

03058

2



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS PROFESIONALES
Y DE POSGRADO
INSTITUTO DE ECOLOGIA**

**EFFECTOS DE LA FERTILIZACION CON NITROGENO Y
FOSFORO EN LA DINAMICA DE PLANTULAS DE
ARBOLES DE DOS BOSQUES TROPICALES SECOS
SECUNDARIOS EN YUCATAN, MEXICO.**

T E S I S

QUE PRESENTA:

ELIANE CECCON

COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTORA EN ECOLOGIA

DIRECTOR DE TESIS: JULIO CAMPO

299965

MEXICO, D. F.

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Instituto de Ecología

UNAM

**Efectos de la fertilización con nitrógeno y fósforo en la
dinámica de plántulas de árboles de dos bosques
tropicales secos secundarios en Yucatán, México**

**Tesis para obtener el grado académico
de Doctor en Ecología**

Eliane Ceccon

Director de Tesis

Julio Campo

Na parede de um botequim de Madri, um cartaz avisa: Proibido cantar.
Na parede do aeroporto do Rio de Janeiro, um aviso informa:
É proibido brincar com os carrinhos porta-bagagem.
Ou seja: ainda existe gente que canta, ainda existe gente que brinca.

Eduardo Galeano

**Dedico esta Tesis a
Octavio y Brisa
"Meus dois grandes amores"**

Agradecimientos

Esta tesis ha sido desarrollada a lo largo de poco más de tres años y medio, durante los cuales conté con el apoyo de innumerables instituciones y personas.

Agradezco al Instituto de Ecología de la UNAM, y a su departamento de Ecología Funcional y Aplicada, por todo el apoyo brindado y por el respaldo financiero al final de la tesis. Agradezco también al Instituto de Física de la UNAM, que me ha facilitado buena parte del apoyo logístico en la escritura de esta tesis, y por haberme recibido amablemente en su comunidad. También a la Universidad de Cambridge, en la persona de Edmund Tanner, por haberme apoyado y ofrecido su amistad en mi estancia en Inglaterra.

Quisiera agradecer el apoyo financiero que durante cuatro años me otorgó la Capes de Brasil y al CONACYT de México por el apoyo logístico. Esta tesis no se habría realizado sin el apoyo inicial de Carlos Vazquez-Yanes, de quién además recibí una sensible amistad. Carlos hizo mucha falta en la realización de la tesis, pero hizo más falta en mi corazón.

También quiero reservar mis agradecimientos a Julio Campo, Teresa Valverde y Cristina Siebe, por su incansable ayuda en la escritura de la tesis. Pilar Huante tiene un espacio especial en esta trabajo, pues en un de los muchos momentos de desesperación por terminar la escritura de la tesis, ella me brindó su apoyo y además agradables momentos de amistad, consejos y relajación. A los jurados Alma Orozco-Segovia, Arturo Flores, Jorge Etchevers, Maria del Carmen Mandujano, Pilar Huante y Teresa Valverde agradezco mucho sus aportaciones y además su colaboración en leer la tesis en muy corto tiempo.

Agradezco a Salvador Sánchez y Ignacio Méndez por el apoyo en los análisis estadísticos, a Enrique Solís por la ayuda en el análisis de laboratorio y también por su buena amistad, a Rubén Perez Ishiwara, por su ayuda fundamental en la manutención y interpretación del programa SOLARCALC, y también a Marina Rojas por la corrección del idioma en el último capítulo de la tesis.

Agradezco mucho el apoyo en el campo prestada por Pastor Gómez Xequé, Lupita Chuc Puc y Paulino Simá: su ayuda fue fundamental en esta tesis. También agradezco al CICY, por el apoyo logístico en Yucatán.

A Carolina, por haber siempre ofrecido su apoyo, paciencia y amistad además de una bella sonrisa y también a Consuelo por su buena amistad.

A Miguel Martínez-Ramos, por haberme invitado a venir a México y por los bellos momentos en Chajul.

A todos los amigos del laboratorio de Meli: pasé mis más agradables momentos dentro del Instituto con ustedes, especialmente a mi amiga Alejandra, gracias por toda tu ayuda y amistad.

A familia Miramontes (incluyendo Elke), que me acogió en su seno, aliviando mi soledad de extranjera.

A mi gente de Brasil, que aún lejos, siempre están presentes en mi corazón y en los e-mails y llamadas (Cleia, Ciso, Carlos, Tayná, Tiaia, Natani, Cici y Margit).

A mi amada hija Brisa, por haber aceptado con entusiasmo esta (entre tantas) aventura de vivir en México, a tal punto, que hoy, Brisa es más mexicana que brasileña. Brisa, quiero que sepas que siempre te dí lo mejor de mi, aunque lo mejor de mi no siempre fue lo mejor para ti. Gracias a la convivencia con Brisa soy mucho mejor ser humano.

A Octavio, compañero de vida, le debo casi todo. Gracias a la inconmensurable dedicación que me tiene, Octavio a llenado mi vida de desafíos, logros, matices, tranquilidad y gozo, y sobre todas las cosas, de amor.

A mis padres Alziro y Jainete Ceccon, que aún cuando ya no estén presentes en esta tierra, les dedico este triunfo, me acuerdo la fiesta que ustedes me hicieron cuando defendí mi maestría y me imagino la felicidad y orgullo que ustedes estarían sintiendo ahora

Indice General

Resumen de la tesis	1
Introducción General de la tesis.....	2
Capítulo 1. Factores y mecanismos que afectan el desarrollo de plántulas en la regeneración de los bosques tropicales secos	6
Resumen.....	6
Introducción.....	7
1. La estacionalidad y la variabilidad anual.....	8
2. La fenología.....	9
3. La ecología de las semillas en los BTS.....	11
3.1 Influencia del tamaño de las semillas y ubicación en el suelo.....	11
3.2 Lluvia de semillas <i>versus</i> banco de semillas.....	12
4. Los rebrotes como mecanismo de la regeneración.....	15
5. El efecto del mantillo sobre la regeneración.....	16
6. Los enemigos naturales- efectos de la predación y la herbivoría.....	17
7. Las perturbaciones antropogénicas.....	20
8. El efecto de los claros sobre la regeneración y la diferenciación de especies	22
9. El efecto de la fertilidad del suelo en la regeneración y diferenciación de las especies.....	24
10.El efecto de la humedad del suelo en la regeneración y diferenciación de las especies.....	26
11. Conclusiones e inferencias para la restauración de bosques tropicales secos.....	27
12. Referencias Bibliográficas.....	28

Capítulo 2. Secondary tropical dry forests of Yucatan: composition and structure in relation to soil properties.....	48
Abstract.....	48
Resumen	49
Introduction	50
Methods	51
Results.....	53
Tree species composition.....	53
Sapling species composition.....	54
Dry season	54
Rainy season	54
Seasonal comparison of sapling communities.....	55
Soil characteristics	55
Species composition and structure of forests related with soil properties.....	55
Discussion	56
Forest composition and structure in relation to sucesional status	56
Species composition and structure of forests in relation to soil properties.....	57
Acknowledgements.....	58
References	58
Tables.....	63
 Capítulo 3. Tree sapling dynamics in two tropical dry forests of differing sucesional status in Yucatán, México: a field experiment with N and P fertilization.....	 69
Abstract.....	70
Introduction.....	71
Methods.....	72
The study area.....	72
The study design.....	73

Plots.....	73
The fertilization treatments.....	73
Assessment of saplings dynamics.....	74
The light conditions.....	74
The role of soil of soil amount.....	74
Statistical analyses.....	75
Results.....	76
Sapling community in the control plots.....	76
Sapling recruitment and mortality in control plots.....	76
Effects of fertilization on number of individuals, species richness and diversity.....	76
Effects of fertilization on sapling survival	77
Effects of fertilization on the saplingrecruitment	77
Discussion.....	78
Sapling regeneration.....	78
Effects of fertilization.....	79
Acknowledgements.....	80
References.....	80
Tables.....	84
Figures.....	89
Capítulo 4. Effects of phosphorous and nitrogen fertilization on the survival and recruitment of tree saplings species in two secondary tropical dry forests in Yucatan, Mexico.....	93
Abstract.....	93
Introduction.....	95
Materials and methods.....	96
The study area.....	96
The study design.....	97
Fertilization treatments.....	97
Saplings census.....	98
Light availability.....	98
Evaluation of soil amount.....	98

Analysis.....	99
Results.....	100
The changes on the Relative Importance Values of the species.....	100
Time of survival.....	101
Species recruitment.....	102
The species ordination.....	103
Discussion.....	104
Seedling survival and recruitment.....	104
The species ordination.....	107
Acknowledgements.....	110
Literature cited.....	110
Tables.....	116
Figures.....	119
Coclusión de la Tesis.....	125

Efectos de la fertilización con nitrógeno y fósforo en la dinámica de plántulas de árboles de dos bosques tropicales secos secundarios en Yucatán, México

Resumen

En la tesis se describieron y se compararon las características químicas del suelo, composición florística y estructura de dos sitios de diferentes edades (aproximadamente 10 y 50 años). Posteriormente, se efectuó una fertilización con fósforo y/o nitrógeno y se midió el porcentaje de luz y la cantidad de suelo y se evaluó la mortalidad y el reclutamiento de la comunidad de plántulas y de las especies individualmente. La fertilización con P redujo la diversidad de especies en el sitio más viejo e incrementó significativamente el reclutamiento. La fertilización con N aumentó el número de individuos en el final de estudio en el sitio más joven. Se observaron interacciones positivas entre P, cantidad de suelo y disponibilidad de luz en el efecto de los tratamientos en la sobrevivencia de la comunidad de plántulas en ambos sitios, pero el efecto más notorio fue en el sitio más joven. Las cuatro especies más abundantes en cada sitio respondieron de manera diferente a la fertilización en interacción con la luz y la cantidad de suelo. La fertilización con P, N y luz y cantidad de suelo existentes fueron importantes en el reclutamiento de varias especies en el sitio más joven. En el sitio viejo, en cambio, la luz ejerció ningún efecto en el reclutamiento de las especies de este sitio. Las respuestas observadas a la fertilización con P en ambos sitios, sugiere que este nutriente es limitante para las plantas durante la regeneración de bosques tropicales secos secundarios en Yucatán.

Introducción General de la Tesis

Efectos de la fertilización con nitrógeno y fósforo en la dinámica de plántulas de dos bosques tropicales secos secundarios en Yucatán, México.

Los bosques tropicales secos (BTS) representan más de un 40% de los bosques tropicales del mundo (Murphy y Lugo, 1986). Son también de los ecosistemas más explotados y amenazados (Gerhart 1993). Los BTS subsisten en climas altamente estacionales, en el cual se presenta un periodo seco de cerca de medio año, en una o dos temporadas y una precipitación anual de entre 400 y 1700 mm (Gerhardt y Hytteborn, 1992). Esta escasez de precipitación y este patrón marcadamente estacional generan condiciones abióticas relativamente más rigurosas y poco previsibles y de esta manera, los bosques tropicales secos están más sujetos al estrés, durante los procesos sucesionales, que los bosques húmedos. Esta estacionalidad pronunciada afecta los patrones de fenología (Bullock y Solis-Magallanes, 1990 y Medina y Cuevas, 1990), producción de semillas (Ray y Brown, 1994), germinación (Miller, 1999), sobrevivencia y desarrollo (Lieberman & Li, 1992, Swaine, 1992, Gerhardt 1998). En los BTS de Yucatán, Los mayas, desde tiempos prehispánicos, han usado estos bosques para el cultivo de maíz y henequén (Primack, et al. 1998). Hoy día, según Gomez-Pompa y colaboradores (1987), todos los BTS de Yucatán son secundarios.

En esta tesis, primeramente, se describirán la composición y estructura de la vegetación natural así como la composición química de los suelos, con la finalidad de encontrar las correlaciones existentes. Luego, se estudiará el reclutamiento y sobrevivencia de la comunidad de plántulas de árboles, así como de las especies individualmente durante dos años, bajo la fertilización con nitrógeno y/o fósforo.

El primero capítulo es una extensa revisión de literatura sobre los factores y mecanismos que afectan la regeneración de plántulas en bosques tropicales secos. Factores tales como: la estacionalidad y variabilidad anual del clima, la fenología, la ecología de las semillas, el rebrotamiento, el efecto del mantillo, de los enemigos naturales, de los claros, de la fertilidad y humedad del suelo y de las perturbaciones antropogénicas. Evaluando estas informaciones se pretende establecer parámetros para la restauración de las áreas que han sido perturbadas. Se concluye que todavía faltan varios estudios de campo en esta dirección.

En el segundo capítulo se comparan las características geoquímicas, la composición y estructura de dos bosques tropicales secos secundarios de aproximadamente 10 y 50 años, en Yucatán, México. Con este fin, se establecieron 16 parcelas de 12X12m cada en cada sitio. La riqueza de especies varió poco con el tiempo de regeneración, sugiriendo que la composición del sitio más viejo esta lejos de alcanzar la de un bosque maduro. El área basal, el fósforo disponible y el fósforo total, fueron mayores en el sitio más viejo. Sin embargo, el carbono orgánico y el nitrógeno total no variaron entre los sitios. Un análisis de la comunidad de plántulas sugiere que la regeneración por rebrotamiento no domina en esta fase, a pesar de dominar en la fase adulta. La densidad de árboles se correlacionó con las características químicas del sitio más joven; sin embargo, la influencia de las características biogeoquímicas en la densidad de especies e individuos aumentó con el tiempo de regeneración.

En el tercer capítulo se describe el efecto de la estacionalidad climática sobre la dinámica natural de las plántulas de especies arbóreas y se compara la sobrevivencia de plántulas regeneradas por rebrotamiento y por semillas. La parte más importante del estudio es el análisis del efecto de la fertilización con fósforo (P) y nitrógeno (N) en interacción con la disponibilidad de luz (%) y masa del suelo (kg/m^2) sobre la sobrevivencia, el reclutamiento y los cambios en la diversidad, densidad de especies e individuos de la comunidad de plántulas de especies arbóreas en los dos bosques descritos en el capítulo anterior. El estudio duró 27 meses y las plántulas fueron marcadas y censadas trimestralmente. Se concluye que la dinámica natural de las plántulas es estacional, principalmente la regeneración y aunque las plántulas regeneradas por rebrote hayan presentado un bajo porcentaje, su sobrevivencia fue significativamente más alta que aquellas regeneradas por semillas. La fertilización con fósforo tuvo un efecto negativo sobre la diversidad de las plántulas en el sitio más viejo empero, el principal motivo, fue el gran aumento en el número de individuos de solamente dos especies (*Bursera simaruba* y *Phyllostylon brasiliense*) más que una extinción de especies raras. Por otro lado, la fertilización con P incrementó significativamente el reclutamiento en el sitio más viejo, principalmente debido a estas dos especies. La fertilización con N aumentó de manera significativa el número de individuos en el sitio más joven, sugiriendo que debe haber un número mayor de especies en este sitio, que fueron beneficiadas por el aumento de la cantidad de recursos. También encontramos interacciones positivas entre fósforo, masa del suelo y disponibilidad de luz en la sobrevivencia de la comunidad de plántulas en ambos sitios. Se concluye que, en Yucatán, las respuestas a la fertilización son más notorias en los sitios con menos tiempo de regeneración.

En el cuarto capítulo se analizan los mismos efectos del capítulo tres sobre la sobrevivencia y el reclutamiento y los cambios en el valor de importancia relativo (VIR) de las especies arbóreas de plántulas individualmente. En el sitio joven un porcentaje mayor de especies aumento su VIR bajo la fertilización. Las cuatro especies más frecuentes (dos en cada sitio), respondieron en términos de reclutamiento y sobrevivencia, de diferentes formas a la fertilización en interacción con la disponibilidad de luz y masa de suelo. En el sitio más joven, la disponibilidad de luz en interacción con la fertilización no fue importante en el reclutamiento de *Acacia gaureri*, sin embargo N y la disponibilidad de luz fueron importantes en su sobrevivencia. La fertilización con fósforo y la masa del suelo fueron importantes en el reclutamiento de *Leucaena leucocephala*, no obstante, la luz no ejerció efecto alguno. Fósforo con nitrógeno en interacción con la disponibilidad de luz tuvieron un efecto significativamente positivo en la sobrevivencia de *Leucaena leucocephala*. En el sitio más viejo, la fertilización con fósforo tuvo efectos positivos en el reclutamiento y negativos en la sobrevivencia de *Bursera simaruba*; posiblemente, por el fenómeno de densodependencia, una alta disponibilidad de luz tuvo efectos negativos tanto en el reclutamiento como en la sobrevivencia. El reclutamiento de *Bursera simaruba* fue tan alto en el tratamiento con fósforo que, a pesar de su alta mortalidad, presentó un gran tendencia a aumentar su VIR en el final del estudio. El efecto de las variables estudiadas sobre *Phyllostylon brasiliense* fue semejante al de *Bursera simaruba*; sin embargo no resultó en un claro aumento en su VIR en el tratamiento con P al final del estudio. Debido a la total ausencia de *Phyllostylon brasiliense* en el sitio más joven, y a su bajo requerimiento lumínico, tanto para el reclutamiento como para la sobrevivencia, podemos considerar esta especie como tolerante a la luz. El análisis canónico sugiere que P, N, luz y masa del suelo fueron importantes en el reclutamiento de varias especies en el sitio más joven, por otro lado, la disponibilidad de luz no ejerció ningún efecto sobre el reclutamiento de las especies en el sitio más viejo, posiblemente por el bajo número de especies de rápido crecimiento presentes en este sitio. Las repuestas observadas a la fertilización con P, sugieren que existe una limitación por P en los dos sitios, y que la fertilización con P cambió la dinámica de varias especies. Esta heterogeneidad en la preferencia de las especies parece favorecer el reclutamiento de una gran variedad de especies y favorecer la diversidad, principalmente en el sitio más joven, donde existe una mayor disponibilidad de luz y un número mayor de especies oportunistas.

Finalmente, podemos concluir que la fertilización puede cambiar positivamente la dinámica de varias especies de plántulas y por consiguiente de la comunidad, y que estas respuestas también dependen de la disponibilidad de otros recursos, como luz y especialmente en esta región de suelos someros, la cantidad de suelo. En este estudio, como

había una mayor disponibilidad de luz en el sitio más joven y posiblemente un número mayor de especies oportunistas, las respuestas positivas a la fertilización principalmente con P, fueron más notorias. También comparando el VIR de algunas especies de la comunidad de plantulas, con la comunidad de arboles existentes en los dos sitios, así como de un bosque de 10 años cerca del área de estudio en Yucatán, se puede concluir que existe una tendencia de algunas especies de fases más adelantadas de la sucesión que resultaron beneficiadas por la fertilización, lo que a un largo plazo podría acelerar el proceso sucesional.

Capítulo 1

Factores y procesos que afectan la regeneración y el desarrollo de plántulas en los bosques tropicales secos

(enviado a Interciencia)

Eliane Ceccon

Palavras clave: Bosques tropicales secos, factores, regeneración, sobrevivencia, restauración.

Resumen: Los bosques tropicales secos representan casi la mitad de los bosques tropicales del mundo y son de los ecosistemas mas sujetos a la explotación antropogénica de la tierra. En este trabajo se hace una revisión de literatura sobre los principales factores que afectan la regeneración y sobrevivencia de plántulas en estos bosques, con el objetivo de establecer parámetros para la restauración de estas áreas que han sido perturbadas. Se concluye que todavia faltan varios estudios de campo en esta dirección.

Resumo: As florestas tropicais secas representam quase metade das florestas tropicais do mundo e são um dos sistemas mais sujeitos à exploração humana da terra. Neste trabalho é realizada uma revisão de literatura sobre os principais fatores que afetam a regeneração e sobrevivencia de plantulas nestes ecossistemas, com o objetivo de estabelecer parâmetros para a restauração destas áreas quando perturbadas. Conclue-se que ainda faltam vários estudos de campo nesta direção.

Abstract: The tropical dry forests represent almost one half of the tropical forest of the world and most of them have been subject to large scale human exploitation. In this paper, a literature review is presented concerning the factors and mechanisms that affect the sapling survival and regeneration on these ecosystems. The objective is to establish parameters for restoration of these areas when they have been disturbed. It is concluded that exists a lack of studies on various topics that are of crucial importance for adequately addressing this problem.

Introducción

Los bosques tropicales secos (BTS) representan más de 40% de los bosques tropicales del mundo. En muchas regiones del planeta, los BTS están sujetos a perturbaciones humanas más persistentes y extensas que aquellas que se presentan en los bosques tropicales húmedos (Murphy y Lugo, 1986; Janzen, 1988) debido a ello, son considerados entre los sistemas más explotados y amenazados de la tierra (Gerhart, 1993). En contraste con los bosques tropicales húmedos, los BTS subsisten en climas altamente estacionales. Gerhardt y Hytteborn (1992) determinan los límites climáticos de estos bosques en las zonas en las que se presenta un periodo seco de alrededor de medio año, en una o dos temporadas, y una precipitación anual de entre 400 y 1700 mm. Por su pequeña altura, relativa simplicidad y la predominancia de rebrotes en muchos bosques secos maduros, estos presentan un mayor potencial para llegar al estado maduro más rápidamente que los bosques húmedos y pueden ser considerados más elásticos (Ewel, 1977).

Esta escasez de precipitación y este patrón marcadamente estacional generan condiciones abióticas relativamente más rigurosas y poco previsibles. De esta manera, los bosques tropicales secos están más sujetos al estrés durante los procesos sucesionales que los bosques húmedos. Por ello, la estacionalidad pronunciada, afecta los patrones de fenología (Bullock y Solis-Magallanes, 1990; Medina y Cuevas, 1990) producción de semillas (Ray y Brown, 1994), germinación (Miller, 1999), sobrevivencia, y desarrollo (Lieberman & Li, 1992; Swaine, 1992; Gerhardt, 1998). Esta heterogeneidad en la disponibilidad espacial y temporal de los recursos, también restringe severamente el periodo de germinación de las semillas, el cual debe ocurrir en un espacio muy reducido de tiempo, de tal forma que, las plántulas encuentren condiciones favorables de luz, nutrientes y agua; mientras que emergen entre vecinos competidores.

A pesar de que algunos de estos aspectos ya han sido revisados por Khurana y Singh (2001), faltan aún muchos por abordar, principalmente en lo que se refiere a los factores que influyen en la diferenciación de las especies en la sucesión de los BTS.

La importancia del conocimiento de los factores y mecanismos que afectan la regeneración de plántulas, además de ser imprescindible para el conocimiento de la dinámica de los BTS, también puede servir de apoyo científico para estudios de

restauración y conservación de los bosques tropicales secos, que como ya hemos dicho, se encuentran profundamente alterados por las actividades humanas.

En el presente trabajo se lleva a cabo una revisión de algunas ideas propuestas para explicar el proceso regenerativo de las especies arbóreas en general, buscando ejemplos ilustrativos en los BTS, con el objeto de entender más claramente su dinámica sucesional, actualmente todavía carente de una teoría conclusiva (Mooney et al., 1995).

1. La estacionalidad y la variabilidad anual

Los bosques tropicales secos constituyen un gran grupo de comunidades de plantas que ocurren bajo climas caracterizados como altamente estacionales (Murphy y Lugo, 1986). En algunos BTS, la estación seca puede durar hasta 8 meses (Rincón y Huante, 1994). En general se asume que a lo largo de un gradiente de lluvias, en las tierras bajas de los trópicos, bajo condiciones similares de temperatura, la proporción de los árboles deciduos aumenta más o menos linealmente cuando la cantidad de lluvias recibida por año decrece abajo de los 2000 mm (Walter, 1973 en Medina, 1995).

La estructura y las propiedades ecofisiológicas de los componentes de los BTS parecen estar estrechamente determinadas por la duración y estacionalidad del periodo de sequía (Lieberman, 1982; Reich y Borchert, 1984; Lieberman y Lieberman, 1984). En este contexto, el estrés por sequía ha sido reportado como un importante factor de mortalidad en plántulas (Turner, 1990). Por otro lado, la distribución anual de las lluvias favorece la germinación de especies leñosas, de tal manera que en el inicio del periodo lluvioso se dispara la germinación (Garwood, 1982).

Lieberman y Li (1992) encontraron que el reclutamiento aumenta progresivamente durante la estación más húmeda. En el trabajo de estos autores, realizado en Gana, cerca de 40% de la germinación del año fue registrada durante el censo de este periodo. La mortalidad, sin embargo, fue mas baja en estos meses. La mortalidad en el mes con más lluvias fue solamente 4% de la anual.

En un BTS en México, Ramirez (1996) encontró que más del 90% de la germinación del año ocurre en los tres meses más húmedos, en zonas con diferentes niveles de perturbación. En Guanacaste, Costa Rica, Gerhart (1993) encontró una

disminución abrupta en la sobrevivencia en la primera estación seca, mientras que en los periodos húmedos la sobrevivencia fue alta.

Otro aspecto importante en la variación temporal del clima en los BTS, es la variabilidad en la cantidad anual de lluvias, y en la intensidad y el tiempo de duración de los periodos secos y húmedos. Según Ruthenberg (1980), estas variaciones pueden estar en un rango de 30%, consecuentemente el alto nivel de estrés hídrico en los años secos, es causante de alta mortalidad en las comunidades de plántulas (Doley, 1981). A la fecha, existen pocos estudios referentes a este tipo de variabilidad y su efecto en la regeneración de los ecosistemas.

Por lo tanto, se concluye que es evidente la importancia de la estacionalidad y la variabilidad en la distribución de las lluvias entre años, en la regeneración de los BTS. Sin embargo, es importante investigar sobre los efectos de la estacionalidad en el reclutamiento y mortalidad de plántulas en los diferentes niveles sucesionales de los BTS, pues esto podría aportar importantes avances en la construcción de una teoría sucesional para este tipo de ecosistemas.

2. La Fenología

Las diferencias en el cronometraje de la caída de las hojas, floración y expansión de ramas entre los arboles deciduos siempre están asociados con la humedad del suelo, diferencias interanuales en los patrones de lluvias, y al tamaño de las plantas (Bullock y Solis-Magallanes, 1990; Medina y Cuevas, 1990)

La fenología en los BTS no esta todavía bien comprendida, debido a que, la fenología de las hojas y el fraccionamiento temporal de la utilización del agua en el suelo es difícil de caracterizar, en parte porque diversos patrones fisiológicos desafían la clasificación dentro de simples categorías tales como deciduas y permanentes (Meinzer et al., 1999). La variación entre especies, así como la variación entre individuos de las mismas especies, es alta con relación a la mayoría sino con todos los eventos fenológicos, incluyendo el crecimiento del tronco, perdida de hojas, floración y fructificación. La relación aparente entre crecimiento (vegetativo y reproductivo) y la estación de disponibilidad de agua se intensifica con la aridez (Doley, 1981). El estrés por agua es frecuentemente citado como un el principal factor responsable por el cronometraje de los eventos fenológicos (Janzen, 1967; Frankie et al., 1974; Alvin y

Alvin, 1978) pero el mecanismo de esta acción aún se desconoce. Otros factores de probable significación incluyen la longitud del día, la edad de la planta (Longman, 1978), correlaciones de crecimiento internas (Borchert, 1978) y la combinación de factores bióticos y abióticos (Frankie et al., 1974).

Los árboles de los BTS exhiben una larga variedad de patrones de floración con relación a la lluvia y a la fenología vegetativa (Daubermire, 1972; Borchert, 1983; Bullock y Solis-Magallanes, 1990). Los atributos fisiológicos y estructurales que sostienen estos patrones no han sido muy estudiados y no existe información sobre sus relaciones con el agua o los costos que representa en la floración. Sin embargo, la mayoría de los investigadores han reportado que el número de especies de bosques secos que florece en la estación seca es dos veces mayor que lo de la estación húmeda (Janzen, 1967; Frankie et al, 1974). Un patrón común es que las yemas florales son inducidas durante el crecimiento de las hojas, pero permanecen durmientes hasta que estas hojas se caen, probablemente porque existe una influencia inhibitoria de las hojas (Borchert, 1992), o la demora se debe, según otros autores, a un requerimiento de estrés por agua seguido por hidratación (Alvin y Alvin, 1978; Crisosto et al, 1992). Probablemente porque tales especies tienen tendencia en perder sus hojas en el inicio de la estación seca, ellas retienen agua suficiente dentro de sus propios troncos para soportar la floración durante la estación seca (Bullock y Solis Magallanes, 1990; Olivares y Medina, 1992). Otras especies que florecen en el periodo de seca responden a eventos de precipitación aislados (Opler, et al., 1976).

En lo que se refiere a la fenología de la dispersión de las semillas en los BTS, los patrones dependen de la forma de vida considerada y los patrones de sequedad del suelo (Opler et al, 1980). Frutos carnosos son frecuentes en la estación húmeda y escasos en la seca, semillas anemócoras o autócoras están ausentes o son incommunes en la estación seca (Bullock y Sollis, 1990, Guevara de Lampe et al., 1992). Según Howe y Smallwood (1982), la estacionalidad de la fenología del fructificación en las regiones tropicales es más pronunciada en regiones con un periodo de seca y de lluvias bien definido. Foster (1982) encontró un patrón bimodal de dispersión de frutos en un bosque semideciduo en Panamá. Sin embargo, Bullock (1995) concluye que el periodo entre la floración y la dispersión de semillas es tan variable en los BTS que, explicaciones de los factores determinantes de la estacionalidad de la fructificación todavía son necesarias.

Quizá uno de los efectos más importantes, aunque de manera indirecta, relacionado con la fenología de los BTS, en la regeneración de plántulas, sea la diferencia en la cantidad de hojarasca producida entre las estaciones húmeda y seca (ver revisión de Martínez-Yrizar, 1995). Es probable que la gran cantidad de hojarasca presente en los periodos secos tenga efectos significativos en el microclima, pues evita la evaporación a nivel del suelo. A pesar de no haber estudios específicos sobre el tema en los BTS, ha sido demostrado que la hojarasca aumenta la sobrevivencia de las plántulas en los ambientes áridos (Evans, 1972). Veremos los efectos específicos de la hojarasca en la sección 5.

3. La ecología de las semillas en los BBS

Investigaciones sobre la ecología de las semillas de árboles que componen la comunidad del bosque, pueden ofrecer respuestas a preguntas sobre la naturaleza de los procesos sucesionales en los diferentes estadios regenerativos. Tomados en conjunto, los estudios de fenología reproductiva, germinación de semillas, lluvia de semillas y el banco de semillas del suelo, pueden ayudarnos a comprender los mecanismos por los cuales las plantas de los BTS se establecen en un ambiente intensamente estacional, como el que caracteriza estos ecosistemas.

