiento (Aerts & Chapin, 2000; Campo & Dirzo, 2003; Ceccon *et al.*, 2002). Los nutrientes en la hojarasca también constituyen uno de los aspectos más importantes del ciclo de nutrientes, lo cual puede ser crítico en la función de los BTS (Campo *et al.*, 2001a, b).

La limitación del crecimiento de las plantas por déficit de agua en los BTS también se relaciona con la limitación de nutrientes ya que impide que las plantas absorban los nutrientes disponibles del suelo, además de afectar la liberación y mineralización de nutrientes al desacelerar la descomposición (Bejarano *et al.*, 2014; Campo *et al.*, 1998; Saynes *et al.*, 2005). Por ejemplo, Campo, (2016) en un estudio dónde analizo distintos aspectos del ciclo de nutrientes en un gradiente de precipitación en Yucatán comprobó que los suelos de los sitios más húmedos consistentemente sostuvieron los niveles más bajos de concentración de P, mientras que los sitios semiáridos fueron más ricos en P-NaOH y P-total. Por otro lado, las concentraciones más altas de P-NaHCO₃ fueron en los sitios semiáridos; mientras que, los sitios subhúmedos constituyeron un grupo intermedio. Además, las concentraciones de P-NaHCO₃ y P-total fueron más altas en los suelos negros que en los rojos. Mientras que, las concentraciones del P-NaOH fueron muy consistentes entre los suelos dentro de cada uno de los sitios de muestreo.

La masa de hojarasca y su concentración de nutrientes son de los aspectos más importantes de todo el ciclo de nutrientes (Campo *et al.*, 2001). Sin embargo, el régimen de precipitación no actúa de la misma manera en ambos aspectos. Campo (2016) encontró una ligera

disminución en la producción de hojarasca con la disminución de la precipitación media anual (también en: Martínez-Yrizar & Sarukhán, 1990; Read & Lawrence, 2003). Aunque esta baja sensibilidad de la hojarasca a los cambios en el régimen de precipitación no puede ser interpretada como una falta en la respuesta de la productividad forestal a los cambios en la disponibilidad de agua (Doughty *et al.*, 2014) sí es comprobable con la baja variación en datos del Índice Normalizado de Diferencia de la Vegetación (-NDVI en inglés) en estos BTS a través del gradiente de precipitación (Campo datos no publicados). Sin embargo, encontró un uso eficiente de nutrientes en las plantas con una precipitación media anual reducida, el cual sugiere que el N y el P ciclan eficientemente bajo un déficit de agua más grande. Esta fuerte sensibilidad del uso de nutrientes a la precipitación media anual proporciona información sobre una posible limitación de P y/o N en la productividad de las plantas en respuesta a cambios en el régimen de precipitación y respalda la predicción de que muchos BT están limitados por estos nutrientes (McGroddy *et al.*, 2004; Vitousek, 1984). Por otro lado, en los suelos de Yucatán, donde el pH es mayor a la neutralidad, la disponibilidad del P podría reducirse aún más debido a que este nutriente puede estar ligado al calcio más las condiciones de sequía prolongada impedirían la disolución y absorción del P por parte de las plantas (Cuevas *et al.*, 2013; Gamboa *et al.*, 2010; Campo *et al.*, 2001; Murphy & Lugo, 1986). Campo (2016) sugiere que estas condiciones son las que producen patrones estacionales en la eficiencia del uso del P y la relación N:P en la hojarasca.

Justificación

La PPN de los BTS secundarios en los suelos calizos de Yucatán está limitada por la disponibilidad del P. A pesar de que se han identificado los requerimientos del P por parte de la vegetación (Campo & Vázquez-Yanes, 2004), existe una brecha en la comprensión del ciclo de nutrientes para la evaluación integral de la productividad forestal. La escasa información existente (Valdespino *et al.*, 2009) sobre la compleja dinámica del ciclo del P y sus transformaciones dentro de la sucesión secundaria de los BTS (Bünemann *et al.*, 2011) limita su restauración (Natalia. Mesa-Sierra *et al.*, 2024) y la conservación de la biodiversidad (Bastin *et al.*, 2019). Por lo tanto, esta investigación tiene como objetivo proporcionar información que complemente el conocimiento sobre el ciclo del P dentro de la sucesión secundaria de los BTS en Yucatán, México.

Hipótesis

1. Los bosques tropicales secos se caracterizan por fuertes patrones estacionales de distribución de las lluvias dentro de año que afectan la dinámica del fósforo en el suelo. Durante la estación seca se espera acumulación del fósforo inorgánico y orgánico en el suelo debido a la ausencia de su lixiviación y poca actividad de la biomasa microbiana del suelo y

la vegetación, mientras que durante la estación lluviosa su disponibilidad disminuiría como consecuencia de su lavado desde el suelo y principalmente por su toma por parte de la vegetación para sostener su crecimiento.

2. Es posible que la concentración del P-total no varíe a lo largo del tiempo de la regeneración del bosque. Sin embargo, se espera que las concentraciones del fósforo inorgánico disminuyan a medida que avanza la sucesión secundaria como consecuencia del incremento de su incorporación a una biomasa vegetal en crecimiento. Además, se prevé un aumento en la concentración del fósforo orgánico en el suelo conforme aumente el tiempo de regeneración del bosque debido a la acumulación de la materia orgánica senescente a medida que avanza el desarrollo del suelo.

Objetivos

General

Determinar los patrones de variación estacional en la concentración del P inorgánico y orgánico lábil (NaHCO_3), moderadamente lábil (NaOH), mineral primario (HCl) y ocluido ($\text{P-ocluido} = \text{P-total} - (\text{P-NaHCO}_3 \text{ total} + \text{P-NaOH total} + \text{P-HCl})$) en el suelo superficial (10 cm) durante la regeneración del BTS.

Específicos

Objetivo 1. Evaluar los efectos de la heterogeneidad de los suelos en la concentración de P en las fracciones del P edáfico.

Objetivo 2. Determinar la variabilidad estacional en la concentración del P en el suelo mediante el método Hedley de fraccionamiento de P.

Objetivo 3. Evaluar el efecto de la sucesión secundaria en las fracciones del P en el suelo.

Objetivo 4. Determinar la distribución (en porcentaje del total de P) de las distintas fracciones del P en el suelo.

Objetivo 5. Evaluar las propiedades del suelo y de la vegetación que podrían influir en la variabilidad de los depósitos del P en el suelo.

Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la Reserva Biocultural Kaxil Kiuc (RBKK) y en el ejido aledaño de San Agustín, localizados en el municipio de Oxkutzcab, Yucatán (de 20°5' a 06° 33' N y 89° 32' 55'' O) (Figura 9) (Arellano-Martín *et al.*, 2022). Esta región, forma parte de la Reserva Estatal Biocultural del Puuc y de la región Puuc-Chenes, las cuales, son áreas prioritarias para las acciones tempranas de la alianza México-REDD+ (Caamal Sosa *et al.*, n.d.).

El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano (AW₁) (Cuadro 1), las cuales se presentan entre los meses de mayo y octubre; mientras que la temporada seca se presenta entre los meses de noviembre y abril.

La topografía está conformada por áreas planas y colinas de baja elevación (60 a 190 m), con inclinaciones entre los 10 y 25° (López-Martínez *et al.*, 2013). La litología es dominada por material Cenozoico, con áreas de roca caliza kárstica (Dupuy *et al.*, 2012). Mientras los suelos predominantes en la región son Cambisoles y Luvisoles que predominan en áreas planas y Leptosoles en colinas y sitios con afloramientos rocosos (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003). Las características del suelo se presentan en el Cuadro 2.



Figura 9. Ubicación geográfica del municipio de Oxkutzcab, Yucatán.

El paisaje está dominado por BTS, también clasificado en la literatura como bosque tropical deciduo (Leopold, 1950), selva baja caducifolia (Miranda & Hernández, 1963) y bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 2006). Las características de la vegetación y su hojarasca en el sitio de estudio se presentan en los Cuadros 3 y 4, respectivamente. Las especies

dominantes de acuerdo con Dupuy *et al.* (2012), quienes obtuvieron un índice de importancia (IVI) para cada especie de árbol presente en el sitio de estudio de acuerdo con cuatro categorías de edad de regeneración son: *Mimosa bahamensis* (IVI entre 30 y 20), *Caesalpinia gaumeri* (IVI entre 10 y 15), *Lysiloma latisiliquum* (IVI entre 15 y 20), *Piscidia piscipula* (IVI 15) y *Lonchocarpus xuul* (IVI entre 15 y 25) (Fabaceae); *Gymnopodium floribundum* (IVI entre 15 y 25) y *Neomisllspaughia emarginata* (IVI entre 10 y 55) (Polygonaceae); *Bursera simaruba* (IVI entre 15 y 30) (Burseraceae); y *Thouinia paucidentata* (IVI entre 10 y 15) (Sapindaceae).

Cuadro 1. Características climáticas del sitio de estudio (media \pm error estándar) en los bosques tropicales secos de Yucatán.

Clima ^a	Cálido subhúmedo con lluvias en verano (AW ₁)
Temperatura media anual (°C) ^c	25.68 \pm 0.75
Meses de temporada lluviosa ^b	Mayo – Octubre
Meses de temporada seca ^b	Noviembre – Abril
Temperatura temporada lluviosa (°C)	27.19 \pm 0.51
Temperatura temporada seca (°C)	24.17 \pm 1.16
Precipitación media anual (mm/año) ^b	1166.3 \pm 18.2

^aGarcía (2004); ^bSMN (Normales Climatológicas) – CONAGUA (1951 – 2010); ^cDato tomando en el sitio

Cuadro 2. Características del suelo del sitio de estudio (media \pm error estándar) en la temporada seca y lluviosa en una cronosecuencia de sucesión secundaria de los bosques tropicales secos en Yucatán. $n = 12$.

Características del sitio	Tiempo de regeneración (años)					F o H	p
	3-5	11-12	18-25	26-32	78-100		
<i>Suelo</i>							
<i>Temporada lluviosa</i>							
pH ^a	7.47ab \pm 0.09	7.75a \pm 0.14	7.18b \pm 0.08	7.26b \pm 0.09	7.75a \pm 0.10	6.71	< 0.001
C orgánico (mg/g) ^b	140.7b \pm 21.1	273.6a \pm 62.7	113.4b \pm 9.9	267.2a \pm 48.9	290.2a \pm 62.3	19.2	< 0.001
NH ₄ ⁺ (μ g/g) ^c	20.7c \pm 1.38	54.9a \pm 20.7	25.1c \pm 1.60	46.1b \pm 2.76	48.5ab \pm 9.55	22.1	< 0.001
NO ₃ ⁻ (μ g/g) ^c	25.4b \pm 3.62	64.4a \pm 22.2	24.6b \pm 1.92	47.5a \pm 9.44	73.2a \pm 23.3	10.7	0.029
Relación NO ₃ ⁻ /NH ₄ ⁺	1.24 \pm 0.16	1.43 \pm 0.22	1.05 \pm 0.14	1.02 \pm 0.19	1.31 \pm 0.19	3.92	0.416
N total (mg/g) ^c	4.94b \pm 0.77	7.10a \pm 0.71	4.20b \pm 3.46	8.93a \pm 0.89	9.15a \pm 1.98	25.1	< 0.001
Relación C/N	28.9 \pm 1.28	35.6 \pm 4.43	25.6 \pm 2.87	28.3 \pm 3.26	31.3 \pm 3.50	4.01	0.404
<i>Temporada seca</i>							
pH ^a	7.17ab \pm 0.09	7.42a \pm 0.08	7.06b \pm 0.07	7.09b \pm 0.09	7.16ab \pm 0.05	3.64	0.011
C orgánico (mg/g) ^b	124.4b \pm 27.9	176.1a \pm 21.5	110.2c \pm 14.3	247.9a \pm 44.3	196.7abc \pm 40.3	13.1	0.011
NH ₄ ⁺ (μ g/g) ^c	36.9b \pm 5.71	78.9a \pm 15.8	91.5a \pm 27.9	83.00a \pm 8.83	87.1a \pm 23.2	13.5	0.009
NO ₃ ⁻ (μ g/g) ^c	20.5b \pm 3.68	27.5b \pm 3.50	32.5b \pm 11.2	58.2a \pm 14.6	55.7a \pm 12.4	12.9	0.011
Relación NO ₃ ⁻ /NH ₄ ⁺	0.89 \pm 0.28	0.61 \pm 0.18	0.48 \pm 0.13	0.65 \pm 0.14	0.78 \pm 0.13	5.06	0.281
N total (mg/g) ^c	4.46b \pm 0.97	5.30a \pm 1.19	3.93b \pm 1.19	7.93a \pm 1.89	7.05a \pm 1.60	10.1	0.039
Relación C/N	27.5 \pm 1.74	42.3 \pm 5.55	38.7 \pm 5.03	41.6 \pm 12.2	29.3 \pm 3.18	7.33	0.119

^aDeterminación en laboratorio; ^bComunicación personal Dupuy (Monitoreo Intensivo del carbono, Kaxil Kiuic, Yucatán); ^cBretherick *et al.*, (2024)

Cuadro 3. Características de la vegetación del sitio de estudio (media \pm error estándar) en una cronosecuencia de sucesión secundaria en los bosques tropicales secos en Yucatán. $n = 12$.

Características del sitio	Tiempo de regeneración (años)					F o H	p
	3-5	11-12	18-25	26-32	78-100		
<i>Vegetación</i>							
Altura (m)	3.23d \pm 0.04	4.35c \pm 0.14	6.41b \pm 0.07	6.92a \pm 0.07	6.95a \pm 0.07	1334	< 0.001
Densidad de tallos total	18.4b \pm 3.61	17.6b \pm 2.96	66.5a \pm 7.10	67.00a \pm 5.66	60.2a \pm 4.20	45.7	< 0.001
Densidad de tallos <i>Fabaceae</i>	6.50b \pm 1.33	9.17b \pm 1.26	21.1a \pm 3.16	27.1a \pm 4.46	17.5a \pm 2.47	29.7	< 0.001
Área basal (m ² /ha)	1.10c \pm 0.24	2.37c \pm 0.82	12.5b \pm 1.80	20.4ab \pm 2.25	24.2a \pm 1.60	46.8	< 0.001
Área basal <i>Fabaceae</i> (m ² /ha)	0.61b \pm 0.13	1.47b \pm 0.39	5.18a \pm 1.04	9.89a \pm 1.89	8.62a \pm 1.33	37.9	< 0.001
Crecimiento diamétrico (cm/año)	1.25a \pm 0.17	0.38b \pm 0.06	0.52bc \pm 0.25	0.18bc \pm 0.04	0.15c \pm 0.04	31.9	< 0.001
Hojarasca (Mg/ha, año)	n.d.	3.05 \pm 0.18	3.33 \pm 0.11	3.55 \pm 0.15	3.53 \pm 0.18	0.929	0.340

Nota: Datos obtenidos mediante comunicación personal con el dr. Dupuy (Monitoreo Intensivo del carbono, Kaxil Kiuic, Yucatán)

Cuadro 4. Masa de hojarasca, concentración de nitrógeno y fósforo en la hojarasca, y flujo de nitrógeno y fósforo (media \pm error estándar) durante los meses de febrero y marzo del año 2021 en una cronosecuencia de sucesión secundaria en los bosques tropicales secos en Yucatán. $n = 12$

Características del sitio	Tiempo de regeneración (años)					F o H	p
	3-5	11-12	18-25	26-32	78-100		
<i>Hojarasca</i>							
<i>Febrero</i>							
Masa seca (Mg/ha)	n.d.	1.24a \pm 0.12	1.13a \pm 0.20	0.73b \pm 0.07	1.01a \pm 0.07	8.60	0.035
N (mg/g)	n.d.	25.4 \pm 3.34	23.7 \pm 0.97	21.9 \pm 0.78	21.5 \pm 0.68	2.58	0.461
P (mg/g)	n.d.	1.30 \pm 0.11	1.16 \pm 0.10	1.15 \pm 0.12	1.10 \pm 0.07	1.26	0.738
N (mg/m ²)	n.d.	1181a \pm 124	1066ab \pm 174	633c \pm 56	868b \pm 72	10.7	0.014
P (mg/m ²)	n.d.	64.4a \pm 7.7	53.9ab \pm 11.2	33.4b \pm 4.8	44.7ab \pm 4.2	8.68	0.034
<i>Marzo</i>							
Masa seca (Mg/ha)	n.d.	0.83b \pm 0.07	1.30a \pm 0.11	1.56a \pm 0.12	1.20ab \pm 0.10	8.77	< 0.001
N (mg/g)	n.d.	16.4ab \pm 2.44	8.62b \pm 0.83	6.72b \pm 0.80	18.7a \pm 1.48	29.0	< 0.001
P (mg/g)	n.d.	0.75 \pm 0.09	0.47 \pm 0.07	0.34 \pm 0.04	0.89 \pm 0.09	1.26	0.738
N (mg/m ²)	n.d.	573b \pm 107	420b \pm 33	432b \pm 80	880a \pm 91	14.8	0.002
P (mg/m ²)	n.d.	25.8b \pm 4.3	23.1b \pm 3.1	21.8b \pm 3.6	41.8a \pm 4.7	11.2	0.012
<i>Julio</i>							
Masa seca (Mg/ha)	n.d.	0.23 \pm 0.03	0.24 \pm 0.02	0.32 \pm 0.04	0.26 \pm 0.03	4.38	0.224
N (mg/g)	n.d.	31.7 \pm 3.23	34.8 \pm 2.86	30.7 \pm 1.85	29.3 \pm 2.37	2.55	0.467
P (mg/g)	n.d.	1.33 \pm 0.14	1.79 \pm 0.20	1.33 \pm 0.08	1.28 \pm 0.13	6.01	0.111
N (mg/m ²)	n.d.	297 \pm 67	331 \pm 28	389 \pm 53	291 \pm 22	5.56	0.135
P (mg/m ²)	n.d.	12.2 \pm 2.5	16.9 \pm 1.8	16.7 \pm 2.1	12.6 \pm 1.1	7.02	0.071
<i>Septiembre</i>							
Masa seca (Mg/ha)	n.d.	0.33b \pm 0.03	0.43a \pm 0.03	0.49a \pm 0.05	0.41a \pm 0.06	7.41	0.059
N (mg/g)	n.d.	34.4 \pm 1.72	35.4 \pm 1.45	35.3 \pm 1.71	30.2 \pm 1.50	2.36	0.084
P (mg/g)	n.d.	1.66 \pm 0.19	1.87 \pm 0.16	1.83 \pm 0.17	1.44 \pm 0.11	4.58	0.204
N (mg/m ²)	n.d.	463b \pm 53	609a \pm 53	685a \pm 73	477b \pm 65	9.78	0.021
P (mg/m ²)	n.d.	23.3b \pm 5.1	31.7a \pm 3.4	37.4a \pm 7.3	22.9b \pm 3.7	12.0	0.007

Nota: Datos obtenidos mediante comunicación personal con el dr. Dupuy (Monitoreo Intensivo del carbono, Xaxil Kiuic, Yucatán)

Muestreo

El diseño experimental se basó en la selección de 12 conglomerados establecidos en 2013 y tres más en 2017, los cuales fueron diseñados por el Dr. Juan Manuel Dupuy siguiendo las recomendaciones del Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS) usado por la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) (Figuras 10 y 11); las cuales se integran por cuatro parcelas por cada uno de los conglomerados. El diseño se realizó con el objetivo de obtener una representación de cinco estados de sucesión secundaria (i) temprana, rodales de edad de regeneración de 3 a 5 años; (ii) temprana-avanzada de 11 a 12 años; (iii) media de 18 a 25 años; (iv) media-avanzada de 26 a 32 años; y (v) tardía de 78 a 100 años. La información acerca del uso y la fecha de abandono del área de estudio se obtuvo a través de entrevistas con los dueños de las tierras.

En todas las parcelas, durante los meses de septiembre de 2021 (estación lluviosa) y abril 2022 (estación seca), se recolectaron en cada parcela tres muestras de suelo (0-10 cm de profundidad), seleccionando tres puntos orientados al oriente, al centro y al occidente de cada parcela. Posteriormente, las muestras de cada parcela se combinaron en una muestra compuesta de suelo. Finalmente, el suelo fue secado al aire libre durante 7 días y tamizado con una malla de 2 mm con el fin de descartar partículas orgánicas del mantillo, raíces, rocas y/o cualquier otro material que pudiera afectar los subsecuentes análisis químicos.

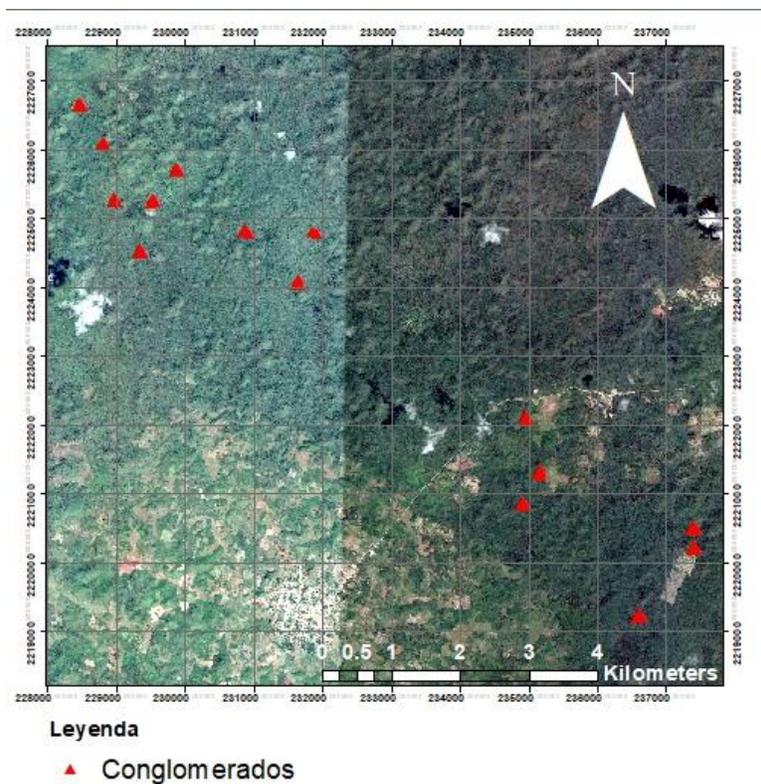


Figura 10. Ubicación de los conglomerados en la RBKK y San Agustín

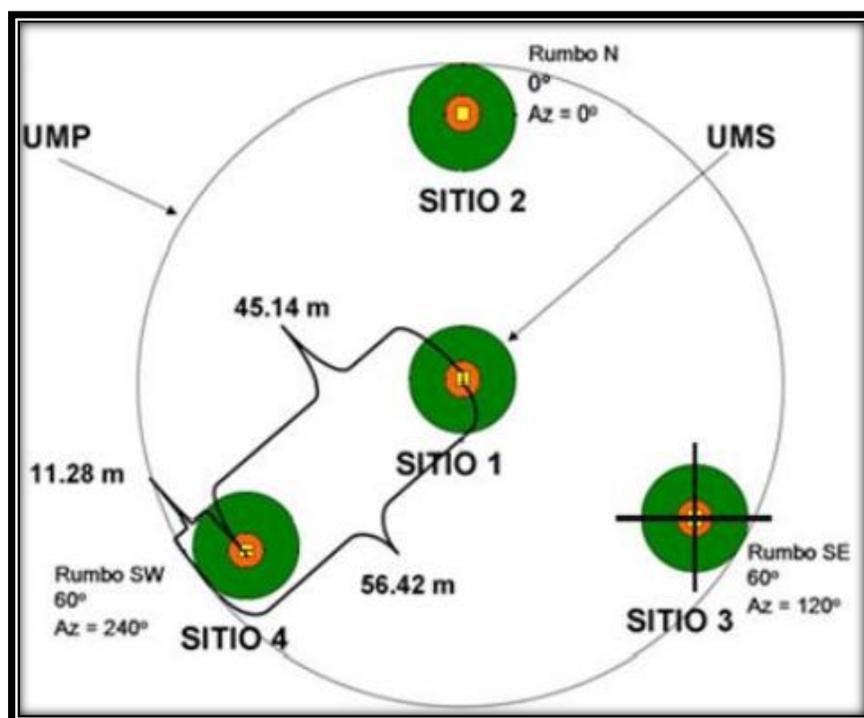


Figura 11. Diseño de conglomerado de acuerdo con el INFyS (CONAFOR, 2012)

Fraccionamiento del P edáfico

El análisis del P se realizó mediante el fraccionamiento secuencial Hedley *et al.*, (1982) (Figura 12). Este procedimiento permite separar el Pi y Po, en almacenes P-NaHCO₃ y P-NaOH; el P-HCl y el P-ocluido (Cross & Schlesinger, 1995; Hou *et al.*, 2018; Johnson *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2022).

El Pi-NaHCO₃ representa una fracción de Pi disponible para las plantas en el transcurso de una temporada de crecimiento que se obtiene utilizando NaHCO₃ (Johnson *et al.*, 2003; Tiessen & Moir, 2007). El procedimiento para obtener esta fracción consistió en colocar 0.5 g de suelo en tubos de centrifuga de 50 cc, se adicionaron 30 mL de una solución de NaHCO₃ a 0.5 M con un pH ajustado a 8.5, posteriormente se agitó de forma reciproca durante 16 horas a 120 osc/min. Después, las muestras fueron centrifugadas a 10 000 rpm durante 10 min a 0° C. Finalmente, se filtró el sobrenadante en papel filtro cualitativo de grado 1 de 90 mm de diámetro (Whatman; Cat no. WHA-1001-090). El sedimento se guardó para la extracción con hidróxido de sodio (P-NaOH).

El Pi-NaOH representa P adsorbido en las superficies de minerales secundarios amorfos y algunos cristalinos de óxidos de Al y Fe (Hedley *et al.*, 1982; Hedley & Stewart, 1982; McLaughlin *et al.*, 1977; Tiessen & Moir, 2007; X. Yang & Post, 2011); por lo que su

disponibilidad para las plantas es relativamente menor a la del P-NaHCO₃ (Bünemann, 2008; Cross & Schlesinger, 1995; Tiessen & Moir, 2007). Para la extracción de esta fracción se adicionaron 30 mL de una solución de NaOH a 0.1 M en el suelo almacenado posterior a la extracción con NaHCO₃; se repitió el procedimiento de agitación, centrifugación y filtración utilizado en el P-NaHCO₃. El suelo sobrante se conservó para la extracción con HCl.

La extracción con HCl sirvió para remover el P asociado a minerales primarios (principalmente en minerales de apatita) (Hedley *et al.*, 1982; Smeck, 1985; Tiessen & Moir, 2007). Para obtener esta fracción, se adicionaron 30 mL de solución de HCl a 1 M al suelo almacenado en la extracción con NaOH, repitiendo el procedimiento de agitación, centrifugación y filtración.

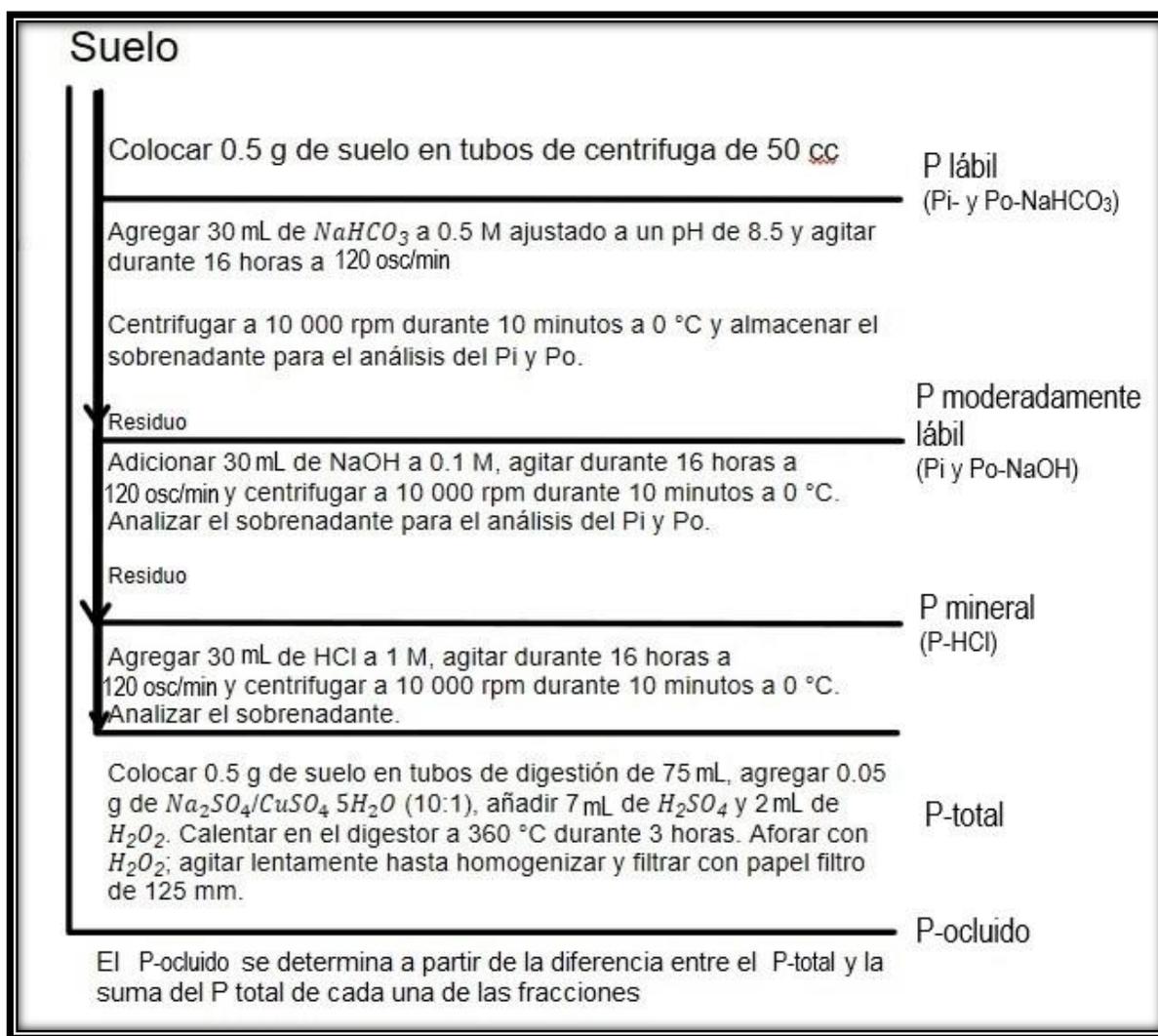


Figura 12. Resumen del fraccionamiento secuencial del P (modificado de Hedley *et al.*, 1982)

El P-total de cada fracción (Pi más Po) fue determinado mediante una digestión ácida con persulfato de amonio ($[\text{NH}_4]_2\text{S}_2\text{O}_8$), la cual consistió en colocar 5 mL de extracto de cada fracción en un matraz Erlenmeyer de 50 mL, posteriormente se agregaron 0.5 g de persulfato de amonio y 10 mL de ácido sulfúrico (H_2SO_4) a 1.8 N. Finalmente se colocaron las muestras a 120 °C durante 60 minutos en una autoclave. El Po de las fracciones se obtuvo mediante la diferencia de la concentración total de la concentración del P-total en cada fracción menos su concentración del Pi ($\text{Po-NaHCO}_3 = \text{P-NaHCO}_3 \text{ total} - \text{Pi-NaHCO}_3$; $\text{Po-NaOH} = \text{P-NaOH total} - \text{Pi-NaOH}$).

El P-total del suelo se determinó usando otra submuestra de suelo, mediante el procedimiento de digestión de Kjeldahl (1883), el cual consistió en colocar 0.5 g de suelo en tubos de digestión de 75 mL, se agregaron 0.05 g de mezcla catalizadora ($\text{NaSO}_4/\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ [10:1]), se añadieron 7 mL de ácido sulfúrico (H_2SO_4) y 2 mL de agua oxigenada (H_2O_2). Posteriormente, las muestras se colocaron en el digestor a 360 °C durante 3 horas, al finalizar, las muestras se aforaron con agua destilada y se agitaron lentamente hasta homogenizarlas. Finalmente se filtraron las muestras con papel filtro cualitativo de grado 1 de 125 mm de diámetro (Whatman; Cat no. WHA-1001-125).

El P-ocluido, el cual está físicamente encapsulado en las superficies internas de los agregados del suelo (Hedley *et al.*, 1982) y minerales secundarios de óxidos y carbonatos (Cross & Schlesinger, 1995; Smeck, 1985; Tiessen & Moir, 2007) se obtuvo de la diferencia del P-total menos la suma de las concentraciones totales de todas las fracciones ($\text{P-ocluido} = \text{P-total} - \text{P-NaHCO}_3 \text{ total} + \text{P-NaOH total} + \text{P-HCl}$).

La concentración del P-total y del Pi de todas las fracciones se determinó mediante el método colorimétrico de Murphy & Riley, (1962). Se colocó 1 mL de extracto de cada fracción en un matraz aforado de 25 mL, se agregaron 4 mL del reactivo de color Murphy y Riley y se aforó con agua destilada. Posteriormente, se dejaron reposar las muestras durante 10 minutos y finalmente se hizo una lectura en un espectrofotómetro a 880 nm. En el caso del P-total, su concentración se obtuvo mediante el método de colorimetría de Olsen & Sommers (1982)

Análisis estadístico

El efecto de la sucesión y los cambios estacionales en cada fracción del P se analizaron mediante ANOVA de una vía. En los casos donde existieron diferencias significativas ($p < 0.05$), se realizó una prueba post hoc (HSD de Tukey). En los casos en donde los datos no mostraban una distribución normal, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (H). En los casos donde existieron diferencias significativas ($p < 0.05$), se realizó una prueba post hoc (Test de Dunn). Los análisis se realizaron utilizando como herramienta el programa de Rstudio (versión 4.2.1).

Se realizaron correlaciones de Pearson (R^2) entre las distintas fracciones del P edáfico con el pH y COS del suelo y con características de la vegetación como el área basal total de árboles

y arbustos (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]) y la masa de hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, *año]). Las correlaciones de Pearson se obtuvieron utilizando el programa de Rstudio (versión 4.2.1).

Resultados

Efectos de la heterogeneidad de los suelos en las fracciones del P

La concentración de P-total es mayor en Cambisoles, suelos arcillosos más desarrollados, pero aún con poca diferenciación en el perfil, que en Leptosoles, suelos poco desarrollados y orgánicos (Cuadros 6 y 7). Este patrón de variación en la concentración de P entre suelos fue consistente en ambas estaciones. En contraste, la concentración de las fracciones de P-NaHCO₃, P-NaOH y P-HCl en Leptosoles fue significativamente mayor que en Cambisoles de forma específica en la categoría de regeneración de 26-32 años.

Efecto de la estacionalidad de las lluvias

P lábil (P-NaHCO₃)

La concentración del Pi-NaHCO₃ fue mayor en seca que en lluvias cuando se analizaron todos los suelos en conjunto ($H = 7.11$, $p = 0.008$) (Cuadro 5 y en Material suplementario, Figura S1). Este patrón estacional también se observó en Cambisoles ($H = 6.76$, $p = 0.009$) (Cuadro 6 y Figura S1). En contraste, la concentración de Pi-NaHCO₃ en Leptosoles no varió con la estacionalidad de las lluvias ($H = 0.494$, $p = 0.482$) (Cuadro 7 y Figura S1).

La concentración del Po-NaHCO₃ fue mayor en seca que en lluvias cuando se analizaron todos los suelos en conjunto ($H = 47.1$, $p < 0.001$) (Cuadro 5 y Figura S2). Este patrón estacional también se observó en Cambisoles ($H = 49.2$, $p < 0.001$) (Cuadro 6 y Figura S2). En contraste, la concentración de Po-NaHCO₃ en Leptosoles no varió con la estacionalidad de las lluvias ($H = 0.690$, $p = 0.406$) (Cuadro 7 y Figura S2).

P moderadamente lábil (P-NaOH)

La concentración del Pi-NaOH fue mayor en seca que en lluvias cuando se analizaron todos los suelos en conjunto ($H = 30.6$, $p < 0.001$) (Cuadro 5 y Figura S4). Este patrón estacional

también se observó el Cambisol ($H = 27.9, p < 0.001$) (Cuadro 6 y Figura S4). De igual modo, la concentración de Pi-NaOH en el Leptosol, también fue mayor en secas ($F = 11.6, p = 0.007$) (Cuadro 7 y Figura S4).

La concentración del Po-NaOH fue mayor en lluvias que en seca cuando se analizaron todos los suelos en conjunto ($F = 43.8, p < 0.001$) (Cuadro 5 y Figura S5). Este patrón estacional también se observó en Cambisoles ($F = 42.3, p < 0.001$) (Cuadro 6 y Figura S5). De igual modo, la concentración de Po-NaOH en Leptosoles, también fue mayor en lluvias ($F = 10.9, p = 0.008$) (Cuadro 7 y Figura S5).

P mineral (P-HCl)

La concentración del P-HCl no varió entre lluvias y seca cuando se analizaron todos los suelos en conjunto ($H = 0.042, p = 0.838$) (Cuadro 5 y Figura S7). Este patrón estacional también se observó en Cambisoles ($H = 0.002, p = 0.962$) (Cuadro 6 y Figura S7). De igual modo, la concentración de P-HCl en Leptosoles, tampoco varió entre lluvias y seca ($F = 0.363, p = 0.559$) (Cuadro 7 y Figura S7).

P-total

La concentración de P-total cuando fue mayor en seca que en lluvias cuando se analizaron todos los suelos en conjunto ($H = 15.6, p < 0.001$) (Cuadro 5 y Figura S9). Este patrón estacional también se observó en Cambisoles ($H = 12.5, p < 0.001$) (Cuadro 6 y Figura S9). De igual modo, la concentración de P-total en Leptosoles fue mayor en seca que en lluvias ($H = 5.59, p = 0.018$) (Cuadro 7 y Figura S9).

P-ocluido (P-ocluido = P-total – [P-NaHCO₃ total + P-NaOH total + P-HCl])

La concentración de P-ocluido no varió entre lluvias y seca cuando se analizaron todos los suelos en conjunto ($H = 1.48, p = 0.223$) (Cuadro 5 y Figura S8). Este patrón estacional también se observó en Cambisoles ($H = 1.23, p = 0.268$) (Cuadro 6 y Figura S8). En cambio, en Leptosoles, sí varió con la estacionalidad ($H = 4.03, p = 0.045$) (Cuadro 7 y Figura S8).

