

VEGETATION AND SOIL PROPERTIES IN TWO TROPICAL DRY FORESTS OF DIFFERING REGENERATION STATUS IN YUCATAN

VEGETACIÓN Y PROPIEDADES DEL SUELO EN DOS BOSQUES TROPICALES SECOS DE DIFERENTE ESTADO REGENERACIONAL EN YUCATÁN

Eliane Ceccon¹, Ingrid Olmsted², Carlos Vázquez-Yanes^{1†} and Julio Campo-Alves¹

¹Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275. 04510 México D.F. (jcampo@miranda.ecologia.unam.mx). ²Centro de Investigación Científica de Yucatán. Apartado Postal 87, Mérida, Cordemex 97310, Yucatán.

ABSTRACT

Soil properties, species composition and structure in secondary tropical dry forests of Yucatán, México, were studied, comparing a young (10 year-old) and an old (~60 year-old) forest. Sixteen plots (12x12 m) were sampled in each forest type. Species richness varied little with forest age. Basal area, available soil P and total soil P increased with age, but soil organic C and total soil N did not vary with age of forest. 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 age. Although stem density shows a relation with soil properties in the young forest, the influence of biogeochemical characteristics on species richness and individual density may increase with time since forest regeneration.

Key words: Carbon, forest regeneration, nitrogen, phosphorus, species richness-soil relations.

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 (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. During the growth process, henequén is alley-cropped with slash-and-burn agriculture (milpa) for about two or three years until maturity. This

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 ~60 años. En cada bosque se muestrearon 16 parcelas (12x12 m). La riqueza de especies varió poco con la edad del bosque. El área basal de los árboles, disponibilidad y contenido total de P en el suelo aumentaron con la edad del bosque; sin embargo, el C orgánico y N total del suelo no cambió con la edad. 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 edad adulta. Si bien en el sitio con bosque joven la densidad de tallos estuvo relacionada con las propiedades del suelo, la influencia de las características biogeoquímicas en la riqueza de especies y densidad de individuos parece aumentar con el tiempo de regeneración del bosque.

Palabras clave: Carbono, regeneración de bosques, nitrógeno, fósforo, relaciones riqueza de especies-suelo.

INTRODUCCIÓN

La agricultura temporal es practicada cada año por 240 a 300 millones de personas, y afecta más de 400 millones de ha de la tierra cultivable del planeta (Brady, 1996). La práctica es un proceso de varios pasos que incluye selección del sitio, clareo del bosque mediante roza-tumba-quema, cosecha, abandono de la tierra y regeneración de la vegetación (Kleinman *et al.*, 1996).

En la Península de Yucatán, los antiguos Mayas han usado extensivamente el bosque tropical seco en la agricultura con el fin de satisfacer sus necesidades de alimentos y fibras (Gómez-Pompa *et al.*, 1987). El cultivo de henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) fue una de las actividades agrícolas más importantes de los Mayas (Primack *et al.*, 1998). Durante la década de los 70 esta actividad empleó cerca de 50% de la población económicamente activa de esta región. La planta de henequén requiere de varios años de crecimiento antes de alcanzar el

Recibido: Mayo, 2001. Aprobado: Julio, 2002.

Publicado como ENSAYO en *Agrociencia* 36: 621-631. 2002.

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 plant composition in the Yucatán Peninsula; and 2) most areas in the lowland tropics 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 changes in the diversity of trees 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, tree species richness tends 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 create a positive feedback on the nutrient cycling, that affect the spatial variation of soils (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 relation of species occurrence with soil properties in secondary tropical dry forests has not been evaluated.

In this study, it is explored: 1) The extent of the variation in soil fertility properties at stand's scale and it is evaluated if this variation could influence species' richness and structure of vegetation; and 2) if the relation

estado productivo. Durante el proceso de crecimiento, el henequén es cosechado conjuntamente con agricultura de roza-tumba-quema (milpa) durante dos o tres años hasta alcanzar su maduración. Este patrón de cultivo produce un mosaico complejo de paisajes con bosque secundario, henequén y milpa-henequén. Así, las grandes áreas de bosque tropical seco existentes en la Península de Yucatán, consideradas por mucho tiempo como bosques primarios son, sin lugar a dudas, bosques secundarios.