3.1 Influencia del tamaño de las semillas y ubicación en el suelo

El tamaño de la semilla es una característica muy importante en la regeneración y el posterior establecimiento de plántulas. Las semillas pequeñas tienden a poseer mecanismos fisiológicos que regulan su germinación dependiendo de señales ambientales relacionadas, por ejemplo, con la calidad lumínica y las fluctuaciones particulares de temperatura que experimentan las semillas en el suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984, 1987) e también pueden permanecer viables aún al ocurrir reducciones severas de humedad y/o temperatura (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

Por otro lado, las semillas grandes poseen altos contenidos de humedad y pierden la viabilidad con reducciones severas de humedad y/o temperatura y normalmente germinan luego después de alcanzar el suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-

Segovia, 1993) y diferencias en el contenido de agua pueden provocar diferencias en el tiempo de emergencia de la plántula: las semillas con mayor contenido de agua pueden tardar menos en germinar (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Posiblemente parte de la variación observada en los tiempos de germinación de plántulas a nivel intra e interespecifico puede atribuirse a la variación poblacional en el tamaño de las semillas (Dirzo y Dominguez, 1986; Dirzo, 1987; Punctet y Vazquez –Yanes, 1987). En general, las especies cuyas plántulas provienen de semillas grandes muestran mejor sobrevivencia que aquellas que germinan de semillas pequeñas (Martinez-Ramos, 1985), esto se ve acentuado bajo condiciones limitantes de luz (Ng, 1980, 1983) o de humedad (Baker, 1989).

En los BTS existe proporcionalmente una amplia cantidad de semillas grandes y que puede ser considerada una manera de sobrevivir a la sequía (Baker, 1972,1989). Las semillas grandes están capacitadas en desarrollar plántulas que alcancen las capas más húmedas del suelo con rapidez. Cuanto a la ubicación en el suelo, las semillas que se encuentran profundamente enterradas son menos importantes que las superficiales en términos de la regeneración, por que sus plántulas tienen menos probabilidad de llegar a la superficie una vez germinadas. Por otro lado, las semillas muy próximas a la superficie pueden sufrir alta mortalidad debido a la desecación por las altas temperaturas y a la predación. (Skoglund, 1992).

3.2 Lluvia de semillas versus banco de semillas

Los procesos que gobiernan la colonización de parches de bosques de diferentes edades juegan un papel muy importante en la dinámica de las poblaciones (Souza 1984; Martinez-Ramos, et al., 1989), como por ejemplo los mecanismos de escape temporal (dormencia de semillas) y espacial (dispersión de semillas). La regeneración de avance es producida por la lluvia de semillas, que es el resultado de la caída tanto de las semillas producidas dentro del mismo parche como de aquellas que llegan al piso del bosque como producto de la dispersión pasiva (gravedad y viento) y activa (animales). Debido a los patrones temporales de producción de frutos entre las especies, la estructura de la comunidad representada por esta lluvia puede variar entre meses o entre años (Carabias y Guevara, 1985). Factores como el clima, los dispersores, la depredación y los patógenos pueden influir en la abundancia de las

diferentes especies en la lluvia de semillas (Dirzo y Dominguez, 1986). Los árboles que sirven de perchas para aves y murciélagos actúan como centros de alta densidad y diversidad de la lluvia de semillas, y de ahí su importancia en la regeneración de la vegetación y en la sucesión de bosques tropicales (Guevara, et al., 1986; Campbel, et al., 1990, Guevara et al., 1992; Guevara y Laborde, 1993).

Por otro lado la composición del banco de semillas guarda información sobre la historia de la vegetación de un sitio y la vez, nos permite especular sobre la futura composición del bosque. La composición florística y abundancia relativa de las diferentes especies en el banco de semillas del suelo, ejerce un efecto sobre la regeneración del bosque de diferentes maneras principalmente en el reclutamiento de nuevos individuos (Quintana-Ascencio et al., 1996) y en el amortiguamiento del efecto negativo de las condiciones microambientales en algún momento, como las altas temperaturas y la falta de humedad (Uhl, 1987). Por lo tanto, la lluvia y el banco de semillas son de los dos procesos más importantes en la manutención del reclutamiento de plántulas en los bosques.

La dispersión de semillas en los BTS ocurre durante la estación de secas (Bullock y Solís Magallanes, 1990) y estas semillas permanecen en el banco hasta el periodo de lluvias, cuando aparecen las condiciones favorables para la germinación y el crecimiento. En un BTS en las Islas Vírgenes en el mar del Caribe, las especies dispersadas por viento (18% de las leñosas) se diseminaron principalmente durante la estación seca, mientras que las semillas dispersadas por animales (74% de todas las especies leñosas) siguieron un patrón bimodal (en las estaciones húmeda y seca) (Ray y Brown, 1994). En otro BTS en Guanacaste, Costa Rica, 65% de las especies de árboles son dispersadas por animales y solamente 25% por viento (Janzen, 1988). Sin embargo, en esta localidad, en un pastizal abandonado de 12 años de edad, con un bosque maduro a 200m de distancia, la regeneración natural todavía es dominada por especies dispersadas por viento, pues probablemente los animales del BTS raramente visitan pastizales con poca o ninguna vegetación remanente (Janzen, 1988). Por otro lado, en varios BTS en Nicaragua, Sabogal (1992) encontró que las semillas de especies dispersadas por el viento dominaron en el bosque maduro y en otros estadios regenerativos. Este autor asocia este hecho a los disturbios que se han dado en la región, donde fue removida gran parte de los vertebrados, y a la alta resistencia a las

condiciones de desecación que se presentan en sitios abiertos, por parte de las especies que se dispersan por viento (Janzen, 1988).

El banco de semillas tiene un papel mucho menor en la regeneración de los BTS, que en los bosques tropicales húmedos: se ha encontrado muy pocas especies en los BTS cuyas semillas presentan un alto porcentaje de germinación después de permanecer por largo tiempo en el banco de semillas (Skoglund, 1992; Rico-Gray y Garcia-Franco, 1992; Miller, 1999). Ray y Brown (1994) examinaron 29 especies de un BTS en invernadero, y en más de la mitad (17) se observó ausencia de latencia. Por otro lado, en otros estudios se ha encontrado una latencia muy marcada entre especies de frutos maduros solamente durante los periodos secos (Foster, 1982; Garwood, 1982). Por lo tanto, la manifestación de la latencia puede estar asociada con el tiempo de cosecha de algunas especies o puede ser una latencia inducida en periodos desfavorables

En cuanto al efecto del tiempo de almacenaje sobre las semillas de los BTS, la mayoría de las especies analizadas por Ray y Brown (1994) perdieron su capacidad de germinar en los primeros 10 meses de almacenaje en seco y en frío. La longevidad natural normalmente es menor que la artificial, pues algunos factores, como por ejemplo, la predación y ataques de patógenos, son reducidos y las condiciones microambientales son mucho más estables en condiciones de laboratorio (Garwood, 1989). Las semillas que presentaron larga vida en el estudio de Ray y Brown (1994) fueron las leguminosas, que son especies que poseen una capa impermeable, aunque se encontró un número muy bajo de semillas de esta familia y de otras en el banco del suelo.

En cuanto a la cantidad de semillas existentes en el banco de semillas, Garwood (1989) sugiere que los bancos de semillas de los BTS contienen mucho menos semillas (55-696 /m²) que los de los bosques húmedos (60-4700/m²). Rico-Gray y Garcia-Franco (1992) encontraron en un BTS en Yucatán, México, cerca de 70 a 855 semillas/m² en sitios de 10 a 100 años, respectivamente, pero solo había una especie de árbol (*Lysiloma latisiliquum*), mientras que las hierbas estaban representadas de manera abundante. También en un BTS en Chamela, México, Miller (1999) encontró un número muy bajo de semillas de árboles en el banco de semillas, a pesar de que el muestreo fue realizado inmediatamente después del periodo de fructificación. En los BTS, la alta mortalidad y la rápida germinación de las semillas pueden ser una

respuesta a condiciones que son favorables sólo por periodos cortos, reduciendo la densidad de semillas en el banco (Skolung, 1992; Miller, 1999). Más específicamente, Reynal y Bazzaz (1977) sugieren que existen fuertes evidencias de que la humedad del suelo en la parte superior del perfil es el factor más importante para la germinación de las semillas existentes en el banco. La germinación rápida puede resultar favorable si lleva al escape de la predación asociada a una abundante fructificación (Hopkins y Grahan, 1983; Uhl y Clarck, 1983; Bullock y Solis-Magallanes, 1990). Otras razones que pueden explicar el bajo número de semillas encontradas en los bancos de los BTS podrían ser una alta tasa de mortalidad debido al estrés ambiental o predación, restricciones en el proceso de dispersión y germinación de las semillas en los periodos favorables, seguido de un bajo reclutamiento de plántulas en los periodos secos (Ray y Brown, 1994).

Campbell (1990), al estudiar bosques de diferentes edades, desde dos años hasta un bosque clímax en Mozambique, sintetizó la importancia real de la lluvia y del banco de semillas para estos ecosistemas, afirmando que, en grande parte, es la lluvia de semillas y no el banco de semillas lo que dirige la sucesión en los BTS, pues la mayor parte del reclutamiento tiene lugar principalmente bajo los arbolitos previamente existentes.

En síntesis, en el banco de semillas de los BTS, las semillas de especies arbóreas son escasas, sin embargo, es probable que la mayoría de las especies germinen justo después de la dispersión, formando un denso banco de plántulas, y que aquellas que no germinan sean rápidamente comidas por los depredadores.

4. Los rebrotes como mecanismo de la regeneración

Varios autores (Ewel, 1977; Kauffman, 1991; Murphy y Lugo, 1986; Rico-Gray y Garcia-Franco, 1992; Swaine, 1992; Miller y Kauffman, 1998) proponen que el grupo de plantas leñosas perennes con las mayores densidades, presentes en todos los niveles de sucesión en los BTS, regeneran por rebrote. Estos autores consideran que la estructura básica de los BTS y la presencia de ciertas especies a lo largo de una cronosecuencia se mantiene gracias a este mecanismo.

Por otro lado, Mizrahi et al. (1997) en un parche de BTS de 12 años de edad en México, encontraron que solamente 29% de los individuos provenían de rebrote. Por

soporte, Ceccon et al. (2001a), evaluando la comunidad de plántulas, también en un BTS de México, con edad semejante, encontraron solamente 22% de los individuos habían regenerado de esta manera. Sin embargo, Ceccon et al. (2001 b), encontraron que, a pesar de que las plántulas que regeneraron por rebrote presentaron un bajo porcentaje, ellas tuvieron un tiempo de vida estimado, significativamente más alto que aquellas regeneradas por semillas, explicando así, el alto porcentaje de los rebrotes en la fase adulta.

El rebrotamiento parece ser una ventaja para muchas especies, aún aquellas que regeneran por semillas, pues tienen la ventaja de un sistema radical mucho más largo y una capacidad substancial de almacenaje metabólico en las partes remanentes de la planta (Koop, 1987; Negrelle, 1995). Posiblemente, esta conexión con un árbol con raíces profundas, hacen las plántulas de los BTS menos vulnerables a la escasez de agua y la movilización de nutrientes en las capas superiores más secas del suelo.

5. El efecto del mantillo sobre la regeneración

Las comunidades de plántulas son caracterizadas por la presencia de una gran heterogeneidad en diversas escalas espaciales (Palmer, 1988). La heterogeneidad ambiental aumenta el número posibles de nichos de regeneración disponibles para su establecimiento (Grubb, 1977, Molofsky y Augspurger, 1992), y puede ser una explicación de la alta diversidad en los trópicos (Ricklefs, 1977). El mantillo puede ser considerado un importante componente de la heterogeneidad ambiental a pequeña escala (Sydes y Grime, 1981). La distribución del mantillo en las comunidades arbóreas varía espacial y temporalmente. En una escala más fina, el patrón de mantillo podría actuar con el mosaico ambiental producido por los claros y por los ambientes bajo los árboles, creando una multitud de diferentes sitios de regeneración. El mantillo también podría afectar el establecimiento de las plántulas por su influencia sobre el microclima (Fowler, 1988), ciclaje de nutrientes (McClougherty, 1985), interacciones alelopáticas (Rice, 1984), por barrera física creada por las hojas mismas (Sydes y Grime, 1981; Hamrick y Lee, 1987; Vazquez-Yanes et al. 1990) y como un filtro inhibidor de luz, aún en presencia de los rayos solares y pequeños claros (Vazquez-Yanes et al., 1990).

En los BTS existe un cambio estacional pronunciado en la cantidad de mantillo (revisión en Martínez-Yrizar, 1995). Tales fluctuaciones temporales indican que las

tasas de descomposición de la superficie del mantillo varían estacionalmente. En un BTS en México (Martínez-Yrizar, 1980) y otro en India (Gaur y Pandey, 1978) encontraron una reducción de 68% y 60% del mantillo respectivamente en el final de la estación lluviosa.

En un estudio realizado en un bosque semidecídulo en Barro Colorado, Panamá, cinco de las seis especies de plántulas utilizadas fueron afectadas de diferentes maneras por la presencia del mantillo, sin embargo, la naturaleza del efecto dependió de la especie (Swift et al., 1979). Por ejemplo, las especies con semillas pequeñas fueron negativamente afectadas por el mantillo en diferentes grados, las más afectadas fueron las intolerantes a la sombra (Molofski y Augspurger, 1992). Por lo tanto, la presencia de mantillo en los claros puede ser potencialmente importante para el establecimiento de especies tolerantes a la sombra, puesto que muchas de estas especies sobreviven mejor en los claros (Augspurger, 1984; Sork, 1987).

En un BTS de más de 50 años, en Yucatán, México, en la estación seca, se encontraron correlaciones positivas entre la abundancia de especies y de individuos de plántulas de especies leñosas y la cantidad de mantillo (E. Ceccon, 2000, datos no publicados). En este caso, el mantillo probablemente tuvo influencia en el microclima (Fowler, 1988), manteniendo la humedad de suelo y aumentando las posibilidades de sobrevivencia en el periodo de estrés hídrico.

Se puede concluir que en los BTS el mantillo actúa como un factor selectivo durante la germinación de especies, en la época lluviosa y de mayor regeneración, y como un elemento que mantiene la humedad del suelo en la estación seca favoreciendo la sobrevivencia de las plántulas al amortiguar el estrés hídrico.

6. Los enemigos naturales- efectos de la predación y la herbivoría

El reclutamiento en plantas es el resultado de muchos procesos que operan a través del tiempo desde el momento en que las semillas están maduras y listas para que sean liberadas de la planta madre, hasta el momento en que las plántulas emergen y son fotosintéticamente autosuficientes. La predación y la herbivoría son factores importantes que condicionan el reclutamiento de las plántulas (Dirzo, 1987; De la Cruz y Dirzo, 1988), y pueden jugar un papel importante en la supervivencia de las plántulas en sus primeros días de desarrollo.

Janzen (1970) propuso un modelo en el cual se predice que la coexistencia de especies se hace posible cuando la probabilidad de reclutamiento debajo de un árbol reproductivo es mayor para individuos de diferentes especies que para individuos de su propia progenie. Esto sugiere que las formas regenerativas (semillas, plántulas y juveniles) sufren una probabilidad de muerte mucho mayor en la vecindad de los árboles progenitores que lejos, y tal mortalidad ocurre por los enemigos que son específicos de hospederos particulares (patógenos y herbívoros). Esto también sugiere que muchas especies que se presentan en bajas densidades están libres de estas fuerzas selectivas.

Por otro lado, en un bosque tropical seco en Guanacaste, Costa Rica, Hubbell (1979) analizó los patrones de establecimiento de las 30 especies arbóreas más comunes, y los resultados no respaldan la hipótesis de Janzen (1970). En el 67% de las especies, hubo una pendiente negativa al graficar las densidades transformadas a logaritmo de los juveniles en función de la distancia del árbol progenitor, y las pendientes de todas las demás especies no se distinguieron de cero. Al menos en las 30 especies más comunes, el promedio de los adultos, se encuentran claramente en grupos con otros adultos y juveniles. Hubbell (1979) sugiere que el reclutamiento es mayor cerca de un pariente porque existe una abundancia de semillas considerablemente mayor, a pesar de la baja sobrevivencia de estas semillas. Mientras que ambos modelos asumen un cierto efecto denso-dependiente, la relación espacial entre semillas y plántulas es negativa, es decir, discordante para Janzen y positiva es decir, concordante para Hubbell. Existe, de hecho, muchas otras funciones posibles para la sobrevivencia de las plántulas (Mc Canny, 1985) que resultan en diferentes relaciones espaciales entre semillas y plántulas (concordancia, discordancia o independencia) y en diferentes patrones de dispersión (Houle, 1995). Muchos investigadores han estudiado la relación semillas- plántulas, para probar ambos modelos (Ej. Augspurger, 1983; Clark y Clark, 1984; Connell et al, 1984; Shupp, 1988; Augspurger, 1984; Condit et al., 1992; Burkey, 1994). Algunos estudios han demostrado que los patrones de reclutamiento son espacialmente independientes en especies dispersadas por el viento (Houle, 1992a, 1994; Shibata y Nakashizuka, 1995) y por especies dispersas por animales (Herrera et al, 1994).

La relación semilla-plántula también puede variar entre años, así como la abundancia de la lluvia de semillas. Estas relaciones pueden ser afectadas por la

predominancia de los factores denso- dependientes o denso - independientes. La falta de una relación significativa entre los patrones espaciales de abundancia de las semillas y plántulas es difícil por que se añade la existencia de un complejo de procesos de regeneración a fina escala y de ese modo complica el modelado del reclutamiento de población y dinámica de la comunidad.

Es interesante notar que las especies raras son aquellas que aportan la mayor parte de la diversidad también en los BTS (Hubbell y Foster, 1983). Muchas se restringen a un cierto hábitat, aunque muchas otras no presentan esta afinidad por algún hábitat en particular (Hubbell y Foster, 1986 a). Tal vez la explicación de la coexistencia de especies en los BTS sea precisamente entender como persisten tales especies raras.

En un BTS en el Parque Nacional de Santa Rosa, Janzen (1981) encontró que de las 100 especies atacadas por insectos predadores de semillas 63 eran leguminosas, sin embargo solamente 17% del total de especies presentes en el bosque pertenecían a esta familia.

Janzen (1976) demuestra inequívocamente en un experimento con especies de un BTS, que la predación, a nivel de la semilla aunque no sea total, puede reducir dramáticamente en el desempeño de la plántula germinada.

En los BTS el momento en el que ocurre el daño por folivoría es importante, debido a la fuerte estacionalidad dentro del año y de una considerable variación climática entre años distintos. A pesar de esto, en muchas especies, los cambios drásticos en la cantidad de lluvias entre años distintos parece no tener consecuencias (Filip et al, 1995). En un año, la folivoría tiende a concentrarse en la estación de lluvias debido al carácter deciduo de la vegetación. También existen variaciones en la herbivoría dentro del mismo periodo de lluvias, que ocurren debido a la variación en la abundancia de los insectos defoliadores, los cuales normalmente tienen su pico de abundancia en la primera mitad de la estación de lluvias (Janzen, 1981; Filip et al, 1995) o a una reducción en la calidad nutricional (Filip et al, 1995) o a cambios en la aceptación del follaje a medida que progresa la estación (Janzen y Waterman, 1984).

Los impactos de la folivoría en los BTS han sido poco documentados si se comparan con los bosques templados y tropicales húmedos (Janzen, 1981). Algunos estudios aislados demuestran que la folivoría puede reducir profundamente la adaptabilidad de las plantas (Dominguez y Dirzo, 1994; Filip et al, 1995).

En se tratando de la herbivoría en plántulas, Wright y Cornejo (1990) descubrieron que un aumento de la relación raíz-tallo con la remoción de las hojas mejora la condición de agua en la planta, y por lo tanto la defoliación en el inicio de la estación seca podría ofrecer ventajas en la sobrevivencia de las plántulas durante el periodo seco. Sin embargo, Gerhardt (1998), en un BTS en Costa Rica, encontró que los patrones de crecimiento de plántulas fueron afectados cuando la defoliación fue igual o mayor de 50% y que también redujo la sobrevivencia de estas plántulas en el periodo seco. Esta autora también encontró que la defoliación fue positivamente correlacionada con el gran tamaño de las plántulas, probablemente porque las especies de rápido crecimiento son más palatables por su alto contenido de nitrógeno en las hojas, que pueden influenciar en los patrones de herbivoría. La pérdida de área foliar tiene un efecto negativo mayor en la sobrevivencia en las plántulas bajo sombra que bajo ambientes con mucha luz (Coley et al., 1985; Gerhardt, 1998).

7. Las perturbaciones antropogénicas

Las perturbaciones juegan un papel muy importante en la regeneración y mantenimiento de la diversidad de especies y aspectos relacionados con la organización de la comunidad; además son una importante fuerza selectiva en la evolución de los patrones de historia de vida de las plantas y redundan en las características de las poblaciones (Bazzaz, 1983; Garwood, 1989).

Las actividades humanas han propiciado modificaciones en los procesos naturales de regeneración, dando lugar a la llamada sucesión detenida o arrestada (Ramakrishnan, 1988, 1991). Aunque ciertos árboles tropicales pueden colonizar de manera vegetativa después de un incendio, la excesiva frecuencia de un disturbio puede eliminar o reducir su capacidad para regenerar, permitiendo así el dominio de otras especies adaptadas al fuego y que no se encontraban presentes en los bosques originales (Grime, 1977, 1979; Stocker, 1981). Una vez eliminados los mecanismos de regeneración "in situ", el restablecimiento de la vegetación depende solamente de la dispersión y esta posibilidad se ve reducida a medida que se aumenta las superficies cultivadas y la fuente de propagulo se encuentre más lejana (Guevara y Laborde, 1993; Gonzalez-Montagut, 1996). También el fuego puede disminuir de manera drástica la cantidad de semillas viables en el suelo (Uhl et al., 1981) y aumentar la proporción de

malezas en el banco de semillas, elevando su capacidad competitiva y dificultando el crecimiento de árboles pioneros en las parcelas abandonadas (Uhl, 1987). Esto puede retrasar el establecimiento de las especies más tolerantes, llegando a alterar el proceso de sucesión (Quintana-Ascencio et al., 1996). De esta manera, sumado a un cambio en las condiciones edáficas, la sucesión puede ser modificada o detenida (Richards, 1996). Las comunidades resultantes, muchas veces son menos complejas, diversas y productivas que la que originalmente ocupaba lugar, y tiende a mostrar cierta similitud con las comunidades sucesionales de climas más extremos (Ewel, 1986).

En muchos ecosistemas donde los fuegos naturales son comunes, la germinación de semillas aumenta después del fuego (Enrigh et al., 1997; Lloret y Villa, 1997). Sin embargo, en un BTS en México, donde la quema no es común, la densidad de semillas viables en el banco de semilla después de la quema se redujo en 93%, indicando la baja adaptación al fuego de las especies presentes. Además, cerca de 23 de 30 especies que habían germinado a partir del banco de semillas antes del fuego, se encontraban ausentes un día después del fuego (Miller, 1999). En un estudio realizado en un BTS en Yucatán, México, los suelos colectados después de un año del corte y quema del bosque, en una área previamente utilizada para el cultivo de maíz, tenían un número de especies germinadas 32% superior que en un bosque de 100 años (Rico-Gray y García -Franco, 1992). El aumento en el número de especies presentes después de la quema puede ser debido a la dominancia de hierbas asociadas con los cultivos agrícolas (Garwood, 1989), pues en Yucatán, estas especies constituían el 86% del banco de semillas (Rico-Gray y García -Franco, 1992).

La perturbación afecta la susceptibilidad de las plántulas al ataque de herbívoros. Hammond (1995) hizo una revisión en la literatura existente para especies de los BTS, y la proporción de individuos atacados fue significativamente mayor en las áreas recientemente abandonadas que en los bosques maduros.

En síntesis, en los BTS, el débil potencial de recolonización de muchas especies arbóreas, la gran pérdida de las semillas y plántulas después de su llegada, en combinación con la continua expansión de hábitats secundarios, desfavorables para la vegetación nativa, pueden finalmente producir un paisaje permanentemente desviado de su condición natural hacia a la sucesión secundaria mermando así la diversidad biológica.

8. El efecto de los claros sobre la regeneración y la diferenciación de especies

Todos los bosques en general están sujetos a perturbaciones por la caída de ramas y árboles. Estas perturbaciones dan lugar a claros en el dosel y a un mosaico de fases sucesionales que se intercambian en espacio y tiempo (Martinez-Ramos, 1985). Brokaw (1982) ha definido los claros como aperturas en el dosel del bosque, cuya proyección vertical desciende hasta dos metros o menos por encima del suelo y su aparición implica el incremento en la disponibilidad de recursos luminícos, nutritivos y de espacio para las plantas (Vitousek y Denslow, 1986; Bazzaz, 1991). Dependiendo del tamaño del claro que se ha formado, los elementos de regeneración incluyen desde semillas hasta rebrotes de los troncos y ramas rotas de árboles sobrevivientes, dentro y alrededor del claro (Bazzaz, 1984).

En los BTS, debido a su patrón estacional de lluvias (Bullock, 1986), existen variaciones en la fenología de las plantas (periodo de producción y caída de hojas), que dan lugar a cambios estacionales en la disponibilidad de luz sobre la superficie del suelo. Además, en la estación de lluvias puede haber un periodo sin lluvias (en algunos años casi un mes) que provocan que algunos árboles pierdan sus hojas dando lugar a cambios en la luminosidad en el piso del bosque (Bullock, 1986). Otra fuente de variación en la cantidad y calidad de luz son los árboles de pié y ramas muertas, sin hojas, que permiten la entrada de la luz. Algunos de estos árboles y ramas pueden caer con las tormentas tropicales (comunes en Centro y Norte América) y formar claros. También la caída de cactus arborescentes puede formar claros en este sistema.

La dispersión de semillas en los BTS ocurre en la estación seca (Bullock y Solis Magallanes, 1990) y estas semillas permanecen en el banco de semillas hasta el periodo de lluvias, cuando se dan las condiciones favorables para la germinación y crecimiento. Por lo tanto, al menos los primeros estadios del crecimiento de las plántulas se dan durante el periodo de producción de hojas de los árboles, cuando los cambios en las condiciones de luz son más dramáticos. En Chamela, México, el periodo de resurgimiento de las hojas, después de la llegada de las lluvias es de 35 a 75 días (Barradas, 1991), sugiriendo una gran variación anual en el tiempo requerido para que se cierre el dosel. Considerando que la germinación ocurre al inicio del periodo de lluvias, en esta época, la mayoría de las especies de plántulas tendrán

buenas condiciones de luminosidad y una reducción paulatina en su crecimiento temprano, conforme se cierra el dosel. Estas variaciones tendrán diferentes efectos sobre las especies, pues aquellas con tasa de crecimiento intermedias y respuestas intermedias a cambios de luminosidad parecen ser menos afectadas por la reducción de luz que las especies de rápido crecimiento (Huante y Ricon, 1998).

La luz se considera se le considera como un factor poco importante en la dinámica de la regeneración, en los BTS, si se compara con los bosques húmedos. Principalmente debido a su baja estatura y a la simplicidad en su estructura vertical (Murphy y Lugo, 1986; Terborgh, 1992; Swaine et al., 1990). Además, Mooney et al. (1995) ratifica que no existe teoría relacionada con los claros en la diferenciación del desarrollo de las especies en los BTS. Sin embargo, a pesar del hecho de que la tolerancia a la sombra es menos importante para la diferenciación entre las especies leñosas en los BTS que en los bosque húmedos, la dinámica del bosque y los estratos del dosel, pueden ser un fuente importante de heterogeneidad (Medina, 1995).

Jha y Singh (1990) identificaron la existencia de distribuciones a manera de parches de especies relacionadas a una dinámica de regeneración en los BTS de India. Oliveira-Filho et al. (1998) encontraron en un BTS en Brasil, cinco especies de arbustos que fueron registradas exclusivamente dentro de claros y solamente dos de ellas fueron encontradas ocasionalmente fuera de los claros. Estos autores también encontraron especies cuya distribución se correlacionó negativamente con la presencia de claros y que probablemente están asociadas a fases más tardías de la sucesión, a pesar de que en su fase de plántulas se establecieron en los claros, pues sus plántulas fueron raramente encontradas bajo sombra. Estos autores concluyen que la gran mayoría de las especies son más o menos demandantes de luz en la fase de plántulas y que pocas especies son especialistas de ambientes sombreados y, por lo tanto, al menos en algunos casos, la cantidad de luz que penetra en el dosel puede tener fuertes efectos en la regeneración de algunas especies. En un BTS en México, fueron encontradas respuestas semejantes en la regeneración y sobrevivencia de las especies en relación a la disponibilidad de luz (Ceccon et al., 2001c)

Veenedaal et al. (1996) en un trabajo realizado en Ghana, encontraron evidencias importantes de la influencia positiva de los claros en la regeneración. Estos autores encontraron que un bajo porcentaje de las especies estudiadas sobrevivió en la estación seca bajo sombra. En contraste, la mayoría de los individuos que

sobrevivieron se encontraban en el centro de los claros. Los cambios observados en el potencial de agua en las hojas y la conductancia estomática demostraron que, a pesar de la baja radiación, las plántulas que se encuentran en la sombra, presentaron el menor déficit en la presión de vapor de agua, experimentando un mayor estrés hídrico que las plántulas que crecieron en los claros. Las condiciones de sombra profunda, con menos de 1% de irradiación darían lugar a cambios fisiológicos en las hojas, tales como un aumento en su área específica, reducción de la formación de ceras, reducción de la densidad estomatal y un adelgazamiento de la membrana de su cutícula. (Givnish, 1988; Kertiens, 1994). Una reducción rápida del potencial de agua de la hoja y en la conductividad estomatal indica que las plántulas que crecen bajo sombra en el bosque podrían experimentar un estrés por sequía de 3 a 4 semanas más largo que las plantas que crecen bajo los claros. Ceccon et al (2001b,c), estimaron una mayor sobrevivencia de las plantulas de dos BTS secundarios y fertilizados, bajo una mayor disponibilidad de luz. El estrés por sequía ha sido reportado como un factor importante de mortalidad en plántulas (Turner, 1990) y los hallazgos de varios autores sugieren además, que la sequía puede ser un factor más importante de estrés para la vegetación bajo sombra que bajo sol, en bosques más secos (Givnish, 1988; Mulkey et al, 1991; Wright 1992; Kertiens, 1994; Grubb, 1995).

Huante et al. (1998a) encontraron en un BTS en México, especies que mostraron mayor beneficio en la reducción de luz que en el aumento, y las clasificaron como tolerantes. Estos autores también clasificaron otras especies como demandantes de luz, basados en varios de sus estudios ecofisiológicos (Rincon y Huante, 1993; Huante et al, 1998a; Huante et al, 1998b).

Por las evidencias en los estudios encontrados, los efectos de los claros pueden ser muy importantes en la dinámica regenerativa y sobrevivencia de ciertas especies de plántulas de especies arbóreas en los BTS.

