



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS**  
**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

Estructura y función de comunidades vegetales  
sucesionales del bosque tropical caducifolio  
del Bajío Queretano, México.

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTOR EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

**JOSÉ GUADALUPE HERNÁNDEZ ORIA**

Director de Tesis:  
Dr. Víctor Luis Barradas Miranda  
Instituto de Ecología

Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

noviembre de 2020



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.

**El cielo estaba tranquilo allá arriba, quieto, trasluciendo sus nubes entre la silueta de los palos guajes, sin hojas. No era tiempo de hojas. Era ese tiempo seco y roñoso de espinas y de espigas secas y silvestres.**

*“El hombre”*. Juan Rulfo, 1953.

**"Y poco a poco fuimos devorando la tierra.**

**Emponzoñada ya hasta su raíz,**

**no queda un árbol**

**ni un vestigio de río.**

**El aire entero es podredumbre,**

**los campos son océanos de basura.**

**Soy el último humano.**

**Sobreviví a la ruina de mi especie.**

**Puedo reinar sobre este mundo,**

**pero de qué me sirve."**

*“Séptimo sello”*, José Emilio Pacheco, 1973.

## AGRADECIMIENTOS

Al **Posgrado en Ciencias Biomédicas** de la **Universidad Nacional Autónoma de México** le agradezco la invaluable oportunidad que me brindó para cursar mis estudios de Doctorado en el Programa de Ciencias Biomédicas.

Mi mayor y muy especial agradecimiento al **Instituto de Ecología** de la **UNAM** por brindarme la oportunidad única de ser estudiante de doctorado en semejante institución. Además, debo confesar que en el Instituto de Ecología por fin conocí valores positivos que nunca había experimentado como estudiante en ningún nivel académico, lo cual tiene un gran significado y valía para mí. Todo ello ha dejado huella en mi vida y jamás lo olvidaré. Este reconocimiento desde luego va también para el personal administrativo del Instituto de Ecología.

Gracias al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, **CONACYT**, por la beca otorgada para la realización de mis estudios doctorales (**No. de becario 40284**). Ese apoyo económico fue fundamental y valioso para llevar a cabo mi investigación.

Infinitas gracias a mi Tutor Principal el **Dr. Víctor Luis Barradas Miranda**, una pieza clave en mi formación. No me equivoqué en absoluto en llegar a su laboratorio. Siempre me apoyó en todo momento, oportunamente y de principio a fin. De él recibí una total libertad para realizar la investigación y fue algo inmejorable para mis propósitos. ¡¡Muchas gracias Dr. Víctor !!

Agradezco mucho a los integrantes de mi Comité Tutor conformado por el **Dr. Enrique Martínez Meyer** y la **Dra. Ana Mendoza Ochoa**, quienes brindaron continuamente su apoyo y experiencia durante mi formación doctoral.

Muchas gracias a las integrantes de mi examen de candidatura: **Dra. María del Rocío Cruz Ortega**, **Dra. Julieta Benítez Malvido**, **Dra. Mayra Elena Gavito Pardo**, así como al **Dr. Homero Julio E. Campo Alves** y **Dr. Enrique Martínez Meyer**, quienes enriquecieron mi formación académica.

A los integrantes que formaron parte de mi jurado: **Dra. Julieta Benítez Malvido**, **Dra. Ek del Val de Gortari**, **Dra. Nadia Silvana Santini González**, **Dr. Pablo Cuevas Reyes** y **Dr. Victor Luis Barradas Miranda**, quienes a través de sus comentarios mejoraron este trabajo de investigación, muchas gracias por su experta participación.

Gracias al **Centro de Investigaciones en Ecosistemas** (CIEco, hoy Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad) de la **UNAM**, donde enriquecí mi investigación producto de fructíferas discusiones académicas durante una estancia.

El **Fideicomiso Queretano para la Conservación del Medio Ambiente (FIQMA)** por conducto del **Ing. Roberto Ramos**, otorgó facilidades para la colecta de semillas de varias especies en algunos de sus predios. Muchas gracias.

De la **Fundación Produce de Querétaro A. C.** y su laboratorio de edafología recibí atención especial para el análisis de suelos, muchas gracias.

Las autoridades y el staff del **Parque Nacional “El Cimatario”** en los municipios de Querétaro y Huimilpan facilitaron el acceso y el espacio para los experimentos del capítulo 4 que se describen en esta investigación. Quedo muy agradecido por ello y encantado con mi estancia siempre feliz en ese parque.

En todo el arduo trabajo de campo recibí la ayuda de mi amada compañera, **Lety Ángeles**, quien aguantó estoicamente los interminables meses, los días y las horas; a sol y sombra, pero siempre con su alegre presencia que hizo amena y menos pesada toda jornada de trabajo, los días todos.

A mi amigo el **Dr. Richard I. Yeaton Hawkins (qepd)**, quien siempre me alentó en mi investigación desde hace bastantes años. Me compartió sus ideas, lecciones y experiencia formidables y siempre le estaré agradecido. Hasta siempre Dick, mi cuate ecólogo gringo.

A mi amigo **Rafael Hernández Magaña “Don Rafa” (qepd)**, debo mi conocimiento para identificar todas las plantas de este trabajo. Siempre me ayudó y enseñó desinteresadamente; compartí con él inolvidables momentos en campo con su inigualable habilidad botánica para reconocer el mundo vegetal. Hasta siempre Don Rafa, extraordinario conocedor y colector botánico mexicano.

**Dr. Eduardo Castaño Tostado**, gracias por su ayuda en la revisión de los procedimientos matemáticos en el capítulo 4 de esta investigación. Dispuesto a ayudarme siempre, me aceptó en su laboratorio aún sin ser yo alumno de sus cátedras y ser ajeno a su adscripción institucional.

Fueron muchos los Ejidatarios y Comuneros de los municipios de Querétaro, El Marqués, Corregidora y Huimilpan con los que interactué durante la investigación. Particularmente agradezco a los señores **Gabriel y Juan Guardado, José Dolores Ledesma, Nicanor Gutiérrez, Federico Vargas, José Luz Barrón, Miguel Becerra y Antonio Morales**. Los campesinos que amablemente platicaron conmigo son ejidatarios y/o comuneros pertenecientes a los **Ejididos de El Nabo, San Isidro, San Miguelito, Santa Rosa, La Barreta, El Patol, El Zapote, El Puertecito, Tlacote el Alto, Peña Colorada, El Progreso, El Rosario y La Noria**. Todos ellos compartieron conmigo información muy valiosa en torno al uso agrícola y al manejo antrópico en general de un buen número de predios, lo que me ayudó a conformar la cronosecuencia de sitios sucesionales como modelo base para la investigación. Esos saberes campesinos fueron trascendentales para lograr los objetivos, sin ellos habría sido imposible conducir con esa orientación este trabajo.

Gracias también a todo el personal administrativo del Posgrado en Ciencias Biomédica, quienes siempre me facilitaron y ayudaron en los trámites académicos de manera eficiente y cordial.

## CONTENIDO

<b>RESUMEN</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	2
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	3
<b>Introducción general</b>	
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	21
<b>El bosque tropical caducifolio del Bajío Queretano, México: composición, ambiente físico, afinidades fitogeográficas y conservación de un ecosistema amenazado.</b>	
<b>CAPÍTULO 3</b> .....	64
<b>Estructura de la vegetación, propiedades del suelo y disturbio en una cronosecuencia de comunidades sucesionales de bosque tropical caducifolio del Bajío Queretano, México</b>	
<b>CAPÍTULO 4</b> .....	117
<b>Cambios funcionales en la diversidad y composición de especies del bosque tropical caducifolio sucesional post-manejo</b>	
<b>CAPÍTULO 5</b> .....	150
<b>Facilitación, coexistencia y ensamblaje de comunidades basado en rasgos funcionales del bosque tropical caducifolio sucesional</b>	
<b>CAPÍTULO 6</b> .....	183
<b>Early establishment and survival of the neotropical dry deciduous forest tree <i>Lysiloma microphyllum</i> from mountainous Bajío Queretano, Mexico</b>	
<b>CAPÍTULO 7</b> .....	199
<b>Información complementaria: biología de la germinación, banco de semillas en suelo, distribución espacial y supervivencia <i>in situ</i> de juveniles de <i>Lysiloma microphyllum</i> en ensambles sucesionalmente tempranos del bosque tropical caducifolio del Bajío Queretano</b>	
<b>CAPÍTULO 8</b> .....	210
<b>Discusión general</b>	
<b>Conclusiones generales</b>	

## RESUMEN

La sucesión secundaria causada por agricultura itinerante en bosques estacionalmente secos es un proceso complejo. El presente trabajo lo aborda desde una perspectiva estructural y funcional, considerando procesos endógenos y exógenos que pueden influenciar la dirección del desarrollo de las comunidades sucesionales en la región del Bajío Queretano, con el propósito de: 1) revalorar el bosque tropical caducifolio (BTC), sus características físicas e identidad florística; 2) evaluar la composición y estructura de las comunidades sucesionales, las propiedades del suelo y el disturbio; 3) analizar y describir los cambios durante la sucesión en términos de diversidad funcional y tendencias en la composición funcional de las comunidades; 4) incorporar conceptualmente la facilitación en los procesos de coexistencia y ensamblaje basado en rasgos funcionales de comunidades sucesionalmente tempranas; 5) determinar el microhábitat más propicio en fases tempranas (germinación y establecimiento de plántulas) del ciclo vital de *Lysiloma microphyllum* y 6) conocer los aspectos fundamentales de la biología y ecología de la germinación de esta especie, así como el banco de semillas y el patrón de establecimiento y supervivencia *in situ* de individuos juveniles. Como modelo de estudio general se utilizó una cronosecuencia de 18 sitios sucesionales con diferente edad de abandono (años), agrupados en seis categorías sucesionales (de 10 a >60 años, incluyendo tres sitios con ‘bosque maduro’ de referencia) y cuatro estadios sucesionales (temprano, intermedio, avanzado y maduro). En general se encontró que: 1) el BTC del Bajío Queretano es predominantemente semiárido (temperatura media anual < 20°C y precipitación media anual de 540 mm), establecido por encima de 2,000 m snm, su flora es relictual, marginal, de alta afinidad tropical y constituye el último refugio en la región para este ecosistema en riesgo de desaparecer localmente; 2) hay un patrón de incremento en la complejidad de la estructura vegetal y las propiedades esenciales del suelo a lo largo de la cronosecuencia, con niveles relativamente altos de disturbio antrópico; 3) la diversidad funcional en la cronosecuencia es dependiente de la riqueza de especies, mientras que la trayectoria de la composición funcional siguió un gradiente adquisitivo-conservativo; 4) la facilitación determina la coexistencia no estocástica de especies que influye en el ensamblaje de comunidades tempranas basado en rasgos funcionales; 5) el establecimiento y supervivencia tempranos de *Lysiloma microphyllum*, una especie clave en la transición arbusto/árbol, acontece significativamente más en microhábitats provistos de dosel y 6) la biología de la germinación de *L. microphyllum* depende de la imbibición hídrica, no del fuego, su banco de semillas en suelo es efímero-estacional y la supervivencia y distribución espacial de individuos juveniles están fuertemente influenciadas por las áreas con dosel. Los resultados de esta investigación sugieren que, en general, los procesos y mecanismos estudiados conforman comunidades secundarias con semejanzas y diferencias particulares en los patrones de estructura y función. Esta contribución cobra relevancia ante la relativamente escasa información del BTC sucesional post-manejo en México. Finalmente, dado que no cesa la actual alta tasa de deforestación y cambio de uso del suelo del BTC estudiado, es urgente: 1) la conservación del último relicto de BTC en el Bajío Queretano e incorporar una mayor conversión forestal a este ecosistema; 2) desarrollar y mantener una estrategia de red de conectividad del BTC a nivel regional y local y 3) asegurar la permanencia de fragmentos de bosque maduro y secundarios, representados en sus diferentes fases sucesionales.

## ABSTRACT

The secondary succession caused by shifting cultivation in seasonally dry tropical forests is a complex process. This work addresses it from the structural and functional perspective, considering endogenous and exogenous processes that can influence the direction of the development of succession communities in the Bajío Queretano región, in order to: 1) revalue the tropical dry deciduous forest (TDF), its physical characteristics and floristic identity; 2) assess the composition and structure of successional communities, soil properties and disturbance; 3) analyze and describe changes during succession in terms of functional diversity and trends in the functional composition of communities; 4) incorporate facilitation into co-existence and trait-based community assembly from early succession communities; 5) determine the most suitable microhabitat in early phases (germination, establishment and seedling survivorship) of *Lysiloma microphyllum* and 6) know the fundamental aspects of the biology and ecology of the germination of this species, as well as the seed bank and the pattern of establishment and survival *in situ* of juvenile individuals. As a general study model, a chronosequence of 18 succession sites with different age of abandonment (years) was used, grouped into six succession categories (10 to >60 years, including three sites with 'mature forest' as reference) and four stages (early, intermediate, advanced and mature). In general, it was found that: 1) the BTC of Bajío Queretano is predominantly semi-arid (annual mean temperature < 20°C and annual mean rainfall of 540 mm), established above 2,000 m snm, its flora is relict, marginal, with high tropical affinity and constitutes the last refuge in the region for this ecosystem at risk of disappearing locally; 2) there is an increase pattern in vegetation structure and essential soil properties throughout the chronosequence, with relatively high levels of anthropic disturbance; 3) functional diversity in chronosequence is dependent on species richness, while functional composition followed an acquisitive-conservative gradient; (4) facilitation promotes the non-stochastic coexistence of species influencing the trait-based community assembly in early phases; 5) the early establishment and survival of *Lysiloma microphyllum*, a key species in the shrub/tree transition, occurs significantly more in shaded microhabitats y 6) the biology of germination of *L. microphyllum* depends on water inhibition by seeds, not fire, its seed bank on soil is ephemeral-seasonal and the spatial survival and distribution of juvenile individuals is strongly influenced by canopy-cover areas. The results of this research suggest that, in general, the processes and mechanisms studied shape secondary communities with particular similarities and differences in structure and function patterns. This contribution becomes relevant due to the relatively low information of TDF succession post-management in Mexico. Finally, since the current high rate of deforestation and land use change of the studied BTC does not cease, it is urgent to: 1) conserve the last relict of BTC in the Bajío Queretano, incorporating planning for its forest conversion; 2) develop and maintain a connectivity network strategy at regional and local level for TDF and 3) ensure the permanence of old growth forest and secondary forest fragments, represented in their different succession stages.



# **CAPÍTULO 1**

## **INTRODUCCIÓN GENERAL**

## **La vegetación secundaria en la región tropical estacionalmente seca**

La sucesión se define como un cambio direccional en la composición de especies, estructura (Barbour *et al.*, 1999) y función (Kayes *et al.*, 2010) de una comunidad vegetal a través del tiempo. Si la vegetación se desarrolla a partir de cobertura distinta a la original o es derivada de disturbios naturales o agentes de perturbación humana, se denomina sucesión secundaria (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992). En las regiones tropicales del mundo, los bosques secundarios o sucesionales reconocidos como producto del disturbio humano, cubren cerca del 40% del total de área forestal (Brown y Lugo, 1990); sin embargo, informes posteriores señalaron que las comunidades bajo sucesión alcanzaban el 60% (FAO, 2005). Este escenario de destrucción está relacionado con los cambios socioeconómicos en las áreas rurales, los cuales han propiciado el abandono de las actividades agropecuarias; hecho que se traduce en un incremento significativo en áreas con bosques secundarios (FAO, 2009). En el territorio mexicano, por ejemplo, al menos un 40 % de los bosques tropicales se consideran secundarios (Challenger y Soberon, 2008).

A principios de la década del ochenta, alrededor del 42% de las áreas tropicales del mundo estaban cubiertas por bosques estacionalmente secos (Murphy y Lugo, 1986) y se considera que son el ecosistema tropical más transformado, fragmentado y destruido por actividades antropogénicas (Lerdau *et al.*, 1991), dado que el 97% (1,048,700 km<sup>2</sup>) de los bosques remanentes de este tipo en el planeta se considera en riesgo (Miles *et al.*, 2006). Estos bosques fragmentados antropogénicamente están bien representado en toda la región de Mesoamérica (DeClerck *et al.*, 2010). En México, hacia 1990 se calculó (Trejo y Dirzo, 2000) que el 73% del bosque tropical seco (en adelante, bosque tropical caducifolio [BTC] *sensu* Rzedowski, 1978), también denominado selva baja caducifolia (*sensu* Miranda y Hernández-X., 1963), había sido alterado o convertido a otros usos de suelo. Aunque es la vegetación tropical más ampliamente distribuida, presentaba las más altas tasas de deforestación (300,000 ha/año, 1.3% del área total con BTC en 1990), entre los diferentes ecosistemas tropicales en el país (Masera, 1996; Masera *et al.* 1997; Trejo y Dirzo, 2000). De acuerdo con el último inventario nacional forestal (SNIGF-CONAFOR, 2009-2014), se estimó que la condición actual del BTC es secundaria o sucesional en al menos 60% (100,000 km<sup>2</sup>) de su distribución. Específicamente en la región mexicana de El Bajío, la

pérdida del BTC se calcula en 8,000 km<sup>2</sup> (Rzedowski y Calderón, 1987) y actualmente sobrevive menos del 5% de este ecosistema, en su mayoría representado por comunidades secundarias de BTC (Rzedowski *et al.*, 2014).

### **El bosque tropical caducifolio sucesional**

A pesar del incremento en la extensión del BTC secundario, la dinámica sucesional de esta vegetación es incipientemente conocida (Gerhardt y Hytteborn, 1992). En cambio, su contraparte, el bosque tropical húmedo (BTH), ha acumulado varias décadas de estudios que han generado teoría y evidencias empíricas significativas en el proceso sucesional (*e.g.* Kenoyer, 1929; Ewel, 1977; Bazzaz y Pickett, 1980; Uhl, 1987; Brown y Lugo, 1990; Finegan, 1996; Guariguata, y Ostertag, 2001; Chazdon, 2003). Originalmente se había hipotetizado que el BTC se recuperaba rápidamente porque era más resiliente que el BTH (Ewel, 1980), hipótesis que no fue validada por falta de evidencia empírica. Sin embargo, ni esta hipótesis ni el conocimiento generado para el BTH eran aplicables al BTC, dadas las disimilitudes entre ambos ecosistemas. Algunas diferencias fundamentales del BTC y que lo distinguen del BTH son: *a*) una menor precipitación (400 mm-1850 mm), *b*) la estacionalidad de la lluvia (3-8 meses de estación seca) y *c*) un déficit hídrico, debido a una mayor evapotranspiración (ETP) y baja precipitación pluvial (PPT), es decir, un cociente  $ETP/PPT > 1$  (Murphy y Lugo, 1986). El balance hídrico negativo impone restricciones en la disponibilidad de agua, lo que resulta en un ecosistema con estrés hídrico, especialmente en la estación seca. Esta cualidad determina, en general, la composición de especies, la estructura y los procesos funcionales del sistema, rasgos también influenciados fuertemente por la variación intra e inter-estacional de la lluvia (Murphy y Lugo, 1986). Por estas razones, los patrones y mecanismos de sucesión del BTC y el BTH no pueden considerarse homólogos. Con el reconocimiento e identificación de las características fundamentales y propias del BTC, comenzó la generación de estudios exclusivos del bosque tropical estacionalmente seco del mundo (Murphy y Lugo, 1986; Bullock *et al.*, 1995).

## Sucesión secundaria, teorías relevantes

Formalmente los estudios sobre sucesión secundaria iniciaron hace un siglo con la teoría del determinismo sucesional (Clements, 1916), a partir de esta idea de una sucesión predecible, en años posteriores se agregó el concepto *individualista* de la sucesión (entendido como los componentes o partes individuales que influyen como mayores determinantes en el desarrollo de la comunidad secundaria), y se reconoció al factor estocástico en la ruta sucesional (Gleason, 1926). Más tarde se involucraron los aspectos *mecanicistas* (factores) como agentes causales, cuyo efecto directo es la sucesión en la comunidad; es decir, el sistema observado como resultado de la acción integrada y controlada de todos sus componentes (concepto *holístico*), y esta visión dominaría las décadas siguientes (Egler, 1954, Horn, 1974). Por ello se han estudiado diversos factores como parte esencial del enfoque mecanicista del proceso sucesional, entre otros: perturbación (White y Pickett, 1985), interacciones bióticas (Connell y Slatyer, 1977), el ambiente físico (Hobbs y Norton, 2004), disponibilidad de propágulos, establecimiento y crecimiento de especies (Houston y Smith, 1987).

Como parte fundamental de la visión mecanicista y holística, en los últimos 30 años se reestructuraron algunos componentes presumiblemente esenciales en la sucesión, dando lugar a la *teoría jerárquica* de la sucesión (Pickett y McDonnell, 1989). Dicha teoría asume una escala jerárquica de importancia de factores, principalmente destaca aquellos relacionados con etapas sucesionales tempranas (apertura de sitios, disponibilidad de propágulos y desarrollo diferencial de especies). Sin embargo, la sucesión puede tomar varias direcciones que pueden ser independientes o dependientes de los mecanismos involucrados o del estado inicial de la vegetación. La respuesta más reciente a esta incertidumbre se elaboró con la *teoría de estados alternativos y de transición*, basada en procesos ecológicos y teoría de sistemas (Bestelmeyer *et al.*, 2004; White, y Jentsch. 2004; Briske *et al.*, 2005). Esta propuesta hace énfasis en las trayectorias sucesionales y su dependencia de agentes causales como la condición inicial de la comunidad y su historial de uso, la estructura y composición inicial de especies y la incidencia de eventos estocásticos (Heil, 2004). Cada estado alternativo y/o de transición representa una fase espacial o temporal de equilibrio, en el cual acontecen pocos cambios abruptos o son

imperceptibles hasta su eventual transición dentro de la trayectoria sucesional (Beltesmeyer *et al.*, 2011).

### **Cronosecuencia: un modelo de estudio de los patrones estructurales y funcionales en la sucesión**

Los estudios sobre sucesión secundaria enfrentan el problema de la escala de tiempo a la cual ocurren, desde lustros o décadas, hasta cientos de años (Horn, 1975). Esta circunstancia impide detectar los cambios en las comunidades sucesionales por períodos largos de tiempo. Para evaluar e inferir cambios a largo plazo en el desarrollo de la vegetación, se han empleado cronosecuencias, las cuales reemplazan el tiempo por el espacio (Johnson y Miyanishi, 2008). Están representadas por sitios con diferente edad de abandono o desarrollo, contada a partir de algún disturbio que eliminó o afectó sustancialmente la vegetación original, siendo esta técnica la más utilizada en estudios de sucesión (Chazdon *et al.*, 2007), incluyendo estudios de sucesión secundaria en el BTC (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Este enfoque permite definir y describir patrones básicos de sucesión y formular hipótesis sobre variables explicativas de tales patrones, en la medida en que la cronosecuencia comparta relativamente sus características físicas, bióticas e historial de uso y/o desarrollo (Foster y Tilman, 2000; Johnson y Miyanishi, 2008). Sin embargo, el uso de cronosecuencias tiene un alcance limitado en explicar directamente procesos que subyacen en el desarrollo de la vegetación o discernir posibles causales de la sucesión; por lo que su valor predictivo al menos en cronosecuencias de períodos cortos (0-15 años) es, aparentemente, inferior al valor explicativo (Mora *et al.*, 2014).

En este contexto, un patrón observado frecuentemente en cronosecuencias de BTC es el incremento de varios atributos estructurales (densidad, cobertura, área basal, altura, entre otros) con relación al tiempo de desarrollo o etapa sucesional (Ceccon *et al.*, 2002; Heinrich y Hurka, 2004; Leirana-Alcocer *et al.*, 2009; Almazán-Nuñez *et al.*, 2012). Las observaciones sobre la dinámica de sucesión secundaria en BTC señalan que ésta es generalmente dependiente de: *a*) factores bióticos (Vieira y Scariot, 2006) y abióticos (Ceccon *et al.*, 2006), *b*) historial de uso en el sitio (Romero-Duque *et al.*, 2007), *c*)

disturbio local (Burgos y Maass, 2004) y *d*) disponibilidad de propágulos (banco de semillas, plántulas y rebrotes) (Maza-Villalobos *et al.*, 2011a, 2011b).

Con los recientes avances en ecología funcional (Lavorel *et al.*, 2010) se ha determinado que, paralelamente a los parámetros estructurales en una cronosecuencia, están los cambios funcionales de las comunidades secundarias del BTC (Lohbeck *et al.*, 2013). De inicio, la composición funcional, basada en la diversidad funcional (*i. e.* rasgos o atributos), parece estar relacionada con un gradiente de humedad (Pineda-García *et al.*, 2013), vinculado a su vez con el tiempo de desarrollo sucesional, dado que el ambiente sucesional cambia de seco y cálido en etapas tempranas, favoreciendo rasgos funcionales conservativos; a uno más fresco y húmedo en etapas maduras, priorizando rasgos funcionales adquisitivos (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Por lo tanto, las condiciones del medio físico prevalecientes durante la sucesión del BTC parecen influenciar fuertemente la composición funcional de las comunidades (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Además de su dependencia de los tipos de filtros existentes (bióticos o abióticos) en las etapas sucesionales (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010, Lohbeck *et al.*, 2013), el fenómeno de efecto-respuesta (rasgos funcionales) y su ubicación en las dimensiones ecológicas (estrategias ecológicas) (Lohbeck *et al.*, 2012), determina parcialmente la composición funcional de las comunidades sucesionales; pero la variación de la relación entre diversidad funcional, diversidad de especies y otros componentes estructurales, no ha sido esclarecida del todo. Adicionalmente, la probable influencia del disturbio crónico y las propiedades del suelo en la variación o modificación de este eje funcional no ha sido explorada por completo.

### **Disturbio, propiedades del suelo y sucesión**

Actualmente se considera que las formas de disturbio antropogénico que modifican las comunidades vegetales y las condiciones del suelo, son las mayores determinantes en el desarrollo de la vegetación sucesional, tanto estructural como funcionalmente (Walker *et al.*, 2010). Si el disturbio es permanente o crónico (*sensu* Martorel y Peters, 2005), las modificaciones estructurales podrían estar asociadas con los diferentes agentes de disturbio, incluyendo los factores de manejo antrópico (Quesada *et al.*, 2009), sin embargo este

componente de cronicidad en el disturbio se ha evaluado muy poco en el BTC secundario. Particularmente se ha observado que la perturbación antrópica por corte selectivo de individuos afecta directamente la estructura (Kennard, 2002) y puede generar diversas rutas sucesionales (Ruiz *et al.*, 2005). El pastoreo de ganado, por su parte, reduce la abundancia relativa y densidad de las especies de árboles de mayor tamaño; y cambia la estructura y composición de comunidades (Stern *et al.*, 2002). Con respecto a las propiedades del suelo, en estadios tempranos de BTC sucesional se ha observado un patrón de empobrecimiento de nutrientes esenciales como N, P y % de materia orgánica, para luego mostrar un incremento significativo en etapas avanzadas o maduras (Ceccon *et al.* 2002, 2003, Campo-Alves, 2003), pero Leyva *et al.* (2009) encontraron baja fertilidad en sitios de diversos estadios sucesionales, incluyendo avanzados. El efecto de la presencia o ausencia de pastoreo y su intensidad en los niveles o concentración de nutrientes no es claro todavía, dado que se han encontrado aumentos y descensos indistintamente en etapas tempranas o avanzadas de sucesión (Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008); en cambio, sí hay un aumento claro de la densidad aparente del suelo por efecto del ganado (Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008). Por consiguiente, en procesos sucesionales del BTC el impacto en suelo y vegetación por agentes de disturbio antrópico todavía carece de mucha información y soporte empírico.

### **Regeneración en las fases iniciales de sucesión**

Durante las etapas sucesionales tempranas del BTC, es fundamental el desarrollo de comunidades regenerativas basado en la germinación de semillas, el establecimiento de plántulas y los rebrotes (Maza-Villalobos *et al.*, 2011a). Este proceso resulta crucial para la dinámica sucesional, tanto en escalas temporales de corto plazo (intra-anales e inter-anales) como en el largo plazo (cronosecuencias) (Maza-Villalobos *et al.*, 2011b, Maza-Villalobos *et al.*, 2013). El balance de los mecanismos inmersos en el proceso tiene un impacto directo en la recuperación del BTC (Peguero y Espelta, 2011). Un acontecimiento relevante en esta etapa es el establecimiento de especies arbóreas en la matriz arbustiva sucesional (i.e. la fase arbusto-árbol), cuya transición hacia la proliferación de elementos arbóreos es clave en la conformación estructural y fisonómica del BTC. Las condiciones óptimas de microhábitat donde mayor éxito se ha observado en el establecimiento temprano (germinación, establecimiento y sobrevivencia), parecen responder a distintos niveles de

agua (McLaren y McDonald, 2003), luz (Zimmerman *et al.*, 2007), e interacciones bióticas (Miranda-Jacome *et al.*, 2013). Estos factores suponen alta relevancia en condiciones de mayor aridez del BTC; por esta razón el análisis de estas variables en modelos experimentales *in situ* es de gran importancia durante la fase arbusto-árbol del proceso sucesional del BTC, ya que es una etapa sucesionalmente clave en la recuperación del BTC.

### **Coexistencia y ensamblaje de comunidades sucesionales: organización estructural y funcional basada en rasgos.**

Un componente pobremente explorado en las etapas tempranas de sucesión en el BTC ha sido la organización y ensamblaje de comunidades. Persiste la idea que durante las etapas iniciales de sucesión secundaria (*i.e.* la fase-arbusto/árbol) y posterior a una perturbación significativa, ya sea natural o antrópica (Miller, 1999), la estructuración está dada por aquéllas especies con capacidad de rebrote (caulinar o epiradicular) (Miller y Kauffman, 1998), es decir, la renovación de biomasa aérea a partir de individuos cortados y/o quemados (Peguero y Espelta, 2011); y se asume que éste es el principal modo de regeneración del BTC y de reclutamiento de individuos en las comunidades (Romero-Duque *et al.*, 2007, Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Ceccon *et al.*, 2006). Si bien es una idea generalizada, no ha sido del todo sustentada. La otra alternativa a la regeneración del BTC es la colonización de áreas abiertas por arbustos leñosos como proceso central en la estructuración temprana del BTC (Rico-Gray y García-Franco, 1992; González-Iturbe *et al.*, 2002; Ruiz *et al.*, 2005). No obstante, se ha considerado de mayor relevancia el papel de los factores físicos (Ceccon *et al.*, 2006) y de menor trascendencia a los bióticos (Vieira y Scariot, 2006). Sin embargo, en la fase sucesional arbusto/árbol los factores bióticos y sus interacciones podrían tener un papel preponderante en la organización y ensamblaje (Watkins y Wilson, 2003). Dadas las condiciones ambientales limitantes en varios parámetros del BTC (principalmente los relacionados con la aridez y la fertilidad), se propicia la expresión de rasgos funcionales e interacciones bióticas (*e.g.* facilitación) que son potencialmente promotoras de coexistencia (Adler *et al.*, 2013), desde pares de especies hasta una red multiespecies (Valiente-Banuet y Verdú, 2013). En este contexto, la incorporación de la facilitación en el ensamblaje de comunidades basado en rasgos permite



identificar los mecanismos que influyen en los procesos de filtrado ambiental y diferenciación de nicho, dos componentes clave en la sucesión (Kraft *et al.*, 2008).

## **PLANTEAMIENTO GENERAL DEL PROBLEMA A INVESTIGAR**

Ante el incesante incremento de vegetación secundaria en el BTC, resulta de gran relevancia generar conocimiento de los procesos de sucesión secundaria para entender su dinámica, y así establecer estrategias para su manejo, conservación y recuperación. De estos factores depende en gran medida la continuidad de esta biodiversidad y los servicios ecosistémicos que proporciona.

Con base en esta idea, la presente investigación aborda el proceso sucesional del BTC en una región semiárida del centro de México (Bajío Queretano) desde las perspectivas *estructural* y *funcional*, en la búsqueda de respuestas sobre algunos vacíos de información de los muchos existentes actualmente sobre el particular; con la intención de contribuir a un mejor entendimiento del proceso y que éste sea potencialmente relevante en el contexto del manejo, conservación y restauración de este ecosistema, categorizado en un estatus con muy alto riesgo de desaparecer.

El presente trabajo aborda *dos enfoques complementarios* para estudiar la sucesión:

- 1) desde la visión *holística*, se analiza la sucesión como un proceso integrado y controlado por la comunidad. Esta orientación conceptual se centra en discernir patrones de las comunidades, aplicada en este trabajo a la estructura y función de comunidades sucesionales.
- 2) desde la visión *individualista*, se analizan aspectos de la historia de vida de las especies, (tanto estructural como funcionalmente), entendidos como determinantes fundamentales en la regeneración y ensamblaje de especies en la comunidad sucesional.

## **OBJETIVO GENERAL DE LA INVESTIGACIÓN**

Este trabajo de tesis tiene como objetivo dilucidar los patrones de sucesión secundaria posteriores a las prácticas agrícolas en bosques secundarios con distinta edad sucesional (remanentes relictuales) de bosque tropical caducifolio en la región del Bajío Queretano. Se enfoca en el estudio de la composición florística, la estructura, la función; y en el análisis de factores de disturbio y los cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo a lo largo de una cronosecuencia de campos agrícolas abandonados. Asimismo, el estudio está dirigido a identificar los procesos y mecanismos relevantes que favorecen la regeneración, la organización y el ensamblaje de comunidades del BTC. Para contestar esto, se plantean las siguientes

## **PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**

Las preguntas pertinentes para responder al propósito del trabajo, son:

### **Desde la *visión holística*:**

- 1) ¿Cómo son los patrones estructurales y la composición de especies en la cronosecuencia de comunidades sucesionales de BTC?
- 2) ¿Cómo es la composición y diversidad funcional y la respuesta (estrategias ecológicas) de las especies a los gradientes ambientales de la cronosecuencia?
- 3) ¿Qué relación y/o influencia tienen el disturbio crónico y las propiedades físicas y químicas del suelo en la estructura y función de la cronosecuencia?
- 4) ¿Cuáles son las características físicas, estructurales y florísticas esenciales del BTC en su área de distribución en el Bajío Queretano?

### **Desde la *visión individualista*:**

- 5) ¿Cuáles características de microhábitat favorecen el establecimiento temprano (germinación, establecimiento y supervivencia de plántulas) de *Lysiloma microphyllum*, una especie arbórea relevante en la regeneración y sucesión de comunidades secundarias?

6) ¿Cuál es el potencial efecto de la facilitación en procesos fundamentales (*e.g.* filtrado ambiental y proceso de nicho) durante la fase arbusto-árbol en la organización estructural y funcional para la coexistencia, estructuración y ensamblaje de comunidades basado en rasgos funcionales?

## **HIPÓTESIS GENERALES**

El trabajo de investigación hipotetiza que:

- a) El proceso sucesional en la cronosecuencia no es estático, existen cambios estructurales y funcionales que determinan los patrones y trayectorias en el desarrollo de la vegetación.
- b) La perturbación crónica modifica en mayor o menor grado la estructura y función de las comunidades.
- c) El desarrollo de las comunidades sucesionales desde estadios tempranos hasta maduros está ligado con variaciones en las propiedades físicas y químicas del suelo.
- d) La temperatura del mes más frío y la aridez son las variables físicas que caracterizan la distribución del BTC a escala local (Bajío Queretano), además de su identidad florística en el ámbito regional.
- e) *Lysiloma microphyllum* es una especie umbrófila en etapas tempranas (germinación, establecimiento y supervivencia) de su desarrollo, durante la fase arbusto/árbol (entrada de árboles en la comunidad arbustiva) del proceso sucesional.
- f) La composición funcional de las comunidades durante la sucesión siguen un cambio de estrategias ecológicas, de conservativas a adquisitivas, de acuerdo con un gradiente hídrico, mientras que la diversidad funcional covaria respecto a la diversidad de especies.
- g) Los mecanismos de facilitación implicados en el filtrado ambiental y la diferenciación de nicho, determinan la coexistencia y el ensamblaje de especies basado en rasgos funcionales durante la fase arbusto/árbol.

## **ESQUEMA GENERAL DE LA TESIS**

Para contestar estas preguntas y cubrir el objetivo general de esta investigación, se desarrollaron seis estudios de campo y laboratorio. Este Capítulo 1 corresponde a la introducción general y al propósito de la tesis.

En el Capítulo 2 se describe el BTC del Bajío Queretano, un tipo de vegetación que sólo se había referido brevemente pero no había sido descrito anteriormente; además, se ignoraba su presencia como parte del BTC mexicano. Se destaca su condición marginal y relictual, las amenazas actuales y el riesgo latente de extinción local. Se identifican sus características estructurales y físicas distintivas en el ámbito de su distribución; se elabora un listado florístico preliminar y se analizan las relaciones fitogeográficas de sus elementos leñosos, así como la complementariedad de especies como modelo para su conservación.

El Capítulo 3 presenta el análisis de los patrones en la estructura, diversidad y composición de especies a través de una cronosecuencia de comunidades secundarias del BTC. La cronosecuencia incluyó 18 sitios con edades de abandono desde 10 hasta >60 años y un bosque maduro” de referencia. El análisis aplicó una métrica para el disturbio crónico y analizó las propiedades físico-químicas del suelo en la cronosecuencia para conocer su relación e influencia en la estructura de las comunidades según cada sitio. Como eje esencial de este trabajo, se probó la hipótesis de la existencia de cambios en las trayectorias de las variables estructurales a lo largo de la cronosecuencia. El patrón general de la sucesión y sus particularidades, son identificados. Los resultados se comparan con otros estudios semejantes, y se discuten las posibles causas de variación o similitud en las tendencias estructurales.

Con base en los resultados estructurales, en el Capítulo 4 se aborda la composición y diversidad funcional de las comunidades sucesionales a lo largo de la cronosecuencia. Mediante el análisis del espectro de las estrategias funcionales en plantas (conservativo-adquisitivo) con base en diversos rasgos funcionales, se determinó su ubicación en la dimensión ecológica. La variación y escalamiento de la diversidad funcional (de individuo a comunidad), son analizados como un eje complementario al estructural. Se ponen a prueba las hipótesis que el gradiente de disponibilidad de agua es el principal impulsor en

la composición funcional durante la sucesión; y que la diversidad funcional incrementa con la acumulación de la riqueza de especies desde etapas tempranas a avanzadas. Se discuten las variaciones a estos patrones.

El Capítulo 5 aborda la organización y ensamblaje de comunidades secundarias en la fase arbusto-árbol bajo el concepto de núcleos de vegetación (*e.g.* manchones, parches, o mosaicos, de más de una especie leñosa; delimitados espacialmente por suelo desnudo), como entidades formadas por procesos de facilitación. Se hipotetizó que la facilitación determina la estructuración y ensamblaje de las comunidades sucesionales basada en rasgos funcionales, moldeada por filtros ambientales y procesos de nicho. Se analizó, a través de datos observados y modelos nulos, si este proceso de asociación entre plantas sigue un esquema estocástico o constituye un patrón trascendental en la comunidad. El significado ecológico y la posible relevancia del proceso en la organización, estructuración y ensamblaje de comunidades sucesionales del BTC, se discuten.

En el Capítulo 6 se conduce y analiza un experimento *in situ* para determinar el microhábitat que favorece la germinación, establecimiento y supervivencia (desde semilla a plántula) de la leguminosa arbórea *Lysiloma microphyllum*, en función de tres factores: radiación, depredación y orientación de ladera. Esta especie es clave para la recuperación del BTC y se establece en la fase arbusto-árbol del proceso sucesional. Se hipotetizó que esta especie es dependiente de microespacios sombreados en su etapa de establecimiento temprano. Se discute el papel de los factores incluidos en el modelo experimental, y su influencia en la biología de la regeneración de *L. microphyllum*.

La información complementaria a esta investigación se integró en el Capítulo 7, la cual incluye: dinámica del banco de semillas del suelo, la biología de la germinación de *L. microphyllum*, experimentos *in situ* y *ex situ* para poner a prueba la hipótesis del efecto estimulador del fuego en la germinación de la especie; valoraciones de la humedad del suelo en el proceso germinativo; así como la distribución espacial *in situ* y supervivencia de juveniles de *L. microphyllum* en ensambles de especies durante un período de tres años.

Finalmente en el Capítulo 8 se presentan la discusión y conclusión generales que emergen de la tesis. Aquí se sintetizan los hallazgos principales y los alcances de esta contribución.

Estos se contextualizan en el marco de la teoría de sucesión secundaria para el BTC derivada de predios agrícolas abandonados, así como de las condiciones físico-bióticas del BTC objeto de estudio. Los ajustes, similitudes y discrepancias de los resultados con relación a las predicciones previas sobre el BTC sucesional, se discuten y se proponen sugerencias para una ulterior mejora.

## LITERATURA CITADA

- Adler, P. B., Fajardo, A., Andrew R. Kleinhesselink A. R. y N. J. B. Kraft. 2013. Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*: 1-13.
- Almazán-Núñez, R. C, Arizmendi, M., Eguiarte, L. E. y Corcuera, P. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1096-1109.
- Álvarez-Yépez, J. C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A. y Lindquist, C. 2008. Variation in vegetation and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:355-366.
- Barbour, M., W. Pitts, F. Gilliam y M. Schwartz. 1999. *Terrestrial plant ecology*. Addison Wesley Longman.
- Bazzaz, F. A. y Pickett, S.T. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Bestelmeyer, B.T; Herrick J. E; Brown, J.R.; Trujillo D.A. y Havstad, K.M. 2004. Land management in the American Southwest: a state-and-transition approach to ecosystem complexity. *Environment Management* 34:38-51
- Bestelmeyer, B. T., Ellison, A. M., Fraser, W. R., Gorman, K. B., Holbrook, S. J., Laney, C. M., Ohman, M. D, Peters, D. P. C., Pillsbury, F. C., Rassweiler, A., Schmitt, R. J. y Sharma, S.. 2011. Analysis of Abrupt Transitions in Ecological Systems. *Ecosphere* 2(12): Article 129
- Briske, D.D.; Fuhlendorf, S.D. y Smeins, F. E. 2005. State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecological Management* 58:1-10
- Brown, S. y Lugo, A. E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6(1):1-32.
- Bullock, S., H. Mooney y E. Medina. (eds). 1995. *Seasonally Dry Tropical forests*. Cambridge University Press.
- Burgos, A. y Maass, J. M. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104:475-481.
- Campo-Alves, J. 2003. Nutrient availability and fluxes along a toposequence with tropical dry forest in Mexico. *Agrociencia*. 37(2):211-219.
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. En: Capital natural de México, vol.I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 87-108. Conabio. México, DF. México.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 6:51-71.
- Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 326: 273-289.

- Ceccon, E., Olmsted, I., Vázquez-Yanes, C. y Campo-Alves, J. 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatán. *Agrociencia*. 36(5):621-631.
- Ceccon, E., Huante, P. y Campo, J. 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. *For. Ecol. Man.* 182:387-402.
- Ceccon, E., Huante, P. y Rincón, E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute. Publicación número 42. Washington, DC., USA.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- DeClerck, F. A. J., R. Chazdon, K. D. Holl, J. C. Milder, B. Finegan, A. Martínez-Salinas, P. Imbach, L. Canet and Z. Ramos. 2010. Biodiversity conservation in human modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological Conservation* 143:2301-2313.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition- a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*. 4: 412-417.
- Ewel, J. 1977. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Tropical*. 1:103-117.
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: Manifold routes to maturity. *Biotropica*. 12:2-7.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11:119-124.
- FAO. 2005. State of the world's forests. Food and Agriculture Organization (FAO). United Nations. Roma, Italia.
- FAO. 2009. State of the world's forests 2009. Food and Agriculture Organization (FAO). United Nations. Roma, Italia.
- Foster, B. L. y Tilman, D. 2000. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146: 1-10.
- Gerhardt, K., y Hytteborn, H. 1992. Natural dynamics and regeneration method in tropical dry forests: An introduction. *Journal of Vegetation Science* 3:361-364.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Society*, 53(1): 7-26.
- Glenn-Lewin, D y E. van der Maarel. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. En: Glenn-Lewin D., R. Peet y T. Veblen (eds.) *Plant succession: theory and prediction*. Chapman & Hall, London, pp. 11-59.
- González-Iturbe, J., I. Olmsted, y Tun-Dzul, F. 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroides* Lem.) plantation in northern Yucatan, México. *Forest Ecology and Management*. 167: 67-82.
- Guariguata, M. R. y R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206.
- Heil, G. W. 2004. Modeling of plant community assembly in relation to deterministic and stochastic processes. En: V. M. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle (Eds.). *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*, pp. 230-244. Island Press. Washington, DC., USA.
- Heinrich, A. y Hurka, H. 2004. Species richness and composition during sylvigenesis in a tropical dry forest in northwestern Costa Rica. *Tropical Ecology* 45(1): 43-57.

- Hobbs, R. J. y D. A. Norton. 2004. Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. En: V. M. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle (Eds.). *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*, pp. 72-95. Island Press. Washington, DC., USA.
- Horn, H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:25-37.
- Horn, H.S. 1975. Forest succession. *Scientific American* 232:90-98.
- Huston, M. y T. Smith. 1987. Plant Succession: life history and competition. *American Naturalist* 130: 168-198.
- Johnson, E. A. y K. Miyanishi. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11: 419-431.
- Kayes, L. J., Anderson, P.D. y K. J. Puettmann. 2010. Vegetation succession among and within structural layers following wildfire in managed forests. *Journal of Vegetation Science* 21:233-247.
- Kennard D. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: Patterns of development across A 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18(1):54-66.
- Kraft, N. J. B., Valencia, R. y Ackerly, D. D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonia forest. *Science*. 322:580-582.
- Kenoyer, L. A. 1929. General and successional ecology of the lower tropical rainforest at Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 10:201-222.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lemarque, P., Colace, M., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., y Dounzet, R. 2010. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99:135-147.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez-García y J. A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40:422-431.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. y Poorter, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91, 386-398.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Poorter, L. y Bongers, F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 27, 477.
- Leirana-Alcocer, J. L., Hernández-Betancourt, S., Salinas-Pebay, L. y Guerrero-González, L. 2009. Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la selva baja caducifolia espinosa de la reserva de Dzilam, Yucatán. *POLIBOTÁNICA* 27:53-70.
- Leiva, J.A., Rocha, O. J., Mata, R. y Gutiérrez-Soto, M. V. 2009. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. II. La vegetación en relación con el suelo. *Revista de Biología Tropical. (Int. J. Trop. Biol.)* 57 (3): 817-836.
- Lerdau, M., Whitbeck, J., y N. M. Holbrock. 1991. Tropical deciduous forest-death of a biome. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 201-202.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 89-96.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H., Pérez-García, E. A., Romero-Pérez, E., Tauro, A. y Bongers, F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94(6):1211-1216.
- Mclaren, K. P. y McDonald, M. A. 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 183:61-75.
- Martorell, C. y Peters, E. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124:194-207.



Masera, O. 1996. Deforestación y degradación forestal en México. Documentos de trabajo. 19. GIRA A.C. Pátzcuaro, Mich. México.

Masera, O., M. J. Ordóñez, y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35, 256-295.

Maza-Villalobos, S., Balvanera, P. y Martínez-Ramos, M. 2011a. Early Regeneration of Tropical Dry Forest from Abandoned Pastures: Contrasting Chronosequence and Dynamic Approaches. *Biotropica* 43(6):666-675.

Maza-Villalobos, S., Lemus-Herrera, C. y Martínez-Ramos, M. 2011b. Successional trends in soil seed Banks of abandoned pastures of a Neotropical dry región. *Journal of Tropical Ecology* 27:35-49.

Maza-Villalobos S, Poorter L, Martínez-Ramos M. 2013. Effects of ENSO and Temporal Rainfall Variation on the Dynamics of Successional Communities in Old-Field Succession of a Tropical Dry Forest. PLoS ONE 8(12): e82040. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082040>

Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. y Gordon, J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491–505.

Miller, P. M. Y Kauffman, J.B. 1998. Effects of slash and burn agricultura on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecology and Management*. 103:191-201

Miller, M. 1999. Effects of deforestation on seed bank of topical deciduous forest in northwestern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 15: 179-188.

Miranda, F y Hernández-X, E.1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 23(8): 29-47.

Miranda-Jácome, A., Montaña, C. y Fornoni, J. 2013. Sun/shade conditions affect recruitment and local adaptation of a columnar cactus in dry forests *Annals of Botany* 111:293-303.

Mora, F., Miguel Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez-Jiménez, A., Trilleras, J. y Balvanera, P. 2014. Testing chronosequences through dynamic approaches: time and site effects ontropical dry forest succession. *Biotropica* 47(1):38-48.

Murphy, P. G. y Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.

Peguero, G, y Espelta, J. M. 2011. Disturbance intensity and seasonality affect the resprouting ability of the neotropical dry-forest tree *Acacia pennatula*: do resources stored below-ground matter *Journal of Tropical Ecology* 27:539-546

Pickett, S. T. A. y M. J. McDonnell. 1989. Changing perspectives in community dynamics: A theory of successional forces. *Trends in Ecological and Evolution* 4(8): 241-245.

Pineda-García, F., Paz, H. y Meinzer, F.C. 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storageand leaf shedding. *Plant, Cell & Environment*, 36, 405–418.

Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeita, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, B. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago and G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.

Rico-Gray, V. y García-Franco, J. G. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland decicuuous forest. *Journal of Vegetation Science* 3: 617-624.

Romero-Duque, L. P., Jaramillo, V. y Pérez-Jiménez, A. 2007. Structure and diversity of secondary tropical forests succession in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* 253:38-47.

- Ruiz, J., Fandiño, M. C. y Chazdon, R. L. 2005. Vegetation structure, composition and species richness across 56-year chronosequence of dry tropical forest in Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37: 520-530.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 423 pp
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 1987. El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace* 12:12-21.
- Rzedowski, J., Zamudio, S., Calderón de Rzedowski, G., y Paizanni, A. 2014. El bosque tropical caducifolio en la cuenca lacustre de Pátzcuaro (Michoacán, México). Fascículo complementario XXIX. Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán, México. 18 p.
- SNIGF-CONAFOR Sistema Nacional de Información y Gestión Forestal-Comisión Nacional Forestal. 2014. Inventario Nacional Forestal y de Suelos.2009-2014. <https://snigf.cnf.gob.mx/inventario-nacional-forestal/>
- Stern, M., Quesada, M. y Stoner, K. E. 2002. Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. *Rev. Biol. Trop.* 50(3/4): 1021-1034.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in México. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Uhl, C., 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *J. Ecol.* 75: 377-407
- Valiente-Banuet, A. y Verdú, M. 2013. Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44:25.1-25.20.
- Vieira, D. y Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration *Restoration Ecology* 14:11–20.
- Walker, R. L., Wardle, D. A., Bardett, R. D. y Clarkson, B.C. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98:725-736.
- Watkins, A. J. y Wilson, J. B. 2003. Local texture convergence: a new approach to seeking assembly rules. *Oikos* 102:525-532.
- White, P. S. y S. T. A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. En: S. T. A. Pickett y P. S. White (Eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, pp. 3-13. Academic Press. San Diego, California, USA.
- White, P. S. y A. Jentsch. 2004. Disturbance, succession and community assembly in terrestrial plant communities. En: V. M. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle y S. Halle (Eds.). *Assembly rules in restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*, pp. 341–366. Island Press. Washington, DC., USA.
- Zimmerman, J. K., Wright, S. J., Calderón, O., Aponte, M. y Paton, S. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23:231-251

# CAPÍTULO 2

**EL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DEL BAJÍO QUERETANO,  
MÉXICO: COMPOSICIÓN, AMBIENTE FÍSICO, AFINIDADES  
FITOGEOGRÁFICAS Y CONSERVACIÓN DE UN ECOSISTEMA AMENAZADO**

## **El bosque tropical caducifolio del Bajío Queretano, México: composición, ambiente físico, afinidades fitogeográficas y conservación de un ecosistema amenazado**

### **RESUMEN**

Se analizó el ambiente físico, las afinidades florísticas, la complementariedad de especies y la composición e inventario preliminar de especies en 18 sitios relictuales de bosque tropical caducifolio (BTC) de la región semiárida del Bajío Queretano, México, donde su cobertura original casi ha desaparecido por completo. Actualmente su área de distribución es notablemente marginal, fragmentada y amenazada por disturbio antrópico. Los resultados indican que: *i*) el BTC del Bajío Queretano coexiste con vegetación secundaria derivada de éste, denominada ‘matorral subtropical’, *ii*) se establece en las condiciones más frescas, de mayor altitud y con la segunda mayor aridez reportadas para este bioma en México, *iii*) es la versión más seca y más fresca de esta vegetación en la comarca del Bajío Mexicano, *iv*) su afinidad con la flora tropical mexicana es muy alta (98 %) y se vincula estrechamente con otras zonas del Bajío, no así con el BTC de regiones adyacentes (*e.g.* Sierra Gorda de Querétaro y Guanajuato) u otras regiones semiáridas del país (*e.g.* Baja California y Sonora), *v*) las familias mejor representadas son Leguminosae, Cactaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae y Rhamnaceae y *vi*) la complementariedad de especies entre sitios es relativamente alta (45%). Debido a las características del hábitat donde sobrevive y la diversidad que alberga, este BTC vestigial es de interés y relevancia entre los bosques tropicales caducifolios de México, sin embargo, está pobremente representados en áreas naturales protegidas del Bajío Queretano. Su intensa destrucción ha causado fragmentación y aislamiento de los últimos remanentes, condición propicia para su probable extinción local en el corto plazo.