El estudio de esta vegetación secundaria es de suma importancia porque: 1) Las actividades que modifican la vegetación pueden haber contribuido a la selección de ciertas características en las plantas (Rico-Gray y García-Franco, 1992) y ciertamente, haber cambiado la composición de plantas en la Península de Yucatán; y 2) la mayor parte de las tierras tropicales bajas con bosque seco estacional se encuentran clareadas o cubiertas con bosque secundario (Brown y Lugo, 1990; Trejo y Dirzo, 2000). Además, en la actualidad muchos científicos piensan que eventualmente todos los ecosistemas serán manejados en mayor o menor grado y, particularmente, los bosques del mundo se perciben como ecosistemas dominados por el hombre (Noble y Dirzo, 1997).

La información existente sobre regeneración de bosques secundarios demuestra que las especies de plantas se acumulan a tasas relativamente rápidas (Brown y Lugo, 1990). Existen muchos factores que influyen en la recuperación de la composición de especies. Para bosques tropicales húmedos, los estudios sugieren que frecuentemente la falta de nutrientes en el suelo impide la recuperación (Holl, 1999). Los estudios sobre composición de especies de bosques tropicales secundarios sugieren que las especies dominantes pueden reflejar usos previos de la tierra (Sabogal, 1992). Por otra parte, el gran número de especies que aparecen durante la regeneración de bosques tropicales indica que las oportunidades para el establecimiento de especies son altas. Así, el patrón de cambios en la diversidad de especies de árboles en los bosques secundarios es aún poco entendido.

La influencia que pudieran ejercer los factores del suelo sobre la presencia de especies en bosques tropicales ha intrigado a los investigadores por mucho tiempo (Sollins, 1998). Generalmente, la riqueza de especies de árboles en bosques tropicales tiende a aumentar con la fertilidad del suelo (Givnish, 1999). Los suelos en las regiones tropicales presentan una variación espacial mayor que la sugerida previamente (Richter y Babbar, 1991). Esta variación controla directamente el establecimiento y crecimiento de las plantas. En bosques tropicales secos, la variación en vegetación y suelos puede ocurrir a escala de kilómetros (Oliveira-Filho *et al.*, 1998). También, las plantas tienden a crear una retroalimentación positiva sobre el ciclo de nutrientes, afectando así la variación espacial de los suelos (González y Zak, 1994). A pesar de la relevancia de la influencia de los suelos sobre

between soil and vegetation changes with forest age. First, the tree and shrub species composition and structure of two sites at different regeneration stages (10 and ~60 year-old) in the tropical dry forest of Yucatán is described. Then organic carbon, nitrogen and phosphorus content of soils for both forest sites is analyzed. Last, the extent to which sprouting affects forest recovery is explored.

METHODS

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

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 plots of 12 x 12 m with 8-m buffers among them were established in two sites with secondary tropical dry forest. Both sites, with about 1.5 km distance between them, were previously used for henequén growing and for slash-and-burn agriculture and were abandoned at different times. One site was abandoned about 60 years ago (old secondary forest) and the other 10 years ago (young secondary forest).

Within each plot, all trees with a stem diameter at breast height (DBH) ≥ 2.5 cm were identified and DBH was measured during May 1998. Saplings with a stem height ≤ 1 m were identified within a subset of four 1x1 m sub-plots randomly established in the central 36 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, saplings were sampled in the dry season (March) and in the rainy season (September) of 1998. The origin of saplings (seedling or sprout from the coppice shoot) 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 at both sites.

For analysis of soil chemical properties, four samples were collected from the upper 5 cm soil layer at each plot in each site during March (dry season) and September (rainy season) of 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 of subsample 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

los árboles para los cultivos transitorios con pocos insumos o en sistemas agroforestales, así como la importancia de los gradientes nutricionales sobre la recuperación del bosque, la relación entre la presencia de especies y las propiedades del suelo en bosques tropicales secos no ha sido evaluada.

En este estudio, se explora: 1) La amplitud de variación en las propiedades de fertilidad del suelo a escala de stand y si esta variación podría influir en la riqueza de especies y estructura de la vegetación; y 2) si la relación entre el suelo y la vegetación cambia con la edad del bosque. Primeramente, se describe la composición de especies de árboles y arbustos y la estructura de dos sitios con diferente estado de regeneración (10 y ~60 años) en el bosque tropical seco de Yucatán. Para ambos sitios boscosos se analiza el contenido de carbono orgánico, nitrógeno y fósforo de los suelos. También se explora en qué grado la producción de rebrotes afecta la recuperación del bosque.