9. El efecto de la fertilidad del suelo en la regeneración y diferenciación de las especies

La mitad de los bosques secos se encuentran en suelos con bajos niveles nutricionales (Sanchez, 1976; Singh et al, 1989), principalmente en fósforo. (Vitouseck, 1984). Este ambiente nutricional afecta la distribución y abundancia de las especies en

la comunidad (Bradshaw, 1969). La interdependencia entre la riqueza de especies y la productividad de los ecosistemas es uno de los patrones mas generales de biodiversidad en la tierra (eg. Grime, 1977, 1979; Palmer 1991 y revisiones en Huston 1879,1980; Tilman, 1982; Tilman y Pacala, 1993 entre otros).

En las regiones tropicales secas, la baja humedad limita la disponibilidad de agua y nutrientes, pues el abastecimiento de nutrientes puede cambiar con la disponibilidad de agua, calidad del mantillo y tasas de descomposición. Además las perturbaciones naturales pueden influenciar la disponibilidad de nutrientes en el suelo a una escala mas local (Becker et al, 1988; Grubb, 1989; Brown, 1994)

En varios BTS se han encontrado correlaciones relativamente consistentes entre algunas características de la composición y estructura de bosque con una serie de propiedades edaficas (Gonzalez y Zak, 1996; Swaine, 1996; Gartlan et al., 1986; Newbery et al., 1986; Johnston, 1992; Ceccon, 2001a). Además, la vegetación existente puede ejercer una drástica influencia en las propiedades del suelo (Binkley & Giardina, 1998) aumentando su productividad y, como consecuencia, la diversidad, ya que algunas especies pueden estimular el crecimiento de otras (Bertness y Callaway, 1994). Tales facilitaciones son comunes para las especies arbóreas fijadoras de Nitrógeno, que pueden aumentar la disponibilidad de este recurso para otras especies, favoreciendo su regeneración (Vitouseck y Walker, 1989; Vandermeer, 1990). Este tipo de facilitación puede ser muy recurrente en los BTS, donde existe una dominancia de las especies leguminosas (Gentry, 1995).

En lo que se refiere a la relación de las plántulas de especies arbóreas con el suelo de los BTS, Ceccon et al. (2001a) encontraron correlaciones positivas entre el número de individuos y riqueza de especies de plántulas de árboles y el contenido de fósforo y de materia orgánica, lo que nos lleva a pensar que en las primeras fases de desarrollo de las plantas ya existe una influencia de estas características.

En relación a la diferenciación de especies y la disponibilidad de nutrientes, en un BTS en Chamela, México, se encontraron que las especies de rápido crecimiento tienen demandas de muchos recursos (Huante et al., 1995a), como luz (Rincon y Huante, 1993) y fósforo (Huante et al., 1995) tanto como son poco dependientes de micorrizas (Huante et al, 1993). Estas especies también presentan un patrón de raíces bifurcadas (Huante et al., 1988) que ha sido asociado a una más efectiva exploración y aprovechamiento de zonas con alta disponibilidad de recursos (Fitter, 1985). También

Ceccon et al (2001c) en un BTS en Yucatán, México, encontraron diferentes respuestas de la plantulas de especies arbóreas cuanto a regeneración y sobrevivencia bajo la fertilización con fósforo y nitrógeno.

Basado en las características citadas arriba, podría deducirse que la disponibilidad de nutrientes es un factor importante en la regeneración y sobrevivencia de las especies de los BTS, y que las especies de rápido crecimiento, tenderían a ocupar lugares con grandes disponibilidades de recursos, tales como sitios perturbados o claros.

10. El efecto de la humedad del suelo en la regeneración y diferenciación de las especies

La humedad del suelo es el factor clave en la regeneración, sobrevivencia y crecimiento de las comunidades de plantulas en los BTS (Lieberman, 1982; Reich y Borchert, 1984; Lieberman y Lieberman, 1984; Ceccon et al, 2001b y otros). Sin embargo, muchas especies de los BTS muestran una plasticidad y habilidad para adaptarse a condiciones de baja humedad, pues la proporción raíz: tallo es mucho mayor en muchas plantas en de BTS que en las de bosques húmedos (Bullock, 1990; Martínez-Yrizar et al., 1992).

La limitación del crecimiento por la escasez de agua en los BTS puede interactuar con la limitación de otros factores, por ejemplo, la tasa de mineralización de nitrógeno es dependiente de la disponibilidad de agua en el suelo (Marrs et al., 1991)

En términos de un agrupamiento de las especies por plasticidad en relación al agua, Swaine (1996), en su estudio de varios BTS en Ghana, propone que el agua y los nutrientes juegan un papel muy importante en la determinación de la distribución de las especies y propone la clasificación de las especies en los siguientes grupos: i) seco-fertil- grupo candidato a ser tolerante a la sequía pero demandante de los suelos fértiles, ii) humedo-fertil – grupo de especies que deberían ser intolerantes a la sequía tanto cuanto ser demandante de nutrientes. Las especies del grupo humedo-fertil son probablemente intolerantes a la sequía. Es interesante anotar que ninguna especie estuvo asociada con el grupo seco-infertil, que esta potencialmente limitado por agua y nutrientes. Tales bosques tendrían pocas especies raras, y serian compuestas por especies comunes con una larga tolerancia al estrés en agua y nutrientes.

Los argumentos para una diferenciación de especies con relación a los requerimientos de agua son aún escasos.

11. Conclusiones y conjeturas para la restauración de bosques tropicales secos

Los BTS se encuentran en regiones con largos periodos de sequias anuales y, al menos la mitad de ellos, son pobres en nutrientes. Estas características condicionan la fisiología, fenología y patrones reproductivos y sucesionales de las poblaciones de especies que lo componen.

En los que se refiere a la manipulación del ambiente biótico, el conocimiento de que las semillas grandes tienen un mayor éxito en la regeneración puede ser muy importante cuando se tenga como objetivo recuperar áreas a través de la introducción de especies en fase de semillas. En cuanto a las especies que podrían ser introducidas, en la fase de plántulas, dependería del estadio sucesional en que se encuentra el sitio. Pero, en estadios sucesionales tempranos se sugiere las especies de rápido crecimiento, pues estas especies en los BTS normalmente poseen características morfológicas y fisiológicas adaptadas al estrés por falta de agua, así como una mayor proporción raiz-tallo. Las especies consideradas tolerantes deberían ser introducidas bajo el dosel de los árboles. Por otro lado, la mayoría de los estudios en germinación y crecimiento de plántulas, han sido realizados en casas de vegetación, y pueden tener una correspondencia limitada con la dinámica natural, pero podrán servir de apoyo para estudios en ambientes naturales y posteriormente ofrecer elementos básicos para restaurar áreas perturbadas. La información de la mermada presencia de un banco de semillas permanente de especies arbóreas en los BTS puede ser muy importante cuando se trata de restauración. En grandes áreas degradadas, que no colindan con áreas de bosques, podría haber una total ausencia de fuentes de propágulos y por lo tanto, la regeneración de un bosque podría estar comprometida, aun cuando fueran incrementados otros recursos, como por ejemplo nutrientes.

En cuanto al manejo de los recursos abióticos, la relación entre los nutrientes del suelo y la distribución y estructura de las plántulas de los BTS es evidenciada en varios estudios, por lo tanto, un incremento en los nutrientes del suelo, cuando estos sean considerados como limitantes, podría constituirse como una herramienta interesante

en la restauración de los BTS. La luz, al menos en ciertos estadios sucesionales, puede ser un elemento importante en el desarrollo de muchas especies en los BTS, manejar este recurso, podría aumentar la posibilidad de regeneración y sobrevivencia de varias especies y como consecuencia, aumentar la diversidad del sitio.

Todavía son necesarios muchos estudios sobre la ecofisiología de semillas de las especies de los BTS, con la finalidad de asegurar su almacenaje y su éxito en la germinación. También el mejoramiento genético de las especies de gran valor para la restauración es requerido para la realización de experimentos con menores errores standard, cuando se evalúa principalmente el desarrollo de las plántulas, así como la habilidad de fijar nitrógeno y también para un mayor éxito en la restauración.

Faltan estudios conclusivos, principalmente en el campo, que identifiquen nichos de regeneración para la gran mayoría de las especies de los BTS; sin embargo, por las respuestas hasta ahora encontradas, existen grupos de especies que responden a un aumento de recursos, principalmente luz y nutrientes. Estudios fisiológicos de como estas especies responden a estos recursos son todavía necesarios, y ciertamente serían fundamentales en los esfuerzos de restauración.

12. Referencias Bibliográficas

Alvin P. y Alvin R. 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. En: *Tropical trees as living Systems*. P. B. Tomilison y M. H. Zimmerman (eds) . Cambridge: Cambridge University Press, pp 445- 464.

Augspurger, C. K., 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40:189-196

Augspurger, C. K., 1984. Seedling survival of tropical trees: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.

Baker, H., 1972, Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53:997-110

- Baker, H. 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. In: M.A. Leck, V. I. Y Parker, Simpson, R. L. (eds). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc. San Diego pp 9-19
- Barradas, V. L. 1991. Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in western Mexico. *Theor Appl Climatol* 44:57-64
- Bazzaz, F. A. 1983. Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man modified ecosystems. En: *Disturbance and Ecosystems*. H. A. Mooney y M. Gordon (eds) Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp 259-275.
- Bazzaz, F. A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. En: : *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. E. Medina,.; H. A. Mooney, y C. Vazquez-Yanes (eds), Dr. Junk Publishers, La Haya, Holanda, pp 37-49
- Bazzaz, F. A. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. En: *Rain forest regeneration and management* A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore y M. Hadley (eds).. Man and Biosphere series. Vol 6. UNESCO and the Parthenon Publishing Group. Paris, pp 91-118.
- Becker, P. R., Rabenold, P. E., Idol, J. R y Smith, A. P., 1988. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *J. of Trop. Ecol.*, 4:173-184.
- Bertness, A. R. y Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecol. and Evol.* 9:191-193
- Binkley, D. & Giardina, C. 1998. Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42: 89-106.
- Borchert, R. 1978. Feedback control and age-related changes of shoot growth in seasonal and nouseasonal climates. En: *Tropical trees as living Systems*. P. B.

- Tomilison y M. H. Zimmerman (eds) . Cambridge: Cambridge University Press, pp 497-515
- Borchert, R. 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees, *Biotropica* 15:81-90
- Bradshaw, A. 1969. An ecologist viewpoint. In: I. Rolinson, ed., *Ecological Aspects of Mineral Nutrition of Plants*, Blackwell, Oxford, pp. 415-427
- Brokaw, N.V.L. 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. En: E. G. Leigh Jr., A. S. Rand y D. M. Windsor (eds). *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes*8. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp 101-10
- Brown, N. 1994. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth in a Bornean lowland rain forest. *J. of Trop. Ecol.*, 9: 153-158.
- Bullock, S. H. y Solis-Magallanes, J. A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- Bullock, S. H. .1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch. Met Geophys Bioclimatol* B 36:297-316
- Bullock, S. H. 1990. Abundance and allometrics of vines and self-supporting plants in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22:22-35
- Bullock, S. H.1995. Plant reproduction in neotropical dry forest. En: S.H., Bullock, H.A. Mooney, and E. Medina, (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 277-303
- Burkey, T. V. 1994. Tropical trees diversity: a testy of the Janzen-Connel model. *Oecologia* 97:533-540

Campbell, B. M. Lynam, T. y Hatton, J. C. 1990. Small-scale in the recruitment of forest species during succession in tropical dry forest, Mozambique. *Vegetatio* 87:51-57.

Carabias J. y Guevara, S. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. En: *Investigaciones sobre la regeneración de selvas en Veracruz*, México, Vol. II A. Gomez-Pompa, S. Del Amo. (eds) Alhambra, México. pp. 27-66

Ceccon, E., Olmsted, I.; Vazquez-Yanes, C. y Campo, J. 2001a. Secondary tropical dry forest in Yucatan: Species composition and structure in relation to soil properties (enviado para *Agrociencia*)

Ceccon, E.; Sanchez, S.. y Campo J. 2001b. *Tree sapling dynamics in tropical dry forests after slash-and-burn agriculture in Yucatan, Mexico: a field experiment with N and P fertilization* (manuscrito)

Ceccon, E.; Huante, P. y Campo J. 2001c. *Effects of phosphorous and nitrogen fertilization on the survival and recruiting of tree saplings species in two secondary tropical dry forests in Yucatan, Mexico* (manuscrito).

Clark, D. y Clark, D. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation on the Janzen-Conell model. *Amer. Nat.* , 142: 769-788

Coley, P. D., Aide, T. M. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. En: P. W Price., T. M. Lewinson, G. W. Fernandez, W. W. Benson, (eds) *Plant –animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley, New York, pp 25-49.

Condit, R., Hubbell, S. P. y Foster, R. B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *Am. Nat.* 140:261-286

- Connel, J. H, Tracey, J.G. y Webb, L.J. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest diversity. *Ecological Monographs* 54: 141-164.
- Crisosto, C. H. Grantz, D. A. y Meizer, F. C. Effects of water deficit on flower opening coffee (*Coffea arabica* L.) *Tree Physiology* 10: 127-139
- Daubenmire, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *J. of Ecology* 60: 147-170.
- De la Cruz, M. Y Dirzo, R. 1988. A survey of standing levels of herbivory in seedling from Mexican rain forest. *Biotropica*, 19: 98-106
- DeSteven, D. y Putz, F. 1984. Impact of mammals on early recruitment of tropical canopy tree, *Dypteryx panamensis*, in Panama. *Oikos*, 43:207-216
- Dirzo, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbivoro en "Los Tuxtlas", *Rev. Biol. Trop.* (Supl I), 35:119-132
- Dirzo R. y Dominguez, A. C., 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal, En: *Frugivores and seed dispersal*. E. Estrada y T.H. Fleming (eds), Ecology. pp. 141-165, Sinauer SS. Inc Sunderland, Mass, EUA.
- Doley, D. 1981. Tropical and subtropical forests and woodlands. En: *Water deficits and plant growth*, T.T. Kozlowski (ed), New York: Academic Press, pp 209-323
- Dominguez, C. A. y Dirzo, R., 1994. Effects of defoliation on a proleptic tropical species: a experimental study with *Erythroxylum havanense* in a Mexican dry forest. Ecology (en prensa).
- Evans, G. C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Blackwell, Oxford.

Enright, N. J., Goldblum, G. Ata, P. y Ashton, D. H. 1997. The independent effects of heats, smoke, and ash on emergence of seedlings from the soil seed bank of Eucalyptus woodland in Grampians (Gariwerd) National Park, western Victoria. *Australian J. of Ecology* 22:81-88

Ewel, J. 1977. Differences between wet and dry sucesional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop* 1:103-117

Ewel, J. 1986. Designing agricultural ecosystems for the humid tropics. *Annual Review of Ecol. and Systematics*. 17: 245-271

Filip, V. Dirzo, R. Mass, J. M. Sarukhan, J. Within and among –year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27(1): 78-86

Foster, R. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. En E. G Leigh, Jr, A. S Rand and D. M. Windsor (eds.) *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press, Washington. D.C. pp 151-172

Fowler, N. L. 1988. What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69: 947-961.

Frankie, G. W., Baker, H.G., Opler, P.A. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa Rica. *J. of Ecology* 62:881-919.

Gartland, J. S., Newberry, D. McC, Thomas, D.W. y Waterman, P. G. 1986. The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserve, Cameroun. *Vegetatio* 65:131-148

Garwood, N. 1982. Seasonal rhythm of seed germination in a semideciduous tropical forest. En: E. G. Leigh, Jr, A. S. Rand, and D. M. Windsor, eds. *The ecology of a tropical forestf*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. pp 173-185.

- Garwood, N., 1989. Tropical seed banks: a review. En: Ecology of seed banks. M. A. Leck, V. T. Parker, R. I. Simpson (eds.) Academic Press, New York. Chapter 9.
- Gaur, J. P. y Pandey, H. N. 1978. Litter production in two tropical deciduous forest communities at Varanasi, India. *Oikos*. 30:570-575.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests, En: S.H., Bullock, H.A Mooney. and E. Medina, (eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 90-146
- Gerhardt, K. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *J. of Veg. Science* 4(1): 95-102
- Gerhardt, K. 1998. Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings-implications for survival and growth. *Trees* 13:88-95.
- Gerhart, K. Y Hytteborn, H. 1992 Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests- an introduction. *J. of Veg. Sci.* 3:361-364.
- Givnish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade whole plant perspective. *Aust. J. of Plant Physiol.*, 15:63-92
- González, O. J. & Zak, D. R. 1996. Tropical dry forest of St. Lucia, West Indies: vegetation and soil properties. *Biotropica* 28: 618-626.
- Grime, J. P 1977. Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat* 111: 1169-1194
- Grime, J. P 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: importance of regeneration niche. *Biol. Rev.*, 52:107-145.

- Grubb, P. J., 1989. Toward a more exact ecology: a personal view of the issues. En: *Toward a More Exact Ecology*. P. J., Grubb, J. B. Whittaker (eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra. pp. 3-29
- Grubb, P. J. 1995. Rain forest dynamics. The need for new paradigms. *Tropical Rain Forest Research: Current Issues*. S. C Shoy, D. S. Edwards, W. E. Booth (eds). Kluwer. The Hague.
- Guevara de Lampe, M., Bergeron, Y. MacNeil, R. Leduc, A. 1992. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of northeastern Venezuela. *Biotropica*, 24: 64-76.
- Guevara, S. , Meave, J, Moreno-Casasola, P. Laborde, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *J. of Veg. Science* 3:655-664.
- Guevara, S. , Purata, S. E. y Van der Maarel, E., 1986. The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77-84.
- Guevara, S. y Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in pasture: consequences for local species availability. *Vegetatio* 108:319-338.
- Hammond, D. S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *J. of Trop. Ecology*, 11:295-313
- Hamrick, J. L. y Lee, M. 1987. Effect of soil surface topography and litter cover on the germination, survival and growth of musk thistle (*Cordus nutans*). *American Journal of Botany* 74:451-457
- Herrera, C. M., Jordano, P., Lopez-Soria, L. y Amat, J. A. 1994. Recruitment of a mastfruiting, bird dispersion tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecol. Mon.* 64:315-364.

- Hopkins, M. S. y Grahan, A. W. 1983. Tree species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rain forests in North Queensland, Australia. *Biotropica* 15: 90-99
- Houle, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in deciduous forest of northeastern North America. *Journal of Ecology* 80:99-108.
- Howe, M. S y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Huante, P. y Rincón, E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia*, 113:53-66
- Huante, P., Rincón, E. Chapin III, F.S. 1995. Responses to phosphorous of contrasting succession tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. *Functional Ecology* 9:760-766.
- Huante, P., Rincón, E. Chapin III, F.S. 1998a. Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings. *Oecologia* 117:209-216
- Huante, P., Rincón, E. y Allen, E. B. 1988b. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical dry forest in Mexico. *Micorrhiza* 2:141-145
- Huante, P., Rincón, E. y Gavito, M. 1988. Root system analysis of seedlings of seven tree species from a tropical dry forest in Mexico. *Trees: Structure and Function* 6, 77-82.
- Hubbel, S. P. y Foster, R. B. 1986a. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation En: *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. M. Soulé, (ed) Sinauer Associates Sunderland, Mass, EUA. pp 205-231

- Hubbel, S. P. y Foster, R. B. 1986b. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. En: J. Diamond y En: J. Diamond y T. j. Case (eds). *Community Ecology*, , Harper y Row, Nueva York, pp 229-239.
- Hubbel, S. P. y Foster, R. B., 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. En: *Tropical rain forest ecology and management*. S.L., Sutton, T.C. Whitmore, y A.C. Chadwick, (eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra, pp.25-41
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical rain forest. *Science*, 199:1302-1310.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Amer. Nat.* 113:81-101
- Huston, M. A. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *J. of Biogeography* 7: 147-157
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity, and dispersal. *Evolution*, 23: 1-27.
- Janzen, D. 1976. Reduction of *Mucuna andreana* (Leguminosae) seedling fitness by artificial seed damage. *Ecology* 57:826-828
- Janzen, D. H., 1970. Herbivores and the number of trees species in tropical forest. *Am. Nat.*, 104:501-528
- Janzen, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-281

- Janzen, D. H. 1988, Tropical dry forests: the most endangered major ecosystem. En: *Biodiversity* E. O. Wilson, (ed). National Academic Press, Washington D. C., pp.130-137
- Janzen, D. H. y Waterman,, P. G. 1984. A seasonal census of phenolics, fiber and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors affecting their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biol. J. of Linn. Soc* 21:439-454
- Jha , C. S. y Singh, J. S.1990. Compositions and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *J. of Veg. Science* 1:609-614
- Johnston, M. H. 1992. Soil vegetation relationships in tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puert Rico. *J. of Trop. Ecol.* 8:253-263
- Kauffman, J. B. 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forests of the eastern Amazon. *Biotropica* 23: 210-224
- Kertiens, G. 1994. Effects of low radiance intensity and high air humidity on morphology and permeability of plants cuticles, with special respect to plants cultures in vitro. En: *Physiology, Growth and Development of Plants in Culture*. P. J. Lumsde, J. R. Nicholas y W. J. Davies (eds) Kluwer. The Hague, pp132-142.
- Khurarana, E. y Singh, J. S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restauration of tropical dry forest: a review. *Coservation Biology*. 28 (1):39-52.
- Koop, H. 1987. Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. *Vegetatio* 72: 103-110.
- Lieberman, D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. of Ecology* 70: 791-806

- Lieberman, D. y Li., M 1992. Seedling recruitment patterns in tropical dry forest in Ghana. *J. of Veg. Science.* 3: 375-382
- Lieberman, D. y Lieberman, M. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16:193-201
- Lloret, F. Y Vila, M. 1997. Clearing of vegetation in the Mediterranean garrigue: response after wildfire. *Forest Ecol. and Manag.* 93: 227-234
- Longman, K. A. 1978. Control of shoot extension and dormancy: External and internal factors. En: *Tropical trees as living Systems*. P. B. Tomilison y M. H. Zimmerman (eds) . Cambridge: Cambridge University Press, pp 469-495.
- Marrs, R. H., Thompson, J. Scott, D. y Procter, J..1991. Nitrogen mineralization and nitrification in terra-firme forest and savanna soils on ilha de Maraca, Roraima, Brazil. *J. of Tropical Ecology*, 7:123-137
- Martinez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneracion natural de las selvas altas perniofolias. En: *Investigaciones sobre la regeneracion de selvas en Veracruz, México*. A.Gomez-Pompa, S. Del Amo (eds), Vol. II Alhambra, México, 191-240.
- Martinez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, M. R. y Sarukhán, J. 1989. Tree demography and gap dynamics. *Ecology* 70:555-557
- Martinez-Yrizar, A. 1980. *Tasas de descomposición de materia organica foliar de especies arboreas de selvas en clima estacional*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autonoma de México, México.
- Martinez-Yrizar, A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forests. En: *Seasonally dry tropical forest*spp. 323-345.

Martinez-Yrizar, A., Sarukhán, J., Perez-Jimenez, Rincón, E., Mass, M. , Slis-Magallanes, A. y Cervantes, L. .1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology* 8:87-96

McCanny, S. J. 1985. Alternatives in parents offspring relationship in plants. *Oikos* 45:148-149.

McClougherty, C. A., Pastor, J. Aber, J. D., Mellilo, J. M. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. *Ecology* 66:266-275

Medina, E., 1995. Diversity of life forms of high plants in Neotropical dry forests. En: Seasonally dry tropical forests . S.H., Bullock, , H.A. Mooney y E. Medina, (eds) Cambridge University Press, Cambridge, pp. 221-242.

Medina, E. y Cuevas, E. 1990. Propiedades fotosinteticas y eficiencia de uso de agua de plantas leñosas del bosque deciduo de Guanica : consideraciones generales yresultados preliminares. *Acta científica (Puerto Rico)* 4: 25-36.

Meizer, F. C., Andrade, J. L., Goldstein, G. Holbrook, M, N., Cavellier, J. Wright, J. S. 1999. Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dy tropical forest. *Oecologia*, 121:293-301.

Miller, P. M.1999. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. *J. of Trop. Ecology*, 15:179-188

Miller, P.M. and Kauffman, J.B., 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30, 538-546.

Mizrahi, A.P., Ramos, J.M.P. and Jimenez-Osornio, J.J., 1997. Composition, structure and management potential of secondary dry tropical vegetation in two abandoned henequen plantations of Yucatan, Mexico. *For. Ecol. Manag.*. 94, 79-88

- Molofsky, J. & Augspurger, C. K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-87.
- Mooney, H.A., Bullock, S.H. and Medina, E., 1995. Introduction. En: *Seasonally dry tropical forests*. S.H., Bullock, , H.A. Mooney y E. Medina, (eds) Cambridge University Press, Cambridge,. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-8.
- Mulkey, S. S. Smith, A. P. y Wriqht, S. J. 1991. Comparative life history and physiology of two understory tropical herbs. *Oecologia* 88:163-173
- Murphy, P. G. & Lugo, A. E. 1986a. Ecology of tropical dry forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67-88.
- Negrelle, R. 1995. Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain forest of Brazil. *Biotropica* 27:448-454
- Newberry, D. McC, Gartlan, J. S, Mc Key y Waterman, P. G. 1986. The influence of drainage of soil phosphorus on the vegetation of Douala-edeia Forest Reserve, Cameroon. *Vegetatio* 65:149-162.
- Ng, F. S. P., 1980. Germination ecology of Malaysian woody plants. *Malay Forest*, 43: 406-437.
- Olivares , E. y Medina, E. 1992. Water and nutrient relations of woody perenials from tropical dry forests. *Journal of Vegetation Science* 3: 383-392.
- Oliveira-Filho, A. T., Curi, N., Vilela, E. A. & Carvalho, D. A. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a Central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30: 362-375.
- Opler, P. A. ; Frankie, G. W. y Baker, H. G. 1976. Rainfall as factor in the release timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *J. of Biogeography* 3:231-236

Opler, P. A.; Frankie, G. W. y Baker, H. G. 1980. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in lowlands of Costa Rica. *J. of Ecology* 68: 167-188.

Palmer, J. B. 1991. Patterns of species richness among North Carolina hardwood forests, test of two hypotheses. *Journal of Veg. Science*, 2:361-366.

Palmer, M. W. 1988 Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio* 75:91-102

Punchet, C. E. y Vazquez-Yanes, C. 1987. Heteromorfismo criptico en las semillas recalcitrantes de tres especies arboreas de la selva tropical humeda de Veracruz, México. *Phytologia*, 62, 100-106.

Quintana-Ascencio, P. Gonzalez-Espinoza, M. Ramirez-Marcial, N. Dominguez-Vazquez, G. Martinez-Icó, M. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica*. 28(2): 192-209

Ramakrishnan, P. S 1988. sucesional theory: Implications for weed management of shifting agriculture, mixed cropping and ecological approaches. En: *Agroecology*. M. Altieri y M. Liebman (eds) CRC Press. USA, pp 183-196.

Ramakrishnan, P. S. 1991 Rain forest, ecosystem function and its management in north-west India. En: *Rain forest regeneration and management*. A. Gomez-Pompa, T. C. Whitmore y M. Hadley (eds). Man and biosphere series. Vol 7. UNESCO and the Parthenon Publishing Group. USA, pp 323-334

Ramirez, R. C. B. 1996. *Estructura y composición de las comunidades de plántulas del estrato arboreo de selva baja caducifolia, en tres condiciones de disturbio en Acolapa, Morelos*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autonoma de Morelos, Cuernavaca, Morelos.

- Ray, G. J. y Brown, B. J. Seed Ecology of woody species in a Caribbean dry forest. *Restoration Ecology* 2(3): 156-163
- Reich, P. B. y Borchert, R. 1984. Water stress and tree phenology in tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. of Ecol.* 72:61-64
- Reynal, D. J. y Bazzaz, F. A. 1973. Establishment of early sucesional plant populations on forest and prairie soil. *Ecology* 54: 1335-1341
- Rice, E. L. 1984, *Allelopathy*. Academic Press, London, England.
- Richards, P. W. 1996. *The tropical rain forest. An ecological study*. Second edition. Cambridge Univ. Press. USA. 575p.
- Ricklefs, R. E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *American Naturalist* 111: 376-381
- Rico-Gray, V. & García-Franco, J. 1992. Vegetation and soil seed bank on successional stages in tropical lowland deciduous forest. *J. Veg. Sci.* 3: 617-624.
- Rincón, E. y Huante, P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees: Struct. and Func.* 7:202-207.
- Rincón, E. y Huante, P. 1994. Influence of mineral nutrition availability on growth of tree seedlings from the tropical deciduous forest. *Trees*, 9:93-97
- Ruthenberg, H., 1980. *Farming systems in the tropics*. New York: Oxford University Press. 424 pp.
- Sabogal, C. , 1992. Regeneration of tropical dry forests in central America, with examples from Nicaragua. *J. of V. Science*, 3: 407-416

Sánchez, P. A. 1976. *Properties and management of soils in the tropics*. New York, USA: John Wiley

Schupp, E. W., and M. Fuentes. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2:267–275.

Shibata M. y Takashizuka, T. 1995. Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 76:1099-1108.

Singh, J. S., Raghubashi, A. S., Singh, R. S. y Srivastava, S. C. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499-500.

Skoglund, J. 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical systems. *J. of Veg. Science* 3: 357-360.

Sork, V. L. 1985. Germination response in a large-seeded neotropical tree species, *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica* 17:130–136.

Souza, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities *Ann. Rev. Ecol. Syst* 15:353-391

Stocker, G. C. 1981 Regeneration of a North Queensland rain forest following felling and burning. *Biotropica* 13(2):86-92.

Swaine, M. D. 1992. Characteristics of dry forests in West Africa and the influence of fire. *J. Veg. Sci* 3: 365-374.

Swaine, M. D. 1996. Rainfall and soil fertility limiting forest species distribution in Ghana. *J. Ecol.* 84: 419-428.

Swaine, M. D., Lieberman, D. y Hall, J. B. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88:31-51

- Swift, M. J., Heal, O. W. y Aderson, J. M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Sydes, C. y Grime, J. P. 1981. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. *J. of Ecology* 69: 249-262
- Terborgh, J. 1992. *Diversity and the tropical rain forest*. Scientific American Library, New York.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*, Princeton University Press. 295p.
- Tilman, D. y Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: *Species Diversity*. R. Rickefs and D. Shluter (eds) University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Turner, I. M. 1990. The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain forest. *J. of Trop. Ecology*, 6, 469-478.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *J. of Ecology*. 75: 377-407
- Uhl, C. Clark, H. Clarck, K. y Maquirino, P. 1982. Sucesional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Biotropica* 14(4): 249-254
- Uhl, C. y Clarck, K. 1983. Seed ecology on selected Amazon basin sucesional species. *Botanical Gazette* 144: 419-423
- Vandermeer, J.H. 1990. Intercropping. En: *Agroecology*. Pp 481-516. C. R. Carrol, J.H., Vandermeer, P. M. Rosset (eds). Mac Graw Hill , New York, USA.