Efecto de la sucesión en las fracciones de P en el suelo

P lábil (P-NaHCO₃)

Las medias de las concentraciones de las fracciones de P durante la temporada lluviosa y la seca en los diferentes años de regeneración del BTS se presentan en la Cuadro 5. El análisis estadístico mostró que no existe un efecto significativo ($p > 0.05$) de la sucesión en la concentración del Pi-NaHCO₃ cuando se consideran ambos suelos de forma conjunta tanto en la temporada lluviosa ($F = 1.91$, $p = 0.121$) como en la seca ($H = 8.78$, $p = 0.067$) (Figura S1). La ausencia de efecto del tiempo de sucesión en esta fracción se observó también en Cambisoles en ambas estaciones ($F = 0.623$, $p = 0.648$; y $H = 2.71$, $p = 0.608$, para las temporadas lluviosa y seca, respectivamente) (Cuadro 6). En cambio, en Leptosoles, el Pi-NaHCO₃ aumenta con el tiempo de sucesión ($F = 13.8$, $p = 0.016$, en lluvias; $F = 28.3$, $p = 0.004$, en secas) (Cuadro 7).

El análisis estadístico mostró que no existe un efecto significativo de la sucesión del Po-NaHCO₃ cuando se consideran ambos suelos de forma conjunta tanto en la temporada lluviosa ($F = 0.925$, $p = 0.456$) como en la seca ($H = 6.27$, $p = 0.179$) (Figura S2). La ausencia de efecto del tiempo de sucesión en esta fracción se observó también en Cambisoles en ambas temporadas ($F = 0.232$, $p = 0.919$; y $H = 1.99$, $p = 0.738$, para las temporadas lluviosa y seca, respectivamente) (Cuadro 6). En cambio, en Leptosoles, el Po-NaHCO₃ aumenta con el tiempo de sucesión ($F = 10.8$, $p = 0.024$, en lluvias; $F = 27.3$, $p = 0.005$, en secas) (Cuadro 7).

P moderadamente lábil (P-NaOH)

El análisis estadístico mostró que no existe un efecto significativo de la sucesión en la concentración del Pi-NaOH cuando se consideran ambos suelos de forma conjunta tanto en la temporada lluviosa ($H = 4.37$, $p = 0.358$) como en la seca ($H = 4.59$, $p = 0.0331$) (Figura S4). La ausencia de efecto del tiempo de sucesión en esta fracción se observó también en Cambisoles en ambas temporadas ($H = 1.30$, $p = 0.862$; y $H = 2.77$, $p = 0.597$, para las temporadas lluviosa y seca, respectivamente) (Cuadro 6). En cambio, en Leptosoles, el Pi-NaOH aumenta con el tiempo de sucesión durante la temporada lluviosa ($F = 10.5$, $p = 0.025$) y no durante la seca ($F = 2.01$, $p = 0.249$) (Cuadro 7).

El análisis estadístico mostró que no existe un efecto significativo de la sucesión en la concentración del P moderadamente lábil orgánico (Po-NaOH) cuando se consideran ambos suelos de forma conjunta tanto en la temporada lluviosa ($F = 2.16$, $p = 0.086$) como en la seca ($H = 6.51$, $p = 0.164$) (Figura S5). La ausencia de efecto del tiempo de sucesión en esta fracción se observó también en Cambisoles en ambas temporadas ($F = 1.01$, $p = 0.412$; y H

= 3.91, $p = 0.419$, para las temporadas lluviosa y seca, respectivamente) (Cuadro 6). En cambio, en Leptosoles, el Po-NaOH aumenta con el tiempo de sucesión durante la temporada lluviosa ($F = 9.75$, $p = 0.029$) y no durante la seca ($F = 2.42$, $p = 0.204$) (Cuadro 7).

P mineral (P-HCl)

El análisis estadístico mostró que no existe un efecto significativo de la sucesión en la concentración P-HCl cuando se consideran ambos suelos de forma conjunta tanto en la temporada lluviosa ($F = 1.06$, $p = 0.386$) como en la seca ($H = 5.91$, $p = 0.206$) (Figura S7). La ausencia de efecto del tiempo de sucesión en esta fracción se observó también en Cambisoles en ambas estaciones ($F = 0.343$, $p = 0.848$; y $H = 3.38$, $p = 0.496$, para las temporadas lluviosa y seca, respectivamente) (Cuadro 6). En cambio, en Leptosoles, el P-HCl aumenta con el tiempo de sucesión durante la temporada lluviosa ($F = 11.9$, $p = 0.021$) y no durante la seca ($F = 2.29$, $p = 0.217$) (Cuadro 7).

P-total

En análisis estadístico mostró que no existe un efecto significativo de la sucesión en la concentración del P-total cuando se consideran ambos suelos de forma conjunta tanto en la temporada lluviosa ($H = 7.59$, $p = 0.108$) como en la seca ($H = 6.02$, $p = 0.198$) (Figura S9). La ausencia de efecto del tiempo de sucesión en esta fracción se observó también en Cambisoles en ambas temporadas ($H = 6.94$, $p = 0.139$; y $H = 4.64$, $p = 0.325$, para las temporadas lluviosa y seca, respectivamente) (Cuadro 6). De igual modo, en Leptosoles, no se mostró un efecto del tiempo de sucesión ($H = 6.94$, $p = 0.139$, en lluvias; y $H = 4.64$, $p = 0.326$, en secas) (Cuadro 7).

P-ocluido (P-ocluido = P-total - [P-NaHCO₃ total + P-NaOH total + P-HCl])

El análisis estadístico mostró que no existe un efecto significativo de la sucesión en la concentración del P-ocluido cuando se consideran ambos suelos de forma conjunta tanto en la temporada lluviosa ($H = 7.75$, $p = 0.101$) como en la seca ($H = 7.18$, $p = 0.126$) (Figura S8). La ausencia de efecto del tiempo de sucesión en esta fracción se observó también en Cambisoles en ambas temporadas ($H = 7.81$, $p = 0.099$; y $H = 5.12$, $p = 0.275$, para las temporadas lluviosa y seca, respectivamente) (Cuadro 6). De igual modo, en Leptosoles, no se mostró un efecto del tiempo de sucesión ($H = 4.82$, $p = 0.089$, en lluvias; y $H = 4.82$, $p = 0.089$, en secas) (Cuadro 7).

Cuadro 5. Concentración de fósforo (media \pm error estándar) lábil (P-NaHCO₃), moderadamente lábil (P-NaOH), mineral (P-HCl), ocluido (P-ocluido = P-total – [P-NaHCO₃ total + P-NaOH total + P-HCl]) y total en el suelo (0 – 10 cm de profundidad) durante la temporada lluviosa y seca en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en Yucatán. $n = 12$.

Fracciones	Tiempo de regeneración (años)					F _o	H	p
	3-5	11-12	18-25	26-32	78-100			
<i>Temporada lluviosa</i>								
Pi-NaHCO ₃ (μg/g)	21.9 \pm 0.71	21.1 \pm 0.97	22.1 \pm 0.57	24.1 \pm 0.97	23.5 \pm 1.22	1.91		0.121
Po-NaHCO ₃ (μg/g)	60.9 \pm 1.90	58.6 \pm 2.53	61.7 \pm 1.29	64.1 \pm 2.18	63.2 \pm 3.03	0.925		0.456
P-NaHCO ₃ total (μg/g)	82.9 \pm 2.61	79.8 \pm 3.50	83.8 \pm 2.17	88.2 \pm 3.08	86.7 \pm 4.21	1.18		0.332
Pi-NaOH (μg/g)	13.1 \pm 0.41	17.6 \pm 0.47	13.3 \pm 0.34	13.9 \pm 0.48	13.7 \pm 0.66	4.37		0.358
Po-NaOH (μg/g)	118.8 \pm 3.75	109.9 \pm 5.67	120.5 \pm 3.18	127.2 \pm 4.40	124.8 \pm 6.16	2.16		0.086
P-NaOH total (μg/g)	131.9 \pm 4.16	127.5 \pm 5.52	133.8 \pm 3.51	141.2 \pm 4.89	138.6 \pm 6.83	1.23		0.309
P-HCl (μg/g)	15.3 \pm 0.48	14.8 \pm 0.68	15.5 \pm 0.39	16.3 \pm 0.57	16.0 \pm 0.79	1.06		0.386
P-ocluido (μg/g)	138.4 \pm 46.7	240.9 \pm 51.6	112.7 \pm 29.8	178.1 \pm 42.6	175.0 \pm 53.4	7.75		0.101
P-total (μg/g)	368.5 \pm 45.4	462.9 \pm 51.9	345.8 \pm 29.2	423.8 \pm 41.8	416.4 \pm 56.3	7.59		0.108
<i>Temporada seca</i>								
Pi-NaHCO ₃ (μg/g)	26.2 \pm 5.12	39.0 \pm 8.25	55.4 \pm 14.7	86.5 \pm 17.1	53.9 \pm 17.8	8.78		0.067
Po-NaHCO ₃ (μg/g)	128.2 \pm 7.89	113.6 \pm 9.94	105.0 \pm 14.4	86.7 \pm 12.8	114.3 \pm 13.0	6.26		0.179
P-NaHCO ₃ total (μg/g)	154.4 \pm 4.92	152.6 \pm 7.36	160.4 \pm 2.96	173.2 \pm 6.36	168.3 \pm 9.12	2.02		0.104
Pi-NaOH (μg/g)	14.7 \pm 0.48	19.6 \pm 5.34	15.3 \pm 0.28	16.7 \pm 0.70	16.1 \pm 0.87	4.59		0.331
Po-NaOH (μg/g)	97.1 \pm 3.15	91.3 \pm 6.63	100.7 \pm 1.87	108.7 \pm 3.91	105.5 \pm 5.78	6.51		0.164
P-NaOH total (μg/g)	111.9 \pm 3.63	110.9 \pm 5.46	115.9 \pm 2.16	125.4 \pm 4.60	121.6 \pm 6.65	1.88		0.127
P-HCl (μg/g)	15.1 \pm 0.50	14.9 \pm 0.71	15.6 \pm 0.29	16.9 \pm 0.62	16.6 \pm 0.97	5.91		0.206
P-ocluido (μg/g)	181.8 \pm 56.8	303.6 \pm 63.0	142.7 \pm 37.1	186.9 \pm 52.3	216.9 \pm 68.2	7.18		0.126
P-total (μg/g)	463.3 \pm 57.1	582.0 \pm 65.3	434.7 \pm 36.7	502.5 \pm 54.8	523.5 \pm 73.9	6.02		0.198

Cuadro 6. Concentración de fósforo (media \pm error estándar) en Cambisoles: lábil (P-NaHCO₃), moderadamente lábil (P-NaOH), mineral (P-HCl), ocluido (P-ocluido = P-total - (P-NaHCO₃ total + P-NaOH total + P-HCl)) y total en el suelo (0 - 10 cm de profundidad) durante la temporada lluviosa y seca en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en Yucatán. Tiempo de regeneración 3-5 años, $n = 11$; 11-12 años, $n = 10$; 18-25 años, $n = 12$; 26-32 años, $n = 8$; 78-100 años, $n = 12$.

Fracciones	Tiempo de regeneración (años)					F _o	H	p
	3-5	11-12	18-25	26-32	78-100			
<i>Temporada lluviosa</i>								
Pi-NaHCO ₃ (μg/g)	22.3 \pm 0.69	21.7 \pm 1.07	22.1 \pm 0.58	22.8 \pm 1.11	23.5 \pm 1.23	0.623	0.648	
Po-NaHCO ₃ (μg/g)	61.9 \pm 1.80	60.1 \pm 2.76	61.7 \pm 1.60	61.8 \pm 2.82	63.2 \pm 3.03	0.232	0.919	
P-NaHCO ₃ total (μg/g)	84.1 \pm 2.84	81.8 \pm 3.82	83.8 \pm 2.17	84.7 \pm 3.85	86.7 \pm 4.21	0.314	0.867	
Pi-NaOH (μg/g)	13.0 \pm 0.44	18.9 \pm 6.59	13.3 \pm 0.34	13.4 \pm 0.61	13.7 \pm 0.67	1.30	0.862	
Po-NaOH (μg/g)	117.9 \pm 3.98	111.7 \pm 6.66	120.5 \pm 3.18	122.2 \pm 5.46	124.9 \pm 6.16	1.01	0.412	
P-NaOH total (μg/g)	130.9 \pm 4.42	130.7 \pm 6.06	133.8 \pm 3.52	135.6 \pm 6.07	138.6 \pm 6.83	0.424	0.791	
P-HCl (μg/g)	15.2 \pm 0.52	15.2 \pm 0.75	15.5 \pm 0.40	15.6 \pm 0.72	16.0 \pm 0.79	0.343	0.848	
P-ocluido (μg/g)	139.8 \pm 51.3	213.2 \pm 49.7	112.7 \pm 29.8	226.1 \pm 57.8	175.0 \pm 53.4	7.81	0.099	
P-total (μg/g)	369.9 \pm 49.9	440.9 \pm 53.4	345.8 \pm 29.2	461.9 \pm 59.9	416.4 \pm 58.9	6.94	0.139	
<i>Temporada seca</i>								
Pi-NaHCO ₃ (μg/g)	28.6 \pm 4.95	44.3 \pm 8.99	55.4 \pm 14.7	66.4 \pm 22.2	53.9 \pm 17.8	2.71	0.608	
Po-NaHCO ₃ (μg/g)	124.9 \pm 7.68	109.2 \pm 11.2	105.0 \pm 14.4	102.0 \pm 16.7	114.3 \pm 13.04	1.99	0.738	
P-NaHCO ₃ total (μg/g)	153.2 \pm 5.24	153.4 \pm 8.80	160.4 \pm 2.96	168.4 \pm 8.08	168.3 \pm 9.12	3.17	0.530	
Pi-NaOH (μg/g)	14.6 \pm 0.52	20.6 \pm 6.46	15.3 \pm 0.29	16.3 \pm 0.96	16.1 \pm 0.87	2.77	0.597	
Po-NaOH (μg/g)	96.4 \pm 3.36	91.0 \pm 8.03	100.7 \pm 1.88	105.4 \pm 4.82	105.5 \pm 5.78	3.91	0.419	
P-NaOH total (μg/g)	111.0 \pm 3.88	111.7 \pm 6.52	115.9 \pm 2.17	121.7 \pm 5.75	121.6 \pm 6.65	2.73	0.604	
P-HCl (μg/g)	14.9 \pm 0.52	14.9 \pm 0.85	15.7 \pm 0.29	16.4 \pm 0.80	16.6 \pm 0.97	3.38	0.496	
P-ocluido (μg/g)	185.8 \pm 62.3	274.2 \pm 64.9	142.7 \pm 37.1	228.7 \pm 76.6	216.9 \pm 68.2	5.12	0.275	
P-total (μg/g)	465.1 \pm 62.7	554.3 \pm 67.2	434.7 \pm 36.7	535.2 \pm 82.9	525.4 \pm 73.9	4.64	0.325	

Cuadro 7. Concentración de fósforo (media \pm erro estándar) en Leptosoles: lábil (P-NaHCO₃), moderadamente lábil (P-NaOH), mineral (P-HCl), ocluido (P-ocluido = P-total - [P-NaHCO₃ total + P-NaOH total + P-HCl]) y total en el suelo (0 - 10 cm de profundidad) durante la temporada lluviosa y seca en una cronosecuencia de regeneración de bosques tropicales secos en Yucatán. Tiempo de regeneración 3-5 años, $n = 1$; 11-12 años, $n = 2$; 18-25 años, $n = 0$; 26-32 años, $n = 4$; 78-100 años, $n = 0$.

Fracciones	Tiempo de regeneración (años)					F	o	H	p
	3-5	11-12	18-25	26-32	78-100				
<i>Temporada lluviosa</i>									
Pi-NaHCO ₃ (μg/g)	18.3b	18.4b \pm 1.29	n.d.	26.7a \pm 1.07	n.d.	13.8			0.016
Po-NaHCO ₃ (μg/g)	50.7b	61.1b \pm 3.66	n.d.	68.5a \pm 2.43	n.d.	10.8			0.024
P-NaHCO ₃ total (μg/g)	69.0b	69.5b \pm 4.95	n.d.	95.2a \pm 3.23	n.d.	13.2			0.017
Pi-NaOH (μg/g)	14.2a	10.9b \pm 0.80	n.d.	15.1a \pm 0.51	n.d.	10.5			0.025
Po-NaOH (μg/g)	129.1ab	100.8b \pm 7.04	n.d.	137.4a \pm 4.74	n.d.	9.75			0.029
P-NaOH total (μg/g)	143.3ab	111.7b \pm 7.84	n.d.	152.5a \pm 5.25	n.d.	9.83			0.029
P-HCl (μg/g)	16.6ab	12.8b \pm 0.88	n.d.	17.7a \pm 0.56	n.d.	11.9			0.021
P-ocluido (μg/g)	123.8	379.3 \pm 195.7	n.d.	82.2 \pm 5.24	n.d.	4.82			0.089
P-total (μg/g)	352.6	573.3 \pm 182.1	n.d.	347.6 \pm 6.30	n.d.	6.94			0.139
<i>Temporada seca</i>									
Pi-NaHCO ₃ (μg/g)	0.44b	12.9b \pm 6.03	n.d.	126.7a \pm 11.6	n.d.	28.3			0.004
Po-NaHCO ₃ (μg/g)	167.2a	135.6a \pm 17.1	n.d.	56.2b \pm 6.31	n.d.	27.3			0.005
P-NaHCO ₃ total (μg/g)	167.6	148.6 \pm 11.1	n.d.	182.8 \pm 9.76	n.d.	2.27			0.220
Pi-NaOH (μg/g)	15.7	14.3 \pm 1.18	n.d.	17.6 \pm 0.99	n.d.	2.01			0.249
Po-NaOH (μg/g)	105.3	92.7 \pm 7.00	n.d.	115.2 \pm 6.20	n.d.	2.42			0.204
P-NaOH total (μg/g)	121.0	107.0 \pm 8.18	n.d.	132.8 \pm 7.19	n.d.	2.36			0.210
P-HCl (μg/g)	16.8	14.5 \pm 1.17	n.d.	17.9 \pm 0.95	n.d.	2.29			0.217
P-ocluido (μg/g)	137.9	450.7 \pm 208.4	n.d.	103.5 \pm 11.4	n.d.	4.82			0.089
P-total (μg/g)	443.3	720.8 \pm 228.9	n.d.	436.9 \pm 7.92	n.d.	4.64			0.326

n.d., no hay datos

Distribución del P en las fracciones

P lábil (P-NaHCO₃)

La fracción del P-NaHCO₃ total, cuando se analizan todos los suelos en conjunto, representó entre el 17.2 y 24.2% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 26.22 y 36.90% en la temporada seca (Figura S40). La mayor parte del P-NaHCO₃ total fue orgánico 72.6 y 73.6% en la temporada lluviosa y 50.1 y 83.0% en la seca (Figura S41).

La fracción del P-NaHCO₃ total, en Cambisoles, representó entre el 17.23 y 30.81% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 26.34 y 36.90% en temporada seca (Figura S40). La mayor parte del P-NaHCO₃ total fue orgánico 72.9 y 73.6% en la temporada lluviosa y 60.6 y 81.5% en la seca (Figura S41).

La fracción del P-NaHCO₃ total, en Leptosoles, representó entre el 12.12 y 23.09% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 20.61 y 37.80% en la temporada seca (Figura S40). La mayor parte del P-NaHCO₃ total fue orgánico 72.0 y 87.9% en la temporada lluviosa (Figura S41). Este patrón se observó en los tiempos de regeneración de 3 – 5 y 11 – 12 años (91.3 y 99.7%, respectivamente) y disminuyó en el tiempo de regeneración de 26 – 32 años a 30.7% (Figura S41), en la temporada seca.

P moderadamente lábil (P-NaOH)

La fracción del P-NaOH total, cuando se analizan todos los suelos en conjunto, representó entre el 27.54 y 38.69% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 19.05 y 26.68% en la temporada seca (Figura S40). La mayor parte del P-NaOH total fue orgánico 86.2 y 90.1% en la temporada lluviosa y 82.3 y 86.8% en la temporada seca (Figura S42).

La fracción del P-NaOH total, en Cambisoles, representó entre el 27.54 y 38.69% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 19.05 y 26.68% en la temporada seca (Figura S40). La mayor parte del P-NaOH total fue orgánico 85.5 y 90.1% en la temporada lluviosa y 81.5 y 86.8% en la temporada seca (Figura S42).

La fracción del P-NaOH total, en Leptosoles, presentó entre el 19.49 y 40.63% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 14.85 y 27.30% en la temporada seca (Figura S40). La mayor parte del P-NaOH total fue orgánico 90.1 y 90.2% en la temporada lluviosa y 86.6 y 87.0% en la temporada seca (Figura S42).

P mineral (P-HCl)

La fracción del P-HCl, cuando se analizan todos los suelos en conjunto, representó entre el 3.20 y 4.48% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 2.56 y 3.60% en la temporada seca (Figura S40).

La fracción del P-HCl, en Cambisoles, representó entre el 3.20 y 4.48% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 2.56 y 3.60% en la temporada seca (Figura S40). Mientras que, en Leptosoles, representó entre el 2.24 y 4.69% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 2.01 y 3.79% en la temporada seca (Figura S40).

P-ocluido ($P\text{-ocluido} = P\text{-total} - [P\text{-NaHCO}_3\text{ total} + P\text{-NaOH total} + P\text{-HCl}]$)

La fracción del P-ocluido, cuando se analizan todos los suelos en conjunto, representó entre 32.60 y 52.03% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 32.82 y 52.17% en la temporada seca (Figura S40).

La fracción de P-ocluido, en Cambisoles, presentó entre 32.60 y 52.03% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 32.82 y 52.17% en la temporada seca (Figura S40).

Esta fracción de P-ocluido, en Leptosoles, presentó entre 35.11 y 66.15% del P-total en el suelo en la temporada lluviosa y 31.11 y 62.53% en la temporada seca (Figura S40).

Correlaciones del P edáfico con las propiedades del suelo y la vegetación

P lábil ($P\text{-NaHCO}_3$)

La concentración del $P\text{-NaHCO}_3$, cuando se analizan todos los suelos en conjunto, presentó correlaciones positivas con el área basal de los árboles, el área basal de leguminosas y la hojarasca ($r = 0.309$, $r = 0.381$, $r = 0.365$, respectivamente $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S10). Las correlaciones positivas fueron más fuertes en la temporada seca (área basal de los árboles $r = 0.407$ y el área basal de leguminosas $r = 0.427$, $p < 0.05$). Mientras que la relación con la hojarasca no fue significativa ($r = 0.039$, $p = 0.792$) y se observó una fuerte correlación positiva con la concentración de COS ($r = 0.565$, $p < 0.05$) (Figura S11)

En cambio, el $P\text{-NaHCO}_3$ en Cambisoles, no presentó correlaciones significativas durante la temporada lluviosa (Figura S12). Mientras que las correlaciones fueron positivas con el

área basal de árboles, el área basal de leguminosas y el COS ($r = 0.355$, $r = 0.321$, $r = 0.611$, respectivamente, $p < 0.05$) durante la temporada seca (Figura S13).

La concentración de Pi-NaHCO₃ en Leptosoles, presentó correlaciones positivas (el área basal de árboles $r = 0.978$, el área basal de leguminosas $r = 0.881$, y la producción de hojarasca $r = 0.897$, $p < 0.05$) y negativas (el crecimiento diamétrico $r = -0.755$, y el pH del suelo $r = -0.939$, $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S14). Las correlaciones positivas, también se observaron en el área basal total de árboles y el área basal de leguminosas ($r = 0.981$ y $r = 0.848$, respectivamente) durante la temporada seca. Mientras que la relación con la hojarasca no fue significativa ($r = 0.763$, $p = 0.078$). En cambio, las correlaciones negativas fueron más fuertes en la temporada seca con el crecimiento diamétrico y el pH del suelo ($r = -0.819$ y $r = -0.983$, respectivamente, $p < 0.05$) (Figura S15).

La concentración de Po-NaHCO₃ cuando se analizan todos los suelos en conjunto, presentó correlaciones positivas (la hojarasca, $r = 0.381$, $p < 0.05$) y negativas (el pH del suelo, $r = -0.294$, $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S10). Las correlaciones fueron negativas con el área basal de los árboles, el área basal de leguminosas y el COS ($r = -0.294$, $r = -0.283$ y $r = -0.318$, respectivamente, $p < 0.001$) durante la temporada seca. Mientras que la relación con la hojarasca y el pH del suelo no fueron significativas ($r = 0.056$, $r = -0.108$, respectivamente $p > 0.05$) (Figura S11).

En cambio, el Po-NaHCO₃ en Cambisoles, no presentó correlaciones significativas durante la temporada lluviosa (Figura S12). Mientras que solo presentó una correlación negativa con el COS ($r = -0.337$, $p < 0.05$) durante la temporada seca (Figura S13). Mientras que, en Leptosoles, presentó correlaciones positivas (con el área basal de los árboles, $r = 0.937$; el área basal de leguminosas, $r = 0.967$; y la hojarasca, $r = 0.886$; $p < 0.05$) y una negativa (el pH del suelo, $r = -0.900$; $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S14). Las correlaciones en Leptosoles fueron negativas en la temporada seca con el área basal de los árboles, el área basal de leguminosas y la hojarasca ($r = -0.939$, $r = -0.828$, $r = -0.850$, respectivamente, $p < 0.05$); y positiva con el pH del suelo ($r = 0.974$, $p < 0.05$). Además, se observó una fuerte correlación positiva con el crecimiento diamétrico ($r = 0.974$, $p < 0.05$) (Figura S15)

P moderadamente lábil (P-NaOH)

La concentración de Pi-NaOH, cuando se analizan todos los suelos en conjunto no presentó correlaciones positivas en las temporadas lluviosa y la seca (Figura S16 y S17). Este patrón, también se presentó en Cambisoles, tanto en la temporada lluviosa como seca (Figura S18 y S19). En cambio, la concentración de Pi-NaOH en Leptosoles, presentó correlaciones positivas con el área basal de los árboles, el área basal de leguminosas y la hojarasca ($r = 0.816$; $r = 0.781$; y $r = 0.898$; respectivamente, $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa

(Figura S20). Mientras que la relación con el área basal de los árboles, el área basal de leguminosas y la hojarasca no fueron significativas ($r = 0.732$; $r = 0.586$; y $r = 0.374$; respectivamente, $p > 0.05$) durante la temporada seca (Figura S21).

La concentración de Po-NaOH, cuando se analizan todos los suelos en conjunto presentó correlaciones positivas (con el área basal de los árboles, $r = 0.276$; el área basal de leguminosas, $r = 0.318$; y la hojarasca, $r = 0.386$; $p < 0.05$) y una negativa (el pH del suelo, $r = -0.287$, $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S16). Las correlaciones positivas fueron más fuertes en la estación de secas (área basal de los árboles, $r = 0.365$; el área basal de leguminosas, $r = 0.395$; $p < 0.05$). Mientras que la relación con la hojarasca y el pH del suelo no fueron significativas ($r = 0.192$ y $r = -0.019$, respectivamente, $p > 0.05$); se observó una fuerte correlación positivas con la concentración de COS ($r = 0.556$, $p < 0.05$) (Figura S17).

La concentración de Po-NaOH, en Cambisoles, presentó solo una correlación negativa con el pH del suelo ($r = -0.293$, $p < 0.05$) (Figura S18). En cambio, la relación con el pH del suelo no fue significativa ($r = -0.012$, $p > 0.05$) durante la temporada seca. Mientras que se observó una correlación positiva con el área basal de los árboles, el área basal de leguminosas y la concentración de COS ($r = 0.345$; $r = 0.355$; y $r = 0.556$; respectivamente, $p < 0.05$) durante la temporada seca (Figura S19).

La concentración de Po-NaOH, en Leptosoles, presentó correlaciones positivas con el área basal de los árboles, el área basal de leguminosas y la hojarasca ($r = 0.814$; $r = 0.779$; y $r = 0.899$; respectivamente, $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S20). En cambio, la relación con el área basal de los árboles, el área basal de leguminosas y la hojarasca, no fueron significativas ($r = 0.736$; $r = 0.606$; y $r = 0.422$; respectivamente, $p > 0.05$) durante la temporada seca (Figura S21).

P mineral

La concentración de P-HCl, cuando se analizan todos los suelos en conjunto, presentó correlaciones positivas (con el área basal de leguminosas, $r = 0.280$; y la hojarasca, $r = 0.374$; $p < 0.05$) y una negativa (el pH del suelo, $r = -0.270$; $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S22). Las correlaciones positivas fueron mayores con el área basal de leguminosas ($r = 0.404$, $p < 0.05$) durante la estación seca. Mientras que la relación con la hojarasca y el pH del suelo no fueron significativas ($r = 0.177$; y -0.055 ; respectivamente, $p > 0.05$), se observó una fuerte correlación positiva con el área basal de los árboles, y COS ($r = 0.365$; y $r = 0.650$; respectivamente, $p < 0.05$) (Figura S23).

La concentración de P-HCl en Cambisoles, no presentó correlaciones significativas durante la temporada lluviosa (Figura S24). Mientras que presentó correlaciones positivas con el área basal de los árboles, el área basal de leguminosas y la concentración de COS ($r = 0.346$; $r = 0.368$; y 0.669 ; respectivamente, $p < 0.05$) durante la temporada seca (Figura S25).

En Leptosoles, presentó correlaciones positivas con el área basal de los árboles, el área basal de leguminosas y la hojarasca ($r = 0.823$; $r = 0.783$; y $r = 0.909$; respectivamente, $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S26). Mientras que no se observaron correlaciones significativas durante la temporada seca (Figura S27).

$$P\text{-ocluido} (P\text{-ocluido} = P\text{-total} - [P\text{-NaHCO}_3\text{ total} + P\text{-NaOH total} + P\text{-HCl}])$$

La concentración de P-ocluido, cuando se analizan todos los suelos en conjunto, presentó una correlación positiva con la concentración de COS ($r = 0.270$, $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S28). Mientras que no se observó correlaciones significativas durante la temporada seca (Figura S29).

El P-ocluido en Cambisoles, no presentó correlaciones positivas durante la temporada lluviosa (Figura S30). Este mismo patrón se observó durante la temporada seca (Figura S31).

En Leptosoles, presentó una correlación positiva (con la concentración de C orgánico del suelo, $r = 0.828$, $p < 0.05$) y una negativa (con la hojarasca, $r = -0.952$, $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S32). Mientras que la relación con concentración de COS no fue significativa ($r = -0.242$, $p = 0.645$) se observó el mismo patrón significativo con la hojarasca ($r = -0.935$, $p < 0.05$) durante la temporada seca (Figura S33).

P-total

La concentración de P-total, cuando se analizan todos los suelos en conjunto, presentó una correlación positiva con la concentración de COS ($r = 0.267$, $p < 0.05$) durante la temporada lluviosa (Figura S34). Mientras que no se observó una relación significativa durante la temporada seca (Figura S35).

La concentración de P-total en Cambisoles, no presentó correlaciones positivas durante la temporada lluviosa (Figura S36). De igual modo, no se observó ninguna correlación significativa durante la temporada seca (Figura S37). Este mismo patrón se presentó en Leptosoles tanto en la temporada lluviosa (Figura S38) como en la seca (Figura S39).

Discusión

Heterogeneidad de los suelos de la región de estudio: suelos superficiales (Leptosoles o Rendolls) y suelos poco desarrollados y más profundos (Cambisoles o Ustepts)

El estado de Yucatán está dominado principalmente por dos tipos de suelo (Estrada-Medina *et al.*, 2016). En general y en presente estudio se comprobó que los distintos tipos de suelo ocupan posición específicas en el relieve (Bautista *et al.*, 2011). En las colinas se presentan los Leptosoles (Bautista & Palacio, 2011; WRB., 2015), mientras que, en las planicies una distribución de Cambisoles y luvisoles (Bautista *et al.*, 2011; Estrada-Medina *et al.*, 2016). El origen de cada uno de estos suelos les confiere características que los distinguen uno de otro.

Los Leptosoles, son suelos poco profundos con un alto riesgo a la erosión (Estrada-Medina *et al.*, 2013; WRB., 2015). Estos suelos, se caracterizan retener una alta concentración de MOS, la cual, no solo le otorga un color negro (Bautista & Palacio, 2011; Estrada-Medina *et al.*, 2016; Krasilnikov *et al.*, 2013), también propiedades como una mayor capacidad de campo (Gaiser *et al.*, 2000) y por tanto un alto potencial redox derivado de este alto contenido de agua (Estrada-Medina *et al.*, 2016; Gaiser *et al.*, 2000). Los Leptosoles, principalmente contienen metales de óxidos amorfos y minerales secundarios estables; además de minerales derivados de la erosión de la calcita y la dolomita como son: illitas, talco y clorita (2:1) (Shang & Tiessen, 2003).

Los Cambisoles y luvisoles, son suelos más profundos, pero con poco grado de desarrollo (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Bautista & Palacio, 2011; Campo, 2016). El alto contenido de minerales como goethita y hematita y la oxidación de hierro le otorga un color rojizo (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003a, b; Bautista *et al.*, 2011; Estrada-Medina *et al.*, 2016; Martín-García *et al.*, 1996). Estos suelos poseen un alto contenido de arcillas que les ayuda a retener el agua por más tiempo (Gaiser *et al.*, 2000). La alta actividad catalítica de los óxidos de Fe y Al en estos suelos posiblemente promueva una descomposición más rápida de la MOS (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003a) por lo que posiblemente el P mineralizado sea retenido en estos óxidos, contribuyendo a que las concentraciones se mantengan estables (Agbenin & Tiessen, 1994; Estrada-Medina *et al.*, 2016; Hou *et al.*, 2016; Martín-García *et al.*, 1996)

Las diferencias en las propiedades que presentan estos suelos crean una heterogeneidad biogeoquímica a escala del paisaje que podría ayudar a comprender mejor los procesos ecológicos como el comportamiento de las distintas fracciones del ciclo del P en el proceso de sucesión secundaria, pero también la dinámica de la regeneración de la vegetación luego del abandono del uso del suelo para fines agrícolas, así como para la práctica de la restauración ecológica de este ecosistema en la región.

Efecto de la estacionalidad de las lluvias

Los resultados obtenidos confirman la acumulación de Pi y Po en el suelo esperada durante la estación seca. Este patrón se presentó en el análisis de todos los suelos en conjunto entre 19.7 y 129.6% en el caso del Pi-NaHCO₃ y entre 12.4 y 17.5% en el caso del Pi-NaOH. La acumulación del Po-NaHCO₃ fue entre 80.8 y 110% . En Cambisoles este patrón fue entre 28.5 y 129.6% para el Pi-NaHCO₃ y entre 12.6 y 17.4% para el Pi-NaOH. En Leptosoles el Pi-NaOH solo presentó cambios estacionales entre 10.8 y 16.4%. Estos cambios posiblemente fueron resultado de la reducida demanda de P por parte de la vegetación y la ausencia de lixiviación (Campo *et al.*, 1998). Esta acumulación del Pi-NaHCO₃ y del Pi-NaOH son consistentes con los fuertes patrones estacionales en la concentración de nutrientes que caracterizan a otros BTS (Campo *et al.*, 1998; Chapin *et al.*, 2011; Roy & Singh, 1995; Valdespino *et al.*, 2009). Campo & Merino (2016, 2019) sugieren que el aumento de Pi y Po durante la temporada seca es favorecido por un aumento de la inmovilización del nutriente por parte de la biomasa microbiana del suelo y representa una fuente importante para el crecimiento de la vegetación al inicio de la temporada lluviosa (Campo *et al.*, 1998; Singh *et al.*, 1989; Solís & Campo, 2004). También, el aumento en la concentración del Po-NaHCO₃ podría reflejar la baja o nula tasa de descomposición de la materia orgánica en el suelo durante la temporada seca (Geng *et al.*, 2022).

El incremento observado durante la temporada lluviosa del Po-NaOH cuando se analizaron todos los suelos en conjunto (entre 18.3 y 22.3%) en Cambisoles (entre 22.3 y 18.3%) y en Leptosoles (entre 19.3 y 22.5%); posiblemente se deba a la rápida inmovilización microbiana cuando ésta es más activa (Filippelli, 2008; Yang & Post, 2011). Campo & Merino (2019) encontraron que compuestos de P monoéster como el β-glicerofosfato y el ácido fosfatídico disminuyeron a medida que aumentaba la sequía. Ellos sugieren que el incremento de estos compuestos refleja un incremento en la biomasa microbiana activa (Muttray & Mohn, 1999; Rousk & Bååth, 2011) en el extremo más húmedo del gradiente de precipitación en Yucatán (Campo & Merino, 2016, 2019). El motivo de que no se presente un aumento en el Po-NaHCO₃ podría deberse a la alta mineralización y absorción del nutriente por parte de los microorganismos y la vegetación, respectivamente, en el corto tiempo durante la estación de crecimiento (Campo *et al.*, 1998; Cross & Schlesinger, 1995; Olander & Vitousek, 2004). El Pi y Po-NaHCO₃ y el Pi-NaOH posiblemente satisfacen los requerimientos de P en el corto plazo, evitando así, la mineralización del Po más recalcitrante (fosfatos de inositol; Huang *et al.*, 2017; Turner *et al.*, 2002).

El P-HCl y el P-ocluido cuando se analizaron todos los suelos en conjunto y en Cambisoles no mostraron cambios en sus concentraciones entre las temporadas lluviosa y seca. Este efecto es debido a que ambas fracciones tienen una disponibilidad nula o baja para los microorganismos y las plantas a corto plazo (Condrón & Newman, 2011; Cross & Schlesinger, 1995; De Schrijver *et al.*, 2012; Hou *et al.*, 2016; Johnson *et al.*, 2003; Niederberger *et al.*, 2019; Velásquez *et al.*, 2016). El P-HCl forma un conjunto de P mineral primario que está unido al calcio y que solo se puede utilizar una vez liberado por la

intemperización (Cross & Schlesinger, 1995; Hou *et al.*, 2016). Mientras que, la baja disponibilidad del P-ocluido se debe a su baja solubilidad (Condon & Newman, 2011; Velásquez *et al.*, 2016) siendo solo accesible mediante el establecimiento de una asociación simbiótica con ciertos hongos micorrícicos que mediante la secreción de ácidos orgánicos y enzimas fosfatasa logren aumentar su solubilidad (Crews *et al.*, 1995; Tiessen & Moir, 2007; Yang & Post, 2011). Estas fracciones, se renuevan lentamente en los suelos (Cross & Schlesinger, 1995; Richter *et al.*, 2006) por lo que sus funciones en el control de la disponibilidad del P en el suelo deben considerarse en el largo plazo (Hou *et al.*, 2016; Richter *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2007). Sin embargo, el aumento del P-ocluido (entre 11.4 y 25.9%) durante la temporada seca en Leptosoles, posiblemente se deba a sus características edafológicas.