MÉTODOS

El estudio se realizó en la región del Parque Nacional Dzibilchaltún, localizado en el noroeste de la Península de Yucatán (21° 06' N y 89° 17' O), cerca de la ciudad de Mérida. El clima es cálido y subhúmedo. La temperatura media es 25.8 °C, y el rango de lluvia anual de 800 a 900 mm, de la cual la mayor parte ocurre entre junio y octubre (J. Espinoza, com. pers.).

La topografía en esta región es de áreas planas. La litología predominante incluye materiales del Plioceno tardío, con áreas numerosas de calizas expuestas (Duch-Gary, 1988). Los suelos (Rendolls líticos) son principalmente superficiales (<10 cm de profundidad), muy orgánicos (contenido de materia orgánica >20%), y descansan directamente sobre carbonato de calcio meteorizado. La vegetación predominante en el área es el bosque tropical caducifolio con una altura media del dosel de 6 a 8 m (Miranda, 1958).

En 1997 se establecieron 16 parcelas de 12x12 m separadas entre sí por 8 m de amortiguamiento en dos sitios con bosque tropical seco secundario. Ambos sitios, separados por una distancia de aproximadamente 1.5 km, fueron utilizados previamente para el cultivo de henequén y agricultura de roza-tumba-quema, y posteriormente abandonados. Uno de los sitios fue abandonado hace aproximadamente 60 años (bosque secundario viejo) y el otro fue abandonado 10 años atrás (bosque secundario joven).

En mayo de 1998 se identificaron todos los árboles presentes en cada parcela cuyo tallo tuviera un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm y se registraron sus DAP. Se establecieron al azar cuatro cuadros de 1x1 m en los 36 m² centrales de cada parcela y se identificaron las plántulas cuya altura fuera ≤ 1 m. Considerando el efecto que tiene la estacionalidad de las lluvias en la fenología del bosque (Holbrook *et al.*, 1995) y en la disponibilidad de nutrientes (Campo *et al.*, 1998) en ecosistemas de bosque seco, se muestrearon las plántulas durante la estación seca (marzo) y durante la estación lluviosa (septiembre) de 1998. Para cada plántula se registró su origen (semilla o rebrote a partir de la base del tallo).

(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). Using a *t*-test for independent samples, the overall mean basal area, soil organic C, total N, available P and total P between young forest and old forest in the study area were compared. The relationship between vegetation composition and structure with the soil organic C, N and P content was explored by first constructing scatter plots and then calculating Pearson correlation coefficients. Plot means were used in all correlation analysis. Where necessary, data were log-transformed. Both untransformed and transformed data were analyzed for skewness and kurtosis. These data also met the assumption of homogeneity of variances (Bartlett's test). All statistical analyses were performed using STATISTICA (5.0), and significance was established at $p=0.05$.

RESULTS

Tree species composition

There were 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. Stem density ($\text{DBH} \geq 2.5$ cm) was 4358 ± 282 stems ha^{-1} (average $\pm$ S.E.); only 34% of those stems were greater than 5 cm in DBH. The basal area of stems ≥ 2.5 cm in diameter was 9.4 ± 0.8 m^2 ha^{-1} . Nearly 72% of the basal area was accounted for stems ≥ 5 cm in diameter.

In the old secondary forest, 42 tree and shrub 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 ≥ 2.5 cm was 4015 ± 321 stems ha^{-1} and 43% of those stems were greater than 5 cm. The basal area of trees ≥ 2.5 cm in diameter was 15.0 ± 1.3 m^2 ha^{-1} . Approximately 81% of the basal area occurred in stems ≥ 5 cm in diameter.

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 forest). However, tree basal area increased, as expected, with age of stand ($t_{30}=3.8$, $p<0.01$).

Sapling species composition

Dry season

The number of tree and shrub species in the young and old secondary forest was 32 and 34 (Table 2). In both sites, Leguminosae 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%.

La composición y estructura de la comunidad en el bosque joven y en el viejo se describió con base en los datos sobre identidad de las especies, densidad, frecuencia y área basal de los individuos muestreados. Se calculó el valor de importancia de las especies (Curtis y McIntosh, 1950) y el índice de diversidad de especies de Shannon (Pielou, 1966) para árboles y plántulas en ambos sitios.