Vazquez-Yanes, C. Y Orozco-Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in tropical humid forest of the world: a review. En: *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. E. Medina,.; H. A. Mooney, y C. Vazquez-Yanes (eds), pp 37-49. Dr. Junk Publishers, La Haya, Holanda.

Vazquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1987. Fisiología ecológica de semillas de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Vera Cruz, México. *Rev. Biol. Trop.*, 35 (Supl.1): 85-96

Vazquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rincón, E., Sánchez-Coronado, Huante, P., Toledo, J. R. y Barradas, V. L. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest effect on seed germination. *Ecology* 7(5): 1952-1958

Vazquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A.,1993. Patterns of seed longevity and germination in tropical rain forest. *Annual review of Ecology and Systematics* 24:69-88

Veenendaal, E. M., Swaine, M. D., Agyeman, V. K Blay, Abebrese, I. K. Mullins, C. E. 1996. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival . *J. of Ecology* 84(1): 83-90

Vitousek, P. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65. 285-298

Vitousek, P. M. y Denslow, J. S.. 1986. Nitrogen and Phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rain forest. *J. of Ecology*, 35, 1-22

Vitousek, P. M. y Walker, L. R. 1989. Biological invasion by *Mirica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystems effects. *Ecological Monographs* 59:247-265

Walter, H. 1971. *Ecology o Tropical and Subtropical Vegetation*. New York. Van Nostrand Reinhold Co. 539 p.

Wright, S. J. 1992 Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evol.* 7: 260-263

Wright, S. J. y Comejo, F. H. 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology* 71:1165-1175.

Capítulo 2

Secondary Tropical Dry Forests of Yucatan: Composition and Structure in Relation to Soil Properties

(enviado a agrociencia)

Eliane Ceccon¹, Ingrid Olmsted², Carlos Vázquez-Yanes^{1†} and Julio Campo^{1*}

Abstract

Soil properties, species composition and structure in secondary tropical dry forests of Yucatán, México, were studied, comparing 10 year-old and more than 50 year-old stands (12 x 12 m). Sixteen stands were sampled in each forest. Whereas species richness varied little during regeneration, species composition suggest that recovery of the old site is still far from complete. Basal area, available soil P and total soil P increased with time, but soil organic C and total soil N did not vary with regeneration time. Analysis of sapling communities suggests that regeneration by sprouts does not dominate the Yucatán tropical dry forest sites, but may be a successful mechanism for reaching the adult phase. Although stem density shows a relationship with soil in the young site, the influence of the biogeochemical characteristics on species and individual density may increase with regeneration time.

Key words: Carbon, forest regeneration, nitrogen, phosphorus, soil relationships, species density.

Resumen

Se estudiaron las propiedades del suelo, composición y estructura de bosques tropicales secos secundarios de Yucatán, México, comparando un bosque de 10 años y otro de más de 50 años. En cada bosque se muestrearon 16 parcelas (12 x 12 m). Mientras que la riqueza de especies varió poco con el tiempo de regeneración, la composición de especies sugiere que la recuperación aún del sitio más maduro, dista de ser completa. El área basal de los árboles, disponibilidad y contenido total de P en el suelo aumentaron con el tiempo, sin embargo el C orgánico y N total del suelo no cambiaron con el tiempo de regeneración. El análisis de las comunidades de plántulas sugiere que la regeneración por rebrotes no domina los sitios con bosque tropical seco en Yucatán, pero parece ser un mecanismo exitoso para alcanzar la fase adulta. Si bien en el sitio con bosque joven la densidad de tallos estuvo relacionada con el suelo, la influencia de las características biogeoquímicas en la densidad de especies y de individuos aumenta con el tiempo de regeneración.

Palabras clave: Carbono, fósforo, nitrógeno, regeneración de bosques, relaciones del suelo, densidad de especies.

Introduction

Shifting cultivation is practiced by 240 to 300 million people annually, and affects more than 400 million ha of the planet's arable land (Brady, 1996). The practice is a multi-step process that includes site selection, clearing forest by slash-and-burn, cropping, abandonment and forest regeneration (Kleinman et al., 1996).

In the Yucatán Peninsula, ancient Mayans have extensively used the tropical dry forest for agriculture, in order to satisfy their food and fiber needs (Gómez-Pompa et al., 1987). The cultivation of henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) was one of the most important agricultural activities of the Maya people (Primack et al., 1998). During the 1970s this activity employed nearly 50% of the economically active population on this region. The henequén plant requires several years of growth before it reaches a productive stage. In the growth process, henequén is alley-cropped with slash-and-burn agriculture (milpa) for about two or three years until maturation. This cultivation pattern typically results in a complex landscape mosaic of secondary forest, henequén and milpa-henequén. Thus, the large tropical dry forest areas in the Yucatán Peninsula, long believed to be primary forests, are indeed secondary forests.

The study of this secondary vegetation is of utmost importance because: 1) The modifying activities of vegetation may have contributed to the selection of certain plant traits (Rico-Gray and García-Franco, 1992) and will certainly have changed the composition of the vegetation in the Yucatán Peninsula; and 2) Most areas in the lowland tropics originally covered with seasonally dry forest are either denuded or covered with secondary forest (Brown and Lugo, 1990; Trejo and Dirzo, 2000). Furthermore, many scientists now believe that eventually all ecosystems will have to be managed to one extent or another and, particularly, world forests are viewed as human-dominated ecosystems (Noble and Dirzo, 1997).

Information on secondary forest regeneration shows that plant species accumulate at relatively rapid rates (Brown and Lugo, 1990). There are many factors that influence the recovery of species composition. For tropical moist forests, studies suggest that lack of soil nutrients frequently impedes forest recovery (Holl, 1999). Studies on species composition of tropical secondary forests suggest that dominant species may reflect previous land uses (Sabogal, 1992). On the other hand, the large number of species appearing during the regeneration of tropical forests indicates that

the opportunities for species establishment are high. Thus, the pattern of change in the diversity of tree species in secondary forests is poorly understood.

The possibility that soil factors might control species occurrence in tropical forests has long intrigued researchers (Sollins, 1998). Generally, the density of tree species tend to increase with soil fertility in tropical forests (Givnish, 1999). Soils in tropical regions display more spatial variation than previously suggested (Richter and Babbar, 1991). This variation directly controls plant establishment and growth. For tropical dry forests, variation in vegetation and soil may occur at the scale of kilometers (Oliveira Filho et al., 1998). Also, plants tend to generate a positive feedback on nutrient cycling that affects the soil spatial variation (González and Zak, 1994). Despite the relevance of the influence of soil on trees to low-input shifting cultivation or agroforestry systems, and the importance of nutritional gradients on forest recovery, the relationship between species occurrence and soil properties in secondary tropical dry forests has not been evaluated.

In this study, we explore: 1) The species composition and structure of adult trees and species composition of saplings in dry and rainy period 2) the comparison in species composition on sapling communities, between two successional status and between two seasons (dry and rainy) 3) the soil characteristics and the comparison between two successional status 4) The extent of the variation in soil fertility properties at scales of stands; and how this variation could influence the species richness and structure of the vegetation; and 5) The relationship between soil and vegetation as the way in which these change with the successional status . For this, first, we describe the tree and shrub species composition and structure of two sites of different regeneration stages (10 and more than 50 year-old), and we then analyze the organic carbon, nitrogen and phosphorus content of soils in the both forest sites.

Methods

The study was conducted in the Dzibilchaltún National Park region, in the northwest of the Yucatán Peninsula (21°06'N and 89°17'W), near Mérida City. The climate in this regions hot and sub-humid. Mean temperature is 25.8 °C, and the total annual rainfall ranges from 800 to 900 mm, most of which falls between June and October (INEGI, 2001)

The landscape in this region consists of flat areas. The predominant lithology includes late Pliocene material, with numerous areas of exposed limestone (Duch-Gary, 1988). Soils (Lithic Rendolls) are mainly shallow (< 10 cm in depth); organic rich (soil organic matter >20%), and directly overlie weathering calcium carbonate. The predominant vegetation in the area is tropical deciduous forest with mean canopy height of 6 to 8 m (Miranda, 1958).

In 1997, sixteen 12 x 12 m plots were established at two sites (16 in each site) within a secondary tropical dry forest. Both sites were previously used for henequén growing and for slash-and-burn agriculture and were abandoned at different times. One site was abandoned more than 50 years ago (old secondary forest) and the other was abandoned 10 years ago (young secondary forest).

Within each plot, DBH was measured during May 1998 in all trees with a stem DBH \geq 2.5 cm were identified and DBH was measured during May 1998. Saplings measuring less than 1 m were identified within a subset of four 1 x 1 m sub-plots randomly established in the central 6 m² of each plot. Considering the strong effect of seasonality of rainfall on forest phenology (Holbrook et al., 1995) and nutrient availability (Campo et al., 1998) in dry forest ecosystems we sampled the saplings in the dry season (May) and in the rainy season (September) of 1997. The origin of saplings (seedling or sprout) was recorded.

Data on species identity, density, frequency and basal area of individuals sampled in the young and old secondary forests were used to describe the community composition and structure. The importance value of the species (Curtis and McIntosh, 1950) and Shannon's species diversity index (Pielou, 1966) were calculated for trees and saplings of both forests.

For analysis of soil chemical characteristics four samples were collected randomly from the upper 5-cm of a profile of each plot at each site during March and September 1998. Prior to analysis, soil was air-dried and ground to pass a 2-mm sieve. Soil organic C was determined colorimetrically following the dichromate oxidation procedure (Nelson and Sommers, 1982). Available P was determined on a 0.5 g subsample of soil extracted with 30 ml of 0.5 N NaHCO₃ (Watanabe and Olsen, 1965) and total P was determined using a Kjeldahl digestion procedure followed by

colorimetric analysis (Olsen and Sommers, 1982). Total N was determined from Kjeldahl digestion (Bremner and Mulvaney, 1982).

Differences in species composition between the two sites were evaluated through the Jaccard's index (Krebs, 1989) and basal area, stem density and soils composition between sites were compared by *t*-tests. We investigated the relationship between vegetation composition and structure, and the soil organic C, N and P content using Pearson product-moment correlation. The variables were logarithmically transformed as needed in order to meet assumptions of normality. Significance was determined at the 5 percent level. All statistical analyses were performed using STATISTICA (5.0).

Results

Tree species composition

We found 33 tree and shrub species on the sample plots in the young secondary forest (Table 1). Leguminosae had the highest species number and importance value, representing 49 and 67% of total species number and relative importance, respectively. Stem density (DBH \geq 2.5 cm) was 4358 ± 282 stem ha⁻¹ (average \pm S.E.); only 34% of these stems were larger than 5 cm in DBH. The basal area of stems \geq 2.5 cm in DBH was 9.4 ± 0.8 m² ha⁻¹. Nearly 72 % of the basal area was accounted for stems \geq 5 cm in DBH. Around 43% of the adult tree species of did not appear on sapling community.

In the old secondary forest, 42 trees and shrubs species were identified (Table 1). The Leguminosae included 31% of the species and represented 43% of the total relative importance value. The density of trees (\geq 2.5 cm) was 4015 ± 321 stem ha⁻¹ and 43% of those stems were greater than 5 cm. The basal area of trees \geq 2.5 cm in diameter was 15.0 ± 1.3 m² ha⁻¹. Approximately 81% of the basal area occurred in stems \geq 5 cm in diameter. Around 21% of the adult tree species did not appear on sapling community.

Similarity in species composition between the two forest stands was low (*S_j* = 0.31). Tree species diversity did not show significant differences between sites (*H* = 1.222 and *H* = 1.257, for the young and the old secondary forest, respectively). However, tree basal area increased, as expected, with forest regeneration age (*t*₃₀ = 3.8, *p* < 0.01).

Sapling species composition

Dry season

The number of tree and shrub species in the young and old secondary forest was 32 and 34, respectively (Table 2). In both sites, Leguminous was the most important group. Interestingly, while representing 27% of relative importance value in the old forest, in the young forest they only reached 14%.

Stem density measured on the sample plots varied from 142 to 384 individuals in 64 m², and presented significant differences ($p < 0.001$) in the young and in the old secondary forest, respectively. Only 18% and 15% of the individuals regenerated through sprouting in the young and the old forest, respectively. Yet, 44% of species found that in the young forest and 32% found in the old forest showed an ability to sprout.

Species composition showed low similarity between the two sites ($S_j = 0.20$). Diversity in the young forest ($H = 1.230$) was very similar to that estimated for the old forest ($H = 1.239$).

Rainy season

During the rainy season a total of 44 and 40 saplings species were identified for the young and the old secondary forest, respectively (Table 2). The Leguminous were the most important family in both sites also during this season, with relative importance values greater than 30%. Around 28 and 24% of the sapling species in young and old forest respectively, did not appear on adult tree community.

Stem density was similar between forests, 426 and 418 individuals in 64 m², for young and old forest, respectively ($p > 0.05$). The number of individuals regenerating through sprouting was low in both sites (20% in the young forest and 32% in the old forest). Slightly more than one third of the species showed ability to regenerate by sprout in both, young (32%) and old (35%) forest sites.

Comparison of species composition between sites indicated low similarities ($S_j = 0.31$). Measures of species diversity did not show significant differences between the two forests ($H = 1.288$ and $H = 1.270$ for the young and the old forest, respectively).

Seasonal comparison of sapling communities

Sapling density and species richness in both forests were, as expected, higher in the rainy than in the dry season (Table 2). However, species diversity did not change with season. The similarity index (S_j) between seasons in species composition was high (0.68 and 0.76, for the young and the old secondary forest, respectively).

Soil characteristics

The majority of stands in the young secondary forest occurred on soils with concentrations of organic C ranging from 11.3 to 37.3% (Table 3). Total N and P varied from 0.7 to 1.7% and 0.14 to 0.30%, respectively. Available P was the most variable property and ranged from 4 to 20 $\mu\text{g g}^{-1}$. Organic C, total N and available P were more variable in the rainy than in the dry season.

Soil organic C in the old forest ranged from 5.1 to 34.8% (Table 3). Total N and P concentration rank were 0.6 to 1.7% and 0.21 to 0.56%, respectively. Organic C and total N concentrations were more variable in the dry than in the rainy season, whereas total P concentration was more variable in the rainy than in the dry season.

Soil organic C and total N concentrations for the young secondary forest soils were comparable with those from the old secondary forest stands (Table 3). However, P concentrations in both seasons were higher in the old than in the young forest. Available and total P concentrations in the old forest were 1.5 to 1.9 times greater than the mean values in the young forest. Thus, the C:N ratio did not differ between forests but the C:P ratio was higher in the young secondary forest than in the old secondary forest.

Species composition and structure of the forests in relation to soil properties

The analysis of different soil variables suggests that some characteristics may affect the number of individuals and species richness for tree and sapling communities. Density of adult trees was independent of soil chemical characteristics; however the basal area increased with soil N in the young forest and with soil P in the old forest (Table 4). While in the young forest sapling species richness and abundance were independent of soil characteristics, in the old forest sapling species richness and stems density in the rainy season increased along with the increment of organic C and P in the soil (Table 5).

Discussion

Forest composition and structure in relation to successional status

The species number encountered in both forests of this study (Table 1) is similar to others found in other sites with lime stones in Yucatan Peninsula (12 and 26 years old secondary forest; Mizrahi et al., 1997), Dominican Republic (>20 years old; Hare, 1995) and higher than Puerto Rico (>50 years old; Murphy and Lugo, 1986b). In contrast, the number of species is less than the reported for other six mature forests in the same parent material in Mexico (44 to 75 species; Trejo-Vázquez, 1998) and is in the lower end of mature tropical dry forests (31 to 81 species; Gentry, 1995).

Relative importance values indicate that Yucatan Peninsula forests are dominated by relatively few species (Table 1). The most common seven species comprise $\approx 60\%$ of the total importance values in both forests. Values are similar to those reported for the tropical dry forest of Puerto Rico (the 7 most important species comprised 55% of the total importance value; Murphy and Lugo, 1986b). Also, are similar to observed in the secondary tropical dry forest of St. Lucia in the West Indies (67% of the total importance value; González and Zak, 1996).

Gentry (1995) reported that Leguminosae represent the most important family in 23 of 25 dry forests of tropical regions. Also in Yucatan Peninsula Leguminosae is the most specious family. Interestingly, the relative importance value of the family is higher in the tree community than in the seedling community, for both forests (43 to 67% and 14 to 30% of total importance value, for trees and seedlings, respectively, may be the dominance exerted by this family may be a consequence of a better survival strategy during the seedling phase.

Diversity data for our sites suggest that the 10 year-old secondary forest had almost completely recovered to the value of the old secondary forest. However, when the species composition is considered, either in the tree or in the sapling component, it becomes evident that the recovery of the old forest is still far from complete. Thus, of the ten most important species in the young forest and the old secondary forest, only four species in the tree community and one in the sapling community were common to both sites, denoting a peculiar difference in composition.

The structural features of the dry forests in Yucatan Peninsula fit into the general characteristics described elsewhere for other tropical dry forest sites. Stems density are

comparable to those reported for twenty tropical dry forests in Mexico (1420 to 4980 stems·ha⁻¹; Trejo-Vázquez, 1998); and with those found in a recent review (1070 to 12170 stems·ha⁻¹; Gentry, 1995). Stem diameters in tropical dry forest are small, with >80% of trees measuring 5 cm or less (Murphy and Lugo, 1986b; Singh and Singh, 1991; González and Zak, 1996). However, in Yucatan Peninsula, 65 and 57% of stems are less or equal to 5 cm in diameter (DBH) for the early and old secondary forests, respectively. Basal area in our study is substantially less than reported by Gentry (1995) in 24 sites with tropical dry forests and only higher than observed in Boca de Uchire (13.1 m²·ha⁻¹). Probably the Yucatan Peninsula forests are younger than other tropical forests, and then, differences could be reflecting the time since the last perturbation.

Structural changes as function of stand age were observed in basal area and stem diameter distribution in Yucatan Peninsula. Both values of these structural characteristics were higher in the old forest than in the early forest. Also, the number of individuals by species change with the time. Old secondary forest has a higher number of rare species than their younger counterpart, but these rare species did not affect the diversity index. However, a higher diversity not always means higher forest maturity (Granados-Sanchez and Lopez-Rios, 2000).

Vegetative regeneration has been described as much more common amongst the tree and shrub species in tropical dry forests than in their humid counterpart (Swaine et al., 1990). For example, studies on adult trees indicate that species with the ability to regenerate either by root suckers or basal sprouts tend to dominate the dry tropical forests (Murphy and Lugo, 1986a; Miller and Kauffman, 1998). However, when we analyzed the sapling community in our study sites, the results indicated that species presented a limited sprouting ability. Also, the number of sprouts was low. Thus, we may conclude that saplings regenerating by sprouts may be more successful in reaching the adult phase than saplings generate from seedlings.

Species composition and forest structure in relation to soil properties

Most of the soil characteristics measured remained unchanged with the regeneration time. However, P content in the soil appears to increase as regeneration proceeds, probably through atmospheric input and mineralization of organic reserves. The tree species richness remained unchanged in both forest sites with increasing soil

fertility. However, sapling species richness in old secondary forest increased with increasing soil nutrients during the rainy season when plant nutrient uptake is active. Thus, our results in a small scale, seem to contradict the predicted responses of tropical trees to soil fertility found by Huston (1980). In our study, the tree species richness remained unchanged still in fertile stands and species richness of saplings were comparable to, or relatively more reduced by low nutrient conditions than tree species richness on a stand scale. The basal area in the tree community in old site correlated positively with P and organic C, possibly the reduced basal area found in Yucatán sites comparatively to others 24 BTS described by Gentry (1995), could be result of mainly a P limitation in these soils.

The non-existence of correlation among the soil characteristics and sapling community in young site could be due to insufficient number of biotic and abiotic effects considered in the analyses that could be essential on this stage of forest regeneration; e.g. gap effect (Veenedaal et al., 1996; Oliveira-Filho et al., 1998). However, the relationships between vegetation and soil chemical properties were stronger and more frequent in the old site than in the young site, although most of soil characteristics were similar to both sites. Therefore, we may conclude that the influence of the biogeochemical characteristics on species and individual density of the vegetation may increase with regeneration time.

Acknowledgements

We are grateful to Rodolfo Dirzo, Octavio Miramontes and Teresa Valverde for valuable suggestions on early drafts of this paper. A very special thanks goes to Enrique Solís for his valuable support in laboratory procedures. This research was supported by a CONACYT grant (G0011).

References

- Brady, N. 1996. Alternatives to slash-and-burn: a global imperative. *Agr. Ecosyst. Environ.* 8: 3-11.
- Bremner, J. M. and C. S. Mulvaney. 1982. Nitrogen total. *In: Methods of soil analysis, Part 2. Chemical and microbiological properties.* Page, A. L., R. H. Miller and D. R.

- Keeny (eds.). American Society of Agronomy-Soil Science Society. Wis. USA. pp: 595-624.
- Brown, S., and A. E. Lugo. 1990. Tropical secondary forests. *J. Trop. Ecol.* 6: 1-32.
- Campo, J., V. J. Jaramillo and J. M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115: 167-172.
- Curtis, J. T., and R. P. McIntosh. 1950. The integration of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434-455.
- Duch-Gary, J. 1988. La conformación territorial del Estado de Yucatán. Universidad Autónoma Chapingo. México, México. 427 p.
- Gentry, A.H., 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: Bullock, S.H., Mooney, H.A. and Medina, E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 146-194.
- Givnish, T. J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *J. Ecol.* 87: 193-210.
- Gómez-Pompa, A., J. S. Flores and V. Sosa. 1987. The "pet kot": a man-made tropical forest of the Maya. *Interciencia* 12: 10-15.
- González, O. J., and D. R. Zak. 1994. Geostatistical analysis of soil properties in a secondary tropical dry forest, St. Lucia, West Indies. *Plant Soil* 163: 45-54.
- Hare, M.A., 1997. Structure and tree species composition in a subtropical dry forest in the Dominican Republic: Comparison with a dry forest in Puerto Rico. *Trop. Ecol.* 38, 1-17.
- Holbrook, N. M., J. L. Whitbeck and H. A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees, *In: Seasonally dry tropical forests*. Bullock, S. H., H. A.

Mooney and E. Medina (eds.). Cambridge University Press. Cambridge, USA. pp: 243-276.

Holl, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica* 31: 229-242.

Huston, M. A. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *J. of Biogeography* 7: 147-157.

INEGI, 2001. Javier Espinoza, personal communication.

Kleinman, P., D. Pimentel and R. Bryant. 1996. The ecological sustainability of slash-and-burn agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 58: 235-249.

Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publishers. New York, USA. 678 p.

Miller, P. M. and Kauffman, J. B. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30: 538-546.

Miranda, F. 1958. Estudios de la vegetación. *In: Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*, Part 2. Beltran, E. (ed.). IMRNR. México. pp: 215-271.

Mizrahi, A.P., Ramos, J.M.P. and Jimenez-Osornio, J.J., 1997. Composition, structure and management potential of secondary dry tropical vegetation in two abandoned henequen plantations of Yucatan, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 94, 79-88.

Murphy, P. G., and A. E. Lugo. 1986a. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18: 89-96.

Murphy, P.G. and Lugo, A.E., 1986b. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18, 89-96.

- Nelson, D. W., and L. E. Sommers. 1982. Total organic, organic carbon, and organic matter. *In: Methods of soil analysis, Part 2. Chemical and microbiological properties.* Page, A. L., R. H. Miller and D. R. Keeny (eds.). American Society of Agronomy-Soil Science Society. Wis. USA. pp: 539-579.
- Noble, I. R., and R. Dirzo. 1997. Forest as human-dominated ecosystems. *Science* 277: 522-525.
- Oliveira-Filho, A. T., N. Curi, E. A. Vilela and D. A. Carvalho. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a Central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30: 362-375.
- Olsen, S. R., and L. E. Sommers. 1982. Phosphorus. *In: Methods of soil analysis, Part 2. Chemical and microbiological properties.* Page, A. L., R. H. Miller and D. R. Keeny (eds.). American Society of Agronomy-Soil Science Society. Wis. USA. pp: 403-427.
- Pielou, E. C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13: 131-144.
- Primack, R. B., D. Bray, H. A. Galleti and I. Ponciano. 1998. Timber, tourist, and temples. Conservation and development in the maya forest of Belize, Guatemala, and México. Inland Press. Mia. USA. 475 p.
- Richter, D. D., and L. I. Babbar. 1991. Soil diversity in the tropics. *Adv. Ecol. Res.* 21: 315-389.
- Rico-Gray, V., and J. García-Franco. 1992. Vegetation and soil seed bank on successional stages in tropical lowland deciduous forest. *J. Veg. Sci.* 3: 617-624.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in Central America, with examples from Nicaragua. *J. Veg. Sci.* 3: 291-317.

Granados-Sánchez, D. and Lopez-Rios, G. 2000. Sucesión ecológica: Dinamica del ecosistema. Universidad Autónoma de Chapingo, Mexico. 197p.

Singh, L. and Singh, J.S., 1991. Species structure, dry matter dynamics and carbon flux of a dry tropical forest in India. *Ann. Bot. (Lond.)* 68, 263-273.

Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79: 23-30.

Swaine, M. D., D. Lieberman and J. B. Hall. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88: 31-51.

Trejo, I., and R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biol. Cons.* 94: 133-142.

Veenendaal, E.M., Swalne, M.D, Agyeman, V.K., Blay, D., Abebrese, I.K. and Mullins, C.E., 1996. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *J. Ecol.* 84, 83-90.

Watanabe, F. S., and S. R. Olsen. 1965. Test of an ascorbic acid method for determining phosphorus in water and NaHCO_3 extracts of soil. *Soil Sci. Soc. Amer. J. Proceedings* 29: 677-678.

Table 1. Importance values (%) of tree (≥ 2.5 cm DBH) species found in a young (10 year-old) and an old (>50 year-old) secondary tropical dry forest in Yucatán, México.

Species	Young forest	Old forest
<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.	14.3	
<i>Acacia gaumeri</i> Blake	11.5	6.2
<i>Leucaena leucocephala</i> Wit	9.7	
<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	0.5	4.4
<i>Mimosa bahamensis</i> Benth.	8.7	1.1
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	3.6	11.6
<i>Thouinia paucidentata</i> Radlk.	3.5	2.7
<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell	3.4	
<i>Diospyros verae-crucis</i> (Standl.) Standl	3.2	0.6
<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	3.2	3.2
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. and Cham.) Benth.	3.0	
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	3.0	10.2
<i>Havardia albicans</i> (Kunth) Britton and Rose	2.8	0.3
<i>Neea choriophylla</i> Standl.	2.3	0.4
<i>Croton glabellus</i> L.	2.3	
<i>Colubrina greggii</i> S. Watson	1.9	0.7
<i>Pithecellobium mangense</i> Macbr.	0.6	3.8
<i>Randia aculeata</i> L.	1.8	5.9
<i>Bunchosia glandulosa</i> Turcz.	1.5	0.7
<i>Acacia riparia</i> Kunth.	1.3	1.6
<i>Caesalpinea yucatanensis</i> Grenm.	1.1	0.7
<i>Capparis incana</i> Kunth	1.0	
<i>Pisonia aculeata</i> L.	1.0	
<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	1.0	
<i>Caesalpinea vesicaria</i> L.	0.7	
<i>Senna racemosa</i> (Mill.) Irwin and Barneby	0.7	0.4
<i>Cnidoscopus souzae</i> (Pax)	0.6	0.4
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	0.6	1.2
<i>Senna atomaria</i> (L.) Irwin and Barneby	0.5	0.9
<i>Neea</i> sp.	0.3	
<i>Eupatorium</i> sp.	0.3	
<i>Platymiscium yucatanum</i> Standl.	0.2	
<i>Neomillspaughia emarginata</i> (Gross.) Blake	0.2	
<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl		11.3

<i>Phyllostylon brasiliense</i> Capan.	9.1
<i>Diospyros anisandra</i> S.F. Blake	5.2
<i>Malpighia lundellii</i> Morton	2.8
<i>Podopterus mexicanus</i> Humb. and Bonpl.	2.6
<i>Diospyros cuneata</i> Standl.	1.4
<i>Randia longiloba</i> Hemsl.	1.4
<i>Malpighia glabra</i> L.	1.3
<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.	1.2
<i>Bauhinia</i> sp.	1.0
<i>Malpighia</i> sp.	1.0
<i>Gyrocarpus americanus</i> Jacq.	0.7
<i>Crataeva tapia</i> L.	0.6
<i>Acacia collinsii</i> Saff.	0.6
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	0.5
Unknown	0.5
<i>Plumeria rubra</i> L.	0.4
<i>Samyda yucatanensis</i> Standl.	0.4
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roem. and Schult.) Zucc.	0.3
<i>Phyllanthus mocinianus</i> Baill.	0.3
<i>Parmentiera millspaughiana</i> Williams	0.3
<i>Jatropha gaumeri</i> Greenm.	0.2

Table 2. Importance values (%) of sapling species found in a young (10 year-old) and an old (>50 year-old) secondary tropical dry forests in Yucatán, México, during the dry and rainy season.