El P-total en todos los análisis de acuerdo con el suelo, mantuvo el mismo patrón de estacionalidad que el P-NaHCO₃ y P-NaOH. Esto es debido a la distribución de P-NaHCO₃ y P-NaOH dentro del P-total cuando se analizan todos los suelos en conjunto (entre 17.2 y 36.9%; y entre 19.0 y 38.7%, respectivamente), en Cambisoles (entre 17.2 y 36.9%; y entre 19.0 y 38.7%, respectivamente) y en Leptosoles (entre 12.1 y 37.8%; y entre 14.8 y 40.6%, respectivamente; Figura S40).

4.3 Efectos de la sucesión

Los efectos de la sucesión secundaria fueron menores, generalmente nulos (i.e., no significativos), en el P edáfico. No se observaron cambios en las fracciones más dinámicas del P en el suelo con el tiempo de sucesión (i.e., en las concentraciones del Pi y Po-NaHCO₃ y Pi y Po-NaOH) a escala del paisaje (en los suelos en conjunto) y en Cambisoles; incluso si se comparan con aquellas presentadas en suelos de los bosques maduros (i.e., con más de 70 años). Esta ausencia de cambios en las fracciones más reciclables de P en el suelo podría reflejar ausencia de pérdidas del nutriente durante el cambio de uso del suelo favorecida por las bajas pendientes en el paisaje, la rápida recuperación (en menos de tres años) del P en estos stocks a partir del movimiento de sus capitales en las partes más profundas del suelo (Powers & Marín-Spiotta, 2017; Vitousek & Reiners, 1975), o la existencia de un equilibrio de su ciclo biogeoquímico en el suelo a pesar de los cambios en la abundancia de MOS durante la sucesión, o una combinación entre estos factores. La estabilidad del tamaño de los almacenes del P al inicio de la sucesión podría reflejar las prácticas de uso previo del suelo (i.e, uso de insumos orgánicos y/o inorgánicos ricos en P, agricultura de conservación; Powers & Marín-Spiotta, 2017) y la abundancia de arcillas de carga variable como la caolinita con gran afinidad por aniones como los fosfatos (van der Sande *et al.*, 2017, 2023), la cual ha sido reportada para los suelos dominantes en la región (Cambisoles) por parte de Bautista *et al.* (2011). También, los procesos pedogenéticos que sufren estos suelos ha favorecido la presencia de óxidos de Fe y Al en la región (geothita y hematita; Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Cabadas *et al.*, 2010) y minerales que contribuyen a la retención del Pi-NaOH (Agbenin & Tiessen, 1994; Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Estrada-Medina *et al.*, 2016;

Hou *et al.*, 2016; Martín-García *et al.*, 1996). La rápida recuperación de la vegetación, la cual podría sostener un suministro P asociado a la hojarasca y las raíces finas podría resurtir los almacenes de P-NaHCO₃ y P-NaOH en el suelo (Campo *et al.*, 1998; Campo *et al.*, 2001; Gonzalez & Zak, 1994; Smeck, 1985; Valdespino *et al.*, 2009; van der Sande *et al.*, 2023; Yang & Post, 2011; Zhang *et al.*, 2021), aspecto que sugiere la correlación entre estas fracciones con la hojarasca y el COS (Figuras S10-13 y S16-S19). La estabilidad temporal observada en los almacenes de Po en estas fracciones es favorecida por la baja movilidad del nutriente en el suelo (Campo *et al.*, 1998; Solís & Campo, 2004; Valdespino *et al.*, 2009), y el alto contenido de MOS. Si bien es difícil determinar si los patrones de falta de variabilidad en estas fracciones de P durante la sucesión reflejan el manejo previo de la tierra, lo relevante es que las propiedades físicas y químicas del suelo y los procesos biológicos han demostrado ser los principales reguladores del ciclo biogeoquímico del P en el suelo y su distribución entre fracciones (Cross & Schlesinger, 1995; O'Halloran *et al.*, 1987).

En contraste con lo observado en los suelos más desarrollados (i.e., Cambisoles), en los suelos ricos en MOS (i.e., Leptosoles), las concentraciones de Pi y Po-NaHCO₃ aumentaron con el tiempo de sucesión, reflejando la acumulación de la MOS (Figura S14 y S15). Por otra parte, si bien la concentración de P en la fracción NaOH varió durante la sucesión secundaria, no presentó un patrón consistente con el tiempo de recuperación del bosque, reflejando cambios en la biomasa total del bosque y en la biomasa de leguminosas (Figura S20). También, otros factores no evaluados en este estudio podrían influenciar en los cambios sucesionales observados en esta fracción de P en el suelo, p.e., cambios en la composición de especies en el bosque, lo cual se asocia con cambios en la demanda, asignación y eficiencia del uso del nutriente (Bretherick *et al.*, 2024; Marschner, 2012).

Tomados en conjunto, los patrones observados en Cambisoles y en Leptosoles, evidencian profundas diferencias en los ciclos biogeoquímicos del P en el suelo durante la sucesión secundaria entre los suelos, como consecuencia de las diferencias en el desarrollo pedogenético entre ambos.

Distribución del P del suelo en los almacenes analizados

La constancia de la similitud a lo largo de la sucesión entre las proporciones de las fracciones más lábiles (i.e. P-NaHCO₃ y P-NaOH) y las más recalcitrantes (i.e. P-HCl y P-ocluido, respectivamente) posiblemente es debido a las características del paisaje y del suelo discutidas anteriormente en el apartado 4.3. Mientras que, la ligera disminución del P-NaOH en el segundo tiempo de regeneración en Leptosoles podría deberse al incremento de la biomasa de las plantas (Cuadro 3) (Zhu *et al.*, 2021) las cuales, al requerir un mayor suministro de P, la disminución de la reserva de la fracción lábil se amortigua a través de la almacén de P-NaOH (Augusto *et al.*, 2017; De Schrijver *et al.*, 2012; He *et al.*, 2023). El posterior aumento es posible que suceda a través de la posterior acumulación y descomposición de la hojarasca, la cual libera parte del P absorbido por las plantas

proveniente de las fracciones o capas más profundas del suelo (Chen *et al.*, 2020; De Schrijver *et al.*, 2012; Frizano *et al.*, 2002; Maranguit *et al.*, 2017; van der Sande *et al.*, 2022; Zhang *et al.*, 2019).

La alta proporción de las fracciones orgánicas en los almacenes más lábiles del P (i.e., NaHCO_3 y NaOH) posiblemente es debido al cambio de estrategia de adquisición de P las plantas (Zhu *et al.*, 2021). En ecosistemas con suelos jóvenes, las plantas adquieren el P a través de la intemperización de minerales primarios (hidroxi-apatita) (Cross & Schlesinger, 1995). Mientras que, en un ecosistema de intemperización moderada del suelo en donde la mayoría del P se encuentra en compuestos orgánicos (entre el 20 y 80% del P-total) (Figuras S41 y S42) (Agbenin & Tiessen, 1994) o adsorbido e incluso ocluido en minerales secundarios (Figura S40) (Cross & Schlesinger, 1995) la estrategia de adquisición del nutriente es su reciclaje (Bol *et al.*, 2016; Zhu *et al.*, 2021) a través de la caída y descomposición de la hojarasca (van der Sande *et al.*, 2023) y la mineralización del Po por parte de los microorganismos del suelo (He *et al.*, 2023; Marklein & Houlton, 2012). La inmovilización microbiana, por otra parte, puede ser un reservorio biológico importante de P en los suelos (entre el 20 y el 50% del Po) (Agbenin & Tiessen, 1994; Srivastava & Singh, 1988; Walbridge, 1991) atenuando su absorción u oclusión en minerales secundarios o su pérdida fuera del sistema (Yang & Post, 2011).

Tomando en cuenta lo anterior, es posible afirmar que el Po es una fuente relevante de P disponible dentro y, por tanto, es un ciclo donde los procesos biológicos son importantes (Agbenin & Tiessen, 1994; Cross & Schlesinger, 1995; Lajtha & Schlesinger, 1988; Schimel & Bennett, 2004; Vitousek, 1984; Walbridge, 1991; Wood *et al.*, 1984).

Factores que explican la variabilidad en los almacenes de P: las propiedades del suelo y las de la vegetación

La relación directa que se muestra entre las fracciones lábiles y no lábiles del P (i.e., P lábil, moderadamente lábil, mineral y ocluido; NaHCO_3 , NaOH , HCl y P-ocluido, respectivamente) con el área basal total de la vegetación y de las leguminosas podría indicar que las dinámicas de la comunidad vegetal durante la sucesión forestal resultado en el aumento de su densidad influye en su suministro a través del aumento en el aporte de biomasa al suelo mediante la proliferación de raíces finas (Zhu *et al.*, 2021) y la caída de hojarasca; las cuales se acumulan en forma de MOS y son las principales fuentes de fertilidad y COS (Figuras S10-S20) (Chimento & Amaducci, 2015; Gu *et al.*, 2019; Yang *et al.*, 2010). Este sistema planta-suelo-microorganismos cambiante durante la sucesión también podría movilizar P desde el suelo profundo (Bol *et al.*, 2016) mediante interacciones con hongos micorrícicos (Frizano *et al.*, 2002; Wu *et al.*, 2019). Esto también explicaría que, durante la temporada de senescencia de las hojas y la muerte de raíces finas, el COS apoye el aumento del stock de los distintos almacenes del P en el suelo (i.e. el P lábil, moderadamente lábil, mineral y ocluido; NaHCO_3 , NaOH , HCl y P-ocluido, respectivamente) (Figuras S11, S13,

S17 y S19). De esta forma, la comunidad vegetal es un factor crucial para la composición del P en el suelo durante la sucesión secundaria (Zhu *et al.*, 2021) mediante distintos mecanismos.

Conclusiones

- Consistentemente, las concentraciones de las fracciones más dinámicas del P (i.e., P-NaHCO₃ y P-NaOH) fueron mayores en ambas estaciones en suelos orgánicos y menos desarrollados (i.e., Leptosoles). Mientras que, la fracción más recalcitrante del P (i.e., P-ocluido) y el P-total fueron mayores en suelos arcillosos y más desarrollados. Las diferencias entre los distintos tipos de suelo, su origen y sus posiciones específicas en el relieve crean una heterogeneidad en los depósitos del P y en la recuperación biogeoquímica durante la sucesión secundaria a escala del paisaje.
- Las concentraciones más dinámicas del P (i.e., P-NaHCO₃ y P-NaOH) fueron mayores durante la temporada seca debido a la reducida demanda de P por parte de la vegetación, la ausencia de lixiviación y la baja o nula tasa de descomposición de la MOS. Mientras que, la concentración del P-NaOH aumentó durante la temporada lluviosa debido al incremento de la actividad en la biomasa microbiana del suelo.
- Las fracciones más recalcitrantes (i.e., el P mineral y ocluido; P-HCl, y P-ocluido, respectivamente) fueron insensibles a la estacionalidad de las lluvias debido a su baja solubilidad, lenta renovación y difícil acceso para las plantas y la biota del suelo.
- La concentración del P-total mantuvo el mismo patrón de estacionalidad que las fracciones más dinámicas del P (i.e., P-NaHCO₃ y P-NaOH) debido a su distribución dentro del P-total.
- Las fracciones más dinámicas del P en el suelo (i.e., P-NaHCO₃ y P-NaOH) no cambiaron su concentración con el tiempo de sucesión a escala del paisaje, ni en Cambisoles. Esto posiblemente se debe a una combinación de factores como las bajas pendientes en el paisaje, las características del suelo, las prácticas de uso previo del suelo y principalmente los procesos biológicos que contribuyen a la regulación del ciclo biogeoquímico del P, su aumento y distribución entre fracciones.
- En cambio, en los suelos ricos en MOS (i.e., Leptosoles), las concentraciones del P lábil (P-NaHCO₃) aumentaron con el tiempo de sucesión, reflejando la acumulación de la MOS que ocurre durante la regeneración de la vegetación; no así, la fracción moderadamente lábil (P-NaOH), que presentó mayor estabilidad en el tiempo analizado (aproximadamente 100 años).

Referencias bibliográficas

- A. McConnell, C., P. Kaye, J., & R. Kemanian, A. (2020). Reviews and syntheses: Ironing out wrinkles in the soil phosphorus cycling paradigm. *Biogeosciences*, 17(21), 5309–5333. <https://doi.org/10.5194/bg-17-5309-2020>
- Aerts, R., & Chapin III, F. S. (2000). The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Agbenin, J. O., & Tiessen, H. (1994). Phosphorus transformations in a toposequence of lithosols and cambisols from semi-arid northeastern Brazil. *Geoderma*, 62(4), 345–362. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(94\)90098-1](https://doi.org/10.1016/0016-7061(94)90098-1)
- Anderson, K. J., Allen, A. P., Gillooly, J. F., & Brown, J. H. (2006). Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession. *Ecology Letters*, 9(6), 673–682. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00914.x>
- Aragao, L. E. O. C., Malhi, Y., Metcalfe, D. B., Silva-Espejo, J. E., Jiménez, E., Navarrete, D., Almeida, S., Costa, A. C. L., Salinas, N., Phillips, O. L., Anderson, L. O., Alvarez, E., Baker, T. R., Goncalvez, P. H., Huamán-Ovalle, J., Mamani-Solórzano, M., Meir, P., Monteagudo, A., Paño, S., ... Vásquez, R. (2009). Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*, 6(12), 2759–2778. <https://doi.org/10.5194/bg-6-2759-2009>
- Arellano-Martín, F., Dupuy, J. M., Us-Santamaría, R., & Andrade, J. L. (2022). Soil CO₂ efflux fluctuates in three different annual seasons in a semideciduous tropical forest in Yucatan, Mexico. *Terra Latinoamericana*, 40(December), 0–12. <https://doi.org/10.28940/terra.v40i0.968>
- Arroyo-Rodríguez, V., Rito, K. F., Farfán, M., Navía, I. C., Mora, F., Arreola-Villa, F., Balvanera, P., Bongers, F., Castellanos-Castro, C., Catharino, E. L. M., Chazdon, R. L., Dupuy-Rada, J. M., Ferguson, B. G., Foster, P. F., González-Valdivia, N., Griffith, D. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Jakovac, C. C., Junqueira, A. B., ... Martínez-Ramos, M. (2023). Landscape-scale forest cover drives the predictability of forest regeneration across the Neotropics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 290(1990). <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.2203>
- Aryal, D. R., De Jong, B. H. J., Ochoa-Gaona, S., Mendoza-Vega, J., & Esparza-Olguin, L. (2015). Successional and seasonal variation in litterfall and associated nutrient transfer in semi-evergreen tropical forests of SE Mexico. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 103(1), 45–60. <https://doi.org/10.1007/s10705-015-9719-0>
- Augusto, L., Achat, D. L., Jonard, M., Vidal, D., & Ringeval, B. (2017). Soil parent material—A major driver of plant nutrient limitations in terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, 23(9), 3808–3824. <https://doi.org/10.1111/gcb.13691>
- Barlow, J., Gardner, T. A., Ferreira, L. V., & Peres, C. A. (2007). Litter fall and decomposition in primary, secondary and plantation forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 247(1–3), 91–97. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.04.017>
- Bastin, J.-F., Finegold, Y., Garcia, C., Mollicone, D., Rezeende, M., Routh, D., Zohner, C. M., & Crowther, T. W. (2019). The global tree restoration potential. *Science*, 366(6463), 76–79. <https://doi.org/10.1126/science.aay8060>
- Bauters, M., Moonen, P., Summerauer, L., Doetterl, S., Wasner, D., Griepentrog, M., Mumbanza, F. M., Kearsley, E., Ewango, C., Boyemba, F., Six, J., Muys, B., Verbist, B., Boeckx, P., & Verheyen, K. (2021). Soil Nutrient Depletion and Tree Functional Composition Shift Following Repeated Clearing in Secondary Forests of the Congo Basin. *Ecosystems*, 24(6), 1422–1435. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00593-6>
- Bautista-Zúñiga, F., Batllori-Sampedro, E., Ortiz-Pérez, M. A., Palacio-Aponte, G., & Castillo-González, M.

- (2003). Geoformas, agua y suelo en la Península de Yucatán. In *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya* (Issue October 2014, pp. 21–35).
- Bautista-Zúñiga, F., Jiménez-Osornio, J., Navarro-Alberto, J., Manu, A., & Lozano, R. (2003). Mico-Relief and Soil Color as Diagnostic Properties in Carstic Leptosols. *Tierra Latinoamericana*, 21, 1–11. <http://www.redalyc.org/pdf/573/57321101.pdf>
- Bautista, F., Díaz-Garrido, S., Castillo-González, M., & Zinck, J. A. (2005). Spatial heterogeneity of the soil cover in the Yucatán karst: Comparison of Mayan, WRB, and numerical classifications. *Eurasian Soil Science*, 38(SUPPL. 1).
- Bautista, Francisco, Palacio-Aponte, G., Quintana, P., & Zinck, J. A. (2011). Spatial distribution and development of soils in tropical karst areas from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Geomorphology*, 135(3–4), 308–321. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2011.02.014>
- Bautista, Francisco, & Palacio, G. (2011). Parte III . Regionalización edáfica del territorio de México. Capítulo 24 . Península de Yucatán. In *Geografía de suelos de México* (Issue September 2014, pp. 355–406).
- Bejarano, M., Crosby, M. M., Parra, V., Etchevers, J. D., & Campo, J. (2014). Precipitation regime and nitrogen addition effects on leaf litter decomposition in tropical dry forests. *Biotropica*, 46(4), 415–424. <https://doi.org/10.1111/btp.12127>
- Birkeland, P. W., Burke, R. M., & Benedict, J. B. (1989). Pedogenic gradients for iron and aluminum accumulation and phosphorus depletion in arctic and alpine soils as a function of time and climate. *Quaternary Research*, 32(2), 193–204. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(89\)90075-6](https://doi.org/10.1016/0033-5894(89)90075-6)
- Bol, R., Julich, D., Brödlin, D., Siemens, J., Kaiser, K., Dippold, M. A., Spielvogel, S., Zilla, T., Mewes, D., von Blanckenburg, F., Puhmann, H., Holzmann, S., Weiler, M., Amelung, W., Lang, F., Kuzyakov, Y., Feger, K. H., Gottselig, N., Klumpp, E., ... Hagedorn, F. (2016). Dissolved and colloidal phosphorus fluxes in forest ecosystems—an almost blind spot in ecosystem research. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 179(4), 425–438. <https://doi.org/10.1002/jpln.201600079>
- Bolan, N. S. (1991). A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil*, 134(2), 189–207. <https://doi.org/10.1007/BF00012037>
- Bollo Manent, M., Hernández Santana, J. R., & Méndez Linares, A. P. (2014). The state of the environment in Mexico. *Central European Journal of Geosciences*, 6(2), 219–228. <https://doi.org/10.2478/s13533-012-0172-1>
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444–1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Bonilla-Moheno, M., Redo, D. J., Aide, T. M., Clark, M. L., & Grau, H. R. (2013). Vegetation change and land tenure in Mexico: A country-wide analysis. *Land Use Policy*, 30(1), 355–364. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2012.04.002>
- Bretherick, E., Dupuy, J. M., García-Oliva, F., Rivero-Villar, A., Rosell, J. A., & Campo, J. (n.d.). Nitrogen and phosphorus allocation strategies in a chronosequence of secondary tropical ddry forests: plant coordination and environmental drivers. *Trees*.
- Brown, S., & Lugo, A. E. (1990). Tropical Secondary Forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6(1), 1–32. <https://www.jstor.org/stable/2559366>
- Buendía, C., Kleidon, A., & Porporato, A. (2010). The role of tectonic uplift, climate, and vegetation in the long-term terrestrial phosphorous cycle. *Biogeosciences*, 7(6), 2025–2038. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2025-2010>
- Bünemann, E. K., Smithson, P. C., Jama, B., Frossard, E., & Oberson, A. (2004). Maize productivity and nutrient dynamics in maize-fallow rotations in western Kenya. *Plant and Soil*, 264(1–2), 195–208. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000047749.43017.fd>

- Bünemann, E.K. (2008). Enzyme additions as a tool to assess the potential bioavailability of organically bound nutrients. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(9), 2116–2129. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.03.001>
- Bünemann, Else K., Oberson, A., & Frossard Emmanuel. (2011). Phosphorus in Action. In E. Bünemann, A. Oberson, & E. Frossard (Eds.), *Springer* (Vol. 26). Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-15271-9>
- Caamal Sosa, J. P., Dupuy Rada, J. M., Andrade Torres, J. L., Hernández Stefafoni, J. L., Huechacona Ruíz, A. H., Tamayo Chim, M., Wayson, C., Olguín Álvarez, M., López Merlín, D., Maldonado Montero, V., Carrillo, O., & Vazquez Martínez, L. M. (n.d.). *Estudio de caso del sitio de monitoreo intensivo del carbono, Kaxil Kiuic, Yucatán*. http://pmcarbono.org/pmc/descargas/proyectos/Documentos_Red_Mex-SMIC/Estudio_de_caso_SMIC_Yucatan.pdf
- Cabadas, H. V., Solleiro, E., Sedov, S., Pi, T., & Alcalá, J. R. (2010). The Complex Genesis of Red Soils in Peninsula de Yucatán, Mexico: Mineralogical, Micromorphological and Geochemical Proxies. *Eurasian Soil Science*, 43(13), 1439–1457. <https://doi.org/10.1134/S1064229310130041>
- Campo-alves, J. (2003). Disponibilidad y flujos de nutrimentos en una toposecuencia con bosque tropical seco en México. *Agrociencia*, 37(2), 211–219.
- Campo, J., Jaramillo, V. J., & Maass, J. M. (1998). Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: Effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia*, 115(1–2), 167–172. <https://doi.org/10.1007/s004420050504>
- Campo, Julio. (2016). Shift from ecosystem P to N limitation at precipitation gradient in tropical dry forests at Yucatan, Mexico. *Environmental Research Letters*, 11(9). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/9/095006>
- Campo, Julio, & 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), 525–530. <https://doi.org/10.1017/S0266467403003572>
- Campo, Julio, Giardina, C. P., & Dirzo, R. (2023). Tropical Dry Forest Restoration in an Era of Global Change: Ecological and Social Dimensions. In *Sustainability (Switzerland)* (Vol. 15, Issue 4, pp. 10–14). <https://doi.org/10.3390/su15043052>
- Campo, Julio, Maass, M., Jaramillo, V. J., Martínez-Yrizar, A., & Sarukhán, J. (2001). Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry*, 53(2), 161–179. <https://doi.org/10.1023/A:1010663516029>
- Campo, Julio, Manuel Maass, J., & De Pablo, L. (2001). Intemperismo en un bosque tropical seco de México. *Agrociencia*, 35(2), 245–254.
- Campo, Julio, & Merino, A. (2016). Variations in soil carbon sequestration and their determinants along a precipitation gradient in seasonally dry tropical forest ecosystems. *Global Change Biology*, 22(5), 1942–1956. <https://doi.org/10.1111/gcb.13244>
- Campo, Julio, & Merino, A. (2019). Linking organic P dynamics in tropical dry forests to changes in rainfall regime: Evidences of the Yucatan Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 438(February), 75–85. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.02.018>
- Campo, Julio, Solís, E., & Valencia, M. G. (2007). Litter N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after relaxation of nutrient availability constraints. *Forest Ecology and Management*, 252(1–3), 33–40. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.022>
- Campo, Julio, & Vázquez-Yanes, C. (2004). Effects of nutrient limitation on aboveground carbon dynamics during tropical dry forest regeneration in Yucatán, Mexico. *Ecosystems*, 7(3), 311–319. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0249-2>
- Ceccon, E., Huante, P., & Campo, J. (2003). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival

- and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 182(1–3), 387–402. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00085-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00085-9)
- Ceccon, E., Olmsted, I., Vázquez-Yanes, C., & Campo-Alves, J. (2002). *Vegetation and Soil Properties in Two Tropical Dry Forests Of Differing Regeneration Status in Yucatan*. 36, 621–631.
- Chapin, F. S. I. I., Walker, L. R., Fastie, C. L., & Sharman, L. C. (1994). Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs*, 64(2), 149–175. <https://doi.org/10.2307/2937039>
- Chapin, S. F., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). *Principle of Terrestrial Ecosystem Ecology* (Second). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9505-9>
- Chave, J., Navarrete, D., Almeida, S., Álvarez, E., Aragão, L. E. O. C., Bonal, D., Châtelet, P., Silva-Espejo, J. E., Goret, J. Y., Von Hildebrand, P., Jiménez, E., Patiño, S., Peñuela, M. C., Phillips, O. L., Stevenson, P., & Malhi, Y. (2010). Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences*, 7(1), 43–55. <https://doi.org/10.5194/bg-7-43-2010>
- Chazdon, R. L., Broadbent, E. N., Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., Zambrano, A. M. A., Aide, T. M., Balvanera, P., Becknell, J. M., Boukili, V., Brancalion, P. H. S., Craven, D., Almeida-Cortez, J. S., Cabral, G. A. L., de Jong, B., Denslow, J. S., Dent, D. H., DeWalt, S. J., Dupuy, J. M., Durán, S. M., ... Poorter, L. (2016). Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances*, 2(5). <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501639>
- Chazdon, R. L., Peres, C. A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A. E., Lamb, D., Stork, N. E., & Miller, S. E. (2009). The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, 23(6), 1406–1417. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01338.x>
- Chen, C., Fang, X., Xiang, W., Lei, P., Ouyang, S., & Kuzyakov, Y. (2020). Soil-plant co-stimulation during forest vegetation restoration in a subtropical area of southern China. *Forest Ecosystems*, 7(1). <https://doi.org/10.1186/s40663-020-00242-3>
- Chimento, C., & Amaducci, S. (2015). Characterization of fine root system and potential contribution to soil organic carbon of six perennial bioenergy crops. *Biomass and Bioenergy*, 83, 116–122. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2015.09.008>
- Clark, D. A. (2007). Detecting Tropical Forests ' Responses to Global Climatic and Atmospheric Change : Current Challenges and a Way Forward. *Biotropica*, 39(1), 4–19.
- Cleveland, C. C., & Townsend, A. R. (2006). Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(27), 10316–10321. <https://doi.org/10.1073/pnas.0600989103>
- CONAFOR. (2012). Manual y procedimientos para el muestreo de campo. *Inventario Nacional Forestal y de Suelos*, 136.
- Condron, L. M., & Newman, S. (2011). Revisiting the fundamentals of phosphorus fractionation of sediments and soils. *Journal of Soils and Sediments*, 11(5), 830–840. <https://doi.org/10.1007/s11368-011-0363-2>
- Cooper, J., Lombardi, R., Boardman, D., & Carliell-Marquet, C. (2011). The future distribution and production of global phosphate rock reserves. *Resources, Conservation and Recycling*, 57(January), 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.resconrec.2011.09.009>
- Corona-Núñez, R. O., Campo, J., & Williams, M. (2018). Aboveground carbon storage in tropical dry forest plots in Oaxaca, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 409(18), 202–214. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.11.014>
- Corona-Núñez, R. O., & Campo, J. E. (2022). Climate and socioeconomic drivers of biomass burning and carbon emissions from fires in tropical dry forests: A Pantropical analysis. *Global Change Biology*, October, 1–18. <https://doi.org/10.1111/gcb.16516>

- Crews, T. E., Kanehiro, K., Fownes, J. H., Riley, R. H., Herbert, D. A., Mueller-Dombois, D., & Vitousek, P. M. (1995). Changes in Soil Phosphorous Fractions and Ecosystem Dynamics Across a Long Chronosequence in Hawaii. *Ecology*, *76*(5), 1407–1424. <https://doi.org/10.2307/1938144>
- Cross, A. F., & Schlesinger, W. H. (1995). A literature review and evaluation of the Hedley fractionation: Applications to the biogeochemical cycle of soil phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma*, *64*(3–4), 197–214. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(94\)00023-4](https://doi.org/10.1016/0016-7061(94)00023-4)
- de la Peña-Domene, M., Tapia, G. R., Mesa-Sierra, N., Rivero-Villar, A., Giardina, C. P., Johnson, N. G., & Campo, J. (2022). Climatic and edaphic-based predictors of normalized difference vegetation index in tropical dry landscapes: A pantropical analysis. *Global Ecology and Biogeography*, *31*(9), 1850–1863. <https://doi.org/10.1111/geb.13565>
- De Schrijver, A., Vesterdal, L., Hansen, K., De Frenne, P., Augusto, L., Achat, D. L., Staelens, J., Baeten, L., De Keersmaeker, L., De Neve, S., & Verheyen, K. (2012). Four decades of post-agricultural forest development have caused major redistributions of soil phosphorus fractions. *Oecologia*, *169*(1), 221–234. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2185-8>
- Delgado-Baquerizo, M., Maestre, F. T., Gallardo, A., Bowker, M. A., Wallenstein, M. D., Quero, J. L., Ochoa, V., Gozalo, B., García-Gómez, M., Soliveres, S., García-Palacios, P., Berdugo, M., Valencia, E., Escolar, C., Arredondo, T., Barraza-Zepeda, C., Bran, D., Carreira, J. A., Chaieb, M., ... Zaady, E. (2013). Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature*, *502*(7473), 672–676. <https://doi.org/10.1038/nature12670>
- Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., & Ceballos, G. (2011). *Seasonally Dry Tropical Forests*. ISLANDPRESS.
- Dixon, J. L., Chadwick, O. A., & Vitousek, P. M. (2016). Climate-driven thresholds for chemical weathering in postglacial soils of New Zealand. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, *121*(9), 1619–1634. <https://doi.org/10.1002/2016JF003864>
- Doughty, C. E., Malhi, Y., Araujo-Murakami, A., Metcalfe, D. B., Silva-Espejo, J. E., Arroyo, L., Heredia, J. P., Pardo-Toledo, E., Mendizabal, L. M., Rojas-Landivar, V. D., Vega-Martinez, M., Flores-Valencia, M., Sibling-Rivero, R., Moreno-Vare, L., Viscarra, L. J., Chuviru-Castro, T., Osinaga-Becerra, M., & Ledezma, R. (2014). Allocation trade-offs dominate the response of tropical forest growth to seasonal and interannual drought. *Ecology*, *95*(8), 2192–2201. <https://www.jstor.org/stable/43494725>
- Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández-Juárez, R. A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J. O., Leyequién-Abarca, E., Tun-Dzul, F. J., & May-Pat, F. (2012). Patterns and Correlates of Tropical Dry Forest Structure and Composition in a Highly Replicated Chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, *44*(2), 151–162. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00783.x>
- Durán, R., & Méndez, M. (2010). *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA.
- Elser, J. J., Bracken, M. E. S., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B., & Smith, J. E. (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, *10*, 1135–1142. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x>
- Estrada-medina, H., Bautista, F., Jiménez-osornio, J. J. M., González-iturbe, J. A., Jesús, W. De, & Cordero, A. (2013). *Maya and WRB Soil Classification in Yucatan, Mexico: Differences and Similarities*. 2013.
- Estrada-Medina, H., Canto-Canché, B. B., De los Santos-Briones, C., & O'Connor-Sánchez, A. (2016). Yucatán in black and red: Linking edaphic analysis and pyrosequencing-based assessment of bacterial and fungal community structures in the two main kinds of soil of Yucatán State. *Microbiological Research*, *188–189*, 23–33. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2016.04.007>
- Ewel, J. J. (1976). Litter Fall and Leaf Decomposition in a Tropical Forest Succession in Eastern Guatemala. *The Journal of Ecology*, *64*(1), 293. <https://doi.org/10.2307/2258696>

- Feldpausch, T. R., Rondon, M. A., Fernandes, E. C. M., Riha, S. J., & Wandelli, E. (2004). Carbon and nutrient accumulation in secondary forests regenerating on pastures in central Amazonia. *Ecological Applications*, *14*(4 SUPPL.), 164–176. <https://doi.org/10.1890/01-6015>
- Filippelli, G. M. (2008). The Global Phosphorus Cycle : Past , Present , and Future. *Elements*, *4*(January), 89–95. <https://doi.org/10.2113/GSELEMENTS.4.2.89>
- Filippelli, G. M. (2009). Phosphorus Cycle. In *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments* (Issue January 2009, pp. 780–783). https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4020-4411-3_186
- Frizano, J., Johnson, A. H., Vann, D. R., & Scatena, F. N. (2002). Soil phosphorus fractionation during forest development on landslide scars in the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Biotropica*, *34*(1), 17–26. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00238.x>
- Gaiser, T., Graef, F., & Cordeiro, J. C. (2000). Water retention characteristics of soils with contrasting clay mineral composition in semi-arid tropical regions. *Australian Journal of Soil Research*, *38*(3), 523–536. <https://doi.org/10.1071/SR99001>
- Galang, M. A., Markewitz, D., & Morris, L. A. (2010). Soil phosphorus transformations under forest burning and laboratory heat treatments. *Geoderma*, *155*(3–4), 401–408. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2009.12.026>
- Geng, Y., Pan, S., Zhang, L., Qiu, J., He, K., Gao, H., Li, Z., & Tian, D. (2022). Phosphorus biogeochemistry regulated by carbonates in soil. *Environmental Research*, *214*(P2), 113894. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2022.113894>
- Giardina, C. P., Sanford, R. L., & Døckersmith, I. C. (2000). Changes in Soil Phosphorus and Nitrogen During Slash-and-Burn Clearing of a Dry Tropical Forest. *Soil Science Society of America Journal*, *64*(1), 399–405. <https://doi.org/10.2136/sssaj2000.641399x>
- Gonzalez, O. J., & Zak, D. R. (1994). Geostatistical analysis of soil properties in a secondary tropical dry forest, St. Lucia, West Indies. *Plant and Soil*, *163*(1), 45–54. <https://doi.org/10.1007/BF00033939>
- Gu, X., Fang, X., Xiang, W., Zeng, Y., Zhang, S., Lei, P., Peng, C., & Kuzyakov, Y. (2019). Vegetation restoration stimulates soil carbon sequestration and stabilization in a subtropical area of southern China. *Catena*, *181*(April), 104098. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104098>
- Guidry, M. W., Mackenzie, F. T., & Arvidson, R. S. (2000). Role of Tectonics in Phosphorus Distribution and Cycling. *Marine Authigenesis: From Global to Microbial, March 2014*, 35–51. <https://doi.org/10.2110/pec.00.66.0035>
- Guppy, C. N., Menzies, N. W., Moody, P. W., & Blamey, F. P. C. (2005). Competitive sorption reactions between phosphorus and organic matter in soil: A review. *Australian Journal of Soil Research*, *43*(2), 189–202. <https://doi.org/10.1071/SR04049>
- Harrison, A. F. (1982). Labile organic phosphorus mineralization in relationship to soil properties. *Soil Biology and Biochemistry*, *14*(4), 343–351. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(82\)90004-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(82)90004-9)
- He, X., Augusto, L., Goll, D. S., Ringeval, B., Wang, Y., & Helfenstein, J. (2023). *Global patterns and drivers of phosphorus pools in natural soils. February*, 1–27.
- Hedley, M. J., & Stewart, J. W. B. (1982). Method to measure microbial phosphate in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, *14*(4), 377–385. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(82\)90009-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(82)90009-8)
- Hedley, M. J., Stewart, J. W. B., & Chauhan, B. S. (1982). Changes in Inorganic and Organic Soil Phosphorus Fractions Induced by Cultivation Practices and by Laboratory Incubations. *Soil Science Society of America Journal*, *46*(5), 970–976. <https://doi.org/10.2136/sssaj1982.03615995004600050017x>
- Hoffland, E., Kuyper, T. W., Comans, R. N. J., & Creamer, R. E. (2020). Eco-functionality of organic matter in soils. *Plant and Soil*, *455*(1–2), 1–22. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04651-9>

- Holl, K. D. (1999). Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, Microclimate, and Soil. *Biotropica*, *31*(2), 229–242. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00135.x>
- Hou, E., Chen, C., Kuang, Y., Zhang, Y., Heenan, M., & Wen, D. (2016). A structural equation model analysis of phosphorus transformations in global unfertilized and uncultivated soils. *Global Biogeochemical Cycles*, *30*(9), 1300–1309. <https://doi.org/10.1002/2016GB005371>
- Hou, E., Chen, C., Luo, Y., Zhou, G., Kuang, Y., Zhang, Y., Heenan, M., Lu, X., & Wen, D. (2018). Effects of climate on soil phosphorus cycle and availability in natural terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, *24*(8), 3344–3356. <https://doi.org/10.1111/gcb.14093>
- Hou, E., Luo, Y., Kuang, Y., Chen, C., Lu, X., Jiang, L., Luo, X., & Wen, D. (2020). Global meta-analysis shows pervasive phosphorus limitation of aboveground plant production in natural terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, *11*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14492-w>
- Houghton, R. A., & Nassikas, A. A. (2017). Global and regional fluxes of carbon from land use and land cover change 1850–2015. *Global Biogeochemical Cycles*, *31*(3), 456–472. <https://doi.org/10.1002/2016GB005546>
- Huang, L. M., Jia, X. X., Zhang, G. L., & Shao, M. A. (2017). Soil organic phosphorus transformation during ecosystem development: A review. *Plant and Soil*, *417*(1–2), 17–42. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3240-y>
- Hunt, J. F., Ohno, T., He, Z., Honeycutt, C. W., & Dail, D. B. (2007). Inhibition of phosphorus sorption to goethite, gibbsite, and kaolin by fresh and decomposed organic matter. *Biology and Fertility of Soils*, *44*(2), 277–288. <https://doi.org/10.1007/s00374-007-0202-1>
- Ibarra-Manríquez, G., Villaseñor, J. L., & Durán-García, R. (1995). Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Botanical Sciences*, *77*(57), 49–77. <https://doi.org/10.17129/botsci.1476>
- Jakovac, C. C., Junqueira, A. B., Crouzeilles, R., Peña-Claros, M., Mesquita, R. C. G., & Bongers, F. (2021). The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biological Reviews*, *96*(4), 1114–1134. <https://doi.org/10.1111/brv.12694>
- Jobbagy, E. G., & Jackson, R. B. (2000). The Vertical Distribution of Soil Organic Carbon and Its Relation to Climate and Vegetation. *Ecological Applications*, *10*(2), 423. <https://doi.org/10.2307/2641104>
- Johnson, A. H., Frizano, J., & Vann, D. R. (2003). Biogeochemical implications of labile phosphorus in forest soils determined by the Hedley fractionation procedure. *Oecologia*, *135*(February), 487–499. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1164-5>
- Jonasson, S., Michelsen, A., & Schmidt, I. K. (1999). Coupling of nutrient cycling and carbon dynamics in the Arctic, integration of soil microbial and plant processes. *Applied Soil Ecology*, *11*(2–3), 135–146. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00145-0](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00145-0)
- Kauffman, J. B., Hughes, R. F., & Heider, C. (2009). Carbon Pool and Biomass Dynamics Associated with Deforestation, Land Use, and Agricultural Abandonment in the Neotropics. *Ecological Applications*, *19*(5), 1211–1222.
- Kochian, L. V. (2012). Plant nutrition: Rooting for more phosphorus. *Nature*, *488*(7412), 466–467. <https://doi.org/10.1038/488466a>
- Krasilnikov, P., Gutiérrez-Castorena, M. del C., Ahrens, R. J., Cruz-Gaistardo, C. O., Sedov, S., & Solleiro-Rebolledo, E. (2013). The Soils of Mexico. In *Springer*. Springer. <http://www.springer.com/series/8915>
- Krey, T., Vassilev, N., Baum, C., & Eichler-Löbermann, B. (2013). Effects of long-term phosphorus application and plant-growth promoting rhizobacteria on maize phosphorus nutrition under field conditions. *European Journal of Soil Biology*, *55*, 124–130. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2012.12.007>