**Palabras clave:** afinidad florística, Bajío Queretano, bosque tropical caducifolio, conservación, region semiárida,

## **Tropical dry deciduous forest from Bajío Queretano, Mexico: composition, physical environment, phytogeographical affinities and conservation of an endangered ecosystem**

### **ABSTRACT**

The physical environment, floristic affinities, species complementarity and a preliminary inventory of species occurring in 18 relict sites of tropical deciduous forest (TDF) in the semi-arid region of the Bajío Queretano, Mexico, were analyzed. At present, the original cover of TDF almost has disappeared in this region and its distribution is fragmented, marginal and endangered due to human disturbance. Results indicate that: *i*) TDF from Bajío Queretano co-occurs with ‘subtropical shrubland’ a successional phase of TDF, *ii*) it establishes in the higher altitude, coolest conditions and the second higher aridity for this biome in Mexico, *iii*) is the driest and coolest TDF in the Bajío Mexicano region, *iv*) its affinity with tropical Mexican flora is very high (98 %) and is closely associated with other zones in the Bajío, but it does not with TDF from adjacent regions (*e.g.* Sierra Gorda from Querétaro and Guanajuato) or another semi-arid regions (*e.g.* Baja California and Sonora), *v*) the best-represented botanic families are Leguminosae, Cactaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae and Rhamnaceae and *vi*) species complementarity among sites is relatively high (45%). Due to diversity it harbours and habitat conditions where this vegetation survivors, it is interesting and relevant among Mexican tropical dry forests, however, it is poorly represented in natural protected areas from Bajío Queretano. Habitat destruction has caused fragmentation and isolation of the last TDF remnants, which promotes its local extinction in the short term.

**Key words:** Bajío Queretano, conservation, florist affinities, tropical dry deciduous forest, semi-arid region.

## INTRODUCCIÓN

En México la vegetación tropical seca más ampliamente distribuida está representada por el bosque tropical caducifolio (en adelante BTC, *sensu* Rzedowski, 1978), también denominado selva baja caducifolia (*sensu* Miranda y Hernández X, 1963). Esta formación vegetal se caracteriza por: (i) una fuerte afinidad tropical de la mayoría de las especies que la integran (Pérez-García *et al.*, 2012; Rzedowski y Calderón, 2013), (ii) la caducifolidad en la mayor parte de sus elementos florísticos durante un lapso igual o mayor de seis meses, correspondiente al período de sequía (Rzedowski, 1978; González Medrano, 2003), (iii) el régimen estacional de lluvias (estival), un rango amplio en los niveles de precipitación (400 mm-1800 mm), estrés hídrico debido a que la evapotranspiración es mayor que la precipitación y casi nula presencia de heladas en el invierno (Rzedowski, 1978; Trejo, 1999), (iv) el patrón en los niveles de incidencia de radiación solar controlados por la pluviosidad estacional (Barradas, 1991), (v) establecerse en ambientes altamente heterogéneos en términos de clima, altitud, sustrato geológico y suelo (Trejo, 1998) y (vi) su distribución continua desde el Sur de Baja California y Sonora hasta centro y Norte de Chiapas en la vertiente del Pacífico, y disyunta en áreas de la Península de Yucatán, centro de Veracruz, sureste de San Luis Potosí y Sur de Tamaulipas en la vertiente del Golfo de México.

A la escala mundial el BTC se denomina bosque tropical estacionalmente seco (seasonally dry tropical forest), *sensu* Murphy y Lugo (1986, 1995) y Bullock *et al.*, (1995). Considerando únicamente al continente americano, la distribución más norteña del BTC en la región Neotropical ocurre en México: Sur de Sonora (Burquez y Martínez-Yrizar, 2009) y Sur de Baja California (León de la Luz, 2012); su extensión continua a lo largo de Centroamérica (Lott y Atkinson, 2005) y su extremo Meridional se ubica en el Norte de Argentina (Penington *et al.*, 2009).

El BTC es el ecosistema más severamente destruido en el territorio mexicano (Maass, 1995). Antes de 1970 se estimó una superficie de 290,455 km<sup>2</sup> de BTC (Flores *et al.*, 1971) y cuatro décadas después (ver detalles en Masera, 1996; Masera *et al.*, 1997; Trejo, 1998; Trejo y Dirzo, 2000) se calculó una pérdida del 50% del área que ocupaba (Trejo, 2005).

Challenger y Dirzo (2009) estimaron en 164, 357 km<sup>2</sup> la superficie con BTC (70,720 km<sup>2</sup> ‘conservado’ y 93,637 km<sup>2</sup> ‘deteriorado’) y una pérdida del 57 %. Datos del último Inventario Nacional Forestal (2009-2014, Comisión Nacional Forestal) reportan 69,313 km<sup>2</sup> (42.1 %) de BTC ‘primario’ (‘conservado’) y 95,328 km<sup>2</sup> (57.9 %) de BTC ‘secundario’ o sucesional. No obstante el incremento de la pérdida y perturbación de este ecosistema, se considera que México alberga todavía la mayor extensión de BTC en América, cifrada en 181,461km<sup>2</sup> (38% del total continental), aunque ésta se encuentra pobremente representada en áreas protegidas (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). En el contexto mundial el BTC es el ecosistema más transformado y fragmentado por actividades antropogénicas, dado que el 97% (1,048,700 km<sup>2</sup> ) de los bosques remanentes de este tipo en el planeta se consideran en riesgo (Miles *et al.*, 2006).

A pesar del elevado grado de amenaza y deterioro actuales, el BTC mexicano es considerado un ecosistema con alta diversidad y endemismo (Trejo y Dirzo, 2002). Alberga alrededor de 6,000 especies de plantas vasculares (Rzedowski, 1991a), de las cuales un 20 % son endémicas a México (Rzedowski, 1991b); por ello se considera un centro de diversificación y de mayor endemismo de la flora del BTC en la América Neotropical (Rzedowski y Calderón, 2013).

Un caso extremo de pérdida de vegetación natural lo representa el BTC de la región mexicana de El Bajío. Se calcula que prácticamente han desaparecido de esta comarca cerca de 11,000 km<sup>2</sup> con BTC (Rzedowski y Calderon, 1987), y hasta 1992 se conservaba sólo el 5% o menos de su hábitat original (Dirzo, 1992). En particular el actual estado de conservación del BTC en el segmento oriental de esta ecoregión, localizado en el sur del estado de Querétaro y conocida como ‘Bajío Queretano’, es altamente marginal, amenazado y en probable riesgo de extinción local (Hernández-Oria, 2007). Los escasos fragmentos remanentes de BTC en esta zona son muy reducidos (de áreas entre 0.5 y 2 km<sup>2</sup>), discontinuos y acusan niveles altos de disturbio antropogénico crónico, principalmente por la excesiva e irregular expansión urbana (Medrano, 2009).

Rzedowski y McVaugh (1966) reportaron por primera vez el BTC para la región del Bajío, y lo vincularon con comunidades vegetales afines al BTC a las que denominaron como ‘matorral subtropical’, pero hipotetizaron, al igual que Rzedowski (1978), que esta formación vegetal afín al centro-occidente de México derivaba de la destrucción y/o perturbación intensa del BTC original. Posteriormente nuevas observaciones comprobaron totalmente esta hipótesis (Rzedowski y Calderón, 1987; Labat, 1987; Díaz-Barriga y Bello-González, 1993). Por lo tanto, el matorral subtropical que se establece en la región del Bajío corresponde a comunidades secundarias en distintas fases sucesionales del BTC, más o menos estables ecológicamente. No obstante, el término ‘matorral subtropical’ *per se* ha sido utilizado para clasificar comunidades vegetales mexicanas disímiles (Flores *et al.*, 1971; INEGI, 1986), lo que genera ambigüedad y confusión; sin embargo, Labat (1995) demostró que la acepción de ‘matorral subtropical’ como variante sucesional del BTC en el Bajío, responde a una base florístico-ecológica propia de esta comunidad del centro-occidente de México. Por ello con frecuencia es una combinación de elementos del matorral crasicaule y del xerófilo, entremezclados con BTC.

Los actuales vestigios de BTC están circunscritos a algunas áreas cerriles, y en general para todo el Bajío, están distribuidos en una matriz de comunidades secundarias derivadas del BTC. Tal condición, además de su pobre conocimiento botánico-ecológico, no ha favorecido su reconocimiento eco-geográfico ni florístico, dado que permanece ignorado tanto en obras monográficas realizadas sobre el BTC (*e.g.* Bullock *et al.*, 1995, Dirzo *et al.*, 2011), como aquellas que refieren al BTC en México y Centroamérica (ver Lott y Atkinson, 2005) y BTC de las Américas en general (ver Pennington *et al.*, 2006). Hasta mediados de los años ochenta sólo se contaba con la única referencia descriptiva de Rzedowski y McVaugh (1966) para el Bajío Jalisciense y Rzedowski (1978, 1979) para el Bajío Mexicano en general. Más tarde, Rzedowski y Calderón (1987) describieron con mayor especificidad el BTC del Bajío, mientras que Labat (1995) abordó ampliamente (florística y ecológicamente) el BTC de la porción Bajío del noreste de Michoacán; por su parte Trejo (1998) aportó información adicional para un sitio en esta misma zona. Carranza (2005) y Zamudio (2011) agregaron importante trabajo florístico para la región del Bajío-Guanajuato y recientemente Rzedowski *et al.* (2014) para la porción más Meridional del

BTC en el Bajío. Por otra parte, cuando ha sido referido explícitamente en el contexto Neotropical de las Américas, prevalecen imprecisiones respecto a su distribución y estado de conservación (ver Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010). Hacia la década del setenta sólo se había considerado en los mapas generales de distribución (*e.g.* Flores *et al.*, 1971; Rzedowski, 1978, 1979). Actualmente su área cartografiable es relativamente pequeña y no aparece en los mapas generales sobre la distribución del BTC a nivel nacional (*e.g.* Pennington y Sarukhan, 2005; Olson y Dinerstein, 1998), tampoco en los mapas de vegetación y uso de suelo, al menos en escalas de 1:50,000 y superiores (mayor detalle); excepto en algunos mapas a gran escala pero menor detalle (desde 1:250,000 hasta 1:1,000,000 o superior, INEGI, 2007, 2011, 2014).

Las contribuciones locales que refieren al BTC para el área del Bajío Queretano son también muy escasas. Originalmente Rzedowski y Calderon (1987) y más tarde Zamudio *et al.* (1992) reportaron por primera vez la presencia de BTC en el Bajío Queretano; y registraron la distribución de varias especies en la región e incluyeron una descripción fisonómica sobre esta vegetación, la cual calificaron como en riesgo de desaparecer. Los estudios publicados más recientes (Baltazar *et al.*, 2004; Cabrera-Luna y Sánchez-Gómez, 2005; Hernández-Oria 2007; Malda *et al.*, 2009; Sánchez *et al.*, 2011 y Martínez y Díaz *et al.*, 2015), han registrado algunas especies del BTC que se distribuyen en los alrededores del municipio de Querétaro y zonas adyacentes. Estos estudios han destacado la importancia florística y ecológica del BTC del Bajío Queretano, a pesar de su reducida distribución y condición marginal. Sin embargo, un factor decisivo en la pérdida reciente del BTC en la zona es el crecimiento de la ciudad de Querétaro y zona conurbada, ya que en 40 años ésta quintuplicó su área (de 3,071 ha en 1976 a 15,544 ha en 2006) (GEO, 2008), lo que disminuyó la cobertura vegetal natural y aumentó significativamente su fragmentación. Debido a esta actual condición y que la diversidad en esta zona se distribuye de modo irregular, no existe todavía un esquema de conservación que determine el conjunto óptimo y mínimo de fragmentos (sitios) que resguardarían esa riqueza de especies. Asimismo, las relaciones y afinidades florísticas de esta diversidad tampoco han sido dilucidadas. Adicionalmente, se desconoce la composición de especies en las



comunidades y no se han explorado características del medio físico que podrían tener valor explicativo en el contexto regional de su distribución.

Dado que las amenazas y el riesgo de extinción para este BTC se han incrementado en los últimos 30 años (Rzedowski y Calderón, 1987; Hernández-Oria 2007), resulta urgente abordar los últimos fragmentos supervivientes en la región semiárida del Bajío Queretano para avanzar en el conocimiento de este ecosistema como una entidad reconocible en términos geográficos, ecológicos y florísticos como parte del BTC mexicano, con objeto de: *a*) describir las características particulares del medio físico en su área de distribución, *b*) evaluar y enlistar la composición florística de especies, *c*) determinar el conjunto óptimo de riqueza complementaria de especies para fines de conservación, *d*) analizar su similitud florística respecto a otras comunidades de BTC del Bajío Mexicano y de otras regiones semiáridas o afines, *e*) determinar su relación con dos variables climáticas (precipitación y temperatura) en el ámbito de distribución del BTC del Bajío Mexicano y *f*) discutir algunos aspectos relevantes sobre su origen en la comarca del Bajío Mexicano y Queretano en particular.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### ***Área de estudio***

El trabajo se realizó en el Sur del Estado de Querétaro, en la región comprendida entre porciones de los Municipios de Querétaro, Huimilpan, Corregidora y El Marqués (20° 29', 20° 50' Norte y 100° 17', 100° 37' Oeste) (Figura 1). Se ubica en la zona de confluencia entre las provincias fisiográficas Mesa del Centro y el Eje Neovolcánico, con altitudes sobre el nivel del mar que oscilan entre 1850 y 2300 m (INEGI, 1986). El régimen climático de la región se caracteriza por una precipitación media anual de 521.8 mm (período de 1921-2015) y una temperatura media anual de 19.2° C en los meses más cálidos (mayo-junio) y de 16.4° C en los meses más fríos (enero-febrero) (INEGI, 1997a; 1997b; 2002a; 2002b). El 75 % de la precipitación se presenta en el verano (junio a septiembre). El clima es semiseco-templado y semiseco-semicálido que corresponden a los tipos BS<sub>1</sub>k y BS<sub>1</sub>h, de acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1988). El sustrato geológico es principalmente basalto del Mioceno-Plioceno; tobas y material aluvial. Esta

geología sustenta en general suelos relativamente profundos como Vertisol pélico y poco profundos como Feozem y Litosol, con alto afloramiento rocoso (Alaniz-Álvarez *et al.*, 2001). La vegetación está formada por fragmentos de BTC y comunidades derivadas de éste, dominadas por arbustos y árboles (espinosos o inermes). Destacan las familias Fabaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Rhamnaceae y Cactaceae (Zamudio *et al.*, 1992).

### ***Variables climáticas***

Se analizaron dos variables con probable valor determinístico en la distribución del BTC en el Bajío Queretano, una región predominantemente semiárida: la temperatura media del mes más frío en °C ( $t_f$ ) y la intensidad de la aridez ( $I_A$ ). Los valores de  $I_A$  están estrechamente relacionados con la secuencia de meses secos (sequía). Un mes se considera seco cuando la precipitación es inferior al doble de la temperatura en °C ( $P < 2T$ ) de ese mes. Los datos se obtuvieron de 203 estaciones meteorológicas para la región del Bajío Mexicano (Jalisco 15, Michoacán 58, Guanajuato 98 y Querétaro 32) disponibles en [www.clicom-mex.cicese.mx/mapa.html](http://www.clicom-mex.cicese.mx/mapa.html). El índice de aridez (Puig, 1991) se calculó según la siguiente expresión:

$$I_A = \frac{(M + m)(M - m)(m + 45)}{P}$$

Donde  $I_A$  es el índice de aridez,  $P$  = precipitación media anual,  $M$  = promedio máximo de temperatura del mes más cálido,  $m$  = promedio mínimo de temperatura del mes más frío y 45 es una constante de ponderación.  $I_A$  toma valores de 0 a 100. Con este índice se determinó espacialmente la severidad de la aridez en la región del Bajío Mexicano entre 1961 y 2017. El significado ecológico de  $t_f$  radica en que los meses con temperaturas más frías acontecen en la primera mitad de la estación seca (noviembre-febrero), y la temperatura más baja corresponde a una evaporación menos fuerte y a condensaciones de humedad atmosférica más abundantes (Puig, 1991); ambas condiciones contribuyen a una menor pérdida del potencial hídrico en la relación planta-suelo, incluyendo la evapotranspiración en las superficies vegetales.

### ***Composición y diversidad de las comunidades vegetales***

Se efectuaron levantamientos florísticos para evaluar la diversidad de especies en 18 sitios que albergan comunidades fisonómicamente de BTC, con distinta estructura y

composición. En cada sitio se obtuvo un listado de especies (presencia =1, ausencia =0) que incluye elementos leñosos y no leñosos, tanto comunes como raros y en conjunto se construyó una matriz binaria de sitios por especies. En la matriz de incidencia resultante se calculó la diversidad o riqueza de especies, definida como el número total de especies presentes en un sitio (Schluter y Ricklefs, 1993). Para determinar la combinación del número mínimo óptimo de sitios complementarios para la conservación del 100% de la riqueza de especies en el BTC del Bajío Queretano, se aplicó a la matriz un análisis de complementariedad mediante el procedimiento iterativo según el algoritmo de Margules *et al.* (1988).

### ***Similitud florística y afinidades fitogeográficas***

Para comparar la similitud y las relaciones florísticas de árboles y arbustos del BTC registrados para el Bajío Queretano en este trabajo, se elaboraron matrices binarias con base en listados florísticos publicados de varias regiones del país circunscritas al Bajío Mexicano. Se hicieron tres tipos de análisis: 1) entre 18 sitios o sub-regiones del Bajío Mexicano (Rzedowski y Calderón, 1987), incluyendo el presente trabajo, 2) entre los estados que abarca el Bajío Mexicano: Jalisco (Cházaro *et al.*, 1995; López *et al.*, 2011), Michoacán (Labat, 1987, 1995; Ochoa, 2016; Maza-Villalobos *et al.*, 2014, Rzedowski *et al.*, 2014), Guanajuato (Carranza, 2005; Zamudio y Galván, 2011) y Querétaro (este trabajo) y 3) entre las entidades del Bajío Mexicano y otros estados con BTC semiárido (Sonora y Baja California) (Arriaga y León de la luz, 1989; Búrquez e Irizar, 2009; León de la luz *et al.*, 2012). Además, se incluyó el BTC de la Sierra Gorda (noreste de Querétaro, Zamudio *et al.*, 1992, Rzedowski, 2015), con el fin de explorar semejanzas entre la flora del BTC dentro del estado de Querétaro pero no circunscrita al Bajío. La similitud se calculó con el índice de Sørensen, basado en las especies comunes entre sitios o regiones (Magurran, 1988), según la siguiente fórmula:

$$Cs = \frac{2c}{a + b}$$

Donde: *a* es el número de especies en la región 1, *b* es el número de especies en la región 2 y *c* es el número de especies comunes entre ambas regiones o sitios. Por medio del método de ligamiento promedio no ponderado (Jongman *et al.*, 2000) se obtuvieron diagramas de clasificación de las regiones.

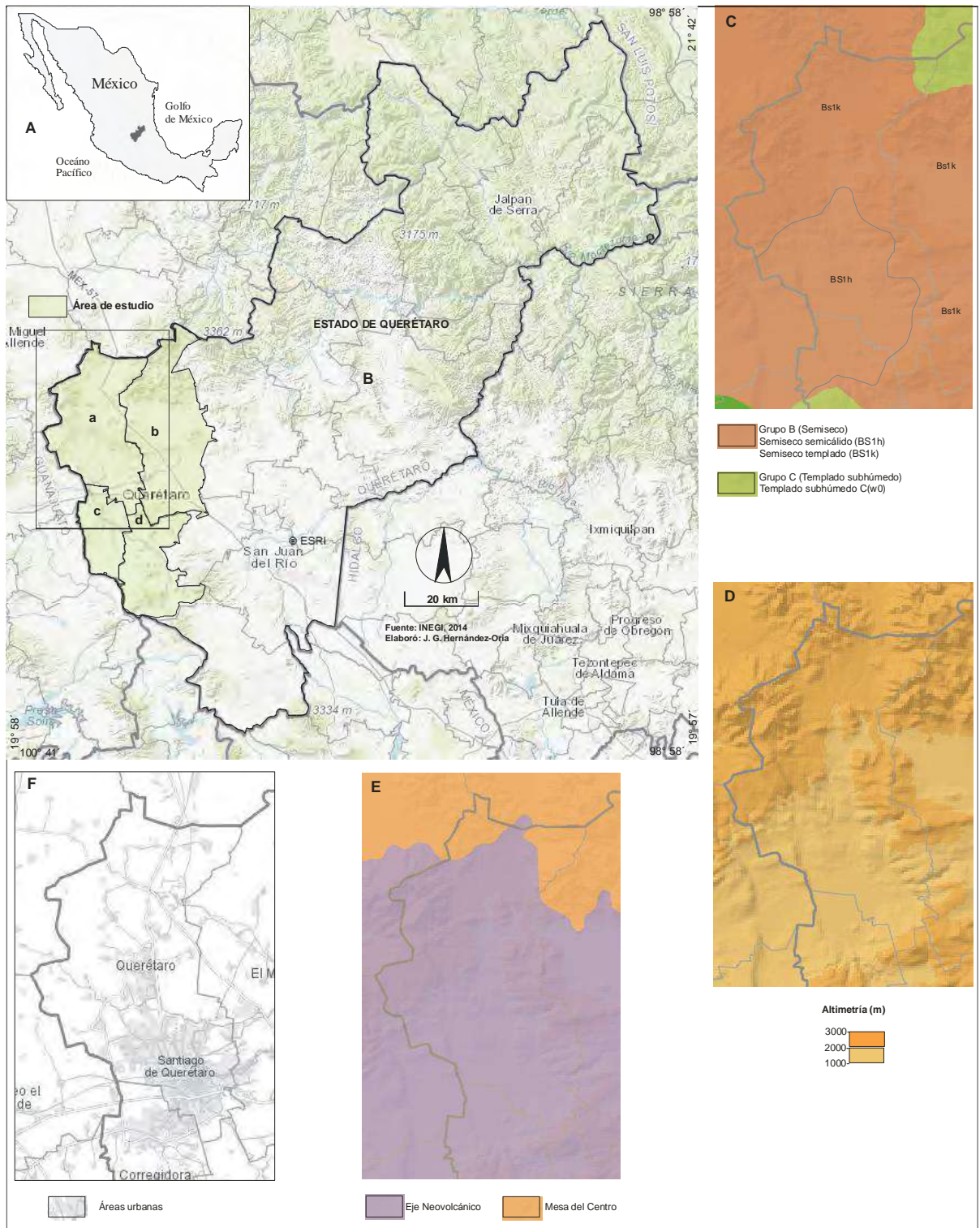


Figura 1. Localización del área de estudio y características del medio físico. Contexto nacional (A), estatal (B); municipios: Querétaro (a), El Marqués (b), Huimilpan (c) y Corregidora (d); climas (C), altimetría (D), provincias fisiográficas (E) y zonas urbanas (F).

### ***Florística***

Se elaboraron dos listados de especies en este trabajo: *a*) uno con los registros de 18 sitios para determinar complementariedad, se incluyó afinidad florística y forma de vida y *b*) el correspondiente al inventario preliminar con las colectas de herbario. Para cada especie se incluyó afinidad florística, forma de vida, distribución conocida y el estado de conservación para algunos taxa en particular.

## **RESULTADOS**

### **La región del Bajío Mexicano**

La depresión tectónica que identifica a “El Bajío” está bien determinada en términos geológicos y fisiográficos (Alaniz-Álvarez *et al.*, 2001; Bocco, 1984). Se ubica en el segmento meridional del Altiplano Mexicano, disectada al Norte por el relieve montañoso vinculado con la Sierra madre Oriental y al Sur con el Eje Neovolcánico Transversal. Esta región del Centro-Oeste de México forma parte de la cuenca Lerma-Santiago y se extiende en alrededor de 40,000 km<sup>2</sup> entre porciones de los estados de Jalisco, Michoacán, Guanajuato y Querétaro. Predomina en esta área la gran planicie de base (El Bajío), con variaciones en un rango altitudinal relativamente amplio: en el extremo poniente se distingue la Depresión del Lerma que incluye al Lago de Chapala (1,500m snm) y en el extremo oriental las elevaciones situadas en el Bajío Queretano a 2,300 m snm (Figura 2). El clima es semiárido (BS) con variantes semiseco-cálido, semiseco-templado y semiseco-subhúmedo (Rzedowski y Calderón, 1987). Históricamente la explotación antrópica de los recursos naturales ha afectado intensamente este paisaje natural y sus comunidades vegetales desde el inicio de la época Novo-hispana (siglo XVI y posteriores) (Challenger, 1998). A comienzos del siglo XXI se determinó (INEGI, 2007) que había desaparecido casi el 60% de la cubierta vegetal original de la comarca del Bajío (Figura 3).



Figura 2. Delimitación geográfica del Bajío Mexicano, en un segmento de la cuenca Lerma-Chapala que alberga el bosque tropical caducifolio del Bajío mexicano.

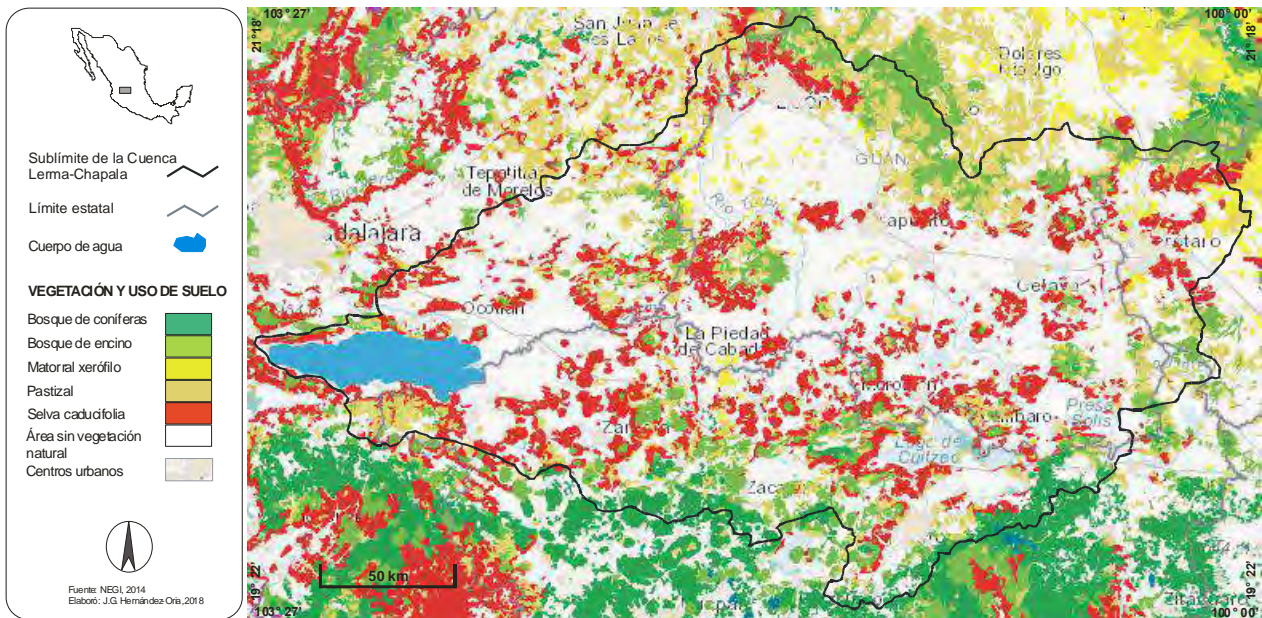


Figura 3. Vegetación y uso de suelo en El Bajío Mexicano.

### El bosque tropical caducifolio en la región del Bajío Queretano

Se distribuye en fragmentos de distinta condición sucesional en algunas zonas de los Municipios de Corregidora, Querétaro, El Marqués, y Huimilpan (20° 55', 20° 30" Norte y 100° 18', 100° 32' Oeste), en el segmento Sur del estado de Querétaro (Figura 4). La mayor parte de las áreas remanentes corresponden a comunidades que forman variantes sucesionales del BTC, principalmente el matorral subtropical, seguido del matorral crasicaule, mientras que el BTC 'maduro' (basado en su composición y estructura) constituye una superficie muy reducida (Tabla 1).

Tabla 1. Áreas con cobertura vegetal asociada al BTC del Bajío Queretano.

Comunidad sucesional	Superficie		Fisonomía dominante
	Km <sup>2</sup>	Ha	
BTC 'maduro'	38.12	3812.6	Arbórea ≥ 6m
BTC-Matorral subtropical	140.575	14,057.5	Arbórea-arbustiva < 6m
BTC-Matorral crasicaule	30.33	3,033	Arbustiva <4m

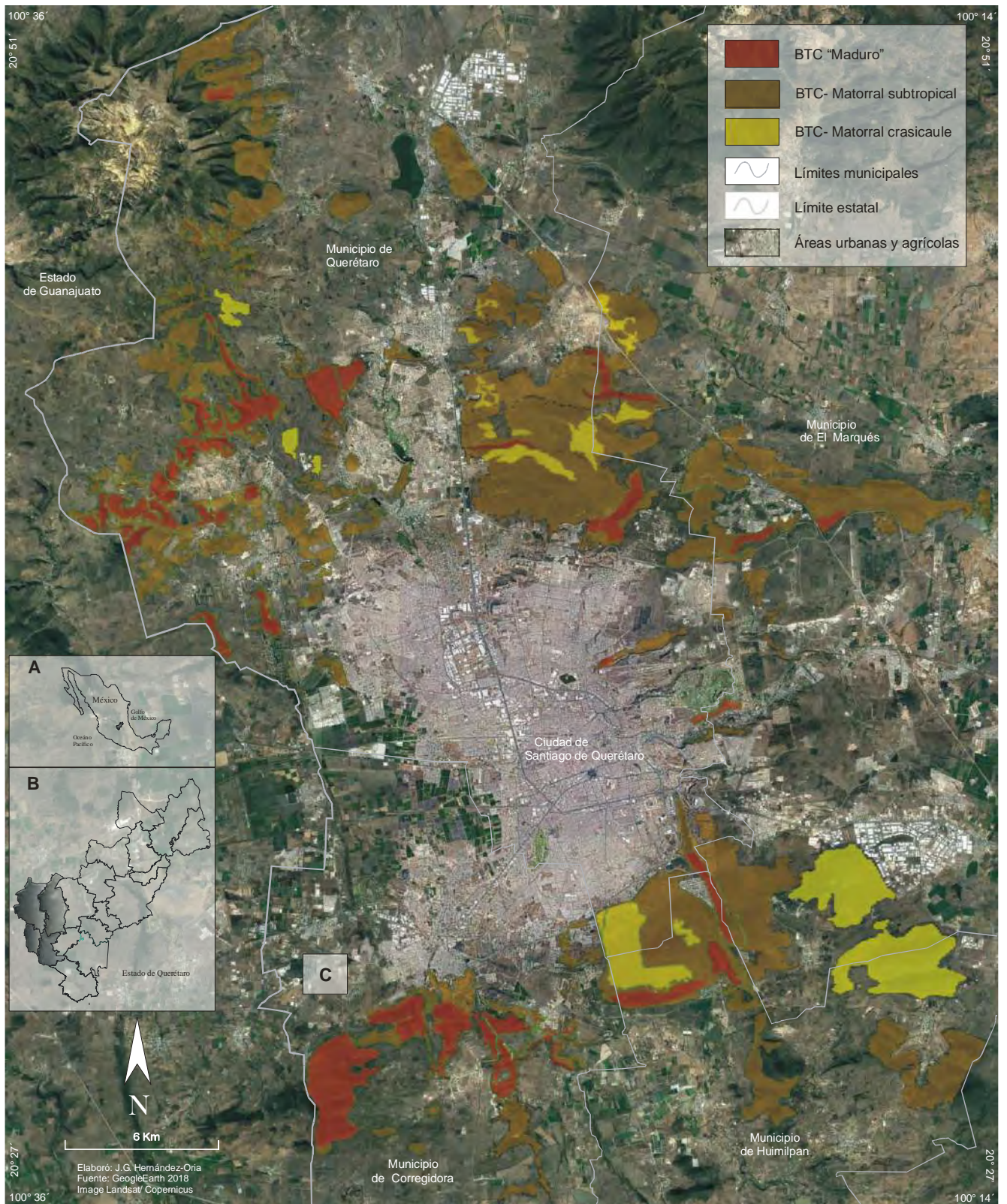


Figura 4. Distribución actual de fragmentos de BTC del Bajío Queretano y sus variantes sucesionales en el contexto nacional (A), estatal (B) y municipal (C).



### **Características particulares del ambiente físico**

Las características físicas que distinguen al BTC del Bajío Queretano, son: (a) se establece en altitudes superiores a 2,000m snm; en específico se realizaron colectas de herbario en altitudes de 2320 m snm. Debe considerarse, en consecuencia, un bosque tropical caducifolio de altura, (b) la temperatura media anual es más fresca (inferior a 20°C) y está por debajo del promedio general para el BTC de México (Figura 5), (c) es el segundo BTC más seco (<600 mm anuales) en el territorio nacional (Figura 5), sólo por debajo del BTC del Sur de Sonora (Shreve y Wiggins 1964; Búrquez e Yrizar, 2009) y Baja California (León de la Luz *et al.*, 2012), (d) el clima predominante es semiárido con cinco meses cálidos/año (temperatura > 20°C) y 7 meses secos/año (precipitación <2 veces la temperatura), (e) en su territorio se registran hasta 48 días con heladas (temperatura ≤ 0°C) en los meses de noviembre a febrero, cifra muy superior y casi inusual para el BTC promedio en la república mexicana. Por lo tanto, el clima es más fresco y casi el más seco que cualquier otro BTC del país, (f) se distribuye en el extremo más xérico (zona oriental) de un gradiente de aridez (*I*), considerando toda la región del Bajío Mexicano (Figura 6) y (g) en el extremo de un gradiente de temperatura fresca (Figura 7), dado que al menos cuatro de los siete meses secos corresponden al período más fresco, y la temperatura del mes más frío (*t<sub>f</sub>*) en la zona de BTC del Bajío Queretano es la más fresca en toda la comarca del Bajío Mexicano.

### **Diversidad y complementariedad de especies en las comunidades vegetales**

En los 18 sitios se registró una diversidad de 112 especies, entre arbóreas, arbustivas, leñosas y no leñosas, trepadoras, epífitas y varias formas de suculentas (Apéndice 1). Este contingente mostró 98 % de afinidad al BTC (*sensu* Rzedwski y Calderón, 2013). La complementariedad de especies entre sitios fue relativamente alta (Tabla 2, Figura 8), por lo tanto, se requiere la conservación de al menos el 45% de los fragmentos (sitios) de BTC para incluir la totalidad de la diversidad registrada en la región.

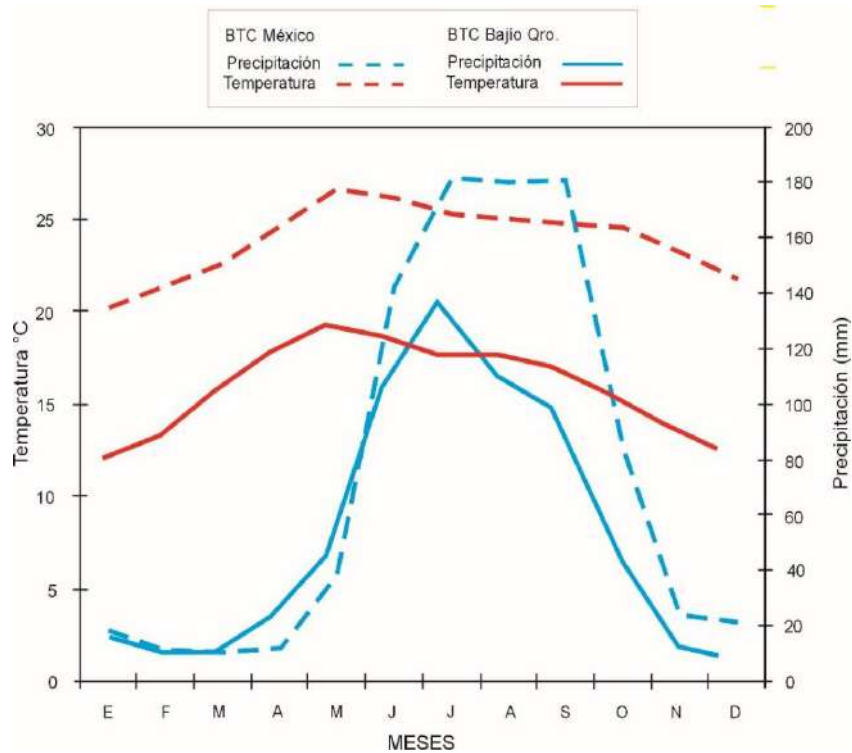


Figura 5. Diagramas ombrotérmicos representativos de las condiciones promedio de precipitación y temperatura para el bosque tropical caducifolio de México (según Trejo, 1998) y el BTC del Bajío Queretano (1922-2016, este trabajo).

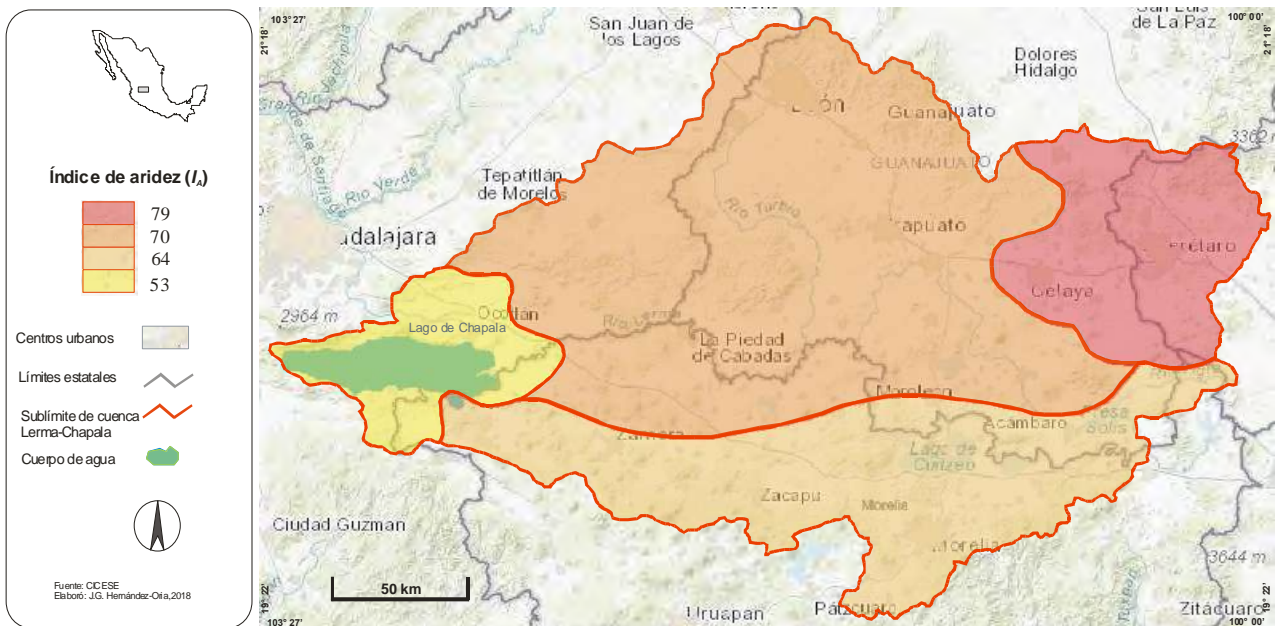


Figura 6. Distribución de los valores del índice de aridez ( $I$ ) en la región del Bajío Mexicano.

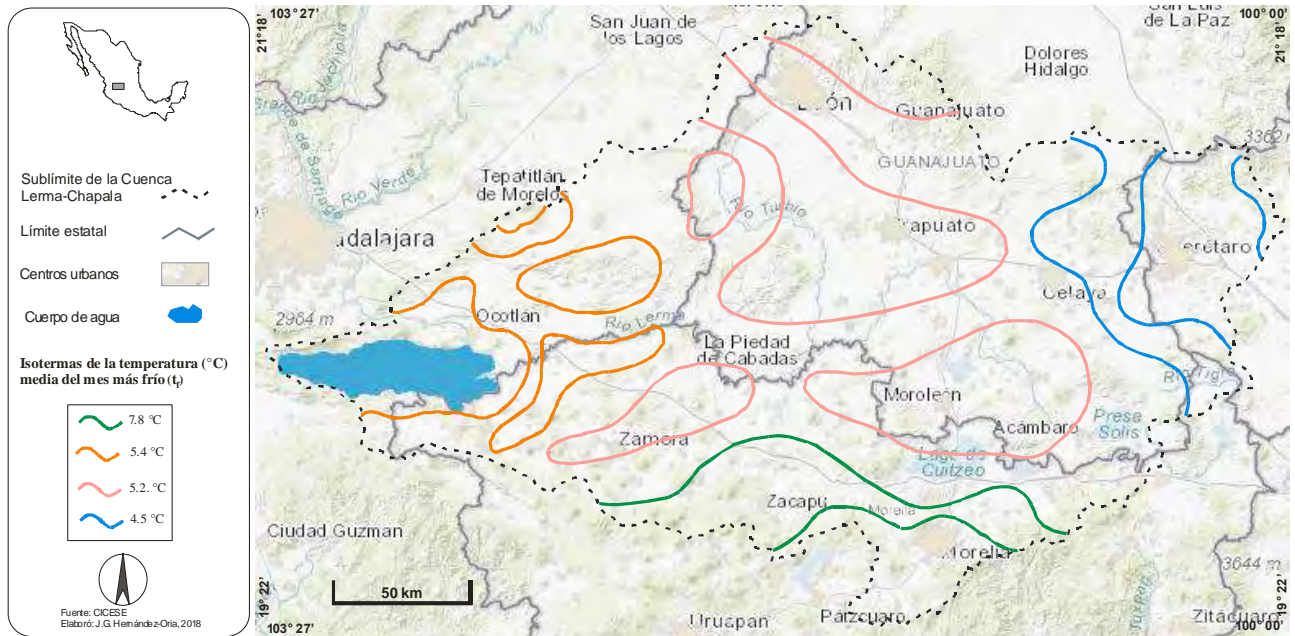


Figura 7. Distribución de isotermas de la temperatura media del mes más frío ( $t_f$ ) en el Bajío Mexicano.

Tabla 2. Complementariedad de especies en 18 sitios con BTC sucesional

Complementariedad	No. del sitio	Sitio	Riqueza de especies	% Riqueza de especies
1	12	Tlacote El Alto	70	72.9
2	5	La Noria	10	10.4
3	17	La Barreta	5	5.2
4	8	El Nabo	4	4.16
5	2	La Machorra	3	3.2
6	11	Tlacote El Bajo	2	2.08
7	7	El Batán	1	1.04
8	16	La Cañada	1	1.04

### Similitud y afinidad florística

Entre subregiones del Bajío pueden distinguirse dos grandes bloques florísticos (Este y Oeste); por su parte, el Bajío Queretano (Este) mostró mayor semejanza florística con zonas del Noreste Michoacano y el Bajío Guanajuatense (Figura 9a). Regionalmente los cuatro segmentos del Bajío Mexicano conforman un bloque, disociado de la Sierra Gorda, otra región con BTC al Noroeste del Estado de Querétaro (Figura 9b). La comparación entre el BTC semiárido de dos regiones del Norte de México (Sonora y Baja California) y las entidades del Bajío Mexicano, forma dos grupos florísticos disímiles (Figura 9c).

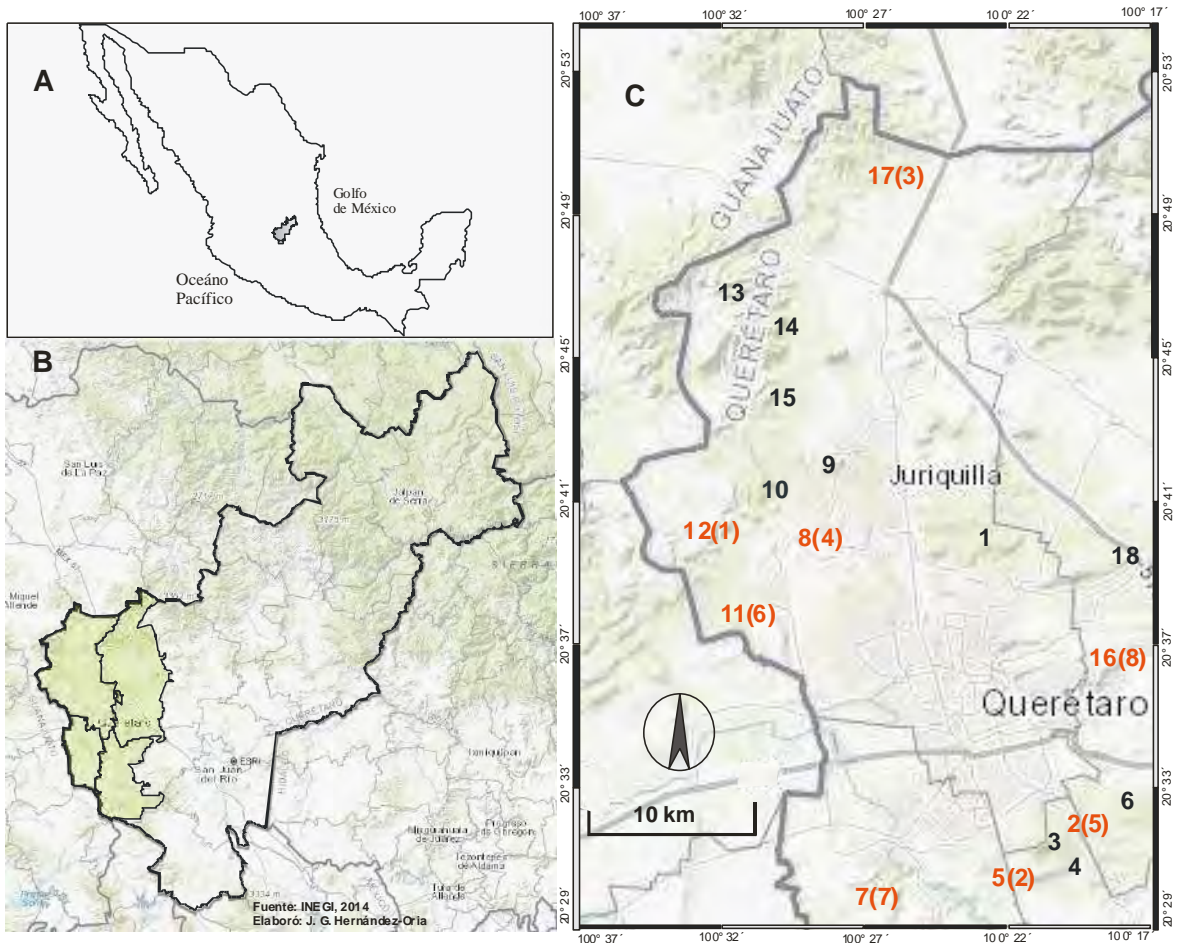


Figura 8. Niveles de complementariedad de especies entre 18 sitios de BTC sucesional de una región del centro de México (A), correspondiente al Bajío Queretano en el Suroeste del estado de Querétaro (B). Se indica espacialmente y en números rojos, el nivel correspondiente de complementariedad para los 8 sitios que albergan el 100% de la riqueza de especies (C).

### Listado florístico

A la fecha, en la zona del Bajío Queretano este trabajo recolectó ejemplares botánicos de 166 especies pertenecientes a 51 familias y 125 géneros, con una muy alta afinidad tropical (Tabla 3). Las familias mejor representadas son: Fabaceae (18.6%), Cactaceae (10.8%), Asteraceae (9.6%), Euphorbiaceae (4.8%), Verbenaceae (3.6%) y Rhamnaceae (3%). La forma de vida dominante fue la arbustiva (49.2%), seguida de las hierbas (21.9%), árboles (17.1%), trepadoras (15%) y epífitas (3.4%), mientras que el porcentaje restante corresponde a las suculentas que estuvieron dominadas por formas arborescentes. Según la NOM-059 (Anónimo, 2010), el listado incluye dos especies amenazadas (*Erythrina coralloides*, también endémica al Bajío Mexicano y *Mammillaria zephyrantoides*), una vulnerable (*Opuntia elizondoana*), dos protegidas (*Cedrela dugesii*, *Albizia*

*occidentalis*) y una en peligro de extinción y microendémica al Municipio de Querétaro (*Mammillaria mathildae*) ( Ver Apéndice 2).

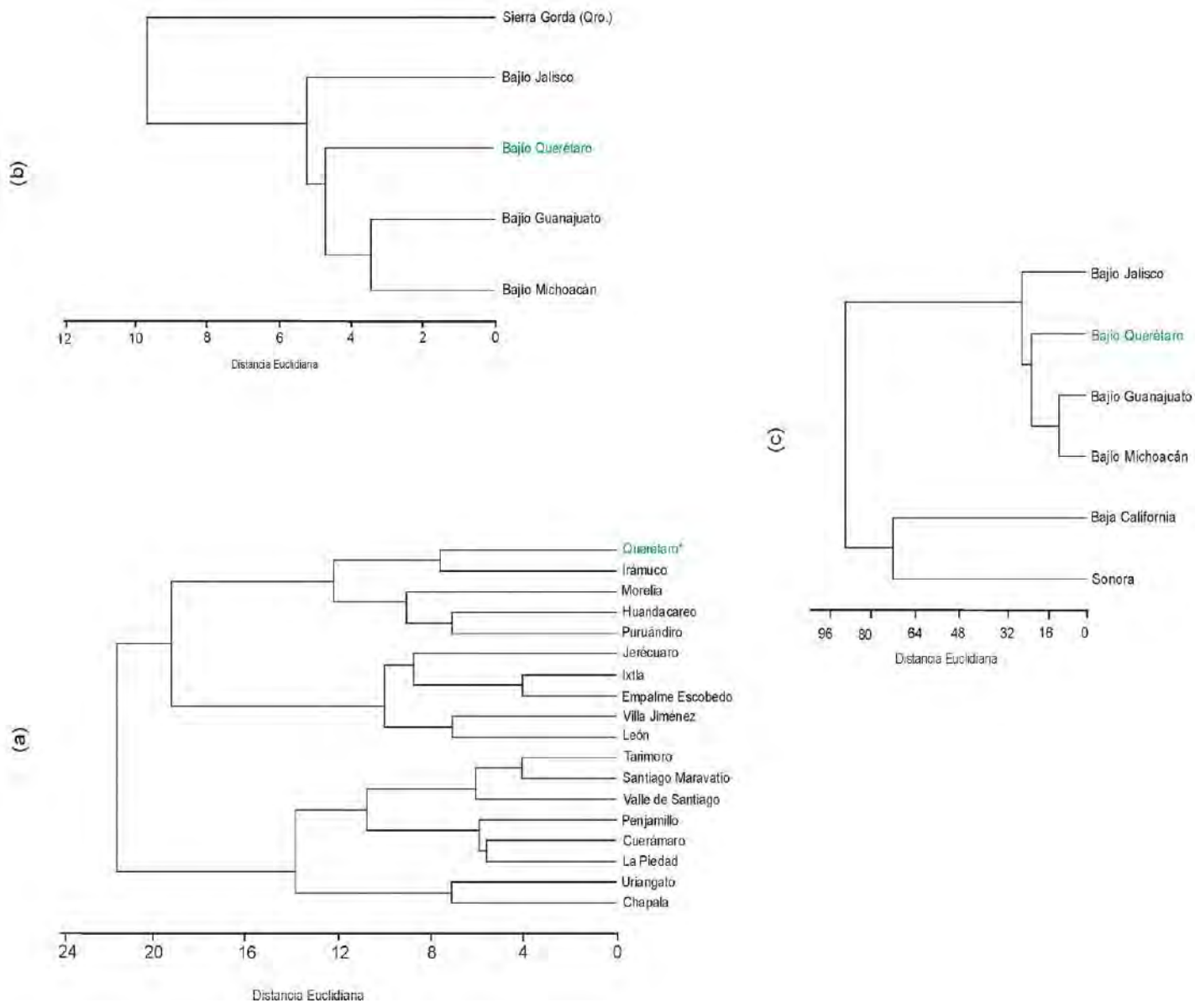


Figura 8. Similitud florística de árboles y arbustos del BTC entre el presente trabajo y 18 subregiones del Bajío Mexicano (a), entidades del Bajío Mexicano y la Sierra Gorda de Querétaro (b), entidades del Bajío Mexicano y el BTC semiárido de México (c).

Tabla 3. Afinidad tropical (*sensu* Rzedowski y Calderón, 2013) de una muestra florística preliminar del BTC del Bajío Queretano y de las seis principales familias. Los valores entre paréntesis representan porcentajes.

	<u>Especies</u>		<u>Géneros</u>		<u>Familias</u>	
	Afinidad BTC	No afinidad BTC	Afinidad BTC	No afinidad BTC	Afinidad BTC	No afinidad BTC
Listado preliminar	150 (90.4)	16 (9.6)	113 (90.4)	12 (9.6)	49 (96.1)	2 (3.9)
Fabaceae	31 (96.7)	1 (3.2)	24 (100)	0	-	-
Cactaceae	18 (100)	0	8 (100)	0	-	-
Asteraceae	16 (81.2)	3 (18.7)	15	0	-	-
Euphorbiaceae	8 (100)	0	5 (100)	0	-	-
Verbenaceae	6 (100)	0	2 (100)	0	-	-
Rhamnaceae	4 (80)	1(20)	4 (75)	1(25)	-	-

## DISCUSION

Sin duda existe una clara pertenencia de los relictos de BTC en el Bajío Queretano a la formación tropical denominada como tal ('bosque tropical caducifolio' *sensu* Rzedowski, 1978). Sus rasgos ambientales, características generales y la gran afinidad florística tropical en la composición de especies así lo confirman. Por consiguiente, debe integrarse con absoluta certeza como parte del BTC de México e incrementar así la diversificación, riqueza y heterogeneidad de este ecosistema en el territorio nacional. Sin embargo, el BTC del Bajío Mexicano, en general, no había sido del todo reconocido en investigaciones y publicaciones afines en el ámbito nacional e internacional, salvo excepciones (*e.g.* Rzedowski y Mc Vaugh, 1966; Rzedowski y Calderón, 1987; Labat, 1987, 1995 y el proyecto 'flora del Bajío y de regiones adyacentes' de Rzedowski y colaboradores), y en años recientes fue objeto de imprecisiones en términos areográficos (ver Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; INEGI, 2014). Probablemente la condición altamente fragmentada de este BTC no ha favorecido su estudio y reconocimiento espacial en esta región del centro de México, cuyos recursos naturales históricamente han estado ligados a la destrucción antrópica. Ante la imposibilidad de conocer la riqueza, diversidad o estructura de esta vegetación en épocas pasadas (por ejemplo, post-colonia), las deducciones y estimaciones sobre varios aspectos (ecología, distribución, afinidades) se han realizado a

partir de los remanentes supervivientes que deben considerarse refugios de esta flora en el Bajío Mexicano.