Species	Young forest		Old forest	
	Dry	Rainy	Dry	Rainy
<i>Neea choriophylla</i> Standl.	11.5	5.5		0.5
<i>Acacia gaumeri</i> Blake	8.5	14.2	9.8	10.7
<i>Capparis incana</i> Kunth	7.5	2.7		1.2
<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitch.	7.7	3.3		
<i>Diospyros verae-crucis</i> Standl.	5.6			
<i>Lantana camara</i> L.	5.5	2.5		
<i>Bunchosia glandulosa</i> Turcz.	4.5			
Euphorbiaceae	3.8	3.5	2.3	1.5
<i>Colubrina greggii</i> Watson	3.6	4.7	0.8	1.1
<i>Ayenia fasciculata</i> Millsp.	2.9	1.2	3.8	2.0
<i>Mimosa bahamensis</i> Benth.	2.9	3.7		
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	2.9	1.2	0.6	0.5
<i>Neomillspaughia emarginata</i> (Gross) Blake	2.9	4.7	2.0	1.7
<i>Cnidocolus acunitifolius</i> (Mill) John.	2.6	0.5		
<i>Samyda Yucatanensis</i>	2.0	2.8		
<i>Eupatorium</i> sp.	1.9	1.0		
<i>Hybanthus yucatanensis</i> Millsp.	1.9	0.5		
<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe	1.9	4.0	1.4	0.6
<i>Manihot</i> sp.	1.9	1.0		
<i>Croton glabellus</i> L.	1.7	3.2		
<i>Acacia riparia</i> Kunth.	1.3	3.1	0.6	0.5
Acanthaceae	1.3	0.6		
<i>Pisonia aculeata</i> L.	1.3	9.1		
Unknown	1.0	1.0		
<i>Jacquinia aurantiaca</i> Aiton	1.0	0.5		
<i>Croton peraeeruginosus</i> Croizat	1.0	0.5		
<i>Plumbago</i> sp.	1.0			
<i>Randia aculeata</i> L.	1.0	1.0	2.1	1.7
<i>Ximения americana</i> L.	1.0	0.5		
<i>Aphelandra</i> sp.	1.0	0.5		
<i>Phyllanthus acuminatus</i> Vahl	1.0	1.1	1.9	2.7
<i>Leucaena leucocephala</i> Wit	1.0	4.2		

<i>Indigofera</i> sp.	4.5	0.6	2.4
<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.	2.7		
<i>Bunchosia</i> sp	2.2	2.5	2.7
<i>Parmentiera millspaughiana</i> L.O. Williams	1.3	1.4	1.1
<i>Tragia yucatanensis</i> Millsp.	1.0		
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M. Hern.	1.0	3.3	2.0
<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell	0.7		
<i>Xylosma flexuosum</i> (Kunth) Hemsl.	0.6		
<i>Cnidocolus souzae</i> McVaugh.	0.5	3.5	2.4
<i>Malpighia puniceifolia</i> L.	0.5	3.3	4.2
<i>Caesalpinia yucatanensis</i> Grenm.	0.5		
Mimosaceae 1	0.5		
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roem. and Schult.)	0.5		
<i>Podopterus mexicanus</i> Humb. and Bonpl.		17.6	13.5
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.		5.4	5.7
<i>Phyllostylon brasiliense</i> Capan.		5.2	6.5
<i>Diospyros cuneata</i> Standl.		4.6	3.9
<i>Thouinia paucidentata</i> Radlk.		3.9	2.6
<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl		2.9	3.0
<i>Bauhinia divaricata</i> L.		2.5	3.0
<i>Trichilia hirta</i> L.		1.9	1.1
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.		1.5	1.4
Sapindaceae		1.2	0.6
Mimosaceae 2		0.8	
<i>Talisia oliviformis</i> (Kunth.) Radkl.		0.6	0.5
<i>Thevetia ahouai</i> (L.) DC.		0.6	0.5
<i>Senna villosa</i> (Mill.) Irwin and Barneby		0.6	0.6
<i>Acacia collinsii</i> Saff.		0.6	1.1
<i>Turnera diffusa</i> Willd		0.6	
<i>Solanum</i> sp.		0.6	
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.			3.4
<i>Senna atomaria</i> (L.) Irwin and Barneby			0.5
<i>Malpighia glabra</i> L.			0.5
<i>Chlorophora tinctoria</i> L. Gaud			0.5

Table 3. Soil properties of a young (10 year-old) and an old (>50 year-old) secondary tropical dry forests in Yucatán, México, in the dry and rainy season compared by *t*-test. All values are means and the standard error is given in parentheses; ns, not significant; n= 16.

	Young forest	Old forest	<i>p</i>
<i>Dry season</i>			
Organic C (%)	27.9 (2.2)	22.0 (3.9)	ns
Total N (%)	1.41 (0.07)	1.08 (0.14)	ns
Available P (mg kg ⁻¹)	10.0 (0.7)	18.7 (2.8)	<0.005
Total P (%)	0.26 (0.02)	0.41 (0.02)	<0.0001
C:N	19.8	20.4	
C:P	107.3	53.7	
<i>Rainy season</i>			
Organic C (%)	22.8 (2.3)	19.7 (2.8)	ns
Total N (%)	1.30 (0.11)	1.34 (0.15)	ns
Available P (mg kg ⁻¹)	11.0 (1.2)	18.9 (3.2)	<0.05
Total P (%)	0.22 (0.02)	0.37 (0.03)	<0.0001
C:N	17.5	14.7	
C:P	103.6	53.2	

Table 4. Correlation coefficient values between soil characteristics in the dry and rainy season and tree (> 2.5 cm DBH) basal area, stem density and species richness of young (10 year-old) and old (> 50 year-old) secondary tropical dry forests in Yucatán, México; n = 16.

	Young forest			Old forest		
	Basal area	Stem density	Species richness	Basal area	Stem density	Species richness
<i>Dry season</i>						
Organic C	-0.16	-0.24	-0.23	0.20	0.09	-0.09
Total N	0.60*	0.31	0.09	0.17	0.13	0.03
Available P	0.15	0.09	0.33	0.09	0.13	-0.11
Total P	-0.22	-0.25	-0.13	-0.33	-0.07	0.08
<i>Rainy season</i>						
Organic C	0.36	0.50*	0.44	0.64**	0.32	0.12
Total N	0.54*	0.46	0.45	-0.02	0.30	0.13
Available P	0.17	0.45	0.08	0.67**	0.39	0.12
Total P	-0.44	-0.35	0.22	-0.59*	-0.52*	-0.15

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

Table 5. Correlation coefficients between soil characteristics in the dry and rainy season and sapling (≤ 1 m height) stem density and species richness in a young (10 year-old) and old (> 50 year-old) tropical dry forest in Yucatán, México.

	Young forest		Old forest	
	Stem density	Species richness	Stem density	Species richness
<i>Dry season</i>				
Organic C	-0.11	0.00	-0.07	0.02
Total N	0.09	-0.08	-0.11	0.02
Available P	0.20	0.35	0.04	0.21
Total P	-0.15	-0.22	-0.10	-0.07
<i>Rainy season</i>				
Organic C	-0.17	-0.20	0.67**	0.56
Total N	-0.12	-0.27	0.41	0.31
Available P	-0.25	-0.27	0.72**	0.51*
Total P	-0.38	-0.49	-0.66**	-0.30

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

Capítulo 3

**Tree sapling dynamics in two tropical dry forests of differing successional status
in Yucatán, México: a field experiment with N and P fertilization**
(enviado a *Plant Ecology*)

Eliane Ceccon^{1,3}, Salvador Sánchez² & Julio Campo¹

¹*Instituto de Ecología, Departamento de Ecología Funcional y Aplicada, Apto Postal 70-275, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., UNAM, México 01000, D.F. México*

²*Instituto Politécnico Nacional. Esc. Nac. De Ciencias Biológicas, Prolongación Carpio y Plan Ayala, Col. Santo Tomás, 11340, México, DF. México.*

Abstract

The effects of nitrogen (N) and phosphorous (P) fertilization on sapling survival, recruitment, species richness and diversity in two secondary tropical dry forests (10 years old, young forest, and 50 years old, old forest) in Yucatán, México, were studied during two years. The sapling dynamics in control plots was highly seasonal with a highest recruitment and lowest death during the rainy season. A low percentage of saplings were resprouts; this mechanism of forest regeneration showed a higher expected survivorship than seed germination. Nutrient addition had significant effects on sapling dynamics of both forest regeneration stages. In the young forest, N fertilization increased sapling density. In the old forest, P addition decreased sapling diversity, while increasing the recruitment of a few numbers of species. For both secondary forests, P fertilization increased the survival time of saplings in interaction with light availability and soil amount. Results suggest that low nutrient availability in interaction with low light availability constrain forest recovery in Yucatán, México.

Key words: Forest recovery, Light, Recruitment, Regeneration, Soil amount, Survival.

Introduction

Tropical dry forests (TDF) occur over large areas in Africa, Australia, Central and South America, India and South East Asia. They occupy approximately 42% of the forested area of the tropics and have the highest rural human population density (Murphy & Lugo 1986). Dry forests are among the most exploited and endangered ecosystems of the world (Gerhardt 1993). In Central America, only 2% of TDF have remained in a more or less intact state and less than 0.1% has been protected under some kind of conservation category (Janzen 1988). Thus, compared to other tropical regions around the world, the status of dry tropical forests is critical. At present, most TDF are a mosaic of disturbed open canopy intermingled with relatively undisturbed patches.

The conversion of tropical forest into land for agriculture around the world is a major threat to biodiversity (Salas et al. 2000). The natural regeneration of this type of vegetation is slow and could take hundreds of years (Dobson et al. 1997). The species availability at regional scale and nutrient losses in the disturbed sites constrain forest recovery. Although slash-and-burn agriculture results in an increase in soil nutrient availability in TDF (Giardina et al. 2000), the conversion of forest into agro-ecosystem reduces soil fertility in the short term (Maass 1995). Therefore, large areas need to be reforested in order to reverse the current trend of habitat loss and to help to preserve the biodiversity. Species management can accelerate regeneration and restoration of degraded tropical lands (Skoglund 1992); additionally forest regeneration could be accelerated by direct manipulation of resource availability, to the sapling community, as well.

Aspects of seed ecology and seedling growth, as well as their role in restoration of TDF have been reviewed for undisturbed sites (Khurana & Singh 2001). Seedling establishment and growth in undisturbed tropical dry forests must occur in the rainy season when the soil moisture is higher, which clearly enhances seedling establishment (Campbell et al. 1990; Gerhardt & Hytteborn 1992). However, the recruitment processes in TDFs are not understood (Campbell et al. 1990; Miller & Kauffman 1998), which constitutes a serious gap in our understanding of forest recovery. We state that knowledge of understory dynamics is not only important for our understanding of community processes, but is also required to increased our success in restoration practices.

In the Yucatán Peninsula, the Maya peoples have practiced agriculture for over 2000 years (Gómez-Pompa et al. 1987) and TDF there is almost entirely of secondary origin nowadays. Despite the important role that tropical secondary forests play in the conservation and maintenance of biodiversity, the factors influencing early colonization success of forest trees after widespread human disturbance have been largely unexplored (Janzen & Vazquez-Yanes 1991). Ceccon et al. (2001) have reported that tree species richness and stem density in both the adult and the sapling community components of secondary forest in this area are related to some extent to nutrient availability, and suggest that mineral elements could be a key factor during secondary forest regeneration. In the present study we used fertilization with nitrogen and phosphorus to test whether the sapling dynamics (birth and death rates) and diversity in secondary forests of Yucatán are affected by N and P supply.

By combining fertilization with a periodic assessment of sapling dynamics that included measuring sapling survival and recruitment in control and fertilized plots, we were able to address the effect of nutrient limitation on forest regeneration at the understory level. The original hypothesis was that, if natural supplies of nitrogen and/or phosphorus limit forest regeneration at the sapling level, then fertilizing the soil should result in an increased nutrient uptake by saplings which would render higher sapling survival and recruitment, allowing along two years, higher species richness and/or sapling density in fertilized plots. Along with above ideas, in this study we also analyzed a number of important questions regarding the natural dynamics of saplings, such as: (i) what are the effects of seasonality on seed germination and sapling survivorship in different regeneration stages? (ii) what is the role of sapling sprouting on forest regeneration?

Methods

The study area

This study was conducted in Dzibilchaltún National Park region, in the Northwest of the Yucatán Peninsula (21°06' N and 89°17'W), near Mérida City. The climate in this region is hot and sub-humid. Mean annual temperature is 25.8 °C, with less than 6°C

difference between the coolest and the warmest months. Total annual rainfall is 986 mm, most of which falls between June and October (Trejo-Vázquez 1999).

The landscape in this region consists of flat areas (with altitudes below 10 m). The predominant lithology includes late Pliocene material, with numerous areas of exposed limestone (Duch-Gary 1988). Soils (Lithic Rendolls) are mainly shallow (< 10 cm in depth) with frequent rock outcrops; they are organic rich (soil organic matter >20%), and directly overlie weathering calcium carbonate; soil pH values vary between 7.3 and 7.4 (J. Campo, unpublished data; Table 1). The predominant vegetation in the area is tropical deciduous forest with mean canopy height of 4 to 6 m (Miranda 1958). Floristically, Leguminosae is the most abundant group (Ibarra et al. 1995).

Study design

Plots

In 1997, sixteen 12 x 12 m plots with 8-m buffer zones between them were established at two sites within a secondary tropical dry forest. Both sites were previously used for slash-and-burn agriculture with henequén plantations and were abandoned at different times. One site was abandoned little more than 50 years ago (old secondary forest; Lundell 1934) and the other was abandoned around 10 years ago (young secondary forest). In each of these 16 plots marked at of each site all the trees with a DBH \geq 2.5 cm, were measured in May 1998. Tree density in old forest and young forests was 4015 ± 321 stem·ha⁻¹ and 4358 ± 282 stem·ha⁻¹ (mean \pm 1 S.E.), respectively (Ceccon et al. 2001a).

The fertilization treatments

The 16 plots marked at each site were assigned randomly to four treatments each with four replicates: control, added nitrogen (N), added phosphorus (P), added nitrogen and phosphorus (NP). In each of the two years spanning the study (1998-2000), the fertilizers were added twice to give total N additions of 220 kg·ha⁻¹·yr⁻¹ and P additions of 75kg·ha⁻¹·yr⁻¹. This scheme was chosen because of the strong effect of the seasonality of rainfall on forest phenology (Holbrook et al. 1995) and nutrient availability (Singh et al. 1989; Campo et al. 1998) in TDF ecosystems. Dry fertilizers (urea and/or triple superphosphate) were applied by hand as appropriate to each of the 12 x 12-m

plot during the end of the dry season (May) and the middle of the rainy season (August) each year.

Assessment of sapling dynamics

In the central 6 m² of each plot we randomly established four sub-plots (1 m² each) in which saplings with a stem height ≤ 1 m were identified, tagged and recorded; a series of 64 permanent sub-plots were used in each of the two forest sites. The sapling census was initiated in May (1998) and continued for a period of 27 months. The effect of treatments on the final species diversity, species richness and number of individuals, sapling survivorship and the number of newly recruited individuals was assessed through three months sapling censuses. Sapling species identity and origin (seed or sprout) was recorded. The sapling species diversity by treatment was evaluated by Shannon's diversity index (Pielou 1966).

Light conditions

We evaluated the light conditions at each 1-m² sub-plots by hemispherical photographs using a Minolta 7.5-mm lens in both forests sites during September 2000. Canopy openness was calculated from these photographs according to Ter Steege (1993) and used as a measure of total daily radiance (Chazdon & Field 1987). Canopy openness was defined as the percentage of unobscured sky, weighted according to incidence angle, corresponding to a horizontal plane at leaf location (Ter Steege 1993) and was calculated by CANOPY-SOLARCALC 4.0 Program. We measured the light availability in order to obtain information about the effects of its interaction with fertilization on the sapling dynamics.

The role of soil amount

In our study area, it was not easy to measure the soil depth, because soils are shallow (< 10 cm in depth) with many exposed rocks. In accordance to Jha & Singh 1990; Oliveira-Filho et al. 1998, spatial variations in the water availability in the soil of tropical dry forests may be related to differences in soil depth among microsites. Therefore, in order to characterize indirectly the general availability of nutrients and water for plants, we measured the amount of dry soil instead of soil depth, considering that the deeper soils correspond to higher soil amount. For the analysis of soil amount, a total of 32

samples of 10 cm of diameter were collected from the upper 5-cm of soil profile of each plot during May 1999. Soil bulk density was assessed by excavation method (Elliot et al. 1999). Soil was air-dried and sieved through a 2-mm mesh. We measured the soil amount in order to obtain information about the effects of its interaction with fertilization on the sapling dynamics.

Statistical analysis

To test the effect of the different fertilization treatments along two years, on the structure of the sapling community, the data on final total individuals number, species richness, and diversity per plot were analyzed by means of two-way ANCOVA, separately for the two sites (old- and young-forest). For these analyses, N and P were regarded as categorical experimental factors and the initial values of total sapling density, species richness and diversity as covariates. The response variables (e.g., final sapling density, species richness and diversity) were logarithmically transformed as needed in order to meet assumptions of normality analysis. Significance was determined at the 5 percent level.

To evaluate the effects of fertilization treatments along two years on the time to death of newly recruited tree saplings, a Generalized Linear Model was fitted separately for each site. In this model, time to death (in days) of each individual was regarded as the response variable, for which a Weibull error distribution was assumed (Crawley 1993). The response variable was modeled as a function of N and P fertilization, sapling origin (from seed or sprout), light percentage, and soil amount ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) in each plot. The Weibull model's fitted parameters were then used to expect mean age at death of saplings in each treatment. Chi-square tests were used to compare the amount of light between the two forest sites. To test the effect of the two-year fertilization treatment on recruitment of sapling community was analyzed by means of two-way ANCOVA, for each forest. For the recruitment analysis, N and P were regarded as categorical experimental factors and light percentage, soil amount and initial values of sapling density were used as covariates. The response variable was logarithmically transformed as needed in order to meet assumptions of normality. Significance was determined at the 5 percent level.

Results

The sapling community in the control plots

We recorded 50 sapling species in the young-forest site and 48 species in the old-forest site, in 2304 m² to each site (Appendices 1 and 2). The most common species over the 2-year study period were *Acacia gaumeri* and *Leucena leucocephala* in the young-forest site, and *Bursera simaruba* and *Phyllostylon brasiliense* in the old-forest site.

Number of individuals at the end of the study was 30.7 ± 17.8 and 12.0 ± 4.3 stems per 4 m², for the young and old forests, respectively. Species richness per 4 m² was 9.8 ± 1.0 for the young forest and 8.0 ± 1.7 for the old forest. Number of individuals, species richness and species diversity per treatment (16 m²) control plots of both forests did not increase significantly along two years in both forest sites.

Sapling recruitment and mortality in control plots

Along the two years of the study a total of 15.3 and 11.1 saplings·m⁻² were recorded as newly recruited for the young and the old forest sites, respectively. During the study period, annual rainfall was 789, 898 and 537 mm for 1998, 1999 and 2000, respectively, most of which fell between June and October each year (J. Espinosa, pers. comm.; Figure 1a). Recruitment was highly seasonal and increased progressively during the rainy season, reaching a peak during June-November in both sites (Figure 1b). Although, ~35% of species showed an ability to regenerate by sprouting, most of the regeneration was carried out through seeds; 80 and 86% of saplings were reseeders in young and in old site, respectively.

Total mortality percentage of the recruited saplings after 24 months was 63% and 54%, for the young and old forest, respectively. During the 2-years period, sapling mortality was lowest from the start to middle of the rainy season (i.e., from June to August; Figures 1a and 1c).

Effects of fertilization on number of individuals, specie richness and diversity

In the young forest N addition increased the final number of individuals with respect to the initial number (Table 2 and 3). However, this treatment had no effect on species density and diversity (Tables 2). In the old forest, number of individuals had a tendency to increase with P addition with respect to the control plots but the effect was not significant (Table 2). Although there was no significant effect of fertilization on species

richness, treatments with P additions reduced diversity. In the old site The initial diversity was the only covariate that had statistical significance; it showed an interaction with P (Table 4).

The relationship between the number of species gained and lost is shown in Figure 2. In the control plots there was a trend towards increasing species density in both forests sites during the study period. The N plus P fertilization treatment resulted in an enhancement of this pattern. Additionally, the number of species gained was higher in the young than in the old forest, while the number of species lost was lower in the young than in the old forest.

Effects of fertilization on sapling survival.

Significant differences among treatments were observed in the survival times of saplings at both sites (Figures 3a and 3b). Phosphorus addition increased sapling survival. Interestingly, survival time in control plots did not show differences between sites, but the response of saplings to P appears as more dramatic in the young than in the old forest. Expected sprout survival was 3 and 20 times higher than seedling survival (i.e., 1172 and 363 days, respectively, in the young forest control plots; 8498 and 392 days, respectively, in the old forest control plots). However, the percentage of total recruited individuals regenerated by sprout was low in both forests (12.2 and 12.7% for the young and the old site, respectively).

Tables 5 and 6 show the parameters used in the Weibull model to evaluate the expected time to death of saplings. The interaction between fertilization treatment, light percentage and soil amount had a significant effect on sapling survival. In the old forest, sprouts had interactions with N and light on the time to death; this forest site was significantly less illuminated than the young site ($\chi^2=13.367$, $p<0.05$).

Effects of fertilization on the sapling recruitment

In the young forest, there was not effect of nutrient additions on recruitment (number of saplings newly regenerated along the 24 months; Figure 4). However, P addition increased the sapling recruitment ($p<0.05$) in old forest. Light, soil amount and initial individual number did not interacted significantly with fertilization on the recruitment of this forest.

Discussion

Sapling regeneration

The number of newly recruited saplings recorded in this study (15 and 11 saplings·m⁻² for young and old forests, respectively) in a period of two years, was related to that reported in a primary TDF in Ghana for a similar period of time (13 to 19 saplings·m⁻²; Lieberman & Li 1992). The dynamic of saplings at Yucatán forests was highly seasonal. Germination showed a peak at the middle of the rainy season, while mortality was the lowest in this same period. A similar seasonality in relation to mortality patterns has been reported for saplings for undisturbed TDF sites (Lieberman & Lieberman 1984; Lieberman et al. 1990; Lieberman & Li 1992). These germination and mortality patterns indicate that the favorable growth period in the dry tropics is restricted to the short rainy season. Mortality rate in the Yucatán secondary forests was similar to that reported for mature TDF (62% in Ghana, Swaine et al. 1990; >60% in Costa Rica, Lieberman et al. 1990). These results suggest that sapling dynamics in TDF may be more sensible to seasonality than successional status.

Studies on adult trees indicate that species with an ability to regenerate either by root suckers or basal sprouts tend to dominate TDF ecosystems (Swaine et al. 1990; Rico-Gray & Garcia-Franco 1992; Miller & Kauffman 1998). Although studies on tree saplings indicate that a high number of species show sprouting capacity, in the TDFs of Yucatán reseeders are more frequent than sprouters in the understory community (Mizrahi et al. 1997; Ceccon et al. 2001a). However, our results indicated that estimated survival time of saplings regenerated by sprouts is much higher than that of seedlings regenerated by seeds in Yucatán secondary forests. Sprouting seems to be advantageous to many species including those that regenerate frequently by seeds, presumably because vegetative shoots may take advantage of the extensive root system and the substantial storage of metabolites in the remaining parts of the parent plant (Negrelle 1995). The belowground carbohydrate storage could improve survival at the expense of growth (Kobe 1997). In this sense, data of secondary forests in Yucatán suggest that sprouts dominate in the disturbed TDF adult community due to their high survivorship during the sapling phase rather than due to a high frequency in the understory.

Effects of fertilization

The number of individuals increased with N addition at the end of the study. It is possible that urea fertilization stimulated the germination in the young site. In general, chemical factors that promote the germination are also beneficial for survival and seedling growth (Karszen & Hilhorst, 1992).

In both forests, fertilizers applied over two growing seasons did not change species richness. However, we found a negative effect of P enrichment on species diversity in the old forest site. This reduction of species diversity was not a result of a loss of species, but an increase in dominance by a few species (*Bursera simaruba* and *Phyllostylon brasiliense*) after an increase of P supply. *Bursera simaruba* and *P. brasiliense* represented 81% and 68% of total number of saplings in the P fertilized plots of the old forest. Additionally, the significant response to P fertilization in recruitment rate in the old site was mainly due to the high number of *Bursera simaruba* and *Phyllostylon brasiliense* saplings; however these species showed a high mortality, suggesting the existence of a density-dependence process in their population (Ceccon et al. 2001b). Thus they did not influence significantly the increase of the final number of individuals. Fertilization did not affect species diversity in the young forest. Greenhouse experiments indicate that sapling responses to nutrient addition in TDF species are sensible to light availability (Huante et al. 1998). Also, previous studies in these sites in Yucatán, indicated that the higher light availability in the young secondary forest, compared to the old secondary forest, promoted a higher number of species to increase their abundance in response to changes in the nutrient level, in the early regeneration stage (Ceccon et al. 2001b). Therefore, there were no dominance of a few number of species after the fertilization in this site.

A recent review on the effects of soil nutrients in TDF indicates that N and P application increase the growth of seedlings of woody species (Khurana & Singh 2001); however, there are no references available on the effects on the sapling survival time. In our study, P fertilizer applied over two growing seasons led to increased sapling survival time in both forest sites. Additionally, fertilization with P increased the time of survival when increased the light availability. This suggests that higher levels of light could be enhancing the sapling responses to nutrient inputs.

In conclusion, there is evidence from sapling density, recruitment and survivorship data, that P supply limits forest recovery in disturbed tropical dry forests in

Yucatán. This is in agreement with the general view derived from Vitousek's (1984), that P limits tree growth in tropical forest ecosystems. Other factors such as light and soils moisture also potentially limiting the regeneration of TDF. Our study did not directly address the physiological basis for the change in sampling dynamics, but rather documented whether fertilization produced significant changes, thereby providing insight in relation to potential factors associated with the observed differences among treatments. These observations should be of ecological interest and useful to restoration managers.

Acknowledgements

We are grateful to Edmund Tanner, Christina Siebe and Teresa Valverde for valuable suggestions on early drafts of this paper. We also, wish to thank Guadalupe Chuc Puc and Pastor Gómez Xequé for the field assistance. E. Ceccon is grateful to CAPES-Brazil for the fellowship and Instituto de Ecología-UNAM for the last time support. This research was supported by CONACyT grants (G0011 and 31954).

References

- Campbell, B. M., Lynam, T. & Hatton, J. C. 1990. Small-scale in the recruitment of forest species during succession in tropical dry forest, Mozambique. *Vegetatio* 87: 51-57.
- 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: 167-172.
- Ceccon, E., Vazquez-Yanes, C., Olmsted, I. & Campo, J. 2001a. Secondary tropical dry forest in Yucatán: species composition and structure in relation to soil properties (submitted to *Agrociencia*)
- Ceccon, E., Huante, P. & Campo, J. 2001b. Effects of phosphorous and nitrogen fertilization on the survival and recruitment of tree saplings species in two secondary tropical dry forests in Yucatan, Mexico (manuscript).
- Chazdon, R. L & Field, C. B. 1987. Determinants of photosynthetic capacity in six rainforest *Piper* species. *Oecologia* 73: 222-230.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications, London.

- Dobson, A., Bradshaw, A. D. & Baker, A. J. M. 1997. Hopes for the future: restoration ecology and conservation biology. *Science* 267: 575-582.
- Duch-Gary, J. 1988. La conformación territorial del Estado de Yucatán. Universidad Autónoma Chapingo, México.
- Elliot, E. T., Heil, J. W., Kelly, E. F & Monger, H. C. 1999. Soil structural and other physical Properties. Pp. 74-85. In: Robertson, G. P., Coleman, D. C., Bledsoe, C. S & Sollins, P. (eds), *Standard Soil Methods for Long-term Ecological Research*. Oxford University Press, New York.
- Gerhardt, K. & Hyttborn, H. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests- an introduction. *J. Veg. Sci.* 3: 361-364.
- Gerhardt, K. 1993. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. *J. Veg. Sci.* 4: 95-102.
- Giardina, C. P., Sanford Jr., R. L, Dockersmith, I. C. & Jaramillo, V. J. 2000. The effects of slash and burning on ecosystem nutrients during the land preparation phase of shifting cultivation. *Plant Soil* 220: 247-260.
- Gómez-Pompa, A., Flores, J. S. & Sosa, V. 1987. The "pet kot" a man-made tropical forest of the Maya. *Interciencia* 12: 10-15.
- Holbrook, N. M., Whitbeck, J. L & Mooney, H. A. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pp. 243-276. In: Bullock, S. H., Mooney, H. A & Medina, E. (eds), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huante, P., Rincón, E. & Chapin III, F. S. 1998. Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings. *Oecologia* 117: 209-216.
- Ibarra-Manríquez, G., Villaseñor, J. L. & Durán-García, R. 1995. Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Bol. Soc. Bot. México* 57: 49-77.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forests: the most endangered major ecosystem. Pp.130-137. In: Wilson, E. O. (ed), *Biodiversity*. National Academic Press, Washington.

- Janzen, D. H. & Vazquez-Yanes, C. 1991. Aspects of seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. Pp 137-154. In: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T. C. & Hadley, M. (eds), Rain forest regeneration and management. MAB, vol. 6. UNESCO, Paris.
- Jha, C. S. & Singh, J. S. 1990. Compositions and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *J. Veg. Sci.* 1: 609-614.
- Karssen C. M. & Hihorst, H. W. M. 1992. Effect of chemical environment on seed germination. Pp. 327-348. In: Fenner, M. (ed), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International. UK.
- Kobe, R. K. 1997. Carbohydrate allocations to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos* 80: 226-233.
- Khurana, E. & Singh, J. S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environ. Cons.* 28: 39-52.
- Lieberman, D. & Lieberman, M. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16: 193-201.
- Lieberman, D., Hartshorn, G. S., Lieberman, M. & Peralta, R. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological station, 1969-1985. Pp. 509-521. In: Gentry, A. H. (ed), *Four neotropical rain forests*. Yale University Press, New Haven.
- Lieberman, D. & Li, M. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *J. Veg. Sci.* 3: 375-382.
- Lundell, C. L., 1934. Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatan Peninsula. Publication N° 436, Contribution N° 12. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp. 399-422. In: Bullock, S.H., Mooney, H. A. & Medina, E. (eds), *Seasonality dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Miller, P. M. & Kauffman, J. B. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30: 538-546.
- Miranda, F. 1958. Estudios de la vegetación. Pp. 215-271. In: Beltran, E. (ed), *Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*, Part 2. IMRNR, México.
- Mizrahi, A. P., Ramos, J. M. P. & Jimenez-Osorio, J. J. 1997. Composition, structure and management potential of secondary dry tropical vegetation in two

- abandoned henequen plantations of Yucatan, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 94: 79-88.
- Murphy, P. G. & Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67-88.
- Negrelle, R. 1995. Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain forest of Brazil. *Biotropica* 27: 448-454.
- Oliveira-Filho, A. T., Curi, N., Vilela, E. A. & Carvalho, D. A. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a Central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30: 362-375.
- Pielou, E. C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13: 131-144.
- Rico-Gray, V. & García-Franco, J. 1992. The maya and the vegetation of the Yucatan Peninsula. *J. Ethnobiol.* 11: 135-142.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzing, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B., Walters, M. B. & Wall, D. H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Singh, J. S., Raghubashi, A. S., Singh, R. S. & Srivastava, S. C. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338: 499-500.
- Skoglund, J. 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical systems. *J. Veg. Sci.* 3: 357-360.
- Swaine, M. D., Lieberman, D. & Nad Hall, J. B. 1990 Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88: 31-51.
- Ter Steege, H. 1993. Hemiphot a program to analyze light quality and vegetation indices from hemispherical photographs. Tropenbos Foundation, Wageningen.
- Trejo-Vázquez, I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Inv. Geograf.* 39: 40-52.
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests *Ecology* 65:285-298.
-

Table 1. Average soil carbon, nitrogen and phosphorus contents of a young and an old secondary forests of Yucatán, México. Source: Ceccon et al. (2001a).