- Lai, L., & Kumar, S. (2020). A global meta-analysis of livestock grazing impacts on soil properties. *PLOS ONE*, *15*(8), e0236638. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0236638>
- Lajtha, K., & Schlesinger, W. H. (1988). The Biogeochemistry of Phosphorus Cycling and Phosphorus Availability Along a Desert Soil Chronosequence. *Ecology*, *69*(1), 24–39.
- Lambers, H., Raven, J. A., Shaver, G. R., & Smith, S. E. (2008). Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology and Evolution*, *23*(2), 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- Leopold, A. S. (1950). Vegetation Zones of Mexico. *Ecology*, *31*(4), 507–518. <https://doi.org/10.2307/1931569>
- Lewis, S. L., Lopez-Gonzalez, G., Sonké, B., Affum-Baffoe, K., Baker, T. R., Ojo, L. O., Phillips, O. L., Reitsma, J. M., White, L., Comiskey, J. A., Djuikouo K, M. N., Ewango, C. E. N., Feldpausch, T. R., Hamilton, A. C., Gloor, M., Hart, T., Hladik, A., Lloyd, J., Lovett, J. C., ... Wöll, H. (2009). Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature*, *457*(7232), 1003–1006. <https://doi.org/10.1038/nature07771>
- López-Barrera, F., Martínez-Garza, C., & Ceccon, E. (2017). Ecología de la restauración en México: estado actual y perspectivas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *88*, 97–112. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.001>
- López-Martínez, J. O., Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Meave, J. A., & Gallardo-Cruz, J. A. (2013). β -Diversity of Functional Groups of Woody Plants in a Tropical Dry Forest in Yucatan. *PLoS ONE*, *8*(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073660>
- Luyssaert, S., Inglima, I., Jung, M., Richardson, A. D., Reichstein, M., Papale, D., Piao, S. L., Schulze, E. D., Wingate, L., Matteucci, G., Aragao, L., Aubinet, M., Beer, C., Bernhofer, C., Black, K. G., Bonal, D., Bonnefond, J. M., Chambers, J., Ciais, P., ... Janssens, I. A. (2007). CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, *13*(12), 2509–2537. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01439.x>
- Mahowald, N. M., Baker, A. R., Bergametti, G., Brooks, N., Duce, R. A., Jickells, T. D., Prospero, J. M., & Tegen, I. (2005). Atmospheric global dust cycle and iron inputs to the ocean. *Global Biogeochem.*, *19*. <https://doi.org/10.1029/2004GB002402>
- Malhi, Y., & Phillips, O. L. (2004). Tropical forests and global atmospheric change: A synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *359*(1443), 549–555. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1449>
- Maranguit, D., Guillaume, T., & Kuzyakov, Y. (2017). Land-use change affects phosphorus fractions in highly weathered tropical soils. *Catena*, *149*, 385–393. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.10.010>
- Marklein, A. R., & Houlton, B. Z. (2012). Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, *193*(3), 696–704. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03967.x>
- Marschner, P. (2012). *Mineral Nutrition of Higher Plants* (Third). Elsevier.
- Martín-García, J. M., Delgado, G., Sánchez-Marañón, M., Párraga, J. ., & Delgado, R. (1996). Los suelos rojos en las principales clasificaciones. Revisión. *Geogaceta*, *20*(5), 1123–1126.
- Martínez-Yrizar, A., & Sarukhán, J. (1990). Litterfall Patterns in a Tropical Deciduous Forest in Mexico Over a Five-Year Period. *Journal of Tropical Ecology*, *6*(4), 433–444. <https://doi.org/10.1017/S0266467400004831>
- McDowell, R. W., & Sharpley, A. N. (2001). Approximating Phosphorus Release from Soils to Surface Runoff and Subsurface Drainage. *Journal of Environmental Quality*, *30*(2), 508–520. <https://doi.org/10.2134/jeq2001.302508x>

- McGroddy, M. E., Daufresne, T., & Hedin, L. O. (2004). Scaling of C:N:P Stoichiometry in Forests Worldwide: Implications of Terrestrial Redfield-Type Ratios. *Ecology*, *85*(9), 2390–2401. <https://www.jstor.org/stable/3450237>
- McLaughlin, J. R., Ryden, J. C., & Syers, J. K. (1977). Development and evaluation of a Kinetic model to describe phosphate sorption by hydrous ferric oxide gel. *Geoderma*, *18*, 295–307.
- Mendes, K. R., Campos, S., da Silva, L. L., Mutti, P. R., Ferreira, R. R., Medeiros, S. S., Perez-Marin, A. M., Marques, T. V., Ramos, T. M., de Lima Vieira, M. M., Oliveira, C. P., Gonçalves, W. A., Costa, G. B., Antonino, A. C. D., Menezes, R. S. C., Bezerra, B. G., & Santos e Silva, C. M. (2020). Seasonal variation in net ecosystem CO₂ exchange of a Brazilian seasonally dry tropical forest. *Scientific Reports*, *10*(1), 1–16. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66415-w>
- Mendoza-Ponce, A., Corona-Núñez, R., Kraxner, F., Leduc, S., & Patrizio, P. (2018). Identifying effects of land use cover changes and climate change on terrestrial ecosystems and carbon stocks in Mexico. *Global Environmental Change*, *53*(August), 12–23. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2018.08.004>
- Mesa-Sierra, N., Laborde, J., Chaplin-Kramer, R., & Escobar, F. (2022). Carbon stocks in a highly fragmented landscape with seasonally dry tropical forest in the Neotropics. *Forest Ecosystems*, *9*. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2022.100016>
- Mesa-Sierra, Natalia., de la Peña, M., Campo, J., & Giardina, C. P. (n.d.). Forest landscape restoration of a critical endangered ecosystem: An overview of worldwide efforts in tropical dry forests. *Restoration Ecology*.
- Mesa-Sierra, Natalia, de la Peña-Domene, M., Campo, J., & Giardina, C. P. (2022). Restoring Mexican Tropical Dry Forests: A National Review. *Sustainability (Switzerland)*, *14*(7). <https://doi.org/10.3390/su14073937>
- Miller, A. J., Schuur, E. A. G., & Chadwick, O. A. (2001). Redox control of phosphorus pools in Hawaiian montane forest soils. *Geoderma*, *102*(3–4), 219–237. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(01\)00016-7](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(01)00016-7)
- Miranda, F., & Hernández-X., E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, *28*(28), 29–179. <https://doi.org/10.17129/botsoci.1084>
- Mizrahi, A., Ramos Prado, J. M., & Jiménez-Osornio, J. (1997). Composition, structure, and management potential of secondary dry tropical vegetation in two abandoned henequen plantations of Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management*, *96*(3), 273–282. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00008-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00008-X)
- Murphy, J., & Riley, J. P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, *27*(C), 31–36. [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(00\)88444-5](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5)
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). ECOLOGY OF TROPICAL DRY FOREST. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *17*(1), 67–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.000435>
- Muttray, A. F., & Mohn, W. W. (1999). Quantitation of the population size and metabolic activity of a resin acid degrading bacterium in activated sludge using slot-blot hybridization to measure the rRNA:rDNA ratio. *Microbial Ecology*, *38*(4), 348–357. <https://doi.org/10.1007/s002489901005>
- Newman, E. I. (1995). Phosphorus Inputs to Terrestrial Ecosystems. *Journal of Ecology*, *83*(4), 713–726. <https://www.jstor.org/stable/2261638%0AJSTOR>
- Niederberger, J., Kohler, M., & Bauhus, J. (2019). Distribution of phosphorus fractions with different plant availability in German forest soils and their relationship with common soil properties and foliar P contents. *Soil*, *5*(2), 189–204. <https://doi.org/10.5194/soil-5-189-2019>
- Norden, N., Angarita, H. A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Cerda, I. G. D. La, Van Breugel, M., Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Vandermeer, J., Williamson, G. B., Finegan, B., Mesquita, R., & Chazdon, R. L. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(26), 8013–8018.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1500403112>

- O'Halloran, I. P., Stewart, J. W. B., & Kachanoski, R. G. (1987). Influence of texture and management practices on the forms and distribution of soil phosphorus. *Can. J. Soil. Sci.*, *163*(67), 147–163. <https://doi.org/187.190.192.249>
- Oburger, E., Jones, D. L., & Wenzel, W. W. (2011). Phosphorus saturation and pH differentially regulate the efficiency of organic acid anion-mediated P solubilization mechanisms in soil. *Plant and Soil*, *341*(1–2), 363–382. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0650-5>
- Okin, G. S., Mahowald, N., Chadwick, O. A., & Artaxo, P. (2004). Impact of desert dust on the biogeochemistry of phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, *18*, GB2005. <https://doi.org/10.1029/2003GB002145>
- Olander, L. P., & Vitousek, P. M. (2004). Biological and geochemical sinks for phosphorus in soil from a wet tropical forest. *Ecosystems*, *7*(4), 404–419. <https://doi.org/10.1007/s10021-004-0264-y>
- Ostertag, R., Marín-Spiotta, E., Silver, W. L., & Schulten, J. (2008). Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. *Ecosystems*, *11*(5), 701–714. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9152-1>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, *333*(6045), 988–993. <https://doi.org/10.1126/science.1201609>
- Peltzer, D. A., Wardle, D. A., Allison, V. J., Baisden, W. T., Bardgett, R. D., Chadwick, O. A., Condon, L. M., Parfitt, R. L., Porder, S., Richardson, S. J., Turner, B. L., Vitousek, P. M., Walker, J., & Walker, L. R. (2010). Understanding ecosystem retrogression. *Ecological Monographs*, *80*(4), 509–529. <https://doi.org/10.1890/09-1552.1>
- Penn, C. J., & Camberato, J. J. (2019). A critical review on soil chemical processes that control how soil phosphorus affects phosphorus availability to plants. *Agriculture (Switzerland)*, *9*(6), 1–18. <https://doi.org/10.3390/agriculture9060120>
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *40*(May 2014), 437–457. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327>
- Pennington, T. D., & Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. (3ra ed.). FCE, UNAM.
- Phillips, O. L., Lewis, S. L., Baker, T. R., Chao, K. J., & Higuchi, N. (2008). The changing Amazon forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *363*(1498), 1819–1827. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0033>
- Porder, S., & Hilley, G. E. (2011). Linking chronosequences with the rest of the world: Predicting soil phosphorus content in denuding landscapes. *Biogeochemistry*, *102*(1), 153–166. <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9428-3>
- Powers, J. S., & Marín-Spiotta, E. (2017). Ecosystem Processes and Biogeochemical Cycles in Secondary Tropical Forest Succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *48*, 497–519. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022944>
- Price, G. (2006). *Australian Soil Fertility Manual*. Fertilizer Industry Federation of Australia, Inc. & CSIRO.
- Quesada, C. A., Lloyd, J., Schwarz, M., Baker, T. R., Phillips, O. L., Patiño, S., Czimczik, C., Hodnett, M. G., Herrera, R., Arneeth, A., Lloyd, G., Malhi, Y., Dezzio, N., Luizão, F. J., Santos, A. J. B., Schmerler, J., Arroyo, L., Silveira, M., Priante Filho, N., ... Ramírez, H. (2009). Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences Discussions*, *6*(2), 3993–4057. <https://doi.org/10.5194/bgd-6-3993-2009>

- Read, L., & Lawrence, D. (2003). Litter Nutrient Dynamics during Succession in Dry Tropical Forests of the Yucatan: Regional and Seasonal Effects. *Ecosystems*, 6(8), 747–761. <https://doi.org/10.1007/s10021-003-0177-1>
- Richter, D. D., Allen, H. L., Li, J., Markewitz, D., & Raikes, J. (2006). Bioavailability of slowly cycling soil phosphorus: Major restructuring of soil P fractions over four decades in an aggrading forest. *Oecologia*, 150(2), 259–271. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0510-4>
- Rico-Gray, V., & Garcíá-Franco, J. G. (1992). Vegetation and Soil Seed Bank of Successional Stages in Tropical Lowland Deciduous Forest. *Journal of Vegetation Science*, 3(5), 617–624. <https://www.jstor.org/stable/3235828%0AREFERENCES>
- Roa-Fuentes, L. L., Campo, J., & Parra-Tabla, V. (2012). Plant Biomass Allocation across a Precipitation Gradient: An Approach to Seasonally Dry Tropical Forest at Yucatán, Mexico. *Ecosystems*, 15(8), 1234–1244. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9578-3>
- Rousk, J., & Bååth, E. (2011). Growth of saprotrophic fungi and bacteria in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 78(1), 17–30. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01106.x>
- Roy, S., & Singh, J. S. (1995). Seasonal and spatial dynamics of plant-available N and P pools and N-mineralization in relation to fine roots in a dry tropical forest habitat. *Soil Biology and Biochemistry*, 27(1), 33–40. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00138-Q](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00138-Q)
- Runyan, C. W., D’Odorico, P., Vandecar, K. L., Das, R., Schmook, B., & Lawrence, D. (2013). Positive feedbacks between phosphorus deposition and forest canopy trapping, evidence from Southern Mexico. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 118(4), 1521–1531. <https://doi.org/10.1002/2013JG002384>
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (1 ra. Edic). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sánchez-Azofeifa, A. G., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E. R., Fajardo, L., Gamon, J. A., & Cuevas-Reyes, P. (2005). Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica*, 37(4), 477–485.
- Saynes, V., Hidalgo, C., Etchevers, J. D., & Campo, J. E. (2005). Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology*, 29(3), 282–289. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.11.007>
- Schimel, J. P., & Bennett, J. (2004). Nitrogen Mineralization: Changes of a Changing Paradigm. *Ecology*, 85(3), 591–602. <https://www.jstor.org/stable/3450384>
- Schlesinger, W. H., & Bernhardt, E. S. (2020). The Global Cycles of Nitrogen, Phosphorus and Potassium. In *Biogeochemistry* (fourth, pp. 483–508). Elsevier. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/C2017-0-00311-7>
- Shang, C., & Tiessen, H. (2003). Soil organic C sequestration and stabilization in karstic soils of Yucatan. *Biogeochemistry*, 62(2), 177–196. <https://doi.org/10.1023/A:1021123728639>
- Sims, J. T., Simard, R. R., & Joern, B. C. (1998). Phosphorus Loss in Agricultural Drainage: Historical Perspective and Current Research. *Journal of Environmental Quality*, 27(2), 277–293. <https://doi.org/10.2134/jeq1998.00472425002700020006x>
- Singh, J. S., Raghubanshi, A. ., Singh, R. ., & Srivastava, S. C. (1989). Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature*, 338, 499–500. <https://doi.org/10.1038/255242a0>
- Singleton, G. A., & Lavkulich, L. M. (1987). Phosphorus Transformations in a Soil Chronosequence, Vancouver Island, British Columbia. *Can. J. Soil. Sci.*, 67, 787–793.
- Skutsch, M., McCall, M. K., & Lovett, J. C. (2009). Carbon emissions: Dry forests may be easier to manage.

- Nature*, 462(7273), 567. <https://doi.org/10.1038/462567b>
- Smbeck, N. E. (1985). Phosphorus dynamics in soils and landscapes. *Geoderma*, 36(3–4), 185–199. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(85\)90001-1](https://doi.org/10.1016/0016-7061(85)90001-1)
- Smil, V. (2000). Phosphorus in the Environment: Natural Flows and Human Interferences. *Annu. Rev. Energy Environ.*, 25, 53–88.
- Solís, E., & Campo, J. (2004). Soil N and P dynamics in two secondary tropical dry forests after fertilization. *Forest Ecology and Management*, 195(3), 409–418. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.03.006>
- Sommer, R., Vlek, P. L. G., Deane De Abreu Sá, T., Vielhauer, K., De Fátima Rodrigues Coelho, R., & Fölster, H. (2004). Nutrient balance of shifting cultivation by burning or mulching in the Eastern Amazon - Evidence for subsoil nutrient accumulation. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 68(3), 257–271. <https://doi.org/10.1023/B:FRES.0000019470.93637.54>
- Srivastava, S. C., & Singh, J. S. (1988). Carbon and phosphorus in the soil biomass of some tropical soils of India. *Soil Biology and Biochemistry*, 20(5), 743–747. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(88\)90161-7](https://doi.org/10.1016/0038-0717(88)90161-7)
- Stephens, B. B., Gurney, K. R., Tans, P. P., Sweeney, C., Peters, W., Bruhwiler, L., Ciais, P., Ramonet, M., Bousquet, P., Nakazawa, T., Aoki, S., Machida, T., Inoue, G., Vinnichenko, N., Lloyd, J., Jordan, A., Heimann, M., Shibistova, O., Langenfelds, R. L., ... Denning, A. S. (2007). Weak northern and strong tropical land carbon uptake from vertical profiles of atmospheric CO₂. *Science*, 316(5832), 1732–1735. <https://doi.org/10.1126/science.1137004>
- Sullivan, B. W., Nifong, R. L., Nasto, M. K., Alvarez-Clare, S., Dencker, C. M., Soper, F. M., Shoemaker, K. T., Ishida, F. Y., Zaragoza-Castells, J., Davidson, E. A., & Cleveland, C. C. (2019). Biogeochemical recuperation of lowland tropical forest during succession. *Ecology*, 100(4), 1–14. <https://doi.org/10.1002/ecy.2641>
- Tanner, E. V. J., Vitousek, P. M., & Cuevas, E. (1998). Experimental Investigation of Nutrient Limitation of Forest Growth on Wet Tropical Mountains. *Ecology*, 79(1), 10–22. <https://doi.org/10.2307/176860>
- Tate, K. R., & Salcedo, I. (1988). Phosphorus control of soil organic matter accumulation and cycling. *Biogeochemistry*, 5(1), 99–107. <https://doi.org/10.1007/BF02180319>
- Thompson, A., Chadwick, O. A., Boman, S., & Chorover, J. (2006). Colloid mobilization during soil iron redox oscillations. *Environmental Science and Technology*, 40(18), 5743–5749. <https://doi.org/10.1021/es061203b>
- Tiessen, H., & Moir, J. O. (2007). Characterization of Available P by Sequential Extraction. In M. R. Carter & E. G. Greogorich (Eds.), *Soil Sampling and Methods of Analysis* (Second Edi, pp. 321–334). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420005271-33>
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D’Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W. H., Simberloff, D., & Swackhamer, D. (2001). Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. *Science*, 292(5515), 281–284. <https://doi.org/10.1126/science.1057544>
- Toro, L., Pereira-Arias, D., Perez-Aviles, D., Vargas G., G., Soper, F. M., Gutknecht, J., & Powers, J. S. (2023). Phosphorus limitation of early growth differs between nitrogen-fixing and nonfixing dry tropical forest tree species. *New Phytologist*, 237(3), 766–779. <https://doi.org/10.1111/nph.18612>
- Townsend, A. R., Asner, G. P., & Cleveland, C. C. (2008). The biogeochemical heterogeneity of tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(8), 424–431. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.04.009>
- Townsend, A. R., Cleveland, C. C., Houlton, B. Z., Alden, C. B., & White, J. W. C. (2011). Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(1), 9–17. <https://doi.org/10.1890/100047>
- Trejo, I., & Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest. *Biological Conservation*, 94(2), 133–142. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00188-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00188-3)

- Turner, B. L., Condrón, L. M., Richardson, S. J., Peltzer, D. A., & Allison, V. J. (2007). Soil Organic Phosphorus Transformations During Pedogenesis. *Ecosystems*, *10*, 1166–1181. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9086-z>
- Turner, B. L., Papházy, M. J., Haygarth, P. M., & McKelvie, I. D. (2002). Inositol phosphates in the environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *357*(1420), 449–469. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0837>
- Ugolini, F. C., & Mann, D. H. (1979). Biopedological origin of peatlands in South East Alaska. *Nature*, *281*(5730), 366–368. <https://doi.org/10.1038/281366a0>
- Valdespino, P., Romualdo, R., Cadenazzi, L., & Campo, J. (2009). Phosphorus cycling in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Annals of Forest Science*, *66*(1), 107–107. <https://doi.org/10.1051/forest:2008075>
- van der Sande, M. T., Peña-Claros, M., Ascarrunz, N., Arets, E. J. M. M., Licona, J. C., Toledo, M., & Poorter, L. (2017). Abiotic and biotic drivers of biomass change in a Neotropical forest. *Journal of Ecology*, *105*(5), 1223–1234. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12756>
- van der Sande, M. T., Powers, J. S., Kuyper, T. W., Norden, N., Salgado-Negret, B., Silva de Almeida, J., Bongers, F., Delgado, D., Dent, D. H., Derroire, G., do Espírito Santo, M. M., Dupuy, J. M., Fernandes, G. W., Finegan, B., Gavito, M. E., Hernández-Stefanoni, J. L., Jakovac, C. C., Jones, I. L., das Dores Magalhães Veloso, M., ... Poorter, L. (2022). Soil resistance and recovery during neotropical forest succession. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *378*(1867). <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0074>
- Vandermeer, J., De la Cerda, I. G., Perfecto, I., Boucher, G., Ruiz, J., & Kaufmann, A. (2004). Multiple Basins of Attraction in a Tropical Forest: Evidence for Nonequilibrium Community Structure. *Ecology*, *85*(2), 575. <http://www.biology.lsa.umich.edu/research/hurricane/>
- Velásquez, G., Ngo, P. T., Rumpel, C., Calabi-Floody, M., Redel, Y., Turner, B. L., Condrón, L. M., & Mora, M. de la L. (2016). Chemical nature of residual phosphorus in Andisols. *Geoderma*, *271*, 27–31. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.01.027>
- Verduzco, V. S., Garatuza-Payán, J., Yépez, E. A., Watts, C. J., Rodríguez, J. C., Robles-Morua, A., & Vivoni, E. R. (2015). Variations of net ecosystem production due to seasonal precipitation differences in a tropical dry forest of northwest Mexico. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *120*(10), 2081–2094. <https://doi.org/10.1002/2015JG003119>
- Vitousek, P. M. (1984). Litterfall, Nutrient Cycling, and Nutrient Limitation in Tropical Forests. *Ecology*, *65*(1), 285–298.
- Vitousek, P. M., Chadwick, O. A., Crews, T. E., Fownes, J. H., Hendricks, D. M., & Herbert, D. (1997). Soil and ecosystem development across the Hawaiian Islands. *GSA Today*, *7*(9).
- Vitousek, P. M., Porder, S., Houlton, B. Z., & Chadwick, O. A. (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications*, *20*(1), 5–15. <https://doi.org/10.1890/08-0127.1>
- Vitousek, P. M., & Reiners, W. A. (1975). Ecosystem Succession and Nutrient Retention: A Hypothesis. *BioScience*, *25*(6), 376–381. <https://doi.org/10.2307/1297148>
- Walbridge, M. R. (1991). Phosphorus Availability in Acid Organic Soils of the Lower North Carolina Coastal Plain. *Ecology*, *72*(6), 2083–2100.
- Walker, L. R. (1989). Soil nitrogen changes during primary succession on a floodplain in Alaska, USA. *Arctic & Alpine Research*, *21*(4), 341–349. <https://doi.org/10.2307/1551644>
- Walker, T. W., & Syers, J. K. (1976). The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, *15*, 1–19.
- Wang, Y. P., Houlton, B. Z., & Field, C. B. (2007). A model of biogeochemical cycles of carbon, nitrogen,

- and phosphorus including symbiotic nitrogen fixation and phosphatase production. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(1), 1–15. <https://doi.org/10.1029/2006GB002797>
- Wang, Y. P., Huang, Y., Augusto, L., Goll, D. S., Helfenstein, J., & Hou, E. (2022). Toward a Global Model for Soil Inorganic Phosphorus Dynamics: Dependence of Exchange Kinetics and Soil Bioavailability on Soil Physicochemical Properties. *Global Biogeochemical Cycles*, 36(3), 1–20. <https://doi.org/10.1029/2021GB007061>
- Wardle, D. A., Walker, L. R., & Bardgett, R. D. (2004). Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science*, 305(5683), 509–513. <https://doi.org/10.1126/science.1098778>
- Weihrauch, C., & Opp, C. (2018). Ecologically relevant phosphorus pools in soils and their dynamics: The story so far. *Geoderma*, 325(January), 183–194. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.02.047>
- Weil, R. R., & Brady, N. C. (2017). The Nature and Properties of Soils. In D. Fox (Ed.), *Pearson Education* (Fifteenth).
- Wood, T., Bormann, F. H., & Voigt, G. K. (1984). Phosphorus cycling in a northern hardwood forest: Biological and chemical control. *Science*, 223(4634), 391–393. <https://doi.org/10.1126/science.223.4634.391>
- WRB., I. W. G. (2015). *World reference base for soil resources 2014, update 2015 International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. (FAO (ed.); World Soil).
- Wu, H., Xiang, W., Chen, L., Ouyang, S., Xiao, W., Li, S., Forrester, D. I., Lei, P., Zeng, Y., Deng, X., Zeng, L., & Kuzyakov, Y. (2020). Soil Phosphorus Bioavailability and Recycling Increased with Stand Age in Chinese Fir Plantations. *Ecosystems*, 23(5), 973–988. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00450-1>
- Wu, H., Xiang, W., Ouyang, S., Forrester, D. I., Zhou, B., Chen, L., Ge, T., Lei, P., Chen, L., Zeng, Y., Song, X., Peñuelas, J., & Peng, C. (2019). Linkage between tree species richness and soil microbial diversity improves phosphorus bioavailability. *Functional Ecology*, 33(8), 1549–1560. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13355>
- Yang, L., Wu, S., & Zhang, L. (2010). Fine root biomass dynamics and carbon storage along a successional gradient in Changbai Mountains, China. *Forestry*, 83(4), 379–387. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpq020>
- Yang, X., & Post, W. M. (2011). Phosphorus transformations as a function of pedogenesis: A synthesis of soil phosphorus data using Hedley fractionation method. *Biogeosciences*, 8(10), 2907–2916. <https://doi.org/10.5194/bg-8-2907-2011>
- Yuan, Z., Jiao, F., Shi, X., Sardans, J., Maestre, F. T., Delgado-Baquerizo, M., Reich, P. B., & Peñuelas, J. (2017). Experimental and observational studies find contrasting responses of soil nutrients to climate change. *ELife*, 6, 1–19. <https://doi.org/10.7554/eLife.23255>
- Zemunik, G., Turner, B. L., Lambers, H., & Laliberté, E. (2015). Diversity of plant nutrient-acquisition strategies increases during long-term ecosystem development. *Nature Plants*, 1(5). <https://doi.org/10.1038/NPLANTS.2015.50>
- Zhang, Yanlin, Li, Y., Wang, S., Umbreen, S., & Zhou, C. (2021). Soil phosphorus fractionation and its association with soil phosphate-solubilizing bacteria in a chronosequence of vegetation restoration. *Ecological Engineering*, 164(November 2020). <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106208>
- Zhang, Yaohua, Xu, X., Li, Z., Liu, M., Xu, C., Zhang, R., & Luo, W. (2019). Effects of vegetation restoration on soil quality in degraded karst landscapes of southwest China. *Science of the Total Environment*, 650, 2657–2665. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.372>
- Zhu, X., Fang, X., Wang, L., Xiang, W., Alharbi, H. A., Lei, P., & Kuzyakov, Y. (2021). Regulation of soil phosphorus availability and composition during forest succession in subtropics. *Forest Ecology and Management*, 502(July), 119706. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119706>

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Título: Dinámica del fósforo en el bosque tropical seco secundario de Yucatán, México.

Autor: José Shaddai Olvera Torres.

Contenido de la información de suplementaria de este trabajo:

Figura S1. Concentración de fósforo inorgánico lábil ($P_i\text{-NaHCO}_3$) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en el total de suelos ($n = 12$) (**a**), en Cambisoles (**b**) y Leptosoles (**c**), durante la regeneración de bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

Figura S2. Concentración de fósforo orgánico lábil ($P_o\text{-NaHCO}_3$) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en el total de suelos ($n = 12$) (**a**), en Cambisoles (**b**) y Leptosoles (**c**), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

Figura S3. Concentración de fósforo total lábil ($P\text{-NaHCO}_3$ total) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (**a**), en Cambisoles (**b**) y Leptosoles (**c**), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

Figura S4. Concentración de fósforo moderadamente lábil inorgánico ($P_i\text{-NaOH}$) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (**a**), en Cambisoles (**b**) y Leptosoles (**c**), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

Figura S5. Concentración de fósforo moderadamente lábil orgánico ($P_o\text{-NaOH}$) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (**a**), en Cambisoles (**b**) y Leptosoles (**c**), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

Figura S6. Concentración de fósforo moderadamente lábil total ($P\text{-NaOH}$ total) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (**a**), en Cambisoles (**b**) y Leptosoles (**c**), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

Figura S7. Concentración de fósforo mineral ($P\text{-HCl}$) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (**a**), en Cambisoles (**b**) y Leptosoles (**c**), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y efecto de la estacionalidad.

Figura S8. Concentración de fósforo ocluido ($P\text{-ocluido} = P\text{-total} - (P\text{-NaHCO}_3\text{ total} + P\text{-NaOH total} + P\text{-HCl})$) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

Figura S9. Concentración de fósforo total ($P\text{-total}$) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

Figura S10. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de las fracción de fósforo lábil ($P\text{-NaHCO}_3$) inorgánico (P_i), orgánico (P_o) y total ($P\text{ total}$) con el área basal de los árboles ($AB\text{ total [m}^2/\text{ha]}$), el área basal de leguminosas ($AB\text{ leg [m}^2/\text{ha]}$), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca ($\text{Hojarasca [Mg/ha, año]}$), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo ($C.O. [mg/g]$) durante la temporada lluviosa.

Figura S11. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de las fracción de fósforo lábil ($P\text{-NaHCO}_3$) inorgánico (P_i), orgánico (P_o) y total ($P\text{ total}$) con el área basal de los árboles ($AB\text{ total [m}^2/\text{ha]}$), el área basal de leguminosas ($AB\text{ leg [m}^2/\text{ha]}$), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca ($\text{Hojarasca [Mg/ha, año]}$), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo ($C.O. [mg/g]$) durante la temporada seca.

Figura S12. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de las fracciones de fósforo lábil ($P\text{-NaHCO}_3$) inorgánico (P_i), orgánico (P_o) y total ($P\text{ total}$) con el área basal de los árboles ($AB\text{ total [m}^2/\text{ha]}$), el área basal de leguminosas ($AB\text{ leg [m}^2/\text{ha]}$), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca ($\text{Hojarasca [Mg/ha, año]}$), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo ($C.O. [mg/g]$) durante la temporada lluviosa.

Figura S13. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de las fracciones de fósforo lábil ($P\text{-NaHCO}_3$) inorgánico (P_i), orgánico (P_o) y total ($P\text{ total}$) con el área basal de los árboles ($AB\text{ total [m}^2/\text{ha]}$), el área basal de leguminosas ($AB\text{ leg [m}^2/\text{ha]}$), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca ($\text{Hojarasca [Mg/ha, año]}$), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo ($C.O. [mg/g]$) durante la temporada seca.

Figura S14. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de las fracciones de fósforo lábil ($P\text{-NaHCO}_3$) inorgánico (P_i), orgánico (P_o) y total ($P\text{ total}$) con el área basal de los árboles ($AB\text{ total [m}^2/\text{ha]}$), el área basal de leguminosas ($AB\text{ leg [m}^2/\text{ha]}$), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca ($\text{Hojarasca [Mg/ha, año]}$), el pH

del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S15. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de las fracciones de fósforo lábil (P-NaHCO₃) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S16. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S17. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S18. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S19. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S20. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con

el área basal de los árboles (AB total [m^2/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m^2/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [$\text{cm}/\text{año}$]), la hojarasca (Hojarasca [$\text{Mg}/\text{ha}, \text{año}$]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S21. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m^2/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m^2/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [$\text{cm}/\text{año}$]), la hojarasca (Hojarasca [$\text{Mg}/\text{ha}, \text{año}$]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S22. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m^2/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m^2/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [$\text{cm}/\text{año}$]), la hojarasca (Hojarasca [$\text{Mg}/\text{ha}, \text{año}$]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S23. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m^2/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m^2/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [$\text{cm}/\text{año}$]), la hojarasca (Hojarasca [$\text{Mg}/\text{ha}, \text{año}$]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S24. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m^2/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m^2/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [$\text{cm}/\text{año}$]), la hojarasca (Hojarasca [$\text{Mg}/\text{ha}, \text{año}$]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S25. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m^2/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m^2/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [$\text{cm}/\text{año}$]), la hojarasca (Hojarasca [$\text{Mg}/\text{ha}, \text{año}$]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S26. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m^2/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m^2/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [$\text{cm}/\text{año}$]), la hojarasca

(Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S27. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S28. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, hitogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S29. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S30. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S31. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S32. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S33. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S34. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S35. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S36. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S37. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S38. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

Figura S39. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca

(Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

Figura S40. Proporción de las fracciones del fósforo lábil (P-NaHCO₃), moderadamente lábil (P-NaOH), mineral (P-HCl) y ocluido (P-ocluido = P-total - [P-NaHCO₃ total + P-NaOH total + P-HCl]) con respecto al P-total durante la temporada lluviosa y seca analizando todos los suelos en conjunto ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los BTS en Yucatán.

Figura S41. Proporción de las fracciones del fósforo lábil (P-NaHCO₃) inorgánico (Pi) y orgánico (Po) con respecto al P lábil total (P-NaHCO₃ total) durante la temporada lluviosa y seca analizando todos los suelos en conjunto ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los BTS en Yucatán.

Figura S42. Proporción de las fracciones del fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi) y orgánico (Po) con respecto al P moderadamente lábil total (P-NaOH total) durante la temporada lluviosa y seca analizando todos los suelos en conjunto ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los BTS en Yucatán.