En cada parcela se tomaron cuatro muestras de los 5 cm superiores del perfil del suelo durante marzo (estación seca) y septiembre (estación de lluvias) de 1998 para analizar sus propiedades químicas. Previamente a los análisis, el suelo fue aireado y molido para pasar por un tamiz de 2 mm. El C orgánico del suelo se determinó por colorimetría siguiendo el procedimiento de oxidación por dicromato (Nelson y Sommers, 1982). El P disponible se determinó en una submuestra de 0.5 g de suelo extraído con 30 mL de NaHCO_3 0.5 N (Watanabe y Olsen, 1965) y el P total usando el procedimiento de digestión de Kjeldahl seguido por análisis de colorimetría (Olsen y Sommers, 1982). El N total se determinó a partir de digestión Kjeldahl (Bremner y Mulvaney, 1982).

Las diferencias en composición de especies entre los dos sitios se evaluaron con el índice de Jaccard (Krebs, 1989). Las medias del área basal, C orgánico del suelo, N total, P disponible y P total en el bosque joven y en el viejo del área de estudio se compararon mediante la prueba de *t* para muestras independientes. La relación entre la composición y estructura de la vegetación con el contenido de C orgánico, N y P del suelo se investigó construyendo primero gráficas de dispersión y luego calculando los coeficientes de correlación de Pearson. En todos los análisis de correlación se usaron los valores promedio. Cuando fue necesario, los datos se transformaron logarítmicamente. Se analizó la asimetría y kurtosis de ambos conjuntos de datos, transformados y no transformados. También se probó la homogeneidad de varianzas de los datos (Prueba de Bartlett). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATISTICA (5.0), y la significancia estadística se estableció con $p=0.05$.

RESULTADOS

Composición de especies de árboles

En las parcelas de muestreo del bosque secundario joven se encontraron 33 especies de árboles y arbustos (Cuadro 1). La familia Leguminosae presentó el mayor número de especies y valor de importancia, representando 49% y 67% del total de especies e importancia relativa. La densidad de tallos ($\text{DAP} \geq 2.5$ cm) fue 4358 ± 282 tallos ha^{-1} (media $\pm$ E.E.); solamente 34% de los tallos alcanzaron DAP mayores de 5 cm. El área basal de los tallos ≥ 2.5 cm en diámetro fue 9.4 ± 0.8 m^2 ha^{-1} . Aproximadamente 72% del área basal total fue producida por tallos ≥ 5 cm en diámetro.

En el bosque secundario viejo, se identificaron 42 especies de árboles y arbustos (Cuadro 1). La familia Leguminosae incluyó 31% de las especies y representó 43% del valor relativo de importancia total. La densidad de árboles ≥ 2.5 cm fue 4015 ± 321 tallos ha^{-1} y 43% de

Table 1. Importance values (%) for tree (≥ 2.5 cm DBH) species in young (10 year-old) and old (~60 year-old) secondary tropical dry forest in Yucatán, México.**Cuadro 1. Valor de importancia (%) para especies de árboles (≥ 2.5 cm DAP) en un bosque seco tropical secundario joven (10 años) y en uno viejo (~60 años) de 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	9.5	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.	1.6	3.8
<i>Randia aculeata</i> L.	1.6	5.9
<i>Bunchosia glandulosa</i> Turcz.	1.5	0.7
<i>Acacia riparia</i> Kunth.	1.3	1.6
<i>Caesalpinia yucatanensis</i> Grenm.	1.1	0.7
<i>Capparis incana</i> Kunth	1.0	
<i>Pisonia aculeata</i> L.	1.0	
<i>Caesalpinia vesicaria</i> L.	0.7	
<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	0.7	
<i>Senna racemosa</i> (Mill.) Irwin and Barneby	0.7	0.4
<i>Cnidocolus 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

los tallos superaron los 5 cm. El área basal de árboles ≥ 2.5 cm en diámetro fue $15.0 \pm 1.3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. Los tallos ≥ 5 cm en diámetro representaron aproximadamente 81% del área basal total.

La similitud en especies entre los dos bosques fue baja ($S_j=0.31$). La diversidad de especies de árboles no presentó diferencias significativas entre sitios ($H=1.222$ y $H=1.257$, para el bosque joven y el viejo). Sin embargo, el área basal aumentó, como era esperado, con la edad del stand ($t_{30}=3.8$, $p<0.01$).

Composición de especies de plántulas

Estación seca

El número de especies de árboles y arbustos en el bosque secundario joven y en el viejo fue de 32 y de 34 (Cuadro 2). En ambos sitios, la familia Leguminosae constituyó el grupo más importante. Cabe destacar que, mientras esta familia representó 27% del valor de importancia relativa en el bosque viejo, en el bosque joven solo alcanzó el 14%.