	Young forest	Old forest
Organic C (%)	22.8	19.7
Total N (%)	1.30	1.34
Total P (%)	0.22	0.37

Table 2. Sapling diversity, species richness and number of individuals in 4 m², in young and old secondary forests of Yucatán, México, after 2-years of field fertilization experiment. Fertilization treatments were N, nitrogen; P, phosphorus; NP, nitrogen plus phosphorus, and control (without fertilization). Data are average of four plots and standard errors are given in parentheses.

Parameter	Treatment	Young forest		Old forest	
		May 1998	May 2000	May 1998	May 2000
Diversity(<i>H'</i>)					
	Control	0.782 (0.152)	0.802 (0.108)	1.043 (0.074)	1.093 (0.176)
	N	0.696 (0.252)	0.624 (0.246)	0.804 (0.040)	0.813 (0.144)
	P	0.896 (0.174)	0.884 (0.055)	0.936 (0.105)	0.709 (0.123)
	NP	0.742 (0.189)	0.867 (0.208)	0.953 (0.082)	0.759 (0.219)
Species Richness					
	Control	9.00 (1.25)	9.75 (0.99)	5.5 (2.92)	8.00 (1.7)
	N	7.75 (1.79)	7.25 (1.19)	4.5 (1.8)	10.25 (3.9)
	P	10.25 (1.72)	10.5 (1.80)	5.5 (2.13)	8.75 (1.96)
	NP	10.75 (2.23)	11.5 (3.07)	4.75 (1.44)	9.00 (3.13)
Individuals Number					
	Control	10.75 (6.71)	30.75 (17.84)	18.25 (2.76)	12 (4.27)
	N	7.00 (2.71)	25.22 (6.45)	21.00 (13.19)	25.5 (19.47)
	P	8.75 (4.58)	24.00 (11.5)	30.5 (7.68)	48 (8.73)
	NP	9.00 (3.16)	22.25 (3.41)	26.25 (8.41)	38.25 (17.62)

Table 3. ANCOVA mean square values of final number of individuals after 2-years of field fertilization experiment in a young secondary forest of Yucatán, México. Fertilization was N, nitrogen; P, phosphorous. Initial individuals number (I. Number) was used as covariate; n.s., non-significant.

Source	Sum of Squares	df	Mean-Square	F	p
I. Number	627.22	1	627.22	10.957	<0.05
N	628.55	1	628.85	10.484	<0.05
P	22.96	1	22.96	0.383	n.s.
P* N	21.79	1	21.80	0.363	n.s.
N* I. Number	914.20	1	914.21	15.241	<0.01
P* I. Number	10.77	1	10.77	0.180	n.s.
P*N* I. Number	24.32	1	24.32	0.405	n.s.
Error	479.87	8	59.98		

Table 4. ANCOVA mean square values of final sapling diversity after 2-years of a field fertilization experiment in an old forest of Yucatán, México. Fertilization was N, nitrogen; P, phosphorous. Initial diversity (I. Diversity) was used as covariate; n.s., non significant.

Source	Sum of Squares	df	Mean-Square	F	p
I. Diversity	0.005	1	0.005	0.116	n.s.
N	0.004	1	0.004	0.082	n.s.
P	0.532	1	0.532	12.139	<0.01
P* N	0.050	1	0.050	1.138	n.s.
N* I. Diversity	0.017	1	0.017	0.395	n.s.
P* I. Diversity	0.487	1	0.487	11.120	<0.01
N*P* I. Diversity	0.053	1	0.053	1.207	n.s.
Error	0.350	8	0.044		

Table 5. GLIM estimated parameters of saplings survival regenerated by sprouts or seeds after 2-years of a field fertilization experiment in a young secondary forest of Yucatán, México. Fertilization treatments: N, nitrogen; P, phosphorous. n.s., non significant.

Parameter	Estimate	S.E.	t test	p
a	-8.479	0.330		
N	-0.272	0.141	1.93	<0.05
P	-0.696	0.503	1.30	n.s.
Sprout	1.364	0.214	6.39	<0.0001
Light (%)	3.568	2.896	1.23	n.s.
Soil amount (kg·m ⁻²)	0.006	0.031	0.16	n.s.
N*P	0.471	0.207	2.27	<0.05
P*Light	-13.72	7.722	1.77	<0.05
P*Soil amount	0.114	0.059	1.93	<0.05

Table 6. GLIM estimated parameters of saplings survival regenerated by sprouts or seeds after 2-years of a field fertilization experiment in an old secondary forest of Yucatán, México. Fertilization treatment: N, nitrogen; P, phosphorous. n.s., non significant.

Parameter	Estimate	S.E.	t test	p
a	-8.603	0.477		
N	1.181	0.344	3.42	<0.001
P	-0.176	0.221	0.79	n.s.
Sprout	1.388	0.318	4.36	<0.0001
Light (%)	-50.00	18.16	2.75	<0.01
Soil amount (g·m ⁻²)	-0.036	0.034	1.04	n.s.
N*Sprout	-1.217	0.357	3.55	<0.001
Sprout*Light	41.33	15.72	2.63	<0.01
Light*Soil amount	0.310	1.079	0.29	n.s.
P*Light*Soil amount	4.931	1.712	2.88	<0.01

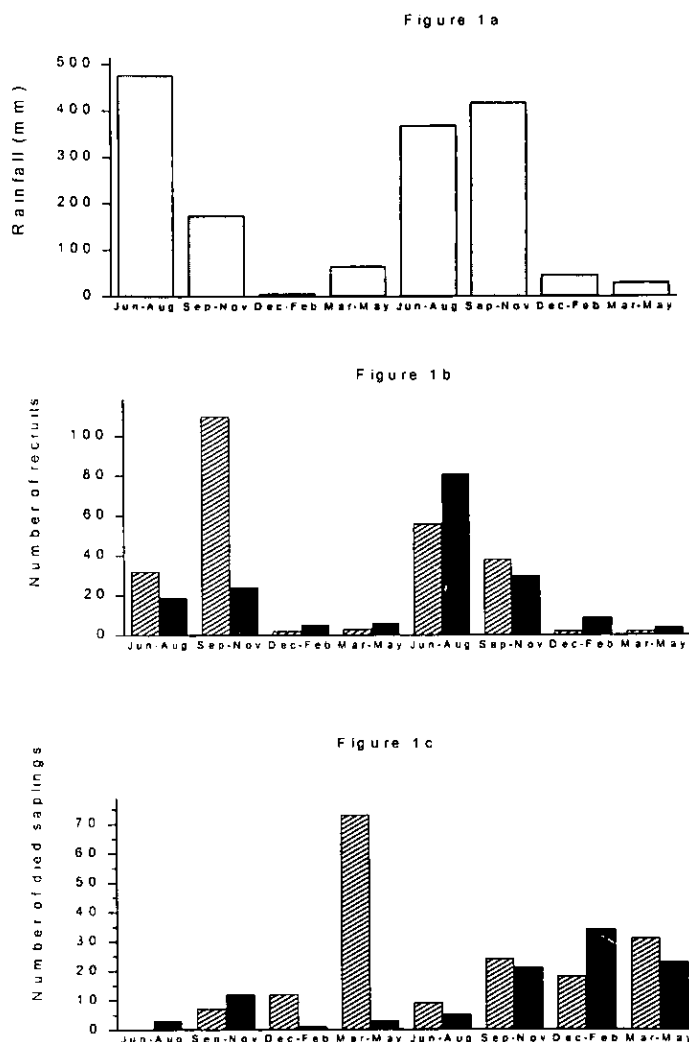


Figure 1. (a) Accumulated rainfall during the three-month period before sapling census. (b) Number of new recruits established between censuses, in control plots of the young (▨) and old (■) secondary forests (16 m²). (c) Number of saplings dying between censuses, in control plots of the young (▨) and old (■) secondary forests (16 m²), since June-1998 until may-2000).

Figure 2

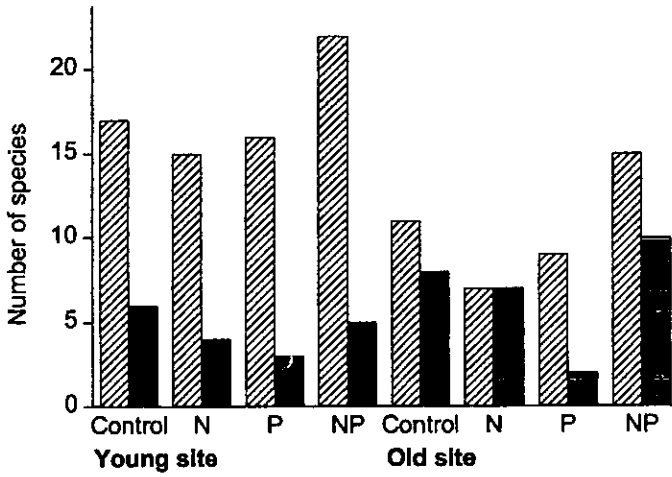


Figure 2. Gained (▨) and lost (■) species after two years of nitrogen (N), phosphorous (P) or nitrogen plus phosphorous (NP) fertilization in a young and an old secondary forests of Yucatán, México. Control plots without fertilization.

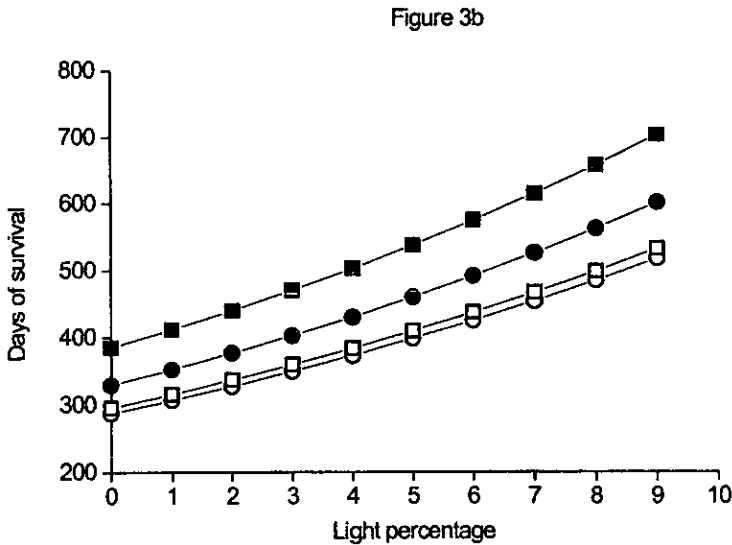
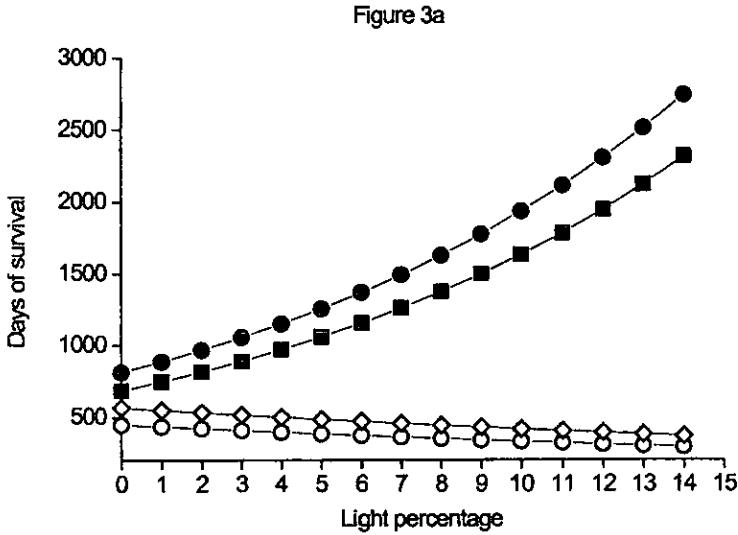


Figure 3. Average of time to death for seedlings under fertilization with nitrogen (◇), phosphorous (●) or nitrogen plus phosphorous (◆) in a young secondary forest (a) and in an old secondary forest (b) of Yucatán, México, with different light percentages. Control plots (○) without fertilization.

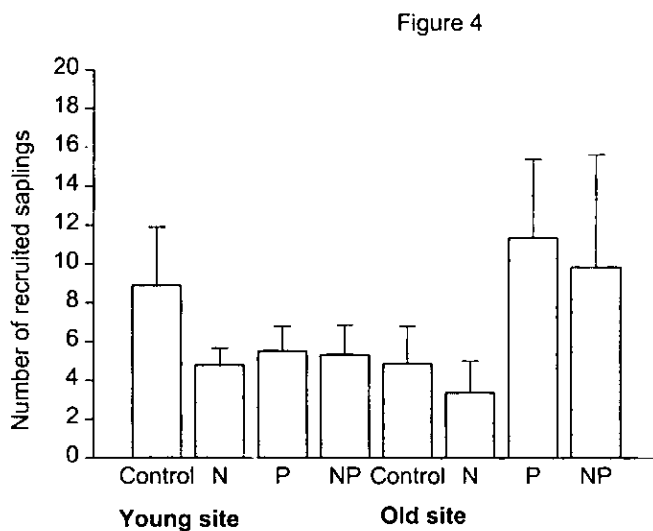


Figure 4. Number of recruited saplings after two years of nitrogen (N), phosphorous (P) or nitrogen plus phosphorous (NP) fertilization in young and old secondary forests of Yucatán, México. Control plots without fertilization.

Capítulo 4

Effects of phosphorous and nitrogen fertilization on the survival and recruitment of tree saplings species in two secondary tropical dry forests in Yucatán, México

Eliane Ceccon, Pilar Huante & Julio Campo

Abstract

Effects of phosphorous and nitrogen fertilization associated with light availability and soil amount, were tested on the survival and recruitment of saplings species in two secondary dry forests (approximately 10 years old, young forest and, >50 years old, old forest) during 27 months study. The study aim was to evaluate the effect of an increase of soil nutrients (P and N addition) in interaction with light availability and soil amount, on the recruitment and survival of those species having the higher relative importance values in two tropical forests with different successional status.

The two more frequent species found in the understory in the form of saplings in each forest (*Acacia gaudieri* and *Leucaena leucocephala* in the young forest, and *Bursera simaruba* and *Phyllostylon brasiliense* in the old forest), responded differently to fertilization in interaction with light and soil availability. In the young forest, the different light level, soil amount and fertilization treatments did not result in significant differences in the recruitment of *Acacia gaudieri*, but N fertilization and high light availability increased its survival. Fertilization with P in interaction with soil amount increased the recruitment of *Leucaena leucocephala*. Additionally, N plus P in interaction with light availability increased its survival. In the old site, light availability did not play an important role in the recruitment but P fertilization increased the recruitment and reduced the survival time of *Bursera simaruba*. These opposite effects on recruitment and survival may be the result of a density-dependent process. However, at the end of the study *Bursera simaruba* increased its relative importance value under P fertilization. The recruitment of *Phyllostylon brasiliense* was positively affected by P fertilization but its survival was reduced, suggesting again a density-dependent process. Despite the high recruitment, mortality was large enough as to keep unchanged the final number of saplings of this species. The ability for successful recruitment under low light availability

conditions and the total absence of *Phyllostylon brasiliense* in the young site suggests that this is a late successional species.

Canonical analysis suggested that light, soil amount, P and N were important for the recruitment of several species in the young forest while in the old forest, light was not so important. A possible explanation for these results is that in the young site there was higher light availability and a large number of opportunistic species.

Presumably, the observed responses to P fertilization were due to a P limitation in this soil, so that P fertilization changed the dynamics of some species. This heterogeneity in species preferences apparently allows the recruitment of a high variety of species and hence favours species diversity at sapling stage mainly in the young site where there is more light availability and a higher proportion of opportunistic species.

KEY WORDS: *Acacia gaumeri*, *Bursera simaruba*, *Leucaena leucocephala*, light availability, *Phyllostylon brasiliense*, soil amount.

INTRODUCTION

The tropical dry forests at the Yucatán Peninsula (México) have been used during hundreds of years by the Maya people for agricultural purposes, in order to satisfy their food and fiber needs. As a consequence, most tropical dry forest areas found nowadays in the Yucatán Peninsula are of a secondary nature (Gómez-Pompa et al. 1987). Like their counterparts in the wet tropics, the natural forests of Yucatán are disappearing at a rapid rate and knowledge about their natural regeneration mechanisms is poor. Additionally, there is no information regarding the recruitment and mortality dynamics of sapling species under soil enrichment. Soil enrichment as a method of preventing or promoting sapling establishment of woody species may help in the future restoration of these degraded forests and could contribute to the adequate management and sustainable utilization and /or conservation of the remaining natural forests.

Most of the ecological studies conducted in tropical ecosystems have been carried out in tropical rain forests and are mainly concerned with how gap dynamics modify resource availability - mainly light - and the impact of these changes on seed germination, recruitment, survival and growth of plant species (Augsburger 1984a,b, Brokaw 1985, Martínez-Ramos 1985, Hubbel & Foster 1986, references therein, Brokaw 1987, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1995, Mulkey et al. 1996)

Tropical dry forests have attracted less attention (Whitmore 1996). At the present, basic aspects of their ecology remain poorly understood, as is the case of their regeneration dynamics (Mooney et al. 1995). For these forests a "gap theory" has not been developed. This is the case even when recently some authors have found evidence of differentiation in species responses to light availability in tropical dry forests (Ray and Brown 1995, Veenendaal, et al. 1996, Oliveira-Filho et al. 1998, Huante et al. 1998). In these ecosystems, water availability is believed to be the most important limiting resource. Therefore, topography and soil properties related to ground moisture may have a strong effect on the creation of spatial heterogeneity and plant species distribution (Medina 1995, Mooney et al. 1995, Swaine 1996). Swaine (1996) found that water supply had an important role in determining species distribution in a tropical dry forest in Ghana. This finding has allowed us to hypothesize in relation to which species are limited in their distributions by soil moisture and which ones by soil fertility. Grime (1977,1979), Chapin (1980, 1988) and others have extensively studied plant responses

to different nutrient levels mainly in temperate habitats. For tropical dry forests species the information on this subject is rather limited (see review by Khurana and Singh 2001 and the work by Huante et al. 1995a and Rincón & Huante 1994 in México).

In a previous work (Ceccon et al. 2001b) was studied the effect of the interaction among nutrients, light and soil availability in two secondary tropical dry forests of differing successional status (approximately 10 and 50 years old) in Yucatán, México, on sapling recruitment and survival at the community level. In this paper we address the impact of the same variables but at the species level. In particular, our aim was to evaluate the effect of fertilization with nitrogen (N) and phosphorous (P) on the recruitment and survival of some of the most important species during their sapling stage considering the natural variation in light and soil amount. We investigated i) the changes in the relative importance value of different species after fertilization by N and P; ii) the effect of fertilization and different levels of light on the survival of the dominant sapling species (two in each forest), and finally iii) the pattern of species recruitment as a function of N and P fertilization, light availability and soil amount. We expected differences among the species in recruitment and survival in response to fertilization and light and soil amount in according to Huante et al. 1995a and Rincón & Huante 1995 in growth chambers studies with tropical dry forests species. Owing to the fact that tropical systems are considered P limited (Vitousek 1984), species performance is likely to be better under P fertilization than under N addition. Indeed, in the young forest, rapid colonization by resource-demanding, fast-growing species was expected and, as a consequence, we anticipated a higher response to fertilization in interaction with high light availability at this site compared to the old forest.

MATERIALS AND METHODS

The study area

The experiment was carried out in the Dzibilchaltún National Park region, in the Northwest of the Yucatán Peninsula (21°06' N and 89°17'W), near Mérida City, México. The climate in this area is hot and sub-humid with a small thermal oscillation during the year (less than 6°C difference between the coolest and warmest month). The mean annual temperature is 25.8°C; the total annual rainfall was 789.3, 898.1 and 536.8mm

for 1998, 1999 and 2000 respectively, most of which fell between June and October (Servicio Meteorológico Nacional, 2001)

The landscape in this region consists of flat areas (with altitude below 10m). The predominant lithology includes late Pliocene material with numerous areas of exposed limestone (Duch-Gary 1988). Soils are mainly shallow (< 10 cm in depth) with frequent rock outcrops and in slightly undulating areas the soil is deeper (< 50 cm); pH varies between 7.3 and 7.4 (J. Campo, unpublished data). The vegetation in this area has been classified as tropical deciduous forest in by Miranda (1958), in which mean canopy height is 6-8 m. Leguminosae is the most abundant family (Ibarra-Manríquez et al. 1995, Ceccon et al 2001a).

The study design

In 1997, sixteen 12 x 12 m plots were established in each of two forests sites within a secondary tropical dry forest. These forests were, in the past, used for henequén plantations (*Agave fourcroydes*) alley-cropped with corn, in a system of slash-and-burn agriculture, locally known as "milpa" (Flores 1987) and were abandoned at different times. At one site the land was abandoned more than 50 years ago (old secondary forest; Lundell 1934) and at the other, it was abandoned about 10 years ago (young secondary forest). Most of the plots in the young forest occurred on soils where the total N and P varied from 0.7 to 1.7% and from 0.14 to 0.30%, respectively. Available P was the most variable soil property and ranged from 4 to 20 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. In the old forest the total N and P concentration range were 0.6 to 1.7% and 0.21 to 0.56%, respectively (Ceccon et al. 2001a).

Fertilization treatments – We set 16 (12 x 12m) plots in each forest site, which were randomly assigned to three treatments and one control with four replicates each: Nitrogen addition (N), phosphorus addition(P), nitrogen plus phosphorus addition(NP) and control (no fertilizer). During two years (1998-2000), fertilizers were added twice on each year, 60% of the total amount during the dry season and 40% during the rainy season. This scheme was chosen because of the strong effect of seasonality of rainfall on the forest phenology (Holbrook et al. 1995) and nutrient availability in dry forest ecosystems (Singh et al. 1989, Campo et al. 1998). The total of N added was 225 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ while P addition amounted 75 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ using dry fertilizers (urea and/or

triple superphosphate as corresponds). Fertilizers were applied manually in order to guarantee the precision of the application.

Saplings census. - A subset of four 1 x 1 m sub-plots were randomly established in the central 6 m² of each (12x12 m) plot with central corridors, resulting in a total of 64 permanent sub-plots. Within these subplots, all tree saplings of 1m height or lower were tagged and recorded quarterly. Sapling census was initiated in May-1998 and continued for a period of 27 months, however, the evaluation of changes on relative importance value (RIV), recruitment and survival lasted 24 months.

Light availability- To measure the light availability at the understory level, we took two hemispherical photographs on each 1 x 1m sub-plot, using a Minolta 7.5 mm lens, in September-2000. The photographs were taken at heights of 1.0 m above the ground. The camera was positioned horizontally, and a mark within the field of view allowed the determination of the true north. The photos were taken either early or late in the day or under overcast conditions to minimize glare from direct sunlight (Ter Steege 1993). The negatives were digitized using a computerized image analyses system, with resolution of 512 x 512 pixels (CANOPY-SOLARCALC 4.0). The effects of forest canopies on spectral quality of understory light are well known (e.g. Smith 1982). We obtained the annual average direct radiation and we calculated from these data the light percentage (% canopy openness) per sub-plot. We considered light percentage to generate three categories regarding light availability: high light percentage, equal or higher than 4 %; medium, between 2 and 3%; equal or lower than 1%. In the old forest, the light availability was lower (37 sub-plots with less 2% and five sub-plots with more than 4% of light) than in the young forest (27 sub-plots with less than 2% and 9 with more than 4%). We measured the light availability in order to use it as a covariable, which could give information about the effects of its interaction with fertilization on the sapling recruitment and survival of species.

Evaluation of soil amount - In tropical dry forests, spatial variation in soil water availability has been related to variation in soil depth (Oliveira-Filho et al.1998, Jha & Singh 1990). In the study area, it was not easy to measure soil depth because soils are

shallow (< 10 cm in depth) with many exposed rocks. To solve this problem we characterized soil depth by calculating the dry soil amount at each point, considering that deeper soils correspond to higher dry soil amount. For the analysis of soil amount a total of 32 samples of 10-cm diameter were collected at random from the upper 5-cm of soil profile in each 12 x 12m plot. Soil bulk density was assessed by the excavation method (Elliot et al. 1999). We measured the soil amount per plot in order to use it as a covariable, which could give information about the effects of its interaction with fertilization and light availability on the recruitment of sapling species. In the old forest there was a higher variability of soil amount ($8.16 \pm 1.11 \text{ kg.m}^{-2}$) than in young forest ($7.96 \pm 0.58 \text{ kg.m}^{-2}$).

Analysis –The relative importance values of each sapling species were assessed according to Curtis & McIntosh (1950) where:

$$\text{Relative importance value of species } x = \text{Relative density} + \text{relative frequency} / 2$$

To evaluate the changes of the relative importance values of each species along 24 months, we calculated the difference between the beginning (before the fertilization, May – 98) and the end of the study (24 months later, May-2000) for each treatment; additionally the differences between young and old forests were compared.

In order to examine the effects of the fertilizer treatments (N and/or P) on sapling survival along 24 months period, Generalised Linear Model was fitted separately to the survivorship data from each forest. In this model, the time of death (in days) of each individual sapling was regarded as the response variable, for which a Weibull error distribution was assumed (Crawley 1993). The response variable was modelled as a function of N and P fertilization and light percentage of the plot. The Weibull model's fitted parameters were then used to estimate mean age at death of saplings in each treatment. However, only four species were present in enough numbers in all treatments, to do the Weibull analysis individually, per species: *Acacia gaumeri* and *Leucaena leucocephala* in young forest and *Bursera simaruba* and *Phyllostylon brasiliense* on the old forest. Survivorship and fertilization were used as categorical variables. The day in which each newly recruited sapling died was recorded, and the saplings that survived up to 720 days were recorded as being censored (for them, the censoring indicator was $w=0$). The relevance of each parameter on the Weibull model

was estimated after dividing the estimated parameter by the standard error and their significance was tested by a *t* test. To evaluate the differences in light level between forests, the dependence of the recruitment of saplings on the light level and the dependence of the recruitment of some species on the fertilization, we used chi-square tests.

In order to investigate the relationship between species relative abundance and some environmental variables per sub-plot, we used a canonical correspondence analysis, CCA (ter Braak 1987), using the program JPG-SAS (Version 4). The species relative abundance was obtained from the matrix of relative abundance values of each species per sub-plot, in relation to the species abundance obtained per site considering all the species. Only species with relative importance value > 4 in each forest were included in the matrix. The matrix of environmental variables per sub-plot included fertilization as a dummy variable (presence -1 or absence -0, of P and N), light % and soil amount (kg/m^2) (average of each 12 x 12m plot). All environmental variables were standardized. Initially we used the Discriminant Function to determine what species and environmental variables were the best predictors for the model. For this, we used the following multivariate tests: Wilk'Lambda, Pillai's Trace, Hotteling-Lawley, Roy's Max Roo (program JPG-SAS, Version 4).

RESULTS

Changes on the Relative Importance Values

A total of 828 saplings of 50 species in the young forest and 976 individuals of 48 species in the old forest were recruited during 24 months of this study. The changes in the relative importance value of each species differed in relation to fertilization treatment. After two years in the young site 51% of the species increased their RIV, while 49% maintained or reduced its RIV. In the old site, just 33% of the species increased and 67% maintained or reduced its RIV. Also, in the young forest, some species that were not present at the beginning of the experiment (*Acacia riparia* and *Indigofera* sp), showed a $\text{RIV} \geq 3\%$ at the end of the study. *Acacia riparia* increased its RIV only under the fertilization treatments in the young forest, while in the control plots this species was present but did not change its RIV. On the other hand, *Indigofera* sp reduced its RIV or had a minimum increase in the old forest (Appendices I & II).

Acacia gaumeri and *Leucaena leucocephala* were the two most common species in the young forest, while *Bursera simaruba* and *Phyllostylon brasiliense* were the two most common species in the old forest. *Acacia gaumeri* showed an increase in its relative importance value at the end of the two years in both the fertilized and the control plots. However, in the old forest it increased its RIV only under the NP treatment, even when all plots had adult trees of this species. *Leucaena leucocephala* and *Bursera simaruba* in the young forest increased their RIV only in the NP treatment, in spite of the fact that they were present as adult trees in this forest (Ceccon et al. 2001a). *L. leucocephala* was not present neither as tree nor as sapling in the old forest (Ceccon et al. 2001a) and *B. simaruba* increased its RIV in all treatments in the old forest. *Phyllostylon brasiliense* was absent both as a adult and as saplings in the young forest (Ceccon et al. 2001a), however in the old forest, it increased its RIV in all treatments (Figure 1 a, b). Considering these as the four most common species in each forest separately, the effect of fertilization on the changes in RIV through the time was species dependent ($\chi^2=221.72$, $p<0.0001$).

Time of survival

In the young forest, the results of the Weibull survival analysis for *Acacia gaumeri* showed significant differences between N fertilization treatment in interaction with light level (Table 1). The time of survival was higher in the N and NP treatments when the light level was high (Figure 2a), compared to the control and P treatments.

Time of survival of *Leucaena leucocephala*, in the young forest, was influenced by both fertilization and light level. At low light level, nutrient addition did not influenced its time to death, but at higher light level, NP addition increased the time to death of this species (Table 2, Figure 2b).

Fertilization with P had significant effects on the survival of *Bursera simaruba* in the old forest (Table 3). The time to death decreased when light availability increased for all treatments, but under P fertilization the time to death was much lower than the in others treatments (Figure 2c).

In the old forest, the survival *Phyllostylon brasiliense* saplings was affected significantly by fertilization in interaction with light availability (Table 4). Under fertilization, the time to death of saplings decreased when the light level increased in all treatment. This

reduction was more dramatic under N fertilization. In the control plots the effect was the opposite: an increase in light availability produced an increase in the time of survival (Figure 2d).

Species recruitment

The number of recruited saplings of the four species studied depended on light availability and fertilization (*Acacia gaureri*, $\chi^2=149.27$, $p \leq 0.0001$; (*Leucaena leucocephala*, $\chi^2 =47.49$, $p \leq 0.001$; *Bursera simaruba*, $\chi^2 =47.11$, $p \leq 0.001$ and *Phyllostylon brasiliense*, $\chi^2=13.367$, $p \leq 0.05$). The average number of saplings recruited per plot at the end of the 24 months interval showed a high standard error; this was due to the fact that in some plots a very low number of individuals were recruited (Figure 3).

The highest number of *A. gaureri* saplings were recruited under the P fertilization as well as in the control (Figure 3) when light level was between 2 and 3% (Figure 4a). In the NP treatment the highest recruitment occurred at the lowest light levels, while in the N treatment no variation in recruitment was observed in response to different light levels. Most of the *Acacia gaureri* individuals (90%) were recruited in plots with more than 9 kg/m² of soil amount. And most of these individuals (98 %) originated from seeds rather than from vegetative propagation.

Most of the *Leucaena leucocephala* saplings were recruited in the NP and P fertilization treatments under an intermediate light level and also in the NP with low light level. Plots fertilized with N showed a high recruitment at high light level (Figure 4b). The average number of saplings recruited per plots was notably lower in the control (2.8 saplings/4m²) than in the fertilization treatments and similar between the fertilized plots (P = 8, N =10, NP = 9, Figure 3). Sapling recruitment was not affected by soil amount. Only 1.7% of *Leucaena leucocephala* saplings regenerated by sprouts.