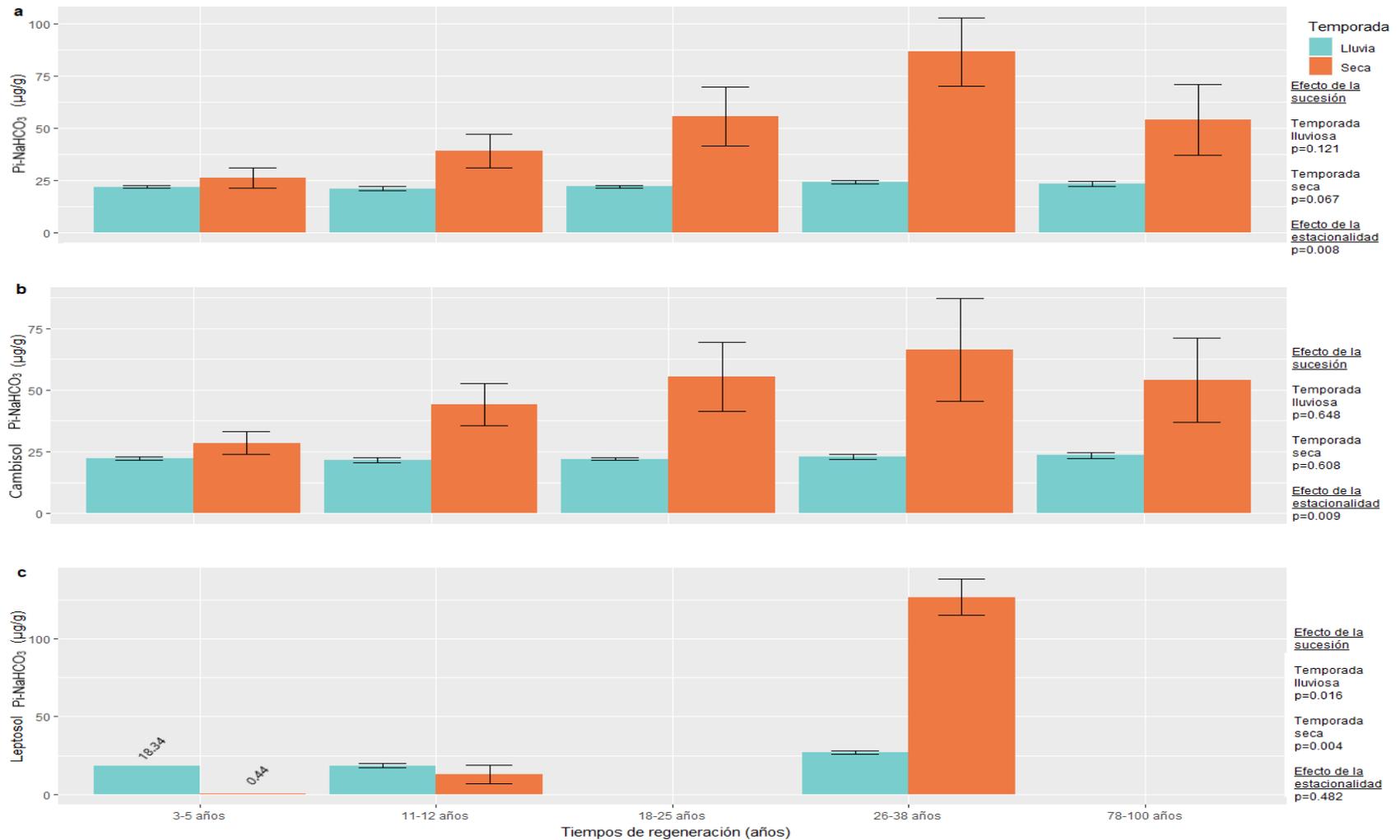


Figura S1. Concentración de fósforo inorgánico lábil (Pi-NaHCO_3) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en el total de suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

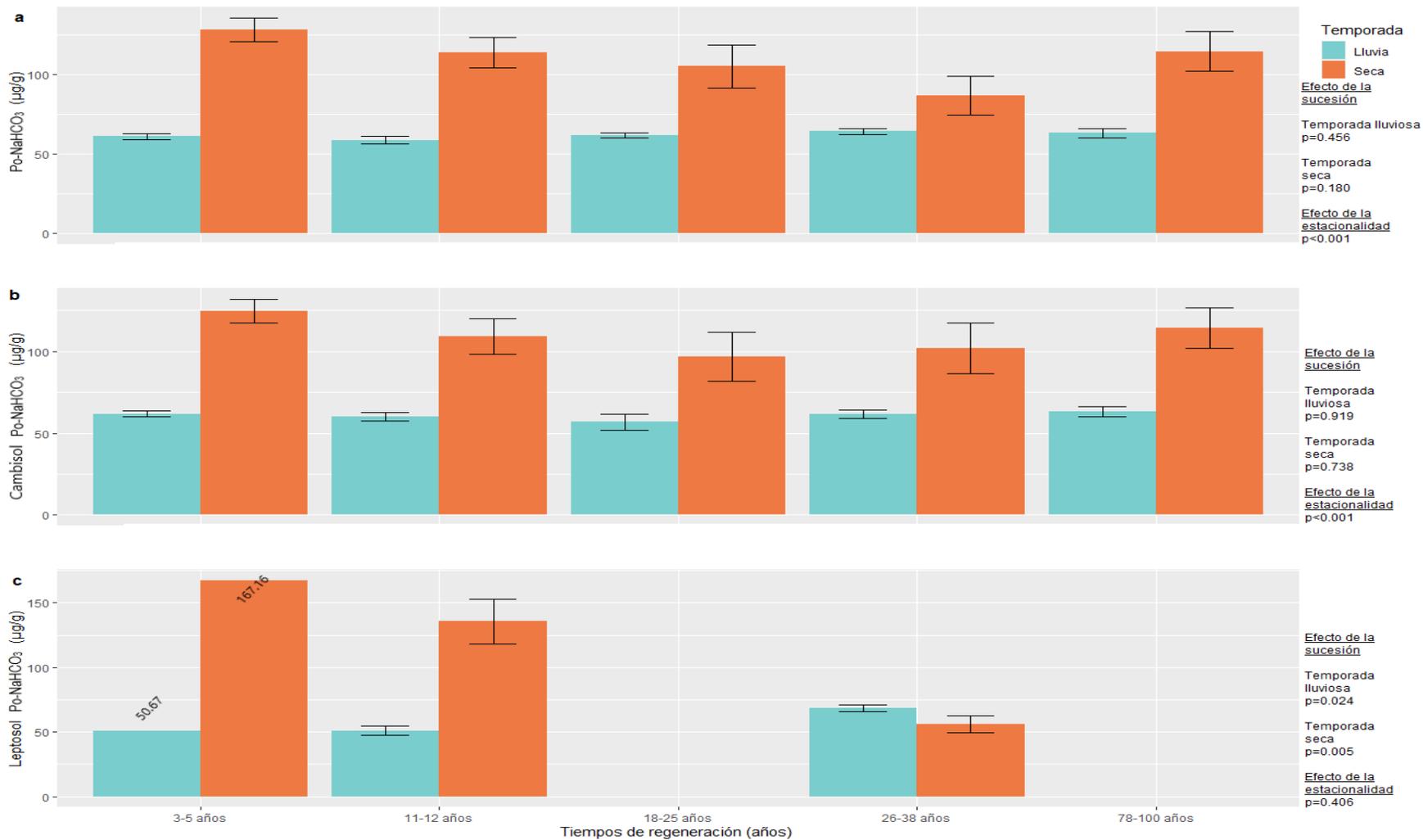


Figura S2. Concentración de fósforo orgánico lábil (Po-NaHCO₃) (promedio ± error estándar) en la temporada lluviosa y seca en el total de suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

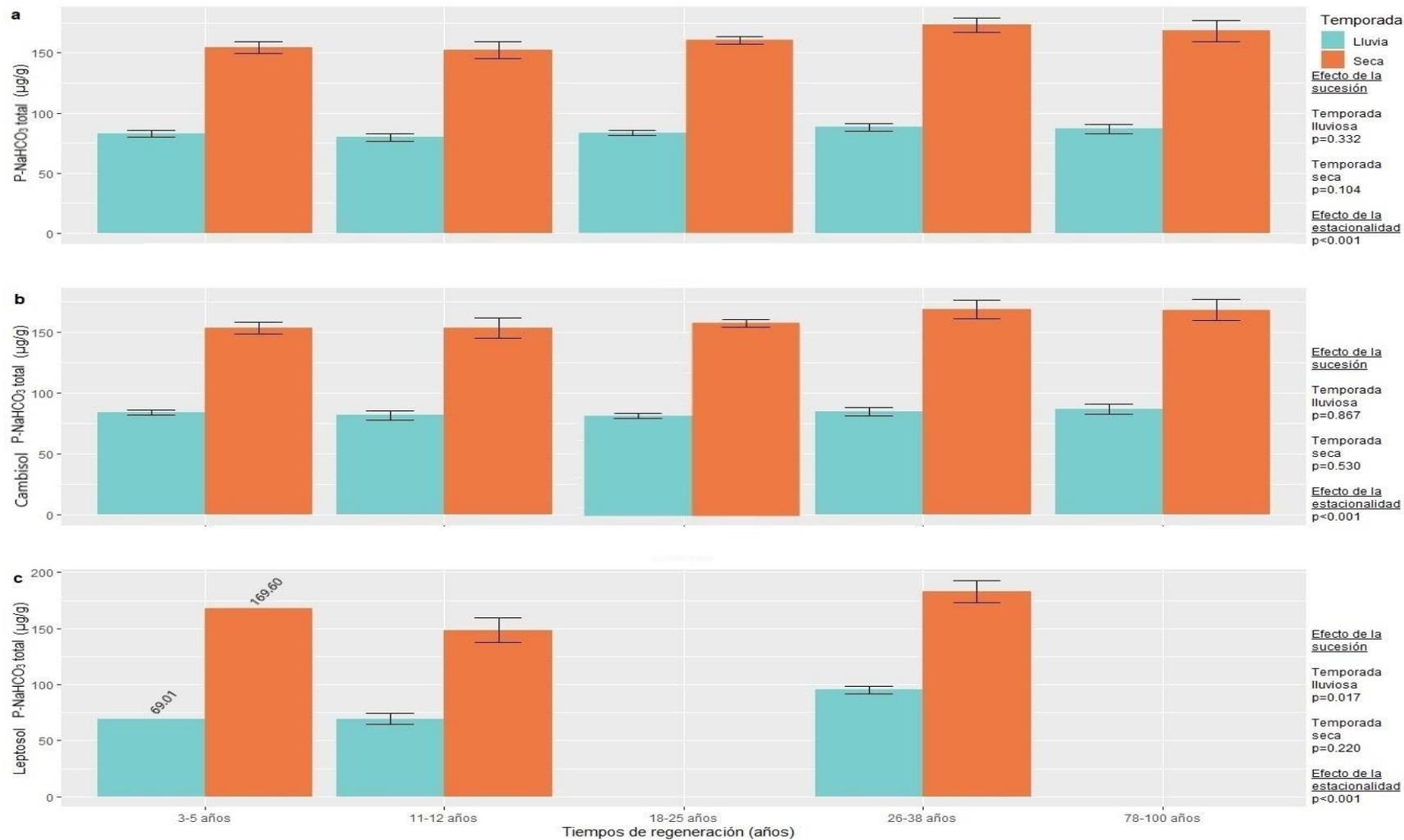


Figura S3. Concentración de fósforo total lábil (P-NaHCO₃ total) (promedio ± error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

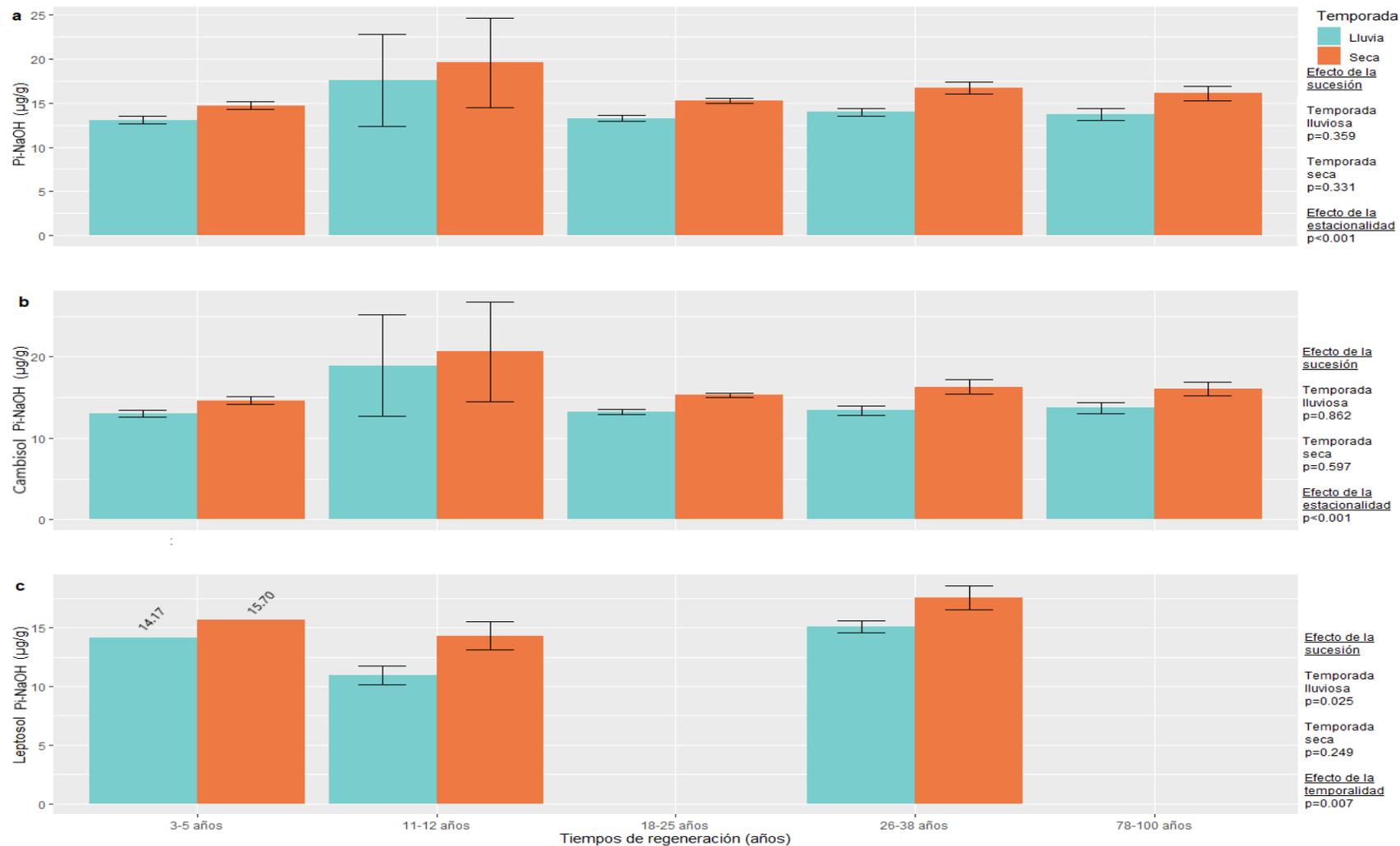


Figura S4. Concentración de fósforo moderadamente lábil inorgánico (Pi-NaOH) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los boques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

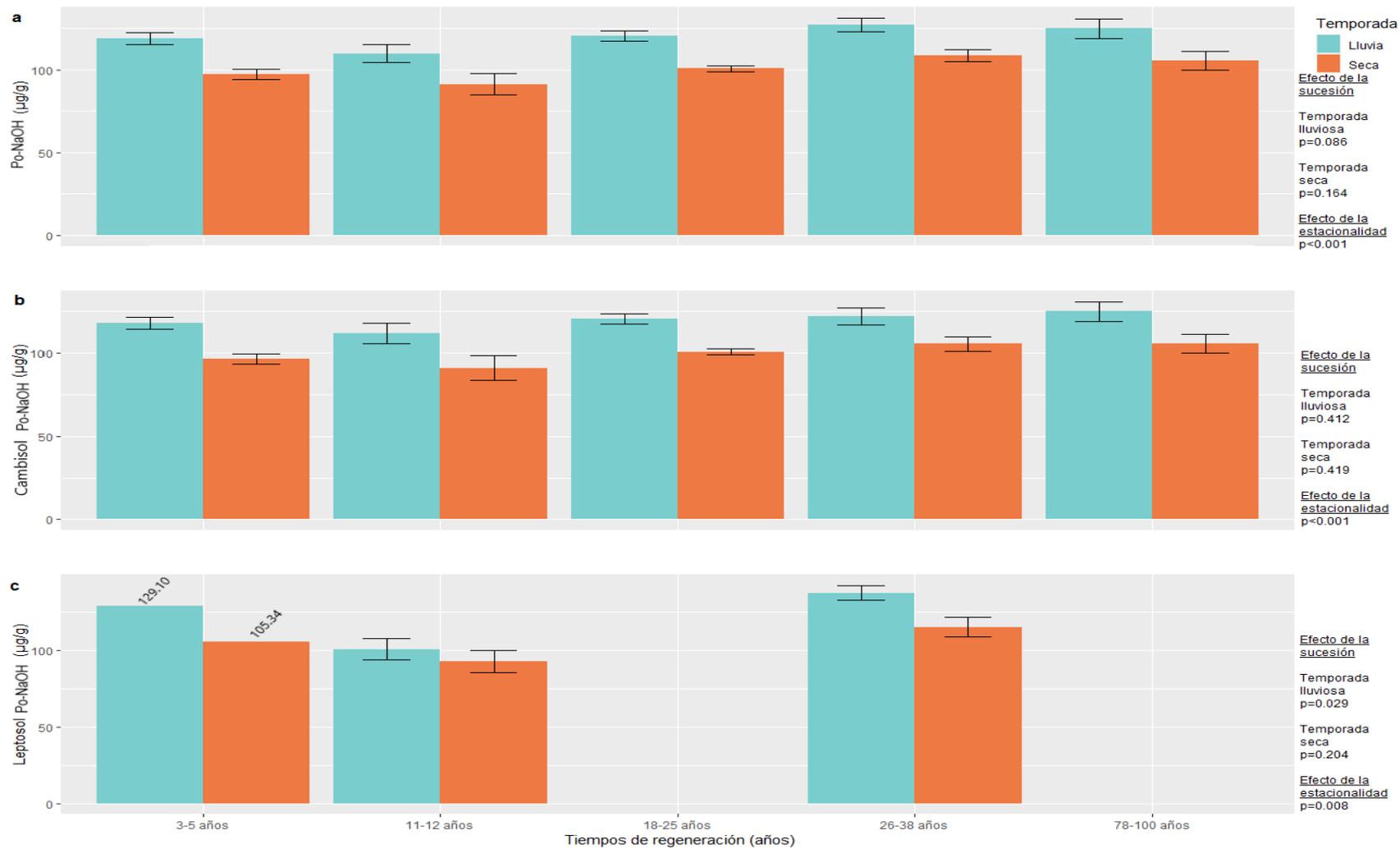


Figura S5. Concentración de fósforo moderadamente lábil orgánico (Po-NaOH) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

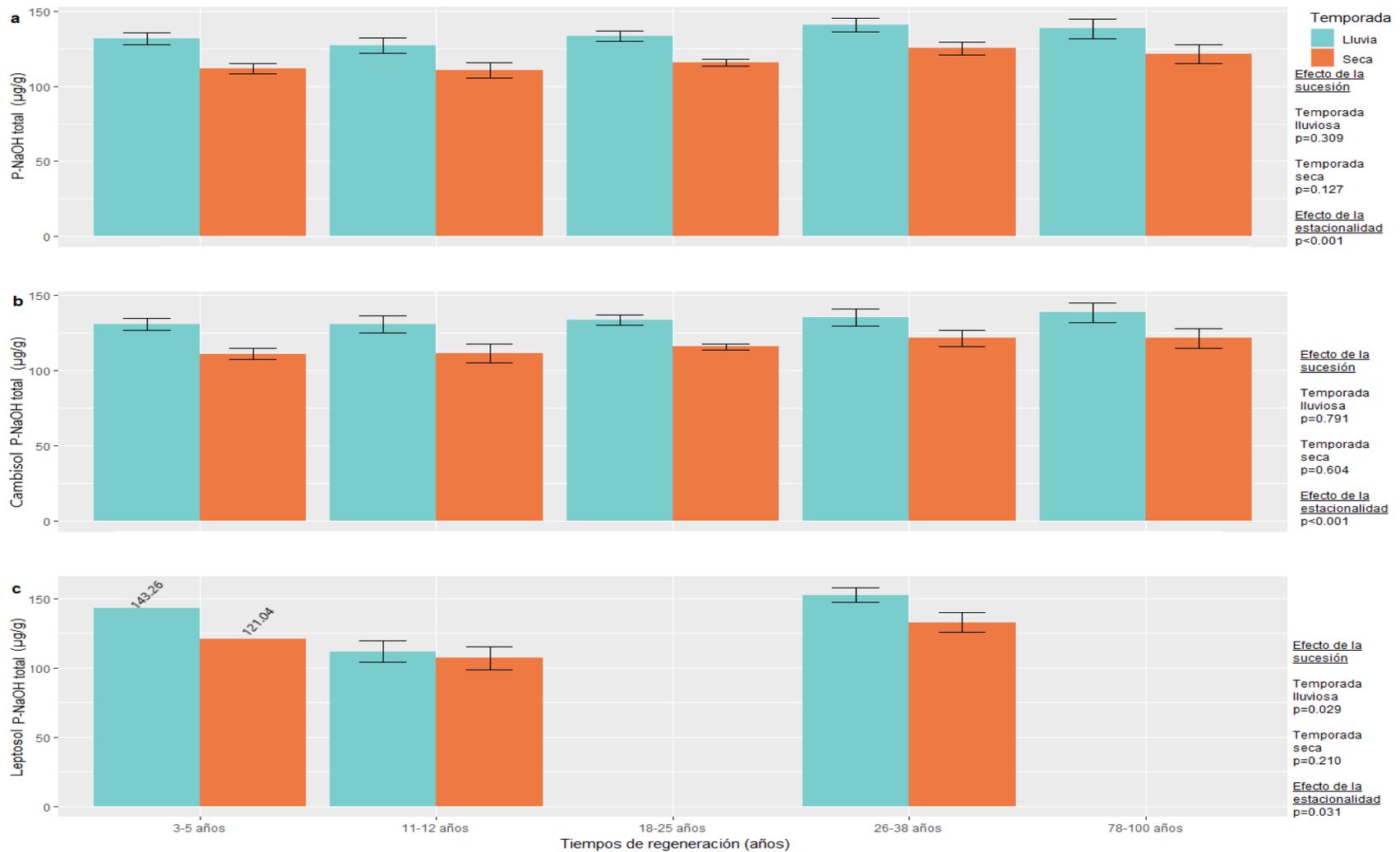


Figura S6. Concentración de fósforo moderadamente lábil total (P-NaOH total) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

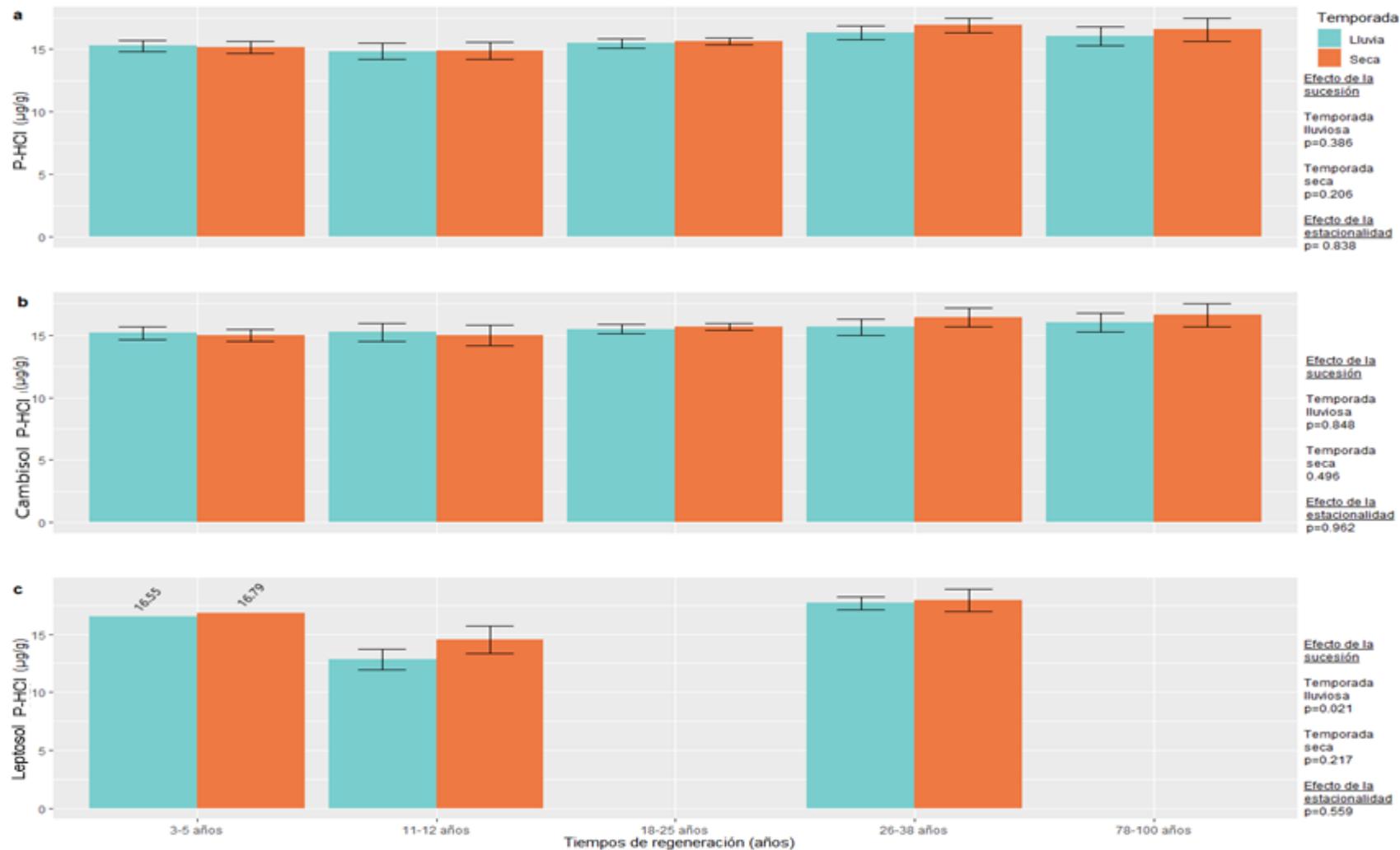


Figura S7. Concentración de fósforo mineral (P-HCl) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y efecto de la estacionalidad.

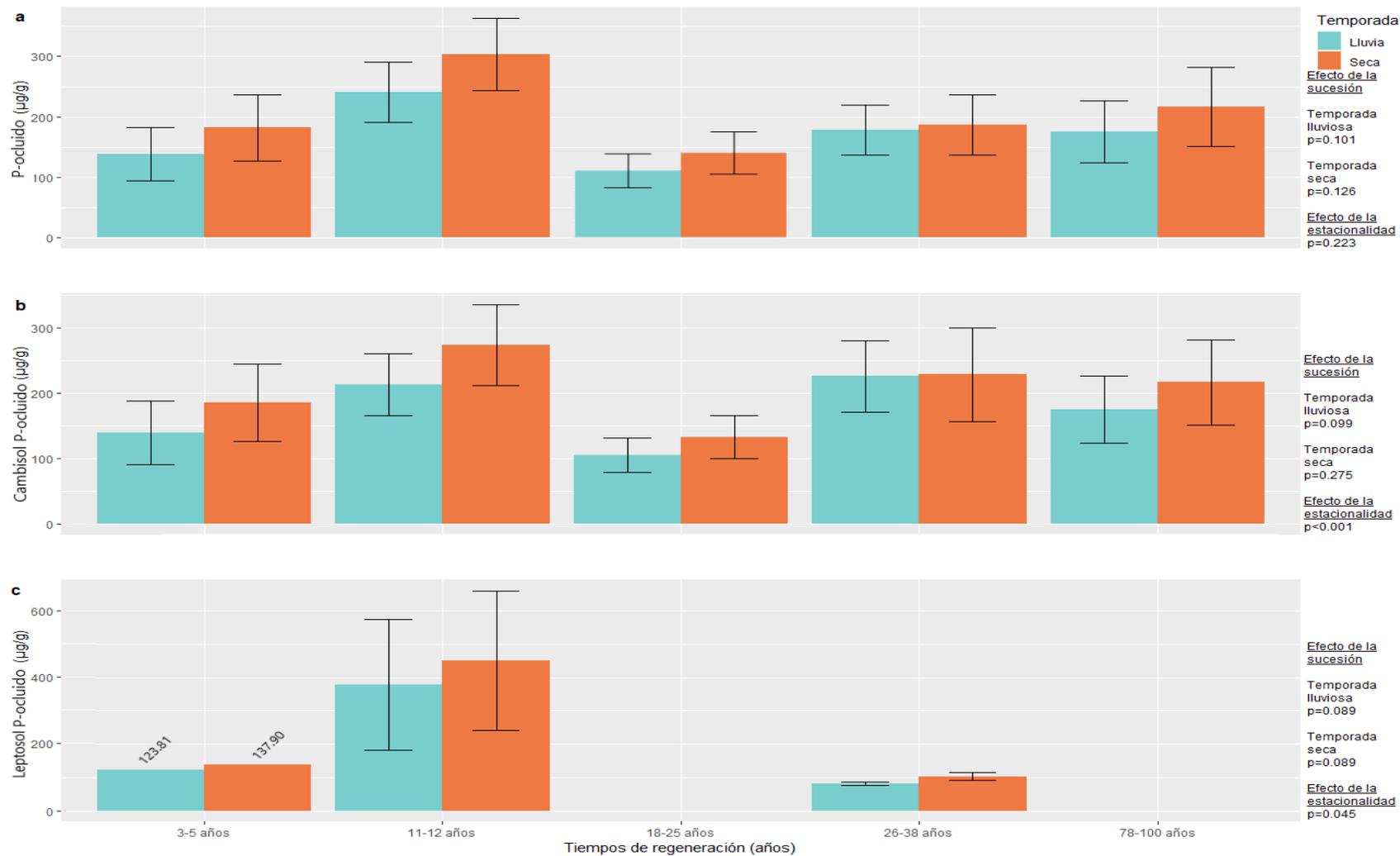


Figura S8. Concentración de fósforo ocluido ($P\text{-ocluído} = P\text{-total} - (P\text{-NaHCO}_3 \text{ total} + P\text{-NaOH total} + P\text{-HCl})$) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

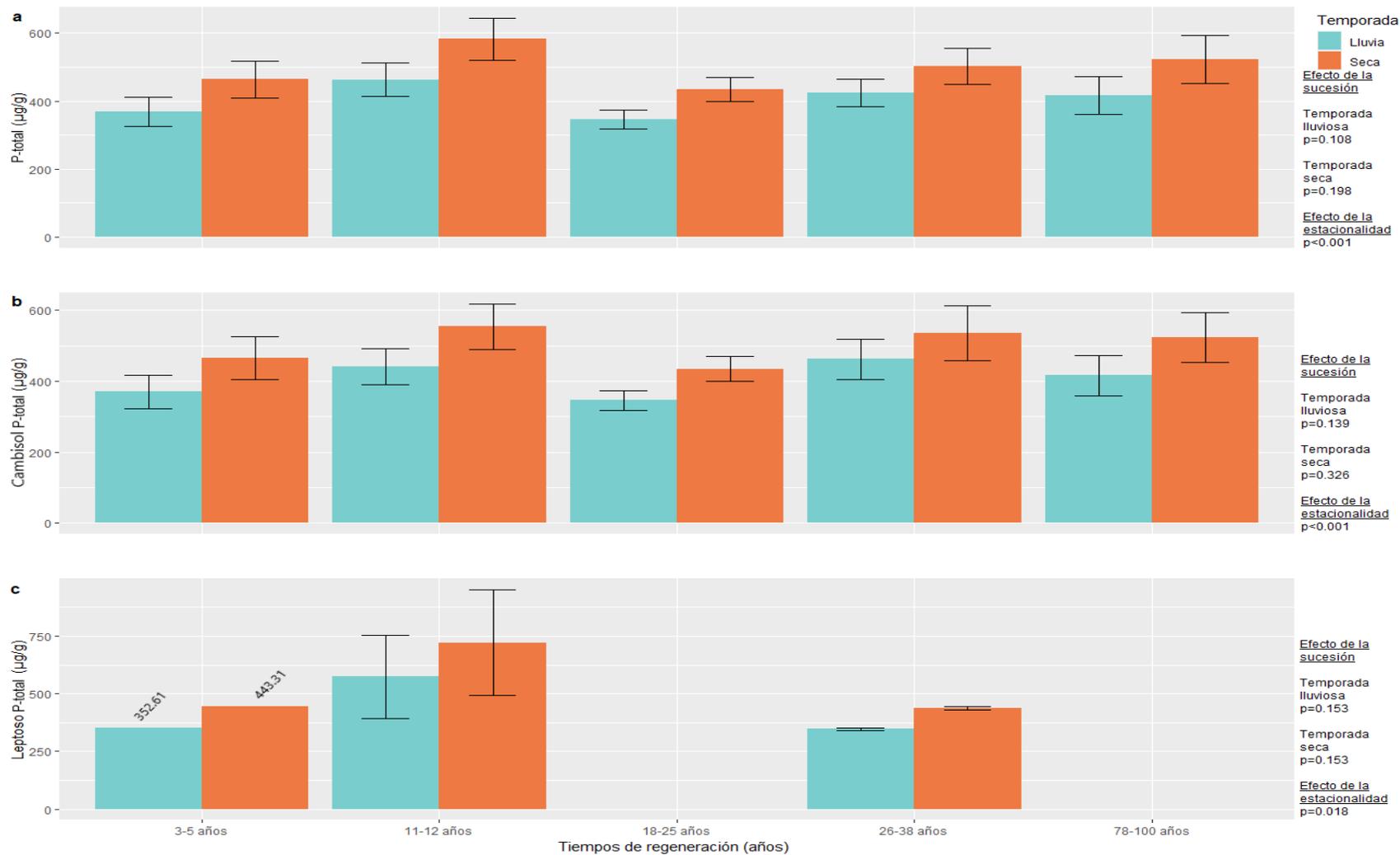


Figura S9. Concentración de fósforo total (P-total) (promedio \pm error estándar) en la temporada lluviosa y seca en todos los suelos ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los bosques tropicales secos en Yucatán. Se indica el efecto de la sucesión para cada temporada y el efecto de la estacionalidad.

Figura S10. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de las fracción de fósforo lábil (P-NaHCO₃) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

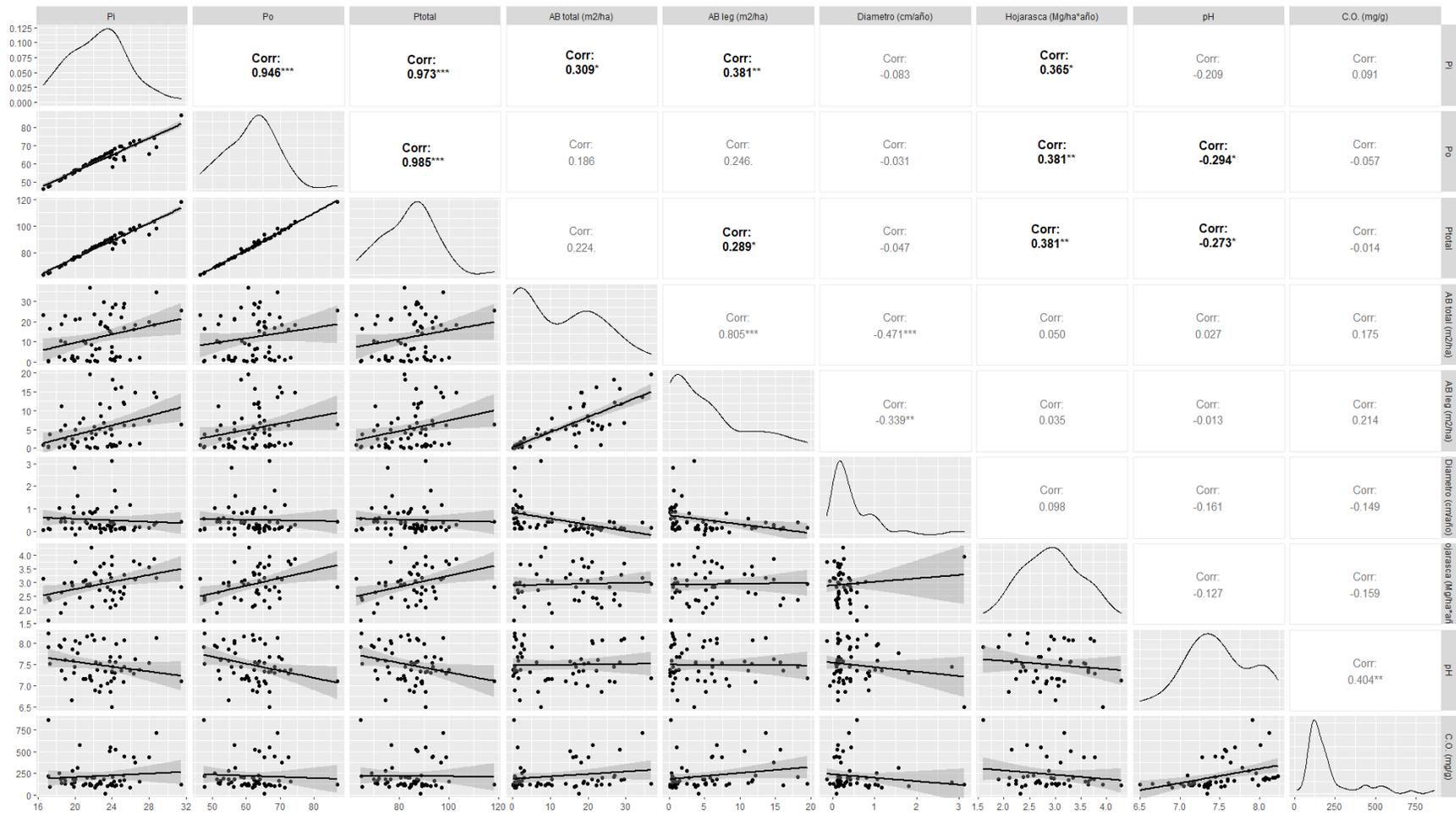


Figura S11. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de las fracción de fósforo lábil (P-NaHCO₃) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

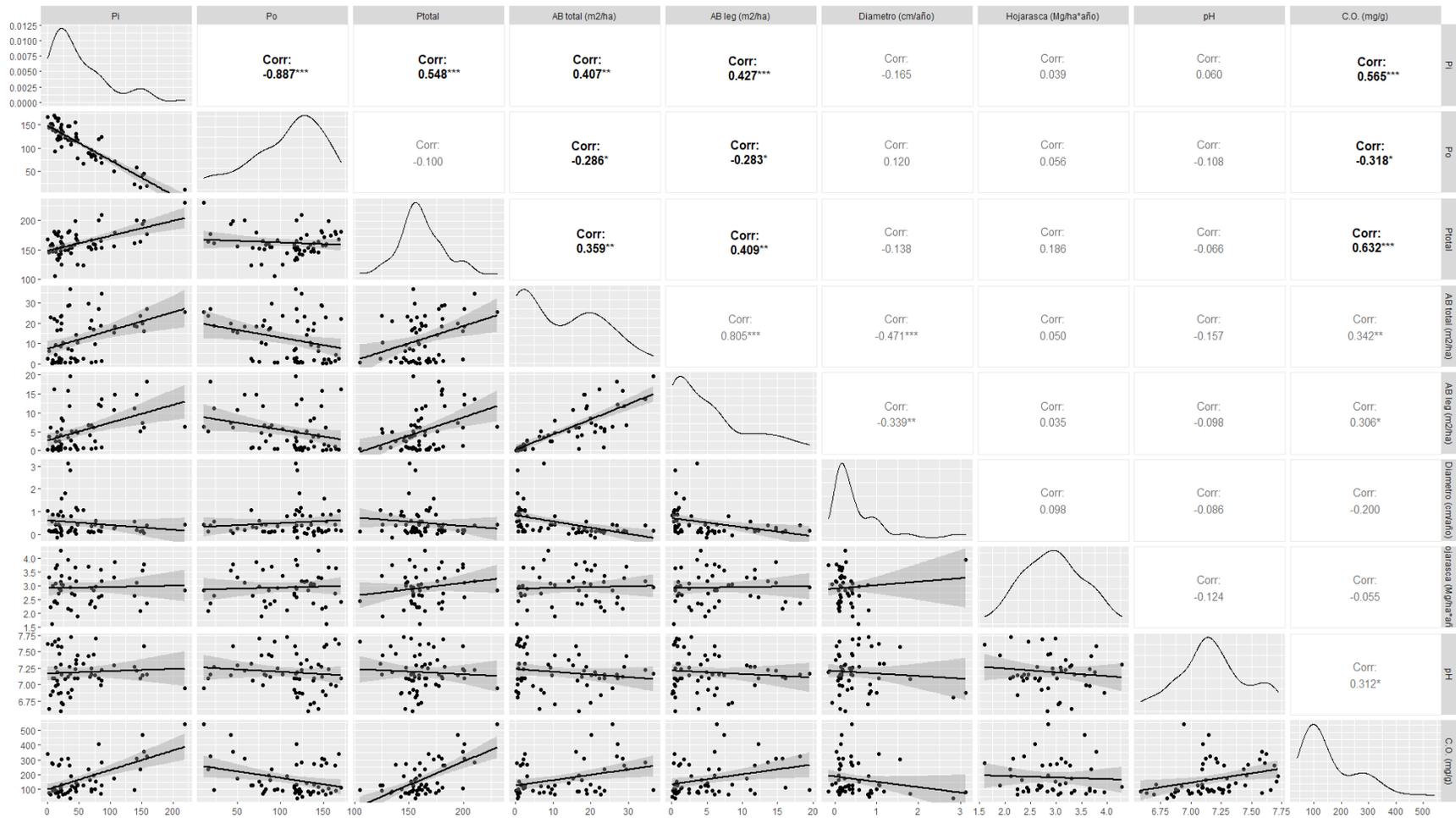


Figura S12. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de las fracciones de fósforo lábil (P-NaHCO₃) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