Uno de estos refugios corresponde al último vestigio de BTC que se desarrolla en la porción oriental de la comarca del Bajío, el cual sobrevive relictual y marginalmente en el Bajío Queretano. Su papel en el resguardo de esta flora debe considerarse de alta relevancia, debido principalmente al estado crítico de conservación de este ecosistema en la zona; puesto que hace poco más de una década (Hernández-Oria, 2007, Medrano, 2009), se identificó a la expansión urbana como la mayor amenaza o factor de riesgo de extinción local del BTC. Además de la destrucción de hábitat, el crecimiento urbano produce una matriz de fragmentación de las áreas naturales remanentes, lo que obliga necesariamente a restaurar la conectividad ecológica como primer paso para su conservación; seguido de la identificación de corredores biológicos con diferente conectividad estructural y funcional (Najihah *et al.*, 2017). Un escenario semejante para el BTC es casi imposible. Por ejemplo, la complementariedad de especies entre sitios es relativamente alta, es decir, hay especies icónicas (raras) muy dispersas (por ejemplo, especies que sólo están en un sitio) que complican la compactación de los espacios a conservar o ya no existen los posibles corredores de conectividad. Si se considera todo el Bajío, el panorama es similar: pobre conectividad de áreas en la matriz de fragmentación (distancias largas entre remanentes) y distintas propiedades estructurales y funcionales de los fragmentos. Se requiere entonces un esfuerzo descomunal de restauración en ambos casos.

Al igual que en el resto del Bajío, donde se estimaba menos de 5% del hábitat original ocupado por el BTC a principios de los años noventa (Dirzo, 1992), el sector Bajío queretano ha experimentado una alarmante disminución en el área de distribución del BTC en la última década. Esta ha sido propiciada en gran medida por el crecimiento industrial que rebasa la media nacional (GEO, 2008), lo cual conlleva a una fuerte migración y demanda de espacios, altas tasas de transformación ambiental y ocupación territorial humana. Como consecuencia, en el corto plazo hay una amenaza latente de extinción local para el futuro del BTC. Aún el escenario más optimista y con la tasa de expansión urbana más baja del Bajío queretano, estimada en 3,100ha/año (GEO, 2008) y considerando su

impacto destructivo en la vegetación nativa (20,903ha), podría concluirse que en los próximos seis años (2025) ya no existiría más el BTC en esta zona e incluso ya no habría cobertura vegetal natural. El escenario menos drástico sería esperar que, por efectos del disturbio antrópico, sólo aconteciera una tendencia transicional de las comunidades ‘maduras’ de BTC (3,812ha) hacia variantes sucesionales de matorral subtropical (que pasarían de 14,057ha a 17,869ha) y que el matorral crasicaule permaneciera estable, es decir, un aparente decremento de su estructura, función y fisonomía, pero sin pérdida real de área con cobertura vegetal (calidad por cantidad). Teóricamente sería más deseable restaurar comunidades sucesionales que acumular cifras de extinción.

Sobre sus relaciones fitogeográficas a la escala regional, este remanente de Querétaro exhibe una notoria similitud florística con otras zonas de la región mexicana del Bajío (Rzedowski y Calderón, 1987), a pesar de que es un área de alrededor de 40,000km<sup>2</sup>. Por ejemplo, hacia el occidente se comparten varias especies con la depresión del río Verde en Jalisco (López *et al.*, 2011), las inmediaciones del Lago Chapala en su porción michoacana (Ochoa, 2016), la depresión del Lerma en el centro-occidente (Labat, 1995) y la parte sur del estado de Guanajuato (Zamudio, 2012), entre otras. En general, el gradiente altitudinal incrementa desde la depresión del Lerma (lago Chapala), donde el clima es menos seco y más cálido hasta el Bajío Queretano, con clima más fresco y más seco, condición que se refleja en algunas diferencias florísticas del estrato arbóreo. Más allá de la comarca del Bajío Mexicano, el BTC de otras áreas pero dentro de los mismos estados, denota diferencias florísticas que lo alejan bastante del BTC Bajío; por ejemplo, Zapotlán, Jalisco (Escobedo, 1998), Depresión del Balsas, Michoacán (Toribio-Méndez *et al.*, 2014) o la Sierra Gorda del Noreste del estado de Querétaro (Zamudio *et al.*, 1992). De igual modo, al compararlo con el BTC de otras regiones semiáridas (*e.g* Sonora y Baja California; León de la Luz *et al.*, 2014, Arriaga y León de la Luz, 1989), la semejanza es muy pobre y definitivamente representan contingentes florísticos distintos. Estas diferencias significativas son el fundamento para postular que el BTC del Bajío Mexicano, tal y como se conoce a la fecha, debe considerarse una formación vegetal bien definida, con atributos florísticos particulares y exclusiva de dicha región. A esta región florística pertenece entonces el BTC del Bajío Queretano. Sin embargo, se han observado algunas áreas



reminiscentes como enclaves de BTC entre los matorrales xerófilos de los municipios queretanos de Colón, Pedro Escobedo, Tequisquiapan y San Juan del Río, más allá de su límite oriental en Querétaro, lo cual supone una distribución más extensa en épocas pasadas

A la identidad florística propia, deben agregarse las condiciones climáticas y de altitud que caracterizan al BTC del Bajío. El prosperar incluso en altitudes  $\geq 2,000\text{m}$  sobre el nivel del mar (snm) lo distingue de cualquier otro BTC en México. Tales manifestaciones se han registrado en áreas cerriles cercanas a León (Rzedowski y Calderón, 2013), Maravatío, Michoacán (Rzedowski y Calderón, 1987), Churintzio, Michoacán (Labat, 1995; Trejo, 1998), Querétaro, Qro, (Hernández-Oria, 2007) y en la cuenca lacustre de Pátzcuaro, Michoacán, probable distribución histórica meridional extrema del BTC en el Bajío Mexicano (Rzedowski *et al.*, 2014). Este conjunto de elevaciones delimitan una distribución sobre un principal gradiente altudinal que incrementa de Oeste (Lago de Chapala, en la depresión del Lerma a 1,500m snm) a Este (Querétaro, a 2,320m snm). Un dato relevante es que no se tienen registros de bosques tropicales estacionalmente secos a más de 2,000m snm en el Neotrópico (Murphy y Lugo, 1986; Bullock *et al.*, 1995). Por esta razón es que debe considerarse un BTC de ‘altura’.

Climáticamente la región del Bajío Mexicano es predominantemente semiárida, pero la mayor intensidad de aridez se concentra en el segmento del Bajío Queretano. Por esta condición cabría esperar una mayor presencia de elementos con afilia xerófila. En esta área las Cactaceae son la segunda familia mejor representada y las especies arborescentes raquetiformes (*Opuntia* spp.), columnares (*Isolatocereus dumortieri*, *Stenocereus queretaroensis*) o candelabriformes (*Myrtillocactus geometrizans*) son fisonómicamente conspicuas en las comunidades de BTC, incluyendo los estadios maduros. A estos tipos morfológicos se suman varias cactáceas globosas y algunas toneliformes. En términos del número de cactáceas, esta diversidad sólo es equiparable con el BTC de Baja California (León de la Luz *et al.*, 2014, Arriaga y León de la Luz, 1989) o Sonora (Álvarez-Yépez *et al.*, 2008; Búrquez y Martínez-Yrizar, 2009). El componente termófilo-crasicaule en el BTC del Bajío Queretano coexiste con otros géneros identificados con la xerofilia, tales como: *Celtis*, *Condalia*, *Forestiera*, *Cithaerexylum*, *Rhandia*, *Karwinskia*, *Zaluzania*,

*Bernardia*, *Mimosa*, *Acacia*, *Ipomoea*, entre otros; o el caso extremo en el gradiente de aridez con la presencia de especies como *Diphyssa suberosa* y *Yucca filifera*, que sugiere una clara influencia e intercambio con algunos miembros de la flora norteña de zonas secas de México. Sin embargo, se ha señalado que el BTC del Bajío representa el límite de la distribución de las formaciones tropicales del Altiplano Central y su confluencia con el Eje Neovolcánico, colonizado por comunidades xerófitas (Labat, 1995); es decir, no puede considerarse un tipo de vegetación de los climas áridos y semiáridos de México. Por otro lado, su intercambio con la flora Neártica es muy pobre, sin embargo destaca la coexistencia de especies como *Amelanchier denticulata* y *Quercus rugosa* con el BTC y otras comunidades xerófitas, generalmente en sus límites altitudinales. Dadas las características climáticas y florísticas del Bajío Mexicano, esta comarca se ha considerado como una ‘ecoregión’ de interés ecológico (Olson y Dinerstein, 1998; Arriaga *et al.*, 2000).

Su composición de especies, sin embargo, debe considerarse mixta debido al componente arbóreo que coexiste con los grupos arbustivos y crasicaules y que determina la fisonomía de BTC, con una importante presencia de Fabaceae como distintivo del BTC mexicano y Neotropical. Entre las eminencias arbóreas, destacan: *Albizia occidentalis*, (especie amenazada y con un número muy reducido de individuos), *Cedrela dugessi*, (especie protegida) *Ceiba aesculifolia*, *Bursera galeottiana* (rara, con muy pocos individuos, considerada casi extinta en el Bajío, según Rzedowski y Guevara-Fefer, 1992), *B. palmeri*, *B. fagaroides*, *Senna polyantha*, *Lysiloma microphyllum*, *Erithryna coraloides* (endémica al Bajío), *Fraxinus rufescens* (especie xeroriparia, escasa localmente), *Colubrina gregui*, *Thevetia thevetioides* (registrada en un solo sitio), *Zanthoxylum fagara*, *Celtis caudata*, *Ipomoea murocoides*, entre otras. Básicamente las áreas reminiscentes del BTC ‘maduro’ del Bajío queretano integran un estrato arbóreo bien desarrollado  $\geq 6\text{m}$  con los árboles ya citados; un componente crasicaule ya descrito (arborerescentes y columnares); un estrato arbustivo  $\geq 3\text{m}$  donde sobresalen *Rhandia erenberghi*, *Forestiera phyllyreoides*, *Condalia velutina*, *Cestrum lanatum*, *Zapoteca formosa*, *Cithaerexylum lycioides*; un estrato más bajo compuesto por *Anisacanthus quadrifidus*, *Croton morifolius*, *Lantana cámara*, *Karwinskia humboldtiana*, *Bouvardia longiflora*, *Verbesina serrata*, por citar algunas. Las trepadoras leñosas y no leñosas son abundantes, destacando *Nyssolia hirsuta*, *Gaudichdia*,

*Cissus*, *Galactya brachistaquya*, y en los sitios más húmedos *Metastelma barbadensis* y epífitas como *Bromelia juncea* (muy escasa); además de las cactáceas arborescentes y columnares, con pocos individuos pero destacadas fisonómicamente. Es en estos enclaves heterogéneos de BTC ‘maduro’ donde se registró *Opuntia elizondoana* (probablemente ya extinta), *Mamillaria zephyrantoides* (probablemente ya extinta localmente) y *Mamillaria mathildae* (en peligro de extinción). Adicionalmente, especies como *Capsicum annum* (chiltepín silvestre, elemento raro), *Solanum* spp. (varias especies de papa silvestre) y *Physalis philadelphica* (tomatillo verde silvestre), coexisten en el BTC y son de importancia etobotánica ancestral.

Por la riqueza de especies observada, este elenco no se apega a la hipótesis de Gentry que indica un incremento de la diversidad en función de la precipitación (Gentry, 1995), por el contrario, comparando esta diversidad de especies actuales del BTC queretano con otros sitios de BTC del país (Trejo, 1998), no es la más reducida en México. En este contexto y al igual que la región del Bajío Mexicano, muchas especies han sido extirpadas, por ejemplo, en la región de Querétaro algunos árboles como *Ehretia latifolia*, *Senna septentrionalis*, *Heliocarpus*, *Conzattia*, *Pithecellobium*, sólo se registran contados individuos en dos o tres predios particulares, es decir, localmente pueden considerarse extintos. Algunos autores (Rzedowski y Calderón, Labat, 1995, Carranza, 2001) señalan que la antropización modifica al BTC ‘maduro’ y lo transforma en diversas comunidades sucesionales (el ‘matorral subtropical’), que a su vez representan distintas fases de sucesión del BTC, seleccionando especies más o menos xerófitas y sólo algunas permanecen en la versión ‘madura’ del BTC. Si la intervención antrópica no cesa o se agudiza, el matorral subtropical se convierte en matorral crasicaule (Rzedowski y Mc Vaugh, 1966), un tipo de vegetación abierto, dominado por elementos suculentos y arbustos inermes y espinosos. La forma más depauperada de estas comunidades se manifiesta como matorral xerófilo, donde prevalecen elementos espinosos caducifolios.

No obstante la termofilia en la flora del BTC en el Bajío Queretano, durante los primeros 3 o 4 meses de un total de 7-8 meses del período seco, ésta tolera también el período más fresco -característico de este BTC- dado por las temperaturas más bajas comúnmente presentes de noviembre a marzo, las cuales producen al menos 45 días con temperaturas

cercanas a 0°C, algo inusual para el resto del BTC en territorio mexicano (Trejo, 1998, 1999). Sin embargo, este fenómeno conduce a una mayor condensación de la humedad atmosférica, acentuada en el mes con la temperatura más fría ( $t_f$ ), comúnmente enero o febrero. El patrón de  $t_f$  encontrado sugiere que en la zona del Bajío Queretano acontece el proceso con más fuerza, lo que podría conducir a una mayor disponibilidad de agua por esta vía y generar un efecto atenuante del estrés térmico e hídrico estacionales. La mayoría de las especies del BTC están bien adaptadas para la absorción vía superficie caulinar (caducifolias) o foliar (perenes) durante la estación seca (Andrade *et al.*, 2005). Por otra parte, tanto el prolongado período seco como las bajas temperaturas suponen restricciones, principalmente durante los procesos de regeneración del BTC del Bajío. Sobre este particular, se ha observado que actúan como factores de mortalidad en las fase de supervivencia de plántulas y juveniles (Encino-Ruiz *et al.*, 2013; Hernández-Oria *et al.*, 2017). La tolerancia simultánea a la sequía y a las temperaturas bajas en al menos una fase del ciclo de vida de las especies de este BTC, sugiere que son variables de fuerte influencia en la conformación de un BTC singular como éste.

La existencia de áreas relictuales de BTC bien desarrollado bajo condiciones de temperatura y precipitación adversas es un hecho destacable en sí mismo, pero sugiere la importancia histórica que ha tenido la tolerancia ecológica de varios taxa y su papel en la adaptación a condiciones climáticas extraordinarias. El origen del BTC en México está datado al menos desde el Cenozoico temprano, hace entre 20-30 millones de años, al parecer asociado a la Flora del Terciario de Norteamérica (Becerra, 2005; Becerra *et al.*, 2012; Pérez-García *et al.*, 2012; Calvillo-Canadell *et al.*, 2013), pero aún hay escasez de datos sobre biogeografía histórica e historia natural del BTC. Rzedowski y Calderón (1987) plantearon dos hipótesis para explicar la llegada del BTC al Bajío: 1) en el Terciario Medio, antes de la formación del Eje Neovolcánico, el área del actual Bajío tenía más contacto con la cuenca del Balsas y la costa del pacífico, por lo que el BTC pudo haber sido más extenso; funcionando también como refugios florísticos durante las glaciaciones del Pleistoceno y de ahí su posterior re-establecimiento. Al respecto, la similitud florística encontrada entre una sección de la cuenca del Río Santiago (Nayarit) y un sitio en Churintzio, Michoacán (Trejo, 1998), así como ciertas especies provenientes del occidente

que también se ubican en Chapala, Jalisco (Rzedowski y Mc Vaugh, 1966), apoyan la idea de una ruta occidental de entrada; sin embargo, la composición también sugiere colonización de flora xerófila de áreas adyacentes, es decir, un origen múltiple (Labat, 1995), aunque no debe soslayarse la idea del intercambio florístico a través de los profundos cañones de cuencas interiores, tales como los ríos Verde y Santiago; y 2) su origen es reciente, del período interglacial del presente, pero los endemismos existentes en la región refutan esta idea. Mediante evidencias indirectas estratigráficas en una región adyacente al Bajío (la cuenca de Zacapu, Michoacán, noroeste del estado), Correa-Metrio *et al.*, (2012) estiman que el BTC era la vegetación predominante en esa región hace 10,000 años. Durante el Holoceno medio y tardío (período post-glacial o altitermal) hace 4,500-7,000 años, el clima anteriormente mesófilo se volvió seco-cálido en la zona del lago de Cuitzeo (Israde *et al.*, 2002, Israde *et al.*, 2010). Si bien no hay evidencia directa (*e.g.* palinológica), climáticamente existían las condiciones para el establecimiento y desarrollo de una flora que sugiere sequía, como la del BTC, desde hace unos 4,500 años durante el Holoceno Tardío.

## **CONCLUSIÓN**

- a) El bosque tropical caducifolio del Bajío Queretano se presenta en forma de áreas relicto, marginales, fragmentadas y discontinuas.
  
- b) Su historia natural parece haber desarrollado en un ambiente físico de rasgos particulares. Estas condiciones le confieren características florísticas y ambientales únicas y diferentes del resto de bosques tropicales caducifolios en el territorio nacional.
  
- c) El ecosistema de BTC del Bajío Queretano se encuentra en riesgo de desaparecer del paisaje natural del estado de Querétaro, toda vez que bajo el actual patrón destructivo de su hábitat, éste último reducto de BTC dará paso a la expansión urbana e industrial.

## LITERATURA CITADA

Álvarez-Yépez, J. C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A. y Lindquist, C. 2008. Variation in vegetation and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:355-366.

Andrade, J. L.; Meinzer, F. C.; Goldstein, G.; Schnitzer, S. A. 2005. Water uptake and transport in lianas and co occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees* 19:282-289.

Anónimo. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Secretaría del medio ambiente y recursos naturales, Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010. [http://dof.gob.mx/nota\\_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010](http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010)

Arriaga, L. y León de la luz, J. L. 1989. The Mexican tropical deciduous forest of Baja California Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio* 84: 45-52.

Arriaga, L., Espinoza, J. M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. y E. Loa. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Escala de trabajo 1: 1 000 000. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO).

Barradas, V. L. 1991. Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in western Mexico. *Theoretical and Applied Climatology* 44:57-64.

Becerra, J. X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 10919-10923.

Becerra, J. X., Noge, S. O. y Venable, D. L.: 2012. The monophyly of *Bursera* and its impact for divergence times of Burseraceae. *Taxon* 61:333-343.

Bravo-Hollis, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. 1. UNAM. D. F. México.

Bullock, S., Mooney, H. y Medina, E. (eds). 1995. *Seasonally Dry Tropical forests*. Cambridge University Press.

Búrquez, A. y Martínez-Yrizar, A. 2009. Límites geográficos entre selvas secas y matorrales espinosos y xerófilos: ¿qué conservar? Pp:53-62. En: Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. y Dirzo, R. Fondo de Cultura Económica, CONABIO y CONANP.

Calvillo-Canadell, L., Rodríguez-Reyes, O. J., Medina-Lemos, R. y Cevallos-Ferriz, S. 2013. Eocene *Bursera* (Burseraceae) in La Carroza Formation, Mexico: a dry tropical flora member. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 65(3):631-643.

Carranza, E. 2001. Contribución al conocimiento de las plantas del género *Ipomoea* L. (Convolvulaceae) en el estado de Guanajuato, México. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. ... Fascículo Complementario XVIII. Instituto de Ecología A.C. y Conabio. 72 p.

Carranza, E. 2005. Conocimiento actual de la flora y la diversidad vegetal del estado de Guanajuato, México. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo Complementario XXI. Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Mich. 23 p.

Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. México*. Conabio, IBUNAM y Agrupación Sierra Madre. México. 847 p

Challenger, A. y Dirzo, R. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad, In Capital natural de México, Vol. II. Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO (Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad), México, pp: 37-73.

Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. En: Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 87-108. Conabio. México, DF. México. CONABIO (Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad)

CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). 2007. Inventario nacional forestal 2007. [www.conafor.gob.mx/portal/inventario.html](http://www.conafor.gob.mx/portal/inventario.html)

Correa-Metrio, A., Lozano-García, S., Xelhuantzi-López, S., Sosa-Nájera, S. y Metcalfe, S. E. 2012. Vegetation in western Central Mexico during the last 50 000 years: modern analogs and climate in the Zacapu Basin. *J. Quatern. Sci.* 27(5):441-544.

Cházaro, M., Machuca, A. y Carvajal, S. 1995. Estudio florístico del Cerro Viejo y áreas circundantes, Jalisco, In: Cházaro, M., Lomelí, E., Acevedo R. y Ellerbrake, S. (editores). *Antología Botánica del Estado de Jalisco*. U. de G. Guadalajara, Jal., México.

Díaz-Barriga, H. y Bello-González, M. A. 1993. Contribuciones al conocimiento de la flora de la cuenca del lago de Pátzcuaro. Libro técnico No. 1. Centro de Investigación Pacífico Centro Michoacán. Instituto de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Uruapan, México. 161 p.

Dirzo, R. 1992. *Diversidad Florística y Estado de Conservación de las Selvas Tropicales de México*. pp.: 283-290. In Sarukhán y Dirzo (compiladores). México ante los retos de la Biodiversidad. CONABIO. México.

Encino-Ruiz, L., Lindig-Cisneros, R. Gómez-Romero, M y Blanco-García, A. 2013. Desempeño de tres especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en un ensayo de restauración ecológica *Botanical Sciences* 91 (1): 107-114, 2013.

Escobedo, Y. 1997. Estudio fitosociológico de la selva baja caducifolia en la cuenca de la Laguna de Zapotlan el grande, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara. 46p.

FAO. 2005. State of the world's forests. Food and Agriculture Organization (FAO). United Nations. Roma, Italia.

Flores, G., J. Jiménez, X. Madrigal, F. Moncayo, y Takaki, F. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la república mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México.

Holdridge, L. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center. San José, Costa Rica

Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forest. In: Bullock, S. H., Mooney, H. A. y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge. Pp 3-42.

GEO. 2008. *Perspectivas del medio ambiente, GEO Zona Metropolitana de Querétaro*. PNUMA, SEDESU, CONCYTEQ. 153p.

González Medrano, F. 2003. *Las comunidades vegetales de México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales e Instituto Nacional de Ecología, México. 88 p.

Hernández-Oria, J. G. 2007. Desaparición del bosque seco del Bajío: implicaciones del ensamblaje de especies y grupos funcionales en la dinámica de una vegetación amenazada. *Zonas Áridas* 11(1):13-31.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1986. *Noménclator y Anexo cartográfico del estado de Querétaro*. Secretaría de Programación y Presupuesto. México. 143 p.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1997a. Cuaderno Estadístico Municipal, Querétaro.

- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1997b. Cuaderno Estadístico Municipal, El Marqués.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2002a. Cuaderno Estadístico Municipal, Corregidora.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2002b. Cuaderno Estadístico Municipal, Huimilpan.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2007. Uso de suelo y vegetación 1:250,000. Serie V.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2011. Uso de suelo y vegetación 1:250,000. Serie VI.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2014. Uso de suelo y vegetación 1:250,000. Serie VI.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. En: E. O. Wilson (Ed.). *Biodiversity*, pp. 130-137. National Academy of Science Press. Washington, DC., USA.
- Israde, I., Garduño-Monroy, V. H. y Ortega, R. 2002. Paleoambiente lacustre del Cuaternario tardío en el centro del Lago de Cuitzeo. *Hidrobiológica* 12(1):61-78.
- Israde, I., Velázquez-Durán, R., Lozano, Ma. S., Bischoff, J., Domínguez, G. y Garduño-Monroy, V. H. 2010. Evolución paleo-limnológica del lago de Cuitzeo durante el Pleistoceno-Holoceno. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 62(3):345-357.
- Jongman, R. H. G., Ter Braak, C. J. F. y Van Tongeren, O. F. R. 2000. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 229 p.
- Lerdau, M., Whitbeck, J., y N. M. Holbrock. 1991. Tropical deciduous forest-death of a biome. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 201-202.
- Labat, J. N. 1987. Le fourré subtropical et la forêt tropicale caducifoliée du nord-ouest de l'état du Michoacán, Mexique: structure et affinités floristiques. *Trace* 12:3-11.
- Labat, J. N. 1995. *Végétation du Nord-Ouest du Michoacán Mexique*. Fascículo Complementario VIII. Instituto de Ecología A.C.-Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 401 pp.
- León de la luz, J. L., Domínguez-Cadena, R. y Medel-Narváez, A. 2012. Florística de la Selva Baja Caducifolia de la Península de Baja California, México. *Botanical Sciences* 90:143-162.
- López, R., Cházaro M., González, M. y Covarrubias, H. 2010. *Árboles de las barrancas de los ríos Santiago y Verde*. Comisión Estatal de Aguas del estado de Jalisco. 288p.
- Lott, E. J. y Atkinson, T. H. 2006. Mexican and Central American Seasonally Dry Tropical Forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a Focal Point for Comparison. En: Pennington, T., Lewis, W. P. y Ratter, J. A. (eds.). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. CRC Taylor & Francis, Boca Raton, Florida. Pp 315-343.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. In S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forest*, pp. 399-422. Cambridge University Press. Cambridge, England.
- Margules, C. R., Nicholls, A. O. y Pressey, R. L. 1988. Selecting networks of reserves to maximize biological diversity. *Biological Conservation* 43:63-76.
- Masera, O. 1996. Deforestación y degradación forestal en México. Documentos de trabajo. 19. GIRA A.C. Pátzcuaro, Mich. México.
- Masera, O., M. J. Ordóñez, y R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35, 256-295.



Maza-Villalobos, S., Macedo-Santana, F., Rodríguez-Velázquez, J., Oyama, Ken y Martínez-Ramos, M. 2014. Variación de la estructura y composición de comunidades de árboles y arbustos entre tipos de vegetación en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán. *Botanical Sciences* 92 (2): 243-258.

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

Moisés Méndez-Toribio, M., Martínez-Cruz, J., Cortés-Flores, J., Rendón-Sandoval, F. J. e Ibarra-Manríquez, G. 2014. Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuaró, Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 1117-1128,

Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. y Gordon, J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.

Miranda, F y Hernández-X, E.1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 23(8): 29-47.

Mooney, H. A., Bullock, S. H. y Medina, E. 1995. Introduction. En: Bullock, S. H., Mooney, H. A. y Medina, E. (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 1-8.

Murphy, P. G. y Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review Ecology Systematic* 17: 67-88.

Murphy, P. y Lugo, A. 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. In: Bullock, S. H., Mooney, H. A. y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge. Pp: 9-29.

Olson, D. M. y E. Dinerstein. 1998. The Global 200: A representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology* 12:502-515.

Ochoa, D. 2016. Análisis de la diversidad arbórea de la zona aledaña al Lago de Chapala, porción Michoacán. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Interdisciplinario para el Desarrollo Integral Regional, CIDIR, Michoacán. 90p.

Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 3a.ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México. 523 pp

Pennington, T., Lewis, W. P. y Ratter, J. A. 2006. Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation. CRC Taylor & Francis, Boca Raton, Florida. 469 p.

Pérez-García, E. A, Meave, J. A. y Cevallos-Ferriz, S. R. S. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origins and biogeographical implications. *Acta Botánica Mexicana* 100:149-193.

Portillo-Quintero, C.A.; Sánchez-Azofeifa, G.A. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143 (1):144-155.

Puig, H. 1991. *Vegetación de la Huasteca, Mexico*. Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique. México, D.F. 531 p.

Najihah M. Nor, A., Corstanje, R., Harris, J. A., Grafius, D. R. y Siriwardena, G. M. Ecological connectivity networks in rapidly expanding cities. *Heliyon* 3 (2017) e00325.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.

Rzedowski, J. 1979. Los bosques secos y semihúmedos de México con afinidades neotropicales. En: Rabinovich, J. y Halfter, G. (editores). *Tópicos de ecología contemporánea*. Fondo de Cultura Económica. Pp: 37-46.

- Rzedowski, J. y G. Calderón. 1987. El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace* 12:12-21.
- Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica mexicana. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15: 47-64.
- Rzedowski, J. y Guevara-Fefer, F. 1992. Burseraceae. Flora del Bajío y de Regiones adyacentes. Fascículo complementario 3. Instituto de Ecología A.C. centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán. 46 p.
- Rzedowski, J. y Calderón de Rzedowski, G. 2013. Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. *Acta Botánica Mexicana* 102:1-23.
- Rzedowski, J. 2015. Catálogo preliminar de las especies de árboles silvestres de la Sierra Madre Oriental, Flora del Bajío y de Regiones adyacentes. Fascículo complementario XXX. Instituto de Ecología A.C. centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán. 378 p.
- Rzedowski, J., Zamudio, S., Calderón de Rzedowski, G., y Paizanni, A. 2014. El bosque tropical caducifolio en la cuenca lacustre de Pátzcuaro (Michoacán, México). Fascículo complementario XXIX. Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán, México. 18 p.
- Schluter, D. y Ricklefs, D. 1993. Species diversity in ecological communities: historical, and geographical perspectives. University of Chicago Press. 434 p.
- Shreve, F. y Wiggins 1964. Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Stanford University Press, Stanford.
- Trejo, R. I. 1998. Diversidad de las selvas bajas de México: relación con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 210 p.
- Trejo, R. I. 1999. El clima de la selva baja en México. *Investigaciones Geográficas* 39:40-52.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in México. *Biological Conservation*. 94: 133-142.
- Zamudio, S. y Galván, R. 2011. La diversidad vegetal del estado de Guanajuato, México. Fascículo complementario XXVII. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Mich. 103p.
- Zamudio, S. 2012. Diversidad de ecosistemas del estado de Guanajuato. In: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (conabio). 2012. *La biodiversidad en Guanajuato: Estudio de Estado*. Pp: 18-56. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (conabio)/Instituto de Ecología del Estado de Guanajuato (iee). México. 524 p.
- [www.clicom-mex.cicese.mx/mapa.html](http://www.clicom-mex.cicese.mx/mapa.html).

**Apéndice 1.** Lista binaria de especies registradas en 18 sitios de BTC sucesional usada en el análisis de complementariedad. Por cada especie se indica con un \* su afinidad al BTC (*sensu* Rzedowski y Calderón, 2013) y su forma de vida (A = árbol, Ar = arbusto, T = trepadora y E = epífita). Las crasicales se etiquetaron como Cr, seguido de la forma de vida usando los tipos morfológicos de Bravo-Hollis (1978): CrA = crasicale arbórea, CrAr = crasicales arbustiva, Crg = crasicale globosa, Crcc = Crasicale cespitosa cilíndrica, y Crt = crasicale toneliforme. Las rosetófilas se denominaron como roseta arbórea (RA) y roseta arbustiva (RAR).

ESPECIES	S I T I O S																	
	Peña Colorada	La Machorra	El Cimatarío	Cimacuático	La Noria	El Rosario	El Batán	El Nabo	El Paisano	Mompani	Tlacote Bajo	Tlacote Alto	El Patol	San Miguelito	San Isidro	La Cañada	La Barreta	La Serpentina
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd. * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Acacia pennatula</i> (Schlecht. & Cham.) Benth. * A	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acacia schaffneri</i> (L.) Willd. * A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Acaciela angustissima</i> Lodd. * Ar	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Agave</i> sp. * Rar	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Albizia occidentalis</i> (Standley) Britton y Rose * A	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Amelanchier denticulata</i> (Kunth) K. Koch. * Ar	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Anisacanthus quadrifidus</i> (Vahl) Nees * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Anredera ramosa</i> (Moq.) Eliasson * T	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Aralia humilis</i> Cav. * A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ayenia jaliscana</i> S. Watson * Ar	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Ayenia limitaris</i> Cristobal * Ar	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Bernardia mexicana</i> (Hook y Arn.) Muell. * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Bouvardia multiflora</i> (Cav.) Schult. & Schult * Ar	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Brickelia veronicifolia</i> (Kunth) A. Gray * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bromelia juncea</i> (Ruiz & Pav.) Poir. * E	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brongniartia glabrata</i> Hook et Arn. * Ar	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl. * A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

<i>Bursera galeottiana</i> (Englelm.) Rose * A	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Bursera palmeri</i> S. Wats. * A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Caesalpinia</i> sp * Ar	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calliandra eriophylla</i> Benth. * Ar	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L. * T	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Cedrela dugesii</i> S. Watson * A	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Ceiba aesculifolia</i> Kunth) Britton et E. G. Baker * A	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Celtis caudata</i> Planch. * A	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Celtis pallida</i> Torrey * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cissus cisioides</i> Kunth. * T	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Citharexylum lycioides</i> D. Don * Ar	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Colubrina greguii</i> (triflora) Brongn. * A	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Condalia velutina</i> I. M. Johnston * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Coriphantha erecta</i> (Lem. Ex Pfeiffer) Lem. **Crcc	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Croton ciliato-glandulifer</i> Ortega * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Croton morifolius</i> Willd. * Ar	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cylindropuntia imbricata</i> (Haw.) F.M.Knuth * CrAr	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dalea bicolor</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. * Ar	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Dioscorea militaris</i> Rob	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
<i>Diphysa suberosa</i> S. Watson * A	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq. * Ar	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Echinocereus cinerascens</i> (DC.) Lem. *Crcc	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0
<i>Erythrina coraloides</i> DC. * A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Euphorbiaceae * Ar	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euphoria tanquahuete</i> Sessé & Moc.	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg. * A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ferocactus histrix</i> (DC) G. E. Linds. *Crt	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton & Rose *Crg	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Forestiera phillyreoides</i> (Benth.) Torr. Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

<i>Fraxinus rufescens</i> Lingelsheim * A	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Galactia brachystachys</i> Benth. * T	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
<i>Gaudichaudia cynanchoides</i> Kunth * T	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Gronovia scandens</i> L. * T	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>Ipomoea hederifolia</i> L. * T	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Ipomoea murucoides</i> Roem. et Schult. * A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth * T	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Iresine cassiniiformis</i> Schauer. * Ar	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Iresine schafnerii</i> S. Watson * Ar	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	o	o	o	o	1
<i>Isolatocereus dumortieri</i> (Scheidw.) Buxb. * CrA	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Jatropha dioica</i> Cerv. * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roem. & Schult.) Zucc. * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Lantana cámara</i> L. * Ar	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Lantana velutina</i> M. Martens & Galeotti * Ar	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Lysiloma microphylla</i> Benth. A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Malvastrum bicuspidatum</i> (S. Watson) Rose * Ar	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Mammillaria magnimamma</i> Haw. *Crg	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Mammillaria mathildae</i> Kraehenb. & Krainz *Crg	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Mammillaria polythele</i> Mart. *Crg	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Mammillaria uncinata</i> Zucc. Ex Pfeiff. *Crg	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Mammillaria zephyrantoides</i> Scheidw. *Crg	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mandevilla foliosa</i> (Muell. Arg.) Hemsl. * Ar	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Matelea pilosa</i> (Benth.) Woods * T	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Metastelma barbadense</i> Schltr * T	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Metastelma lanceolatum</i> Schltr. * T	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Mimosa aculeaticarpa</i> Ortega * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Mimosa biuncifera</i> Benth. * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Montanoa bipinatifidus</i> (Kunth) C. Koch. * Ar	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv. * Ar	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0

<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart. ex Pfeiff.) Console * CrA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Nissolia hirsuta</i> DC * T	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Opuntia cantabrigiensis</i> Salm-Dick * CrA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Opuntia elizondoana</i> E. Sánchez & Villaseñor <sup>1</sup> *CrAr	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Opuntia hyptiacantha</i> Weber. * CrA	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Opuntia joconstle</i> F.A.C. Weber. * CrA	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Opuntia pubescens</i> J. C. Wendl. Ex Pfeiff. *CrAr	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Opuntia pumila</i> Rose * CrAr	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Opuntia robusta</i> H.L. Wendl. * CrA	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Opuntia streptacantha</i> Lem. * CrA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dick * CrA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Peniocereus serpentinus</i> (Lag. & Rodr.) N. P. Taylor * CrAr	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Pereskiaopsis diguetii</i> (F.A.C. Weber) Britton & Rose. * CrAr	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Prosopis leavigata</i> (Willd.) Johnston * A	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ptelea trifoliata</i> L. * Ar	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Quercus rugosa</i> Née A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Randia thurberi</i> Wats. * Ar	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Salix humboldtiana</i> Willd. A	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Salvia keerly</i> Benth. * Ar	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1
<i>Senecio salignus</i> DC. * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Senna polyantha</i> (Collad.) H. S. Irwin et Barneby * A	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sida</i> aff. <i>Jussievana</i> * T	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>Stenocereus queretaroensis</i> (F.A.C.Weber ex Mathes.) Buxb. * CrA	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>Stillingia sanguiolenta</i> Muell. * Ar	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth * A	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Tephrosia tenella</i> A. Gray * Ar	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Thevetia thevetioides</i> (H.B.K.) L. Schum *A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L * E	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Verbesina serrata</i> Cav. * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Vernonia paniculata</i> DC * Ar	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Viguiera linearis</i> (Cav.) Sch. Bip. ex Hemsl. * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Viguiera quinquerediata</i> (Cav.) A.Gray ex A.Gray * Ar	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Yucca filifera</i> Chabaud * RA	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1
<i>Zaluzania augusta</i> Sch. Bip. * Ar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg. * A	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H. M. Hernández subsp. Formosa * Ar	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1

<sup>1</sup> Distribución histórica, probablemente extinta actualmente. Se excluyó en el análisis.

## Apéndice 2

Lista de especies vegetales registradas en el bosque tropical caducifolio y sus diferentes estadios sucesionales en el área del Bajío Queretano. En cada registro se indica: (i) la forma de vida según la conceptualización para bosques secos del Neotrópico (Medina, 1995): A = árbol, Ar = arbusto, H = hierba, T = trepadora, E = epífita, (ii) al menos un colector abreviado y su colecta, (iii) distribución conocida y un (\*) si el taxón habita en forma exclusiva o preferencial en el bosque tropical caducifolio de México, de acuerdo con Rzedowski y Calderón (2013). Las Cactaceae se etiquetaron como Cr (crasicaules) seguido de la forma de vida usando los tipos morfológicos de Bravo-Hollis (1978): CrA = crasicaule arbórea, CrAr = crasicaules arbustiva, CrG = crasicaule globosa y CrR = crasicaule rastrera. Las Agavaceae se consideraron roseta arbórea (RA) y roseta arbustiva (Rar). Al final del nombre de la especie se denota en negritas y en paréntesis si el taxón es de distribución restringida con **me** (microendémico) o si está incluido en alguna categoría de protección según la Norma Oficial Mexicana-ECOL-059 (Anónimo, 2010), con las siguientes notaciones entre paréntesis y en negritas: **P** = peligro de extinción, **A** = amenazada, **R** = rara, **Pr** = protección especial y **Vu** = vulnerable. La mayoría de los ejemplares están depositados en los herbarios IEB, MEXU, QMEX y la colección personal del autor.

### ANTHOPHYTA

### Forma de vida, colectores y distribución conocida

#### MAGNOLIOPSIDA

##### Acanthaceae \*

*Anisacanthus quadrifidus* (Vahl) Standl. \*

Ar, JGHO 2, RJCHM 198; Sur de Estados Unidos (EU) y México  
H, RJCHM 180, 198; México y Centroamérica

*Ruellia nudiflora* (Engelm. et A.Gray) Urban \*

##### Amaranthaceae \*

*Iresine schaffneri*. Standl. \*

Ar, JGHO 9; endémica de México  
Ar, Es 302; endémica de México

*Iresine cassiniiformis* Schauer \*

##### Araliaceae \*

*Aralia humilis* Cav. \*

A, JGHO 29; Sur de EU, México y Centroamérica

##### Apocinaceae \*

*Thevetia thevetoides* (H.B.K.) Schum. \*

A, JGHO 16; endémica de México  
Ar, RJCHM 180; endémica de México  
T, JGHO 27; México, Centroamérica y Caribe

*Mandevilla foliosa* (Müll. Arg.) Hemsl. \*

*Metastelma barbadense* Schltr. \*

##### Asclepidaceae \*

*Asclepias linaria* Cav. \*

*Artemisa mexicana* Willd.

Ar, JGHO 60; Estados Unidos y México  
H, RJCHM 222; Sur de Canadá, EU, México y Guatemala  
T, JGHO 17; Centro y Sur de México  
T, JGHO 64; México

*Mateleia pilosa* (Benth.) Woods. \*

*Metastelma lanceolatum* Schltr. \*

##### Asteraceae \*

*Acourtia hebeclada* DC. \*

H, RJCHM 206; México

*Ageratum corymbosum* Zucc. \*

H, ES 319; México

*Brickellia veronicifolia* (Kunth) A.Gray \*

H, JGHO 66; E. U. y México

*Dahlia coccinea* Cav.

Ar, RJCHM 134; endémica de México

*Dyssodia pinnata* Cav. \*

H, RJCHM 165; EU y México

*Eupatorium deltoideum* Jacq.

H, ES 324; México

*Melampodium divaricatum* (Rich.) DC. \*

H, RJCHM 171; Sur de EU, México, Centroamérica y Antillas

*Montanoa tomentosa* Cerv. \*

Ar, RJCHM 186; México

*Montanoa bipinnatifida* (Kunth) C. Koch. \*

Ar, JGHO 33; México

*Piqueria trinervia* Cav.

H, RJCHM 228; América tropical

*Porophyllum ruderale* DC. \*

H, RJCHM 167; México

*Verbesina serrata* Cav \*

Ar, ES 301; América tropical



<i>Vernonia alamanii</i> DC. *	Ar, ES 322; América tropical
<i>Viguiera linearis</i> (Cav.) Sch. Bip. ex Hemsl. *	Ar, JGHO 62; América tropical
<i>Zaluzania augusta</i> (lag.) Schultz-Bip. *	Ar, RJCHM 183; México
<i>Zinnia peruviana</i> (L.) L. *	H, ES 304, 305; América
<b>Bassellaceae</b> *	
<i>Anredera ramosa</i> (Moq.) Elliason *	T, RJCHM 157; México, Sudamérica
<b>Bignoniaceae</b> *	
<i>Tecoma stans</i> (L.) H. B. K. *	A, RJCHM 179; Texas, México, Centroamérica y Norte de Venezuela
<b>Bombacaceae</b> *	
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth.) Britton et E. G. & Baker *	A, RJCHM 115, 193, 218, 162; México y Centroamérica
<b>Boraginaceae</b> *	
<i>Lithospermum angulifolium</i> Michx.	H, RJCHM 124; América
<i>Tournefortia volubilis</i> L. *	T, JGHO 69; EU, México hasta Sudamérica
<b>Bromeliaceae</b> *	
<i>Tillandsia dugesii</i> Baker *	E, ES 281; endémica de México
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L *	E, JGHO 43; Sur de EU hasta Argentina
<b>Burseraceae</b> *	
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth.) Engl. *	A, ES 258; México
<i>Bursera galeottiana</i> (Engelm.) Rose *	A, RJCHM 131; endemica del centro de México
<i>Bursera palmeri</i> S. Watson *	A, RJCHM 135; México
<b>Cactaceae</b> *	
<i>Cylindropuntia imbricata</i> (Haw.) F. M. Knuth *	CrAr, JGHO 44; centro de EU hasta México central
<i>Cylindropuntia imbricata</i> x <i>Opuntia pubescens</i> *	CrAr, JGHO 41; Querétaro
<i>Isolatocereus dumortieri</i> (Scheidw.) Backeb. *	CrA, JGHO 32; México
<i>Mammillaria magnimamma</i> Haw. *	CrG, JGHO 52; México
<i>Mamillaria mathildae</i> Kraenheb. & Krainz * <b>P, me</b>	CrG, JGHO 53; Microendémica a Querétaro
<i>Mammillaria polythele</i> Mart. *	CrG, JGHO 54; México
<i>Mammillaria zephyrantoides</i> Scheidw. * <b>A</b>	CrG, ES 321; México
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart.) Cons *	CrA, JGHO 42; México
<i>Opuntia cantabrigiensis</i> Lych. *	CrAr, ES 336, México
<i>Opuntia elizondoana</i> E. Sánchez & Villaseñor * <b>Vu</b>	CrR, ES 137; microendémica Querétaro
<i>Opuntia hyptiacantha</i> Weber. *	CrA, JGHO 45; México
<i>Opuntia pubescens</i> J.C. Wend. Ex Pfeiff. *	CrAr, JGHO 46, México, Centroamérica y Antillas
<i>Opuntia robusta</i> Wendl. *	CrA, JGHO 47; centro de México
<i>Opuntia streptacantha</i> Lem. *	CrA, JGHO 48; centro de México
<i>Opuntia tomentosa</i> Salm-Dick *	CrA, JGHO 49; centro de México
<i>Peniocereus serpentinus</i> Lag. & Rodr. N.P. Taylor *	CrAr, JGHO 30; México
<i>Pereskopsis digueti</i> (F.A.C. Weber) Britton & Rose *	CrAr, JGHO 50; México
<i>Stenocereus queretaroensis</i> (Web.) Buxb. *	CrA, JGHO 31; México
<b>Campanulaceae</b> *	
<i>Lobelia finestralis</i> Cav. *	H, RJCHM 205; México
<b>Convolvulaceae</b> *	
<i>Ipomoea cardiophylla</i> A. Gray *	T, JGHO 35; EU y México
<i>Ipomoea coccinea</i> L. *	T, RJCHM 168; América
<i>Ipomoea purpurea</i> (L.) Roth *	T, JGHO 35; EU, México y Sudamérica
<i>Ipomoea murucoides</i> Roem & Schult *	A, RJCHM 195, 247; México y Guatemala

**Cucurbitaceae \****Sechiopsis triquetra* (Ser.) Naudin \*

T, RJCHM 214; México

**Dioscoreaceae \****Dioscorea militaris* Rob \*

T, JGHO 38; México

**Euphorbiaceae \****Stillingia sanguinolenta* Muell. Arg. \*

Ar, JGHO 13; RJCHM 166; América del Norte

*Bernardia mexicana* (Hook. y Arn.) Muell \*

Ar, RJCHM 118, 136; JGHO 4; México

*Croton ciliato-glandulifer* Ortega \*

Ar, ES 277; Sur de EU, México, Centroamérica y Antillas

*Croton morifolius* (Kunth) Müll. Arg. \*

Ar, ES 303, 307; México, Centroamérica y Norte de Venezuela

*Euphorbia heterophylla* L. \*

H, JGHO 8; Sur de EU hasta Sudamérica tropical

*Euphorbia tanquahuete* Sessé et Moc. \*

A, JGHO 18; México

*Euphorbia* sp. \*

Ar, JGHO 58; América tropical

*Jatropha dioica* Cerv. \*

Ar, JGHO 19; Sur de Eu y México

**Fabaceae \****Acaciella angustissima* (Miller) Kuntze \*

Ar, JGHO 1; RJCHM 132; Sur de EU, México y Centroamérica

*Acacia farnesiana* (L.) Willd. \*

Ar, JGHO 21; América tropical

*Acacia pennatula* (Cham & Schltdl.) Benth \*

A, RJCHM 220; México, Centro y Sudamérica

*Acacia schaffneri* (S. Watson) Herm. \*

Ar, JGHO 22; América

*Albizzia occidentalis* Brandegees \*Pr

A, JGHO 3; RJCHM 221, 176; México

*Calliandra eriophylla* Benth. \*

Ar, 130, RJCHM; Sur de EU y México

*Caesalpinia wootonii* (Britton) Eifert ex Isely \*

Ar, JGHO 67; Texas, EU y México

*Chamaecrista rufa* (Mart. & Gal.) Britt. & Rose \*

Ar, ES 308, 309; Norte de México hasta Brasil

*Brongniartia intermedia* Moric. \*

Ar, RJCHM 120; México

*Brongniartia glabrata* Hook et Arn. \*

Ar, RJCHM 217, México

*Cologania angustifolia* Kunth

T, ES 271; EU y México

*Coursetia caribaea* (Jacq.) Lavin \*

T, RJCHM 119; México y Centroamérica

*Dalea bicolor* Humb. et Bonpl. ex Willd. \*

Ar, JGHO 23; Sur de Eu y México

*Dalea foliolosa* (Ait) Barneby \*

H, ES 311, 312; EU y México

*Diphysa suberosa* S. Watson \*

A, E 282; Norte y centro de México

*Erythrina coralloides* DC. \* A, e

A, RJCHM 114, 133; endémica Bajío

*Eysenhardia polystachya* (Ortega) Sarg. \*

A, JGHO 24; América tropical

*Galactia brachystachys* Benth. \*

T, JGHO 25; México

*Hoffmanseggia glauca* (Ort.) Eifert. \*

Ar, ES 292; Oeste de EU, México y Oeste de Sudamérica

*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit \*

A, RJCHM 129; México, Centroamérica y Caribe

*Lysiloma microphyllum* Benth. \*

A, RJCHM 128, 194; JGHO 10; México

*Mimosa biuncifera* Benth. \*

Ar, Es 330; suroeste de EU y México

*Mimosa monancistra* Benth. \*

Ar, ES 289; Texas, EU, hasta centro de México

*Mimosa depauperata* Benth. \*

Ar, ES 335; centro de México

*Nissolia hirsuta* Benth. \*

T, ES 306, 320; México

*Phaseolus leptostachys* Benth. \*

T, JGHO 34, México y Centroamérica

*Prosopis leavigata* (Willd.) Johnston \*

A, JGHO 28; Sur de EU y México

*Senna polyantha* (Collad.) H. S. Irwin et Barneby \*

A, RJCHM 185; JGHO 12; México

*Senna septemtrionalis* (Viv.) H. S. Irwin et Barneby \*

A, RJCHM 202; México y Centroamérica

*Tephrosia tenella* A. Gray \*

Ar, RJCHM 213; Sur de Eu y México

*Zapoteca formosa* (Kunth) H. M. Hernández subsp. *Formosa* \*

Ar, JGHO 15; RJCHM 211, 223, 159; Norte de México hasta Norte de Argentina

<b>Lamiaceae *</b>	
<i>Salvia keerly</i> Benth. *	Ar, JGHO 11; Sur de Eu y México
<i>Salvia polystachya</i> Ort. *	H, ES 323; México y Centroamérica
<i>Salvia aff. riparia</i> Kunth *	H, RJCHM 188; Florida, México, Antillas, Venezuela y Perú
<i>Salvia coccinea</i> Juss. ex Murray *	H, RJCHM 204; suroeste de EU, México, Centroamérica, Caribe y Norte de Sudamérica
<b>Liliaceae</b>	
<i>Milla biflora</i> Cav.	H, RJCHM 160; Sur de EU, México y Guatemala
<b>Loasaceae *</b>	
<i>Gronovia scandens</i> L. *	T, JGHO 36; México, Centroamérica, Perú y Venezuela
<b>Malpighiaceae *</b>	
<i>Gaudichaudia mucronata</i> A. Juss. *	T, RJCHM 187; México y Centroamérica
<b>Malvaceae *</b>	
<i>Abutilon ellipticum</i> Schlecht. *	Ar, JGHO 60; México y Guatemala
<i>Allowissadula holosericeae</i> (Scheele) Bates *	Ar, JGHO 71, sur de EU y México
<i>Malvastrum bicuspidatum</i> (S. Wats.) Rose *	Ar, JGHO 59; Sur de EU y México
<i>Pavonia candida</i> (DC.) Fryxell *	Ar, JGHO 51; México
<b>Meliaceae *</b>	
<i>Cedrela dugesii</i> S. Wats. * <b>Pr</b>	A, ES 262, 263, 264; México
<b>Nyctaginaceae *</b>	
<i>Mirabilis longiflora</i> L. *	H, RJCHM 188; EU y México
<i>Pisoniella arborescens</i> (Lag. & Rodr.) Standl. *	Ar, JGHO 70; México
<b>Oleaceae *</b>	
<i>Forestiera phillyreoides</i> (Benth.) Torrey *	Ar, ES 274, 280; Sur de EU y México
<i>Fraxinus rufescens</i> Lingelsheim *	A, ES 318; Este y centro de México
<b>Onagraceae *</b>	
<i>Lopezia racemosa</i> Cav. *	H, RJCHM 199; México y Guatemala
<b>Phytolacaceae *</b>	
<i>Rivina humilis</i> L. *	H, RJCHM 212; surest de EU, México y Sudamérica tropical
<b>Plantaginaceae</b>	
<i>Plantago nivea</i> Kunth	H, RJCHM 226; cosmopolita neártica
<b>Polemoniaceae *</b>	
<i>Loeselia mexicana</i> (Lam.) Brand *	Ar, RJCHM 219, ES 325; Sur de EU y México
<i>Loeselia coerulea</i> (Cav.) G. Don. *	H, RJCHM 227; México
<b>Polygolaceae *</b>	
<i>Monnina xalapensis</i> HBK	Ar, RJCHM 161; Sur de EU y México
<b>Ranunculaceae *</b>	
<i>Clematis rhodocarpa</i> Rose *	T, JGHO 37; México
<b>Rhamnaceae *</b>	
<i>Adolphia infesta</i> (H.B.K.) Meisn.	Ar, ES 270; California, Texas (EU) y Norte-centro de México
<i>Colubrina triflora</i> Brongn. *	A, RJCHM 116,127, 191; JGHO 14;

<i>Condalia mexicana</i> Schldl. *	México y Centroamérica
<i>Condalia velutina</i> I. M. Johnst. *	Ar, JGHO 7; ES 255; México
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roem. & Schult) Zucc. *	Ar, ES 254; México
	Ar, RJCHM 156; Texas(EU), México y Centroamérica
<b>Rosaceae</b> *	
<i>Amelanchier denticulata</i> (H.B.K) Koch.	Ar, ES 317; Sur de EU, México y Centroamérica
<b>Rubiaceae</b> *	
<i>Randia thurberi</i> Wats *	Ar, RJCHM 113, 138; México hasta Costa Rica
<i>Bouvardia multiflora</i> (Cav.) Schullt *	Ar, RJCHM 125, ES 300; México hasta Costa Rica
<i>Bouvardia laevis</i> (Lam.) Griseb. *	H, RJCHM 137; México hasta Costa Rica
<b>Rutaceae</b> *	
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg *	A, RJCHM 196, 208; Sur de EU, México, Centroamérica, Antillas y Sudamérica tropical
<i>Ptelea trifoliata</i> L.	Ar, RJCHM 184; América tropical
<b>Salicaceae</b> *	
<i>Salix humboldtiana</i> Willd.	A, JGHO 65; México, Centroamérica y Sudamérica
<b>Sapindaceae</b> *	
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L. *	T, ES 272; cosmopolita tropical
<i>Dodonaea viscosa</i> (L.) Jacq. *	Ar, RJCHM 182; cosmopolita tropical
<b>Scrophulariaceae</b> *	
<i>Calceolaria mexicana</i> Benth.	T, RJCHM 203; México, Centroamérica y hasta Bolivia
<i>Castilleja arvensis</i> Cham. et Schldtl.	H, RJCHM 232; América
<i>Lamourouxia dasyantha</i> (Cham. et Schldtl.) W. R. Ernest	H, RJCHM 225; México
<b>Solanaceae</b> *	
<i>Capsicum annum</i> L. var. <i>aviculare</i> (Dierb.) D'Arcy & Eshbaugh *	Ar, JGHO 56; Sur de EU, México, Centroamérica, Antillas y Sudamérica nortropical
<i>Cestrum tomentosum</i> L. f. *	Ar, JGHO 72, México a Sudamérica
<i>Solanum dulcamaroides</i> Dunal *	T, RJCHM 224; México y Centroamérica
<i>Solanum iopetalum</i> (Bitter) Hawkes *	H, JGHO 57; México
<b>Sterculaceae</b> *	
<i>Ayenia limitaris</i> Cristobal *	Ar, ES 293, 314; Texas (EU) y México
<b>Tiliaceae</b> *	
<i>Triumffeta semitriloba</i> Jacq. *	Ar, RJCHM 164; Florida (EU), México y hasta Argentina
<b>Ulmaceae</b> *	
<i>Celtis caudata</i> Planch. *	A, RJCHM 126; JGHO 5; Norte de México y hasta Nicaragua
<i>Celtis pallida</i> Torrey. *	Ar, JGHO 26; Sur de EU hasta Argentina
<b>Umbellifera</b> *	
<i>Arracacia toluensis</i> (H.B.K.) Hemsl. *	Ar, ES 279; México

**Verbenaceae \****Citharexylum aff. brachyanthum* (A. Gray) A. Gray \*

Ar, ES 285, 286; Sur de EU, México, Argentina

*Citharexylum lycioides* D. Don \*

Ar, JGHO 6, RJCHM 178; México

*Citharexylum oleinum* Moldenke \*

Ar, RJCHM 123; Sur de EU y México

*Lantana achyranthifolia* Desf. \*

Ar, ES 290; Sur de EU y México

*Lantana camara* L. \*

Ar, RJCHM 175; Sur de EU, México, Centroamérica, Antillas y Sudamérica tropical

*Lantana hirta* Graham \*

Ar, JGHO 40; Sur de Texas (EU); México y Centroamérica

**Violaceae \****Hybanthus attenuatus* (Humb. & Bonpl.) G.K. Schulze \*

H, ES 295, 296; EU hasta Norte de Sudamérica

**Vitaceae \****Cissus sicyoides* L. \*

T, JGHO 20; América tropical

**LILIOPSIDA****Agavaceae \****Agave salmiana* B. Otto ex Salm-Dyck \*

RAr, FM 63; Sur de Estados Unidos, México y Centroamérica

*Yucca filifera* Chabaud \*

RA, JGHO 55; Sur de Estados Unidos, México y Centroamérica

**Amaryllidaceae \****Sprekelia formosissima* (L.) Herb. \*

H, ES 267, 268; Estados Unidos, México y Centroamérica

**Bromeliaceae \****Tillandsia dugesii* Baker \*

E, ES 281; México

*Tillandsia recurvata* (L.) L \*

E, JGHO 43; Sur de EU hasta Argentina

*Bromelia aff. juncea* \*

E, JGHO 68; América Neotropical

**Commelinaceae \****Commelina coelestis* Willd. \*

H, RJCHM 169; EU, México y El Salvador

*Tradescantia crassifolia* Cav. \*

H, ES 297, 298; México y Guatemala

*Tripogandra purpurascens* (Schauer) Handlos \*

H, RJCHM 163; México

**Abreviaciones de colectores:** JGHO - José Guadalupe Hernández-Oria  
 RJCHM - Ruth Julieta Chávez Martínez  
 ES - Emiliano Sánchez

# CAPÍTULO 3

**ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN, PROPIEDADES DEL SUELO Y  
DISTURBIO EN UNA CRONOSECUENCIA DE COMUNIDADES  
SUCCESIONALES DE BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DEL BAJÍO  
QUERETANO, MÉXICO.**

## **Estructura de la vegetación, propiedades del suelo y disturbio en una cronosecuencia de comunidades sucesionales del bosque tropical caducifolio del Bajío Queretano, México.**

### **RESUMEN**

Los objetivos de este estudio fueron analizar la composición florística, estructura de la vegetación y diversidad de árboles y arbustos leñosos, así como las propiedades del suelo y el disturbio crónico en una cronosecuencia de comunidades post-manejo agrícola del bosque tropical caducifolio (BTC) del Bajío Queretano, en el centro de México. Con este modelo de sucesión se explicaron los cambios generales en diversidad, densidad de individuos, área basal, altura, biomasa aérea y complejidad estructural de las comunidades a lo largo del gradiente sucesional. Se observó un patrón general de incremento en la mayoría de las variables estructurales en función del tiempo de abandono. El nitrógeno (N), fósforo (P), la capacidad de intercambio catiónico y la materia orgánica del suelo aumentaron con la edad, y estuvieron asociadas al incremento estructural positivo de las comunidades. Por su parte, el disturbio crónico fue relativamente alto en comunidades tempranas e intermedias y disminuyó en el 'bosque maduro', además influyó negativamente en la estructura de las comunidades. El BTC sucesional post-manejo agrícola parece acumular rasgos estructurales fundamentales y propiedades del suelo esenciales a través de los años, a pesar de la fuerte perturbación antropogénica. Sin embargo, sólo la conservación regional del gradiente sucesional de estos bosques secundarios puede garantizar la supervivencia y desarrollo de las diferentes fases sucesionales. Esta condición es crítica para un bosque tropical seco que localmente se identifica como en riesgo de extinción.