The recruitment of *Bursera simaruba* was higher in plots with intermediate light level in all treatments (Figure 4c). However, irrespective of light availability, recruitment was higher in the P fertilization treatment, while plots under N fertilization and the control exhibited the lowest recruitment rate (Figure 3). Most of the recruited seedlings of *Bursera simaruba* were associated with soil amounts of between 5 and 9 kg/m² . All seedlings of *Bursera simaruba* regenerated by seeds.

Phyllostylon brasiliense showed the highest recruitment under NP at light levels between 2 and 3% (Figure 4d). The control and P treatment showed the highest sapling recruitment rate at the lowest light level ($\leq 1\%$). Regardless of light level, NP and P fertilization showed the higher average number of saplings recruited in contrast to N fertilization and the control (Figure 3). At least 93% of the *P. brasiliense* saplings occurred on plots with soil amount lower than 8 kg/m^2 and within this percentage, 28% regenerated in soil amounts even lower than 3 kg/m^2 . Only 1.1% of saplings originated by sprouting.

The species ordination

The canonical correspondence analysis (CCA) revealed that the recruitment of species in both forests was related to N and P fertilization and to soil amount (Table 5 and 6 for both forests). Light level was significant only in the young forest. The relationship between environmental variables and the axis that resulted from the CCA are shown in Table 5 and Figure 5a and 5b for the young and the old forests respectively. The species ordination by CCA strongly agrees with the eigenvalues of particular environmental variables (Table 6). In the analysis, 12 species out of 23 and 8 out of 23 from the young and the old forest, respectively, showed a significant correlation with at least one of the environmental variables considered (Wilk's Lambda, Pillai's Trace, Hotteling-Lawley and Roy's Max Root tests with $p \leq 0.0001$).

In the young forest, all environmental variables were significant. The first canonical axis was best correlated with soil amount, followed to a lesser extent by N fertilization and correlated negatively with P fertilization and light. The second canonical axis showed the best correlation with P fertilization and light. Most of the species recruited on the young forest were correlated with NP fertilization, high to intermediate light levels and with low soil amount (Figure. 5a). This group included *Neea choriophylla*, *Croton glabellus*, *Neomilspaughia emarginata*, *Chiococca alba* and *Bursera simaruba*. A second group of sapling species recruited was correlated positively with N fertilization and high soil amount and negatively with P fertilization and with different light levels. This group included *Leucaena leucocephala*, *Thouinia paucidentata*, *Dyospiros verae-crucis* and *Mimosa bahamensis*. The other group correlated only with P fertilization, but its correlation with light differs: *Colubrina greggii* and *Indigofera* sp correlated with a

intermediate and low light level respectively while *Malpighia puniceifolia* correlated with a high light level (Figure 5a). Species ordination with respect to light level in the young forest exhibited three distinct groups: i) recruitment at high light level (*Neea choriophylla*, *Croton glabellus*, *Malpighia puniceifolia*, *Neomilspaughia emarginata* and, *Chiococca alba*) and ii) recruitment at intermediate light level recruits (*Mimosa bahamensis*, *Bursera simaruba* and *Colubrina greggii*) iii) recruitment at low light level (*Leucaena leucocephala*, *Thouinia paucidentata*, *Dyospiros verae-crucis* and *Indigofera*).

In the old forest, light level was the only environmental variable that was not significantly correlated with the relative abundance of species recruitment. The first canonical axis was best correlated with phosphorous (Table 6). The second canonical axis showed the best correlation with soil amount but correlated negatively with N. However, two groups are clearly distinguished: the first group (P and high soil amount) included most of the species (*Phyllanthus acuminatus*, *Dyospiros anisandra*, *Dyospiros cuneata*, *Colubrina greggii* and *Croton glabellus*). It is interesting to note that in the old forest the presence of *Colubrina greggii* correlated with the same variables than on the young forest, with the exception of light level. On the other hand, *Croton glabellus*, in the young forest correlated with NP fertilization and intermediate light level and low soil amount, but on the old forest, this species correlated positively only with P and high soil amount. The second group included *Malpighia puniceifolia* and *Bursera simaruba* and was correlated positively with NP fertilization and negatively with soil amount. *Bursera simaruba* correlated with the same variables that in young forest without light level. However, *Malpighia puniceifolia* did not correlate with nitrogen as in the young forest. *Senna atomaria* correlated positively with soil amount and negatively with P.

DISCUSSION

Seedling survival and recruitment

All plant species found in the two forests studied are present in the Ibarra-Manriquez et al. (1995) floristic study for the Yucatán Peninsula. Differences in the percentage of species that increased or decreased their RIV between the young and the old forest suggest that the young forest had a higher number of opportunistic species when compared with the old forest (Grime 1977, 1979). These results may be related to a

higher light level in the young forest. Our results also revealed large differences in N and P responses on recruitment and survivorship among species confirming Grime's (1977,1979) and Chapin's (1980, 1988) plant ecological theory for species differentiation and the findings in Mexican tropical dry forests published elsewhere (Rincón & Huante 1994). According to Grime (1977,1979) and Chapin (1980, 1988), plants with high relative growth rates tend to predominate in fertile environments (early successional). Fast growing species such as *Leucaena leucocephala* was recruited only on the young forest and the changes in the RIV after two years of *Acacia* were mainly negative in the old forest. On the other hand, species with slower growth rate such as *Phyllostylon brasiliense*, was present only in the old forest and *Bursera simaruba* was more abundant in the old forest and present in the young forest only when N and P were added. These responses could be associated to habitat preference of these species in the tropical dry forests as confirmed by the RIV of adult trees of these species in both forests (Ceccon et al. 2001a). Also, our results suggest that due to the high variability on the recruitment rates found among plots, fertilization was not the only potential cause involved in the recruitment of *A. gaumeri*, *L. leucocephala*, *B. simaruba* and *P. brasiliense*.

A higher response to nutrient addition is expected for fast growing species (Grime 1977, 1979, Chapin 1980). Sapling survival of *Acacia gaumeri*, one of the two most frequent species in the young forest, was favored by N fertilization when in high light level environments; however, at lower light levels, fertilization did not result in any measurable effect on survival. Our data also suggest that *A. gaumeri* is a light demanding species because its RIV in the young site (which has higher light levels than the old forest) increased regardless of fertilization and in the old site the RIV decreased in most of the environments tested, except when NP was added. However, the regeneration of this species was not exclusive of fertilized plots and high light environments. Consequently, this species is better considered as a facultative light demanding species, a characteristic that may account for its wide distribution in the study area.

Leucaena leucocephala was the other most frequent species on the young forest. In its natural environment the survival of this species (as shown by the control), is higher in low light environments but this species may profit from nutrient addition (NP) when light level is higher. As shown by the canonical analysis, the regeneration of *L. leucocephala*

is favoured by low light levels and nitrogen fertilization. These results are in agreement with Shelton and Brewbaker (1994) who concluded that *L. leucocephala* has a moderate tolerance to shade because it can regenerate even naturally under its own canopy. The regeneration of *L. leucocephala* also had a negative correlation with P, Duke (1983) and Muthukumar & Bharathiar (2000) reported that this species tolerates soils with a low P content, mainly because mycorrhizal associations increase the rate of P uptake. Interestingly, *L. leucocephala* recruitment was correlated with a high soil amount, suggesting a low tolerance to drought, contrary to results reported for this species by Duke (1983). The differences in the results between our study and others may be a consequence of different environmental conditions; our data were obtained in a native forest, and the other published studies were conducted in silvicultural plantations with more homogeneous environmental conditions. It appears that *L. leucocephala* is an important species that benefits from fertilized habitats, that may regenerate in protected sites with lower light levels but require high light conditions and NP addition to better survive these needs limit the survival of this species in the young forest.

In the old forest, P fertilization increased the recruitment of *Bursera simaruba* and reduced its survival. The opposite effect of P addition on the recruitment and survival of *B. simaruba*, may be caused by a "compensatory mortality" when there is a large recruitment (the correlation between individuals recruited and death was very high, $R^2=91.8\%$, $p<0.0001$). As in the present case, many studies of sapling performance against sapling density have reported a local sapling density - dependence (Hubell et al. 1990, Condit et al. 1994, Webb and Pert 1999). Besides its highest mortality, the RIV of *B. simaruba* increased more under N and P fertilization than in the control. Light availability did not restrict its recruitment but its survival was reduced with increasing light. These results agree with Birdshall et al (2000), who showed that *B. simaruba* colonize young sites in all the environments but seems to be limited by a high light exposure and herbivory. Also, Ray and Brown (1995) found the same results with *B. simaruba* and discussed its requirement of shade for its survival. Hence, *Bursera simaruba* has the ability to regenerate under different levels of light availability, but had a higher capacity to survive under low light availability. The shade tolerance shown by *B. simaruba* appears to be more related with sapling survival than to recruitment.

Several studies have documented that late successional slow growing tree species are more common on P poor soils and show a low P dependency (Chapin 1980, Ashton & Hall 1992, Huante et al. 1995b). However, in the case of *Phyllostylon brasiliense* that was recruited only in the old forest, the addition of P caused the highest recruitment and the lowest survival among fertilization treatments. The low survival with P addition, as in *Bursera simaruba*, strongly suggests a density-dependence phenomenon (correlation between number of individuals recruited and death was $R^2=99,82\%$, $p<0.0001$) (Hubell et al. 1990, Condit et al. 1994, Webb & Pert 1999). However, the mortality of *Phyllostylon brasiliense* saplings was higher than in *Bursera simaruba* and hence, the changes in the RIV on the fertilization treatments were similar to the control. Late successional species have also been considered shade tolerant species (Denslow 1980, Bazzaz 1991) and in the present study the recruitment and survival of *Phyllostylon brasiliense* were favoured by low light when fertilizer was added. This species was recruited only at light levels of 4% or lower and it was absent in the young forest, where would naturally receive more light. These characteristics exhibited by *Phyllostylon brasiliense* are in agreement with those of shade tolerant species (Givinish 1988).

In the young forest, the effect of fertilization on the relative importance value of *Acacia riparia* was dramatic because this species emerged only in fertilized plots. On the other hand, in the case of *Indigofera* sp, the changes on the RIV were similar among treatments, but the recruitment was associated with P and soil amount (Appendix I). These results suggest a clear association with high resource availability as in the case of the disturbed sites, during the early phase of regeneration when decomposition of dead organic matter is supplying nutrients to the soil (Murphy & Lugo 1986).

The Species Ordination

It has been suggested that light is less important for differentiation of trees species in tropical dry forests than in tropical rain forests (Murphy and Lugo 1986, Swaine et al. 1990). However, in our young forest the most important variables affecting species recruitment were soil amount and light. On the other hand, in the old forest, soil amount, N and P appear as the most important variables. It is possible that the absence of gaps (even small gaps) in this forest caused the observed pattern of lack of recruitment differences due to light exposure.

The floristic gradient that resulted from the canonical correlation analysis shows only a subset of species. This result can be attributed to the existence of a subgroup of species recruited with similar high abundances, or that any of these species were distributed as a result of other factors not evaluated.

The tropical dry forests have a characteristic seasonal rain pattern (Bullock 1986), causing periods of leaf production and shedding which produce seasonal changes in light availability at the soil surface. Seed dispersal generally occurs during the dry season (Bullock & Solis-Magallanes 1990), and the seeds remain in the soil until the rainy season, favorable to regeneration. Thus, at least the first stages of regeneration occur during the tree leaf production season, and hence during changes in light conditions (Huante et al. 1998). In this sense, light-related factors may have strong effects on species differentiation. In the present study, we can identify strict light demanding species, such as *Neea choriophylla*, *Croton glabellus* and *Chiococca alba*, which were registered only in the young forest and at high and intermediate light levels. Other species were negatively correlated with light in the young forest (*Thouinia paucidentata* and *Dyospiros verae-crucis*); these species are associated to sites with low light level (less than 1.7% light) and may be considered as understory specialists species. Also, this study showed, at least for some species, that light availability was very important for the survival time of saplings.

Species distribution in dry forests has been associated to variations in the ground water regime based on inferences of soil depth (Oliveira-Filho 1998, Jha & Singh 1990). In the present study, soil amount was certainly the main factor affecting soil water regime because the soils are mainly shallow (< 10 cm in depth) with frequent rock outcrops. Thus, they accumulate water during the rainy season but also drain rapidly, consequently having very low moisture during the dry season. The forest woody species normally show various strategies concerning water economy, which influence species distribution (Olivares & Medina 1992, Holbrook et al 1995, Swaine 1996). In the current study, the soil amount was a highly important variable for the species distribution. The young forest had fewer species associated to high soil amount than the old forest, possibly due to the lower variation in soil amount and hence on water content. Most of the species in the old forest were correlated with a higher soil amount, because in this forest the soil amount was highly variable.

In the young forest, P and N were very important to species recruitment; however in the old forest, P alone was the most important element. The dependence of saplings to P suggests strongly that this nutrient is a key factor for the regeneration of TDFs in Yucatán, mainly considering that tropical forests have been typically regarded as phosphorous limited ecosystems (Vitousek & Denslow 1986, Vitousek and Walker 1989). Previous studies on woody species from tropical dry tropics have documented a positive response to P fertilization in early successional species and a lower - or null - response to P fertilization in late successional species (Huante et al. 1995b). This result is in agreement with the positive response to P fertilization exhibited by the species in both the young and the old forests. The high response to P fertilization observed in some species in the old forest may be due to the fact that it is still in a successional stage. Another explanation for the response to P fertilization observed in the old forest may be due to the fundamental differences in the methodology and scope of Huante et al (1995a) and the present study. We report the dynamics of species in the wild involving multiple interactions with other environmental variables and species, while in Huante et al. (1995a) the potential for growth of the species was evaluated in growth chambers.

The foregoing results provide sound evidence that the differentiation on the distribution of woody species in the Yucatán tropical dry forest is mainly dependent on phosphorous fertilization and soil amount. The effect of light availability was more notorious in the young than in the old forest regarding species differentiation. The fertilization with P seems to increase the tolerance to shade of some species. Presumably, the responses to P fertilization were due to a P limitation on these soils, so that P fertilization may stimulate the regeneration dynamics of some species. This heterogeneity in species preferences appears to favour the recruitment of a high variety of species and hence favour species diversity mainly on the young forest (10-years old) where there is a higher heterogeneity in light availability and a higher number of opportunistic species compared to the old forest.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Dr. Ignacio Mendez, for valuable helpful on the canonical analysis and to Guadalupe Chuc Puc and Pastor for field assistance. E. Ceccon is grateful to CAPES-Brasil for the fellowship and Instituto de Ecologia-UNAM for the last time support. This research was supported by the CONACYT grants (G0011 and 31954)

LITERATURE CITED

- ASHTON, P. S. & HALL, P. 1992. Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo. *Journal of Ecology* 80: 459-481
- AUGSPURGER, C. K. 1984a. Seedling survival of tropical trees: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.
- AUGSPURGER, C. K. 1984b. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795
- BAZZAZ, F. A. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. Pp 91-118 in Gomez-Pompa, A. Whitmore, T. C. & Hadley M. (eds). *Rain forest regeneration and management Man and Biosphere series*. Vol 6. UNESCO and the Parthenon Publishing Group. Paris.
- BROKAW, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66:682-687
- BROKAW, N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75: 9-19
- CAMPO, J., JARAMILLO, V. J. & MASS, J. M. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115: 167-172.

- CURTIS, J. T. & MCINTOSH, R. P. 1950. The integration of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434-455.
- CECCON, E., OMSTEAD, I., VAZQUEZ-YANES, C. & CAMPO, J. 2001a. *Secondary tropical dry forest in Yucatán: Species composition and structure regarding soil and productivity properties* (submitted to *Agrociencia*).
- CHAPIN, E. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260
- CHAPIN, E. S. 1988. Ecological aspects of plant mineral nutrition. *Advances on Mineral Nutrition* 3: 161-191.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. P. & FOSTER, R. B. 1994. Density dependence in two understory tree species in neotropical forest. *Ecology* 75:671-680.
- CRAWLEY, M. J. 1993. *GLIM for ecologists*. Blakwell Scientific Publications
- DENSLOW, J. S., 1980. Notes on the seedling ecology of large-seeded species of Bombacaceae. *Biotropica* 12: 220-222
- DUCH GARY, J. 1988. *La conformación territorial del Estado de Yucatán*. Universidad Autónoma Chapingo, México.
- DUKE, J. A. 1983. *Handbook of Energy Crops*. unpublished.
- FLORES, J. S. 1987. Uso de los recursos vegetales en la Península de Yucatán; pasado, presente y futuro. *Cuadernos de divulgación INIREB*, No 30. INIREB, Xalapa.
- GIVNISH, C. H. 1988. Adaptation to sun and shade: A whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15:63-92.

- GÓMEZ-POMPA, A., FLORES, J. S. & SOSA, V. 1987. The "pet kot" a man-made tropical forest of the Maya. *Interciencia* 12: 10-15.
- GRIME, J. P. 1977. Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- GRIME, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester
- HUANTE, P., RINCÓN, E. ACOSTA, I. 1995a. Nutrient availability and growth rate of 34 wood species from tropical deciduous forest in México. *Functional Ecology* 9 (6) 849-858.
- HUANTE, P., RINCÓN, E. CHAPIN III, F.S. 1995b. Responses to phosphorous of contrasting succession tree-seedling species from the tropical deciduous forest of México. *Functional Ecology* 9:760-766.
- HUANTE, P., RINCÓN, E. & CHAPIN III, F.S. 1998. Foraging for nutrients, responses to changes in light, and competition in tropical deciduous tree seedlings. *Oecologia* 117:209-216
- HUBBEL, S. P. & FOSTER, R. B. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Pp 229-239 in Diamond J. & Case T. J. (eds), *Community Ecology*. Harper y Row, Nueva York
- HUBBEL, S. P., CONDIT, R. & FOSTER, R. B., 1990. Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 330:269-281
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G., VILLASEÑOR, J. L. & DURÁN-GARCÍA, R. 1995. Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 57: 49-77.

- JHA , C. S. & SINGH, J. S.1990. Compositions and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *Journal of Vegetation Science* 1:609-614.
- MARTINEZ - RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales y regeneración de las selvas altas perenifolias. Pp. 191-239 in Pompa G. & del Amo S. (eds), *Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Alhambra.
- MEDINA, E. 1995. Diversity of life forms of high plants in Neotropical dry forests. Pp. 221-242. In Bullock, S. H., Mooney, H., A. and Medina, E. (eds), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MIRANDA, F. 1958. Estudios de la vegetación. Pp. 215-271 in Beltran, E. (ed), *Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*, Part 2. IMRNR, México.
- MOONEY, H. A., BULLOCK, S. H. & MEDINA, E. 1995. Introduction. Pp. 1-8 in Bullock, S. H., Mooney, H., A. and Medina, E. (eds), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MULKEY, S., CHAZDON, R. L. & SMITH, A. P. 1996. *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.
- MURPHY, P. G. & LUGO, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual. Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- MUTHUKUMAR T. & UDAIYAN K. 2000. The role of seed reserves in arbuscular mycorrhizal formation and growth of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit. and *Zea mays* L. *Mycorrhiza* 9 (6):323-330.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T., CURI, N., VILELA, E. A. & CARVALHO, D. A. 1998. Effects of canopy gaps, topography, and soils on the distribution of woody species in a Central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30: 362-375.

- RAY, G. J. & BROWN, B. J. 1995. Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3: 86-94
- RICO-GRAY, V. & GARCÍA-FRANCO, J. 1992. Vegetation and soil seed bank on successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal Vegetation Science* 3: 617-624.
- RINCÓN, E. & HUANTE, P. 1994. Influence of mineral nutrition availability on growth of tree seedlings from the tropical deciduous forest. *Trees*, 9:93-97.
- SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL 2001. Personal communication by Javier Espinoza.
- SHELTON, H. M. & BREWBAKER, J. L. 1994. *Leucaena leucocephala* - the most widely used forage tree legume. Pp. 15-29 in Gutteridge, R.C. & Shelton, H.M. (eds), *Forage trees as legumes in tropical agriculture*. CAB International, Wallingford.
- SINGH, J. S., RAGHUBASHI, A. S., SINGH, R. S. Y SRIVASTAVA, S. C. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499-500.
- SMITH, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology* 33:481-518.
- SWAINE, M. D. 1996. Rainfall and soil fertility limiting forest species distribution in Ghana. *Journal of Ecology* 84: 419-428.
- SWAINE, M. D., LIEBERMAN, D. & HALL, J. B. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88: 31-51.
- TER STEEGE, H. 1993. *Hemiphot a program to analyze light quality and vegetation indices from hemispherical photographs*. Tropenbos Foundation, Wagnigen.

VAZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1996. Physiological ecology of seed dormancy and longevity. Pp. 125-138 in Mulkey, S. Chazdon, R. L. & Smith, A. P., *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York.

VITOUSEK, P. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65. 285-298

VITOUSEK, P. M. & DENSLOW, J. S. 1986. Nitrogen and Phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rain forest. *Journal of Ecology* 35, 1-22.

VITOUSEK, P. M. & WALKER, L. R. 1989. Biological invasion by *Mirica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59:247-265

WHITMORE, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. Pp 125-131 in Swaine, M. D. (ed), *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. UNESCO.

Table 1 – Estimate parameters of saplings regenerated in different levels of light and significance test to *Acacia gaumeri* survival in the young forest for two factors: nitrogen (N) and phosphorous (P) and their interactions, n.s. non significant.

Parameter	Estimate	Standard Error	T-test	P
a	-8.003	0.3548		
N	1.448	0.4467	3.24	≤ 0.0001
P	-0.2085	0.2156	0.967	n.s
Light %	-21.35	10.81	1.97	≤ 0.05
N * Light	-45.21	21.96	2.059	≤ 0.05

Table 2 – Estimate parameters of saplings regenerated in different levels of light and significance test to *Leucaena leucocephala* survival in the young forest for two factors nitrogen (N) and phosphorous (P) and their interactions, n.s. non significant.

Parameter	Estimate	Standard Error	T-test	P
a	-13.28	0.5697		
N	0.6279	0.5414	1.16	n.s.
P	2.93	0.4455	6.58	≤ 0.001
Light %	84.25	21.91	3.84	≤ 0.001
N * Light	-77.98	21.59	3.61	≤ 0.001
P * Light	-82.69	17.6	4.69	≤ 0.001

Table 3 – Estimate parameters of saplings regenerated in different levels of light and significance test to *Bursera simaruba* survival in the old forest for two factors nitrogen (N) and phosphorous (P), n.s. non significant

Parameter	Estimate	Standard Error	T-test	P
a	-8.901	0.2907		
N	-0.24	0.2037	1.29	n.s.
P	0.5327	0.2631	2.038	≤ 0.05
Light %	21.85	6.357	3.49	≤ 0.001

Table 4 - Estimate parameters of saplings regenerated in different light levels and significance test to of *Phyllostylon brasiliense* survival in the old forest for two factors nitrogen (N) and phosphorous (P) and their interactions.

Parameter	Estimate	Standard Error	T-test	P
a	-8.333	0.2391		
N	-2.470	0.6515	3.79	≤ 0.001
P	-0.9248	0.3370	2.744	≤ 0.01
Light %	-55.01	20.65	2.663	≤ 0.01
N * P	2.673	0.7416	3.604	≤ 0.001
N * Light	131.1	29.86	4.39	≤ 0.001
P * Light	105.9	25.98	4.07	≤ 0.001
N * P * Light	-154.5	35.77	4.31	≤ 0.001

Table 5. Summary of canonical correspondence analysis (CCA) for the woody plant sapling community in young and old forests of tropical dry forest at Yucatán, México.

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4
<i>Young forest</i>				
Eigenvalues	1.5408	0.5027	0.3652	0.1758
Species-environmental correlation	0.7787	0.5783	0.5121	0.3867
<i>Old forest</i>				
Eigenvalues	1.1787	0.4252	0.1858	0.038
Species-environmental correlation	0.7355	0.5462	0.3958	0.1915

Table 6. Canonical correspondence analysis (CCA): canonical coefficients in the first two ordination axes, n.s. non significant.

	Axis 1	Axis 2	P
<i>Young forest</i>			
Light	-0.1164	0.0671	≤0.05
Phosphorous	-0.1285	0.1347	≤0.01
Nitrogen	0.1239	-0.010	≤0.01
Soil amount	0.2498	-0.041	≤0.01
<i>Old forest</i>			
Light	0.0018	0.0052	n.s
Phosphorous	0.1971	0.0860	≤0.01
Nitrogen	-0.080	-0.1251	≤0.05
Soil amount	0.0300	0.1863	≤0.05

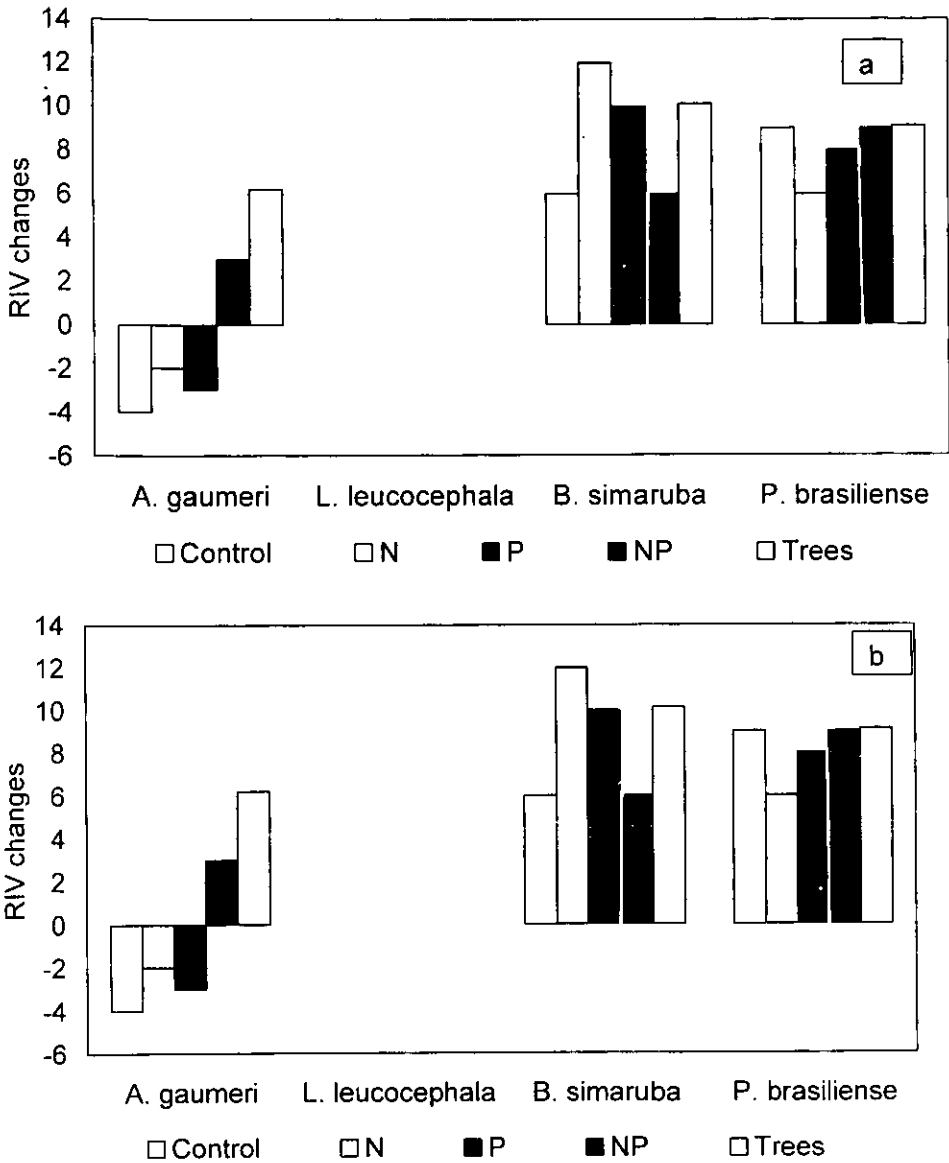
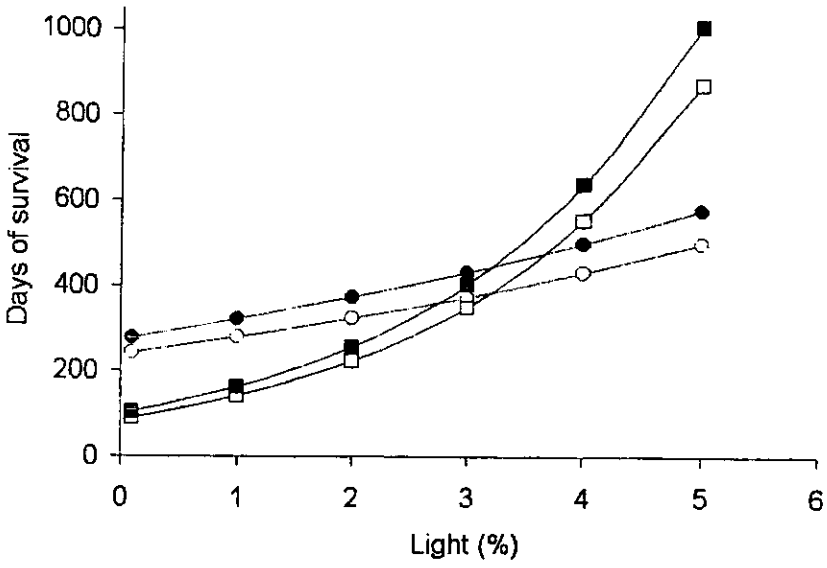
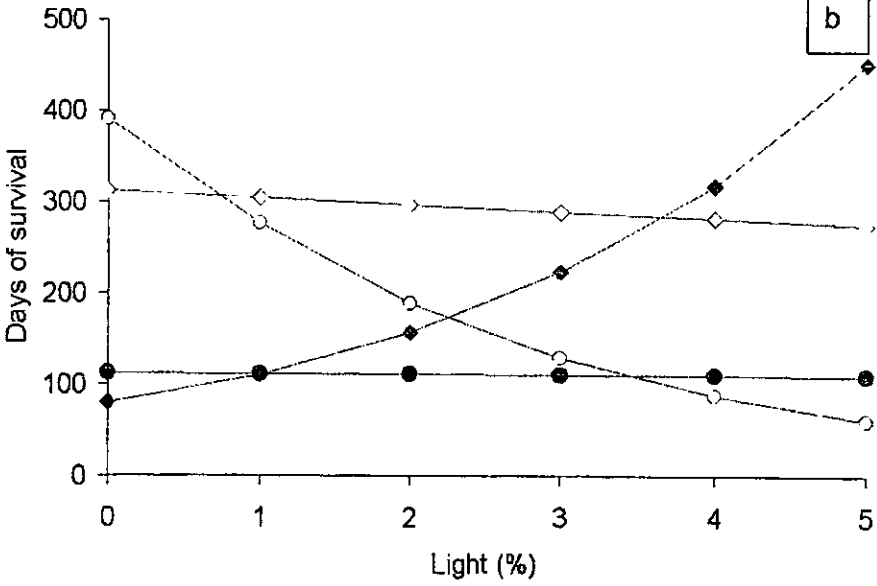


Figure 1. — Changes on relative importance value (RIV) by *Acacia gaumeri*, *Leucaena leucocephala*, *Bursera simaruba* and *Phyllostylon brasiliense* after 24 months and the RIV of their trees, in young forest (a) and in old forest (b) under phosphorous and nitrogen fertilization.

a



b



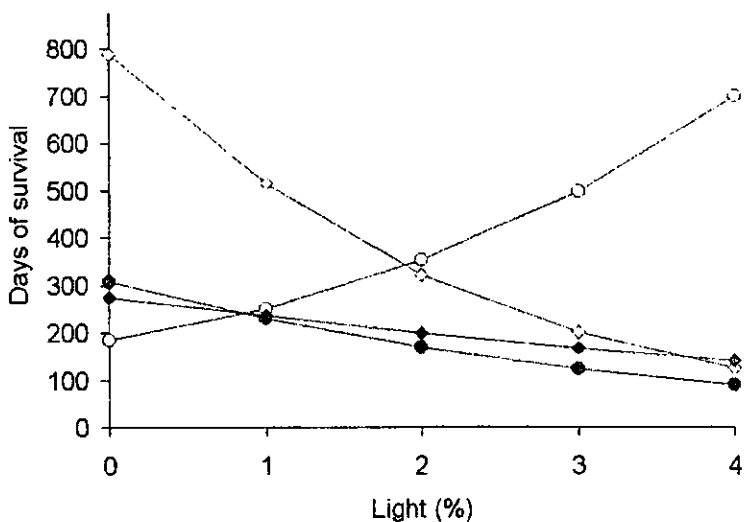
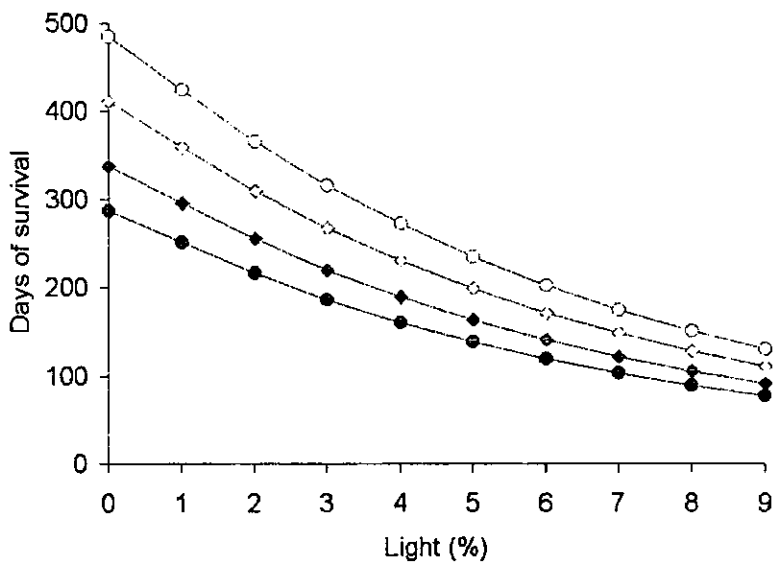


Figure 2 – Average of time to death for saplings on different levels of light to a) *Acacia gaumeri* on young forest b) *Leucaena leucocephala* in young forest c) *Bursera simaruba* in old forest and d) *Phyllostylon brasiliense* on old forest, under fertilization with nitrogen ◇, phosphorous ● or nitrogen plus phosphorous ◆ Control plots without fertilization ○.