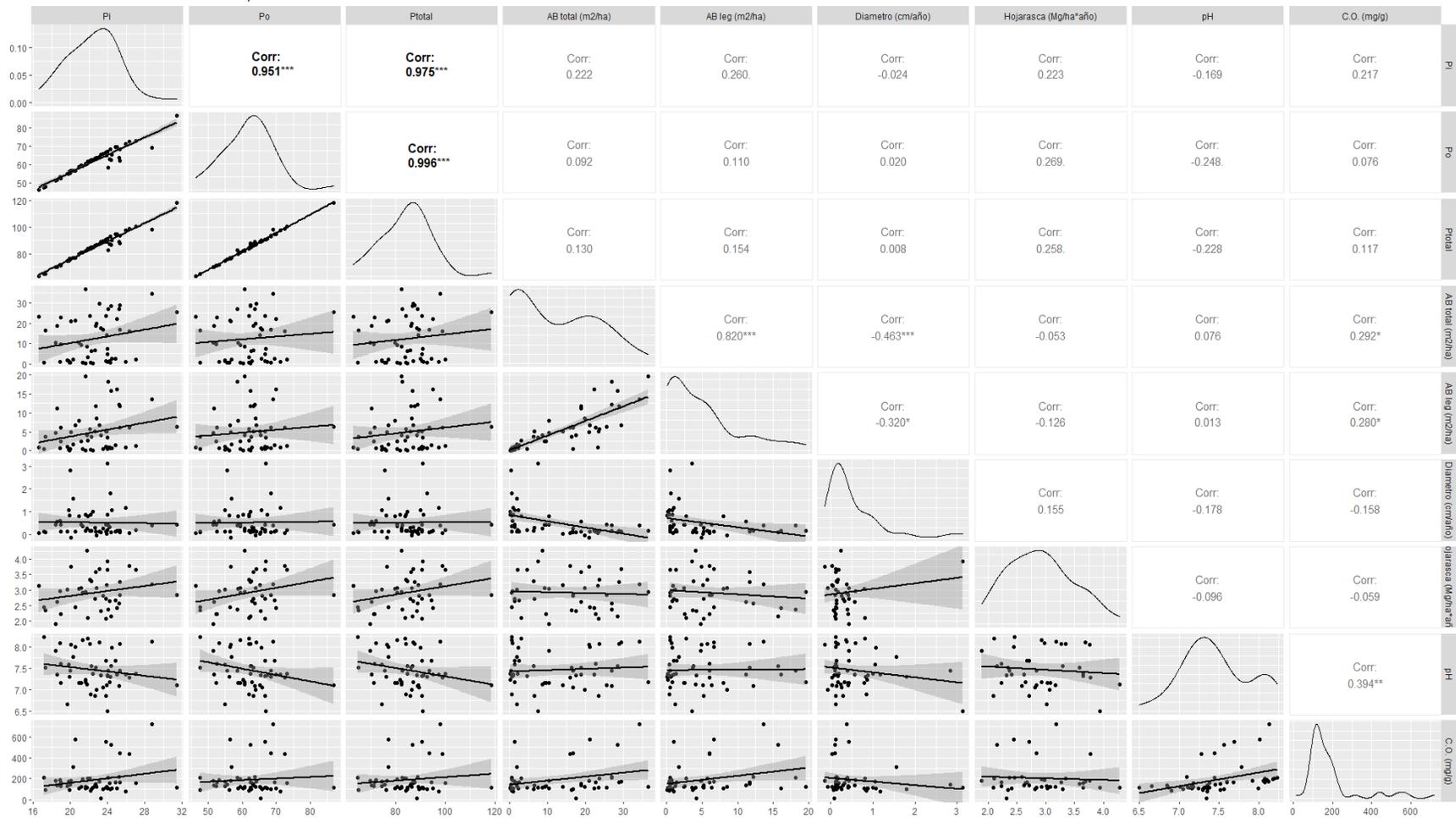


Figura S13. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de las fracciones de fósforo lábil (P-NaHCO₃) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

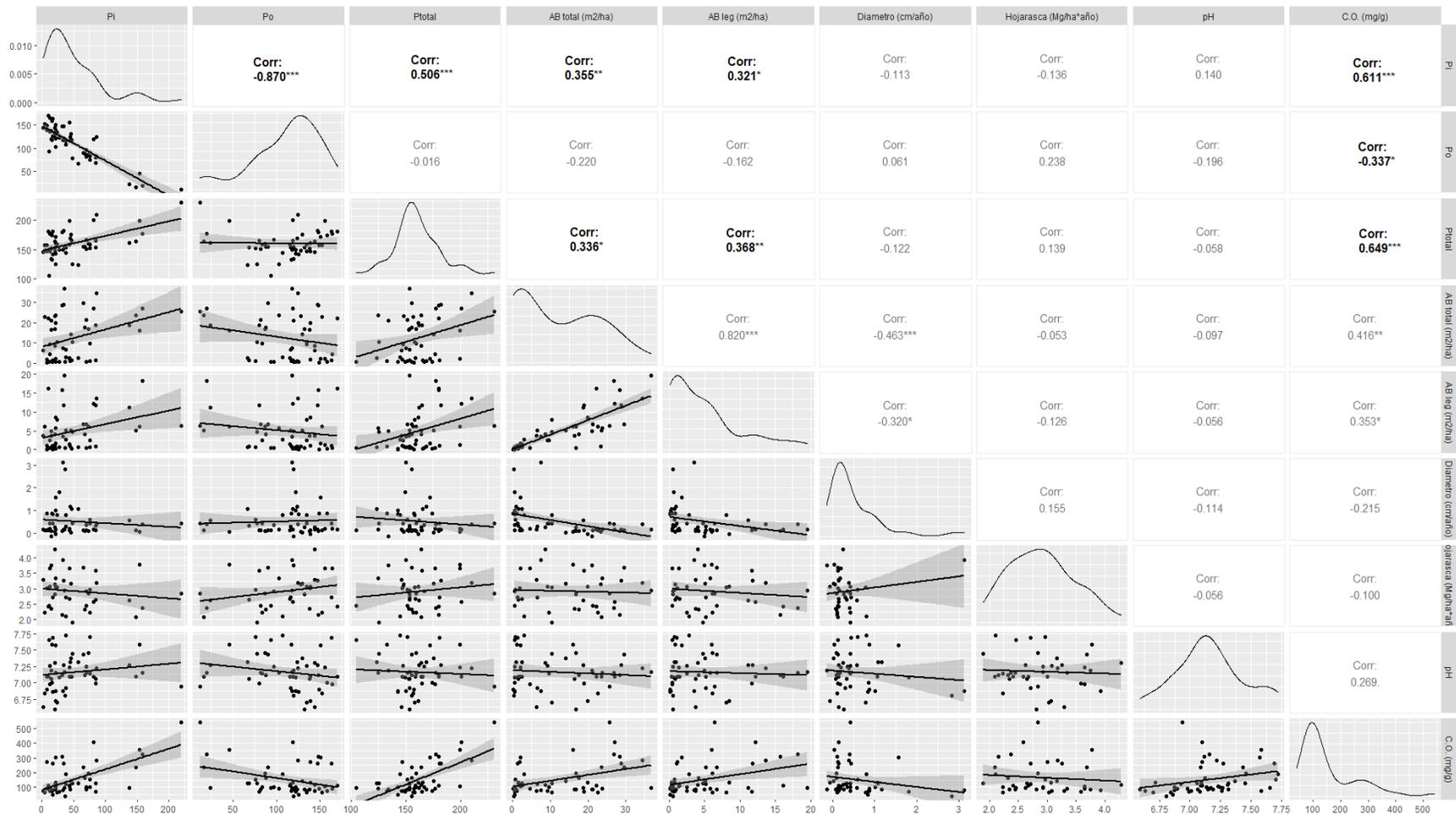


Figura S14. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de las fracciones de fósforo lábil ($P\text{-NaHCO}_3$) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m^2/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m^2/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [$\text{cm}/\text{año}$]), la hojarasca (Hojarasca [$\text{Mg}/\text{ha}, \text{año}$]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

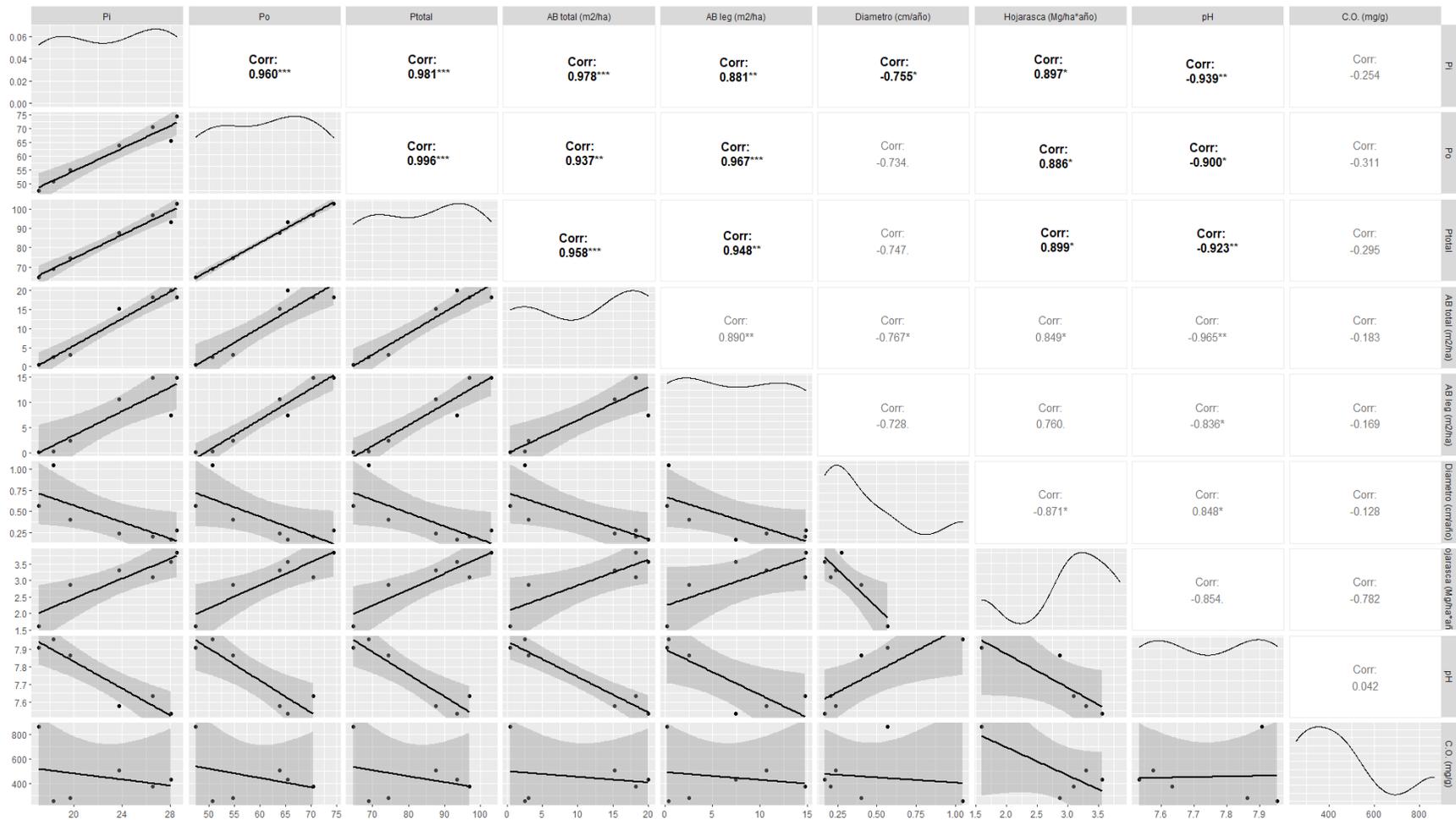


Figura S15. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de las fracciones de fósforo lábil (P-NaHCO₃) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

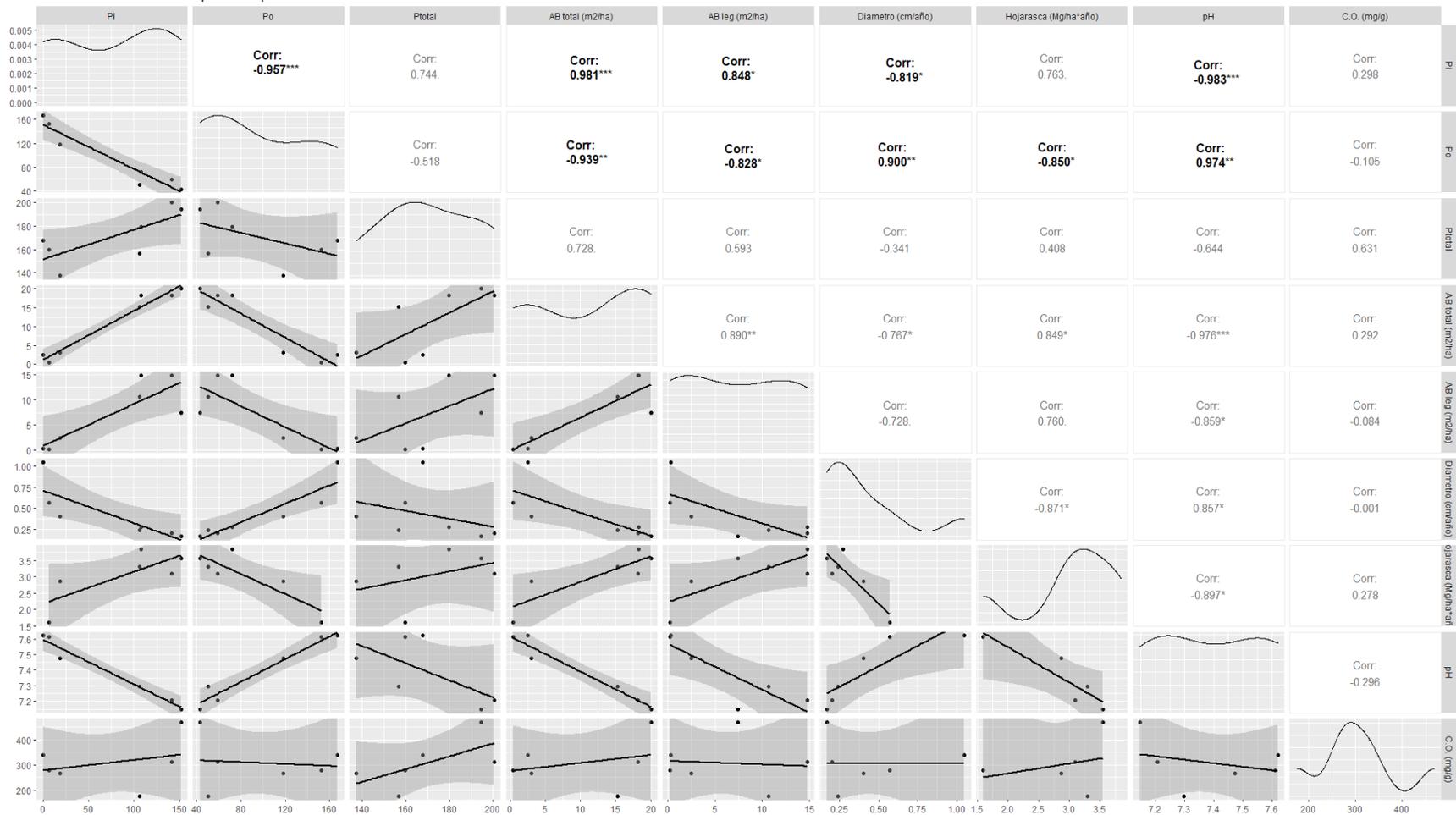


Figura S16. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

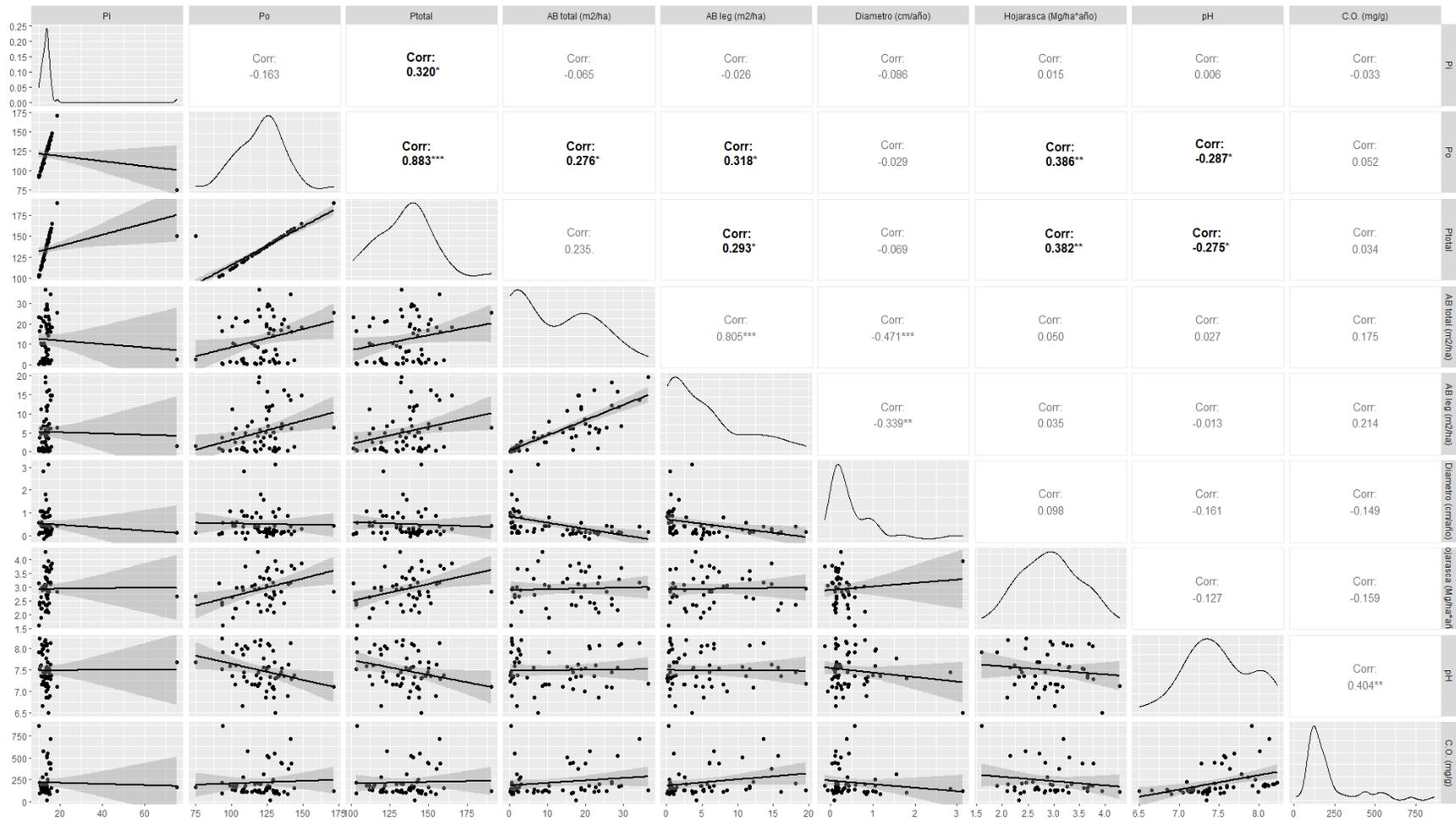


Figura S17. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

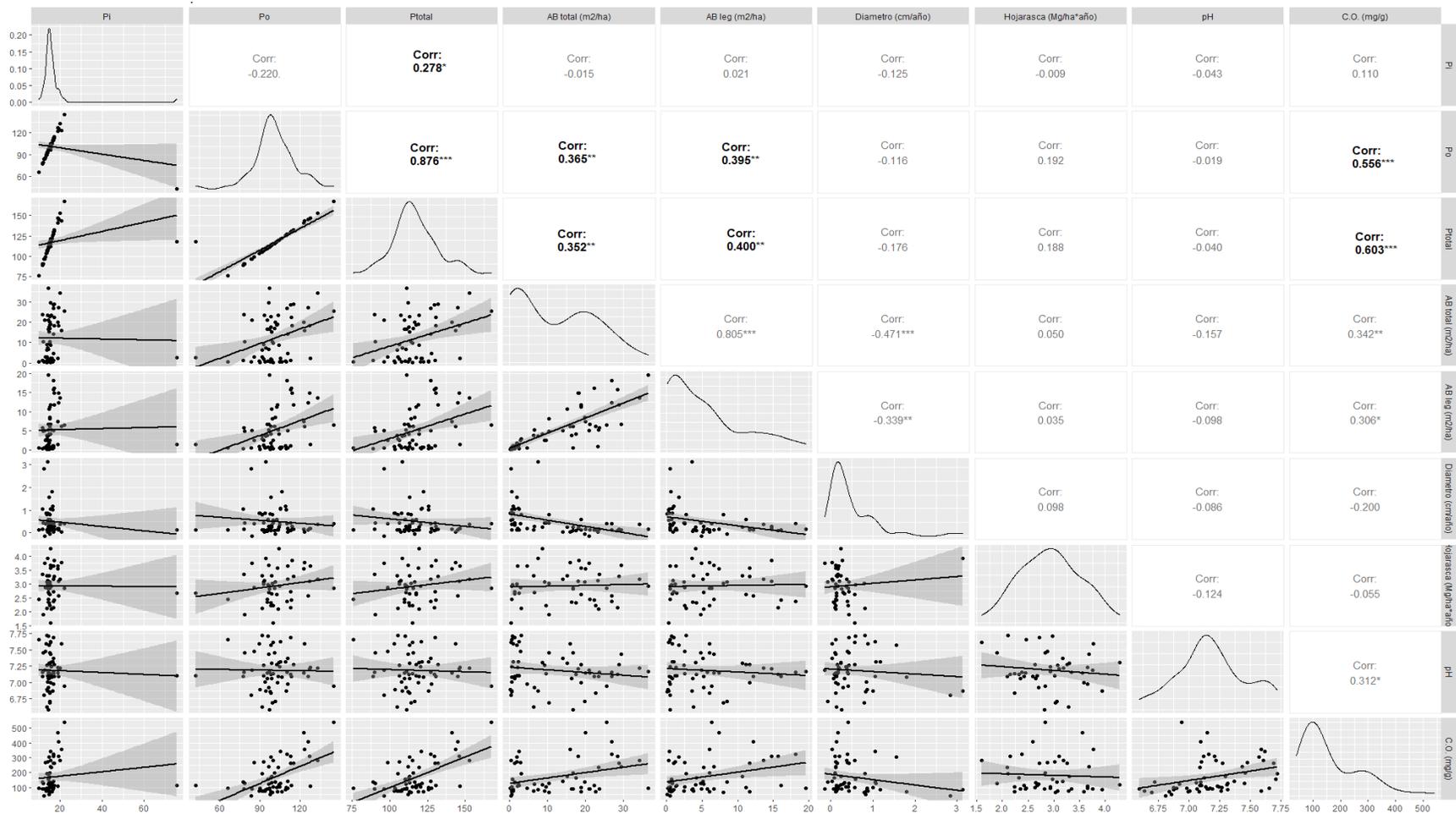


Figura S18. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

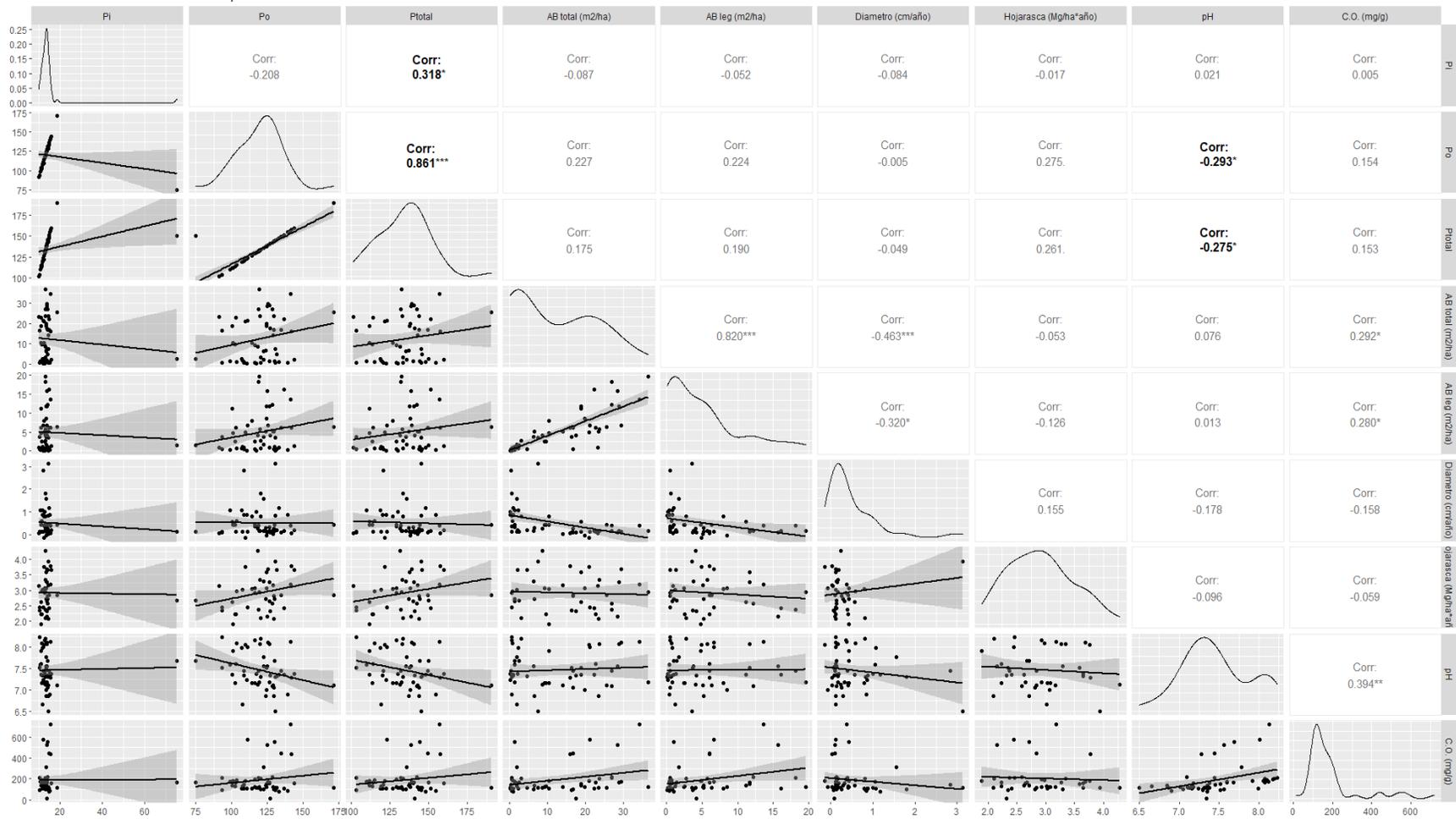


Figura S19. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

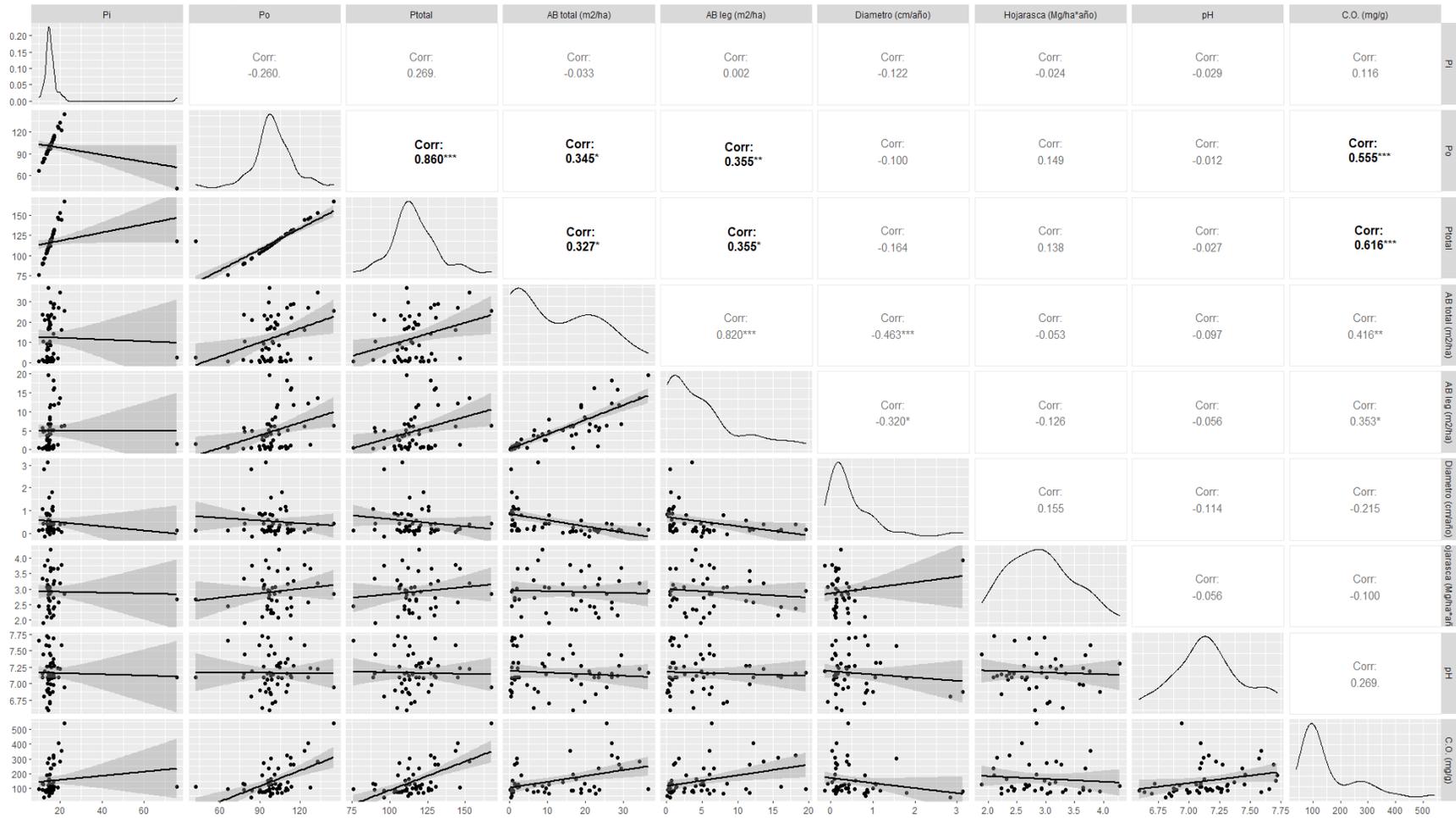


Figura S20. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

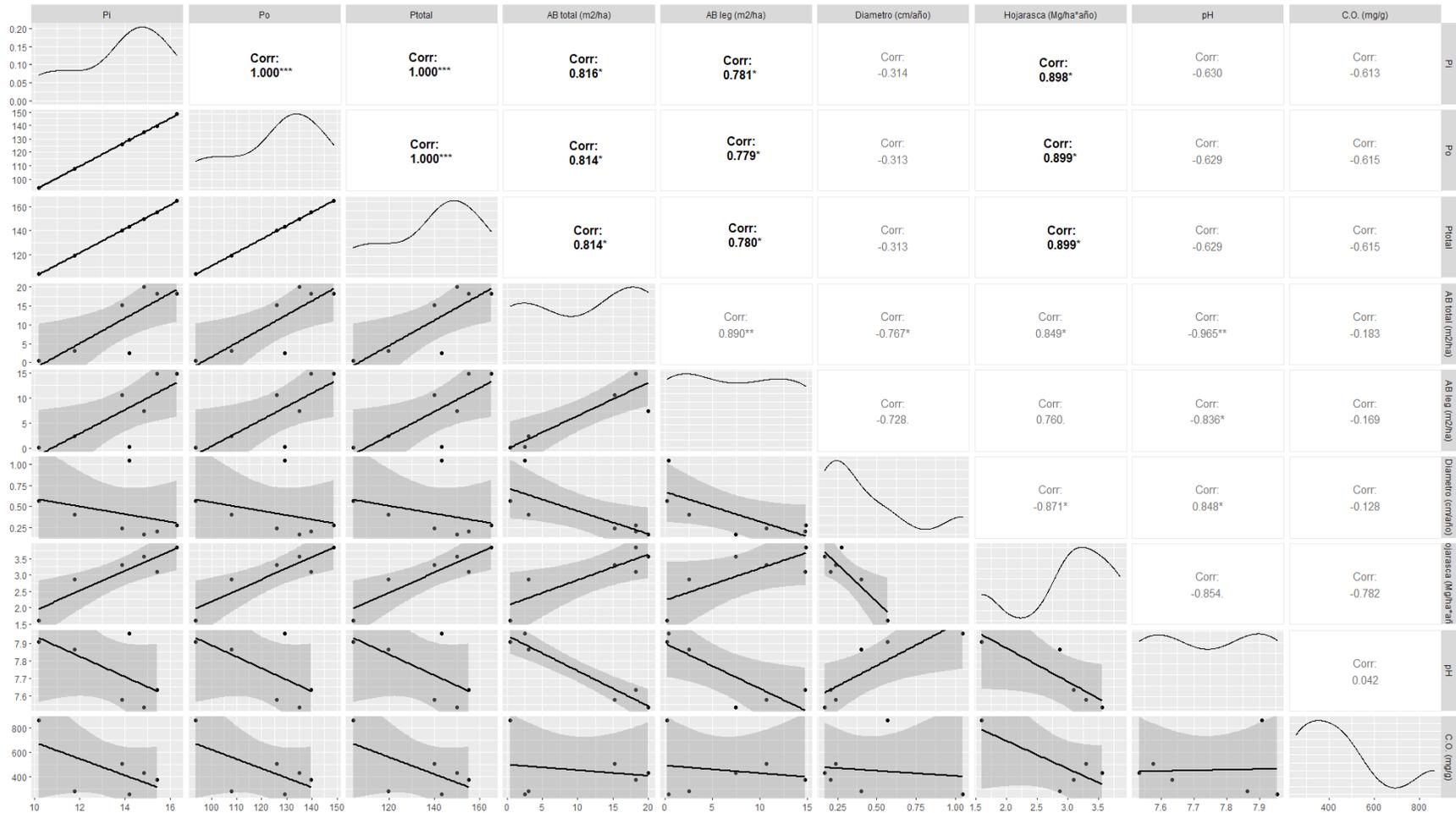


Figura S21. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de las fracciones de fósforo moderadamente lábil (P-NaOH) inorgánico (Pi), orgánico (Po) y total (P total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