La densidad de tallos medida en las parcelas de muestreo varió de 141 a 274 individuos en 64 m^2 , en el bosque joven y en el viejo, respectivamente. Sólo 18 y 15% de los individuos se regeneraron a partir de rebrotes en el bosque joven y en el viejo. Por otra parte, del total de especies, el 44% en el bosque joven y el 32% en el bosque viejo mostraron capacidad para regenerarse por rebrote.

La composición de especies presentó una similitud baja ($S_j=0.20$) entre sitios. La diversidad en el bosque joven ($H=1.230$) fue muy similar a la estimada para el bosque viejo ($H=1.239$).

Estación lluviosa

Un total de 44 y 40 especies de plántulas fueron identificadas para el bosque joven y el viejo durante la estación lluviosa (Cuadro 2). También, al igual que en la estación seca, Leguminosae fue la familia más importante en ambos sitios, con un valor de importancia relativa superior al 30%.

La densidad de tallos en ambos bosques fue similar (465 y 407 individuos en 64 m^2 , para el bosque joven y el viejo). El número de individuos que se regeneraron a partir de rebrote en ambos sitios fue bajo (20% en el bosque joven y 32% en el viejo). Poco más de un tercio de las especies presentaron capacidad para regenerarse por rebrote (joven, 32%; viejo, 35%).

Al comparar la composición de especies de los sitios, la similitud resultó baja ($S_j=0.31$). Las medidas de diversidad de especies no presentaron diferencias significativas entre los dos bosques ($H=1.288$ y $H=1.270$ para el bosque joven y el viejo).

Stem density measured on the sample plots varied from 141 to 274 individuals in 64 m², in the young and in the old forest, respectively. Only 18% and 15% of the individuals regenerated from sprouts in the young and in the old forest. On the other hand, of all species, 44% in the young and 32% in the old forest showed capacity to regenerate by 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 sapling species were identified for the young and the old forest, (Table 2). Also, similar to the dry season, Leguminosae was the most important family in both sites, with relative importance values greater than 30%.

Stem density was similar between forests (465 and 407 individuals in 64 m², for young and old forest). The number of individuals regenerating from sprout was low in both sites (20% in the young and 32% in the old forest). Slightly more than one third of the species showed ability to regenerate by sprout (young, 32%; old, 35%).

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).

Seasonal comparison of sapling communities

Sapling density and species number 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).

Soil properties

The majority of plots in the young secondary forest had soils with concentrations of organic C ranging from 11.3 to 37.3% (see average and standard errors in Table 3). Total N and P varied from 0.7 to 1.7% and 0.14 to 0.30%. Available P was the most variable characteristic 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 varied from 0.6 to 1.7% and 0.21 to 0.56%, respectively. Organic C and total N concentrations were more variable in the dry

Variación estacional de las comunidades de plántulas

La densidad de plántulas y el número de especies en ambos bosques fueron, como se esperaba, mayores en la estación lluviosa que en la seca (Cuadro 2). Sin embargo, la diversidad de especies no cambió con la estación. El índice de similitud (S_j) en composición de especies entre estaciones fue alto (0.68 y 0.76, para el bosque secundario joven y el viejo).

Propiedades del suelo

La mayoría de las parcelas en el bosque secundario joven presentaron suelos con concentraciones de C orgánico en intervalos de 11.3 a 37.3% (ver media y error estándar en el Cuadro 3). El N y P total variaron de 0.7 a 1.7% y de 0.14 a 0.30%. El P disponible resultó ser la característica más variable, con valores de 4 a 20 $\mu\text{g g}^{-1}$. El C orgánico, N total y P disponible fueron más variables en la estación lluviosa que en la seca.

En el bosque viejo el C orgánico del suelo varió de 5.1 a 34.8% (Cuadro 3). La concentración de N total y de P total varió de 0.6 a 1.7% y 0.21 a 0.56%, respectivamente. Las concentraciones de C orgánico y N total fueron más variables en la estación seca que en la lluviosa, mientras que la correspondiente al P total lo fue en la estación lluviosa.

Las concentraciones de C orgánico y N total en los suelos del bosque secundario joven fueron comparables con aquellas del bosque secundario viejo (Cuadro 3). Sin embargo, la concentración de P en el bosque viejo fue mayor que en el joven en ambas estaciones. Las concentraciones de P disponible y total en el bosque viejo fueron 1.5 y 1.9 veces mayores que los valores medios en el bosque viejo. Así, la relación C:N no difirió entre bosques, pero la relación C:P fue mayor en el bosque joven que en el viejo.