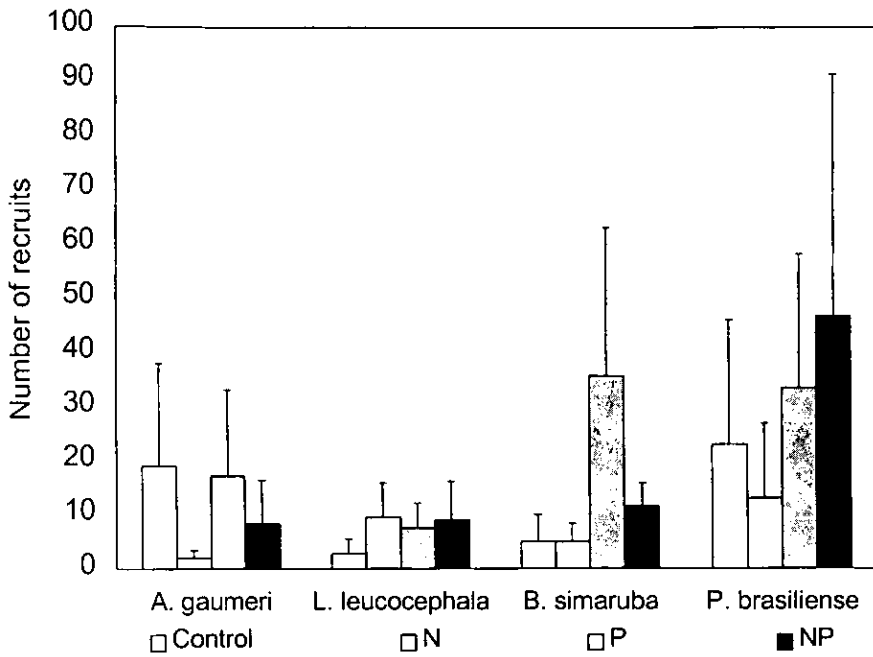
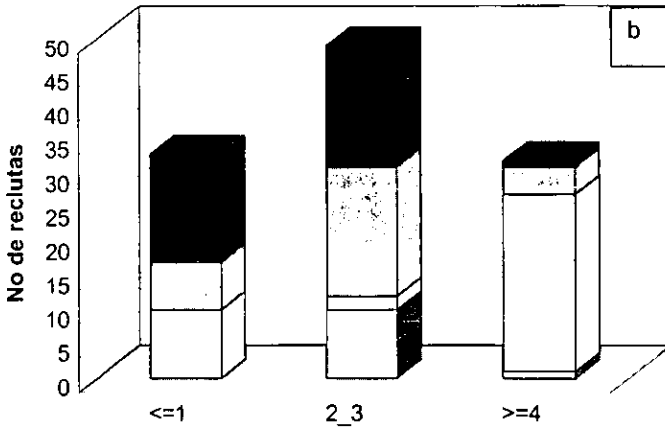
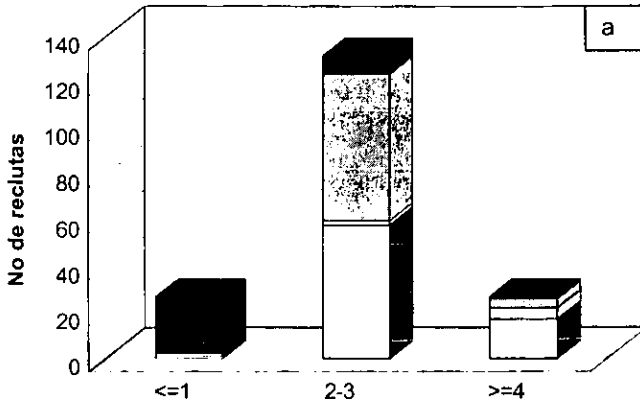


Figure 3 – Average of saplings of *Acacia gaumeri*, *Leucaena leucocephala* (young forest), *Bursera simaruba* and *Phyllostylon brasiliense* (old forest) recruited under fertilization with nitrogen (N), phosphorous (P) or nitrogen plus phosphorous (NP). Control plots without fertilization.



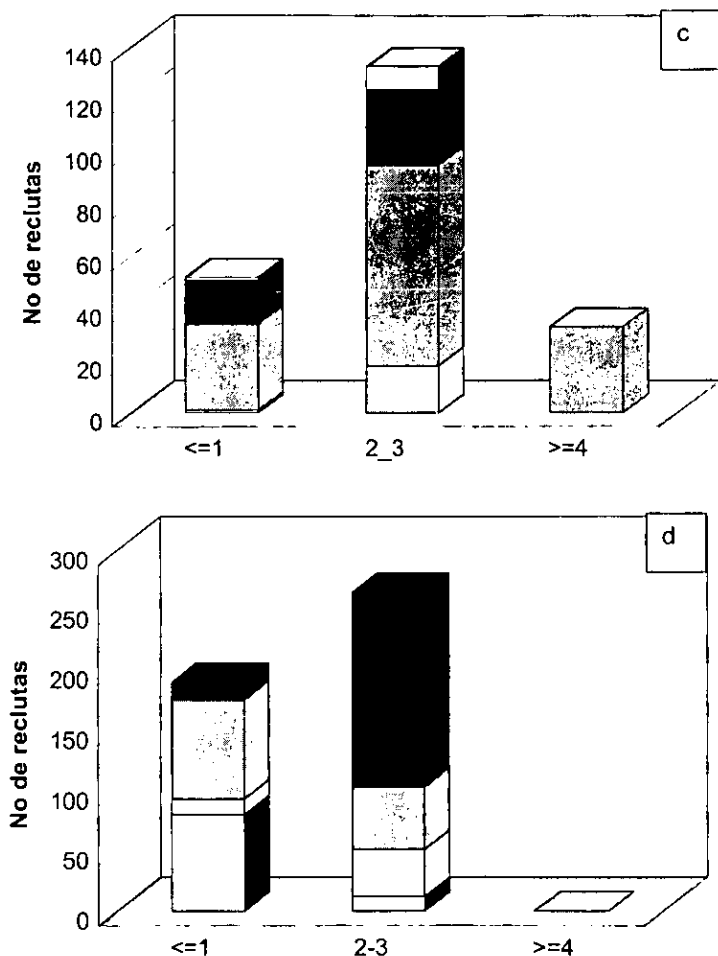


Figure 4— Number saplings recruited to a) *Acacia gaumeri* in young forest b) *Leucaena leucocephala* in young forest c) *Bursera simaruba* in old forest and d) *Phyllostylon brasiliense* in old forest, on the different levels of light under fertilization nitrogen (white grey), phosphorous (dark grey) or nitrogen plus phosphorous (black) Control plots without fertilization (white)

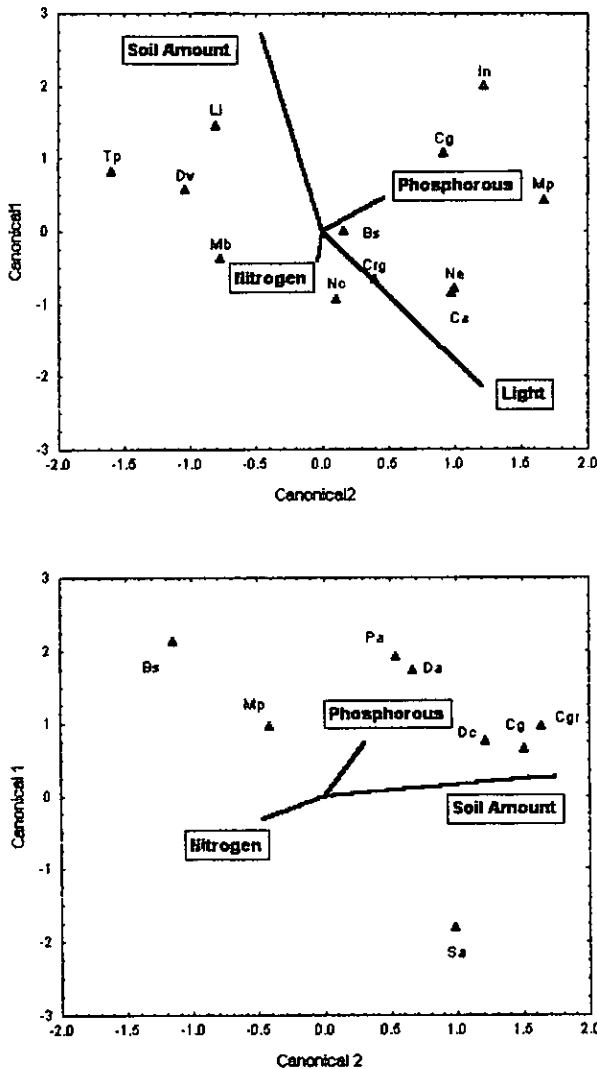


Figure 5 – Canonical correspondence analysis: ordination biplots showing the distribution of species in the first two ordination axis on young forest (a) and old forest (b). Environmental variables are given either as lines. Species names abbreviated are: Bs: *Bursera simaruba*, Ca: *Chiococca alba*, Cg: *Colubrina greggii*, Cgl: *Croton glabellus*, Da: *Diospyros anisandra*, Dc: *Diospyros cuneata*, Dv: *Diospyros verae-crucis*, In: *Indigofera*, Ll: *Leucaena leucocephala*, Mb: *Mimosa bahamensis*, Mp: *Malpighia puniceifolia*, Nc: *Neea choriophylla*, Ne: *Neomillspaughia emarginata*, Pa: *Pisonia aculeata*, Sa: *Senna atomaria*, Tp: *Thouinia paucidentata*.

Conclusiones de la tesis

Efectos de la fertilización con nitrógeno y fósforo en la dinámica de plántulas de árboles de dos bosques tropicales secos secundarios en Yucatán, México

Las plántulas representan uno de los componentes regenerativos más importantes para muchas poblaciones de plantas (Harper, 1977). En un bosque considerado maduro, la dinámica de la comunidad de plántulas de árboles puede ser influenciada por factores bióticos (enemigos naturales, dispersores, mecanismos regenerativos de las semillas, fuentes de propágulos) y abióticos (disponibilidad de agua, recursos lumínicos y disponibilidad de nutrientes en el suelo). Estos factores inciden sobre la entrada (lluvia de semillas, banco de semillas, rebrotamiento de ramas y raíces) y salida (muerte de plántulas o su transición a estadios ulteriores de vida; Figura 1).

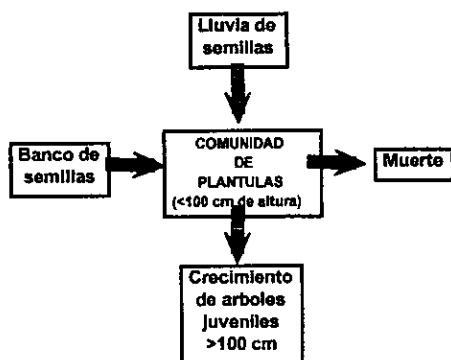


Figura 1 - Esquema de desarrollo natural de una comunidad de plántulas en cualquier nivel de perturbación. El balance completo de las entradas y salidas de individuos se traduce en cambios en la abundancia, diversidad e composición de especies a través del tiempo

En una área abandonada por la agricultura o ganadería, aún después de algunos años, la dinámica de plántulas puede ser muy distinta de un bosque maduro, debido a una serie de cambios en la naturaleza e intensidad de los factores y, consecuentemente, en la dinámica del reclutamiento y mortalidad de los individuos (Nepstead y Uhl, 1991). Estos cambios ocurren principalmente por el manejo intensivo

del suelo que ocasiona alteraciones drásticas en los componentes regenerativos y en el medioambiente. Las condiciones abióticas representan, en muchos casos, limitantes severas para el establecimiento y desarrollo de ciertos gremios de especies propias de un bosque maduro (Nepstead et al., 1990). También los factores bióticos como la distancia a un fuente de propágulos pueden desempeñar un papel limitante en la regeneración en áreas abandonadas (González, 1996).

En particular, el ambiente nutricional afecta la distribución y abundancia de las especies en la comunidad (Bradshaw, 1969). De hecho, se han propuesto numerosas explicaciones alternativas sobre el efecto de la productividad sobre la biodiversidad en la comunidad de plantas: Grime (1973, 1979), sugiere que los hábitats productivos tienen una menor diversidad por que la competencia es más intensa. Por otro lado, Newman (1973) afirma que la competencia es igualmente fuerte en ambientes fértiles como en los infértiles; pero que la competencia por luz en los hábitats productivos favorece a las especies de mayor altura, mientras que atributos alternativos confieren a las plantas una habilidad competitiva por nutrientes permitiendo la coexistencia de un número alto de especies en ambientes infértiles. Huston (1979, 1980) propuso que la riqueza de especies se mantiene gracias a perturbaciones periódicas que desaceleran el desplazamiento competitivo y que las tasas de desplazamiento por competencia son mayores en los hábitats productivos. Goldberg (1990) sugiere que la reducción en la penetración de la luz, dada por un aumento en la productividad debería aumentar las tasas de mortalidad de las especies de crecimiento rápido o intolerantes a la sombra, y de este modo aumentar las tasas de extinción local. Tilman (1982) propuso que la heterogeneidad espacial en la disponibilidad de recursos es el factor principal que permite la coexistencia de las especies, y que tal heterogeneidad, que a su vez determina la diversidad, podría ser máxima en hábitats moderadamente productivos. Casi todas estas hipótesis suponen tácitamente que un aumento en la productividad llevaría a una probable extinción local de las especies ya existentes en el hábitat. Sin embargo, la mayoría de los trabajos realizados en esta dirección fueron en áreas de pastos naturales, donde la competencia por espacio es mucho más intensa que en un bosque tropical seco. En un bosque tropical, según Wright (1992) la competencia de las plántulas por la absorción de nutrientes es más intensa con los árboles que entre las plántulas mismas. Lo que parece bastante lógico.

En realidad, las especies responden de diferentes maneras a los recursos existentes en un ecosistema, por ejemplo, especies con raíces profundas tiene acceso a agua y nutrientes que no están disponibles a las especies con raíces someras (Chapin et al. 1996). Diferencias fisiológicas pueden permitir a las especies recoger recursos en diferentes periodos del año (Gulmon et al, 1983). Diferentes especies pueden también utilizar diferentes fuentes de recursos, como las plantas fijadoras de nitrógeno (Northup et al, 1985 y Chapin et al, 1993), y plantas con mutualismo con micorriza que permiten un mayor acceso al fósforo orgánicamente limitado. En las fases tempranas de la sucesión o en ambientes severamente perturbados, las respuestas fenológicas y morfológicas de muchas especies al estrés ambiental pueden ser severamente limitadas. El efecto más común es la eliminación o debilitamiento de especies con habilidad competitiva dentro de su sistema natural. Estas especies son sustituidas por plantas capaces de tolerar las formas de estrés predominantes (química y física); v.g. especies ruderales (poseen características tales como altas tasas de materia orgánica, maximización de la producción de semillas y producción temprana de flores; Grime 1977). El desarrollo de estas especies ruderales puede regenerar microhabitats aun más inhóspitos para la germinación y sobrevivencia de las especies naturales del bosque. En este proceso, la sucesión podría estancarse, no permitiendo la regeneración y desarrollo de especies de otros grupos de especies, como las competidoras y a las tolerantes al estrés (census Grime, 1977, 1979).

Los bosques tropicales secos (BTS) se encuentran en regiones con largos periodos de sequías anuales y buena parte de ellos, se encuentran en suelos con deficiencias nutricionales (Vitouseck, 1984). Por lo tanto, la fisiología, fenología y patrones reproductivos y sucesionales de las poblaciones de especies, de estos bosques, son condicionadas por estas características limitantes. El presente estudio nos ha permitido avanzar en el conocimiento sobre el efecto del aumento de la disponibilidad de nutrientes en la dinámica de plántulas de bosques tropicales secos. Se puede concluir que en los bosques tropicales secos, en estadios sucesionales más tempranos, la fertilización principalmente con fósforo, asociada a la disponibilidad natural de otros recursos como la masa de suelo y la cantidad de luz, puede aumentar el éxito de reclutamiento y sobrevivencia de la comunidad de plántulas (Figura 2, Tabla 1). En el sitio más viejo, a pesar de la disminución del índice de diversidad

registrado después de dos años de fertilización con P, no hubo una pérdida mayor de especies; pero si un aumento notorio en el reclutamiento de individuos de dos especies. Por lo tanto, a pesar de que un aumento en la disponibilidad de recursos provocó una disminución de la diversidad, en consonancia con algunas de las teorías expuestas en los párrafos anteriores, las causas fueron

Tabla 1 – Resumen de los efectos de la fertilización de N y P sobre la dinámica de plántulas de árboles en un bosque tropical seco, después de dos años, en dos sitios con diferente status sucesional (igual =, positivo +, negativo -).

Sitios	Fertilización	Diversidad	Riqueza de especies	Numero de individuos	Reclutamiento
	Control	=	=	=	=
Joven (10 años)	N	=	=	+	=
	P	=	=	=	=
	NP	=	=	=	=
Viejo (50 años)	Control	=	=	=	=
	N	=	=	=	=
	P	-	=	=	+
	NP	=	=	=	=

diferentes, pues no hubo un desplazamiento de otras especies. También parece que en los BTS, la diversidad no varía mucho con el tiempo de regeneración: Se encontró una diferencia de 0.2 en el valor del índice de diversidad entre un sitio de 10 años de regeneración con uno de 100 años en Yucatán (Rico-Gray y Garcia-Franco,1992). Tampoco se encontró diferencias en diversidad en el sitio nuevo y viejo de este estudio. Se puede inferir que posiblemente la diversidad no sea un buen parámetro para medir el desarrollo de los BTS en Yucatán. La fertilización con nitrógeno aumentó el número de individuos hacia el final del estudio. En este caso, posiblemente un aumento de un recurso (N) sumado a una mayor disponibilidad de luz, promovió la coexistencia entre un número mayor de individuos.

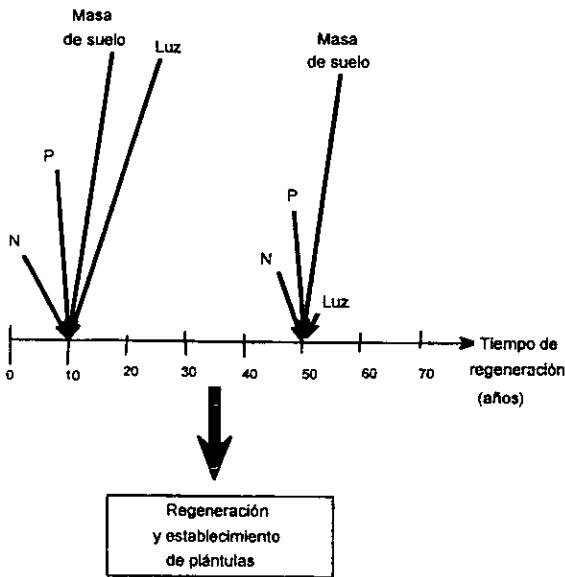


Figura 2. Intensidad del efecto de diferentes recursos sobre la dinámica de la población de plántulas en dos bosques secundarios tropicales secos con diferentes tiempos de regeneración (el largo de la flecha significa la intensidad del efecto en la dinámica de las plántulas)

En Yucatán, debido a ausencia de bosques maduros, no tenemos elementos para concluir si la sucesión bajo la fertilización, se dirige hacia un bosque maduro. Sin embargo examinando la dinámica de algunas especies más abundantes en la fase adulta, y comparándolas con la abundancia de estas especies en la fase de plántulas en los dos sitios, así como, tomando como referencia las descripciones de la abundancia de las especies arbóreas de un bosque de 100 años, cerca de la ciudad de Mérida en Yucatán (Rico-Gray y Garcia-Franco,1992) se puede observar algunas tendencias positivas hacia a la composición de un bosque más maduro (tabla 2). A *grosso modo*, algunas especies presentes en la fase adulta en el sitio viejo y que estuvieron presentes en el estudio de Rico-Gray y Garcia-Franco (1992), bajo la fertilización, principalmente con fósforo tuvieron el VIR aumentado después de dos años en la fase de plántula, lo que significa que tuvieron un mayor reclutamiento y una mejor sobrevivencia en estos ambientes fertilizados. *P. brasiliense* no estuvo presente

en el bosque de cien años; pero por el estudio de la dinámica de sus plántulas y su total ausencia en el bosque joven demuestra un comportamiento típico de especie de bosque maduro. Esta especie tuvo su VIR aumentado incluso en el tratamiento sin fertilización; sin embargo se encontró que la fertilización con P aumentó de manera contundente su reclutamiento. Por otro lado, en el bosque joven, especies con un mayor VIR en la fase adulta, fueron también beneficiadas por la fertilización, en la fase de plántula; sin embargo, los adultos de *A. riparia* tuvieron un VIR en el bosque viejo casi igual al encontrado en el bosque joven. *A. gaumeri*, aparece en el bosque de cien años, sugiriendo que estas dos especies pueden formar parte de los bosques maduros. En menor proporción, en este caso en el sitio viejo, la fertilización con NP aumentó su VIR. Por otro lado, también se registraron especies consideradas pertenecientes a fases tempranas de la sucesión y que no aparecen en el sitio más viejo, ni como árbol ni como plántula. Este es el caso de *Leucaena leucocephala*, que aumentó considerablemente su VIR bajo la fertilización (Anexo I, cap. 4). Sin embargo, *Indigofera* sp, considerada una especie de sucesión temprana, tuvo un gran aumento en su VIR, incluso en el testigo en el sitio joven; pero en el sitio viejo, solamente bajo la fertilización con NP, tuvo un aumento de su VIR de sólo 1% (cap. 4 anexos I y II). Debemos considerar también que otras variables como la disponibilidad de luz y la cantidad de suelo, influyeron en el reclutamiento y la sobrevivencia. La mayor disponibilidad de luz en el sitio más joven, permitió que un mayor número de especies respondiera positivamente a la fertilización, incluyendo especies de etapas sucesionales tempranas; sin embargo examinando la abundancia de las especies existentes en el bosque de 100 años y comparándolas a otras etapas más jóvenes de regeneración en el mismo trabajo (1, 6, 10, 15 30 y 40 años de abandono), solamente 9 de 84 especies evaluadas estuvieron presentes en las parcelas de 100 años, y solamente dos presentaron gran abundancia. De esta manera, saber hacia donde se dirige la sucesión en Yucatán parece en primera mano, bastante difícil de predecir.

Tabla 2 – Valor de importancia relativo de algunas especies presentes en los bosques tropicales secos de Yucatán, en la fase adulta y en la fase de plántula, y su abundancia relativa en la fase adulta en un bosque de 100 años en la misma región.

Especie	Fase adulta		Fase plántula								100 años
			Cambios de RIV								
			Sitio joven				Sitio viejo				
	Sitio joven	Sitio viejo	C	N	P	NP	C	N	P	NP	
<i>Bursera simaruba</i>	3.3	10.2				2	6	12	10	6	14
<i>Gymnopodium floribundum</i>	0.5	4.4	-1			11	-1		1		99
<i>Apoplanesia paniculata</i>		9.3					0	0	1	1	3
<i>Phyllostylon brasiliense</i>		9.1					9	6	8	9	
<i>Acacia riparia</i>	1.3	1.6	0	3	5	4		2			-2
<i>Mimosa bahamensis</i>	8.7	1.1	3		4	6					
<i>Acacia gaumeri</i>	11.5	6.2	2	1	5	4	-4	-2	-3	3	7

Por lo tanto, utilizando los limitados ejemplos citados arriba, se puede pensar que la fertilización en algunos casos esta beneficiando el poblamiento de especies de fases más adelantadas de la sucesión en cada bosque. De esta manera, la fertilización podría ser considerada una herramienta a ser utilizada en la restauración de bosques tropicales secos secundarios y su eficacia dependerá del tiempo de regeneración en que se encuentra el sitio y ciertamente de otras condiciones abióticas, principalmente la disponibilidad de luz y limitaciones de ciertos nutrientes. Sin embargo, es notoria la ausencia de estudios conclusivos, principalmente en el campo, que acompañen la dinámica de plántulas hasta que alcancen fases más maduras; que identifiquen nichos de regeneración para la gran mayoría de las especies de los BTS, debido a que, las respuestas hasta ahora encontradas presentaron grupos de especies que respondieron positivamente a un aumento de recursos, principalmente luz y nutrientes. También son necesarios estudios fisiológicos de cómo estas especies responden a un aumento de estos recursos. Este tipo de estudios, sumados a los realizados hasta ahora, serían por supuesto, fundamentales en los esfuerzos para la restauración de los bosques tropicales secos.

Referencias Bibliográficas

- Bradshaw, A. 1996. An ecologist viewpoint. En: I. Rorinson, (ed.), *Ecological Aspects of Mineral Nutrition of Plants*, pp. 415-427. Blackwell, Oxford, UK.
- Chapin, F. S. III, Moilanen, L. y Kielland, K. 1993. Preferential use of organic nitrogen for growth by non micorrhizal arctic sedge. *Nature* **361**: 150-153
- Chapin, F. S. III, Reynolds, H., D'Antonio y Eckhart, V. 1996. The functional role of species on functional ecosystems. En: B. Walker, (ed.) *Global Changes in Terrestrial Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge , UK.
- Goldberg, D. E. 1990. Components of resource competition in plant communities. 27-49 In: J. B. Grace and D. Tilman (eds) En: *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego, C. A. EUA.
- Gonzalez, R. M. 1996. *Establishment of three rain forests along the riparian corridor pasture gradient in Los Tuxtlas, Mexico*. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, EUA. Tesis Doctoral.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat* **111**: 1169-1194.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.
- Gulmon, S. I., Chiarello, H. A., Mooney, H. A. y Chu, C. C. 1983. Phenology and resource use in three co-occurring grassland annuals. *Oecologia* **58**: 33-42.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Amer. Nat.* **113**:81-101.
- Huston, M. A. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *J. of Biogeography* **7**: 147-157.

- Harper, J. L. 1977. *Population of biology of plants*. Acad. Press. New York, EUA.
- Nepstead, D., Uhl, C. y Serrão, E. A., 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case of study from Paragominas, Pará, Brazil. En: A. B. Anderson (ed), *Alternative to deforestation: steps toward sustainable use of the Amazonia forest*, pp 215-229. Columbia University Press. New York. USA.
- Nepstead, D. & Uhl, C. 1991. *Abiotic barriers to tree establishment in Amazon old fields* (manuscrito no publicado).
- Newman, E. I. 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature* 244:310-312.
- Rico-Gray, V. y García-Franco J. 1992. Vegetation and soil seed bank on successional stages in tropical lowland deciduous forest. *J. Veg. Sci.* 3: 617-624.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*, Princeton University Press, EUA. 295p.
- Tilman, D. y Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: R. Rickelms and D. Schlüter (eds), *Species Diversity*, pp 223-232. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*, Princeton University Press. 295 p.
- Vitousek, P. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65. 285-298.
- Wright, S. J. 1992 Seasonal drought, soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. *Trends in Ecology and Evol.* 7: 260-263