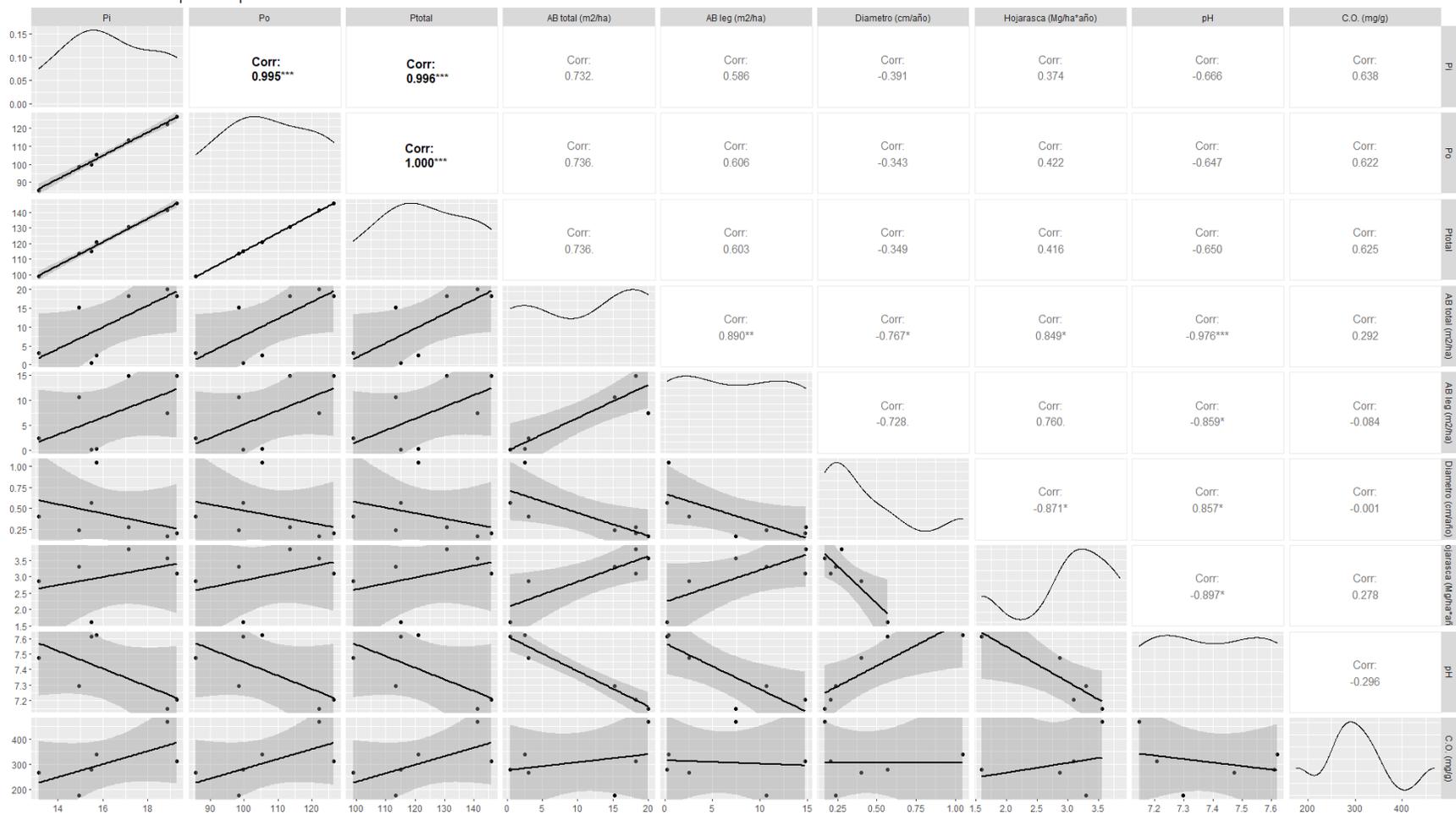


Figura S22. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

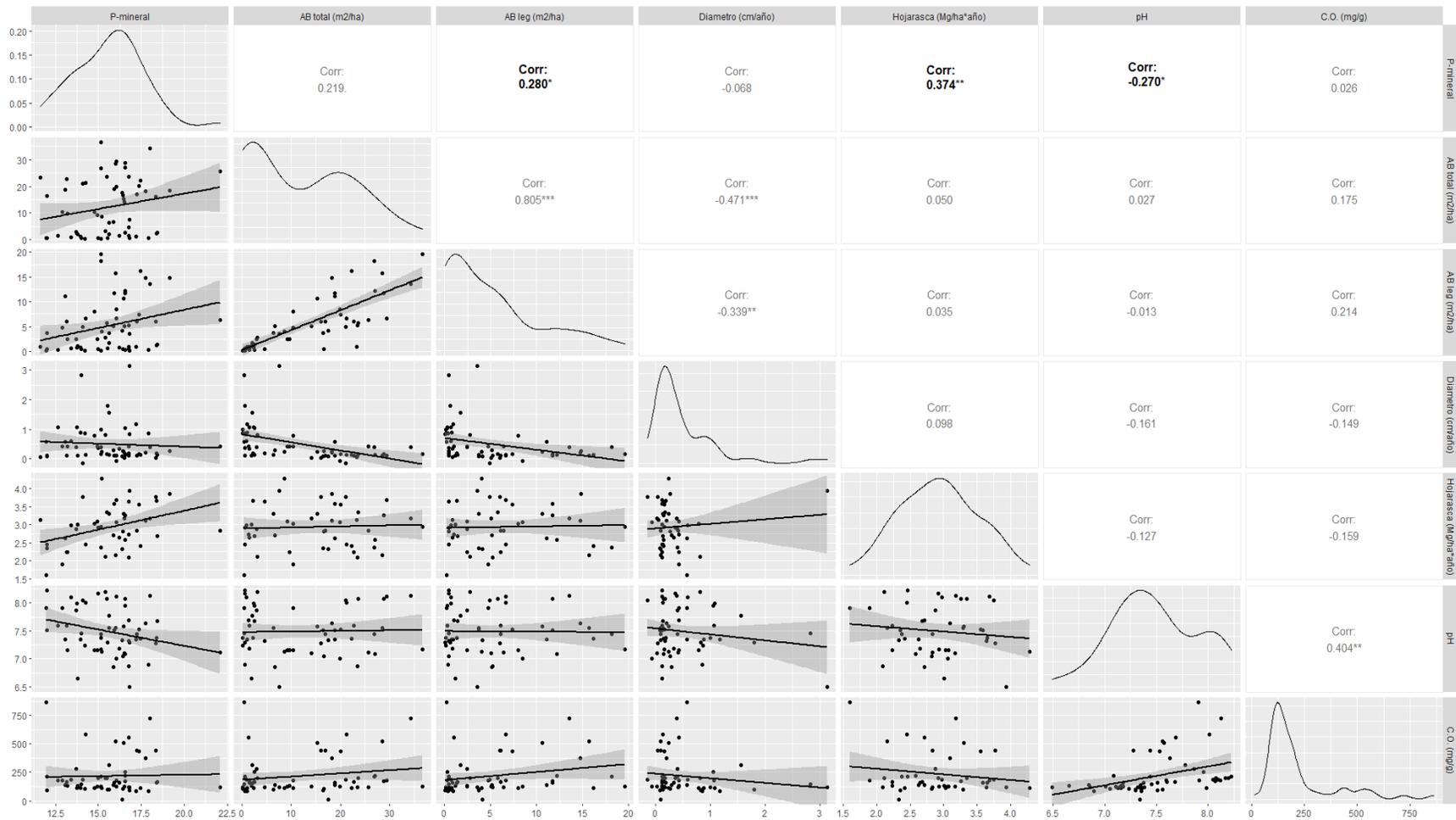


Figura S23. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

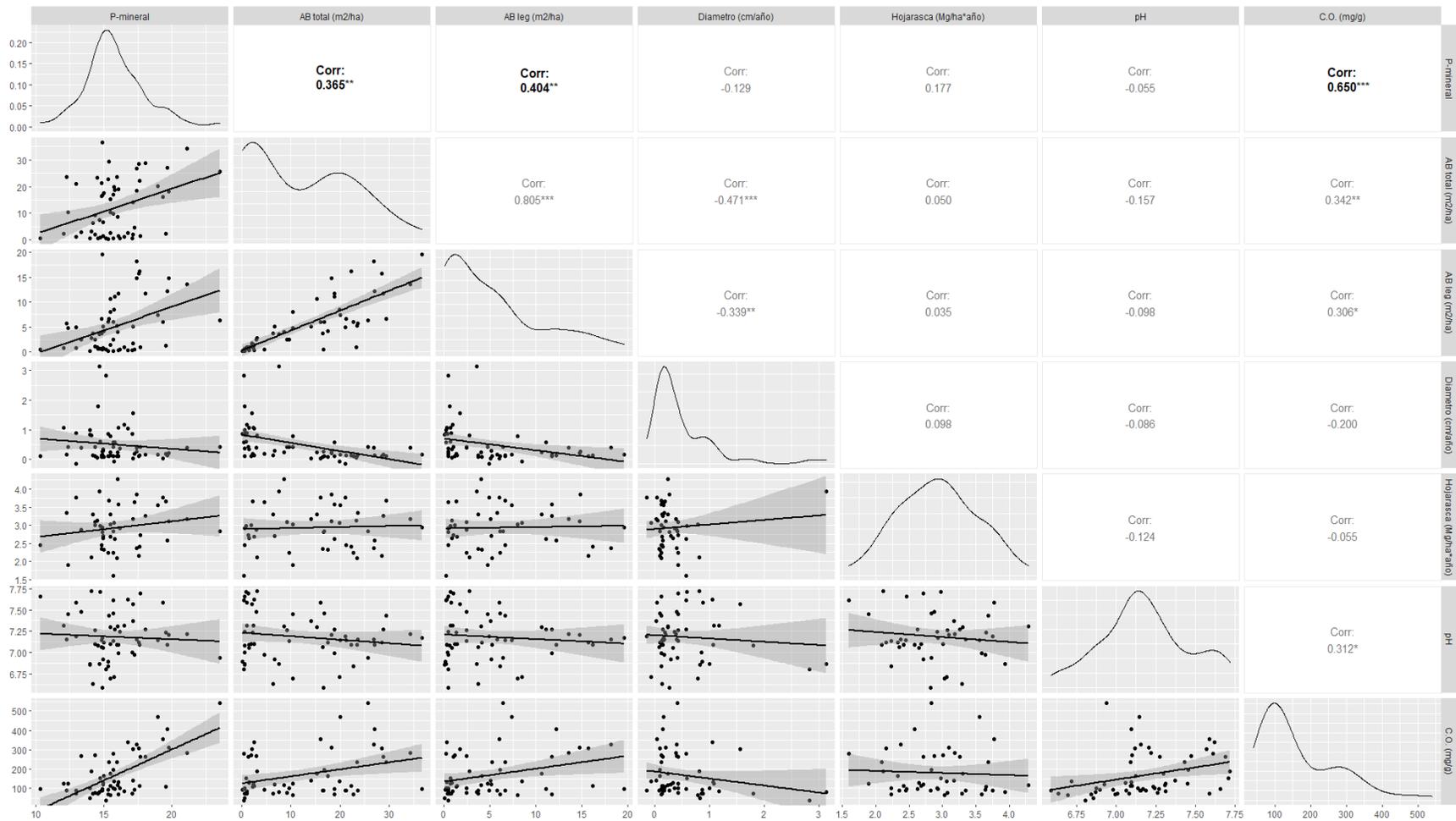


Figura S24. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

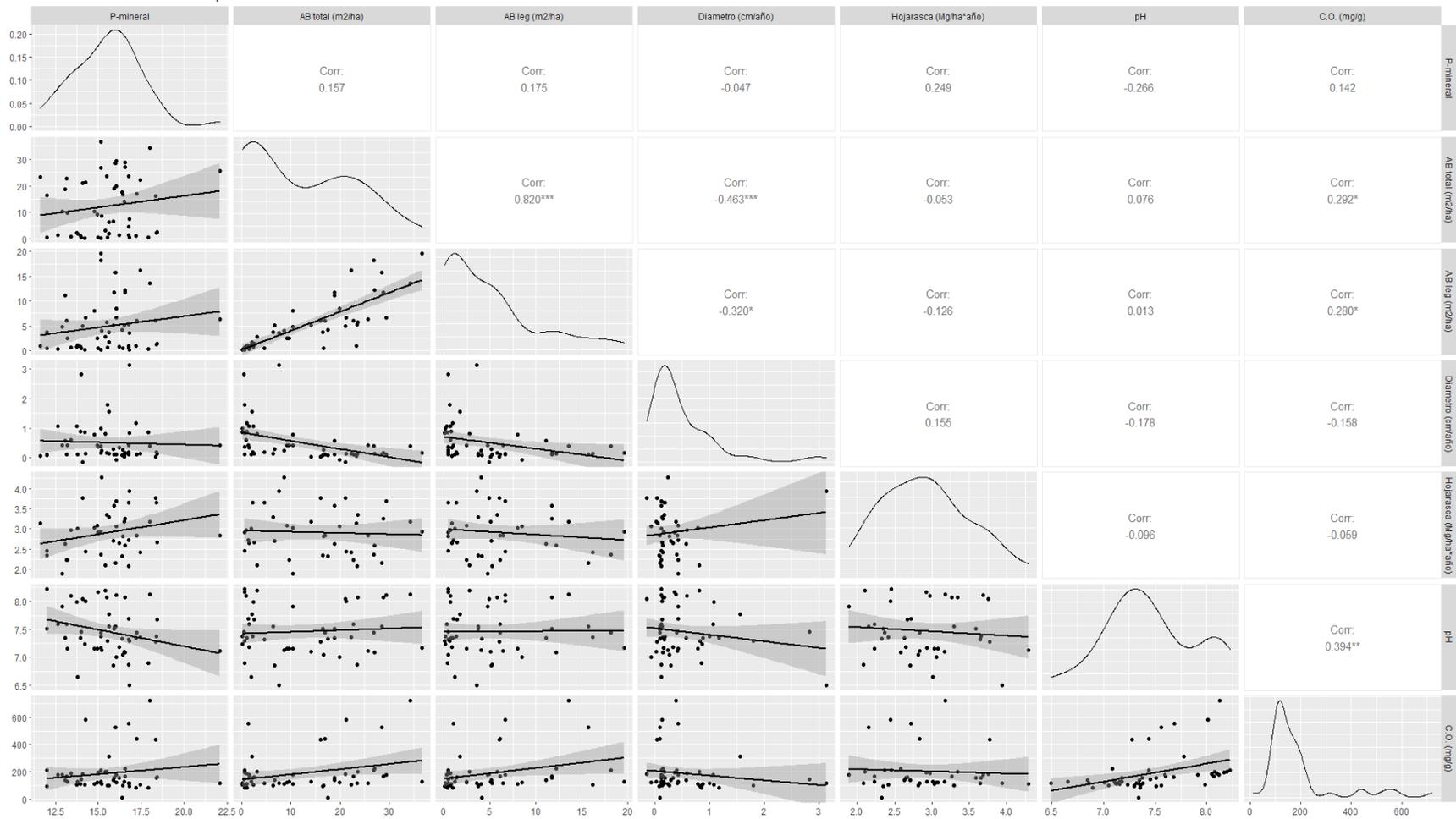


Figura S25. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

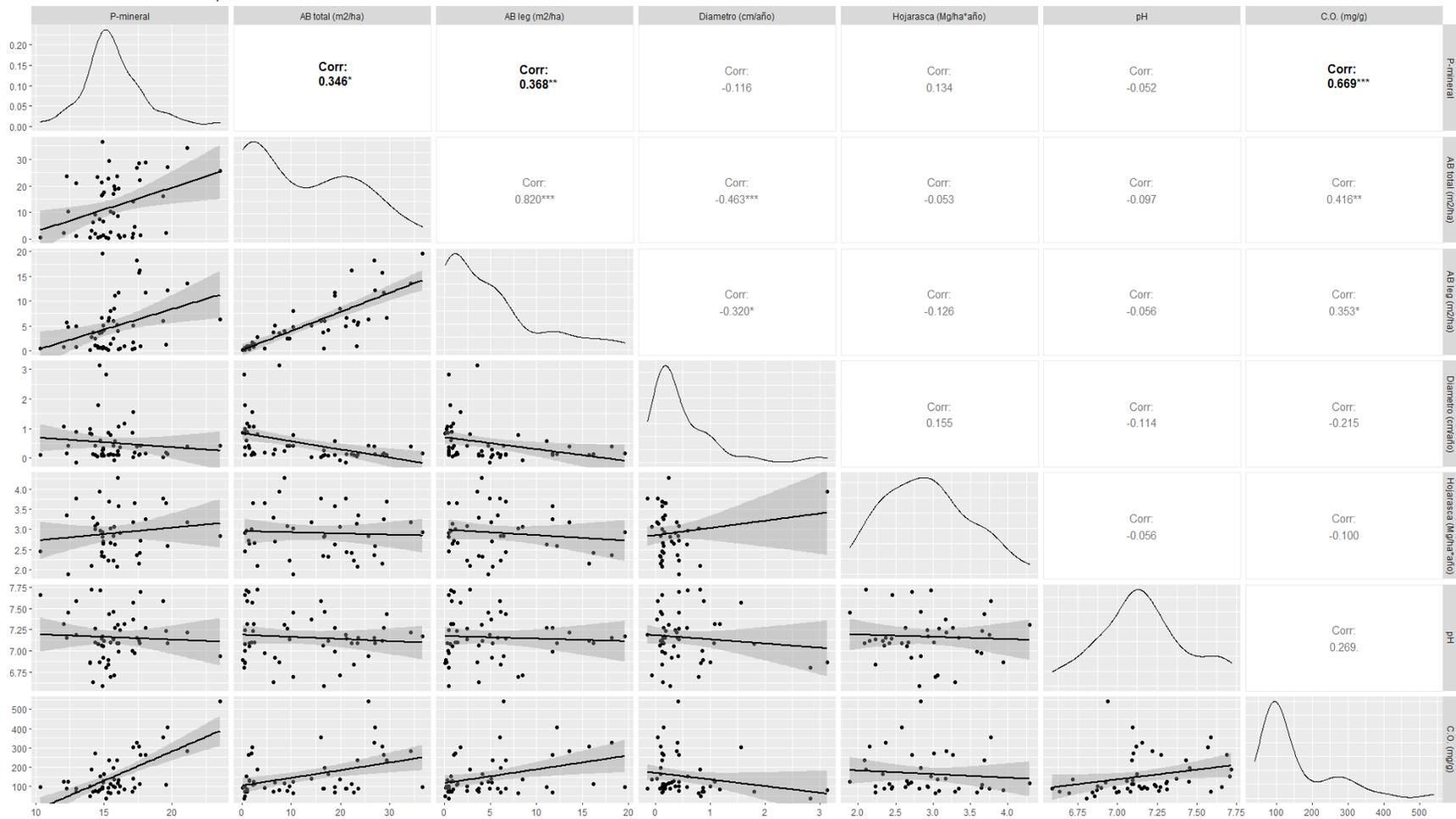


Figura S26. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

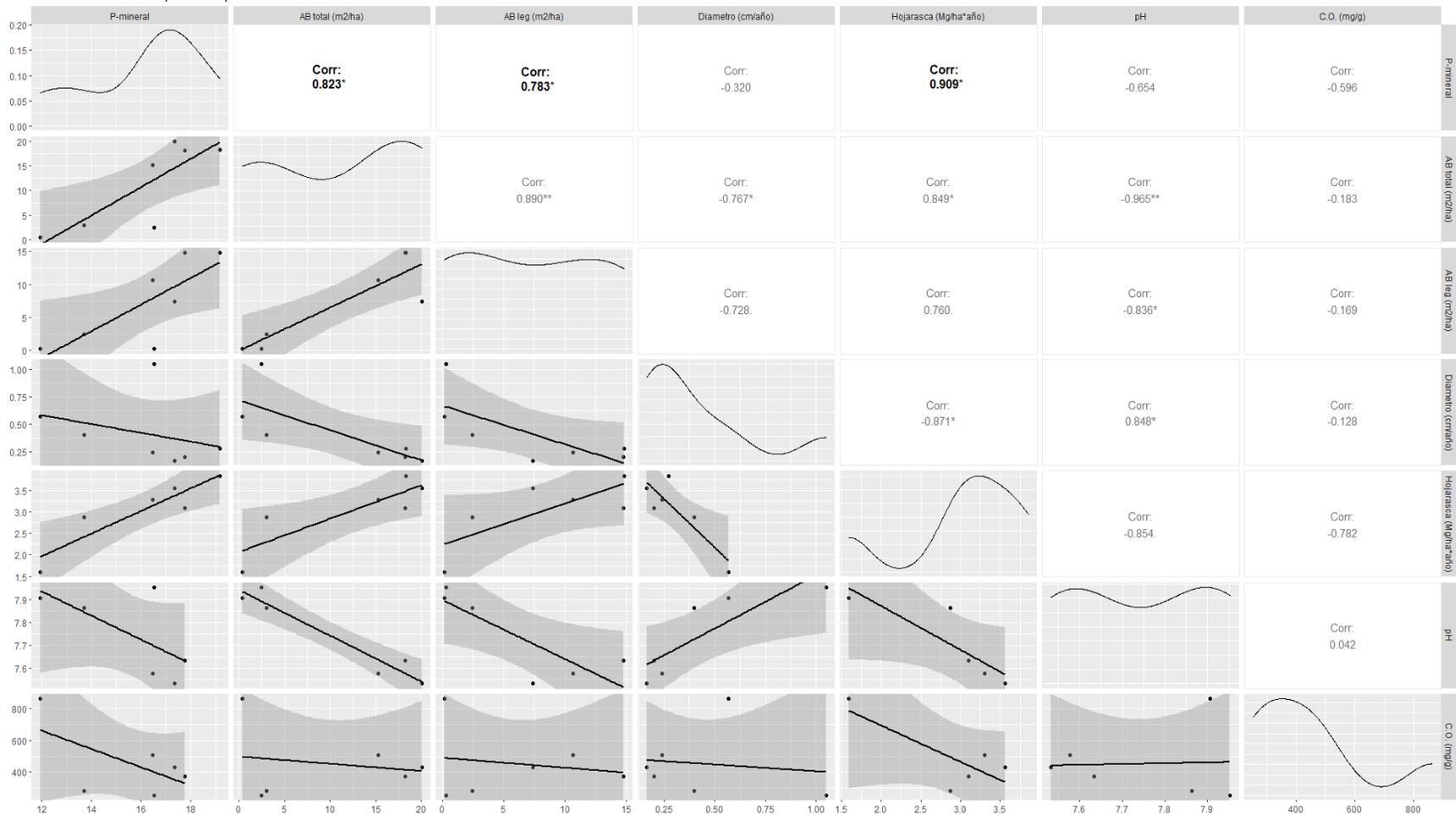


Figura S27. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo mineral (P-HCl) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

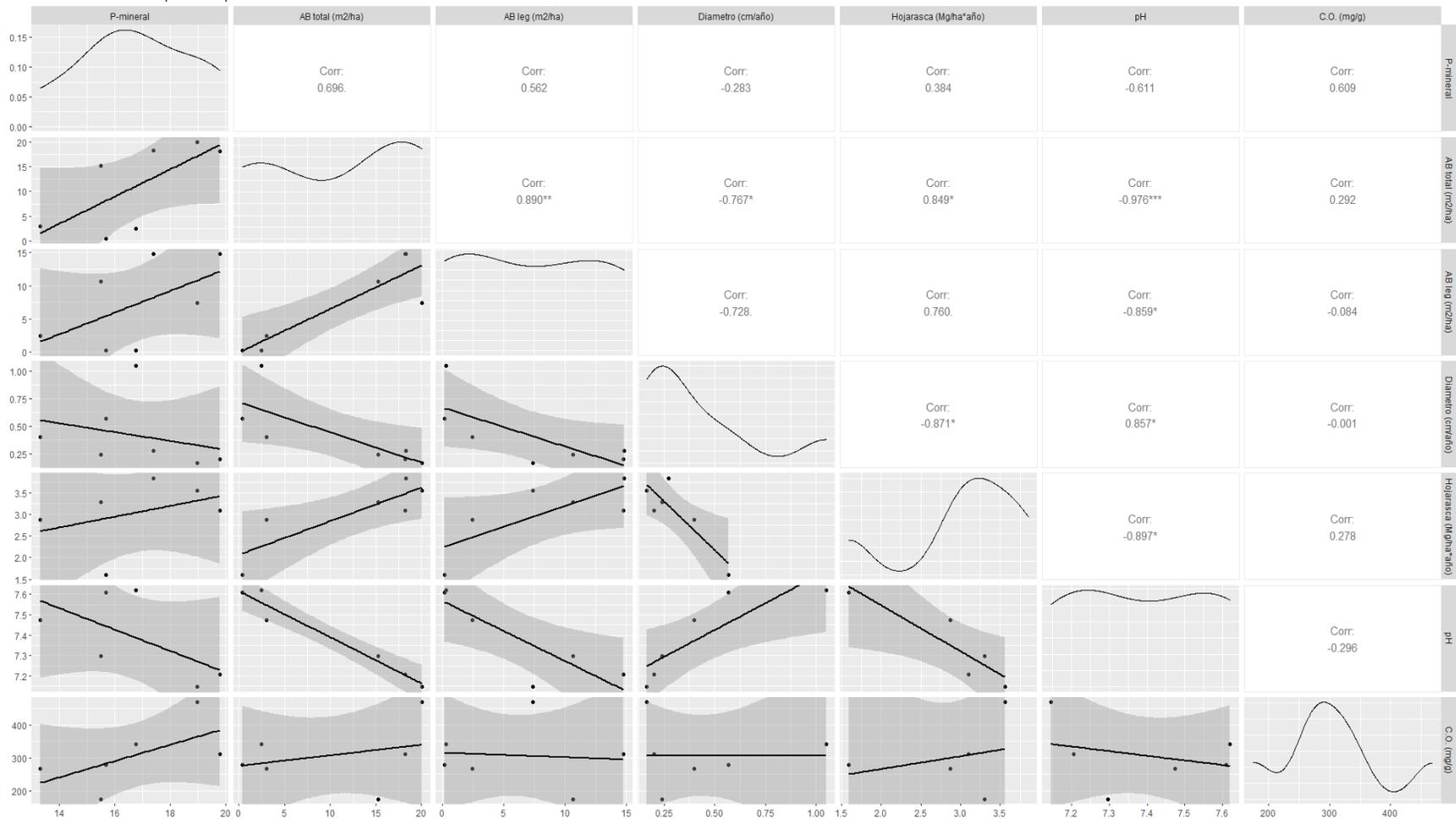


Figura S28. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

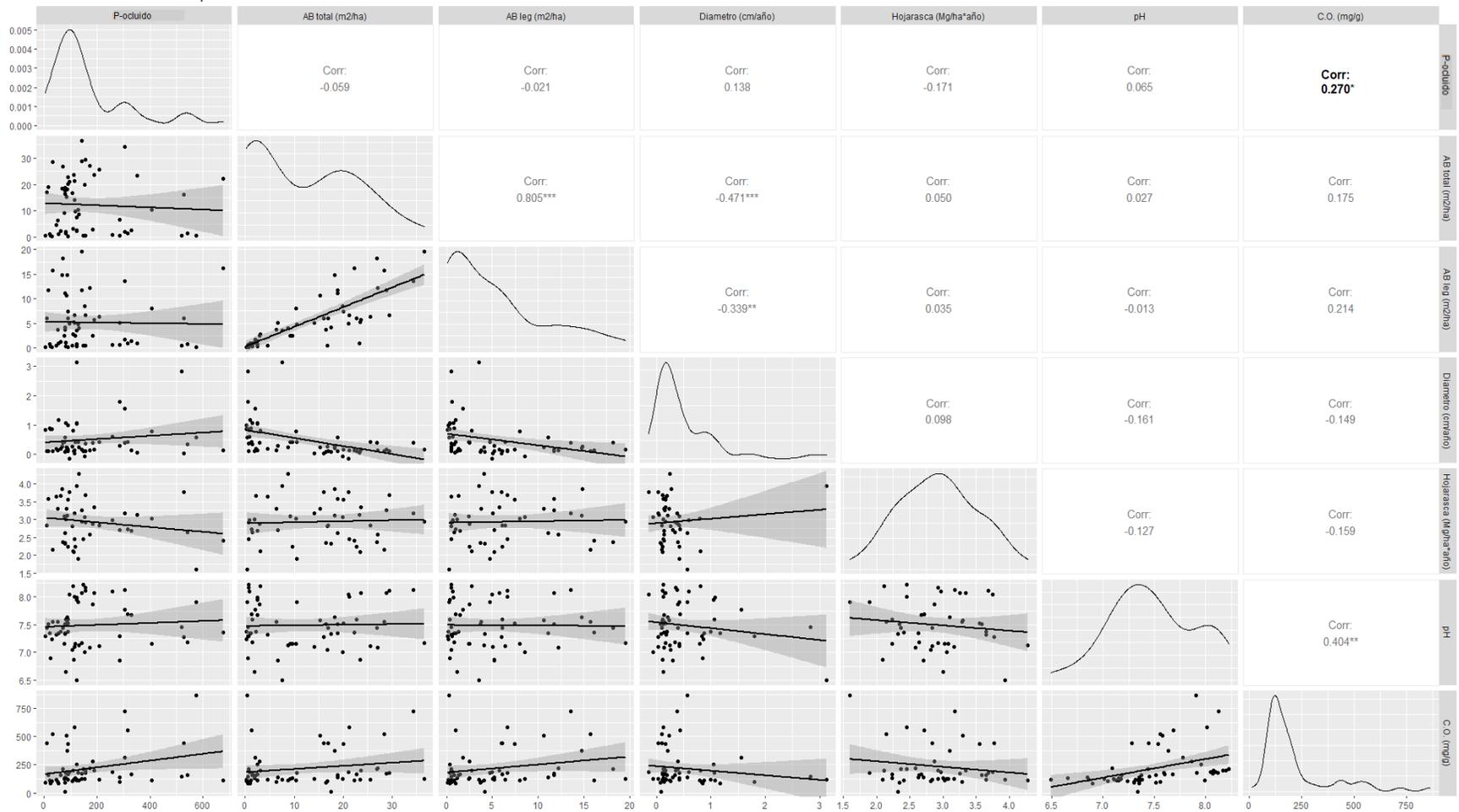


Figura S29. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

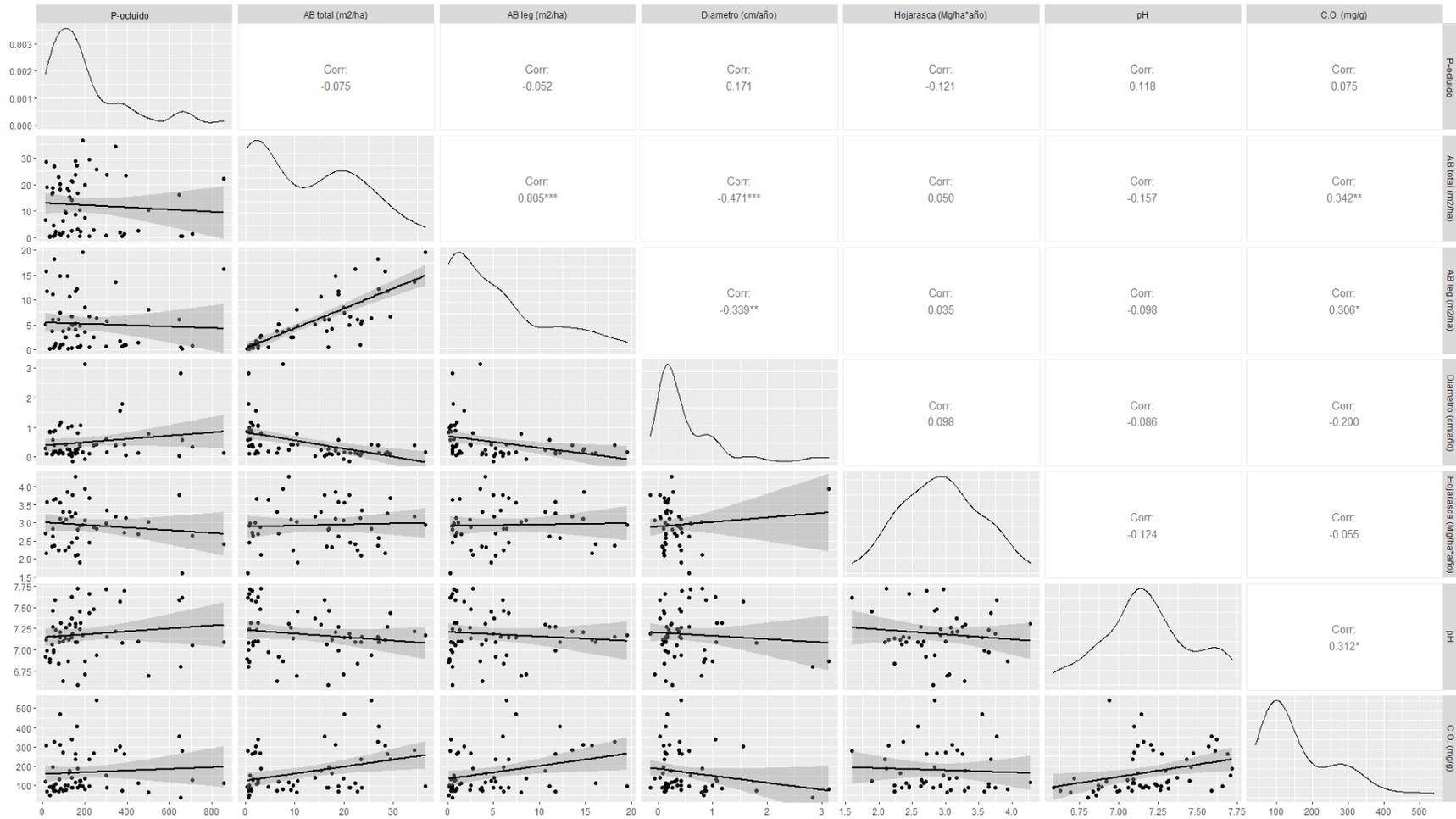


Figura S30. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

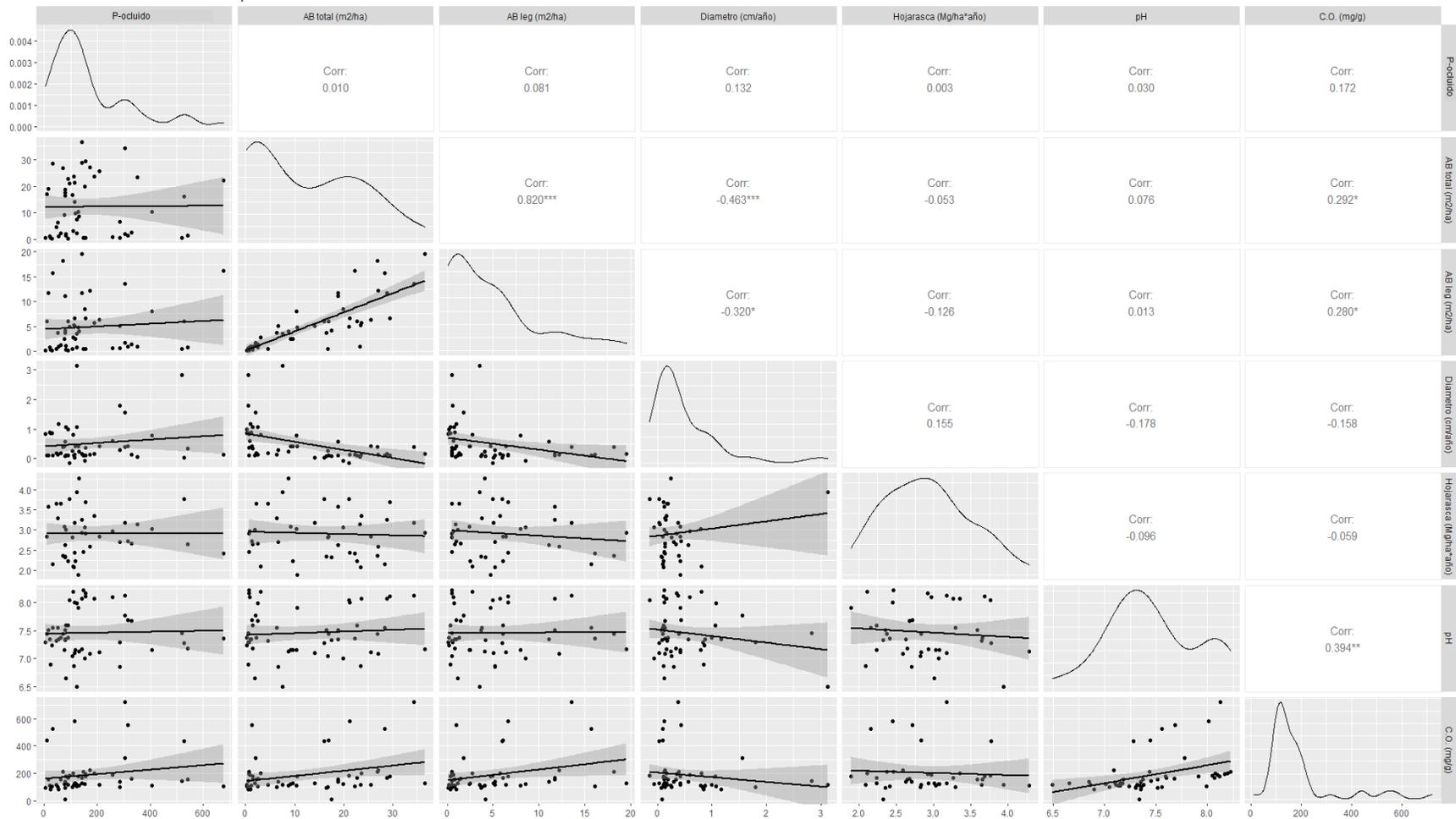


Figura S31. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m^2/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m^2/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [$cm/año$]), la hojarasca (Hojarasca [$Mg/ha, año$]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

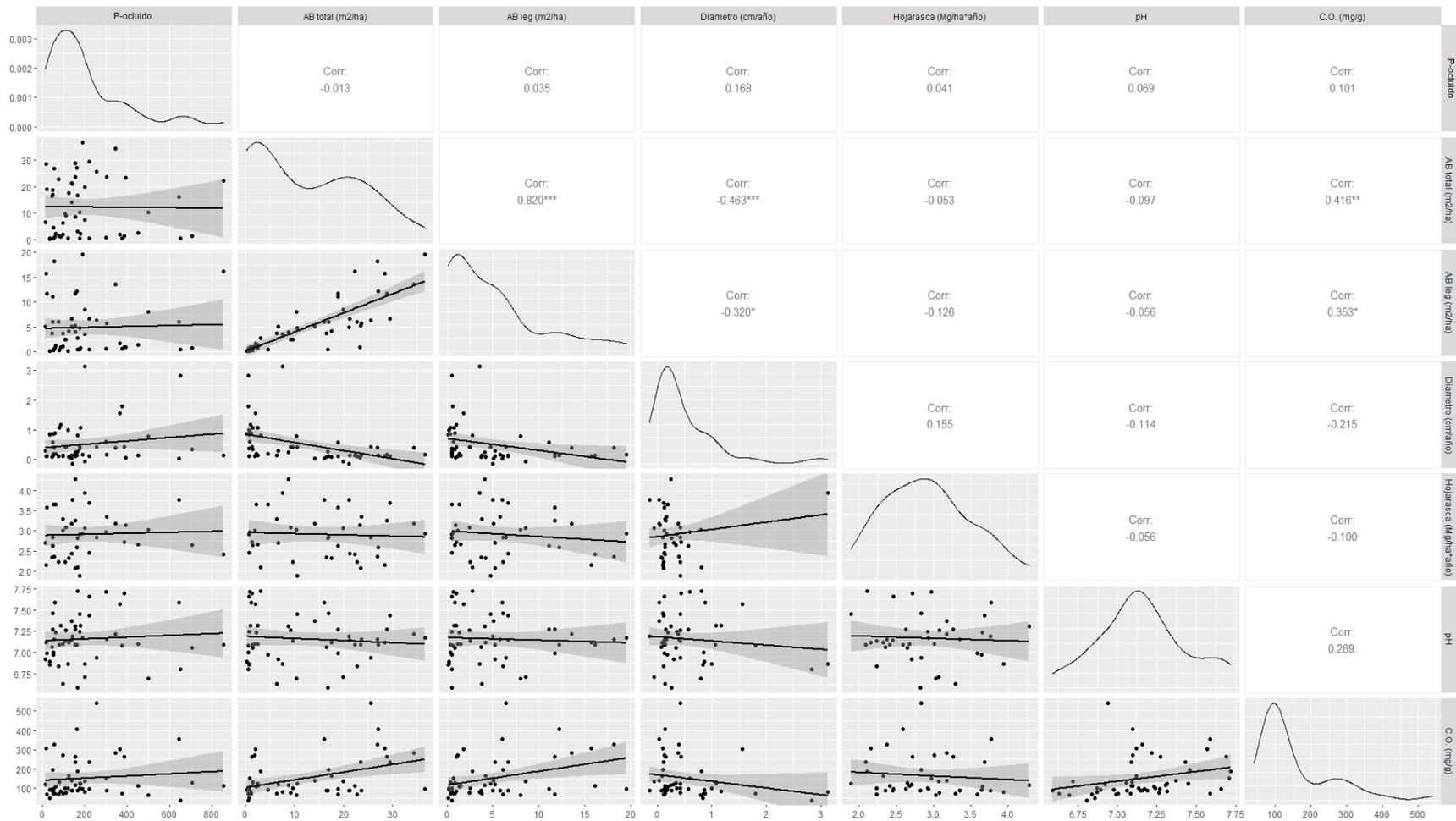


Figura S32. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

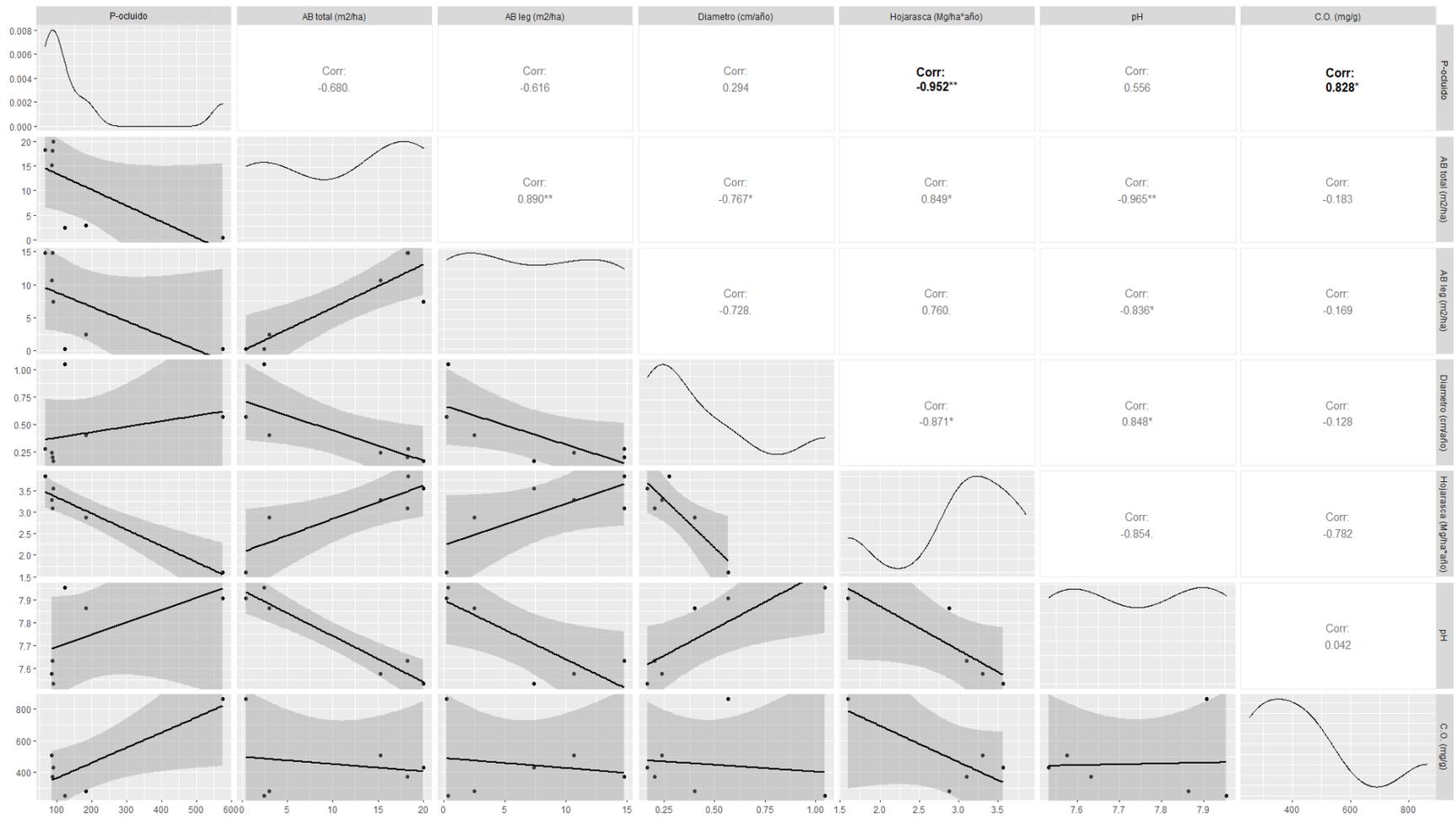


Figura S33. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo ocluido (P-ocluido) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