**Palabras clave:** bosque tropical semiárido, conservación, diversidad, disturbio antropogénico, sucesión secundaria.

## **Vegetation structure, soil properties and disturbance along a chronosequence of successional communities in the tropical dry deciduous forest from Bajío Queretano, Mexico.**

### **ABSTRACT**

The objectives of this study were to analyze the floristic composition, vegetation structure, diversity of woody plants (trees and shrubs), as well as soil properties and chronic disturbance along a chronosequence representing successional communities post-management in a tropical dry deciduous forest from central Mexico. Using chronosequence as succession model, changes in diversity, density of individuals, basal area, height, above ground biomass and structural complexity were explained throughout successional gradient. It observed an overall increase depending on abandonment age in the most of structural variables. Also, N, P and organic matter of soil increased with age and were associated with structural increasing of successional communities. In turn, chronic disturbance decreased toward intermediate and mature phases, while early phase was the most disturbed; in addition, it negatively influenced communities structure. Successional tropical dry forests seem to accumulate fundamental structural features and essential soil properties throughout the years, despite strong and chronic anthropogenic pressure. However, only the regional conservation of these secondary forests can guarantee the survival and development of different successional stages. This condition is critical for a tropical dry forest locally identified as in risk of extinction.

**Key words:** anthropogenic disturbance, conservation, diversity, secondary succession, semi-arid tropical dry forest.

## INTRODUCCIÓN

Los cambios cronológicos en la estructura y función de la vegetación posteriores a una perturbación definen la sucesión ecológica (Prach y Walker, 2010) y las comunidades involucradas se denominan secundarias (Connell y Slatyer, 1977). Los bosques tropicales secundarios causados por disturbio humano, en particular, ocupaban entre el 40% (Brown y Lugo, 1990) y 60% (FAO, 2009) de las áreas forestadas tropicales del mundo. Alrededor del 42% de estas áreas estaban cubiertas por bosques estacionalmente secos (Murphy y Lugo, 1986). En años recientes se estimó que cerca del 97% (1,048,700 km<sup>2</sup>) de este ecosistema (en adelante, bosque tropical caducifolio [BTC], *sensu* Rzedowski, 1978) a escala mundial está en riesgo, debido a la transformación y fragmentación por causas antrópicas (Miles *et al.*, 2006). Durante la década 2000-2010, especialmente en Latinoamérica y el Caribe, la tendencia a la deforestación de estos bosques continuó y en años posteriores siguió aumentando (Aide *et al.*, 2013).

Como resultado parcial de esta degradación, una gran parte de los bosques tropicales caducifolios de Mesoamérica se han convertido en extensas áreas de comunidades secundarias sucesionales, originadas por actividades antropogénicas (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005; Quesada *et al.*, 2009; Griscom y Ashton, 2011). En México, se estima que el deterioro antrópico del BTC ha generado unos 94,000 km<sup>2</sup> (57% de su distribución actual) de comunidades secundarias (Sánchez-Colón *et al.*, 2009). Cuando las áreas habilitadas para uso agrícola o pecuario son abandonadas, se inicia un proceso de sucesión tanto en sitios con remoción total de la cobertura, como en predios con transformación parcial de la vegetación (Chazdon *et al.*, 2007). Este fenómeno origina un mosaico heterogéneo de campos en diferentes fases sucesionales y con distinta edad de abandono, cuyo desarrollo a partir de la vegetación inicial y/o remanente, difiere de la vegetación madura original (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). La dinámica sucesional de estas comunidades secundarias y su transformación post-manejo está influenciada por varios factores, entre otros: la disponibilidad de comunidades regenerativas (banco de semillas, plántulas, juveniles y rebrotes) (Maza-Villalobos *et al.*, 2013); condiciones del medio físico (luz, humedad, temperatura, suelo, relieve) (Ceccon *et al.*, 2006); factores bióticos (herbivoría, depredación, patógenos) (Vieira y Scariot, 2006; Chazdon, 2008) y el disturbio, incluyendo



el historial y prácticas de uso (Sobrinho *et al.*, 2016), así como naturaleza, intensidad y frecuencia de éste (*sensu* Martorell y Peters, 2005).

Actualmente los disturbios humanos son la principal causa de modificación y/o alteración en el desarrollo de las comunidades vegetales (Walker *et al.*, 2010). Estas perturbaciones han inducido cambios importantes en la estructura, composición y diversidad del BTC (*e.g.* González-Iturbe *et al.*, 2002; Ruiz *et al.*, 2005; Romero-Duque *et al.*, 2007; Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008; Leirana-Alcocer *et al.*, 2009). Se ha observado que ciertos agentes de disturbio causan efectos específicos en algún componente del BTC, por ejemplo, la estructura parece ser modificada por la extracción y corte selectivo de individuos (Kennard, 2002); el pastoreo y/o apacentamiento del ganado afectan la composición y densidad de las especies (Stern *et al.*, 2002), favorecen la formación de claros y el aspecto matorraloide en la vegetación de fases maduras, además impactan negativamente el banco de semillas del suelo, plántulas (Breceda *et al.*, 2012) y adultos de ciertas especies (Breceda *et al.*, 2005). Los factores del pastoreo en suelo incluyen modificaciones en las propiedades físicas y químicas del suelo (Burgos y Maass, 2004); mientras que la agricultura influye en la heterogeneidad estructural (Quesada y Stoner, 2004) e impone restricciones a la dispersión y el establecimiento (Sobrinho *et al.*, 2016). La remoción y/o quema de la vegetación induce cambios en la composición de nutrientes del BTC (García-Oliva *et al.*, 1999 a,b), así como una tendencia al empobrecimiento de nutrientes edáficos (Ceccon *et al.*, 2002; Trilleras *et al.*, 2015). No obstante, las relaciones entre las propiedades del suelo y el disturbio parecen ser poco claras e inconsistentes con relación a patrones esperados (*e.g.* Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008; Leyva *et al.*, 2009). Por estas razones es necesario evaluar si existen cambios en las propiedades del suelo en función del gradiente sucesional, así habría una mejor representación de esas variables y podría analizarse su relación con la estructura de la vegetación y el disturbio. En general la gran mayoría de los agentes de disturbio actúan de una forma regular o crónica en las comunidades (Martorell y Peters, 2003). En este sentido, para estudiar tales factores se requiere su medición *in situ*, lo que podría reflejar el impacto constante de éstos en el proceso sucesional. Además, una métrica disminuye la subjetividad para calificar a los agentes de disturbio.

La sucesión de estas comunidades desde la perspectiva de campos abandonados (cronosecuencias) como el modelo más usado, ha evidenciado: *a*) un reemplazo de especies a través del tiempo y entre estadios (*e.g.* Kennard, 2002; Kalacska *et al.*, 2004; Dupuy *et al.*, 2012); *b*) aunque existe una gran variación de los parámetros estructurales, tales como biomasa, densidad, área basal, riqueza y composición de especies (Read y Lawrence, 2003; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; ), la mayoría muestran dependencia del tiempo de abandono; *c*) las rutas y trayectorias sucesionales (predictibilidad) de algunos parámetros estructurales son altamente variables y exhiben relativa independencia en su respuesta al tiempo de abandono (Mizrahi *et al.*, 1997; Miller y Kauffman, 1998; Maza-Villalobos *et al.*, 2011a, Mora *et al.*, 2014) y *d*) patrones de comunidades ‘arrestadas’ (Ruiz *et al.*, 2005; Romero-Duque *et al.*, 2007) o acahuals con ensambles de especies muy empobrecidos (Pereira *et al.*, 2003; García Romero *et al.*, 2005; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). La regeneración también muestra patrones variables, con acumulaciones de individuos relativamente rápidas o lentas, así como presencia de rebrotes (*e.g.* Sagar y Singh, 2005; Mostacedo *et al.*, 2009; Sobrinho *et al.*, 2016). En la región de Chamela, México, por ejemplo; en un lapso de 12 años la estructura se recupera y homologa con las fases maduras, pero parece ser lenta durante los primeros cinco años (Maza-Villalobos *et al.*, 2011a; Chazdon *et al.*, 2011). Sin embargo, no hay un factor que pueda considerarse como el dirigente o la fuerza principal de la sucesión, dado que el proceso es multifactorial, más aún considerando que en muchas regiones de México todavía se carece de información o ésta es muy limitada. Es por ello que el uso de modelos explicativos y comprensivos de la sucesión es básico para entender este complejo proceso.

El presente trabajo aborda la vegetación secundaria derivada de BTC en la región mexicana de ‘El Bajío’, donde el 60% de la cobertura vegetal ha desaparecido (INEGI, 2005; Villaseñor y Ortiz, 2012), incluyendo alrededor de 8,000 km<sup>2</sup> de BTC (Rzedowski y Calderón, 1987). El Bajío Mexicano tiene una historia de uso intensivo y destrucción de recursos naturales desde el siglo XVI (Challenger, 1998). Sin embargo, sobreviven fragmentos de BTC sucesional distribuidos en algunas zonas de esta región, como es el caso de la porción correspondiente al Bajío Queretano, en el extremo oriente de la comarca del Bajío, cuya condición es marginal y relictual, coexistiendo con matorrales y espacios de

uso antrópico (Labat, 1995; Rzedowski y Calderón, 2014). El objetivo es evaluar la estructura y composición de especies, el disturbio crónico y las propiedades del suelo en varios sitios de un paisaje natural del Bajío Queretano, los cuales representan una cronosecuencia de comunidades secundarias. Se espera encontrar: (1) diferencias en los atributos estructurales entre las comunidades de la cronosecuencia, (2) cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo a lo largo de la cronosecuencia, (3) disturbio crónico diferencial entre los estadios de sucesión y (4) correlaciones positivas entre el tiempo de abandono o estadio sucesional y las variables estructurales, así como variaciones entre la estructura de la vegetación y las propiedades del suelo y los agentes de disturbio.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### ***Área de estudio***

El estudio se realizó en el segmento montañoso de la región conocida como ‘El Bajío Queretano’ en el suroeste del estado de Querétaro, comprendido entre los 20° 29’, 20° 50’ Norte y 100° 17’, 100° 37’ Oeste, en los municipios de Querétaro, El Marqués, Corregidora y Huimilpan (Figura 1). La zona es confluencia entre las provincias fisiográficas Altiplano Mexicano y Eje Neovolcánico. El clima prevaleciente es semiseco-templado (BS1k) (García, 1988), con una temperatura media anual de 19°C y precipitación anual de 540 mm, altamente estacional, definido por un período de lluvias estivales (junio-septiembre) y una larga estación seca (7-8 meses) (INEGI, 1997a, 1997b, 2002b, 2002b). La vegetación corresponde a fragmentos heterogéneos en forma y tamaño de bosque tropical caducifolio en diferentes estadios sucesionales; establecidos en altitudes superiores a 2000 m snm, la mayor altitud conocida para este tipo de vegetación, al igual que el clima más fresco y el segundo más árido en México.

### ***Selección de los sitios de muestreo***

Los sitios con vegetación sucesional fueron elegidos con base en la información directa proporcionada en entrevistas con campesinos (ejidatarios locales), los cuales estimaron el

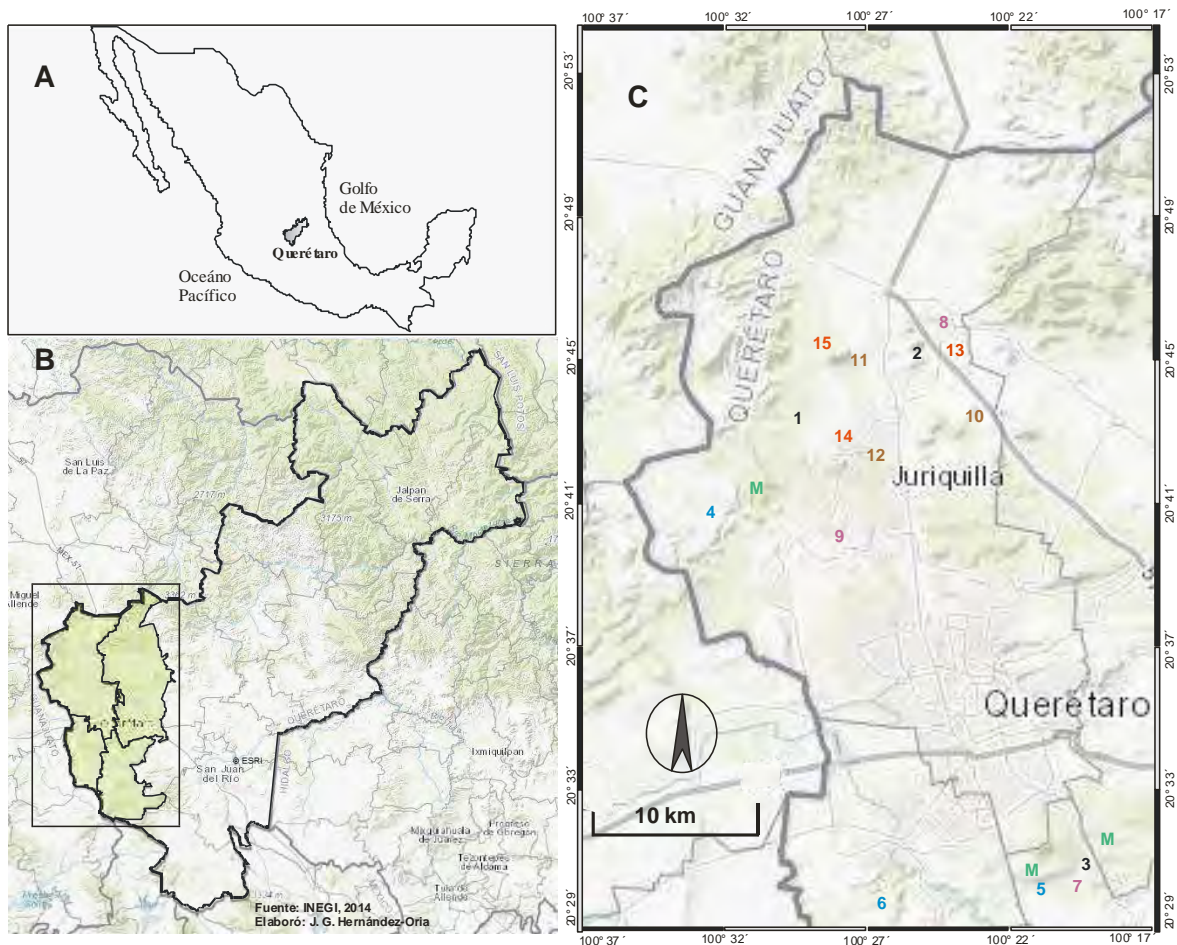


Figura 1. Área de estudio y sitios de muestreo. Ubicación del estado de Querétaro (A), la región del Bajío Queretano (B) y los 18 sitios de muestreo (C). Se incluyen fragmentos sucesionales de bosque tropical caducifolio (sitios 1,2,3; 4,5,6; 7,8,9; 10,11,12 y 13,14,15) y ‘bosque maduro’ (M) de referencia. Cada color representa una categoría sucesional.

tiempo aproximado de abandono (post-manejo agrícola) de los predios. El estudio se realizó en 18 sitios clasificados en seis categorías de edad de abandono (tres réplicas/categoría), y agrupados en cuatro estadios sucesionales (Tabla 1). Con este esquema de cronosecuencia como base de muestreo, se evaluaron adicionalmente el disturbio y las propiedades del suelo.

Las condiciones físicas de los sitios se muestran en la Tabla 2. Dentro de la variación y/o homogeneidad esperada para el modelo de cronosecuencias, el conjunto de sitios seleccionados representó satisfactoriamente el espectro de categorías y fases dentro de un gradiente sucesional con un rango etario muy amplio.

Tabla 1. Distribución de los sitios de muestreo en la cronosecuencia de estudio. El estadio 'Maduro' (M) corresponde a las tres réplicas del bosque 'maduro' de referencia.

Estadio sucesional	Categorías de edad de abandono (años)	Edades de los sitios (años)
Temprano T	10	10, 12, 14
	20	20, 21, 23
Intermedio (I)	40	40, 43, 42
	60	60, 61, 62
Avanzado (A)	>60	76, 68, 73
Maduro (M)	Maduro'	M, M, M

Tabla 2. Características físicas de los sitios muestreados en el área de estudio. El porcentaje de cobertura circundante se estimó a partir de imágenes satelitales.

Sitio	Edad de abandono (años)	Altitud (m snm)	Pendiente (°) *	% Matriz forestal circundante	Exposición de ladera **
1	10	2057	5 <sup>b</sup>	5	Sureste <sup>1</sup>
2	12	2144	6 <sup>b</sup>	40	Noreste <sup>1</sup>
3	14	1998	3 <sup>b</sup>	50	Sur <sup>1</sup>
4	20	1945	5 <sup>b</sup>	5	Suroeste <sup>1</sup>
5	21	2112	3 <sup>a</sup>	80	Sur <sup>1</sup>
6	23	2064	8 <sup>a</sup>	5	Noroeste <sup>1</sup>
7	40	1985	4 <sup>a</sup>	50	Norte <sup>2</sup>
8	42	2128	13 <sup>a</sup>	85	Oeste <sup>2</sup>
9	43	1978	16 <sup>a</sup>	90	Noreste <sup>2</sup>
10	60	2034	20 <sup>a</sup>	85	Este <sup>2</sup>
11	62	2116	18 <sup>a</sup>	70	Este <sup>2</sup>
12	65	2001	15 <sup>a</sup>	5	Norte <sup>2</sup>
13	68	2021	25 <sup>a</sup>	90	Este <sup>2</sup>
14	73	2117	10 <sup>a</sup>	75	Noroeste <sup>2</sup>
15	76	2143	15 <sup>a</sup>	80	Noreste <sup>2</sup>
16	Bosque maduro	2091	30 <sup>a</sup>	100	Noroeste <sup>2</sup>
17	Bosque maduro	2277	32 <sup>a</sup>	100	Oeste <sup>2</sup>
18	Bosque maduro	2066	26 <sup>a</sup>	100	Sur <sup>2</sup>

\*\* Tipo de roca: <sup>1</sup> basalto, <sup>2</sup> toba. \* Tipo de suelo: <sup>a</sup> Litosol, <sup>b</sup> Vertisol

### ***Muestreo de vegetación***

De acuerdo con la metodología propuesta por Gentry (1982), se establecieron al azar diez transectos de 50m X 2m (100m<sup>2</sup>) en cada sitio (total de área muestreada/sitio = 0.1ha) separados entre sí al menos 15-20 m y colocados paralelos a la pendiente. Por cada transecto (unidad muestral) se identificaron y registraron todos los individuos  $\geq 1$  cm de diámetro a la altura del pecho (D.A.P) como medida estándar ( $\approx 1.30$  m). Se incluyó el diámetro a la base (D.A.B.) en aquellos que no alcanzaban el criterio de D.A.P. preestablecido. Los individuos con más de un tallo y por debajo de 1.30m se consideraron multicaules. El diámetro de los tallos fue medido con un calibrador digital o cinta diamétrica en casos de tallas mayores. La altura máxima de las plantas se estimó con una varilla graduada y la cobertura de la copa mediante dos medidas perpendiculares de ésta, (Müller-Dombois y Ellenberg, 1974). Los datos obtenidos de los individuos fueron: área basal, densidad, altura y cobertura. El estudio comenzó en el verano de 2014. La identificación de las especies se realizó en campo y su nomenclatura estuvo basada en Rzedowski y Calderón (2014). La mayoría de las colectas están depositadas en los herbarios QMEX (Universidad Autónoma de Querétaro), IEB (Instituto de Ecología A.C.) y MEXU (Universidad Nacional Autónoma de México). (Ver capítulo II de esta tesis).

### ***Propiedades del suelo***

Se colectaron muestras de suelo (profundidad 0-10 cm) constituidas por 3 sub-muestras que fueron mezcladas para hacer una muestra única heterogénea. El procedimiento se repitió para un total de 18 muestras (3 réplicas/categoría de edad de abandono) tomadas aleatoriamente en cada sitio para su análisis físico-químico en laboratorio. Por cada muestra de suelo se determinó la textura con el hidrómetro de Bouyocos, pH vía potenciómetro, la densidad por medio del método de la parafina, capacidad de intercambio catiónico mediante los ensayos de destilación y titración (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>), porcentaje de materia orgánica por el método de Walkley-Back, el contenido de N total por digestión ácida y el contenido de P disponible a través del método Bray P-1 (Lizcano *et al.*, 2017)

### ***Métrica del disturbio crónico***

Por cada categoría de abandono se trazaron 3 transectos perpendiculares de 50m X 2m y se aplicó el método descrito por Martorell y Peters (2003), que evalúa 14 variables distintas agrupadas en tres agentes de disturbio.

#### **a) Ganadería**

1) Densidad de excretas de cabra u oveja (*CABR*): se registró la presencia o ausencia de excretas en 10 cuadros de 1 m<sup>2</sup> a lo largo del transecto, y se estimó como el número de cuadros con excretas entre número de cuadros revisados.

2) Densidad de excretas de ganado mayor (*GAN*): igual a la anterior, pero se incluyen excretas de cualquier otro animal doméstico.

3) Fracción de plantas ramoneadas (*RAMO*): evidencias de ramoneo en plantas perennes, incluyendo árboles, arbustos, cactus, pero no rosetófilas ni herbáceas. Esta variable es igual al número de plantas ramoneadas entre el total de plantas revisadas.

4) Caminos ganaderos (*CGAN*): número de caminos hechos por el ganado a lo largo del transecto, sin considerar caminos menores de 5m de largo, ni los hechos por la gente.

5) Compactación del suelo por ganado (*COMP*): se ubicó el camino ganadero más cercano al centro del transecto, y en el sitio donde se cruzan el camino y el transecto, se enterraron 4cm de un tubo de PVC de 10 cm de diámetro. Se vertieron 250 ml de agua y se registró el tiempo necesario para su completa infiltración. El procedimiento se repite en un sitio cercano donde no haya pisoteo de ganado (por ejemplo, bajo un arbusto o nopal).  $COMP = \text{tiempo de infiltración del camino entre el tiempo en el suelo intacto}$ . Si no hay caminos ganaderos, o si el índice obtenido es menor que 1, entonces  $COMP = 1$ .

#### **b) Actividades humanas**

6) Fracción de plantas macheteadas (*MACH*): se midió igual que *RAMO*, pero empleando aquellas plantas que muestren evidencia de haber sido cortadas o taladas.

7) Evidencia de incendio (*INCE*): Si hay rastros tales como cortezas chamuscadas, carbón, etc., en al menos un transecto,  $INCE = 1$ , de lo contrario su valor es 0. No califican fogatas o fuegos que hayan tenido lugar dentro de milpas y haberse escapado a la vegetación natural.

8) Cobertura de caminos humanos (*CCHU*): Se midió el ancho de la zona donde los caminos utilizados por la gente (sin importar si también los emplea el ganado) se interceptan con el transecto.  $CCHU = \text{longitud de la intercepción entre longitud del transecto}$ . En caso de que haya más de un camino, se empleó la suma de las intercepciones.

9) Cercanía a poblaciones (*POBL*): Registrar de la distancia entre el centro de la zona de estudio y el borde de la población más cercana en kilómetros.  $POBL = 1/\text{distancia}$ . Si la distancia es menor a un kilómetro, entonces  $POBL = 1$ .

10) Adyacencia a núcleos de actividad (*ADYA*): se definió un núcleo de actividad humana a sitios tales como minas, milpas, carreteras asfaltadas (no terracerías) o capillas. Un transecto está adyacente a estos sitios si se encontró a menos de 200 metros. El mismo núcleo no debe tomarse en cuenta en más de un transecto.  $ADYA = \text{número de transectos adyacentes entre el número de transectos totales}$ .

11) cambio de uso del suelo (*USOS*): se registró la fracción de la superficie de la zona de estudio destinada a zonas urbanas, milpas, minas etc. Esto puede hacerse por medio de fotografía aérea, de mediciones de áreas

en el campo, o por estimación visual. Se trata de una fracción, no un porcentaje, por lo que se expresa entre 0 y 1.

### c) *Deterioro del hábitat*

12) Erosión (*EROS*): se seleccionaron 20 puntos al azar sobre el transecto, y en cada uno de ellos se registró si hay erosión. Se consideró que hay erosión si se observan huellas dejadas por el material al ser arrastrado por el agua, si hay exposición de roca madre (sólo en el caso de que la roca esté expuesta por causas atribuibles al disturbio humano), o en caminos donde el tránsito o el agua han dejado surco. Cualquier tipo de cárcava se consideró erosión. Un río, aunque cause erosión no es posible atribuirla al disturbio. *EROS* = número de puntos donde se registró erosión entre número de puntos revisados.

13) Islas (*ISLA*): los procesos erosivos severos aunados a grandes densidades de caminos ganaderos resultan en paisajes muy característicos en los cuales sólo se observan pequeños montículos de suelo cubiertos de vegetación en una matriz de suelo fuertemente erosionado y desnudo. Si se observa esto en más de la tercera parte de la zona de estudio entonces *ISLA* = 1.

14) Superficie totalmente modificada (*STOM*): en algunos casos porciones de las zonas de estudio han sido tan modificadas que era imposible o carente de significado realizar las mediciones de los indicadores anteriores en ellas. Tal es el caso del interior de casas, carreteras asfaltadas, milpas, tiraderos de basura, canales de agua, canchas, cárcavas desnudas, etc. En tales casos debe registrarse la longitud del transecto que intercepta estas zonas. *STOM* = longitud de la intercepción entre longitud del transecto. En caso de que haya más de un camino, se emplea la suma de las intercepciones.

El valor calculado para cada indicador se integra en la siguiente fórmula que indica la cantidad y calidad del disturbio (Martorell y Peters, 2003):  $3.41CABR - 1.37GANA + 27.62RAMO + 49.20CGAN - 1.03COMP + 41.01MACH + 0.12CCHU + 24.17POBL + 8.98ADYA + 8.98USOS - 0.49INCE + 26.94EROS + 17.97ISLA + 26.97STOM + 0.2$

Se espera que el valor se encuentre entre 0 y 100, pero pueden obtenerse valores fuera de escala, condicionados por sitios muy destruidos o muy bien conservados. Se obtuvo un índice por agente o grupo de disturbio, efectuando la sumatoria de las variables involucradas. La contribución porcentual de cada grupo se estimó al dividir el total por grupo entre el total de disturbio de los tres grupos y multiplicado por 100.

### *Análisis de datos*

El índice del valor de importancia relativo (*IVI*) de cada especie se calculó como:  $IVI = (\text{densidad relativa} + \text{frecuencia relativa} + \text{área basal relativa})/3 \times 100$  (Müller-Dombois y Ellenberg, 1974). El índice de Shannon (*H'*) estimó las medidas de diversidad de especies y la dominancia de especies (*D*) con el índice de Simpson ( $1/D$ ). Se realizó análisis de rarefacción para la comparación de la riqueza de especies entre estadios sucesionales con el estimador Chao 2 para un número desigual de individuos y la acumulación de especies con el estimador Coleman. La diversidad  $\beta$  (beta) y similitud florística entre categorías sucesionales se obtuvieron mediante el coeficiente de Jaccard ( $C_j$ ), mientras que el índice de Morisita-Horn estimó una medida cuantitativa de la diversidad  $\beta$ . Los cálculos se hicieron con EstimatesS v. 9.1 (Colwell, 2013). Se realizó un análisis de anidamiento para



determinar si los ensamblajes de especies de cada sitio son subconjuntos no estocásticos de la matriz de especies circundante (Wright & Reeves, 1992). Con el uso de la métrica denominada  $T$  que es un estimador de la temperatura de la matriz (Atmar & Peterson, 1995), se evaluó el grado de anidamiento que mide la desviación que existe entre una matriz de presencia/ausencia observada y una matriz de igual tamaño pero con anidamiento perfecto. Los valores de  $T$  oscilan entre  $0^\circ$  (anidamiento perfecto) y  $100^\circ$  (anidamiento aleatorio). La significancia estadística de una matriz observada se determinó mediante una prueba de Monte Carlo (500 permutaciones). Para el cálculo se utilizó el programa NestCalc Nestedness Temperatura Calculator (Atmar & Patterson, 1995).

Como medida de la complejidad estructural de las comunidades, se adaptó el índice de Holdridge ( $C_{HCI}$ ) modificado por Lugo *et al.* (1978) e incluyendo clases diamétricas  $\leq 1$  cm por categoría sucesional. Este índice mide la complejidad del ecosistema:

$$C_{HCI} = \frac{HGDS}{1000}$$

donde  $H$  es la altura media de árboles,  $G$  es el área basal,  $D$  es la densidad de individuos y  $S$  es el número de especies. Mediante una ecuación halométrica [ $(y = 2.9161(\text{área basal})^{0.9996})$ ] propuesta por Martínez-Yrizar *et al.* (1992), se estimó la biomasa aérea de los estadios sucesionales.

Se revisó la normalidad de los datos estructurales, disturbio y características del suelo; si esta propiedad se confirmaba, se compararon estos factores entre estadios sucesionales y sitios con ANOVA de una y dos vías, y análisis posterior de las diferencias con la prueba HSD de Tukey; en caso contrario, se utilizó el procedimiento no-paramétrico de Kruskal-Wallis, usando SPSS 17.0 (SPSS, 2008). Los ajustes de distribución y la modelización de las variables de respuesta, así como las interacciones de variables del disturbio y suelo, se revisaron con modelos lineales generalizados (GLM) de distribución normal o Poisson y vínculos de enlace *log* e *identidad*, según cada caso particular. Para examinar la relación entre las especies, sitios y estadios sucesionales, se ejecutó un análisis de correspondencias sin tendencia (DCA); y la similitud entre comunidades se determinó con un análisis de agrupamiento promedio no-ponderado (UPGMA, por sus siglas en inglés) vía la distancia de Chord como coeficiente de similitud (Legendre y Gallagher, 2001). La matriz de

variables estimadas de los indicadores de disturbio por sitios, se analizó mediante componentes principales (ACP) para resumir y detectar las relaciones entre ambos. Este conjunto de análisis se realizaron con *MVSP 3.13r Multivariate Statistical Package* (Kovach, 2009), excepto análisis discriminante, realizado con SPSS.

## RESULTADOS

### Composición florística

Se registró un total de 9,751 individuos, correspondientes a 96 especies leñosas en 1.8 ha de la cronosecuencia, pertenecientes a 34 familias y 75 géneros (Tabla 3). Las familias mejor representadas fueron: Fabaceae (21.9%), Cactaceae (12.6%), Euphorbiaceae (7.3%), Asteraceae (5.2%), Rhamnaceae (4.2%), Verbenaceae (4.2%), Malvaceae (4.2%), Burseraceae (3.1%) y Apocynaceae (3.1%). Agrupadas por su forma de crecimiento, 33 especies son árboles (34.3%), 55 arbustos (57.3%) y 8 trepadoras (8.3%). Hubo un incremento general en el número de especies y familias desde estadios tempranos a avanzados (Apéndice 3), así como predominancia de especies arbustivas en estadios tempranos e intermedios y un aumento de árboles y trepadoras en los avanzados y maduros. Los estadios sucesionales intermedio, avanzado y maduro tuvieron la mayor riqueza de especies (67, 76 y 67, respectivamente) y el estadio temprano la menor (31) (Tabla 3). Varias leguminosas arbustivas son características de fases tempranas (e.g. *Acacia farnesiana*, *A. schaffneri*, *Mimosa monancistra*, *M. aculeaticarpa*, *M. biuncifera*; acompañantes de especies no leguminosas como *Forestiera phyllireoides*, *Cithaerexylum altamiranum*, *Condalia mexicana*, *Ipomoea murocoides*, *Karwinkia humboldtiana*, entre otras) e intermedias (e.g. *Eysenhardtia polystachia*, *Zapoteca formosa*, *Senna polyantha*, *Lysiloma microphyllum*, *Nysolia hirsuta*, *Zanthoxylum fagara*), mientras que algunas especies (e.g. *Albizia occidentalis*, *Cedrela duggesii*, *Ceiba aesculifolia*, *Aralia humilis*, *Euphorbia tanquahuete*, *Thevetia thevetioides*, *Bromelia juncea*) son exclusivas de etapas avanzadas o maduras (Apéndice 1). El índice del valor de importancia relativa (VIR) (Apéndice 2) más alto en estadios tempranos (10 y 20 años) fue para las leguminosas arbustivas. Las leguminosas arbóreas junto con elementos micrófilos de fuste suculento, seguidos por diversos arbustos leñosos micrófilos y macrófilos, dominaron en estadios

intermedios (40 y 60 años). En fases maduras y avanzadas las leguminosas arbóreas protagonizan las comunidades (Figura 2). El patrón general indica que los valores del VIR si aumentaron significativamente con la edad o estadio de desarrollo sucesional de las comunidades ( $r^2 = 0.32$ ,  $p = 0.002$ ).

Tabla 3. Familias con mayor composición específica ( $\geq 50\%$ ) en las cuatro etapas sucesionales. A = árbol, ar = arbusto, t = trepadora.

Estadio	Familia	Composición (%) <sup>1</sup>	Especies/familias <sup>2</sup>	Formas de vida		
				A	ar	T
Temprano			31\11	12	18	1
	Fabaceae	34.5 (55.6)	11			
	Cactaceae	22.5 (16.7)	7			
	Euphorbiaceae	9.6 (13.2)	3			
	Rhamnaceae	6.4 (4.3)	2			
Intermedio			67\26	22	40	5
	Fabaceae	25.3 (27.8)	17			
	Cactaceae	16.4 (14.1)	11			
	Asteraceae	7.4 (9.6)	5			
	Rhamnaceae	5.9 (1.8)	4			
	Verbenaceae	5.9 (5.7)	4			
Avanzado			76\29	29	41	6
	Fabaceae	23.7 (24.2)	18			
	Cactaceae	9.5 (6.4)	8			
	Euphorbiaceae	7.9 (4.7)	6			
	Asteraceae	6.5 (15.8)	5			
	Rhamnaceae	5.3 (3.2)	4			
Maduro			67\31	25	34	8
	Fabaceae	25.3 (28.6)	17			
	Cactaceae	16.4 (5.2)	11			
	Asteraceae	7.4 (18.6)	5			
	Rhamnaceae	5.9 (4.8)	4			
	Verbenaceae	5.9 (8.3)	4			

<sup>1</sup> Entre paréntesis, porcentaje de individuos. <sup>2</sup> Especies/familia es el total de especies y familias por estadio.

## Riqueza y diversidad de especies

La riqueza total estimada osciló entre 101 (estimador ACE) y 105 especies (estimador Chao 2) contra las 96 especies observadas, es decir, el muestreo registró en promedio 93% de la riqueza estimada, la cual se acumuló diferencialmente entre los estadios temprano (28%), intermedio (74%), avanzado (98%) y maduro (100%); mientras la rarefacción de especies (estimador Coleman) fue más alta en los estadios temprano e intermedio (Figura 3). El índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) resultó mayor en los sitios maduros, específicamente en M1 y M2 ( $3.81 \pm 0.02$ ) y el más bajo en un sitio temprano (T1,  $2.98 \pm 0.4$ ) ( $\chi^2 = 15.4$ , g.l. = 3,  $p < 0.001$ ). Según el índice de Simpson ( $1/D$ ), la dominancia fue homogénea entre la fase intermedia, avanzada y madura, pero significativamente menor en la fase sucesional temprana ( $\chi^2 = 7.9$ , g.l. = 3,  $p < 0.04$ ), por lo tanto, la equidad ( $EH'$ ) fue más baja en esta etapa y mayor en fases superiores de la sucesión (Tabla 4).

## Estructura de la vegetación

La complejidad estructural (índice de Holdridge) de las comunidades aumentó con la edad de abandono ( $\rho_{rs} = 0.97$ ,  $p = 0.0001$ ) y fue significativamente mayor en las fases avanzada ( $p < 0.014$ ) y madura ( $p < 0.006$ ) de la sucesión ( $\chi^2 = 15.2$ , g.l. = 3,  $p < 0.002$ ; Figura 4a). La cobertura presentó un patrón semejante de incremento respecto a la edad de abandono ( $\rho_{rs} = 0.85$ ,  $p = 0.0001$ ), con mayor significancia en la etapa madura ( $\chi^2 = 17.4$ , g.l. = 3,  $p < 0.001$ , Figura 4b). La altura también se incrementó positivamente con el tiempo ( $\rho_{rs} = 0.82$ ,  $p < 0.0001$ ), principalmente en fases avanzada ( $\chi^2 = 15.6$ , g.l. = 3,  $p < 0.001$ ) y madura ( $p < 0.0010$ ; Figura 4c). Por su parte, la densidad de plantas creció con la edad ( $\rho_{rs} = 0.77$ ,  $p = 0.001$ ) y fue mayor en el sitio de 60 años ( $\chi^2 = 11.3$ , g.l. = 3,  $p < 0.01$ ; Figura 4d) (etapa intermedia,  $976 \pm 33.1$ ) y la menor en el sitio de 10 años (etapa temprana,  $279 \pm 10.2$ ), así como mayor densidad promedio en los estadios intermedio y avanzado ( $F_{3, 17} = 6.4$ ,  $p < 0.006$ ). Se observó un aumento en la acumulación de biomasa aérea con respecto a la edad ( $\rho_{rs} = 0.88$ ,  $p = 0.0001$ ), especialmente en sitios maduros y menor en los tempranos ( $\chi^2 = 15.4$ , g.l. = 3,  $p < 0.001$ ; Figura 4e).

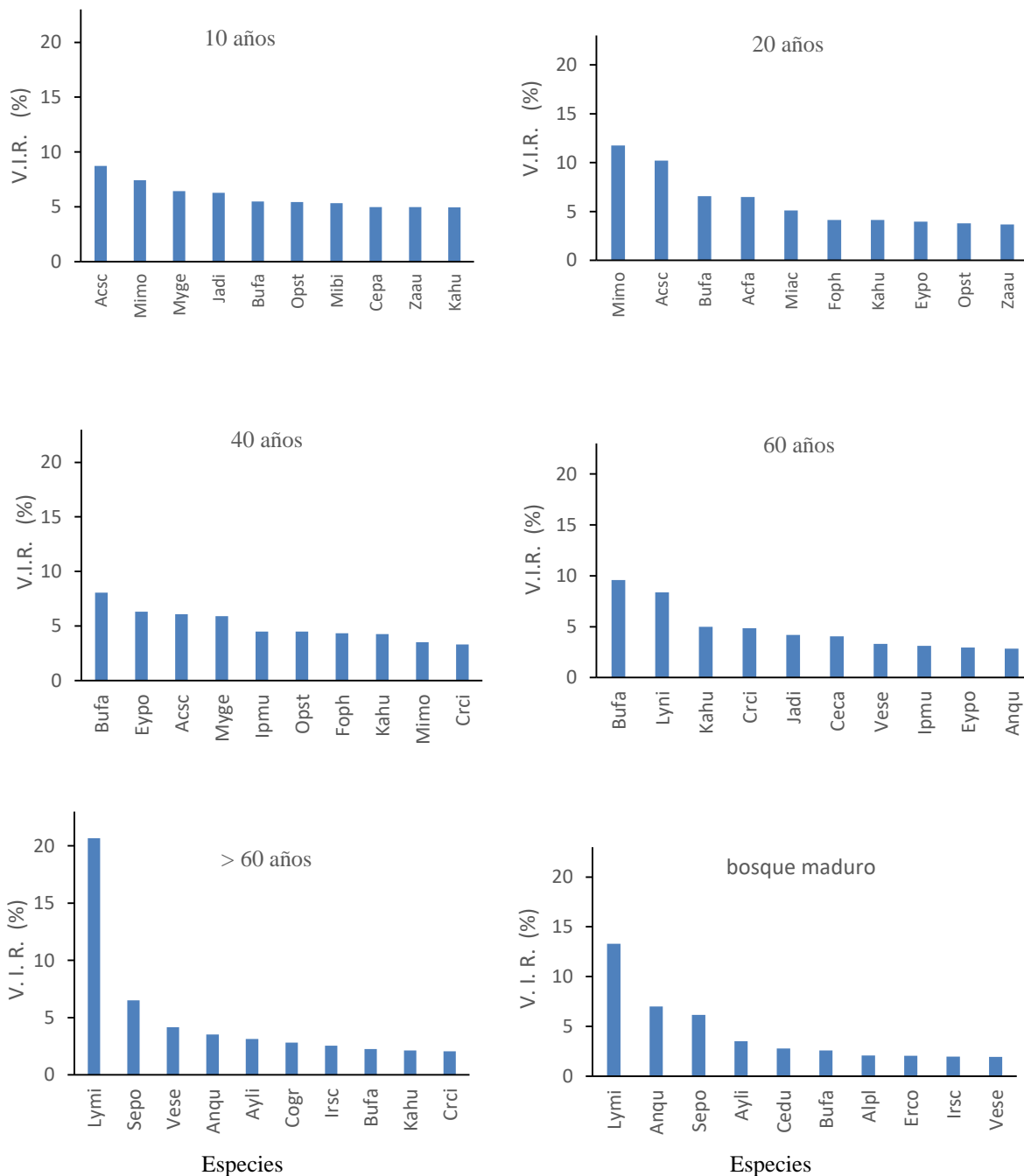


Figura 2. Valor de importancia relativo (V.I.R. en %) acumulado de las primeras diez especies por categoría de edad. Acsc: *Acacia schaffneri*, Acfa: *A. farnesiana*, Alpl: *Albizia plurijuga*, Anqu: *Anisacanthus quadrifidus*, Ayli: *Ayenia limitaris*, Bufa: *Bursera fagaroides*, Ceca: *Celtis caudata*, Cedu: *Cedrela dugesii*, Cepa: *C. pallida*, Cogr: *Colubrina gregii*, Crci: *Croton cilliato-glandulifer*, Erco: *Erythrina coralloides*, Eypo: *Eysenhardtia polistachya*, Foph: *Forestiera phylleoroides*, Ipmu: *Ipomoea murocoides*, Irsc: *Iresine schaffneri*, Jadi: *Jatropha dioica*, Kahu: *K. humboldtiana*, Lymi: *Lysiloma microphyllum*, Miac: *Mimosa aculeaticarpa*, Mibi: *M. biuncifera*, Mimo: *M. monancistrata*, Myge: *Myrtillocactus geometrizans*, Opst: *Opuntia streptacantha*, Sepo: *Senna polyantha*, Vese: *Verbesina serrata*, Zaau: *Zaluzania augusta*.

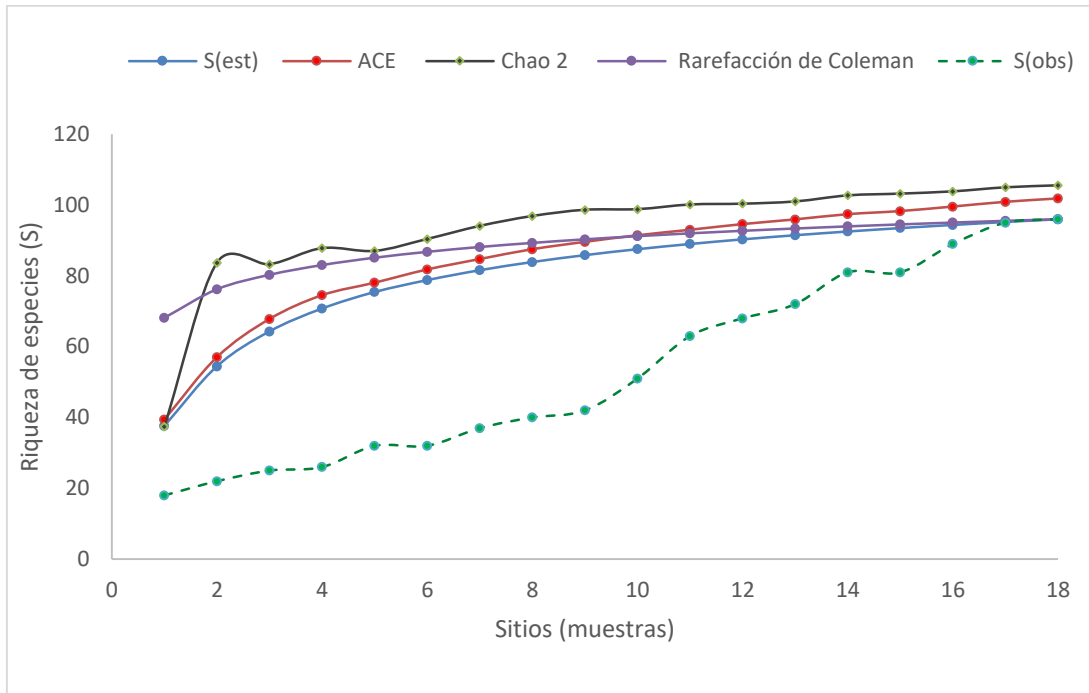


Figura 3. Curvas estimadas de riqueza de especies en comunidades sucesionales del BTC en el Bajío Queretano: Riqueza observada de especies (Sobs), riqueza estimada (Sest) y los estimadores de Chao 2, Coleman y el basado en abundancia (ACE).

La distribución diamétrica de los individuos en las comunidades (Figura 5) mostró que en las categorías de edad tempranas (10-20 años) se concentra el 83% de tallas pequeñas (1-2.9 cm) y la fracción restante en tallas intermedias (3-5.9 cm). En las categorías de edad intermedia (40-60 años) se eleva la proporción de individuos con diámetro intermedio, mientras que en las edades >60 años destaca la abundancia de tallas medianamente grandes (6-8.9 cm) y se acentúa mayormente en el bosque ‘maduro’ con los individuos más grandes (>10 cm), en contraste con una baja abundancia proporcional de individuos de tallas pequeñas.

Tabla 4. Riqueza de especies ( $S$ ), índices de diversidad de Simpson ( $D$ ), Shannon ( $H'$ ) y su uniformidad ( $EH'$ ) por categoría de edad y sitio, en el bosque tropical caducifolio sucesional del Bajío Queretano, México.