Relaciones entre la composición de especies y estructura de los bosques con las propiedades del suelo

El análisis de los coeficientes de correlación de Pearson sugiere que algunas propiedades del suelo pueden afectar el número de individuos y la riqueza de especies de las comunidades de árboles y de plántulas. En la muestra, no existió una relación significativa entre la riqueza de especies de árboles y las propiedades químicas del suelo; sin embargo, en el bosque joven el área basal aumentó con el N del suelo y en el bosque viejo aumentó con el P del suelo (Cuadro 4). Mientras que en el bosque joven la riqueza de especies y la densidad de tallos de plántulas variaron en cierto grado como para justificar su correlación con el suelo, en el bosque viejo las especies y

Table 2. Importance values (%) for sapling species in young (10 year-old) and old (~60 year-old) secondary tropical dry forests in Yucatán, México, in the dry and rainy seasons.**Cuadro 2. Valor de importancia (%) para especies de plántulas en los bosques tropicales secos secundarios joven (10 años) y viejo (~60 años) de Yucatán, México, durante la estación seca y la lluviosa.**

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>Diospyros anisandra</i> S. F. Blake	2.3	1.0	8.0	10.8
<i>Samyda yucatanensis</i> Standl.	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>Ximenia 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

Continues...

Table 2. Continues.

Species	Young forest		Old forest	
	Dry	Rainy	Dry	Rainy
<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	0.7
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.				3.4
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. and Cham.) Benth.				0.6
<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

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 (Table 3). However, P concentration was higher in the old than in the young forest in both seasons. 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 than in the old forest.

Species composition and structure of forests related to soil properties

The analysis of Pearson correlation coefficients suggests that some soil properties may affect the number of individuals and species richness for tree and sapling communities. For the sample, there was no significant relationship between tree species richness and soil chemical properties; 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 stem density varied enough to warrant correlation analysis with soil, in the old forest sapling species and stems in the rainy season increased along with the increment of organic C and P in the soil (Table 5).

DISCUSSION

Forest regeneration

Plant species composition in both sites had little resemblance with that reported for unperturbed tropical dry forests (Miranda, 1958) and an old growth tropical

tallos de plántulas aumentaron con el incremento de C orgánico y P en el suelo en la estación lluviosa (Cuadro 5).

DISCUSIÓN

Regeneración del bosque

La composición de especies de plantas en ambos sitios tiene poco en común con la reportada para bosques tropicales secos no perturbados (Miranda, 1958) así como

Table 3. Soil properties for young (10 year-old) and old (~60 year-old) secondary tropical dry forests of Yucatán, México, in the dry and rainy season. All values are average with standard error in parentheses; ns, not significant.

Cuadro 3. Propiedades del suelo para los bosques tropicales secos secundarios joven (10 años) y viejo (~60 años) de Yucatán, México, durante la estación seca y la lluviosa. Todos los valores son media con error estándar en paréntesis; ns, no significativo.

	Young forest	Old forest	p
Dry season			
Organic C (%)	27.9 (2.2)	22.0 (3.9)	ns
Total N (%)	1.41 (0.07)	1.08 (0.14)	ns
Available P ($\mu\text{g g}^{-1}$)	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	
Rainy season			
Organic C (%)	22.8 (2.3)	19.7 (2.8)	ns
Total N (%)	1.30 (0.11)	1.34 (0.15)	ns
Available P ($\mu\text{g g}^{-1}$)	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 coefficients interrelating soil properties in the dry and rainy season with tree (≥ 2.5 cm DBH) basal area, stem density and species richness of young (10 year-old) and old (~ 60 year-old) secondary tropical dry forests in Yucatán, México; $n=16$.**Cuadro 4. Coeficientes de correlación que interrelacionan las propiedades del suelo en la estación seca y la lluviosa con el área basal, la densidad de tallos y la riqueza de especies de árboles (≥ 2.5 cm DAP) de los bosques tropicales secos secundarios joven (10 años) y viejo (~ 60 años) de 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

† = $p < 0.05$, ¶ = $p < 0.01$.