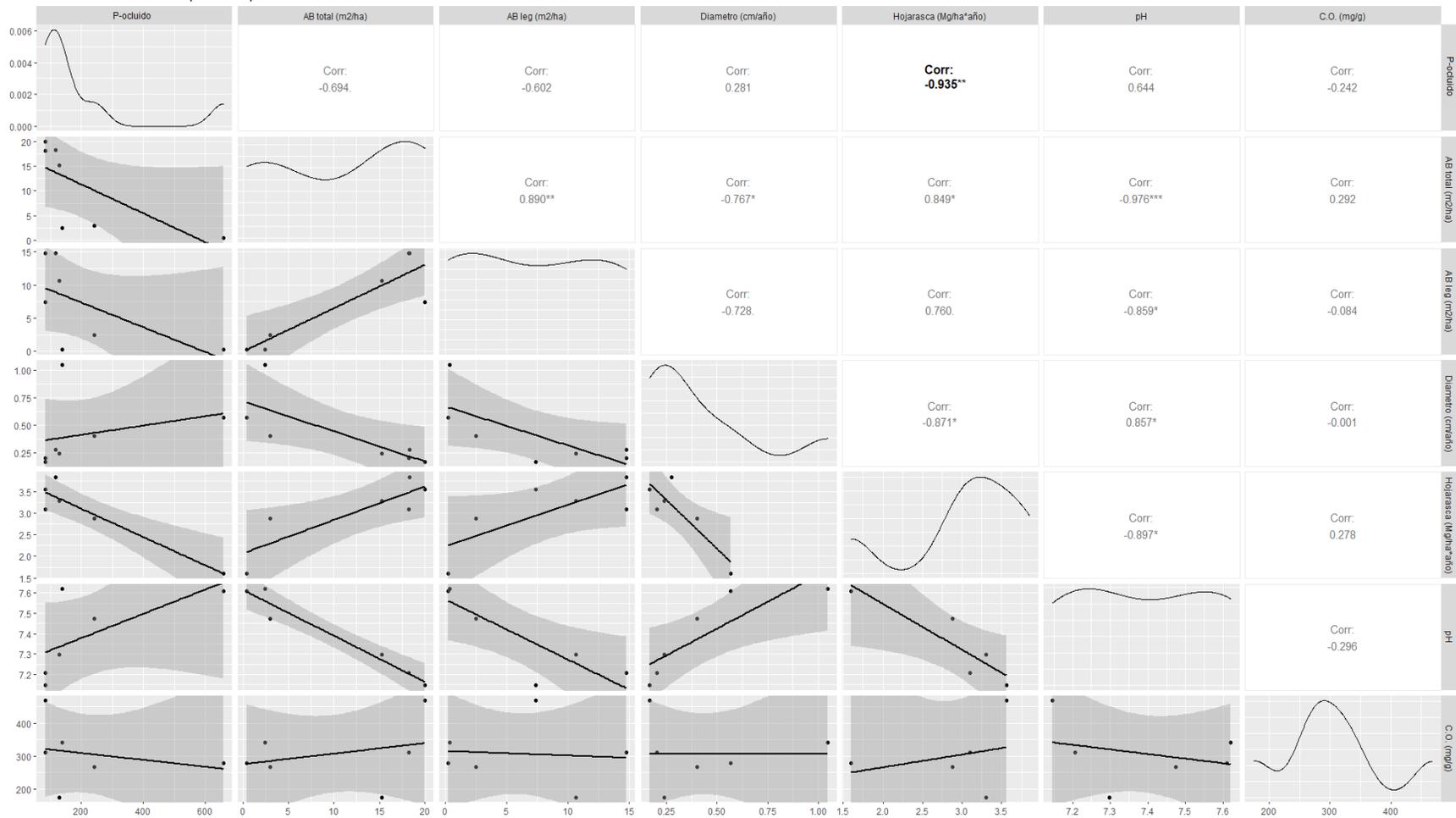


Figura S34. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

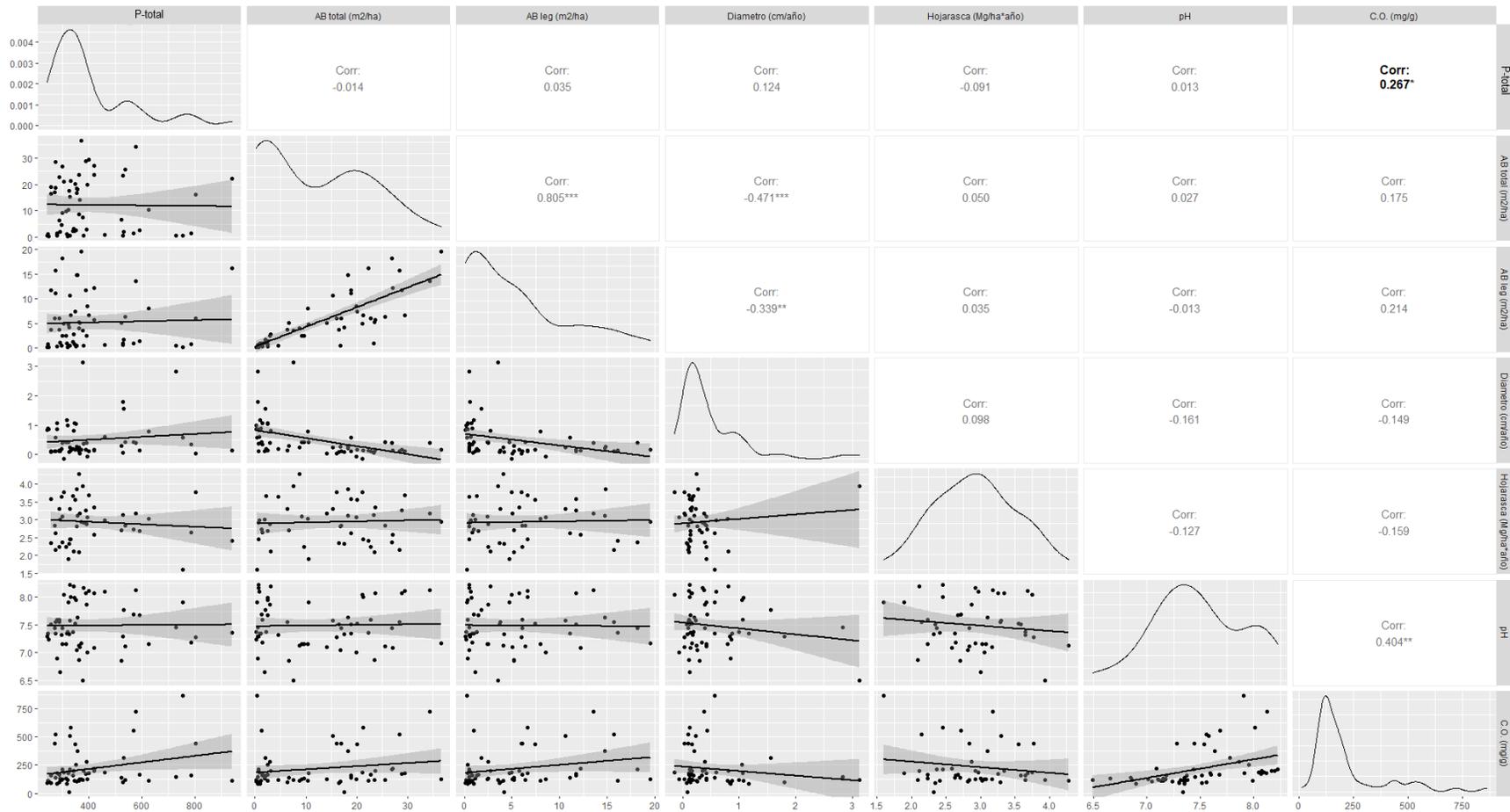


Figura S35. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

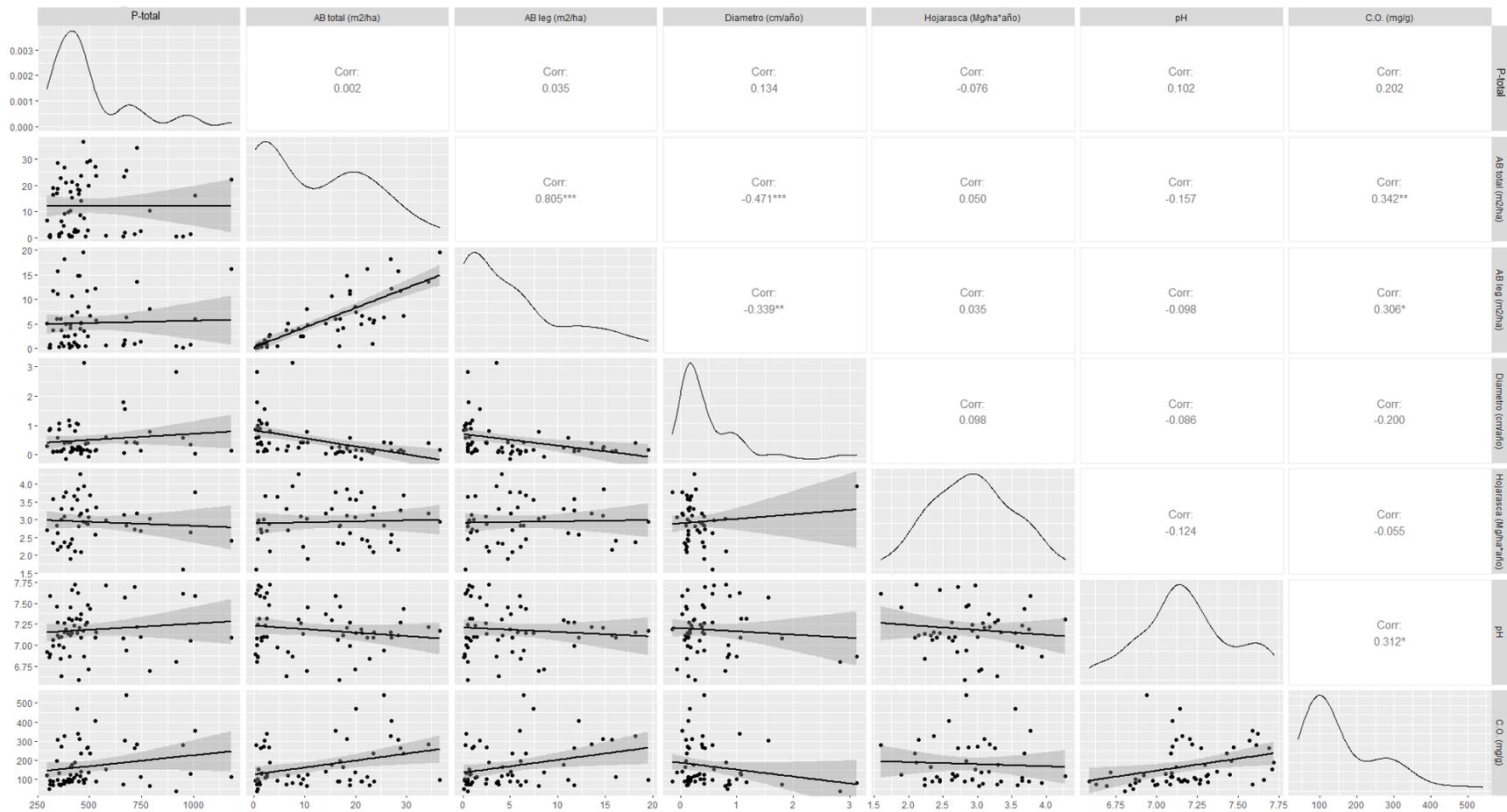


Figura S36. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

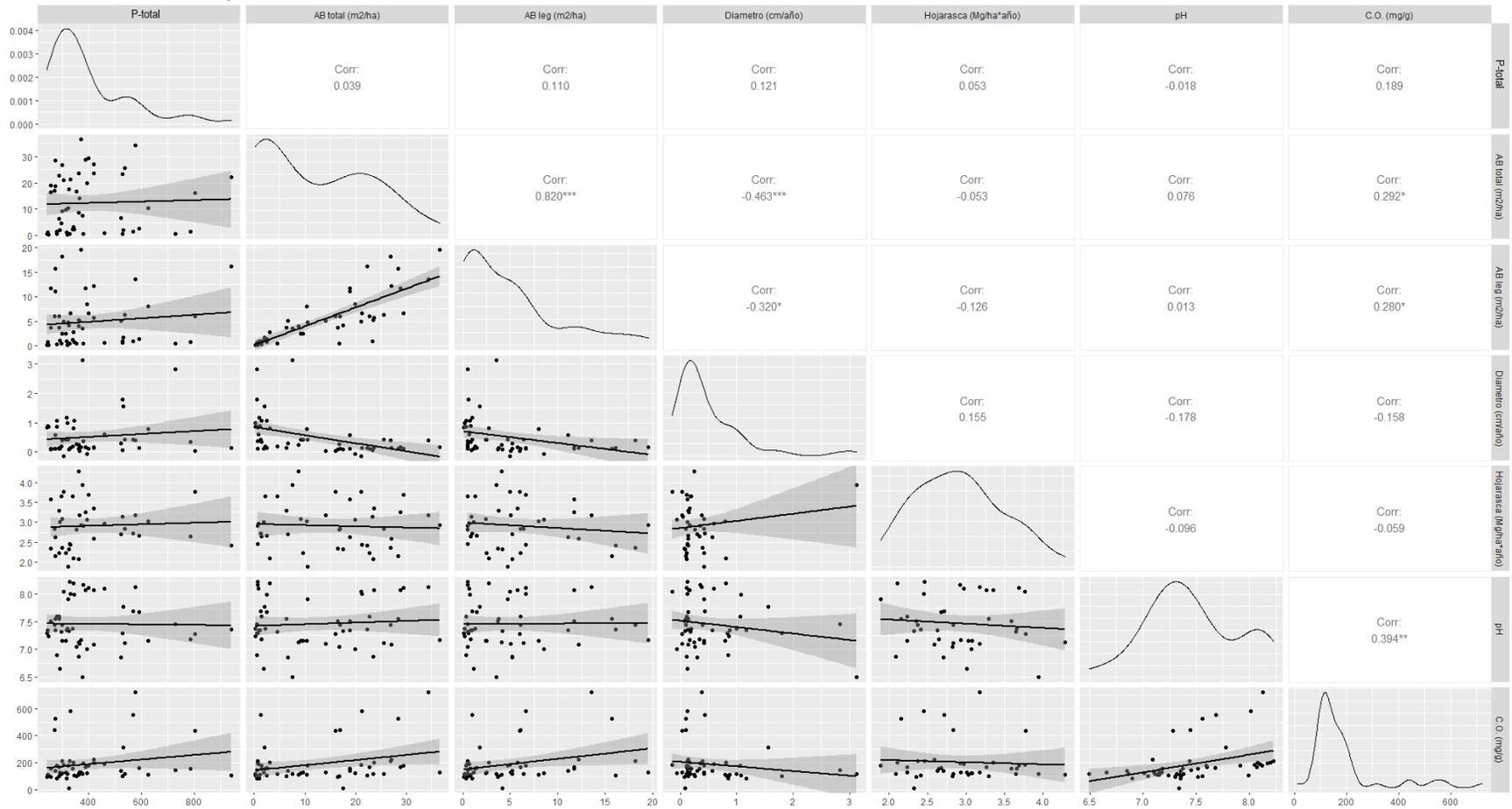


Figura S37. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Cambisoles de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.

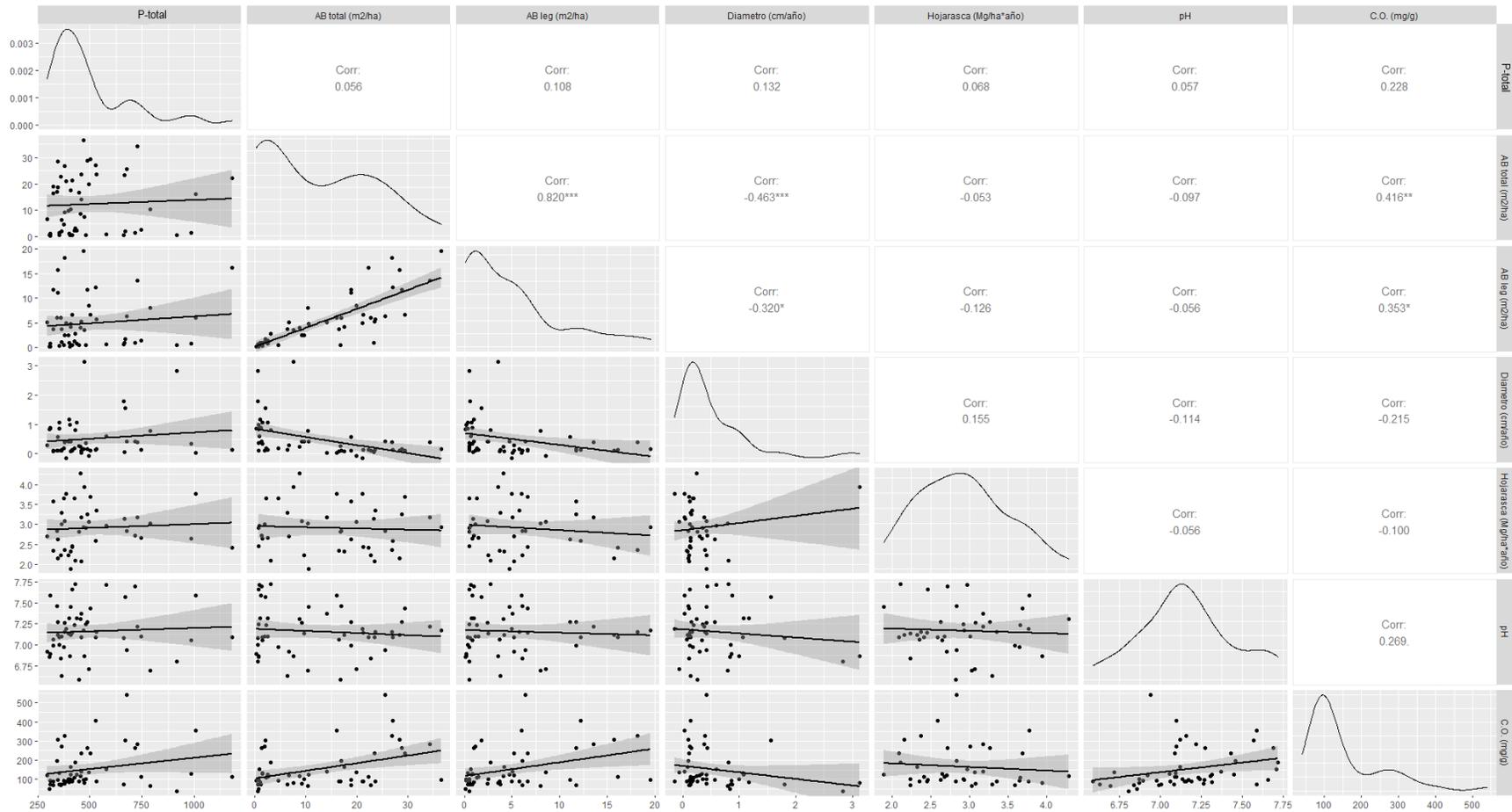


Figura S38. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada lluviosa.

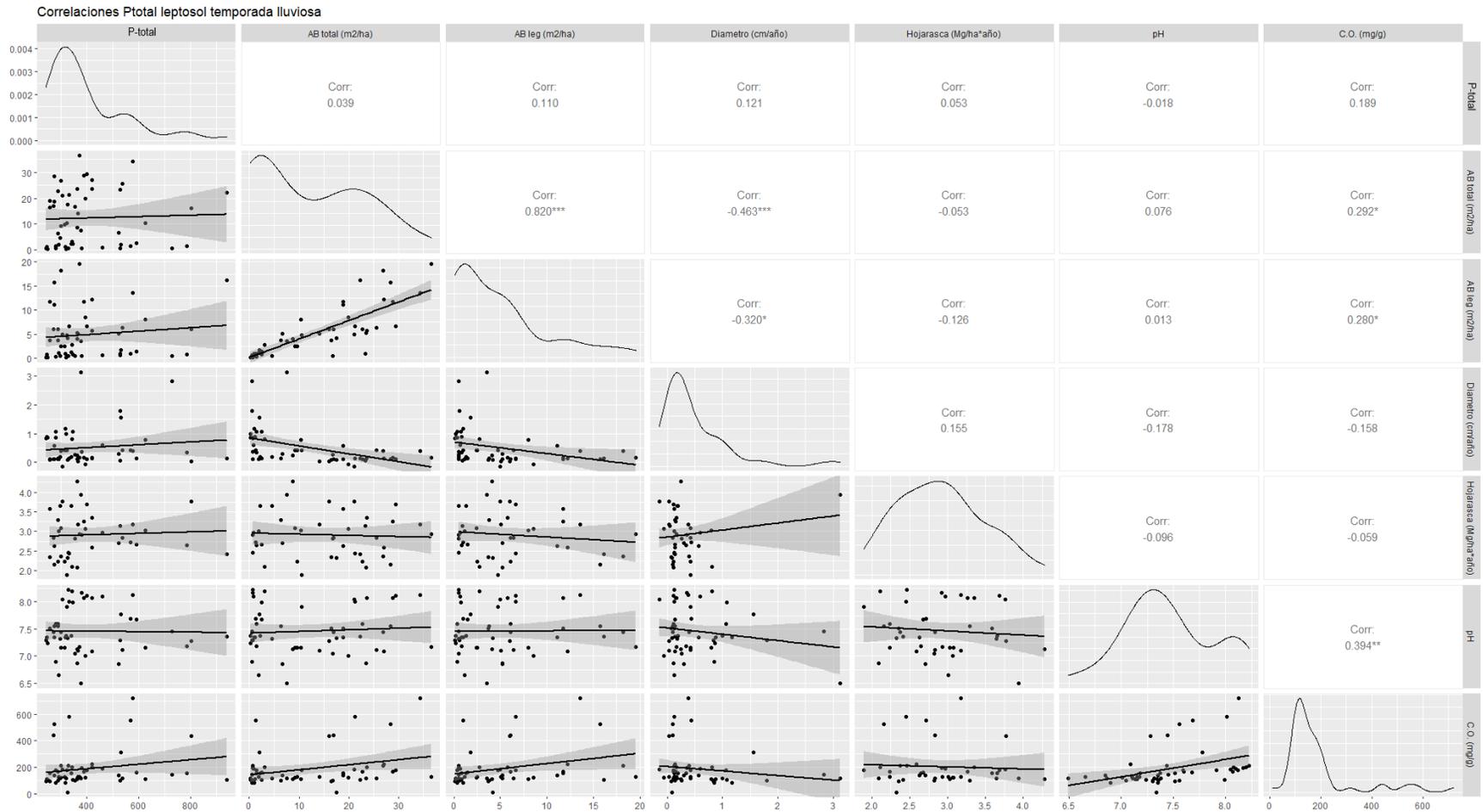
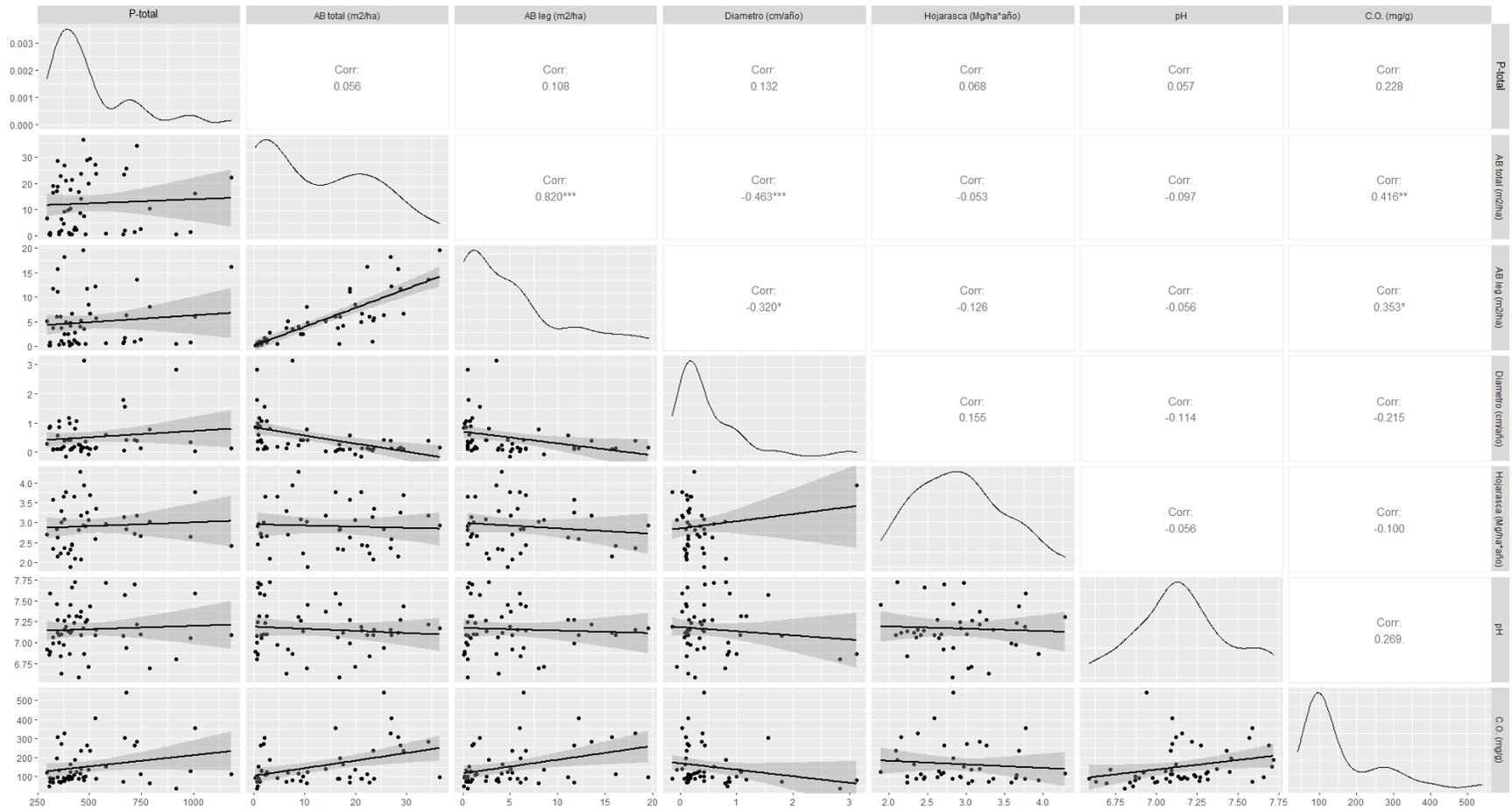


Figura S39. Matriz de dispersión de datos con línea de regresión ajustada, histogramas de variables continuas y coeficiente de correlación de Pearson en Leptosoles de la fracción de fósforo total (P-total) con el área basal de los árboles (AB total [m²/ha]), el área basal de leguminosas (AB leg [m²/ha]), el crecimiento diamétrico (Diámetro [cm/año]), la hojarasca (Hojarasca [Mg/ha, año]), el pH del suelo y la concentración de carbono orgánico en el suelo (C.O. [mg/g]) durante la temporada seca.



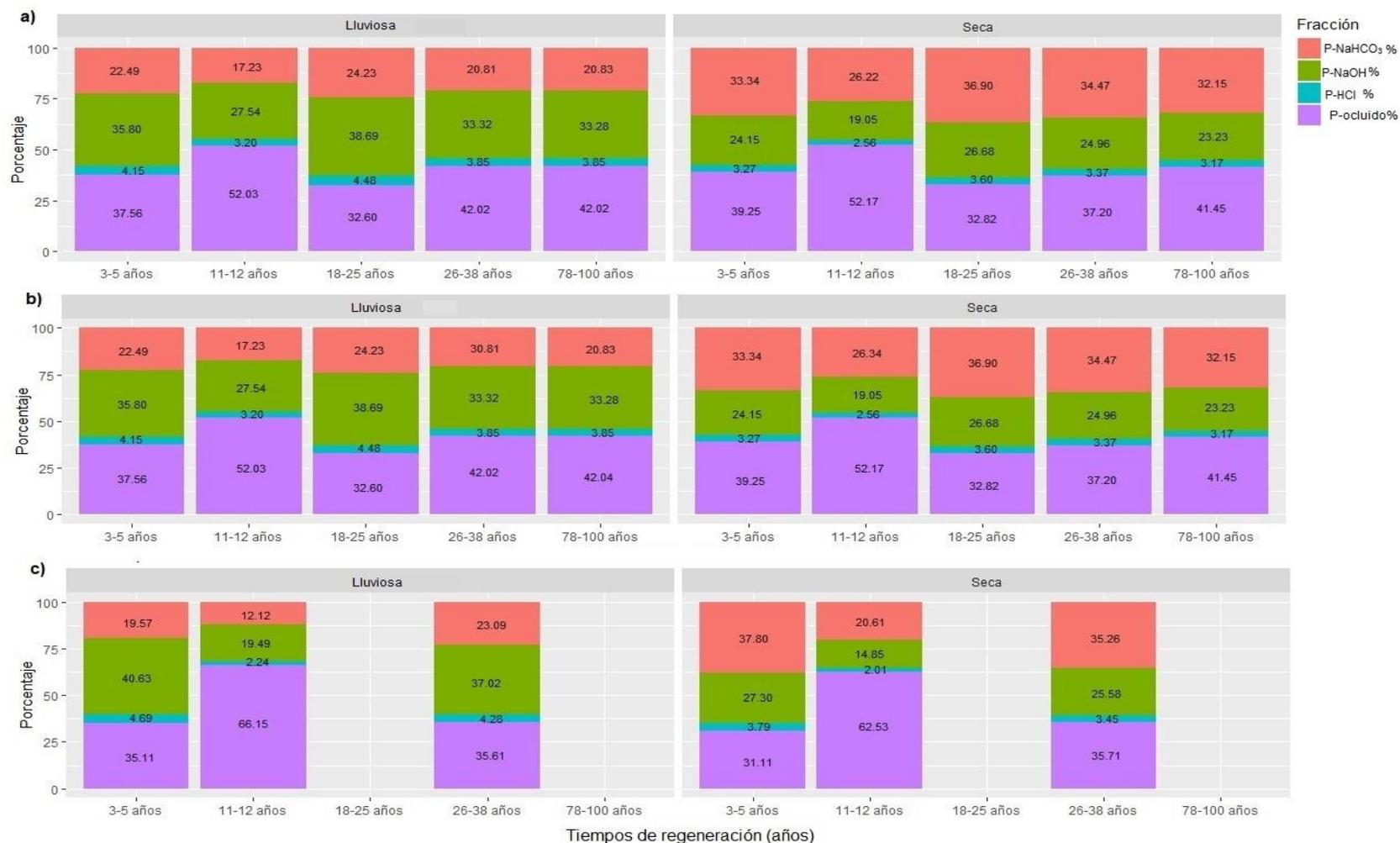


Figura S40. Proporción de las fracciones del fósforo lábil (P-NaHCO₃), moderadamente lábil (P-NaOH), mineral (P-HCl) y ocluido (P-ocluído = P-total – [P-NaHCO₃ total + P-NaOH total + P-HCl]) con respecto al P-total durante la temporada lluviosa y seca analizando todos los suelos en conjunto ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los BTS en Yucatán.

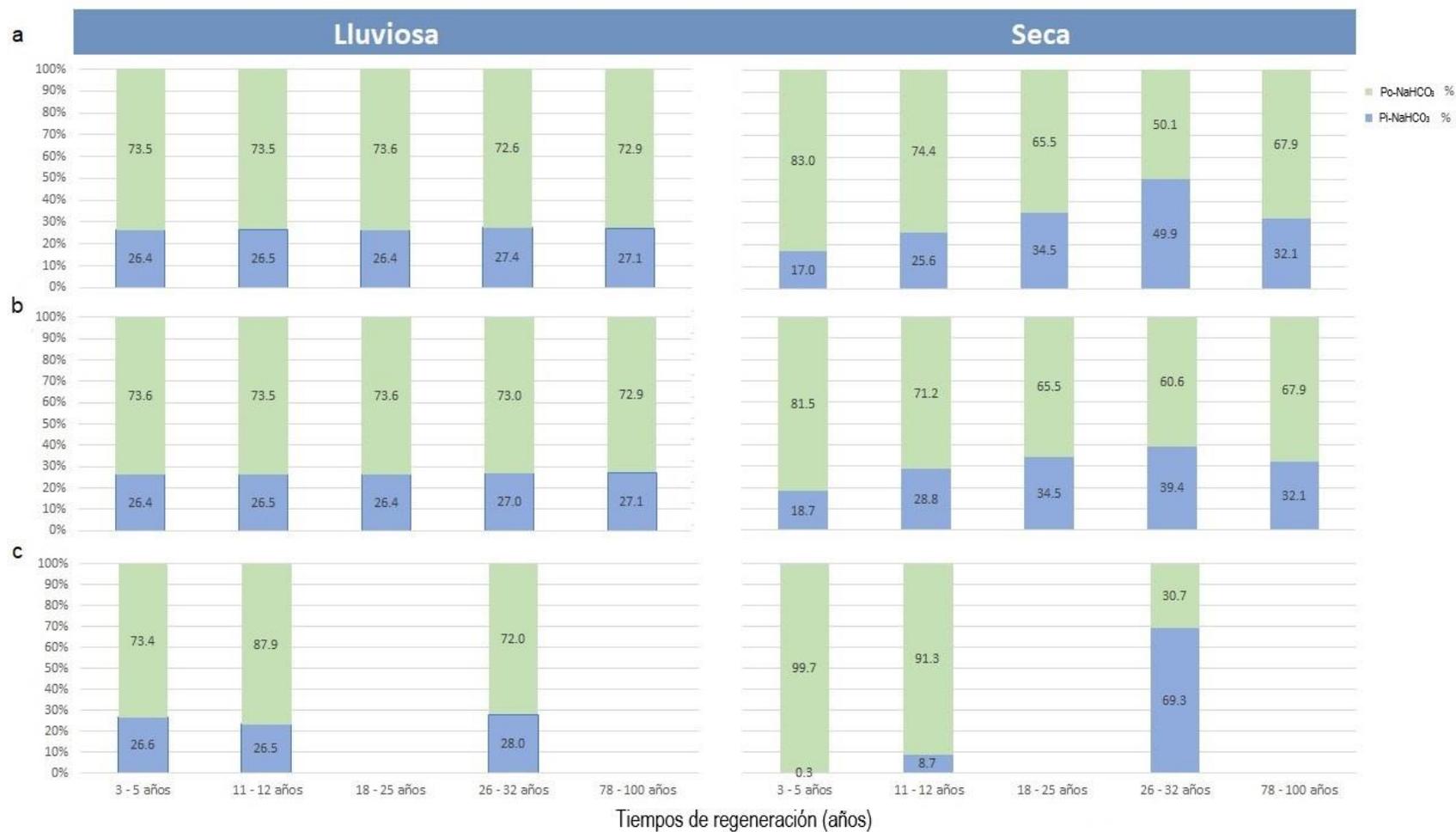


Figura S41. Proporción de las fracciones del fósforo lábil (P-NaHCO₃) inorgánico (Pi) y orgánico (Po) con respecto al P lábil total (P-NaHCO₃ total) durante la temporada lluviosa y seca analizando todos los suelos en conjunto ($n = 12$) (a), en Cambisoles (b) y Leptosoles (c), durante la regeneración de los BTS en Yucatán.