Estadio	Categoría	Sitio	$S$	$1/D$	$H'$	$EH'$
Temprano	10 años	10 años	18	12.7	2.69	0.93
		12 años	21	13.1	2.77	0.91
		14 años	21	12.7	2.73	0.89
		$\bar{X}$	$20 \pm 1.73$	$12.8 \pm 0.25^{ab}$	$2.73 \pm 0.04$	$0.91 \pm 0.01$
Temprano	20 años	20 años	17	3.46	1.80	0.63
		21 años	17	12.0	2.76	0.86
		23 años	25	18.1	3.01	0.93
		$\bar{X}$	$19.6 \pm 4.71$	$11.2 \pm 7.3^a$	$2.52 \pm 0.63$	$0.80 \pm 0.15$
Intermedio	40 años	40 años	31	19.3	3.14	0.91
		42 años	32	21.5	3.22	0.93
		43 años	36	24.8	3.37	0.94
		$\bar{X}$	$33 \pm 2.64$	$21.9 \pm 2.7^a$	$3.24 \pm 0.11$	$0.92 \pm 0.01$
Intermedio	60 años	60 años	45	20.1	3.35	0.88
		62 años	47	13.7	2.99	0.87
		65 años	39	13.1	3.34	0.81
		$\bar{X}$	$43.6 \pm 4.16$	$15.6 \pm 3.8^a$	$3.22 \pm 0.20$	$0.85 \pm 0.05$
Avanzado	>60 años	68 años	51	19.2	3.2	0.85
		73 años	55	14.1	3.06	0.80
		76 años	53	13.3	3.26	0.77
		$\bar{X}$	$53 \pm 2$	$15.7 \pm 3.1^a$	$3.17 \pm 0.14$	$0.80 \pm 0.03$
Maduro	Maduro	Maduro 1	56	13.8	3.26	0.81
		Maduro 2	50	14.8	3.26	0.83
		Maduro 3	54	22.2	3.51	0.88
		$\bar{X}$	$53.3 \pm 3.05$	$16.9 \pm 4.6^b$	$3.34 \pm 0.14$	$0.84 \pm 0.03$

Valores promedio  $\bar{X} \pm 1$  D.E. (desviación estándar),  $n = 3$ . Medias en columnas seguidas por diferente letra indica diferencias según el procedimiento de Newman-Kuells ( $p < 0.05$ ).

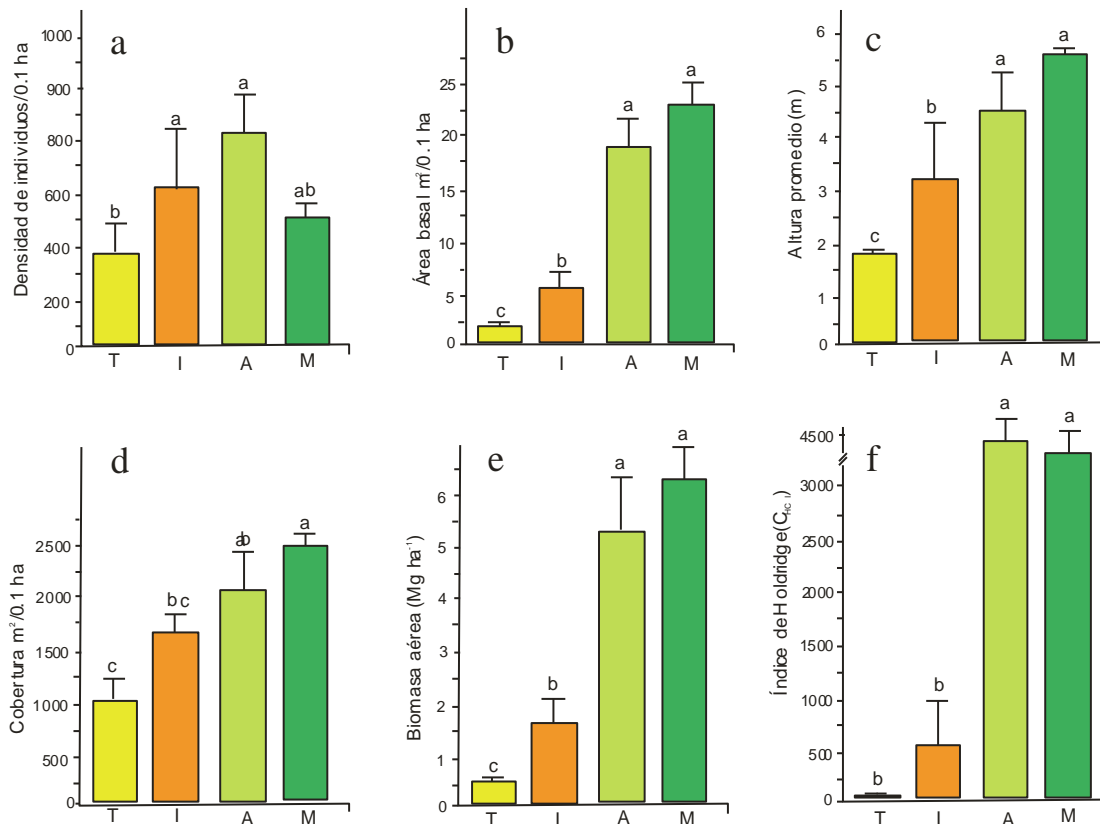


Figura 4. Parámetros estructurales (media  $\pm$  1 desviación estándar) por estadio sucesional (T = temprano, I = intermedio, A = avanzado y M = maduro) en las comunidades estudiadas. Las medias que no comparten una letra son significativamente diferentes (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ; Tukey,  $p < 0.05$ ).

### Similitud florística, anidamiento, clasificación y ordenación de comunidades

El patrón de recambio de especies entre categorías sucesionales (diversidad  $\beta$ ) indica alta similitud florística entre categorías tempranas e intermedias, según el coeficiente de Jacard, con un decremento entre éstas y las fases avanzadas y maduras (Figura 6a). La tasa de recambio de especies entre estadios varió entre sitios y estadios, y esta heterogeneidad definió altas probabilidades de encontrar aleatoriamente especies compartidas entre categorías de edad contiguas (coeficiente de Morisita-Horn), pero bajas con relación a las categorías más distantes (Figura 6b). Los diferentes sitios representan sistemas anidados. En ningún caso se obtuvo una  $T$  significativa (Tabla 5).



El dendrograma clasificó las 18 comunidades en cuatro grupos, el primero corresponde al estadio temprano (sitios entre 10 y 20 años), el segundo al intermedio (sitios de 40 a 60 años), tercero a la etapa avanzada (>60 años) y cuarto al bosque maduro (Figura 7a). La clasificación por categorías de edad (6 comunidades) mostró una secuencia semejante formada por un grupo que integra las categorías de 10 y 20 años, ligadas con 40 años, mientras las categorías de 60 y >60 años forma otro grupo, a su vez enlazado al bosque maduro (Figura 7b). El análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) es coincidente con la clasificación: El eje 1 (34.5% de la varianza acumulada) separó los sitios >60 años, y el eje 2 (45.3 % de la varianza acumulada) contrastó el gradiente sucesional, desde los sitios tempranos (izquierda del eje) hasta el bosque maduro (derecha) (Figura 8).

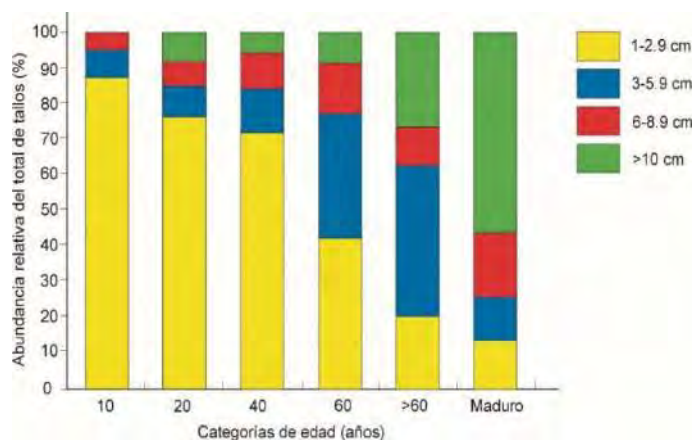


Figura 5. Distribución de clases diamétricas (cm) de los individuos por categorías de edad.

Tabla 5. Análisis de anidamiento en los 18 sitios. Se indica la temperatura  $T$  y la probabilidad  $p$  de que el patrón de anidamiento sea por azar.

SITIOS (años)	$T$	$p$	SITIOS (años)	$T$	$p$
10	7.43	0.32	60	24.8	0.45
12	2.14	0.23	61	13.7	0.33
14	3.57	0.17	62	16.9	0.41
20	4.62	0.34	76	30.51	0.09
21	3.16	0.51	68	28.62	0.11
23	2.98	0.19	75	36.42	0.16
40	3.04	0.21	Bosque maduro 1	31.75	0.17
43	12.4	0.36	Bosque maduro 2	38.23	0.26
42	21.3	0.22	Bosque maduro 3	37.46	0.35

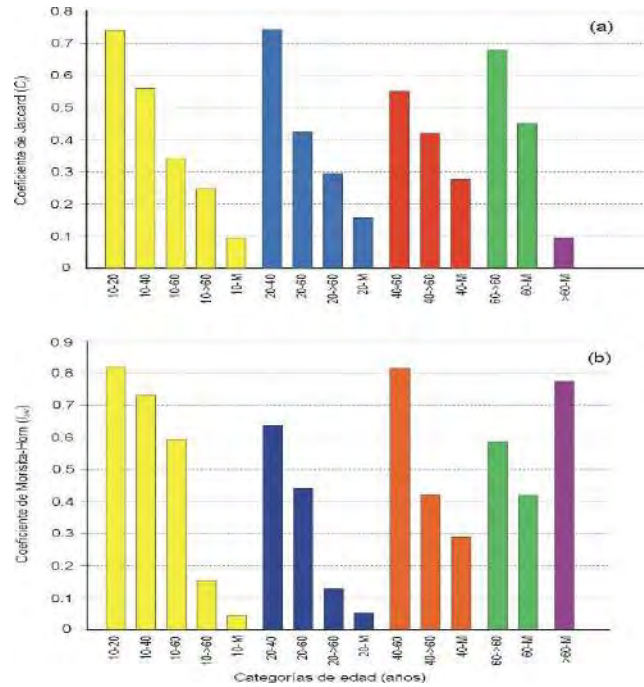


Figura 6. Coeficiente de similitud florística de Jaccard (a, cualitativo) e índice de similitud de Morisita-Horn (b, cuantitativo) por pares de categorías de edad en las comunidades sucesionales.

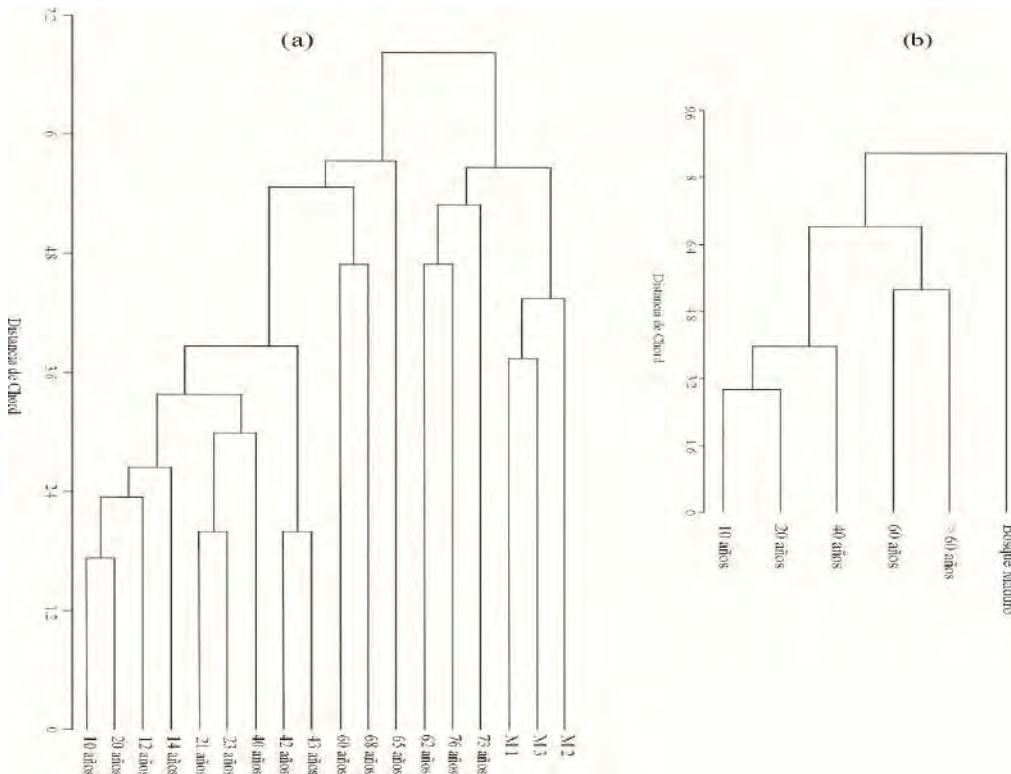


Figura 7. Clasificación de las comunidades sucesionales de bosque tropical seco del Bajío Quetetano, usando los valores de importancia relativa (VIR) de las especies agrupadas en 18 sitios con diferente edad (a) y 6 categorías de edad (b).

### Características del suelo:

La textura de los suelos en estadios tempranos es predominantemente arcillo-limo-arenosa, y cambió significativamente su composición desde etapas intermedias, avanzadas y maduras, con un aumento en el porcentaje de arena ( $r = 0.81$ ,  $p < 0.000$ ) y una disminución de los porcentajes de limo ( $r = 0.03$ ,  $p = 0.82$ ) y arcilla ( $r = 0.81$ ,  $p < 0.000$ ). El pH de los suelos fue de menor a mayor acidez (6.9 a 6) a lo largo de la cronosecuencia. La concentración de P y el porcentaje de N fueron significativamente mayores en los sitios de etapas avanzadas y bosque maduro ( $\chi^2 = 16.5$ , g.l. = 5,  $p < 0.005$ ;  $\chi^2 = 16.5$ , g.l. = 5,  $p < 0.005$ , respectivamente), al igual que la CIC ( $F_{5,12} = 13.6$ ,  $p < 0.0001$ ) y la materia orgánica ( $\chi^2 = 15.7$ , g.l. = 5,  $p < 0.007$ ), así como un descenso en la densidad aparente ( $F_{5,12} = 98.2$ ,  $p < 0.0001$ ).

### Relaciones suelo - estructura de la vegetación

Utilizando el valor de importancia relativa como indicador estructural de las comunidades, éste aumentó con la edad sucesional y se correlacionó positivamente con las principales propiedades del suelo, excepto la densidad, pH y parcialmente con la textura (Tabla 6).

Tabla 6. Coeficientes de correlación de rangos de Spearman ( $r_{rs}$ ) entre el VIR y las propiedades del suelo a lo largo de la cronosecuencia de comunidades sucesionales.

Variables	$r_{rs}$	$p$	Variables	$r_{rs}$	$p$
Edad	0.68	0.002	pH	-0.86	0.040
P (mg Kg <sup>-1</sup> )	0.64	0.005	Densidad aparente (g cm <sup>3</sup> )	-0.66	0.004
N total (%)	0.68	0.002	Arena (%)	0.92	0.04
CIC (meq. 100 g <sup>-1</sup> )	0.28	0.28	Arcilla (%)	-0.91	0.04
M.O. (%)	0.67	0.003	Limo (%)	-0.12	0.93

### Disturbio crónico:

Los valores de la métrica del disturbio fueron altos en general e indican mayor perturbación en las comunidades tempranas e intermedias y menor en las de bosque maduro ( $\chi^2 = 18.9$ , g.l. = 6,  $p < 0.002$ ; Tabla 6), por lo tanto, el disturbio se correlacionó negativamente con la edad del sitio ( $r = -0.81$ ,  $p < 0.00001$ ). Como agente de disturbio, las actividades humanas

contribuyeron con el 51.4% del disturbio global en todas las categorías, seguido del ganado (34.9%) y el deterioro del hábitat (13.6%).

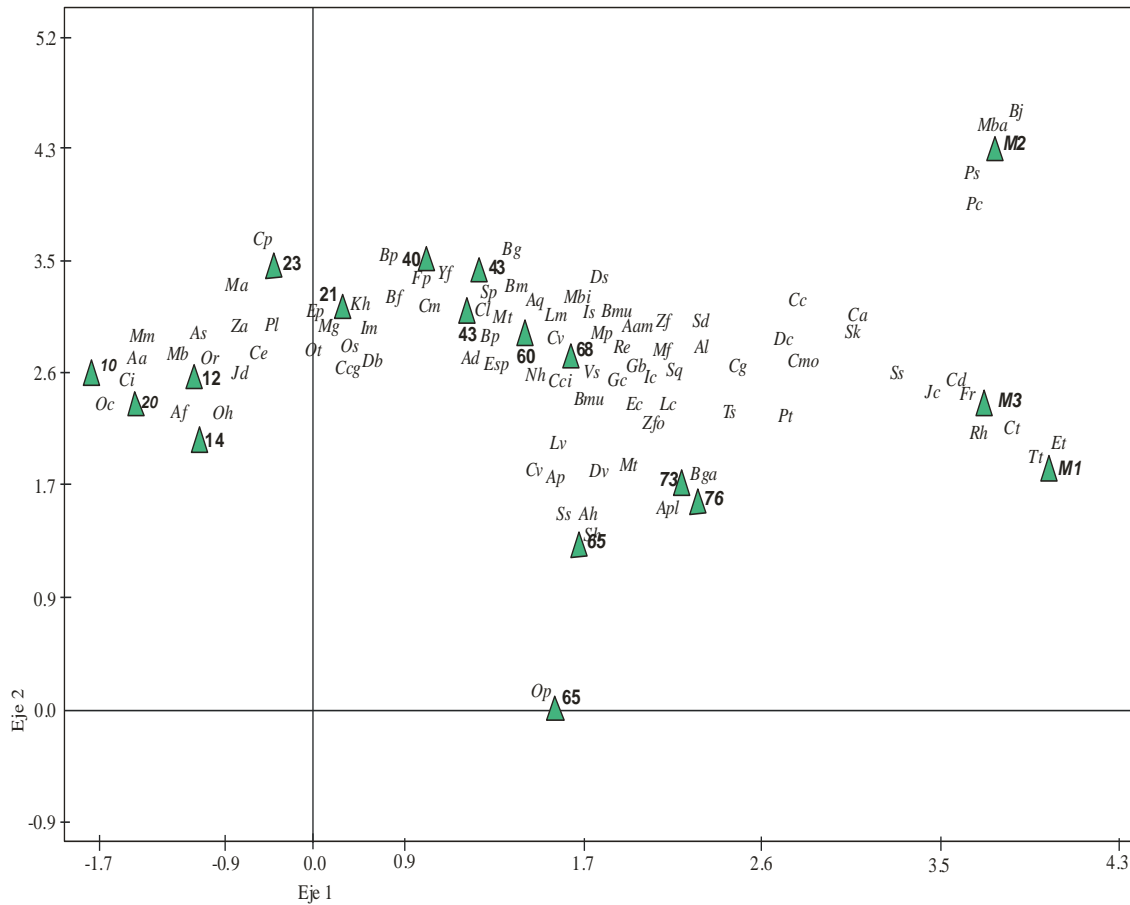


Figura 8. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) usando los valores de importancia relativa (VIR) de las especies presentes en 18 comunidades sucesionales de bosque tropical seco del Bajío Quetetano, México. *Ma*: *Mimosa aculeticarpa*, *Mm*: *M. monancistra*, *Mb*: *M. biuncifera*, *As*: *A. schaffneri*, *Af*: *A. farnesiana*, *Aa*: *A. angustissima*, *Oc*: *Opuntia cantabrigiensis*, *Or*: *O. robusta*, *Op*: *Cylindropuntia imbricata*, *Jd*: *Jatropha dioica*, *Cp*: *Celtis pallida*, *Za*: *Zaluzania augusta*, *Pl*: *Prosopis leavigata*, *Ep*: *Eysenhardtia polistachya*, *Or*: *O. tomentosa*, *Mg*: *Myrtillocactus geometrizans*, *Im*: *Ipomoea murocoides*, *Kh*: *Karwinskia humboldtiana*, *Os*: *O. streptacantha*, *Db*: *Dalea bicolor*, *Bf*: *Bursera fagaroides*, *Bp*: *B. palmeri*, *Cm*: *Condalia mexicana*, *Yf*: *Yucca fillifera*, *Bm*: *Bernardia mexicana*, *Fp*: *Forestiera phylleroides*, *Cl*: *Citaxylum lycioides*, *Mt*: *Montanoa tomentosa*, *Aq*: *Anisacanthus quadrifidus*, *Sp*: *Senna polyantha*, *Ad*: *Amelanchier denticulata*, *Esp*: *Euphorbia* sp., *Lm*: *Lysiloma microphyllum*, *Apl*: *Albizia plurijuga*, *Bga*: *B. galeottiana*, *Mbi*: *Malvastrum bicuspidatum*, *Nh*: *Nyssolia hirsuta*, *Cv*: *Condalia velutina*, *Zfo*: *Zapoteca formosa*, *Ccg*: *Croton ciliato-glandulifer*, *Cci*: *Cissus cisioides*, *Ds*: *Diphysa suberosa*, *Is*: *Iresine schaffneri*, *Vs*: *Verbesin serrata*, *Bmu*: *Bouvardia multiflora*, *Mp*: *Matelea pilosa*, *Ap*: *Acacia penatula*, *Malvastrum bicuspidatum*, *Ah*: *Allowisadula holosericea*, *Ss*: *Senecio salignus*, *Gc*: *Gaudichaudia cynanoides*, *Ap*: *Acacia penatula*, *Bg*: *Brogniartia glabrata*, *Dv*: *Dodonaea viscosa*, *Op*: *O. pubescens*, *Lv*: *Lantana velutina*, *Zf*: *Zanthoxylum fagara*, *Aam*: *Agave aff. americana*, *Ec*: *Erythrina coralloides*, *Lc*: *Lantana camara*, *Ic*: *Iresine casiniiformis*, *Gb*: *Galactia brachystachys*, *Mf*: *Mandevilla foliosa*, *Re*: *Randia erenberghi*, *Sq*: *Stenocereus queretaroensis*, *Al*: *Ayenia limitaris*, *Sd*: *Stenocereus dumortieri*, *Cg*: *Colubrina greggii*, *Ts*: *Tecoma stans*, *Ct*: *Cestrum tomentosum*, *Cd*: *Cedrela dugesii*, *Dc*: *Dioscorea colvolvulacea*, *Cc*: *C. caudata*, *Pt*: *Ptelea trifoliata*, *Cmo*: *Croton morifolius*, *Ca*: *Ceiba aesculifolia*, *Sk*: *Salvia keerly*, *Ss*: *Stillingia sanguinolenta*, *Jc*: *Justicia caudata*, *Rh*: *Rivinia humilis*, *Fr*: *Fraxinus rufescens*, *Tr*: *Thevetia thevetiodes*, *Pc*: *Pavonia candida*, *Ps*: *Peniocereus serpentinus*, *Mba*: *Metastelma barbadense*, *Bj*: *Bromelia juncea*, *Et*: *Euphorbia tanquahuete*.

El ACP mostró en su eje 1 que los sitios sucesionalmente tempranos (10-20 años) se vinculan con el deterioro de hábitat; mientras que el eje 2 separa los sitios intermedios (40-60 años) que están asociados con actividades de uso antrópico directo de la vegetación nativa y prácticas pecuarias extensivas; de los avanzados (>60 años) y maduros, que están relacionados exclusivamente con prácticas y modificaciones antrópicas *in situ* (Figura 9).

### Relaciones entre agentes del disturbio y la estructura de la vegetación

El VIR disminuye con el disturbio alto e incrementa con niveles moderados y bajos ( $F_{1,34} = 53.7, p < 0.00001$ ), pero el disturbio *per se* no predijo el patrón del VIR ( $r^2 = 0.06, p = 0.30$ ). Únicamente las actividades humanas tuvieron significancia explicativa con el VIR ( $r^2 = 0.13, p = 0.01$ ), el cual aumenta ante la baja intensidad de aquellas. Tanto la ganadería como el deterioro del hábitat no mostraron valor explicativo ( $r^2 = 0.09, p = 0.20$ ;  $r^2 = 0.12, p = 0.14$ , respetivamente). El modelo lineal generalizado indicó que individualmente los factores de disturbio son irrelevantes. En cambio, la edad y la interacción entre los tres agentes de disturbio si resultaron significativos con respecto al VIR (Tabla 7).

Tabla 7. Métrica del disturbio crónico total y por agente de disturbio en las comunidades de BTC.

VARIABLE	CONSTANTE	CATEGORÍAS DE EDAD (años)						
		10	20	40	60	>60	Bosque maduro	
GANADO	<b>CBR</b>	<b>3.41</b>	2.04	1.02	0.34	2.38	1.7	1.7
	<b>GAN</b>	<b>-1.37</b>	-0.82	-0.13	-0.27	-0.27	-0.41	-0.13
	<b>RAMO</b>	<b>27.62</b>	22.09	21.04	26.97	27.62	18.78	9.2
	<b>CGAN</b>	<b>49.20</b>	5.9	3.93	0	7.87	13.77	3.93
	<b>COMP</b>	<b>-1.03</b>	-2.06	-3.3	-19.57	-1.22	-1.8	0
ACTIVIDADES HUMANAS	<b>MACH</b>	<b>41.01</b>	13.12	2.27	1.9	2.21	4.34	0.55
	<b>CCHU</b>	<b>0.12</b>	0.001	0.004	0	0.006	0.001	0
	<b>POBL</b>	<b>24.17</b>	24.17	24.17	24.17	24.17	24.17	24.17
	<b>ADYA</b>	<b>8.98</b>	8.98	8.98	8.98	8.98	0	0.5
	<b>USOS</b>	<b>8.98</b>	0	0	0	0	0	0
	<b>INCE</b>	<b>-0.49</b>	-0.49	0	0	-0.49	-0.49	0
DETERIORO DEL HÁBITAT	<b>EROS</b>	<b>26.94</b>	5.38	1.34	5.38	0	1.34	0
	<b>ISLAS</b>	<b>17.97</b>	0	0	0	0	0	0
	<b>STOM</b>	<b>26.97</b>	7.82	11.32	19.44	1.51	0	0
			0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
<b>DISTURBIO</b>			86.33	70.84	67.54	72.96	61.60	40.12

Tabla 7. Modelo lineal general (incluyendo a la edad sucesional) de los agentes de disturbio y sus interacciones con relación al *IVI* en las comunidades sucesionales.

Fuente de variación	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Ganadería	1	0.42	0.84
Actividades humanas	1	4.3.	0.02
Deterioro del hábitat	1	0.18	0.67
Edad	5	4.55	0.016
Ganadería* deterioro del hábitat	3	0.57	0.34
Actividades humanas* ganadería* deterioro del hábitat	3	5.1	0.013

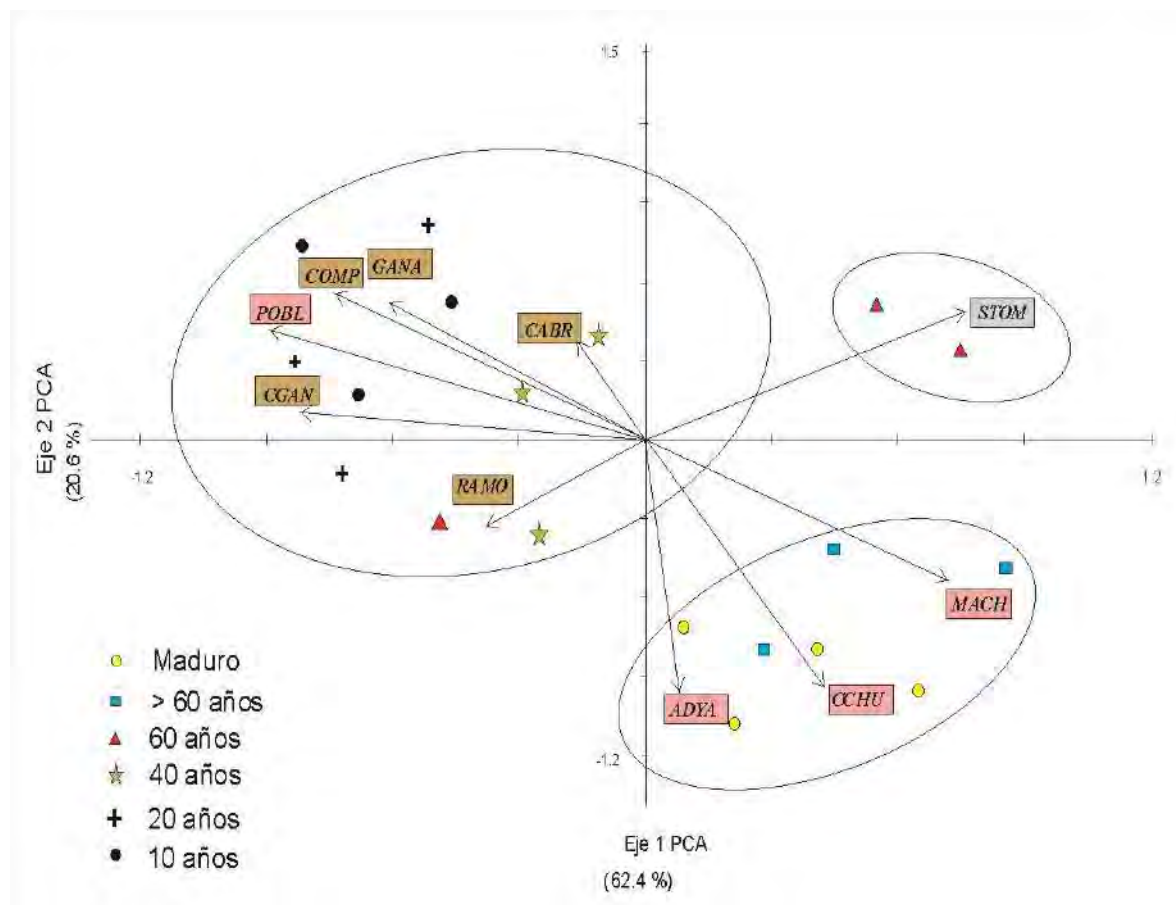


Figura 9. Análisis de componentes principales de variables de disturbio crónico y un gradiente de comunidades sucesionales del bosque tropical caducifolio del Bajío Queretano. Acrónimos: *ADYA*: adyacencia a núcleos de actividad, *CABR*: densidad de excretas de cabra u oveja, *CGAN*: densidad de caminos ganaderos, *COMP*: compactación del suelo por ganado, *CCHU*: cobertura de caminos humanos, *GANA*: densidad de excretas de ganado mayor, *MACH*: fracción de plantas macheteadas, *STOM*: superficie totalmente modificada, *POBL*: cercanía a poblaciones, *RAMO*: fracción de plantas ramoneadas.

## DISCUSIÓN

*Composición florística.* La riqueza de especies leñosas encontrada (96) es semejante a lo reportado para la región del Bajío Mexicano (Rzedowski y Calderon, 1987; Labat, 1995; Carranza, 2005; Zamudio y Galván, 2011, Rzedowski *et al.*, 2014). No obstante esta riqueza no es la más baja si se inserta en el contexto nacional (Trejo y Dirzo, 2002), tanto en términos de área muestreada (0.1ha) como de criterios de inclusión (individuos  $\geq 1$  cm de d.a.p.). Comparada con el BTC semiárido del noroeste de México (Sonora y Baja California), su diversidad es semejante (Arriaga y León, 1989; León de la Luz, 2012). Asumiendo la aridez como una condición restrictiva para la riqueza de especies, las predicciones del número de especies en el BTC con base en la precipitación anual (*v.gr.* predicción de Gentry:  $y = 0.0488X + 10.2$ ; Gentry, 1988) u otros factores abióticos (*e.g.* variables climáticas, edáficas, geológicas; Trejo, 1998), se subestima la riqueza observada en este estudio, la cual está muy cercana a lo esperado (90-95%) según lo obtenido con el estimador Chao 2. Las condicionantes físicas juegan sólo un papel parcial, ya que recientemente se reconoció al BTC mexicano como el de mayor diversificación florística y endemismo del Neotrópico (Rzedowski y Calderón, 2013), como producto de la rica historia natural, biogeográfica y los procesos ecológico-evolutivos que se han expresado a diversas escalas en este ecosistema.

Como ocurre en el BTC del Neotropico, las leguminosas (Fabaceae) de la región de estudio son también la familia mejor representada, tanto en número de especies como de individuos, seguidas de Cactaceae y Euphorbiaceae, un patrón idéntico a lo encontrado en el BTC secundario de Sonora ((Álvarez-Yepiz *et al.*, 2008), lo que sugiere: *a*) relevancia del elemento xerófito en ambas comunidades (Rzedowski *et al.*, 2014; León de la Luz, 2012), a pesar de la distribución bastante disyunta de ambas regiones y *b*) la predominancia de condiciones ambientales xéricas en estas comunidades (Shreve y Wiggins, 1964, Labat, 1995). Además, la composición florística por abundancia de ambas familias se mantuvo constante a lo largo del gradiente sucesional estudiado, mostrando la relevancia del componente xerofítico sobre los mesófilos y termófilos. En contraste, la presencia de Burseraceae (una familia termófila) es relativamente baja, contrario a su gran

diversificación que ha acontecido en la mayor parte del BTC en territorio mexicano (De Nova *et al.*, 2012), aunque tal situación podría reflejarse debido a la extinción local de varios elementos originales del BTC del Bajío, entre ellos *Bursera*, como sugieren Rzedowski y Calderón (1987) y Labat (1995).

*Riqueza, diversidad, anidamiento, similitud florística, relaciones con el suelo y el disturbio.* Se ha establecido como patrón generalizado que en las cronosecuencias del Neotrópico americano la riqueza de especies es resiliente, mientras que la recuperación de la composición original de especies es muy lenta y se alcanza en largos períodos de tiempo (Derroire *et al.*, 2016). En este estudio y considerando la condición sucesional particular que presenta, la riqueza *per se* oscila entre valores moderados, relativamente altos y bajos como los encontrados en otras regiones del Neotrópico, dependiendo de los criterios de tamaño incluidos, gradientes sucesionales o cronosecuencias. Por ejemplo, comparada con una región del Balsas, Guerrero, la riqueza de especies es ligeramente menor aunque ésta incluye individuos  $\geq 10$  cm de dap en una cronosecuencia de 20 a  $\geq 50$  años (Almazán-Núñez *et al.*, 2012). En cronosecuencias de rango etario muy estrecho (0-12 años) e incluyendo individuos entre 10 y 100 cm de altura en Chamela, Jalisco (Maza-Villalobos *et al.*, 2011a), se ha encontrado una riqueza casi idéntica que la correspondiente al Bajío Queretano que tiene un rango etario mucho mayor (10 a  $>60$  años); pero es similar para plantas  $\geq 2$  cm de dap censadas en el BTC sucesional semiárido del sur de Sonora con relación a la intensidad de uso (Álvarez-Yepiz *et al.*, 2008). En contraste, es inferior en riqueza respecto a un gradiente sucesional del noroeste de Costa Rica, con individuos  $\geq 5$  cm de dap (Kalacska *et al.*, 2004), e igualmente menor con relación a una cronosecuencia de 50 años en Bolivia (Kennard, 1999). Como patrón general en la cronosecuencia, la diversidad alfa es relativamente similar y regular dentro de los sitios correspondientes a un grupo de categorías de edad que integran un estadio sucesional; pero diferente entre estadios, lo que hace crecer el recambio de especie (diversidad beta) entre estadios.

Los estadios sucesionalmente tempranos en el BTC sucesional del Neotrópico se distinguen por la abundante colonización de especies leñosas de *Mimosa* y *Acacia*, las cuales son pioneras dominantes con gran capacidad para establecerse en suelos degradados (Greter, 1982; Ruiz *et al.*, 2005; Romero-Duque *et al.*, 2007; Griscom y Ashton, 2011). La aparente



ausencia o baja frecuencia de especies de sitios avanzados o del bosque maduro en sitios tempranos se ha relacionado con el ambiente físico adverso de las fases tempranas, el cual incluye: un bajo potencial hídrico del suelo (Markesteyn *et al.*, 2008), alta radiación y evapotranspiración (Slot, y Poorter, 2007) y una baja e irregular cobertura del dosel (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Bajo estas condiciones se ha observado que la germinación y establecimiento de especies primarias o de fases maduras es muy pobre o nulo (Ceccon *et al.*, 2006), así como bancos de semillas apenas efímeros, transitorios o inexistentes para un contingente muy amplio de especies (Miller, 1999; Mamede y de Araújo, 2008; Maza-Villalobos *et al.*, 2011b). Los sitios de sucesión temprana fueron los más pobres en nutrientes del suelo, lo que impone restricciones a la entrada de especies y favorece la dominancia o co-dominancia típicas de especies sucesionalmente tempranas. Por lo tanto, la existencia de límites a la dispersión y establecimiento juegan un papel fundamental en la regeneración del BTC; procesos también influenciados fuertemente por una hegemonía de la anemocoria sobre la zoocoria en las formas de dispersión de semillas en el BTC (Janzen, 1988; Vieira y Scariot, 2006); esta particularidad determinó en gran medida los patrones anidados en toda la cronosecuencia, es decir, durante la sucesión se establecen ensamblajes de especies que son subconjuntos locales provenientes de la matriz de comunidades circundantes que constituyen la flora regional. Sin embargo, teóricamente podría encontrarse a la mayoría especies del BTC en cualquier fase de regeneración, según la ‘hipótesis de la composición florística inicial’ (originalmente propuesta por Egler, 1954) que predice la sustitución gradual y no total de una comunidad por otra. Varios autores (Kalacska *et al.*, 2004; Pineda-García *et al.*, 2007; Espinosa *et al.*, 2012; Almazán-Núñez *et al.*, 2012; Dzib-Castillo *et al.*, 2014; Olascuaga-Vargas, *et al.*, 2016) han reportado evidencias que apoyan esta hipótesis, tanto en comunidades de BTC de México como en general del Neotrópico. Lo observado en el presente estudio sugiere que el reemplazo de una comunidad por otra en el gradiente sucesional no es absoluto, dado que un porcentaje mínimo (1-5%) de especies con muy baja densidad de individuos sí permanecen a lo largo de la cronosecuencia, por lo tanto apoyaría dicha hipótesis. Asimismo explicaría la similitud cuando el remanente de especies compartidas aumenta entre comunidades. En cambio, la riqueza de especies se incrementó hacia estadios intermedios y avanzados, cuyos grados de perturbación fueron medianos, lo cual apoya parcialmente la ‘hipótesis del

disturbio intermedio' (Connell y Slatyer, 1977; Bongers *et al.*, 2009) que predice una mayor riqueza de especies en niveles intermedios de disturbio. Además, en estos niveles de riqueza y disturbio las propiedades del suelo también fueron intermedias, lo que apoya la idea del aumento de riqueza y densidad debido a individuos y especies generalistas en un ambiente reducido en competencia y estrategias disímiles de crecimiento (Leiva *et al.*, 2009a), dado que la fertilidad no sería restrictiva o limitativa para el establecimiento y la coexistencia en la matriz del suelo.

Una alta dominancia y baja equidad y riqueza también es característica de comunidades tempranas perturbadas, donde unas pocas especies monopolizan el área basal, un rasgo estructural primordial (Bongers *et al.*, 2009) y sobreviven en condiciones de una escasa presencia de N y P en el suelo (Ceccon *et al.*, 2003). Esta premisa se corroboró en etapas iniciales, donde se observó una pobre fertilidad del suelo: baja concentración de nutrientes como N y P, reducido porcentaje de materia orgánica y baja capacidad de intercambio catiónico, a pesar de la formación de islas de recursos/fertilidad del suelo por leguminosas pioneras como *Mimosa monancistra* y *M. biuncifera*, en cuyas áreas de influencia bajo sus doseles se han encontrado 42 a 80 mg kg<sup>-1</sup> de P y 34 a 56 mg kg<sup>-1</sup> de N (Félix-Herrán *et al.*, 2007; Flores *et al.*, 2007; Herrera-Arreola *et al.*, 2007; García-Sánchez *et al.*, 2012). Los índices más altos de disturbio se encontraron en la fase temprana, destacando las actividades humanas relativas al manejo, seguidas del ganado. Específicamente este estudio mostró que el índice de disturbio se reflejó en las variables que describen la estructura, principalmente en los sitios tempranos de baja densidad y talla de individuos, situación contrastante en los sitios avanzados y maduros con mayor abundancia y tamaño de individuos. Al igual que este trabajo, diferentes autores han mostrado evidencia del impacto global negativo del ganado como primer agente generador de disturbio crónico en las comunidades secundarias de BTC en lo relativo a la estructura, diversidad y riqueza de árboles (Stern *et al.*, 2002), regeneración (Roth, 1999; Sánchez-Velásquez *et al.*, 2002), además de sus modificaciones a las propiedades del suelo que resultan negativas para la vegetación (Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008). Sin embargo, las prácticas pecuarias extensivas en la zona de estudio disminuyeron su intensidad hacia los estadios intermedio, avanzado y maduro, debido tal vez a la preferencia del ganado por los sitios más abiertos en vez de comunidades con más desarrollo estructural. Otros autores aducen que en el BTC las

prácticas de corte selectivo y extracción de plantas determinan una fisonomía ‘matorraloide’ o bosquetes abiertos que son ecológicamente muy estables y regulares espacio-temporalmente (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b); así como inducir o promover aparentes retrocesos y resistencias al cambio sucesional (Chazdon *et al.*, 2011). En consecuencia, durante el proceso se conforman tendencias sucesionales de una predictabilidad muy variable por efecto antrópico (Kennard, 2002), fenómeno relacionado con la ‘antropomorfización’ de las comunidades de BTC, proceso que está mayormente determinado a la escala local (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). A ello se suma la extracción selectiva de material leñoso y no leñoso para uso antrópico que modifica la estructura y la equidad de las comunidades (Linares-Palomino y Ponce, 2005; Arias-Medellín *et al.*, 2014), lo que modifica notoriamente el proceso sucesional. Sin embargo, el efecto negativo del pastoreo se considera mayor al extractivo (Sánchez-Velázquez *et al.*, 2002).

Definitivamente puede afirmarse que el historial de uso antrópico y la influencia de la vegetación remanente, tras el abandono del predio, son dos de los factores clave en la sucesión del BTC (Sampaio *et al.*, 2007; Sobrinho *et al.*, 2016; Galicia *et al.*, 2016), tanto su progreso como su retroceso. Los otros factores son biofísicos, pero el proceso es lento (Ewel, 1980) y complejo (Chazdon *et al.*, 2007). Se ha observado que la fuerza de los factores históricos de manejo antrópico influye decisivamente en la conformación del BTC secundario (Williams-Linera *et al.*, 2009; Lévesque *et al.*, 2011; Zermeño *et al.*, 2015, Sobrinho *et al.*, 2016), por lo que debe ser una variable fundamental en futuros estudios. Por su parte, el fuego como factor de manejo en otras latitudes con BTC mediante el sistema agrícola de roza-tumba-quema (García-Oliva *et al.*, 1999a), en la región de estudio está totalmente ausente, dado que la eliminación de la cobertura vegetal es únicamente mecánica. Algunas de las estimaciones hechas a partir de cronosecuencias agro-pecuarias abandonadas y estudiadas en México, Centroamérica y Sudamérica que aducen el tiempo de recuperación de un ‘bosque maduro’, calculan desde 25 años hasta un siglo (Kennard, 2002; Ruiz *et al.*, 2005, Sampaio *et al.*, 2007, Maza-Villalobos *et al.*, 2011a; Sobrinho *et al.*, 2016, Leyva *et al.*, 2009, Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b), pero el consenso general es que el BTC define un ecosistema sumamente frágil.

Sitios con más desarrollo estructural (de intermedio a avanzado) exhiben una tendencia general a adquirir mayor riqueza de especies (riqueza alfa aumentada entre sitios), menor dominancia, mayor equidad y un estrechamiento de la similitud (diversidad  $\beta$ ) entre comunidades. Este patrón parece ser común en gradientes de sucesión determinados por agentes de perturbación (Almazán-Nuñez *et al.*, 2012; Álvarez-Yepiz *et al.*; 2008; Dupuy *et al.*, 2012). Una aparente ventaja de los sitios intermedios y avanzados es su colindancia con fases secundarias que facilitan la llegada de diversos propágulos. Se estima que un sitio con una matriz forestal circundante de entre 70-80% tiene mayor probabilidad de recibir propágulos debido al efecto de vecindad (Nava-Cruz *et al.*, 2007), lo cual acelera el proceso regenerativo y sucesional (Maza-Villalobos *et al.*, 2011a).

Diversos factores físicos (Ceccon *et al.*, 2006) y bióticos (Vieira y Scariot, 2006) juegan un papel trascendental en la composición, regeneración y dinámica sucesional. Al igual que sucede en la fase inicial, el hecho que los sitios intermedios, avanzados y maduros tengan especies dominantes distintas de los sitios tempranos sugiere cambios en las condiciones locales del suelo, topografía, microclima e interacciones bióticas, entre otras, los cuales influyen y/o determinan la composición final de las comunidades (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a, 2011; Powers *et al.*, 2009). Por ejemplo, en fases intermedias (40-60 años) de la cronosecuencia estudiada, *Lysiloma microphyllum* se establece en micrositos con dosel provisto por arbustos dominantes en etapas previas (Hernández-Oria *et al.*, 2017) y alcanza valores de importancia altos en fases superiores. Un caso similar ocurre en los piedemontes donde *Bursera fagaroides* es dispersada por aves que perchan en *Acacia schaffneri* (Ortiz-Pulido *et al.*, 2002) y mamíferos que depositan excretas con semillas alrededor de la base del tallo de ésta. Posteriormente *B. fagaroides* germina y se establece bajo su dosel, coexisten y cuando *B. fagaroides* alcanza tamaño adulto, reemplaza a *A. schaffneri* (Hernández-Oria, datos no publicados). Al parecer en etapas avanzadas y maduras, las condiciones para el establecimiento, supervivencia y crecimiento de los árboles del dosel superior demandan un microhábitat especial en términos de humedad, luz y temperatura (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2004; Williams-Linera *et al.*, 2011; Encino-Ruiz *et al.*, 2013), factores que representan la transición de un hábitat xérico a uno méxico. Por lo tanto, la variación en la composición de especies en las diferentes etapas sucesionales responde a los cambios biofísicos propios de la sucesión.

Otros estudios sugieren la correspondencia positiva entre las especies exclusivas del bosque maduro ('climax') y los niveles de fertilidad del suelo (Campo-Alves, 2003; Leyva *et al.*, 2009b) Dicha condición parece adquirirse a través de los años en el gradiente sucesional (Ceccon *et al.*, 2002; Saynes *et al.*, 2005), pero el manejo y disturbio antrópico pueden modificar este presunto patrón (Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008; Kalacska *et al.*, 2004). Aunque estudios recientes (Ayala-Orozco *et al.*, 2017) sugieren asincronía y una resiliencia variable entre la sucesión del BTC y la recuperación de nutrientes con respecto al tiempo. Si bien se observó un claro aumento en nutrientes y materia orgánica hacia las comunidades sucesionalmente avanzadas y el bosque maduro, lo cual es un hecho frecuente en algunos casos, la intensidad del disturbio parece modificar estos patrones (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017), por lo que no hay una relación causal directa entre el menor disturbio observado en comunidades tardías y maduras. Sin embargo, el fenómeno ha sido más observado en cronosecuencias largas (Leiva *et al.*, 2009a), donde se asocia con procesos temporales de retroalimentación de nutrientes del BTC (DeLonge *et al.*, 2008) y dominancia de especies con especialización edáfica en bosques maduros (Leiva *et al.*, 2009b).

*Estructura de la vegetación.* La densidad de plantas no se expresó mayormente en la etapa madura, sino en la avanzada, lo cual sugiere que: *a)* el reemplazo del tiempo por el espacio no es un factor que determine la abundancia de individuos, y *b)* el número de plantas a la escala local es independiente del tiempo de desarrollo sucesional. Usando cronosecuencias se han encontrado predicciones de la densidad de individuos calificadas como relativamente débiles (Mora *et al.*, 2014), aunque anticipadamente puede establecerse que el método de cronosecuencias no explica de la mejor forma esa variación en las comunidades de BTC (Chazdon *et al.*, 2011). Una alternativa adicional es orientar las evaluaciones a variables como el área basal y la biomasa, cuyos valores involucran procesos e indicadores subyacentes en la dinámica sucesional (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011; Marín *et al.*, 2009) Con excepción de la complejidad estructural que fue semejante entre sitios avanzados y maduros, el resto de variables (cobertura, altura, área basal y biomasa aérea) definieron estructuralmente al BTC actual, con su condición edáfica y disturbio propios. Dicha representatividad se explica por una mayor presencia de individuos >10 cm de diámetro, es decir, la contribución de esta fracción en la estructura de tamaños define a las comunidades 'maduras', a pesar de un menor aporte de individuos. Una mayor

estratificación del bosque maduro permite también incrementar la presencia de lianas y epífitas, otro rasgo distintivo del BTC (Ibarra-Manriquez *et al.*, 2015). Por el contrario, las comunidades tempranas se distinguen por doseles compactos y/o abiertos, sustentados por una estructura de tamaños dominada por tallas pequeñas. Por otra parte, no se consideró a los individuos provenientes de rebrotes debido al bajo número observado. Aunque el rebrote se reconoce como un mecanismo de regeneración en el BTC (Dunphy *et al.*, 2000; McDonald *et al.*, 2010), se ha observado que la aridez restringe su expresión (Peguero y Espelta, 2011) y en la región podría considerarse entonces un fenómeno irregular o de menor relevancia.

*Conservación del BTC secundario.* Las características estructurales y composición florística, así como la dinámica y procesos que operan en las comunidades sucesionales deben ser objeto de estudio y análisis en los programas de manejo y conservación del BTC. Su incorporación a zonas de conservación o en el diseño de áreas protegidas, precedida de estudios pertinentes, permitiría contar con una mejor caracterización y representatividad del espectro sucesional del BTC, tanto a nivel local como regional. Además, los registros históricos de las comunidades derivadas de predios agrícolas son indispensables para conocer esta dinámica, dado que el bosque post-manejo agrícola es una de las formas de disturbio antrópico que eventualmente permitirían manejar y/o restaurar comunidades, desde estadios tempranos hasta maduros o viceversa, incluyendo la propia desaparición de las comunidades. Los resultados de este estudio identificaron los cambios dentro y entre estadios sucesionales en una cronosecuencia amplia (18 réplicas) para mostrar que, visto el proceso estáticamente; las comunidades sucesionales transitan entre características y condiciones disímiles, conforman entidades identificables, inmersas en su propia dinámica local, más o menos permeable a procesos intrínsecos y exógenos, que con el transcurso de los años expresan distintas propiedades. Una matriz de comunidades y condiciones biofísicas tan complejas, sólo puede dilucidarse si su totalidad (maduras y secundarias) está incluida en los programas y esfuerzos de conservación para su manejo y restauración.

## CONCLUSIÓN

1. El uso de una cronosecuencia como modelo descriptivo de la sucesión tiene alto valor explicativo en diversos parámetros estructurales de las comunidades.
2. El proceso sucesional en la cronosecuencia parece acumular incrementos en varios rasgos estructurales de las comunidades. La diversidad o riqueza de especies se alcanza en períodos largos de tiempo (baja resiliencia), pero la composición del bosque maduro requiere períodos aún mayores.
3. Los cambios en las propiedades del suelo son concordantes con el desarrollo de la vegetación.
4. La perturbación antrópica crónica en varias de sus formas y la destrucción de hábitat, son las mayores amenazas del BTC en la región.
5. La conservación de los remanentes de BTC en todo su espectro sucesional, es fundamental para su recuperación y persistencia biológica en la región.

## LITERATURA CITADA

- Aide, T. M., Clark, M. L., Grau, H. R., López-Carr, D., Levy, M. A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M. J. y Muñiz, M. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45(2):262-271.
- Almazán-Nuñez, R. C., Arizmendi, M. C., Eguiarte, L. E. y Corcuera, P. 2012. Changes in composition, diversity and structure of Woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1096-1109.
- Álvarez-Yépez, J. C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A. y Lindquist, C. 2008. Variation in vegetation and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:355-366.
- Arias-Medellín, L.A., Flores-Palacios, A y Martínez-Garza, C. 2014. Cacti community structure in a tropical mexican dry forest under chronic disturbance. *Botanical Sciences* 92 (3): 405-415.
- Arriaga, L. y León de la luz, J. L. 1989. The Mexican tropical deciduous forest of Baja California Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio* 84: 45-52.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F P. L., Martínez-Ramos, M. Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R. y Tabarelli, M. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research *Biological Reviews* 92: 326-340.
- Atmar, W. y Patterson, B. 1995. The NestCalc Nestedness temperatura Calculator: A Visual Basic Program including 294 Presence Absence Matrices. AICS Research Inc. University Park, NM and the Field Museum, Chicago, Il. Bárcenas

- Ayala-Orozco, B., Gavito, M. E., Mora, F., Siddique, I., Balvanera, P., Jaramillo, V. J., Cotler, H., Romero-Duque, L. P. y Martínez-Meyer, E. 2017. Resilience of Soil Properties to Land-Use Change in a Tropical Dry Forest Ecosystem. *Land degradation & development*. Doi: 10.1002/ldr.268.
- Breceda, A., Castorena, L. y Maya, Y. 2012. Transformaciones de una selva seca por actividades humanas en el paisaje rural de Baja California Sur, México. *Investigación Ambiental* 4(2):141-150.
- Breceda, A., Ortiz, V., y Scrosati, R. 2005. Mauto (*Lysiloma divaricatum*, Fabaceae) allometry as an indicator of cattle grazing pressure in a tropical dry forest in northwestern Mexico. *Rangeland Ecol. Management* 58: 85-88.
- Bongers, F., Poorter, L., Hawthorne, W. D. y Sheil, D. 2009. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance little to tree diversity. *Ecology letters* 12:1-8.
- Brown, S. y Lugo, A. E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6(1):1-32.
- Burgos, A. y Maass, J. M. 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104:475-481.
- Campo-Alves, J. 2003. Nutrient availability and fluxes along a toposequence with tropical dry forest in Mexico. *Agrociencia*. 37(2):211-219.
- Carranza, E. 2005. Conocimiento actual de la flora y la diversidad vegetal del estado de Guanajuato, México. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo Complementario XXI. Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Mich. 23 p.
- Ceccon, E., Olmsted, I., Vázquez-Yanes, C. y Campo-Alves, J. 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatán. *Agrociencia*. 36(5):621-631.
- Ceccon, E., Huante, P. y Campo, J. 2003. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology & Management* 182:387-402.
- Ceccon, E., Huante, P. y Rincón, E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. México*. Conabio, IBUNAM y Agrupación Sierra Madre. 847 p
- Chazdon, R. L., S.G. Letcher, M. V. Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 362: 273-289.
- Chazdon, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. *In Tropical forest community ecology*, Carson, W. y Schnitzer, S. A. (eds.). Wiley-Blackwell Publishing. Oxford, p. 384-408
- Chazdon, R.L., Harvey, C., Martínez-Ramos, M., Balvanera, P., Schodube, J., Ávila-Cabadilla, L. D. y Flores-Hidalgo, M. 2011. Tropical dry forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica. En: Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H. A. y Ceballos, G. (eds.). *Seasonally Tropical Dry Forests: Ecology and Conservation*. Pp. 195-219. Island Press, USA.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1. [URL:http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates](http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates).
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- DeLonge, M., D'Odorico, P. y Lawrence, D. 2008. Feedbacks between phosphorus deposition and canopy cover: the emergence of multiple stable states in dry tropical forests. *Global Change Biology* 14(1): 154-160.