dry forest (Rico-Gray and García-Franco, 1992) in the Yucatán Peninsula. Interestingly, diversity data for our studied sites indicate that the 10 year-old secondary forest had almost completely recovered to the value of the 60 year-old secondary forest. However, there is great

con la reportada para un bosque tropical seco de viejo crecimiento (Rico-Gray y García-Franco, 1992) en la Península de Yucatán. Interesantemente, los datos de diversidad para nuestros sitios de estudio indican que el bosque secundario de 10 años de edad ha recuperado casi completamente el valor del bosque secundario de 60 años de edad. Sin embargo, existe una gran diferencia entre ambos bosques secundarios en su composición de especies. De las diez especies más importantes en el bosque joven y en el bosque viejo, solo cuatro especies en la comunidad de árboles y una en la comunidad de plántulas resultaron comunes a ambos sitios.

La regeneración vegetativa ha sido descrita como más común entre especies de árboles y arbustos de bosques tropicales secos que en su contraparte húmeda (Swaine *et al.*, 1990). Los estudios sobre los árboles adultos indican que las especies con capacidad de regenerar a partir de raíces o de rebrotes del pie del tallo tienden a dominar los bosques tropicales secos (Murphy y Lugo, 1986; Miller y Kauffman, 1998). Sin embargo, cuando se analiza la comunidad de plántulas en nuestros sitios de estudio, los resultados indicaron que el número de especies con capacidad de rebrotar es bajo. También, el número de tallos con origen de rebrote resultó bajo. Así, nuestros datos sugieren que las plántulas que regeneran a partir de rebrotes podrían ser más exitosas en alcanzar la edad adulta que aquellas generadas de semillas. Esta percepción es consistente con el análisis de la supervivencia, el cual indicó que esta es entre 3 y 20 veces mayor en plantas que rebrotan que en plantas que germinan (Ceccon *et al.*, 2002).

Table 5. Correlation coefficients interrelating soil properties in the dry and rainy season with sapling (≤ 1 m height) stem density and species richness of young (10 year-old) and old (~ 60 year-old) secondary tropical dry forests in Yucatán, México; $n=16$.**Cuadro 5. Coeficientes de correlación que interrelacionan las propiedades del suelo en las estaciones seca y lluviosa con la densidad de tallos y la riqueza de especies de plántulas (≤ 1 m de altura) de los bosques tropicales secos secundarios joven (10 años) y viejo (~ 60 años) de Yucatán, México; $n=16$.**

	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

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$.

difference in species composition between both secondary forests. For 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.

Vegetative regeneration has been described as more common amongst the tree and shrub species in tropical dry forests than in their humid counterpart (Swaine *et al.*, 1990). 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, 1986; Miller and Kauffman, 1998). However, when we analyzed the sapling community in our study sites, results indicated that the number of species with sprouting ability is low. Also, the number of stems with sprouts origin was low. Thus, our data suggest that saplings regenerating by sprouts could be more successful in reaching the adult age than saplings generated from seedlings. This finding is consistent with the analysis of sprout survival that was 3 to 20 times higher than seedling survival (Ceccon *et al.*, 2002).

Species composition and structure of forests in relation to soil properties

Although not much data are available on soil properties of secondary tropical dry forests, our values come from an organic rich soil and they fall out of upper bound of values reported for unperturbed tropical dry forests. Soil organic C in Yucatán forests averaged over 20%, which is higher than values (2 to 5%) for other tropical regions (Singh *et al.*, 1989; González and Zak, 1994). Total N and total P are much higher than those of tropical dry forests (García-Méndez *et al.*, 1991; Campo *et al.*, 2001). Available P in tropical dry forests range from 2 to 60 $\mu\text{g g}^{-1}$ (Murphy and Lugo, 1986; Singh *et al.*, 1989; Campo *et al.*, 2001), and our values fall at the lower end of that range.

Despite differences in soil properties among plots, tree species richness in both forest sites did not change with increasing soil fertility. However, sapling species in old secondary forest increased with increasing soil nutrients in the rainy season when plant nutrient uptake is active. Thus, the results from this study seem to contradict the predicted responses of tropical trees to soil fertility. Tree species richness did not show a preference for fertile sites and species richness of saplings was comparable to, or relatively more reduced by low nutrient conditions than tree species richness on a stand scale.