- De- Nova, A., Medina, R., Montero, J. C., Weeks, A., Rusell, J. A., Olson, M. E., Eguiarte, L. E. y Magallón, S. 2012. Evolutionary diversification in species-rich mesoamerican seasonally dry tropical forests: *Bursera* (Burseraceae, Sapindales) as a case of study. *New Phytologist* 193:276-287.
- Derroire, G., Balvanera, P., Castellanos-Castro, C., Decocq, G., Kennard, D., Lebrija-Trejos, E., Leiva, J., Odén, P., Powers, J., Rico-Gray, V., Tigabu, M. y Healey, J. R. 2016. Resilience of tropical dry forests – a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos* 125: 1386–1397.
- Dunphy, B. K., Murphy, P. G. y Lugo, A. E. 2000. The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology* 41:161-168.
- Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández, R., Tun Dzul, F. y May Pat, F. 2012. Efectos del cambio de uso del suelo en la biomasa y diversidad de plantas leñosas en un paisaje de bosque tropical seco en Yucatán. *Investigación Ambiental* 4(2):130-140
- Dzib-Castillo, B., Cristina Chantásig-Vaca, C. y González-Valdivia, N. A. 2014. Estructura y composición en dos comunidades arbóreas de la selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia en Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 167-178.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition – a factor in old field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-417.
- Encino-Ruiz, L., Lindig-Cisneros, R., Gómez-Romero, M. y Blanco-García, A. 2013. Desempeño de tres especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en un ensayo de restauración ecológica. *Botanical Sciences* 91 (1): 107-114.
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica* 12:2-7.
- Espinosa, C. I. de la Cruz, M., Luzuriaga, A. L. y Escudero, A. 2012. Bosques tropicales secos de la región *Pacífico Ecuatorial*: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. *Ecosistemas* 21 (1-2): 167-179.
- FAO. 2009. State of the world's forests 2009. Food and Agriculture Organization (FAO). United Nations. Roma, Italia.
- Félix-Herrán, J. A., Angoa-Pérez, M. V., Serrato-Flores, R., Frás-Hernández, J. T. y Olalde-Portugal, V. 2007. Impacto de la densidad de gatuño (*Mimosa monancistra*) en la microflora de suelos del semiárido del estado de Aguascalientes. *Ra Xinhai* 3(2): 461-480.
- Flores, E., Frías, J., Jurado, P., Olalde, V., Figueroa, J.D., Valdivia, A. y García-Moya, E. 2007. Efecto del gatuño sobre la fertilidad del suelo y la biomasa herbácea en pastizales del centro de México. *Terra Latinoamericana* 25: 311-319.
- Galicia, L., Corona, R., Palacio, J. L. y Hersperger, A. 2016. Local deforestation patterns and their driving forces of tropical dry forest in two municipalities in Southern Oaxaca, Mexico (1985-2006). *Investigaciones Geográficas* 91(4):86-104.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía. UNAM. México. 252p.
- García-Sánchez, R., Camargo-Ricalde, S. L., García-Moya, E., Luna-Cavazos, M., Romero-Manzanares, A. Montaña, N. M. 2012. *Prosopis laevigata* and *Mimosa biuncifera* (Leguminosae), jointly influence plant diversity and soil fertility of a Mexican semiarid ecosystem. *Revista de Biología Tropical (International Journal of Tropical Biology)* 60 (1): 87-103.
- García-Oliva, F., R. L. Sanford Jr. y E. Kelly. 1999a. Effects of slash-and-burn management on soil aggregate organic C and N in a tropical deciduous forest. *Geoderma* 88: 1-12.
- García-Oliva, F., R. L. Sanford Jr. y E. Kelly. 1999b. Effect of burning of tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter. *Plant Soil* 206: 29-36
- García Romero A., Mendoza, K. H. y Galicia, L. 2005. Valoración del paisaje de la selva baja caducifolia en la cuenca baja del río Papagayo (Guerrero), México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM* 56: 77-100.

- Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-84.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- González-Iturbe, J., I. Olmsted, y Tun-Dzul, F. 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroides* Lem.) plantation in northern Yucatan, México. *Forest Ecology and Management*. 167: 67-82.
- Grether, R. 1982. Aspectos ecológicos de *Mimosa biuncifera* y *Mimosa monancistra* en el noroeste del estado de Guanajuato. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Botánica*. 43: 43-60.
- Griscom, H.P. y Ashton, M.S. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* 261: 1564-1579.
- Hernández-Oria, J. G., Yeaton, R. I., Castaño, E. y Barradas, V. L. 2017. Early establishment and survival of the neotropical dry deciduous forest tree *Lysiloma microphyllum* from mountainous Bajío Queretano, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* (33):213–227.
- Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy, J. M., Tun-Dzul, F. y May-Pat, F. 2011. Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecology* 26(3):355 – 370
- Herrera-Arreola, G., Herrera, Y., Reyes-Reyes, B.G. y Dendooven, L. 2007. Mesquite (*Prosopis juliflora* (Sw) DC), huisache (*Acacia farnesiana* (L) Willd.) and catclaw (*Mimosa biuncifera* Benth.) and their effect on dynamics of carbon and nitrogen in soils of the semi-arid highlands of Durango Mexico. *Journal of Arid Environments* 69: 583-598.
- Ibarra-Manríquez, G., Rendón-Sandoval, F.J., Cornejo-Tenorio, G y Carrillo-Reyes, P. 2015. Lianas of Mexico. *Botanical Sciences* 93 (3): 365-417
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1997a. Cuaderno Estadístico Municipal, Querétaro.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1997b. Cuaderno Estadístico Municipal, El Marqués.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2002a. Cuaderno Estadístico Municipal, Corregidora.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2002b. Cuaderno Estadístico Municipal, Huimilpan.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). (2005). *Conjunto de datos vectoriales de uso de suelo y vegetación, escala 1:250,000, Serie3 (continuo nacional)*. Aguascalientes: Instituto Nacional de Geografía y Estadística, Dirección General de Geografía.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forest: the most endangere major ecosystem. In: Biodiversity, Wilson, E. O. (ed.). National Academic Press, Washington, Pp: 130-137.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A, Calvo-Alvarado, J.C., Quesada, M., Rivard, B. y D.H. Janzen. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200: 227–247.
- Kennard, D. 1999. Secondary forest succession in a tropical dry forest: Patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18(1):1-16.
- Kennard D. 2002. Secondary Forest Succession In A Tropical Dry Forest: Patterns Of Development Across A 50-Year Chronosequence In Lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18(1)54-66.
- Kovach, W. L. 2009. MVSP: a multivariate statistical package for Windows. Version 3.13r. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales. 133 p.
- Labat, J. N. 1995. *Vegétation du Nord-Ouest du Michoacán Mexique* Fascículo Complementario VIII. Instituto de Ecología A.C.-Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 401 pp.

- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez-García y J. A. Meave. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40:422-431.
- Lebrija-Trejos, Edwin, Pérez-García, E., Meave, J., Bongers, F. y Poorter, L. 2010a. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91:386–398.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E., A. y Bongers, F. 2010b. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 267–275.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, Eduardo A., Meave, J. A., Poorter, L. y Bongers, F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27(5):477-489.
- Leirana-Alcocer, J. L., Hernández-Betancourt, S., Salinas-Pebay, L. y Guerrero-González, L. 2009. Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la selva baja caducifolia espinosa de la reserva de Dzilam, Yucatán. *POLIBOTÁNICA* 27:53-70.
- Leiva, J. A., Rocha, O. J., Mata, R. y Gutiérrez-Soto, M. V. 2009a. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. I. Características edáficas. *Revista de Biología Tropical (International Journal of Tropical Biology)* 57: 801-815.
- Leiva, J. A., Rocha, O. J., Mata, R. y Gutiérrez-Soto, M. V. 2009b. Cronología de la regeneración del bosque tropical seco en Santa Rosa, Guanacaste, Costa Rica. II. La vegetación en relación con el suelo. *Revista de Biología Tropical (International Journal of Tropical Biology)* 57 (3): 817-836.
- Legendre, P y Gallagher, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination species data. *Oecologia* 129:271-280.
- León de la luz, J. L., Domínguez-Cadena, R. y Medel-Narváez, A. 2012. Florística de la Selva Baja Caducifolia de la Península de Baja California, México. *Botanical Sciences* 90:143-162.
- Lévesque, M., McLaren, K. P. y McDonald, M A. 2011. Recovery and dynamics of a primary tropical dry forest in Jamaica, 10years after human disturbance. *Forest Ecology and Management* 262 (5): 817-826.
- Linares-Palomino, R. y Ponce, A.S.I. 2005. Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Cerros de Amotape Cordillera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management* 209:261-27.
- Lizcano, R., Olivera, D., Saavedra, D., Machado, L., Rolando, E., Moreno, F y Fidel, M. 2017. *Muestreo de suelos, técnicas de laboratorio e interpretación de análisis de suelos*. Servicio nacional de aprendizaje SENA, Colombia. 88 p.
- Lugo, A. E., Gonzalez-Liboy, J.A., Cintron, B. y Dugger, K. 1978. Structure, productivity and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 10:278-291.
- McDonald, M. A., McLaren, K. P., and Newton, A. C. 2010. What are the mechanisms of regeneration post-disturbance in tropical dry forest? CEE review 07-013 (SR37). Environmental Evidence: [www.environmentalevidence.org/SR37.html](http://www.environmentalevidence.org/SR37.html)
- Mamede, M. de A y de Araújo, F.S. 2008. Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of caatinga vegetation in Northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 72 (4): 458–470.
- Marín, G. C., Tigabu, M., González-Rivas, B. y Odén, P. C. 2009. A chronosequence analysis of forest recovery on abandoned agricultural fields in Nicaragua. *Journal of Forestry Research* 20 (3):213–222.
- Markesteyn, L., Porter, L. y Yanguas-Fernández, E. 2008. Seasonal and topographical water availability in a tropical dry and moist forest and variation in three seedling morphology. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 24:27-42.
- Martínez-Yrizar, A., Sarukhan, J., Pérez-Jiménez, A., Rincón, E., Maass, M., Solís-Magallanes, J. A. y Cervantes, L. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 8:87-96.

- Maza-Villalobos, S., Balvanera, P. y Martínez-Ramos, M. 2011a. Early Regeneration of Tropical Dry Forest from Abandoned Pastures: Contrasting Chronosequence and Dynamic Approaches. *Biotropica* 43(6):666-675.
- Maza-Villalobos, S., Lemus-Herrera, C. y Martínez-Ramos, M. 2011b. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a Neotropical dry region. *Journal of Tropical Ecology* 27(1):35-49.
- Maza-Villalobos S, Poorter L y Martínez-Ramos M. 2013. Effects of ENSO and Temporal Rainfall Variation on the Dynamics of Successional Communities in Old-Field Succession of a Tropical Dry Forest. PLoS ONE 8(12): e82040. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082040>
- Martorell, C. y Peters, E. 2003. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* 124:194-207.
- Miller, P.M. y Kauffman, J.B. 1998. Effects of slash and burn agriculture on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 103: 19 I-201.
- Miller, M. 1999. Effects of deforestation on seed bank of tropical deciduous forest in northwestern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 15: 179-188.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. y Gordon, J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- Mizrahi, A., Prado, J.M.R., Jimenez-Osomio A, J. 1997. Composition, structure, and management potential of secondary dry tropical vegetation in two abandoned henequen plantations of Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 96: 273-282
- Mora, F., Miguel Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez-Jiménez, A., Trilleras, J. y Balvanera, P. 2014. Testing chronosequences through dynamic approaches: time and site effects on tropical dry forest succession. *Biotropica* 47(1):38-48.
- Mostacedo, B., Putz, F.E., Fredericksen, T.S., Vilca, A., Palacios T. 2009. Contributions of root and stump sprouts to natural regeneration of a logged tropical dry forest in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 258: 978-985
- Müller-Dombois, D. y Ellenberg, H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley and Sons. New York. 547p.
- Murphy, P. G. y Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Nava-Cruz, Y., Maass-Moreno, M., Briones-Villareal, B. y Méndez-Ramírez, I. 2007. Evaluation of the edge effect on two arboreal species of the tropical dry forest of Jalisco, Mexico. *Agrociencia* 41: 111-120.
- Olascuaga-Vargas, D., Mercado-Gómez, J. y Sanchez-Montaña, A. 2016. Análisis de la vegetación sucesional en un fragmento de bosque seco tropical en Toluviéjo-Sucre (Colombia). *Colombia Forestal* 19(1): 23-40.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde, y Guevara, S. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: Consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica*. 32(3): 473-488
- Powers, J. S., Becknell, J. M., Irving, J. y Pérez-Aviles, D. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management* 258 (6): 959-970
- Peguero, G. y Espelta, J. M. 2011. Disturbance intensity and seasonality affect the resprouting ability of the neotropical dry-forest tree *Acacia pennatula*: do resources stored below-ground matter? *Journal of Tropical Ecology* 27 (5): 539-546.
- Pereira, I.M., Andrade, L.A., Sampaio, E.V.S.B. y Barbosa, M.R.V., 2003. Use-history structure and flora of Caatinga. *Biotropica* 35, 154-165.
- Pineda-García, F., Arredondo-Amezcuca, L. e Ibarra-Manriquez, G. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio de El Tarimo, Guerrero, Cuenca del Balsas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 129-139.

- Prach, K. y R. Walker. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution* 26:119-123.
- Quesada, M. y Stoner, K. E. 2004. Threats to the conservation of the tropical dry forest in Costa Rica. In Biodiversity conservation in Costa Rica: learning the lessons in aseasonal dry forest, Frankie, G. W., Mata, A. y Vinson, S. B. (eds.). University of California Press, Berkeley. pp. 266-280.
- Quesada, M., Sánchez-Azofeita, G. A., Álvarez-Añorve, M., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M. M., Fagundes, M., Fernandes, G. W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, B., Cerdeira, L. P., Powers, J. S., Neves, F., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R. y Sánchez-Montoya, G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Read, L., Lawrence, D. 2003. Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological Applications* 13: 85-97
- Romero-Duque, L. P., Jaramillo, V. y Pérez-Jiménez, A. 2007. Structure and diversity of secondary tropical forests succession in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* 253:38-47.
- Ruiz, J., Fandiño, M. C. y Chazdon, R. L. 2005. Vegetation structure, composition and species richness across 56-year chronosequence of dry tropical forest in Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37: 520-530.
- Roth, L.C. 1999. Anthropogenic change in subtropical dry forest during a century of settlement in Jaiqui Picado, Santiago Province, Dominican Republic. *Journal of Biogeography* 26:739-759.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 423 pp
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 1987. El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace* 12:12-21.
- Rzedowski, J. y Calderón de Rzedowski, G. 2013. Datos para la apreciación de la flora fanerógama del bosque tropical caducifolio de México. *Acta Botánica Mexicana* 102:1 -23.
- Rzedowski, J., Zamudio, S., Calderón de Rzedowski, G., y Paizanni, A. 2014. El bosque tropical caducifolio en la cuenca lacustre de Pátzcuaro (Michoacán, México). Fascículo complementario XXIX. Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán, México. 18 p.
- Sagar, R., Singh, J.S. 2005. Structure, diversity, and regeneration of tropical dry deciduous forest of northern India. *Biodiversity and Conservation* 14: 935-959
- Sampaio, B. A., Holl, K. D. y Scariot, A. 2007. Regeneration of seasonal deciduous forest tree species in long-used pastures in Central Brazil. *Biotropica* 39:655-659.
- Sánchez-Azofeita, G. A., Kalacska, M., Quesada, M., CalvoAlvarado, J. C., Nassar, J. M. y Rodríguez, J. P. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19:285-286.
- Sánchez Colón, S., A. Flores Martínez, I.A. Cruz-Leyva y A. Velázquez. 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas, en *Capital natural de México*, vol. II: *Estado de conservación y tendencias de cambio*. Conabio, México, pp. 75-129.
- Sánchez-Velásquez, L.R., Hernández-Vargas, G., Carranza-M, M.A., Pineda-López, M.R., Cuevas-G, R. y Aragón-C, F. 2002. Estructura arbórea del bosque tropical caducifolio usado para la ganadería extensiva en el norte de la Sierra de Manantlán, México. *Antagonismos de usos. Polibotánica* 13:25-46.
- Sánchez-Velásquez, L.R., Quintero-Gradilla, S., Aragón-Cruz, F. y Pineda-López, Ma. R. 2004. Nurses for *Brosimum alicastrum* reintroduction in secondary tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 198(1-3): 401-404.
- Saynes, V., Hidalgo, C., Etchevers, J. D. y Campo, J. E. 2005. Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology* 29(3):282-289.
- Shreve, F. y Wiggins 1964. *Vegetation and flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press, Stanford.

- Slot, M. y Poorter, L. 2007. Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica* 39:683-690.
- Sobrinho, M. S., Tabarelli, M., Machado, I. C., Sfair, J. C., Bruna, E. M. y A. V. Lopes. 2016. Land use, fallow period and the recovery of a Caatinga forest. *Biotropica* 48(5):586–597.
- SPSS. 2008. SPSS for Windows. Release 17.0. Statistical Package for Social Sciences Inc, Chicago. 616 p
- Stern, M., Quesada, M. y Stoner, K. E. 2002. Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. *Rev. Biol. Trop.* 50(3/4): 1021-1034.
- Trejo, R. I. 1998. Diversidad de las selvas bajas de México: relación con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 210 p.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2002. Floristic Diversity of Mexican seasonally dry tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 11:2063-2084.
- Trilleras, J. M., Jaramillo, V. J., Vega, E. V. y P. Balvanera. 2015. Effects of livestock management on the supply of ecosystem services in pastures in a tropical dry region of western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 211 (2015) 133–144.
- Vieira, D. y Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration *Restoration Ecology* 14:11–20.
- Villasenor, J. L. y Ortiz, E. 2012. La familia Asteraceae en la flora del Bajío y de regiones adyacentes. *Acta Botanica Mexicana*, 100, 263–295.
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D y Clarkson, B. C. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98:725-736.
- Williams-Linera, G. y Lorea, F. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 18(12): 3269 – 3293.
- Williams-Linera, G., Alvarez-Aquino, C., Hernández-Ascención, E. y Toledo, M. 2011. Early successional sites and the recovery of vegetation structure and tree species of the tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *New Forests* 42 (2):131-148.
- Wright, D. y Reeves, J. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* 92:416-428.
- Zamudio, S. y Galván, R. 2011. La diversidad vegetal del estado de Guanajuato, México. Fascículo complementario XXVII. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Mich. 103p.
- Zermeño-Hernández, I., Méndez-Toribio, M., Siebe, C., Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2015. Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Applied Vegetation Science* 18(3):443–455.

**Apéndice 1.** Listado de especies vegetales registradas (x) en 18 sitios sucesionales de bosque tropical caducifolio de un Bajío Queretano, México.  
F. V. = forma de vida: A = Árbol, ar = arbusto, e = ep.

ESTADIO SUCESIONAL		Temprano						Intermedio						Avanzado			Maduro		
CATEGORÍA SUCESIONAL		10 años			20 años			40 años			60 años			> 60 años			Bosque maduro		
ESPECIES	F.V.	10 años	12 años	14 años	20 años	21 años	23 años	40 años	42 años	43 años	60 años	62 años	65 años	68 años	73 años	76 años	Maduro 1	Maduro 2	Maduro 3
<i>Acaciella angustissima</i>	ar	x					x		x										
<i>Acacia farnesiana</i>	ar	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x					
<i>Acacia penatula</i>	A											x	x			x			
<i>Acacia schaffneri</i>	A	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x					
<i>Agave aff. americana</i>	ar										x	x		x	x	x	x	x	
<i>Agave sp2</i>	ar																		x
<i>Albizia occidentalis</i>	A											x	x	x		x	x		x
<i>Allowisadula holosericea</i>	ar															x			
<i>Aloysia gratissima</i>	ar												x						
<i>Amelanchier denticulata</i>	ar										x				x				
<i>Anisacanthus quadrifidus</i>	ar							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Aralia humilis</i>	A														x		x		
<i>Ayenia limitaris</i>	ar											x		x	x	x	x	x	x
<i>Bernardia mexicana</i>	ar					x	x	x		x	x			x	x	x	x	x	x
<i>Bouvardia multiflora</i>	ar								x	x		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Brogniartia glabrata</i>	ar														x		x	x	x
<i>Bromelia juncea</i>	t																		x
<i>Bursera fagaroides</i>	A	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Bursera galeottiana</i>	A											x	x	x	x	x	x		x
<i>Bursera palmeri</i>	A					x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Calliandra eryophylla</i>	ar		x	x		x	x		x	x		x	x			x			
<i>Chamaecrista rufa</i>	ar														x			x	x
<i>Capsicum annum</i>	ar												x						

<i>Cedrela dugesii</i>	A													X		X	X	X
<i>Ceiba aesculifolia</i>	A															X	X	X
<i>Celtis caudata</i>	A							X			X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Celtis pallida</i>	ar	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		
<i>Cestrum tomentosum</i>	ar														X		X	
<i>Cissus cisioides</i>	t					X			X	X	X	X		X	X	X	X	X
<i>Cithaerexylum lycioides</i>	ar					X	X	X	X	X		X		X	X	X	X	X
<i>Colubrina greggii</i>	A										X				X	X	X	X
<i>Condalia mexicana</i>	ar		X			X	X	X	X	X				X	X		X	X
<i>Condalia velutina</i>	ar									X	X	X		X	X	X	X	
<i>Croton ciliato-glandulifer</i>	ar		X	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X		
<i>Croton morifolius</i>	ar														X	X	X	X
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	ar	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X							
<i>Cylindropuntia imb/pub</i>	ar										X	X		X	X	X	X	
<i>Dalea bicolor</i>	ar			X											X	X		
<i>Dioscorea colvolvulacea</i>	ar										X							
<i>Diphysa suberosa</i>	A														X	X	X	X
<i>Dodonaea viscosa</i>	ar																X	
<i>Erythrina coralloides</i>	A									X	X	X		X	X	X	X	X
<i>Euphorbia sp.</i>	ar													X		X		
<i>Euphorbia tanquahuete</i>	A																	X
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X		X	X	X
<i>Forestiera phillyreoides</i>	ar		X			X	X	X	X	X				X		X	X	X
<i>Fraxinus rufescens</i>	A																X	
<i>Galactia brachystachys</i>	t									X	X	X		X		X	X	X
<i>Gaudichaudia cyancooides</i>	t									X	X	X		X	X	X	X	X
<i>Ipomoea muruoides</i>	A	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X
<i>Iresine casiniformis</i>	ar									X	X	X		X	X	X	X	X
<i>Iresine schaffneri</i>	ar						X	X	X					X	X	X	X	X



<i>Jatropha dioica</i>	ar	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x			
<i>Justicia caudata</i>	ar															x	x		x
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	ar	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Lantana camara</i>	ar										x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Lantana velutina</i>	ar										x	x	x	x	x	x			
<i>Lysiloma microphylla</i>	A							x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Malvastrum bicuspidatum</i>	ar																x		x
<i>Mandevilla foliosa</i>	ar										x		x	x				x	x
<i>Matelea pilosa</i>	t								x	x		x		x	x	x	x	x	x
<i>Metastelma barbadense</i>	t																		x
<i>Mimosa aculeticarpa</i>	ar				x		x	x	x	x	x					x			
<i>Mimosa biuncifera</i>	ar	x	x	x		x	x	x			x	x	x						
<i>Mimosa monancistra</i>	ar	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x					
<i>Montanoa bipinatifidus</i>	ar												x			x			x
<i>Montanoa tomentosa</i>	ar								x						x				x
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	A	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Nyssolia hirsuta</i>	t								x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Opuntia cantabrigiensis</i>	ar	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x								
<i>Opuntia hyptiacantha</i>	A	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x								
<i>Opuntia pubescens</i>	ar																		
<i>Opuntia robusta</i>	A	x	x		x		x	x	x	x					x				
<i>Opuntia streptacantha</i>	A	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Opuntia tomentosa</i>	A				x				x	x	x	x	x	x					
<i>Pavonia candida</i>	ar																		x
<i>Peniocereus serpentinus</i>	t																x	x	x
<i>Pisionella arborescens</i>	ar																		x
<i>Prosopis leavigata</i>	A				x						x				x				
<i>Ptelea trifoliata</i>	A															x			x
<i>Randia thurberi</i>	A									x	x	x			x	x	x	x	x

<i>Rivina humilis</i>	ar																X				X
<i>Salvia keerly</i>	ar																X		X	X	X
<i>Senecio salignus</i>	ar											X					X	X			
<i>Senna polyantha</i>	A		X	X		X	X	X		X	X				X	X	X	X	X	X	X
<i>Sida haenkeana</i>	ar												X				X				
<i>Stenocereus dumortieri</i>	A									X					X		X		X	X	X
<i>Stenocereus queretaroensis</i>	A														X	X	X	X	X	X	X
<i>Stillingia sanguinolenta</i>	ar														X			X	X		X
<i>Tecoma stans</i>	A										X						X	X			X
<i>Thevetia thevetiodes</i>	A																				X
<i>Verbesina serrata</i>	ar							X	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Yucca fillifera</i>	A															X					
<i>Zaluzania augusta</i>	ar	X	X	X		X	X	X		X	X	X		X	X	X					
<i>Zanthoxylum fagara</i>	A										X	X				X	X	X	X	X	X
<i>Zapoteca formosa</i>	ar									X	X			X	X	X	X	X	X	X	X

**Apéndice 2.** Valor de importancia relativa (V.I.R.) de especies vegetales registradas en 18 sitios sucesionales del bosque tropical caducifolio del Bajío Queretano.

ESPECIES	10 años	12 años	14 años	20 años	21 años	23 años	40 años	42 años	43 años	60 años	62 años	65 años	68 años	73 años	76 años	Maduro 1	Maduro 2	Maduro 3
<i>Acaciella angustissima</i>	0.341	0.000	0.000	0.000	0.000	0.353	0.341	0.000	0.337	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Acacia farnesiana</i>	0.362	0.360	0.350	0.384	0.396	0.364	0.346	0.346	0.348	0.339	0.000	0.000	0.336	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Acacia penatula</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.334	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000
<i>Acacia schaffneri</i>	0.414	0.403	0.397	0.479	0.419	0.378	0.376	0.382	0.395	0.356	0.000	0.339	0.343	0.336	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Agave aff. americana</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.342	0.341	0.000	0.336	0.336	0.342	0.349	0.340	0.000
<i>Agave sp2</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.341	0.000
<i>Albizia plurijuga</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.338	0.375	0.342	0.000	0.347	0.362	0.000	0.355
<i>Allowisadula holosericea</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000
<i>Aloysia gratissima</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Amelanchier denticulata</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Anisacanthus quadrifidus</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.340	0.344	0.357	0.385	0.342	0.336	0.382	0.356	0.356	0.398	0.400	0.381
<i>Aralia humilis</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.335	0.000	0.000
<i>Ayenia limitaris</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.353	0.000	0.357	0.348	0.370	0.370	0.351	0.357
<i>Bernardia mexicana</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.336	0.338	0.000	0.342	0.338	0.000	0.000	0.335	0.336	0.334	0.339	0.340	0.335
<i>Bouvardia multiflora</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.339	0.337	0.000	0.377	0.338	0.337	0.349	0.343	0.343	0.340	0.342
<i>Brogniartia glabrata</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.338	0.000	0.342	0.346	0.344
<i>Bromelia juncea</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.336	0.000
<i>Bursera fagaroides</i>	0.361	0.370	0.382	0.385	0.384	0.392	0.400	0.408	0.405	0.377	0.481	0.396	0.365	0.343	0.346	0.345	0.355	0.384
<i>Bursera galeottiana</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.370	0.340	0.353	0.340	0.340	0.337	0.000	0.353
<i>Bursera palmeri</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.345	0.347	0.347	0.342	0.342	0.347	0.342	0.344	0.358	0.335	0.339	0.341	0.348	0.340
<i>Calliandra eryophylla</i>	0.000	0.383	0.387	0.000	0.366	0.359	0.000	0.366	0.356	0.000	0.355	0.343	0.000	0.000	0.339	0.000	0.000	0.000
<i>Camechrista</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.334	0.334
<i>Capsicum annum</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Cedrela dugesii</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.344	0.000	0.355	0.363	0.364
<i>Ceiba aesculifolia</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.339	0.339	0.371	0.341

<i>Celtis caudata</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.336	0.000	0.000	0.344	0.348	0.402	0.340	0.339	0.335	0.335	0.341	0.339
<i>Celtis pallida</i>	0.385	0.365	0.352	0.335	0.348	0.355	0.344	0.350	0.366	0.346	0.341	0.000	0.344	0.334	0.338	0.000	0.000	0.000
<i>Cestrum tomentosum</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.336	0.000	0.337	0.000	0.338
<i>Cissus cisioides</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.341	0.000	0.000	0.339	0.339	0.335	0.334	0.000	0.336	0.335	0.337	0.335	0.336	0.335
<i>Cithaerexylum lycioides</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.340	0.341	0.340	0.343	0.339	0.344	0.000	0.390	0.339	0.334	0.338	0.334	0.334	0.335
<i>Colubrina greggii</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.338	0.000	0.000	0.336	0.397	0.339	0.341	0.343
<i>Condalia mexicana</i>	0.000	0.351	0.000	0.000	0.349	0.359	0.355	0.345	0.346	0.337	0.000	0.000	0.342	0.337	0.000	0.336	0.337	0.335
<i>Condalia velutina</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.339	0.334	0.337	0.337	0.337	0.336	0.335	0.000	0.000
<i>Croton ciliato-glandulifer</i>	0.000	0.353	0.351	0.000	0.000	0.000	0.361	0.361	0.349	0.346	0.379	0.402	0.354	0.356	0.336	0.000	0.000	0.000
<i>Croton morifolius</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.341	0.335	0.345	0.343	0.347
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	0.353	0.340	0.353	0.342	0.346	0.348	0.346	0.342	0.343	0.336	0.334	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Cylindropuntia imb/pub</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.348	0.334	0.335	0.338	0.336	0.335	0.000	0.000
<i>Dalea bicolor</i>	0.000	0.000	0.348	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.343	0.353	0.000	0.000	0.000
<i>Dodonaea viscosa</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Dioscorea colvolvulacea</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.334	0.336	0.335	0.338
<i>Diphysa suberosa</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.000	0.000
<i>Erythrina coralloides</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.339	0.341	0.351	0.338	0.334	0.342	0.357	0.373	0.357
<i>Euphorbia sp.</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000
<i>Euphorbia tanquahuete</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.337	0.000
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	0.388	0.361	0.352	0.338	0.346	0.377	0.414	0.387	0.360	0.369	0.358	0.336	0.342	0.000	0.000	0.336	0.336	0.335
<i>Forestiera phylleroides</i>	0.000	0.369	0.000	0.000	0.376	0.395	0.370	0.361	0.369	0.363	0.000	0.000	0.356	0.000	0.342	0.337	0.337	0.337
<i>Fraxinus rufescens</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.337	0.000	0.000
<i>Galactia brachystachys</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.338	0.334	0.335	0.000	0.334	0.335	0.338	0.338
<i>Gaudichaudia cynancoides</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.338	0.336	0.341	0.339	0.338	0.338	0.335	0.339	0.337
<i>Ipomoea murucoides</i>	0.344	0.357	0.336	0.337	0.344	0.347	0.389	0.362	0.352	0.378	0.345	0.351	0.365	0.335	0.335	0.342	0.340	0.341
<i>Iresine casiniformis</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.338	0.334	0.335	0.000	0.335	0.340	0.337	0.341	0.342
<i>Iresine schaffneri</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.339	0.336	0.336	0.000	0.000	0.000	0.335	0.356	0.362	0.350	0.344	0.345
<i>Jatropha dioica</i>	0.382	0.379	0.378	0.374	0.359	0.000	0.344	0.352	0.348	0.339	0.399	0.351	0.338	0.338	0.334	0.000	0.000	0.000
<i>Justicia caudata</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.334	0.000	0.334

<i>Karwinskia humboldtiana</i>	0.373	0.373	0.354	0.367	0.362	0.361	0.368	0.369	0.361	0.387	0.386	0.356	0.354	0.345	0.349	0.335	0.336	0.335
<i>Lantana camara</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.337	0.334	0.335	0.335	0.336	0.339	0.337	0.343
<i>Lantana velutina</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.353	0.334	0.334	0.334	0.336	0.336	0.000	0.000
<i>Lysiloma microphylla</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.339	0.355	0.353	0.408	0.336	0.477	0.439	0.599	0.546	0.574	0.480	0.437
<i>Malvastrum bicuspidatum</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.336	0.000	0.337
<i>Mandevilla foliosa</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.336	0.000	0.334	0.334	0.000	0.000	0.335	0.336
<i>Matelea pilosa</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.336	0.337	0.000	0.334	0.000	0.336	0.336	0.335	0.336	0.335	0.337
<i>Metastelma barbadense</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.000
<i>Mimosa aculeticarpa</i>	0.000	0.000	0.392	0.000	0.416	0.366	0.350	0.357	0.356	0.342	0.334	0.000	0.000	0.335	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mimosa buincifera</i>	0.340	0.346	0.419	0.000	0.336	0.346	0.349	0.000	0.000	0.338	0.336	0.337	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mimosa monancistra</i>	0.385	0.385	0.402	0.560	0.410	0.376	0.354	0.362	0.360	0.359	0.334	0.341	0.338	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Montanoa bipinatifidus</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.338	0.000	0.341	0.000	0.000	0.000	0.335
<i>Montanoa tomentosa</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.343	0.000	0.000	0.339	0.000	0.000	0.341	0.000	0.000	0.000	0.000	0.343
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	0.370	0.397	0.375	0.344	0.362	0.367	0.377	0.387	0.384	0.377	0.334	0.336	0.370	0.336	0.334	0.341	0.350	0.341
<i>Nyssolia hirsuta</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.342	0.339	0.335	0.335	0.345	0.336	0.343	0.337	0.336	0.340	0.339
<i>Opuntia cantabrigiensis</i>	0.353	0.357	0.342	0.354	0.340	0.344	0.336	0.338	0.342	0.337	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Opuntia hyptiacantha</i>	0.378	0.352	0.348	0.341	0.343	0.353	0.340	0.336	0.337	0.341	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Opuntia pubescens</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Opuntia robusta</i>	0.356	0.339	0.000	0.337	0.000	0.345	0.337	0.335	0.336	0.338	0.000	0.000	0.339	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Opuntia streptacantha</i>	0.402	0.361	0.355	0.360	0.346	0.369	0.375	0.369	0.361	0.349	0.335	0.337	0.355	0.335	0.335	0.335	0.340	0.338
<i>Opuntia tomentosa</i>	0.000	0.000	0.000	0.342	0.000	0.000	0.000	0.336	0.347	0.339	0.346	0.340	0.342	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pavonia candida</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000
<i>Peniocereus serpentinus</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.339	0.339	0.336	0.345
<i>Pisionella arborescens</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.335
<i>Prosopis leavigata</i>	0.000	0.000	0.337	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.337	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Ptelea trifoliata</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.337	0.000	0.335	0.000	0.000
<i>Randia erenberghi</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.338	0.336	0.336	0.000	0.339	0.334	0.337	0.342	0.337	0.335
<i>Rivina humilis</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.000	0.338
<i>Salvia keerly</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.000	0.337	0.338	0.339

<i>Senecio salignus</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.000	0.000	0.337	0.340	0.000	0.000	0.000
<i>Senna polyantha</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.339	0.348	0.351	0.351	0.352	0.343	0.343	0.000	0.411	0.379	0.389	0.357	0.419	0.406
<i>Sida hankeana</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.336	0.000	0.349	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Stenocereus dumortieri</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.341	0.000	0.000	0.340	0.000	0.338	0.338	0.337	0.347
<i>Stenocereus queretaroensis</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.340	0.337	0.338	0.340	0.338	0.349
<i>Stillingia sanguinolenta</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.335	0.000	0.000	0.336	0.336	0.335
<i>Tecoma stans</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.334	0.000	0.000	0.000	0.336	0.335	0.000	0.337
<i>Thevetia thevetiodes</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.347
<i>Verbesina serrata</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.342	0.342	0.368	0.366	0.345	0.409	0.348	0.345	0.348	0.347
<i>Yucca fillifera</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.341	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Zaluzania augusta</i>	0.379	0.367	0.356	0.355	0.351	0.370	0.355	0.357	0.358	0.357	0.336	0.343	0.336	0.334	0.334	0.000	0.000	0.000
<i>Zanthoxylum fagara</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.336	0.335	0.000	0.000	0.337	0.334	0.335	0.334	0.341
<i>Zapoteca formosa</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.341	0.336	0.000	0.338	0.342	0.361	0.338	0.337	0.336

**Apéndice 3.** Registro de especies y familias por estadio y categoría sucesional en 18 comunidades secundarias del bosque tropical caducifolio del Bajío Queretano.

ESPECIES	ESTADIO CATEGORÍAS FAMILIA	TEMPRANO		INTERMEDIO		MADURO	AVANZADO
		10 años	20 años	40 años	60 años	> 60 años	bosque maduro
<i>Acaciella angustissima</i>	Fabaceae	x	x	x			
<i>Acacia farnesiana</i>	Fabaceae	x	x	x	x	x	
<i>Acacia penatula</i>	Fabaceae				x	x	
<i>Acacia schaffneri</i>	Fabaceae	x	x	x	x	x	
<i>Agave aff. americana</i>	Agavaceae				x	x	x
<i>Agave sp2</i>	Agavaceae						x
<i>Albizia occidentalis</i>	Fabaceae				x	x	x
<i>Allowisadula holosericea</i>	Malvaceae					x	
<i>Aloysia gratissima</i>	Verbenaceae				x		
<i>Amelanchier denticulata</i>	Rosaceae				x	x	
<i>Anisacanthus quadrifidus</i>	Acanthaceae			x	x	x	x
<i>Aralia humilis</i>	Araliaceae					x	x
<i>Ayenia limitaris</i>	Sterculaceae				x	x	x
<i>Bernardia mexicana</i>	Euphorbiaceae		x	x	x	x	x
<i>Bouvardia multiflora</i>	Rubiaceae			x	x	x	x
<i>Brogniartia glabrata</i>	Fabaceae					x	x
<i>Bromelia juncea</i>	Bromeliaceae						x
<i>Bursera fagaroides</i>	Burseraceae	x	x	x	x	x	x
<i>Bursera galeottiana</i>	Burseraceae				x	x	x
<i>Bursera palmeri</i>	Burseraceae		x	x	x	x	x
<i>Calliandra eryophylla</i>	Fabaceae	x	x	x	x	x	
<i>Chamaecrista rufa</i>	Fabaceae					x	x
<i>Capsicum annum</i>	Solanaceae				x		

<i>Cedrela dugesii</i>	Meliaceae						X	X
<i>Ceiba aesculifolia</i>	Bombacaceae						X	X
<i>Celtis caudata</i>	Ulmaceae			X	X		X	X
<i>Celtis pallida</i>	Ulmaceae	X	X	X	X		X	
<i>Cestrum tomentosum</i>	Solanaceae						X	X
<i>Cissus cisioides</i>	Vitaceae		X	X	X		X	X
<i>Cithaerexylum lycioides</i>	Verbenaceae		X	X	X		X	X
<i>Colubrina greggii</i>	Rhamnaceae					X	X	X
<i>Condalia mexicana</i>	Rhamnaceae	X	X	X	X		X	X
<i>Condalia velutina</i>	Rhamnaceae					X	X	X
<i>Croton ciliato-glandulifer</i>	Euphorbiaceae	X		X	X		X	
<i>Croton morifolius</i>	Euphorbiaceae						X	X
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	Cactaceae	X	X	X	X			
<i>Cylindropuntia imb/pub</i>	Cactaceae					X	X	X
<i>Dalea bicolor</i>	Fabaceae	X					X	
<i>Dioscorea colvolvulacea</i>	Dioscoreaceae					X		
<i>Diphysa suberosa</i>	Fabaceae						X	X
<i>Dodonaea viscosa</i>	Sapindaceae							X
<i>Erythrina coralloides</i>	Fabaceae					X	X	X
<i>Euphorbia sp.</i>	Euphorbiaceae						X	
<i>Euphorbia tanquahuete</i>	Euphorbiaceae							X
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Fabaceae	X	X	X	X		X	X
<i>Forestiera phillyreoides</i>	Oleaceae	X	X	X	X		X	X
<i>Fraxinus rufescens</i>	Oleaceae							X
<i>Galactia brachystachys</i>	Fabaceae					X	X	X
<i>Gaudichaudia cynancoides</i>	Malpigiaceae					X	X	X
<i>Ipomoea murucoides</i>	Convolvulaceae	X	X	X	X		X	X
<i>Iresine casiniformis</i>	Amaranthaceae					X	X	X
<i>Iresine schaffneri</i>	Amaranthaceae			X			X	X



<i>Jatropha dioica</i>	Euphorbiaceae	x	x	x	x	x	
<i>Justicia caudata</i>	Acanthaceae					x	x
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	Rhamnaceae	x	x	x	x	x	x
<i>Lantana camara</i>	Verbenaceae				x	x	x
<i>Lantana velutina</i>	Verbenaceae				x	x	x
<i>Lysiloma microphylla</i>	Fabaceae			x	x	x	x
<i>Malvastrum bicuspidatum</i>	Malvaceae						x
<i>Mandevilla foliosa</i>	Apocynaceae				x	x	x
<i>Matelea pilosa</i>	Asclepidaceae			x	x	x	x
<i>Metastelma barbadense</i>	Apocynaceae						x
<i>Mimosa aculeticarpa</i>	Fabaceae	x	x	x	x	x	
<i>Mimosa biuncifera</i>	Fabaceae	x		x	x		
<i>Mimosa monancistra</i>	Fabaceae	x	x	x	x	x	
<i>Montanoa bipinatifidus</i>	Asteraceae				x	x	x
<i>Montanoa tomentosa</i>	Asteraceae			x	x	x	x
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	Cactaceae	x	x	x	x	x	x
<i>Nyssolia hirsuta</i>	Fabaceae			x	x	x	x
<i>Opuntia cantabrigiensis</i>	Cactaceae	x	x	x	x		
<i>Opuntia hyptiacantha</i>	Cactaceae	x	x	x	x		
<i>Opuntia pubescens</i>	Cactaceae				x		
<i>Opuntia robusta</i>	Cactaceae	x	x	x	x	x	
<i>Opuntia streptacantha</i>	Cactaceae	x	x	x	x	x	x
<i>Opuntia tomentosa</i>	Cactaceae		x	x	x	x	
<i>Pavonia candida</i>	Malvaceae						x
<i>Peniocereus serpentinus</i>	Cactaceae					x	x
<i>Pisionella arborescens</i>	Nyctaginaceae						x
<i>Prosopis leavigata</i>	Fabaceae	x			x	x	
<i>Ptelea trifoliata</i>	Rutaceae					x	x
<i>Randia thurberi</i>	Rubiaceae			x	x	x	x

<i>Rivina humilis</i>	Phytolaccaceae								X
<i>Salvia keerly</i>	Lamiaceae							X	X
<i>Senecio salignus</i>	Asteraceae				X		X		
<i>Senna polyantha</i>	Fabaceae	X		X	X		X		X
<i>Sida haenkeana</i>	Asteraceae				X		X		
<i>Stenocereus dumortieri</i>	Cactaceae				X		X		X
<i>Stenocereus queretaroensis</i>	Cactaceae						X		X
<i>Stillingia sanguinolenta</i>	Euphorbiaceae						X		X
<i>Tecoma stans</i>	Bignoniaceae				X		X		X
<i>Thevetia thevetiodes</i>	Apocynaceae								X
<i>Verbesina serrata</i>	Asteraceae			X	X		X		X
<i>Yucca fillifera</i>	Agavaceae						X		
<i>Zaluzania augusta</i>	Asteraceae	X	X	X	X		X		
<i>Zanthoxylum fagara</i>	Rutaceae				X		X		X
<i>Zapoteca formosa</i>	Fabaceae				X		X		X

# CAPÍTULO 4

## CAMBIOS FUNCIONALES EN LA DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES DEL BOSQUE TROPICAL SECO SUCESIONAL POST-MANEJO

## **Cambios funcionales en la diversidad y composición de especies del bosque tropical seco sucesional post-manejo**

### **RESUMEN**

Se evaluaron los cambios en la composición funcional (CF), diversidad funcional (DF) y diversidad de especies (DE) y se compararon con ‘especies funcionales’, durante la sucesión secundaria post-cultivo en el bosque tropical caducifolio estacionalmente seco del Bajío Queretano en el centro de México. El estudio se llevó a cabo en 18 sitios como parte de un modelo de cronosecuencia (parcelas de 10 a > 60 años de abandono, incluyendo el ‘bosque maduro’). Los parámetros se evaluaron en 102 especies con base en 11 rasgos funcionales asociados con la productividad, regeneración y dispersión. Por medio de la media ponderada de la comunidad, los rasgos funcionales se escalaron desde el nivel de especie al nivel de comunidad. Se puso a prueba si: *i*) existe una relación general positiva entre la riqueza de especies y la diversidad funcional y *ii*) la diversidad funcional cambia con el desarrollo sucesional. Se hipotetizó que los cambios en la composición son determinados por la disponibilidad de agua en las comunidades, lo que conduce a cambios funcionales desde una estrategia conservativa a una adquisitiva. Los resultados indican una relación positiva global entre la riqueza de especies y la diversidad funcional en la mayoría de rasgos, utilizando el área basal y la edad de abandono como descriptores de los cambios sucesionales en la diversidad funcional, lo que sugiere poca redundancia funcional. Por lo tanto, se encontró respaldo para dilucidar una trayectoria general en la composición funcional: durante la sucesión temprana del bosque, ésta estuvo dominada por rasgos conservativos (tolerancia a la sequía) y adquisitivos (evitar la sequía) en fases tardías, como se predijo. Los patrones funcionales en la composición y diversidad están estrechamente relacionados con filtros ambientales que influyen en la sucesión del bosque tropical seco.

**Palabras clave:** bosque tropical seco, diversidad funcional, diversidad de especies, rasgos adquisitivos, rasgos conservativos, sucesión secundaria.

### **Functional changes in diversity and species composition along tropical dry forest succession post-management**

#### **ABSTRACT**

Changes in functional composition (FC), functional diversity (FD), and species diversity (SD) versus ‘functional species’ during secondary succession after shifting cultivation in a tropical dry deciduous forest from El Bajío Queretano in central Mexico, were evaluated. Study was carried out in 18 dry secondary forest plots integrated in a chronosequence model (stands from 10 to > 60 years after abandonment, including ‘mature’ forest). All parameters were measured in 102 species and their calculus were based in 11 functional traits, associated with primary production, regeneration and dispersión. Functional traits were scaled up from species level to community level through the community weighted mean. It was tested: *i*) whether there is an overall positive relationship between richness and functional diversity and *ii*) whether functional diversity changes with successional development. It was hypothesized that compositional changes are determined by increasing water availability into communities, leading to functional changes from conservative to acquisitive strategies. Results indicate an overall positive relationship between species richness and functional diversity for the most of traits, using basal area as descriptor of successional changes in functional diversity, suggesting there is little functional redundancy. In addition, it was found support for elucidating a general trajectory in functional composition: during early forest succession it was dominated by conservative traits (drought tolerance) and acquisitive traits (drought avoidance) in later phases, as predicted. Functional patterns in composition and diversity are closely related to environmental filters influencing tropical dry forest succession.

**Key words:** acquisitive traits, conservative traits, functional diversity, secondary succession, species diversity, tropical dry deciduous forest,

## INTRODUCCIÓN

Durante el proceso de sucesión secundaria se determina la presencia y persistencia de especies y grupos ecológicos de especies (Mittelbach y Schemske, 2015). Esta dinámica implica el desarrollo de distintas fases sucesionales que involucran el reemplazo o la coexistencia de especies (Walker y Wardle, 2014). Cada fase refleja las estrategias ecológicas de las especies, expresadas en forma de rasgos o atributos funcionales (Ackerly y Cornwell, 2007), los cuales representan la respuesta a los cambios ambientales (Grime, 2006) y el efecto que tienen las especies en procesos ecosistémicos (Lavorel *et al.*, 2010). Un rasgo funcional se define como cualquier atributo que tiene influencia significativa en el establecimiento, sobrevivencia o adecuación en aquellas características relacionadas con la capacidad de adquirir, utilizar y conservar los recursos (Reich *et al.*, 2003). Al rango, valor, tipo, distribución y abundancia relativa de rasgos funcionales en un ensamble, comunidad o ecosistema, se le ha definido como diversidad funcional (DF) (Tilman, 2001). Este parámetro es un componente clave en el funcionamiento del ecosistema (Díaz *et al.* 2007) y de los procesos ecosistémicos (*e.g.* productividad, descomposición, ciclaje de nutrientes) (Díaz y Cabido, 2001, Lavorel y Garnierr, 2002; Westoby y Wright, 2006; Finegan *et al.*, 2015).

Paralelamente a los cambios estructurales (*e.g.* densidad, área basal, biomasa, cobertura) que acontecen en la sucesión, y especialmente en la composición, riqueza y diversidad de especies (DE), co-ocurren cambios en la diversidad funcional y el funcionamiento del ecosistema (Lohbeck *et al.*, 2012); sin embargo, la relación entre diversidad de especies y diversidad funcional es variable. Así por ejemplo, dos comunidades con igual diversidad de especies pueden tener diferente diversidad funcional (Violle *et al.*, 2007), es decir, poseen distintos atributos funcionales. Durante la sucesión secundaria la acumulación de especies es un fenómeno regular que incrementa la riqueza y, consecuentemente, produce cambios en la diversidad de especies (*e.g.* Kalacska *et al.*, 2004; Romero-Duque *et al.*, 2007; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Almazán-Nuñez *et al.*, 2012), pero se ignora cómo cambia la diversidad funcional a lo largo del proceso. Tal comportamiento produce una relación entre DE y DF, la cual puede ser: *a*) covariable (relación lineal entre ambas), aunque es infrecuente en la naturaleza (Díaz y Cabido, 2001) y *b*) logarítmica, que representa la

redundancia funcional de las nuevas especies y sus rasgos al incorporarse a las comunidades sucesionales; es más frecuente que la covariación (Hooper *et al.*, 2005). Mediante la distribución de los valores de un rasgo funcional en la comunidad se describe cuantitativamente la diversidad funcional (Lavorel *et al.*, 2008), ya sea basada en incidencia de especies (presencia/ausencia o binario), la cual asume igualdad en la contribución funcional (*e.g.* especies raras o abundantes son equivalentes), o con base en la abundancia de las especies, que prioriza las especies dominantes bajo la hipótesis de que éstas tienen un mayor efecto en el funcionamiento del ecosistema que las especies raras (Schmid *et al.*, 2002). La descripción de cómo ocurren los cambios de DF durante la sucesión es fundamental para inferir mecanismos de ensamblaje de comunidades, y particularmente su aplicación en ecosistemas con perturbación antrópica (Bashkar *et al.*, 2014). Por lo tanto, estos aspectos son relevantes en el caso de las comunidades secundarias del bosque tropical caducifolio (BTC) derivadas de campos agrícolas abandonados, dada su implicación en procesos de manejo del ecosistema (Lohbeck *et al.*, 2012; Bashkar *et al.*, 2014).

La variación de uno o múltiples rasgos funcionales (estrategias ecológicas) expresados en respuesta a un gradiente ambiental durante la sucesión secundaria, representa una o varias dimensiones ecológicas (DEc, *sensu* Westoby, *et al.*, 2002), las cuales describen la composición y el comportamiento funcional de las especies en la comunidad (Westoby y Wright, 2006). Algunos autores han señalado que el diseño funcional de las especies en las comunidades secundarias del BTC está determinado por un gradiente ambiental de disponibilidad hídrica (*e. g.* Lebrija-Trejos *et al.*, 2010, 2011). Según este gradiente, el cambio sucesional transita desde ambientes secos y cálidos, a otros más húmedos y frescos (Lohbeck *et al.*, 2013). Esta dinámica define un gradiente continuo de estrategias ecológicas, desde adquisitivas (*i.e.* asignación de recursos que redundan altas tasas de crecimiento y fijación de carbono y períodos cortos de vida) en fases tempranas hasta conservativas (*i.e.* bajas tasas de crecimiento y asignación de carbono y ciclos de vida largos) en etapas tardías (Díaz *et al.*, 2004). De acuerdo con Raavel *et al.* (2012), todo el espectro de estrategias ecológicas presentes durante la sucesión queda incluido en dos grandes dimensiones ecológicas: 1) ‘economía de los recursos’, asociada con rasgos funcionales involucrados en el uso del agua, luz y nutrientes y 2) ‘estrategias de dispersión-

regeneración', ligada con atributos funcionales vinculados con la capacidad de dispersión y colonización de las especies (*e.g.* masa/peso y abundancia de las semillas, tipos de dispersión). Las dos dimensiones engloban, por lo tanto, las múltiples trayectorias que adoptan los rasgos funcionales y que son determinantes de la composición funcional de las especies en la comunidad (Wright *et al.*, 2004; Reich *et al.*, 2014). Este principio es de gran utilidad si se compara, por ejemplo, entre comunidades sucesionales de una cronosecuencia con diferente tiempo de desarrollo. Teóricamente la trayectoria refleja la dimensión ecológica de un rasgo funcional determinado, es decir, los valores de ese rasgo como respuesta de una comunidad secundaria a un gradiente o variación ambiental (Lavorel y Garnier, 2002), y su efecto en el ecosistema está implícito en la composición funcional (Suding y Goldstein, 2008).

Aunque los estudios basados en rasgos funcionales han aportado nuevas perspectivas en los modelos sucesionales, rara vez se aplican en sistemas tropicales (secos y/o húmedos) perturbados antrópicamente (*e.g.* Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Lohbeck *et al.*, 2012, 2013; Ding *et al.*, 2012). Esta consideración es trascendental en la dinámica y ensamblaje de comunidades, ya que existen patrones sucesionales que no son explicados por los propios modelos, sino por el efecto del disturbio humano, como se ha encontrado en sistemas de bosque tropical seco (Williams-Linera y Lorea, 2009).

En este trabajo se utiliza como modelo de estudio a una cronosecuencia de comunidades secundarias post-manejo antrópico con edades de abandono de entre 10 y > 60 años (incluyendo el bosque maduro), derivadas del bosque tropical caducifolio en el Bajío Queretano; y mediante un enfoque basado en rasgos funcionales de las especies, se abordan las siguientes preguntas: 1) ¿Cómo es el patrón de variación entre diversidad funcional, 'especies funcionales' y diversidad de especies en las comunidades durante la sucesión? 2) ¿la composición funcional de especies sigue una tendencia conservativa-adquisitiva en la cronosecuencia? y 3) ¿Cómo son las trayectorias durante la sucesión en términos de filtros ambientales, basados en medidas de posición y dispersión de rasgos funcionales, ponderadas y no ponderadas?

Si bien existe evidencia que el patrón 'conservativo-adquisitivo' de cambios funcionales y el incremento de la diversidad en las cronosecuencias se mantienen en la sucesión del BTC,

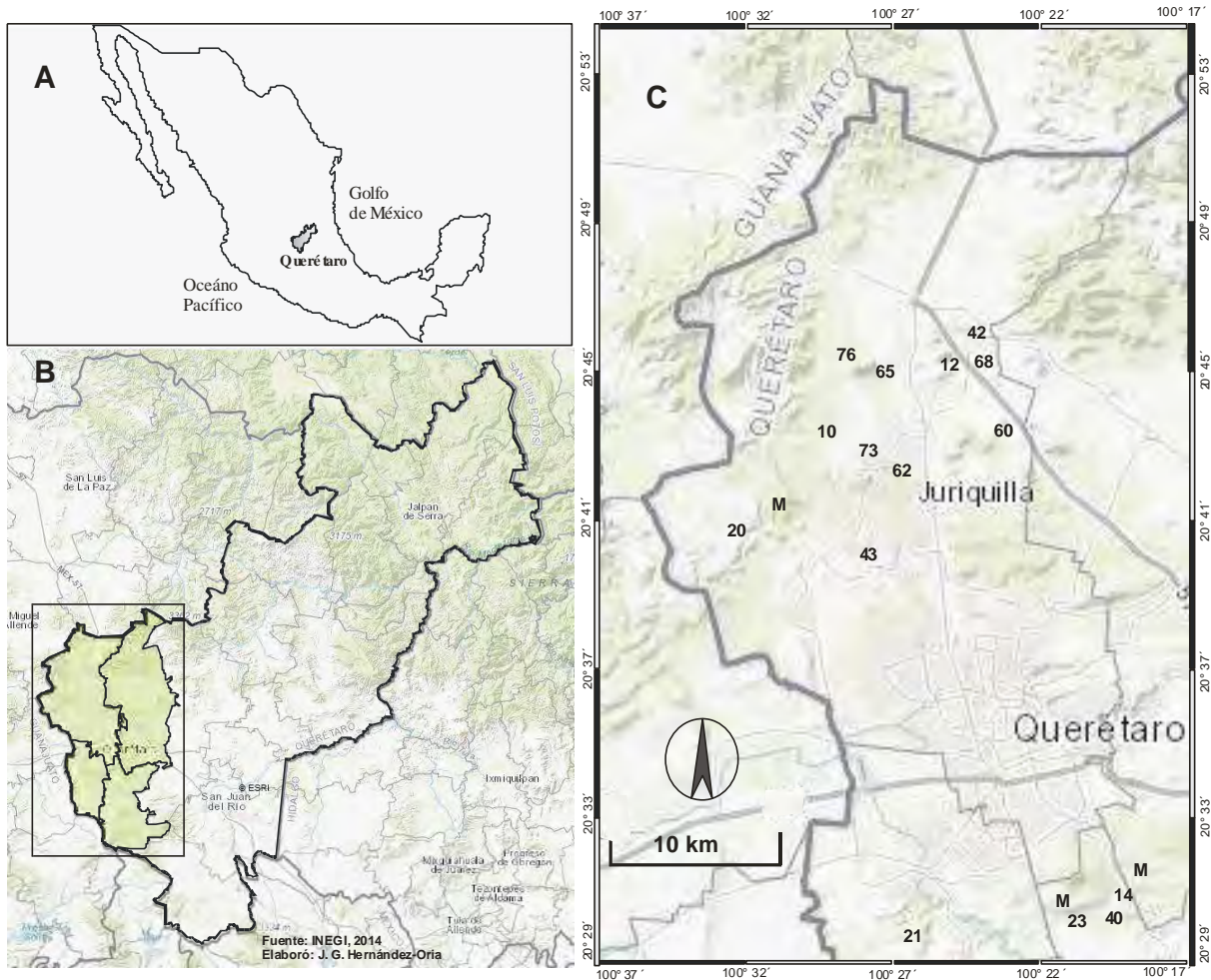
el disturbio se ha integrado muy poco en los análisis. Por ello, se hipotetiza que: *a)* entre la diversidad funcional, diversidad de especies y ‘especies funcionales’ no hay covariación, *b)* los cambios en la composición funcional de las comunidades durante la sucesión están determinados por la disponibilidad hídrica, la cual induce cambios de estrategias funcionales, de conservativas a adquisitivas y *c)* los filtros ambientales inciden diferencialmente en los patrones funcionales de las comunidades sucesionales. El objetivo es comparar los cambios en la diversidad y composición funcional de las especies en la cronosecuencia; para entonces poder entender los patrones de respuesta a gradientes ambientales y su efecto en la composición y dominancia funcional influenciada por el ambiente, e inferir patrones en la dinámica y ensamblaje de comunidades desde una perspectiva funcional.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### ***Área de estudio***

El estudio se realizó en el segmento montañoso de la región conocida como ‘El Bajío queretano’ en el suroeste del estado de Querétaro, entre los 20° 29′, 20° 50′ Norte y 100° 17′, 100° 37′ Oeste, en los municipios de Querétaro, El Marqués, Corregidora y Huimilpan (Figura 1). La zona es confluencia entre las provincias fisiográficas Altiplano Mexicano y Eje Neovolcánico. El clima prevaleciente es semiárido-templado (BS1k) (García, 1988), con una temperatura media anual de 19°C y precipitación anual de 540 mm, altamente estacional, definido por un período de lluvias (junio-septiembre) y una larga estación seca (8 meses) (INEGI, 1997a, 1997b, 2002b, 2002b). La vegetación corresponde a fragmentos de bosque tropical caducifolio en diferentes estadios sucesionales, establecidos en altitudes superiores a 2000 m snm, la mayor altitud conocida para este tipo de vegetación, al igual que el clima más fresco y segundo más árido en México.





**Figura 1.** Ubicación del estado de Querétaro (A), la región del Bajío Queretano (B), 15 sitios de muestreo indicados por un número (edad de abandono) y tres sitios de bosque maduro (M), distribuidos en comunidades secundarias de bosque tropical caducifolio.

### *Selección de sitios*

Se utilizó una cronosecuencia de comunidades secundarias en regeneración, derivadas de predios agrícolas. Estas se representaron por cuatro estadios y seis categorías sucesionales con edades en años de abandono: T-temprano (10-20 años), I-intermedio (40-60 años), A-avanzado (>60 años) y M-maduro (bosque ‘maduro’ de referencia). Este esquema maximiza la edad de abandono de la cronosecuencia, lo cual cubre el rango etario en el que acontecen los cambios en la dinámica sucesional del BTC. Cada categoría sucesional tuvo tres réplicas de 0.1ha, ubicadas en sitios donde la variación física fuera mínima.

### ***Muestreo y selección de especies***

En un estudio previo se determinó la dominancia relativa de las especies leñosas que contribuyen con al menos 80-90% del área basal total en las comunidades muestreadas, basada en individuos con diámetro 1 cm a la altura del pecho (dap) y < 1 cm para individuos leñosos arbustivos de porte bajo. Siguiendo este criterio se colectaron datos de rasgos funcionales en todos los estadios y categorías sucesionales. Para incluir otras especies de menor contribución en términos de % de área basal, se elaboró una matriz de presencia/ausencia y se muestrearon las más comunes a la mayoría de los sitios. En total se capturaron rasgos funcionales de 102 especies que ocurren en la cronosecuencia, excluyendo las Cactaceae y Agavaceae.

### ***Selección de rasgos funcionales***

Se eligieron rasgos funcionales que capturan propiedades del ecosistema durante la sucesión secundaria (Garnier *et al.*, 2004), relevantes en su respuesta al gradiente hídrico y lumínico, la dispersión-regeneración y las estrategias ecológicas (Westoby *et al.*, 2002). El estudio evaluó ocho rasgos funcionales cuantitativos: área foliar específica (AFE), contenido de materia seca foliar (CMSF), masa foliar seca específica (MFSE), área foliar (AF), densidad foliar (DF), longitud del peciolo (LP), contenido de agua foliar (CAF) y grosor de hoja (GH); así como tres rasgos funcionales cualitativos: síndrome de dispersión (SD; 1 = biótica, 0 = abiótica), caducifoliedad (CA; 1 = perenne, 0 = caducifolia) y complejidad de la hoja (CO; 1 = compuesta, 0 = simple). La Tabla 1 indica la forma de medición de los rasgos y resume el papel funcional de los rasgos seleccionados. Las cactáceas y agaváceas fueron excluidas para evaluación de rasgos foliares, pero su contribución a los rasgos SD y CA sí fueron considerados en el análisis.

### ***Medición de rasgos funcionales***

Todas las mediciones se realizaron durante los veranos de 2014, 2015 y 2016, siguiendo en lo general los procedimientos estándares propuestos por Cornelissen *et al.* (2003) y Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). Los rasgos se evaluaron en 15-18 individuos por especie

presente en los 18 diferentes sitios. Las medidas de los rasgos foliares se obtuvieron *in situ*, provenientes de hojas sanas y maduras, usando un calibrador digital, fotografía digital, pesaje inmediato en fresco con báscula de precisión (0.001g), etiquetado y almacenamiento. La determinación del contenido de materia seca foliar se obtuvo por deshidratación en horno durante 24-48 horas. El área foliar se calculó con las imágenes digitales capturadas y analizadas con el software para conteo de píxeles *ImageJ* (Rasband, 2008). Los rasgos cualitativos se concentraron en una matriz binaria (1, 0) de especies por atributos.

Tabla 1. Características de los rasgos funcionales seleccionados en el estudio y su papel funcional según varios autores.

Rasgo	Papel funcional
Área foliar (cm <sup>2</sup> ): superficie de la hoja.	Intercambio gaseoso, regulación, retención hídrica y enfriamiento foliar (Ackerly y Reich, 1999).
Área foliar específica (AFE, cm <sup>2</sup> /g): superficie captadora de luz por unidad de masa seca (área/peso seco).	Capacidad fotosintética, tasa fotosintética, tasa de crecimiento relativo, estrategias del 'espectro económico de la hoja' (Wright <i>et al.</i> , 2004).
Masa foliar específica (MFE, g/cm <sup>2</sup> ): masa foliar por unidad de área.	Asimilación de carbono, propiedades hidráulicas y disponibilidad de nutrientes (Ackerly, 2004).
Contenido de materia foliar seca (CMFS, g/g): relación entre la masa seca y masa fresca.	Relación disyuntiva entre asignar nutrientes por producción rápida de biomasa (alta AFE, bajo CMFS) y retención (conservación) de nutrientes (baja AFE, alto CMFS) (Westoby y Wright, 2003).
Contenido de agua foliar (mg): masa del agua presente en la hoja en fresco	Tolerancia al déficit y estrés hídrico, capacidad higroscópica, almacenamiento hídrico (Cornelissen <i>et al.</i> , 2003).
Grosor foliar (mm): medida a mitad de la hoja, excluyendo nervadura primaria.	Resistencia al daño mecánico y por herbivoría, intercambio gaseoso, regulación térmica foliar, tasa fotosintética por superficie foliar (Díaz <i>et al.</i> , 2007).
Densidad foliar (g/cm <sup>3</sup> ): masa seca dividida por el volumen foliar (área foliar x grosor).	Densidad de tejido foliar, resistencia estructural foliar, balance y regulación hídrica (Díaz y Cabido, 2001).
Longitud de peciolo (mm): medido del tallo a la base de la hoja.	Movilidad y direccionalidad foliar con relación a la eficiencia en la captura lumínica, costos de apoyo foliar (Ninemets <i>et al.</i> , 2007).
Volumen de semillas (mm <sup>3</sup> ): largo y ancho por la profundidad de semilla seca.	Dispersión y regeneración, reservas durante el establecimiento y sobrevivencia, densidad de semillas, éxito germinativo (Foster y Janson, 1985).
Caducifoliedad: hoja caducifolia = 1, hoja perenne = 0.	Tolerancia y sobrevivencia a la sequía, evasión de sequía (Bohlman, 2010).
Complejidad foliar: hoja compuesta = 1, hoja simple = 0.	Espectro de la economía de captura de luz, enfriamiento foliar (Lebrija-Trejos <i>et al.</i> , 2010).
Dispersión: biótica = 1, abiótica = 0.	Límites en la dispersión y establecimiento, ventajas y desventajas en el establecimiento (Westoby <i>et al.</i> , 2002).

### ***Índices de diversidad funcional y descripción de la composición funcional***

Se calcularon dos formas de diversidad funcional (DF), la primera con base en las medidas simples de los rasgos funcionales de las especies presentes en los sitios, denominada diversidad funcional basada en incidencia o presencia (Petchey y Gaston, 2006). Se determinó a partir de la matriz de distancias entre especies basada en los valores de los rasgos. La DF es la longitud total de las ramas del dendrograma funcional que incluye al número total de especies. La segunda forma de DF está basada en los rasgos funcionales ponderados por el valor de importancia o el área basal de cada especie (Casanoves *et al.*, 2011). La forma incidente asume igualdad entre especies y la ponderada supone que las especies dominantes determinan los procesos ecosistémicos. La composición funcional de las especies en las comunidades se determinó evaluando cada rasgo funcional en su forma simple (presencia o incidencia) y ponderada (RFP<sub>i</sub>) con la siguiente fórmula (Lavorel *et al.*, 2008):

$$RFP_i = p_i (\text{rasgo funcional}_i)$$

Donde  $p_i$  es la contribución relativa de la especie  $i$  al área basal total de la comunidad. Cada rasgo se escaló a nivel de la comunidad con el cálculo de la media ponderada de la comunidad (MPC) por sitio y estadio sucesional, como ‘medida de posición’ (Garnier *et al.*, 2004) de acuerdo con la siguiente expresión (Garnier *et al.*, 2004; Lavorel *et al.*, 2008):

$$MPC = \sum_{i=1}^n P_i (\text{rasgo}_i)$$

Donde  $P_i$  es el área basal de la especie  $i$ . La fórmula suma todos los valores de los rasgos funcionales ponderados de cada especie  $i$  hasta el total de  $n$  especies presentes en el sitio. Este procedimiento comparó la DF basada en incidencia y DF ponderada en todas las categorías sucesionales. La riqueza acumulada de especies (basada en incidencia) se usó como medida de diversidad de especies (DE) (Casanoves *et al.*, 2008). Todos los cálculos se hicieron con el software *FDiversity* (Casanoves *et al.*, 2011). El índice MFAD (diversidad de atributos funcionales modificado) se aplicó para determinar la riqueza de ‘especies funcionales’ (unidades o tipos funcionales) en las comunidades, dado por:

$$MFAD = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N d_{ij}}{N}$$

Donde  $N$  = número de unidades funcionales resultante de la combinación de especies con valores similares en los rasgos funcionales analizados,  $d_{ij}$  = diferencia entre las especies  $i$  y  $j$ .

La variabilidad funcional al interior de las comunidades se determinó con el índice de diversidad funcional de Rao, con la siguiente expresión:

$$FD = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} p_i p_j$$

Donde la proporción de especies  $i$  dentro de una comunidad es  $p_i$  y la diferencia entre las especies  $i$  y  $j$  es  $d_{ij}$ .  $S$  = número de especies y  $d_{ij}$  varía de 0 (todas las especies tienen absolutamente el mismo valor del rasgo funcional analizado) a 1 (las especies tienen rasgos funcionales completamente diferentes).

### ***Dimensiones ecológicas (DEc), filtros ambientales y medidas de dispersión***

Expresan la variación en las estrategias ecológicas de las especies (*e.g.* colonización, competencia, tolerancia) en un continuo por efectos del ambiente (*i. e.* gradientes ambientales). Asimismo, las condiciones físicas limitantes de un sitio sobre las especies y las comunidades, indicativo de un filtrado de especies desde acervos (floras) regionales (Díaz y Cabido, 2001; Díaz *et al.*, 2007). Los filtros pueden ser: a) *físicos o de hábitat*, cuando el intervalo de variación de los rasgos es estrecho y por lo tanto hay convergencia de rasgos y b) *bióticos*, cuando el intervalo de variación se amplifica y hay divergencia de rasgos (Lavorel y Garnier, 2002) Para cuantificar las dimensiones ecológicas e inferir filtros ambientales (*sensu* Westoby *et al.*, 2002) a lo largo de la sucesión, por cada categoría sucesional y rasgo funcional (excepto binarios) se calculó: *i*) un promedio por cada rasgo funcional y por especie como medida de posición (la media, si los datos son normales, o la mediana si no lo son), *ii*) el coeficiente de variación (CV), estimado como desviación

estándar  $\times 100/\text{promedio}$ , *iii*) el intervalo o rango, expresado como la diferencia entre el valor máximo y el mínimo y *iv*) la curtosis, como el 4° momento estandarizado de la distribución de frecuencias de los valores medios de un rango funcional. Este valor determina el grado de concentración de valores en la región central de la distribución; valores  $< 3$  indican una distribución platicúrtica (amplia, de forma aplanada) y valores  $> 3$  indican una distribución leptocúrtica (concentración de valores en una misma región de la distribución, de forma apuntada) (Gotelli y Ellison, 2012). Con estos datos se determinaron los patrones sucesionales o trayectorias de la cronosecuencia según las medidas de dispersión., las cuales se aleatorizaron mediante Ecosim-R 1.00 (Gotelli Ellison, 2013) para determinar significancia en su desviación de los patrones observados. Se esperaba que la variación de los rasgos fuera menor que lo esperado por azar en filtros de hábitat y mayor que lo esperado por azar en filtros bióticos (Kraft *et al.*, 2008; Jung *et al.*, 2010).

### ***Análisis estadístico***

Para los rasgos funcionales con valores continuos, la media ponderada de la comunidad se relacionó con las categorías de edad sucesional, área basal y riqueza de especies por sitio a través de análisis de regresión lineal y/o modelos ajustados de regresión polinomial de 2°, 3°, 4°, 5° y 6°, observando su ajuste, parsimonia y sentido biológico. Se reportó el valor predictivo de mayor proporción de varianza explicada (coeficiente de determinación  $R^2$ ) con parámetros significativos. Se emplearon regresiones logísticas para los rasgos con valores binarios. Los cambios de diversidad funcional y diversidad de especies durante la sucesión secundaria se evaluaron con pruebas de hipótesis de *t*-Student o prueba de signos de Wilcoxon, según la normalidad de datos. Todos los análisis se ejecutaron en Minitab 16.0 (Minitab Inc., 2010).

## **RESULTADOS**

Los cambios en los patrones de rasgos funcionales ponderados estuvieron relacionados significativamente con la edad de abandono, el área basal y la riqueza de especies (número de especies) de las comunidades sucesionales. Los valores de rasgos relativos al grosor, longitud de peciolo, área foliar, masa foliar específica, masa foliar específica, densidad foliar, contenido de agua foliar y la proporción de especies caducifolias, incrementaron con

el avance de la sucesión. En contraste, el área foliar específica y la proporción de especies con hojas compuestas disminuyeron significativamente con la sucesión, mientras que la dispersión no mostró un patrón definido (Figura 2). Igualmente la riqueza de especies (*i.e.* diversidad taxonómica, diversidad de especies, Figura 3a) y la diversidad funcional de rasgos no ponderados (Figura 3b) aumentaron en una tendencia logarítmica con el área basal; por lo tanto, la diversidad funcional incrementa estrechamente con la diversidad de especies (Figura 3c).

Respecto a la diversidad funcional basada en incidencia, ésta fue relativamente menor que el número de especies (riqueza) en comunidades sucesionales de 10 hasta alrededor de 60 años para todos los rasgos funcionales, pero la diferencia entre ambas no fue significativa (Figura 4a-g.). A partir de edades sucesionales >60 años y en el bosque maduro, la relación se invierte: la diversidad funcional superó a la diversidad de especies en todos los rasgos funcionales evaluados, aunque no en todos los casos resultó significativa (Figura 4d-i). El patrón general para todos los rasgos funcionales indica que durante la sucesión se acumulan estrechamente y de modo regular especies y funciones.

En la Tabla 2 se muestra que los valores promedio de los rasgos funcionales de incidencia en su mayoría predomina el incremento con la edad sucesional, excepto la masa foliar específica y contenido de materia foliar seca que decrecen con el avance sucesional. La variación estrecha de los valores de rasgos funcionales (*curtosis* < 3) que indica filtros de hábitat, fue significativamente menor a lo esperado por azar en algunos casos, mientras una amplia variación de los valores que denota filtros bióticos fue significativamente mayor a lo esperado por azar para algunos rasgos. En siete de los ocho rasgos funcionales evaluados resultó frecuente la presencia de variaciones indicadoras de distribuciones cerradas (*leptocúrticas*) al comienzo de la sucesión o hasta categorías intermedias, para transformarse luego en distribuciones amplias (*platicúrticas*) en estadios avanzados y maduros. La situación inversa también ocurrió, presentando intervalos grandes de variación en categorías tempranas o intermedias y estrecha variación en comunidades avanzadas y el bosque maduro. Una tercera opción también se detectó: alta o baja variación justo en categorías mediados de la cronosecuencia. Por lo tanto los filtros de hábitat y bióticos fueron

detectables en una misma trayectoria sucesional, al inicio, mitad o final de la cronosecuencia.

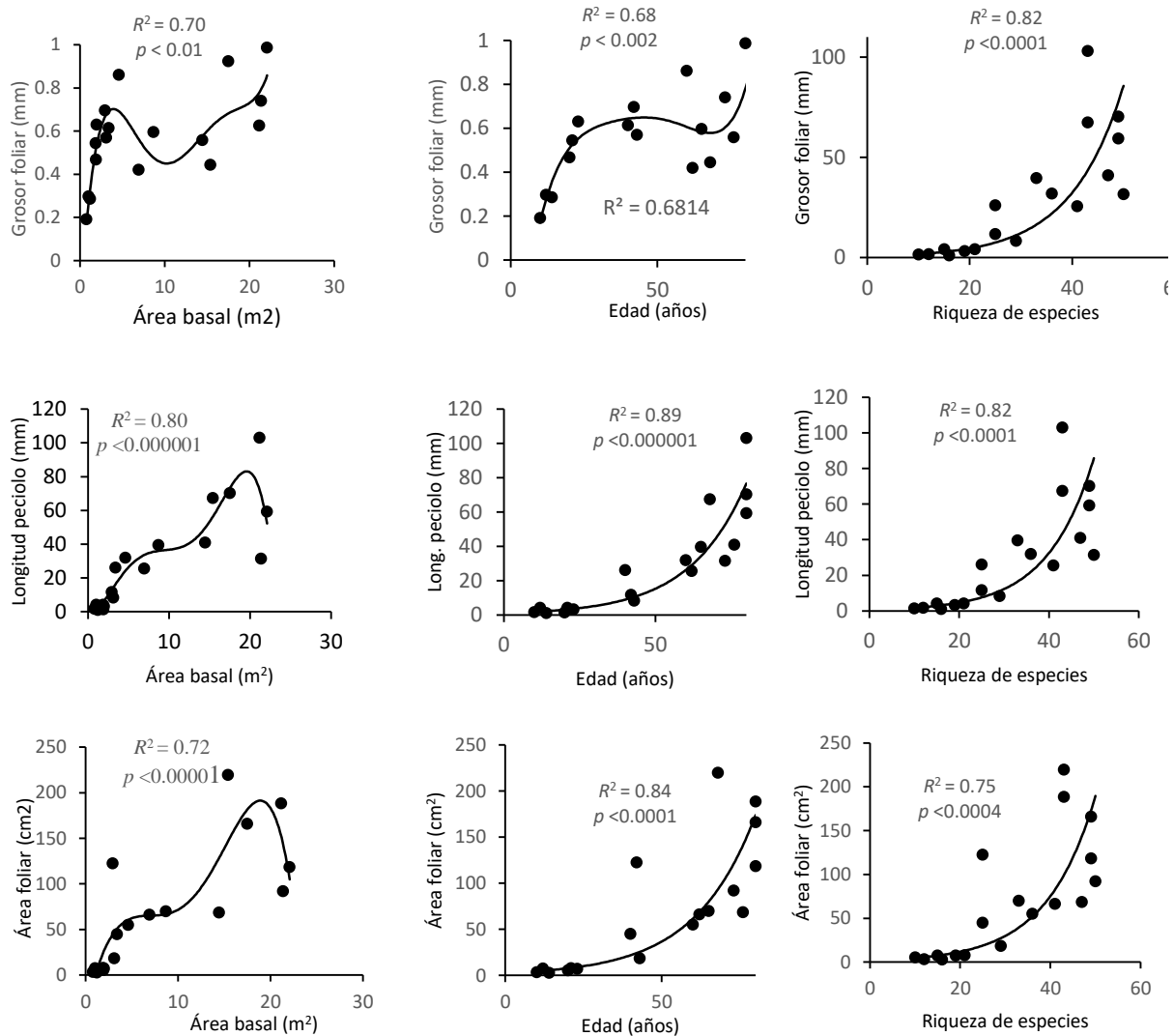


Figura 2. Cambios en los valores de los rasgos funcionales de la media ponderada de la comunidad con relación al área basal (columna izquierda), edad sucesional en años (columna central) y la riqueza de especies (columna derecha) en una cronosecuencia sucesional de BTC del Bajío Queretano. Se muestran las líneas de regresión, coeficientes de determinación ( $R^2$ ) y los valores de significancia ( $p$ ) en los valores continuos. En los valores binarios, 1 representa caducifoliedad, dispersión biótica de semillas y hojas compuestas. Abreviaciones: AFE = área foliar específica, MFSE: masa foliar seca específica, CMFS = contenido de materia foliar seca y VS = volumen de semillas.



Figura 2. Continuación

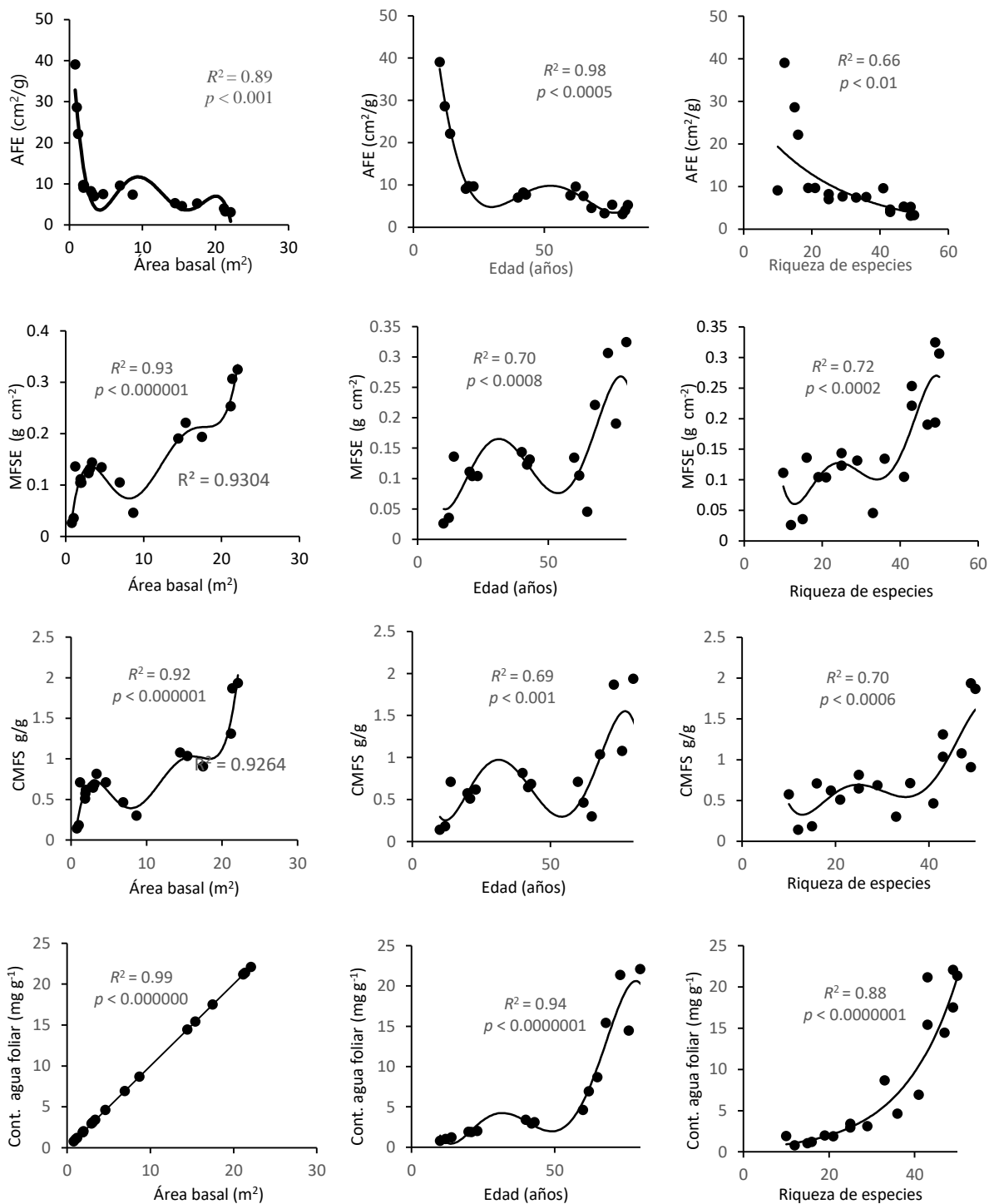


Figura 2. Continuación

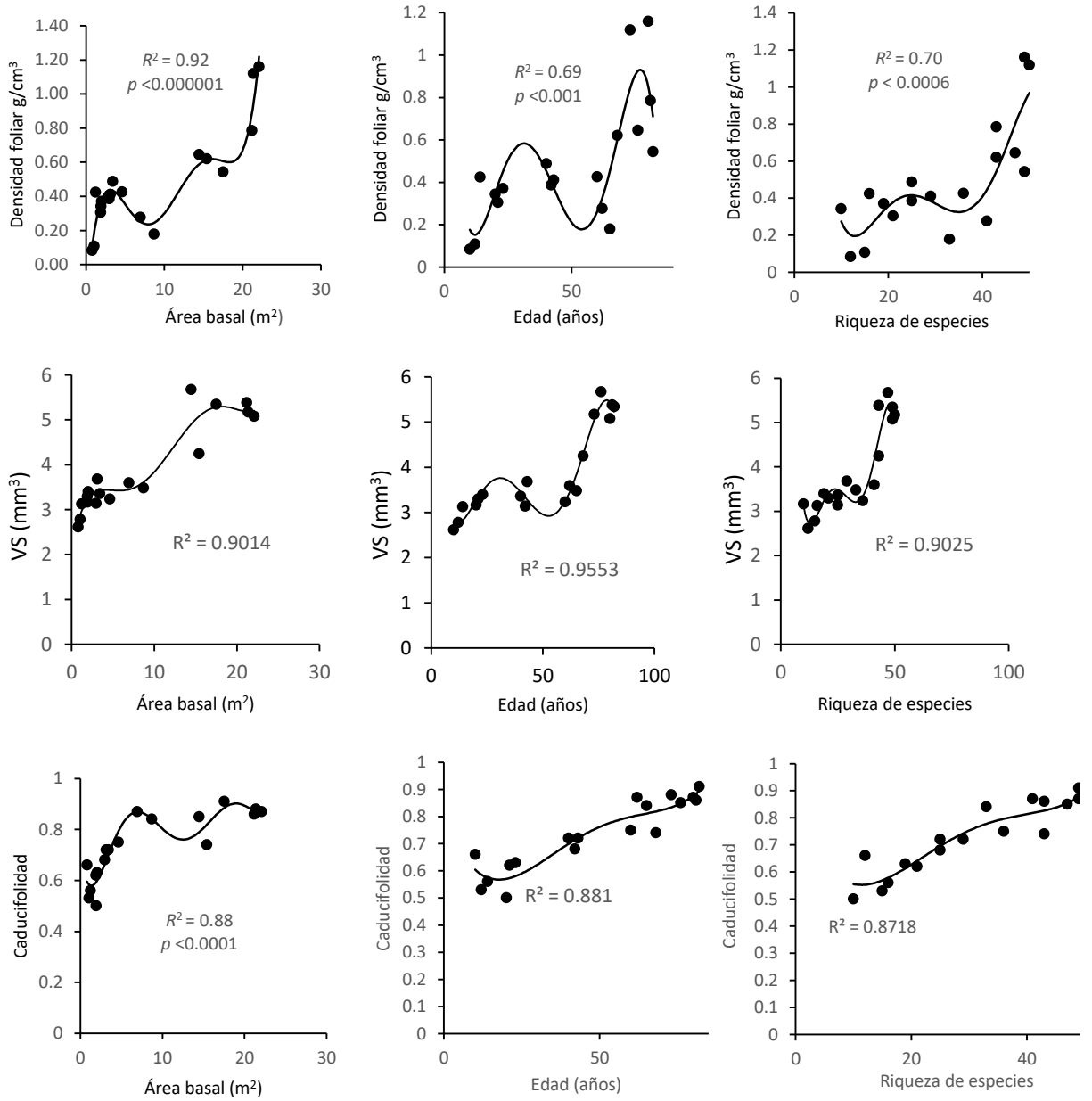
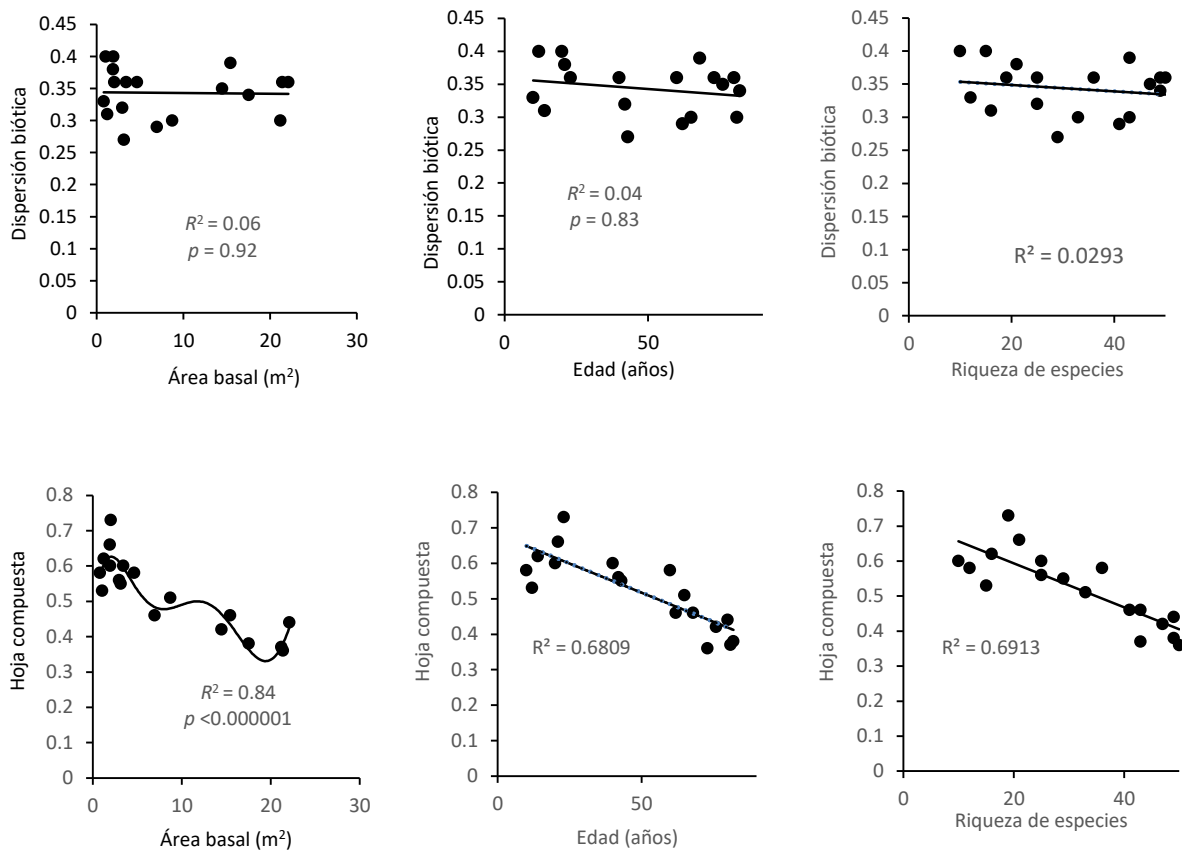


Figura 2. Continuación



La Tabla 3 muestra que la riqueza de atributos ('especies funcionales' o tipos funcionales, Casanoves *et al.*, 2011) es muy cercana a la riqueza de especies en cada categoría sucesional de la cronosecuencia. Por su parte, la variación de rasgos funcionales al interior de las comunidades fue relativamente alta (mínimo: 0.56; máximo: 1) en toda la cronosecuencia, indicativo de poca redundancia funcional en las comunidades funcionales. Esta propiedad es totalmente dependiente del rasgo funcional en cuestión.

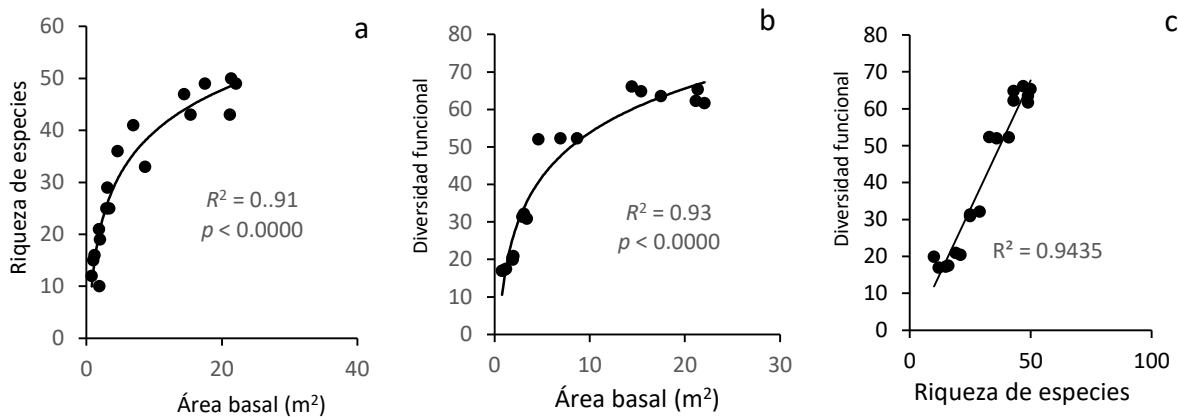


Figura 3. Incremento logarítmico de la riqueza de especies (a) y la diversidad funcional (b) con el área basal de la cronosecuencia y relación lineal entre riqueza de especies y diversidad funcional (c). Se muestran los coeficientes de determinación y la significancia.

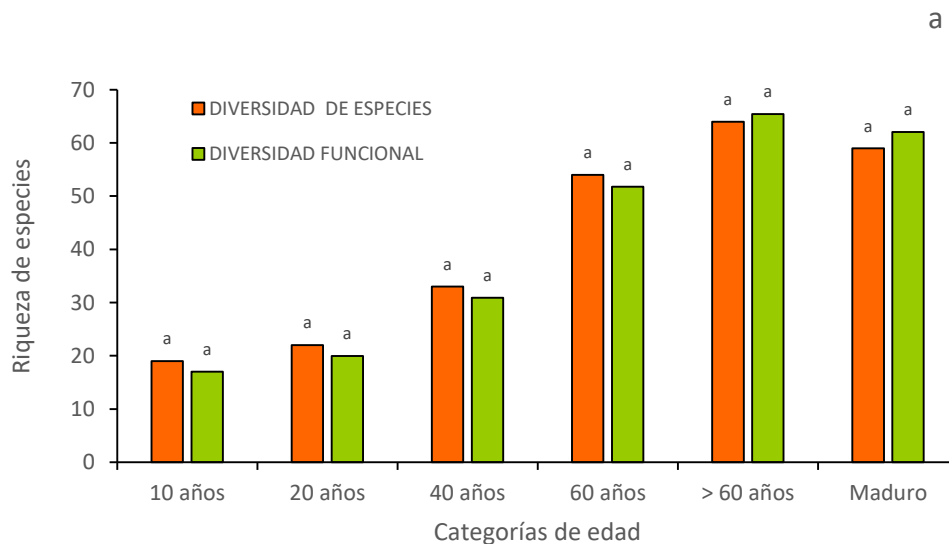


Figura 4. Cambios en la diversidad funcional y de especies *dentro* de cada categoría de edad, basados en incidencia de rasgos funcionales a lo largo de la cronosecuencia de comunidades sucesionales de BTC. a): grosor (mm), b): área foliar (cm<sup>2</sup>), c): longitud de peciolo (mm), d): densidad foliar (g·cm<sup>3</sup>), e): masa foliar seca específica, f): área foliar específica, g): contenido de materia foliar seca, h): contenido de agua foliar, i): volumen de semillas (mm<sup>3</sup>). Letras iguales encima de las barras indican igualdad entre medianas y letras diferentes señalan diferencias significativas (prueba de Wilcoxon  $p < 0.01$ )

Figura 4. Continuación

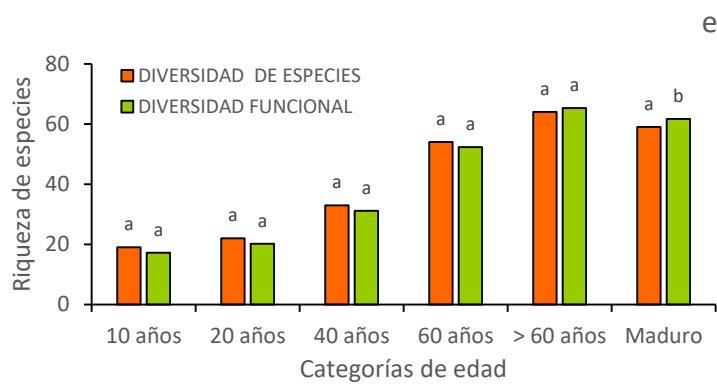
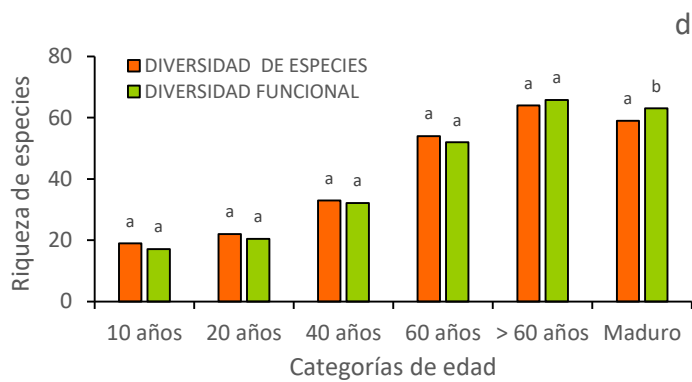
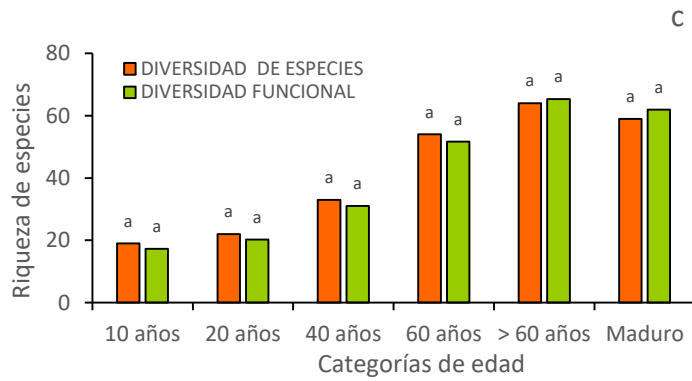
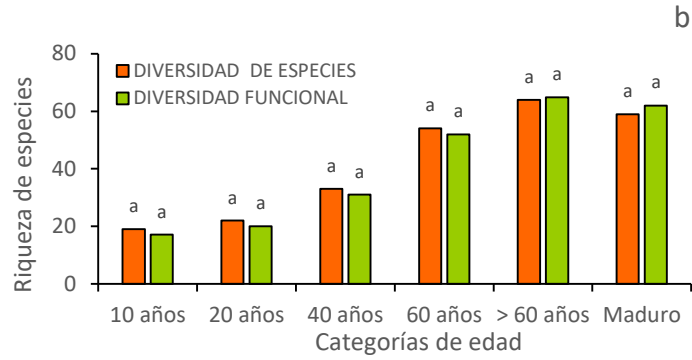


Figura 4. Continuacion.

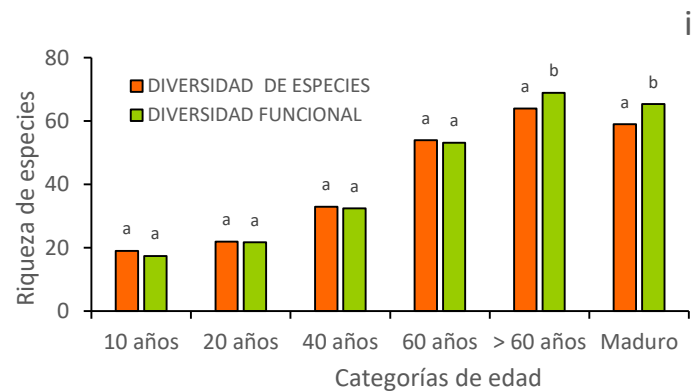
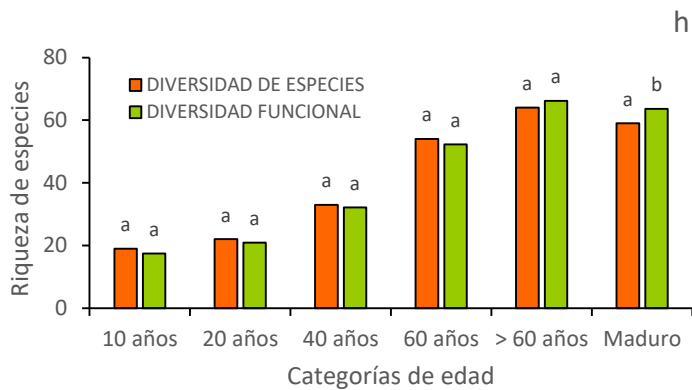
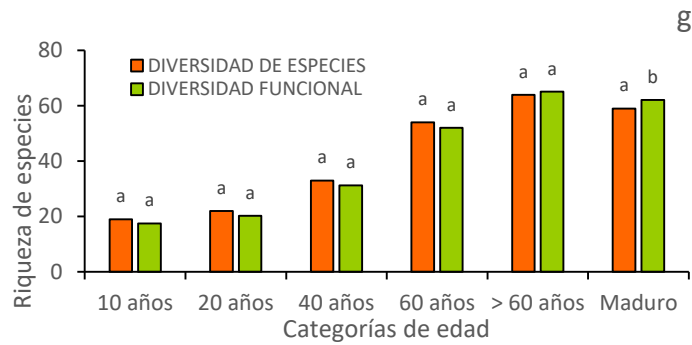
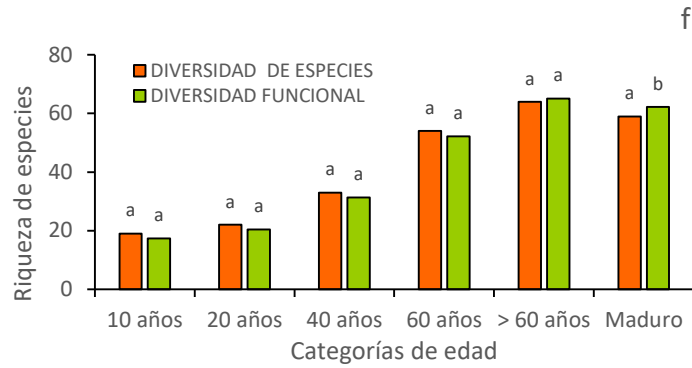


Tabla 2. Medidas de posición (media) y dispersión (coeficiente de variación, intervalo y curtosis) de los valores continuos de rasgos funcionales basadas en incidencia y probabilidad de los valores (95% de la distribución de valores esperados por azar), según el modelo nulo para las medidas de intervalo y curtosis por categoría sucesional en comunidades secundarias de BTC. Los valores observados que fueron distintos al azar  $> o <$  (modelo nulo) se indican con un asterisco. Significancia: \* $< 0.01$ , \*\*  $< 0.001$ .

Rasgo	Métrica	10 años		20 años		40 años		60 años		> 60 años		bosque maduro	
		Incidencia	Modelo nulo	Incidencia	Modelo nulo	Incidencia	Modelo nulo	Incidencia	Modelo nulo	Incidencia	Modelo nulo	Incidencia	Modelo nulo
Grosor	Media	0.28		0.34		0.35		0.37		6.62		9.95	
	CV	54.65		44.43		42.98		43.24		142.80		158.80	
	Intervalo	0.58*	0.25	0.53*	0.21	0.54**	0.17	0.59*	0.29	43.8*	49.1	104.1	36.0
	Curtosis	1.63*	0.70	0.15*	9.41	1.01**	5.04	0.53**	8.2	4.7**	63.6	21.6**	54.1*
Área Foliar	Media	6.44		9.38		7.01		6.32		0.57		0.38	
	CV	217.32		161.10		167.04		160.04		321.75		62.72	
	Intervalo	56.6**	0.75	59.3**	3.27	43.8*	22.02	45.26*	24.06	15.06	5.8	1.40	2.23
	Curtosis	9.81**	0.47	4.70	12.9	1.94	18.7**	4.6**	50.6	65.5*	57.2	10.02**	41.05
Longitud de peciolo	Media	4.52		7.26		10.36		10.66		16.12		16.45	
	CV	232.04		187.91		137.67		128.31		230.35		117.66	
	Intervalo	35.6**	0.58	43.84**	0.82	56.66*	35.04	59.7*	38.27**	293.61*	113.24	109.97**	45.85
	Curtosis	5.99*	2.07	2.77	2.14	3.09**	18.89	1.76**	50.58*	48.68*	33.28	8.29**	25.93
Masa foliar seca específica	Media	0.06		0.05		0.04		0.03		0.02		0.01	
	CV	126.29		149.33		177.91		209.69		210.70		183.35	
	Intervalo	0.21**	0.03	0.25	0.11	0.29*	0.06	0.27*	0.04	0.35**	0.09	0.17	0.25
	Curtosis	0.90*	13.08	1.38**	12.32	2.74**	10.74	8.89*	11.66	11.5**	44.16	36.10*	57.70
Área foliar específica	Media	458.81		77.60		96.52		797.22		221.94		125.29	
	CV	237.26		62.32		56.06		379.67		265.36		41.81	

	Intervalo	394.3	441.8	135.4**	40.10	226.8**	74.7	171.7**	889.10	375.04*	351.25	245.3**	872.74
	Curtosis	7.16*	18.20	1.16**	10.11	0.02**	13.03	23.44*	50.51	32.31*	45.85	0.04**	48.03
Contenido de materia foliar seca	Media	0.34		0.27		0.19		0.12		0.10		0.05	
	CV	140.15		161.2		195.8		235.7		249.8		261.9	
	Intervalo	1.53**	0.16	1.3**	0.56	1.4*	0.38	1.9*	0.24	1.6*	0.57	0.99*	1.7
	Curtosis	0.26**	10.8	0.8**	13.1	2.3**	12.6	9.07	11.3	11.9**	58.2	34.3*	58.6
Contenido de agua foliar	Media	1.00		1.00		1.00		.98		1.00		1.00	
	CV	0.05		0.04		0.04		0.03		0.03		0.01	
	Intervalo	0.00*	0.21	0.00*	0.42	0.00*	0.66	1.33*	9.89	0.00*	5.05	0.00*	14.8
	Curtosis	0.26*	0.53	0.81*	3.03	2.34*	4.84	9.07*	5.96	11.90*	29.09	34.31**	55.9
Volumen de semillas	Media	2.80		3.2		3.6		4.1		4.6		5.2	
	CV	108.16		80.5		83.52		83.02		16.83		31.36	
	Intervalo	0.49**	0.008	0.57*	0.23	0.58	0.18*	0.62	0.34**	56.45*	52.36	108.61*	48.17
	Curtosis	1.84*	0.59	0.26*	8.5	1.87**	6.3	0.67**	9.43	5.16**	74.51**	19.88**	67.65



Tabla 3. ‘Especies funcionales’ (MFAD) y variabilidad funcional (Rao) al interior de las comunidades por categoría sucesional del BTC. Abreviaciones: AF: área foliar, MFSE: masa foliar seca específica, AFE: área foliar específica, CMFS: cantidad de materia foliar seca, VS: volumen de semillas. Se omitió del análisis la cantidad de agua foliar.i

<u>Rasgo</u>	<u>Índice</u>	<u>10 años</u>	<u>20 años</u>	<u>40 años</u>	<u>60 años</u>	<u>&gt; 60 años</u>	<u>bosque maduro</u>
<u>Grosor</u>	MFAD	17.8	5.1	27.6	45.9	65.1	53.8
	Rao	0.97	1.0	1.0	1.0	0.56	1.0
<u>AF</u>	MFAD	18.0	20.0	30.1	47.0	63.9	53.5
	Rao	0.88	0.98	0.91	1.0	0.69	1.0
<u>Long. de peciolo</u>	MFAD	17.9	19.8	29.8	47.5	59.8	54.9
	Rao	0.68	0.71	0.98	1.0	1.0	0.92
<u>MFSE</u>	MFAD	16.7	19.2	29.8	50.2	62.4	56.3
	Rao	0.81	0.82	0.83	0.85	0.92	0.86
<u>AFE</u>	MFAD	17.6	21.2	32.1	51.3	64.2	51.4
	Rao	0.65	0.6	0.62	0.68	0.69	1.0
<u>CMFS</u>	MFAD	16.4	19.1	29.8	49.8	62.6	56.5
	Rao	0.82	0.8	0.83	0.921	0.91	0.71
<u>VS</u>	MFAD	17.4	20.9	30.8	47.9	64.8	52.5
	Rao	0.79	0.86	0.9	0.91	0.67	0.98

## DISCUSIÓN

### *Relaciones entre DF y DE*

Tanto la diversidad funcional (DF) como la diversidad (riqueza) de especies (DE) cambiaron a lo largo de la cronosecuencia. Hay una predictabilidad importante de la diversidad funcional con base en el área basal, la edad de abandono en años y la propia diversidad de especies. Se predijo que la diversidad funcional y de especies incrementarían durante la sucesión y el patrón observado así lo indica, sin embargo, la relación entre DF y

DE resultó lineal. Una relación lineal covariante es relativamente inusual durante la sucesión (Díaz y Cabido, 2001), pero es un proceso paralelo que podría definir otras propiedades del ecosistema (Hooper *et al.*, 2005). Esto sugiere que las especies presentes en cada categoría sucesional en la conosecuencia son funcionalmente complementarias, es decir, cada especie que se adiciona a las comunidades representa una ‘especie funcional’ o ‘perfil funcional’ que no estaba presente anteriormente, también identificado como ‘tipo funcional’ (Cardinale *et al.*, 2011). Esta relación entre DF y DE significa que mientras mayor sea el número de especies, aumenta la probabilidad de encontrar diferencias (diversificación de rasgos) entre las especies. Por consiguiente, hay una ausencia de redundancia funcional en la relación DF y DE observada con los rasgos funcionales empleados en el trabajo.