Relationships between vegetation and soil chemical properties were stronger in the old than in the young site. Most of the soil properties did not change with age of forest. However, P in the soil increased, probably through

Relaciones entre la composición de especies y estructura de los bosques con las propiedades del suelo

Si bien no hay muchos datos disponibles sobre las propiedades de los suelos de bosques tropicales secos secundarios, nuestros valores surgen de un suelo muy orgánico y caen por encima del límite superior de los valores reportados para bosques tropicales secos no perturbados. El C orgánico del suelo en los bosques de Yucatán promedia por encima de 20%, lo cual es mayor que los valores (2 a 5%) para otras regiones tropicales (Singh *et al.*, 1989; González y Zak, 1994). El N total y el P total fueron muy superiores que aquellos de otros bosques tropicales secos (García-Méndez *et al.*, 1991; Campo *et al.*, 2001). El P disponible en bosques tropicales secos cubre un rango de 2 a 60 $\mu\text{g g}^{-1}$ (Murphy y Lugo, 1986; Singh *et al.* 1989; Campo *et al.*, 2001), y nuestros valores se ubican en el límite inferior de este rango.

A pesar de las diferencias que presentaron las parcelas en sus propiedades del suelo, la riqueza de especies de árboles en ambos bosques no cambió con el aumento de la fertilidad. Sin embargo, en el bosque secundario viejo el número de especies de plántulas aumentó con el incremento de nutrientes en el suelo durante la estación lluviosa cuando es activa su toma por parte de las plantas. Así, los resultados de este estudio parecen contradecir las respuestas que se esperan por parte de los árboles tropicales cuando cambia la fertilidad. La riqueza de especies de árboles no presentó preferencia por los sitios fértiles y la de plántulas fue comparable a, o relativamente más reducida por las condiciones bajas de nutrientes que la riqueza de especies de árboles a escalas del stand.

Las relaciones entre la vegetación y las propiedades químicas del suelo fueron más fuertes en el sitio viejo que en el joven. La mayoría de las propiedades del suelo no cambió con la edad del bosque. Sin embargo, el P en el suelo aumentó, probablemente a partir de ingresos atmosféricos así como de la mineralización de reservas orgánicas a lo largo del desarrollo del stand. Si bien la densidad de tallos en ambos sitios presentó correlación significativa con algunas propiedades de los suelos, solo se establecieron correlaciones significativas entre la riqueza de especies y las propiedades de los suelos en el sitio más viejo.

CONCLUSIONES

Consecuentemente, puede concluirse que la influencia de las propiedades biogeoquímicas en la riqueza de especies y la densidad de individuos de la vegetación puede aumentar con la edad del bosque.

—Fin de la versión en Español—



atmospheric input and mineralization of organic reserves along development stages of the stands. Although stems density in both sites showed a significant correlation with some soil properties, only in the oldest site correlations between species richness and soil properties were found.

CONCLUSIONS

Therefore, it can be concluded that the influence of the biogeochemical properties on species richness and individual density of the vegetation may increase with forest age.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Guadalupe Chuc Puc and Pastor Gómez Xenqué for assistance in the field and to Enrique Solís, for valuable help in the laboratory. Thanks also to Rodolfo Dirzo, Octavio Miramontes and Teresa Valverde for valuable suggestions on early drafts of this paper, and to the editor and two anonymous referees that provided valuable reviews. We also acknowledge the Instituto Nacional de Antropología e Historia for access to field sites. 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.
- Campo, J., M. Maass, V. J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar and J. Sarukhán. 2001. Phosphorus cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry* 53: 161-179.
- Ceccon, E., S. Sánchez, and J. Campo. 2002. Tree sapling dynamics in two tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, México: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology*
- 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.
- García-Méndez, G., J. M. Maass, P. A. Matson and P. M. Vitousek. 1991. Nitrogen transformations and nitrous oxide flux in a tropical deciduous forest in México. *Oecologia* 88: 362-366.
- 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.
- 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.
- 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 J. B. Kauffman. 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. Beltrán, E. (ed.). IMRNR. México. pp: 215-271.
- Murphy, P. G. and A. E. Lugo. 1986. 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. Galletti and I. Ponciano. 1998. Timber, tourist, and temples. Conservation and development in the maya forest of Belize, Guatemala, and México. Island 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.
- Singh, J. S., A. S. Raghubanshi, R. S. Singh and S. C. Srivastava. 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338: 499-500.
- 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.
- Watanabe, F. S. and S. R. Olsen. 1965. Test of an ascorbic acid method for determining phosphorus in water and NaHCO₃ extracts of soil. *Soil Sci. Soc. Amer. J. Proceedings* 29: 677-678.