Como variable estructural, se considera que el área basal describe mejor los cambios de diversidad durante la sucesión, ya que refleja el historial de uso y la heterogeneidad ambiental a escala del sitio y el tiempo transcurrido desde el abandono, más que la edad misma (Bashkar *et al.*, 2014). Además, modifica el ambiente local (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011) y filtra los rasgos funcionales adaptados a las condiciones locales (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Por lo tanto y considerando estas propiedades, la edad sucesional en general está bien correlacionada con el área basal. Así, una estimación de la edad en una cronosecuencia le corresponde una aproximación con certidumbre en su valor de área basal.

Con una cronosecuencia amplia de alrededor de 80 años que abarca 18 sitios, el patrón que emerge de este estudio sugiere que la diversidad funcional ponderada incrementa logarítmicamente con el área basal. Esta trayectoria sugiere, además: *a*) un abundante reclutamiento de individuos que inician el desarrollo estructural y *b*) el reclutamiento de nuevas especies -que se incorporan a la pre-existentes- a medida que aumenta el área basal, como una forma de complementariedad funcional durante los primeros 60-65 años, explicada por la diversificación de rasgos en esta fase. Por lo tanto, la diversidad funcional y la riqueza de especies aumentan hasta llegar a un nivel asintótico con respecto al área basal justo en estadios avanzados y maduros, cuando aparentemente la redundancia funcional es la causal de este comportamiento en la trayectoria. Una posible respuesta que podría explicar este patrón es el hecho que el área basal se acumula principalmente en

pocos individuos pero de mayor talla, con lo que habría oportunidad para que nuevos tipos funcionales se acumulen. La tendencia acumulada en los 18 sitios así lo refleja. Otra alternativa podría ser que una acumulación rápida de especies reduciría la oportunidad de dispersión y llegada de nuevos tipos funcionales. Definitivamente lo observado se apega a la primera respuesta.

Como resultado del aumento asintótico de la DF y DE relacionadas con el área basal, la acumulación de especies permanece más o menos constante en los períodos tempranos e intermedios de la sucesión (10-60 años), sin embargo, la mayor riqueza ocurrió en estadios avanzados (sitios > 60 años de abandono), por encima de los bosques maduros. En estos sitios con mayor diversidad también aconteció el segundo mayor nivel de perturbación crónica (capítulo III de esta tesis), apenas menor que los sitios tempranos e intermedios. Cabría pensar que los puntos altos en riqueza de especies traen consigo algún grado de redundancia funcional (Hillebrand y Matthiessen, 2009), situación que resultó más frecuente en estadios avanzados y el bosque maduro de la cronosecuencia. Se ha señalado que la falta de redundancia funcional puede indicar que falta resiliencia ecológica, ya que es la redundancia funcional en lugar de la diversidad funcional, lo que mantiene o restaura el funcionamiento del ecosistema bajo escenarios de condiciones ambientales cambiantes o eventos de perturbación (Micheli y Harpen, 2005), puesto que habría pérdida de especies debido a las perturbaciones pero las funciones podrían ser mantenidas (Ravel *et al.*, 2012). No obstante, la pérdida de especies funcionales por ausencia de redundancia funcional llevaría al colapso del ecosistema (Martínez-Ramos, 2008). Considerando este supuesto, las especies ‘redundantes’ tendrían la capacidad de responder diferencialmente al disturbio (Lohbeck *et al.*, 2012). A pesar de no haber absoluta certeza que las condiciones ecológicas en las comunidades y ecosistemas se resguarden por efectos de la redundancia funcional, sí puede afirmarse que en condiciones sucesionales y bajo un régimen importante de disturbio crónico, la redundancia funcional se manifiesta preferencialmente en las comunidades avanzadas y maduras estudiadas. En consecuencia, cabría esperar que la resiliencia sea más detectable en estas etapas y no antes.

En este contexto, si la DF es una respuesta del área basal, sugiere entonces que la productividad (biomasa) es un impulsor decisivo del aumento en la diversidad de especies.

Así también, como efecto de la sucesión en la DF bajo un escenario de perturbación antrópica, esta relación probablemente tiene implicaciones mayores para el funcionamiento del ecosistema (Bashkar *et al.*, 2014).

### *Filtrado ambiental*

La existencia y detección de filtros físicos o de hábitat al inicio, mitad y final de la cronosecuencia, sugiere que durante la sucesión acontecen diversos puntos de convergencia hacia un óptimo, lo que podría identificarse como un ‘clímax’ de estadio sucesional que refleja condiciones físicas limitantes para las especies de esa categorías sucesionales (Jung *et al.*, 2010). A su vez, los filtros bióticos también se presentaron en fases tempranas, intermedias y avanzadas, lo que resulta en períodos de máxima divergencia que denotan e impulsan procesos de nicho (‘similitud limitante’, *sensu* Kraft *et al.*, 2008), los cuales determinan mecanismos de ensamblaje en distintas fases de la sucesión.

Si los filtros de hábitat y bióticos se expresan en sentido horizontal de la cronosecuencia, verticalmente (entre atributos funcionales) también hubo estrechamientos y amplia variación, dependiendo del rasgo funcional en particular. Puede afirmarse entonces que ambos procesos son bastante comunes en las comunidades sucesionales. Previamente Swenson y Enquist, (2009) habían observado que los dos mecanismos sí actuaban simultáneamente en comunidades de bosque tropical seco. Por un lado, los filtros de hábitat definen las respuestas de los rasgos (y por ende, las especies) hacia complejos gradientes ambientales que inciden directamente en la estructuración de las comunidades (Cornwell y Ackerly, 2009, Violle y Jiang, 2009); y por otro, los filtros bióticos juegan un papel esencial durante la organización y ensamblaje de comunidades (Kraft *et al.*, 2008). Este comportamiento tiene relación con el número de ‘especies funcionales’ (índice MFAD) y la máxima divergencia al interior de las comunidades (índice Rao), dado que las diferencias intra e inter-comunidades transitaron generalmente de medianas a altas (amplia variación) en función de un mayor número de ‘especies funcionales’. Ambos índices reflejan que la diversidad de especies en la cronosecuencia tiende a acumular funciones, a pesar de una distribución de la densidad y área basal en ocasiones relativamente concentrada en pocas especies, como ocurrió en estadios tempranos e intermedios (capítulo 3). Las respuestas encontradas en procesos de filtrado ambiental son dependientes de los atributos evaluados,

de modo que una mayor inclusión de rasgos involucrados en procesos ecosistémicos ampliarían y/o modificarían el espectro de respuestas.

### *Cambios en la composición funcional*

La composición funcional de las comunidades cambió durante la sucesión de acuerdo con un gradiente de disponibilidad de agua, como se predijo. Sin embargo, algunos de los rasgos conservativos dominantes en etapas tempranas con ambientes adversos, secos y cálidos, caracterizados por su tolerancia a la sequía (*e.g.* densidad foliar, grosor foliar, materia foliar seca), no disminuyeron en la trayectoria funcional general de la sucesión en la cronosecuencia, excepto las especies de hoja compuesta y el área foliar específica, que aunque parezca infrecuente, no debe considerarse un hecho raro, dado que hay reportes semejantes (Lohbeck *et al.*, 2013; Lohbeck *et al.*, 2015). No obstante, se ha encontrado que otros rasgos conservativos como la densidad de madera (Markesteyjn *et al.*, 2011a) (no evaluada completamente en este trabajo) decrecen con la sucesión (Markesteyjn *et al.*, 2011b, Lohbeck *et al.*, 2013). De este modo, la estrategia conservativa se corroboró parcialmente. Sin embargo, si se observan las trayectorias acotadas sólo para los estadios tempranos, éstas denotan valores acumulativos que luego decrecen hacia los estadios intermedios. Desde esta perspectiva, las trayectorias parciales sí se apegan a una estrategia adquisitiva en las fases tempranas, es decir, en estas etapas las especies asignan recursos (agua, luz y nutrientes) en estructuras foliares muy eficientes en términos de captura, asimilación, producción fotosintética y disponibilidad de agua (Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Markesteyjn *et al.*, 2006). En cambio, una estrategia conservativa para las etapas avanzadas sí quedó plenamente demostrada, ya que el área foliar, longitud de peciolo, MFSE, contenido hídrico foliar y volumen de semillas, incrementaron con el avance de la sucesión. La caducifolidad disminuyó con la sucesión, como se esperaba, dadas las condiciones más frescas y húmedas en etapas maduras de la sucesión, tanto en el dosel como en el suelo (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Este hecho también destaca la importancia que tienen las especies caducifolias en su tolerancia hacia ambientes en extremo secos, como los del BTC de regiones semiáridas (*e.g.* Baja California, Sonora y Bajío) en etapas sucesionalmente tempranas. Igualmente la disminución de hojas compuestas con la sucesión sugiere la capacidad de muchas especies para evitar desecación, mientras que las

de hojas compuestas dominantes en estadios tempranos pueden eliminar foliolos para reducir área foliar bajo estrés por sequía, así como una mayor longevidad foliar y por lo tanto mayor tiempo de retorno de nutrientes (Poorter y Markesteijn, 2008). La longitud de peciolo aumentó con la sucesión, favorecido por una mayor presencia de hojas simples capaces de redireccionar la captura de luz o humedad en los estadios avanzados y maduros. Al aumentar con la edad sucesional, el grosor foliar se asocia a contingentes con hojas de larga duración que sugiere retención de nutrientes, agua y mayor densidad estomática (Díaz *et al.*, 2007), característico de estrategias adquisitivas en estadios avanzados y maduros. Asimismo, los rasgos que engloban la producción de biomasa (masa foliar seca) incrementaron con la sucesión, algo característico en etapas maduras al ser especies con mayor retorno de inversión que retienen nutrientes, mantienen un balance en la fijación de carbono e invierten mayormente en construcción de estructuras (Wright *et al.*, 2004). La dispersión biótica no mostró un patrón definido, debido probablemente a la dominancia de dispersión anemócora en un gran porcentaje de especies del BTC (Vieira y Scariot, 2006), a pesar de que el volumen de semillas sí aumentó con el desarrollo sucesional; es decir, las especies de estadios avanzados invierten más en producir semillas relativamente más grandes; mientras las de estadios tempranos invierten en semillas más pequeñas dispersadas por el viento.

En general, puede sintetizarse que la estructura funcional en las comunidades, es decir, la composición (identidad funcional de las especies) y diversidad de rasgos funcionales (divergencia funcional), promueven la funcionalidad ecosistémica (Mouillot *et al.*, 2011); y se ha establecido que la diversidad funcional y composición funcional de especies son claves en este proceso (Tilman *et al.*, 1997; Díaz *et al.*, 2007). Si la función ecosistémica prevalece, habrá mayores probabilidades de garantizar la continuidad de los servicios ecosistémicos del BTC (Calvo-Rodriguez *et al.*, 2016), así como más opciones de manejo sustentable entre la creciente transformación de la naturaleza y la vital necesidad humana de los servicios ecosistémicos (Mora *et al.*, 2016). Por lo tanto, dentro del espectro de economía foliar basado en un gradiente de disponibilidad hídrica, esencial en el BTC, los rasgos evaluados y tendencias estimadas en este trabajo tienen importantes implicaciones en: *a*) procesos ecosistémicos, especialmente los de provisión y regulación y *b*) la variación que expresa la heterogeneidad ambiental en la cronosecuencia durante la sucesión. A pesar

de que no es una región particularmente rica en especies y sí afectada por distintos grados de disturbio antrópico, todo contingente presente se considera una pieza fundamental para mantener la función y servicios del ecosistema (Balvanera *et al.*, 2006), no obstante que la resiliencia funcional del BTC se considera relativamente lenta (Álarez-Añorve *et al.*, 2012), comparada con la estructural.

## CONCLUSIÓN

- 1.- Durante la sucesión, la diversidad funcional y la diversidad de especies aumentan con el desarrollo estructural del BTC post-manejo antrópico.
- 2.- El área basal, la edad de abandono y la riqueza de especies, predicen satisfactoriamente la diversidad funcional (ponderada y no ponderada). Estas relaciones sugieren redundancia funcional en estadios avanzados, es decir, muy baja en estadios tempranos pero aumenta con el tiempo de abandono. La relación lineal entre diversidad funcional y de especies, por contraparte, sugiere complementariedad funcional. Todas las relaciones aquí descritas son dependientes de los rasgos funcionales utilizados en el análisis.
- 3.- Las estrategias ecológico-funcionales de las comunidades en la cronosecuencia son: adquisitivas en estadios tempranos e intermedios y conservativas en estadios avanzados y maduros.
- 4.- Una mayor abundancia de ‘especies funcionales’ por encima de la riqueza de especies sólo se alcanza en estadios avanzados y el bosque maduro.
- 5.- Los filtros ambientales se expresan diferencialmente a lo largo de la cronosecuencia, transitando de filtros de hábitat a filtros bióticos y viceversa.

## REFERENCIAS

- Álvarez-Añorve, M. Y., Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, A., Ávila-Cabadilla, L. D. y Gamon J. A. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99(5): 816–826.
- Ackerly, D.D. y Reich, P.B. 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* 86:1272-1281.
- Ackerly, D.D. 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological monographs* 74:25-44.
- Ackerly, D.D. y Cornwell, W. K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* 10(2): 135–45.
- Almazán-Nuñez, R. C., Arizmendi, M., guiarte, L. E. y Corcuera, P. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. y Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146–1156.
- Bashkar, R., Dawson, T. E. y Balvanera, P. 2014. Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology* 28:1256-1265.
- Bohman, S. A. 2010. Landscape patterns and environmental controls of deciduousness in forests of central Panama. *Global Ecology and Biogeography* 19:376-385.
- Calvo-Rodríguez, S., Sánchez-Azofeifa, A. G., Durán, S. M. y Espírito-Santo, M. M. 2016. Assessing ecosystem services in Neotropical dry forests: a systematic review. *Environmental Conservation*: 1-10. DOI:10.1017/S0376892916000400.
- Cardinale, B. J., Matulich, K.L., Hooper, D.U., Byrnes, J.E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P.; O'Connor, M. I. y González, A. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98(3):572-592.
- Casanoves, F., Di Rienzo, J.A., Pla, L., 2008. User Manual f-Diversity: Statistical Software for the Analysis of Functional Diversity, 1st ed., Argentina (ISBN 978-987-05-5238-3).  
<http://docs.google.com/viewer?a=v&pid=sites&srcid=ZGVmYXVsdGRvbWFpbmFpbnxmdW5jdGlvbmF5ZGl2ZXJzaXR5fGd4OjNkYThjMDlhNmE0MDI5NDg>
- Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J. A. y Díaz, S. 2011. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 233–237.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., Ter Steege H., Morgan H.D., Heijden M.G.A. van der., Pausas J.G. y Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Cornwell, W. K. y Ackerly, D. D. 2009. Community assembly and shifts in plant distribution across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126.
- Díaz, S. y Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16:646–655.
- Díaz; S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C. Jalili, A., Montserrat-Martí, G. , Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M. C., Shirvany, F. A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. y Zak, M. R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15(3):295–304.



- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. y Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 20684–20689.
- Ding, Y., Zang, R., Letcher, S.G., Liu, S. He, F. 2012. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos* 121:1263–1270.
- Finegan, B., M. Peña-Claros, A. de Oliveira, N. Ascarrunz, M. S. Bret-Harte, G. Carreño-Rocabado, F. Casanoves, S. Díaz, P. Eguiguren Velepucha, F., Fernández, F., Licona, J.C., Lorenzo, L., Salgado Negrete, B., Vaz, M. y Poorter, L. 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypothesis. *Journal of Ecology* 103:191-201.
- Foster, S. A. y Janson, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66(3):773-780.
- Garnier, E., Cortez, J., Billés, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellman, A., Neil, C. y Toussaint, J.-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630-2637.
- Grime, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17(2):255–260.
- Gotelli, N. y Ellison, A. 2012. *A Primer of Ecological Statistics*, Second Edition. Oxford University Press. 614p.
- Gotelli, N.J. and A.M. Ellison. 2013. EcoSimR 1.00. <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>
- Hillebrand, H. y Matthiessen, B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12 (12):1405-1419.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S.I., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. y Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research. *Ecological Monographs* 75: 3-36.
- ImageJ. 1995-Software for scientific image processing and analysis in Java (free distribution). National Institutes of Health.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1997a. Cuaderno Estadístico Municipal, Querétaro.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1997b. Cuaderno Estadístico Municipal, El Marqués.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2002a. Cuaderno Estadístico Municipal, Corregidora.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2002b. Cuaderno Estadístico Municipal, Huimilpan.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. y Muller, S. 2010. Intra-specific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98:1134-1140.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, J.C., Quesada, M., Rivard, B. y Janzen, D.H. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200 (1-3): 227-247
- Kraft, N.J. B., Valencia, R. y Ackerly, D. D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322:580-582.
- Lavorel, S., y Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A. y Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology* 22: 134-147.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., Douzet, R., 2010. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99, 135–147.

- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Bongers, F. y Poorter, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91:386–398.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Poorter, L. y Bongers, F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27:477–489.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14:89–96.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A. Paz, H. Pérez-García, E.A. Romero-Pérez, E., Tauro, A y Bongers, F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94(6):1211–1216.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L. y Bongers, F. 2015. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. PLoS ONE 10(4) DOI: 10.1371/journal.pone.0123741.
- Markesteyn, L., Poorter, L., y Yanguas-Fernández, E. 2006. La disponibilidad hídrica estacional y topográfica en un bosque seco y húmedo tropical y la variación en la morfología de las plántulas arbóreas. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 24:27-42.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L. y Bongers, F. 2011a. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment* 34: 137–148.
- Markesteyn, L., Poorter, L., y Bongers, F. Paz, H., y Sack, L., 2011b. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*: 191: 480–495.
- Martínez-Ramos, M. 2008. Grupos funcionales.. En: *Capital natural de México*. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México. Pp: 365-412
- Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J. A y Olson, M. E. 2013. Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees* 27:745–754.
- Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason N.W.H. 2011 Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. PLoS ONE 6(3): e17476. doi:10.1371/journal.pone.0017476
- Mittelbach, G.G. y Schemske, D.W. 2015. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology & Evolution* 30(5): 241–7.
- Mora, F., Balvanera, P., García-Frapolli, E., Castillo, A., Trilleras, J. M., Cohen-Salgado, D. y Salmerón, O. 2016. Trade-offs between ecosystem services and alternative pathways toward sustainability in a tropical dry forest region. *Ecology and Society* 21(4):45.
- Niinemets, Ü., Porstmut, D., Tena, M., Tobias, M., Matesanz, S. y Valladares, F. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany* 100:283-303.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., van der Heijden, M. G. A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S. y Cornelissen, J. H. C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Petchey, O. L., Gaston, K. J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9:741–758.
- Rasband, W. S. 2008. *ImageJ*. US National Institutes of Health. Bethesda, MD, USA
- Ravel, V., Violle, C. y Muñoz, F. 2012. Mechanisms of ecological succession: insights for plant strategies. *Oikos* 121(11):1761-1770.

- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., y Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Science* 164: S143-S164.
- Reich, P. B. 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102:275-301.
- Romero-Duque, L. P., Jaramillo, V. y Pérez-Jiménez, A. 2007. Structure and diversity of secondary dry forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 253:38-47.
- Schmid, B., Joshi, J., y Schläpfer, F., 2002. Empirical evidence for biodiversity–ecosystem functioning relationship. In: Kinzig, A.P., Pacala, S.W., Tilman, D. (Eds.), *The Functional Consequences of Biodiversity; Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton University Press, Princeton, NJ, pp. 120–150.
- Suding, K. N., y L. J. Goldstein. 2008. Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist* 180:559-562.
- Swenson, N. G. y Enquist, B. J. 2009. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic community ecology. *Ecology* 90(8):2161-2170.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. y Siemann, E. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* 277:1300-1302.
- Tilman, D., 2001. Functional diversity. In: Levin, S.A. (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*. Academia Press, San Diego, pp. 109–120.
- Violle, C, Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116: 882-892.
- Violle, C. y Jiang, L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology* 2:87-93.
- Walker L.R. y Wardle, D. A. 2014. Plant succession as an integrator of contrasting ecological time scales. *29(9):* 504–10.
- Westoby, M. y Wright, I. J. 2003. The life size–twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia* 135:621-628.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. y Wright I. J. 2002. Plant ecology strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:125-159.
- Westoby, M. y Wright I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in ecology & Evolution* 21:261-268.
- Williams-Linera, G. y Lorea, F. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 18(12): 3269 – 3293.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J. y Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey, USA. 660p.

# CAPÍTULO 5

## **FACILITACIÓN, COEXISTENCIA Y ENSAMBLAJE DE COMUNIDADES BASADO EN RASGOS FUNCIONALES DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO SUCESIONAL**

## **Facilitación, coexistencia y ensamblaje de comunidades basado en rasgos funcionales del bosque tropical caducifolio sucesional**

### RESUMEN

El ensamblaje temprano de comunidades sucesionales en el bosque tropical seco caducifolio es un tema escasamente conocido. De acuerdo con la teoría de ensamblaje de comunidades basada en rasgos, las interacciones entre especies –tales como la facilitación - son esenciales para conformar comunidades. El presente estudio incorpora la facilitación como componente clave en el proceso y analiza: *a*) los mecanismos que determinan la coexistencia de especies basada en rasgos funcionales durante las etapas tempranas de sucesión y *b*) su efecto funcional sobre cambios en el filtrado ambiental y/o la diferenciación de nicho. Se analizó la distribución de tres rasgos funcionales (área foliar específica, contenido de materia foliar seca y masa de semillas) en tres comunidades sucesionalmente tempranas, caracterizadas por especies que forman núcleos (especies espacialmente asociadas) en un bosque tropical muy seco. Se encontró que: *i*) la coexistencia (co-ocurrencia) en la nucleación de especies acontece en un patrón no aleatorio, *ii*) los mecanismos de facilitación involucrados en la coexistencia de especies (nucleación) incluyen al efecto de expansión del rango y variación del rango en la distribución de los valores de los rasgos funcionales, expandiendo el nicho de las especies coexistentes. Estos hallazgos aportan evidencia de que la facilitación ocurre a través de mecanismos de filtrado ambiental y diferenciación de nicho entre las especies coexistentes, y de la coexistencia como un proceso no estocástico de selección de especies. Tales mecanismos y procesos son significativos a la luz del ensamblaje basado en rasgos, debido a su papel fundamental como factores que estructuran el ensamblaje de comunidades secundarias del bosque tropical seco de esta región en particular.

**Palabras clave:** bosque tropical caducifolio, coexistencia, ensamblaje de comunidades, facilitación, rasgos funcionales, sucesión.

## **Facilitation, coexistence and trait-based community assembly from secondary tropical dry forest**

### ABSTRACT

Early assembly of successional communities in the tropical dry deciduous forest is a topic poorly known. According to trait-based community assembly theory, interactions between co-occurring species –such as facilitation - are essentials for shaping communities. Within this framework, present study incorporates facilitation as a key component and analyze: *a*) trait-based mechanisms involved in species coexistence during early stages of succession and *b*) its functional effect on changes in the environmental filter and/or niche differentiation. Distribution of three functional traits (specific leaf area, leaf dry matter content and seed mass) at three successional communities characterized by nucleous-forming species (species spatially associated) in a very dry tropical deciduous forest, were analyzed. It was found that: *i*) coexistence (co-occurring) in species nucleation occurs in a non-random pattern, *ii*) facilitative mechanisms involved in species coexistence (nucleation) include effects of range expansion of trait values and range shift in trait distributions, which expand the niche for co-existing species. These findings provide evidence that facilitation occurs through effects on environmental filtering and niche differentiation mechanisms among co-occurring species, and coexistence as a non-random process of species sorting. Such mechanisms and processes are significant in light of trait-based assembly, due to their fundamental role as biotic factors structuring community assembly in secondary communities of tropical dry forest, particularly from this region.

**Key words:** coexistence, community assembly, facilitation, functional traits, succession, tropical dry forest.

## INTRODUCCIÓN

A la escala global, la mayor transformación de ecosistemas terrestres por actividades humanas ocurre en los bosques estacionalmente secos (BTC) (Brown y Lugo, 1990, Foley *et al.*, 2005, Sánchez-Azofeifa y Portillo-Quintero, 2011), la cual origina paisajes con mosaicos variados de bosques secundarios en diferentes fases sucesionales (Chazdon *et al.*, 2009), cuya resiliencia depende de los procesos de regeneración dominantes en estas comunidades (Griscom y Ashton, 2011). Al respecto, varios autores (*e.g.* Miller y Kauffman, 1998; Dunphy *et al.*, 2000; Fredericksen, y Mostacedo, 2000, Ceccon *et al.*, 2006; McDonald *et al.*, 2010; Peguero y Espelta, 2011) argumentan que la principal fuente de regeneración del BTC post-disturbio humano es el conjunto de mecanismos de rebrote presentes en varias especies (regeneración pasiva); así como los árboles aislados que permanecen en las áreas perturbadas y que promueven procesos regenerativos (Derroire *et al.*, 2016a). Otros autores (*e.g.* Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Maza-Villalobos *et al.*, 2011, Becknell *et al.*, 2012) han mostrado que el mayor impulso en la regeneración del BTC está dado por las comunidades regenerativas o de regeneración activa (bancos de semillas, juveniles y plántulas), aunque se ha observado que ambas vías de regeneración parecen actuar simultáneamente en comunidades de BTC post-manejo (Calvo-Alvarado *et al.*, 2009). No obstante, en varias regiones del Neotrópico el patrón observado con mayor frecuencia durante las etapas iniciales de la sucesión del BTC post-manejo/disturbio, es la colonización de áreas abiertas por leguminosas arbustivas leñosas como proceso de estructuración temprana de comunidades, entre otras especies: *Mimosa arenosa* (Willd.) Poir. var. *leiocarpa* (D.C.) Barneby (Romero-Duque *et al.*, 2007), *M. acantholoba* var. *eurycarpa* (B.L. Rob.) Barneby (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008) *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Álvarez-Yepiz *et al.*, 2008), *M. biuncifera* Benth., *M. monancistra* Benth., *A. farnesiana* (L.) Willd y *A. schaffneri* (S. Watson) Herm. (Hernández-Oria, 2007).

Un componente esencial durante la regeneración del BTC es el conjunto de las interacciones interespecíficas en las comunidades (Vieira y Escariot, 2006). Durante los últimos 15 años, ciertos estudios sugieren que en el BTC acontecen interacciones de facilitación entre especies que coexisten, identificadas como asociaciones planta-planta nodriza (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2004). Éstas se han reportado principalmente en las fases tempranas del ciclo vital de las plantas, las cuales son una etapa crítica para la dinámica y regeneración del BTC (Vieira *et*

*al.*, 2008). Se ha observado que semillas y plántulas de varias especies se reclutan mayormente bajo el dosel de árboles adultos (Méndez-Toribio *et al.*, 2014), donde la herbivoría y las condiciones microambientales adversas se atenuan. El éxito en la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas depende en gran medida de la ocupación de áreas provistas de sombra de árboles (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2004) o arbustos sucesionales (Williams-Linera *et al.*, 2011); donde la temperatura y los niveles de radiación son menores que en espacios abiertos (Miranda-Jácome *et al.*, 2013); condición asociada con un mayor contenido de humedad del suelo (González-Rivas *et al.*, 2009), lo cual además incrementa significativamente la germinación, sobrevivencia de plántulas y su transición a estadio juvenil (Hernández-Oria *et al.*, 2017). Así, estas interacciones entre especies co-ocurrentes durante las fases tempranas del BTC (arbusto-arbusto y arbusto-árbol), aportan evidencia empírica sobre la facilitación como proceso de sucesión en este tipo de vegetación.

Sin embargo, la estructuración y ensamblaje de comunidades no se reduce a la coexistencia entre pares de especies, sino entre varias especies, formando interacciones en una compleja red multiespecífica (Stanton, 2003; Ellison *et al.*, 2005). Por ejemplo, en torno a árboles aislados del BTC pueden formarse parches, ensambles o mosaicos de especies que se integran por medio de un proceso de nucleación (agregación de especies) que aumenta la diversidad (Derroire *et al.*, 2016b). En la regeneración temprana del BTC de zonas semiáridas del centro (Rzedowski y Calderón, 1987; Hernández-Oria, 2007) y norte de México (Arriaga y León, 1989), se identifican dos fases espaciales en la colonización de leñosas arbustivas: la primera es continua y corresponde al espacio potencialmente colonizable, la segunda es discontinua y está representada por los parches de vegetación; y en etapas más desarrolladas del BTC se han encontrado patrones de asociación y agregación entre especies arbustivas y arbóreas (Arriaga *et al.*, 1993). Tales patrones sugieren la existencia de mecanismos facilitadores implicados en el desarrollo de ensambles de vegetación leñosa donde coexiste más de una especie, que son posteriores a los estadios tempranos (semillas y plántulas) y suponen una influencia directa en la estructuración y el ensamblaje de comunidades durante la sucesión.

Un enfoque para analizar el ensamblaje es a través de la evaluación de rasgos funcionales en comunidades locales (Schöb *et al.*, 2012), desde una perspectiva funcional-estructural de la

coexistencia (Chang y HileRisLambers, 2016). La facilitación puede influenciar el ensamblaje de la comunidad basada en rasgos a través de dos procesos ecológicos claves: el filtrado ambiental (filtrado de hábitat) y la diferenciación de nicho (similitud limitante) (Kraft *et al.*, 2008). El filtro ambiental selecciona un conjunto de especies con atributos funcionales similares, generando una sub-dispersión (convergencia) de valores de los rasgos en las comunidades, ya que determina los límites y rango de la distribución de los rasgos funcionales (Grime, 2006; Jung *et al.*, 2010); mientras que la diferenciación de nicho previene la similitud funcional entre las especies coexistentes, afectando la distribución de rasgos (*i.e.* espaciamiento homogéneo de rasgos) dentro de los límites ajustados por el filtro ambiental, lo que conduce a una sobre-dispersión (divergencia) de valores de rasgos dentro de las comunidades (Schöb *et al.*, 2012; Jung *et al.*, 2010). Para evaluar el efecto potencial de la facilitación en el ensamblaje de la comunidad basado en rasgos, vía mecanismos de filtrado ambiental y/o diferenciación de nicho, se examinó –a escala de individuos- la distribución de tres rasgos funcionales que ocurren en ensambles o núcleos donde coexisten más de una especie leñosa, establecidos dentro de comunidades secundarias tempranas de BTC enclavado en una región semiárida. Su estudio se aborda desde: *a*) un enfoque funcional, basado en la evaluación de rasgos funcionales e incorporando la facilitación como eje de análisis y *b*) un enfoque estructural, analizando los patrones de coexistencia como dimensión de estructuración.

Las preguntas centrales de este estudio son: 1) ¿Los ensambles de especies son subconjuntos aleatorios del proceso sucesional en las comunidades, 2) ¿La coexistencia en ensambles de especies determina un patrón de organización y ensamblaje en las comunidades sucesionales tempranas? y 3) ¿El efecto de la facilitación en el ensamblaje de la comunidad basado en rasgos, está mayormente asociado con mecanismos de filtrado ambiental o procesos de diferenciación de nicho? Se hipotetiza que: 1) los ensambles (subconjuntos o núcleos) de especies son entidades de coexistencia no aleatoria y de significancia ecológica en la sucesión, y 2) si la facilitación influye y modifica el ensamblaje, entonces la distribución de los valores de los rasgos funcionales dentro de los ensambles (especies coexistentes) debería mostrar rangos sin traslape (efecto de variación de rango) y/o rangos más grandes (efecto de expansión de rango) en los valores de los rasgos, como resultado del filtrado ambiental; en



consecuencia, se vería alterado el espaciamiento de los valores de los rasgos funcionales en los ensambles, como resultado de su efecto en la diferenciación de nicho.

El objetivo es conocer los mecanismos de facilitación implicados en los patrones de coexistencia de las especies dentro de los ensambles, para así determinar su contribución específica en la estructuración y ensamblaje de comunidades sucesionales tempranas del BTC en el Bajío Queretano.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### *Área de estudio*

El estudio se condujo en tres sitios con BTC sucesional temprano del Bajío Queretano, distribuidos entre los municipios de Querétaro, El Marqués, y Huimilpan, en el suroeste del estado de Querétaro (20° 29', 20° 45' Norte y 100° 17', 100° 37' Oeste, Figura 1). Esta área se localiza en la confluencia de las provincias fisiográficas Eje Neovolcánico y el extremo sur del Altiplano Mexicano. La altitud oscila entre 2000 y 2300 m snm, el sustrato geológico corresponde a rocas basálticas del Cuaternario que forman litosoles. El clima es semiárido (BS) según la clasificación de Köppen, modificada por García (1988), con 550 mm de precipitación anual y 18°C de temperatura media anual (INEGI, 1986). La estación lluviosa ocurre entre junio y octubre. La vegetación corresponde a bosque tropical caducifolio en distintas fases sucesionales (Rzedowski y Calderón, 1987).

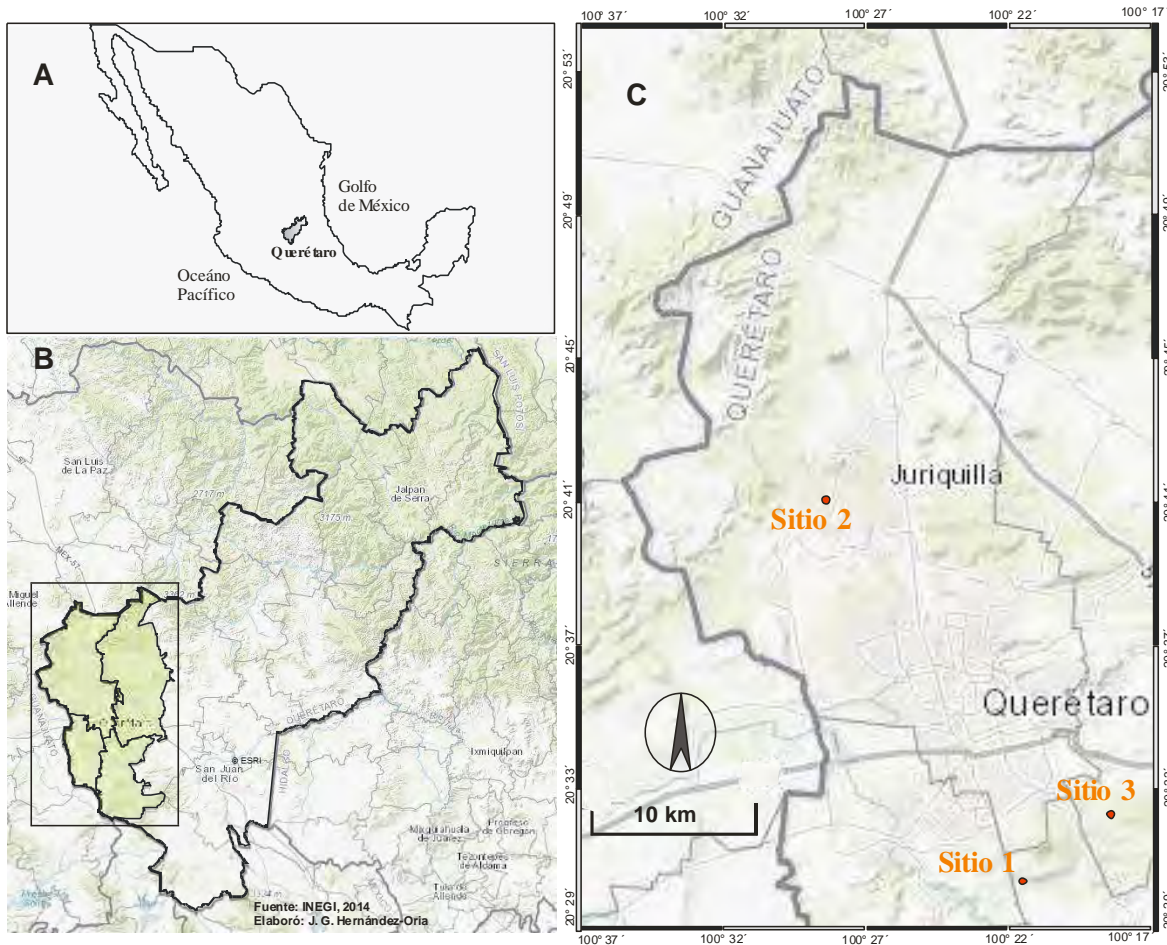


Figura 1. Localización del área de estudio. Estado de Querétaro, México (A), municipios del Bajío Queretano (B) y los tres sitios de estudio del BTC sucesional (C).

### *Selección de sitios*

Los criterios para elegir los tres sitios de estudio fueron: *i*) homogeneidad en las características geológicas y del suelo, *ii*) altitud, *iii*) estatus sucesional (fisonomía matorraloide, con predominancia de la fase arbusto-árbol) y *iv*) prevalencia de factores de disturbio semejantes.

### *Diseño del muestreo*

Cada parcela de muestreo seleccionada se delimitó en un área de 50m x 20m (0.1ha), subdividida en 5 cuadrantes de 10m x 20m. En cada parcela se identificaron los ensambles (núcleos, parches o manchones), definidos como agrupaciones de más de una especie leñosa (2, 3, 4, 5, 6...hasta  $n$  especies) bien delimitadas por suelo desnudo. La distancia máxima

entre tallos de dos especies interactuantes (el ensamble más simple) varió entre 1 y 1.5m. A esta escala espacial se detectan apropiadamente las interacciones entre especies vecinas (Swenson *et al.*, 2007). Por cada ensamble se registró la especie, el número de especies, individuos por especie, altura, cobertura y el diámetro a la altura del pecho de los individuos  $\geq 1$  cm de cada ensamble. Los datos se registraron en dos matrices de especies x sitios, una cuantitativa (datos estructurales) y otra de incidencia.

### ***Evaluación de rasgos funcionales***

Se examinó la distribución y variación de tres rasgos funcionales clave, potencialmente involucrados en los procesos de filtrado de hábitat (filtrado ambiental) y la diferenciación de nicho en comunidades sucesionales de BTC: 1) área foliar específica (AFE), medida como la razón entre el área foliar y la masa foliar; 2) contenido de materia seca foliar (CMSF) medida como el peso seco foliar dividido por el peso fresco foliar saturado de agua; y 3) masa (peso) de las semillas (PS). Los tres rasgos son representativos y clave de procesos biológicos y responden a la variación ambiental y repartición de recursos durante la sucesión (Westoby, 1998, Kraft *et al.*, 2008). La capacidad fotosintética y el crecimiento están asociados con el AFE, cuyo valor generalmente incrementa con el aumento de la temperatura y la disponibilidad de luz y es inversamente proporcional al CMSF; atributo que aumenta con la disponibilidad hídrica como rasgo conservativo, mientras que MS está implicado en las estrategias de dispersión como proceso esencial en la sucesión (Lohbeck *et al.*, 2013). Los valores de los rasgos funcionales de cada especie se ajustaron al valor ‘promedio’, no obstante se reconoce la importancia de la variación intraespecífica de rasgos (Jung *et al.*, 2010, Bhaskar *et al.*, 2014). Los rasgos funcionales foliares (excepto cactáceas) de los ensambles se evaluaron durante el período de mayor acumulación de biomasa (junio-agosto de 2016), de acuerdo con protocolos estandarizados (Cornelissen *et al.*, 2003). La colecta de semillas se realizó de septiembre de 2016 a septiembre de 2017.

### ***Datos de los rasgos funcionales***

15 muestras (individuos) de cada una de las especies presentes en los ensambles fueron seleccionados para efectuar las mediciones de los rasgos en cada sitio. Los parámetros se evaluaron en hojas maduras, saludables, expuestas al sol y pesadas *in situ* (Garnier *et al.*,

2001). De cada hoja (muestra) se obtuvo una imagen digital *in situ* para estimar el área foliar mediante *Image-J* (Rasband, 2008). Posteriormente cada hoja se deshidrató en secadora por 48 horas a 50°C para obtener su peso seco. El CMFS ( $\text{g kg}^{-1}$ ) se determinó después de una rehidratación completa. A las semillas colectadas entre 2016 y 2017 se les determinó su peso seco (g).

### ***Análisis de datos***

Por cada rasgo funcional se calcularon cuatro métricas dentro de cada ensamble (núcleo) en cada uno de los tres sitios. Para detectar filtrado de hábitat (filtrado ambiental) se utilizaron las siguientes: 1) media; 2) la distribución de los valores de los rasgos funcionales dividido en: *a*) límite inferior y *b*) límite superior; 3) El rango de los valores de los rasgos, medido como la diferencia entre el límite superior e inferior de los valores de los rasgos y 4) el espaciamiento de rasgos funcionales (espacio de rasgo en el ensamble) para detectar la diferenciación de nicho. Este parámetro es medido como el coeficiente de variación de las diferencias en la distancia (CV\_DVC) entre valores de rasgos funcionales de especies vecinas sucesivas dentro del ensamble (Kraft *et al.*, 2008; Jung *et al.*, 2010). Cada ensamble se analizó como una comunidad individual a la que se aplicó un método de clasificación para obtener las matrices de distancias relativas entre especies para calcular la métrica CV\_DVC. Los valores bajos de CV\_DVC indican un espaciamiento homogéneo de rasgos entre las especies co-ocurrentes en el ensamble y un alto nivel de diferenciación de nicho (límites a la similitud), mientras que valores altos indican agregación de especies en el espacio del rasgo (Schöb *et al.*, 2012). Este valor no es afectado por la media o el rango de los rasgos, sino que los valores de rasgos se analizan como distancias. Un análisis preliminar de la composición de los ensambles encontrados sugirió que las diferencias en los límites de los rasgos entre *Calliandra eriophylla* (Fabaceae), una especie ‘fundadora’ (‘cojín’), así como la combinación de *C. eriophylla-Mimosa monancistra* y el resto de las especies, se asumieran como indicadores de *efectos de variación del rango* del filtro ambiental, los cuales pueden ocurrir si ambos límites (superior e inferior) cambian en la misma dirección; y/o indicar *efectos de expansión del rango* si un límite cambia hacia valores más altos o más bajos; o si los cambios en los límites superior e inferior fueran de extensión desigual (Schöb *et al.*, 2012). Los efectos tanto de variación como de expansión del rango en la distribución de

rasgos, son mutuamente compatibles (Schöb *et al.*, 2012). Con base en este precedente, la magnitud del cambio en los límites de los rasgos (el efecto de contracción/expansión) en las dos colas de distribución (límite superior y límite inferior) se cuantificaron como: *i*) la diferencia entre los límites más bajos entre ensambles con y sin *C. eriophylla* y *C. eriophylla-M. monancistra* (*i.e.* la expansión/contracción en la cola más baja de la distribución del rasgo y *ii*) la diferencia entre los límites más altos de ensambles con y sin *C. eriophylla* y *C. eriophylla-M. monancistra* (*i.e.* la expansión/contracción en la cola superior de la distribución del rasgo). Estos efectos de expansión/contracción se evaluaron con pruebas de *t*-Student y los ensambles pareados a través del procedimiento de signos y significación de Wilcoxon.

### **Modelos nulos**

Las matrices binarias de los tres sitios se aleatorizaron mediante el algoritmo secuencial de intercambio que mantiene fijo el total de especies en columnas y filas, asumiendo independencia entre las especies y baja probabilidad de error estadístico tipo I (Gotelli, 2000). Ambos procedimientos se ejecutaron en *EcosimR* 1.0 (Gotelli y Ellison, 2013; R Development Core Team, 2011) y se crearon 5000 comunidades aleatorias que se compararon con los valores observados. La métrica usada por cada comunidad fue el índice C-score (Stone y Roberts, 1990) que mide la tendencia a no co-ocurrir entre de pares de distribución complementaria en la comunidad (pares de especies que no coexisten), indicativo del grado de segregación e inverso de la coexistencia (Gotelli y Graves, 1996). Si la competencia es un factor regulador en la estructuración de la comunidad (*i.e.* las especies coexistirían raramente con sus competidores), se esperaría un C-score grande con relación a una comunidad ensamblada al azar. Para determinar si el valor C-score es mayor o menor que lo esperado por azar (ausencia de interacciones entre especies), se calculó el efecto estandarizado del tamaño como:

$$EET = (I_{obs} - I_{null}) / \sigma_{null}$$

donde  $I_{obs}$  es la métrica observada e  $I_{null}$  y  $\sigma_{null}$  son la media y desviación estándar, respectivamente, de la distribución nula (Gotelli y McCabe 2002); que cuantifica, en unidades de desviación estándar, la desviación del valor C-score de la distribución nula. Los

valores > 2 confirman significancia con un nivel de confianza del 95 %. Este procedimiento se realizó para cada comunidad (completa) y su fracción de especies correspondiente a los ensambles o núcleos.

Las frecuencias observadas del número  $n$  de especies coexistentes/ensamble o núcleo ( $n = 2, 3, 4, 5 \dots 19$ ) se contrastaron con un modelo nulo para obtener el número de combinaciones o arreglos posibles en grupos de  $n$  especies (frecuencia esperada), a partir de la riqueza total de especies/sitio usando el siguiente modelo combinatorio:

$$C^n = \frac{n!}{r!(n-r)!}$$

Donde  $n!$  es el factorial de  $n$ ,  $n! = 1 \times 2 \times 3 \times \dots \times n$  y  $r =$  especies/ensamble ( $r = 2, 3, 4 \dots 19$ ). La probabilidad para cada caso (frecuencia) se obtuvo con el cociente de  $r/C^n$ . Adicionalmente para cada ensamble se determinó la densidad de individuos, diversidad funcional (Lavorel *et al.*, 2008) y riqueza de especies.

## RESULTADOS

Se registraron 156 ensambles o núcleos repartidos en los tres sitios (52, 50 y 54 en La Noria, El Paisano y El Rosario, respectivamente; ver Apéndices 1 y 2). La frecuencia de las diferentes combinaciones de ensambles de más de una especie observados en los tres sitios fue bastante menor a lo esperado por azar (Figura 2), lo que indica limitaciones y selectividad en la dispersión de especies.

El análisis combinatorio determinó probabilidades (cociente de frecuencias observadas/esperadas) extremadamente bajas (Tabla 1) en la distribución de especies en los ensambles, por lo tanto el patrón de ensambles en las comunidades no sigue un esquema estocástico.

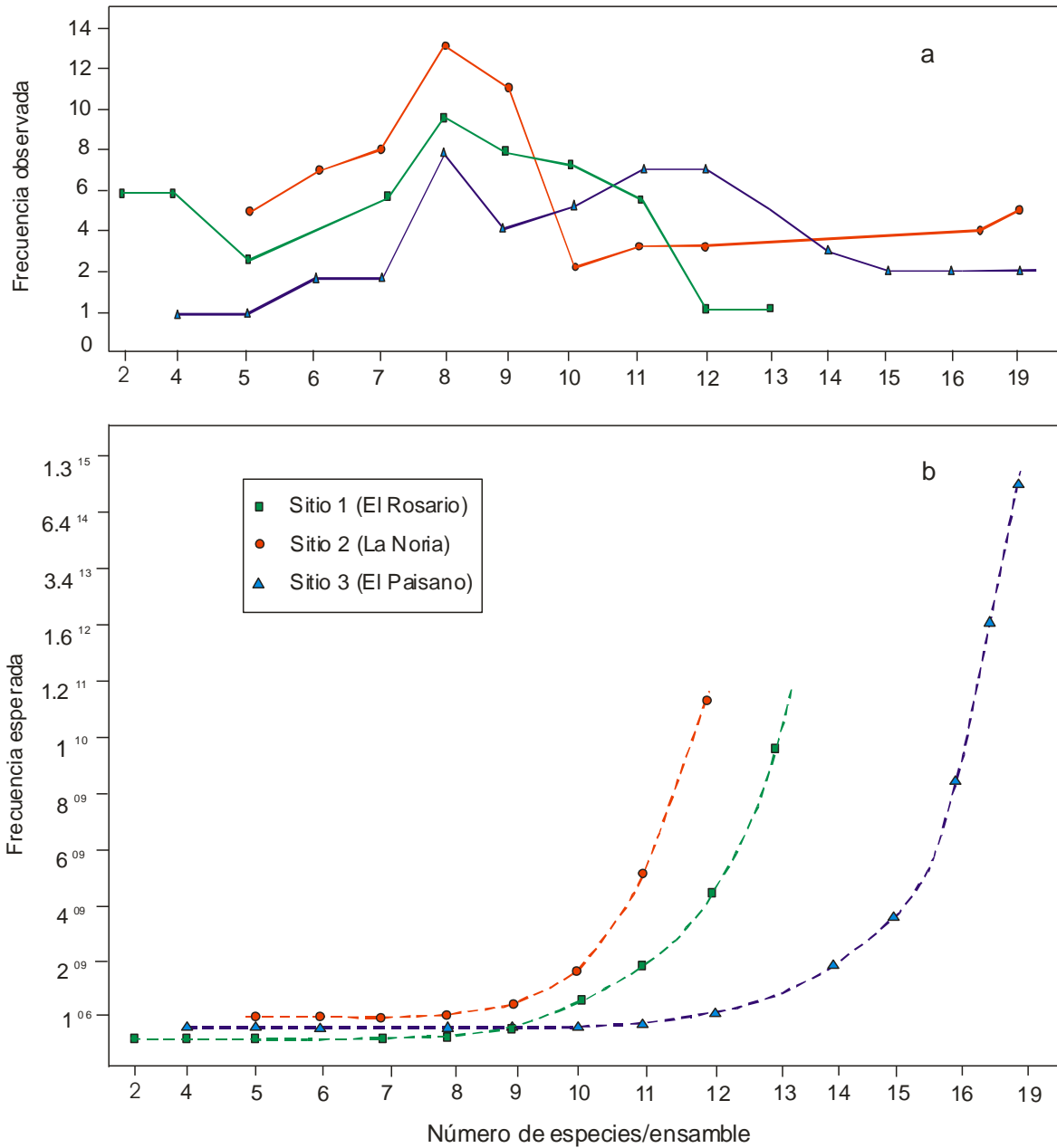


Figura 2. Distribución observada (a) y esperada (b) de la frecuencia de especies coexistentes en ensambles de tres comunidades sucesionales de BTC.

Tabla 1. Total de especies observadas ( $n$ ), grupos de especies observadas por ensamble ( $r$ ) y la probabilidad ( $p$ ) correspondiente para cada frecuencia de ensambles en las tres comunidades de BTC sucesional muestreadas.

Sitios	$n$	$r$	$p$
La Noria	42	5	$5.8^{-6}$
		6	$1.1^{-6}$
		7	$2.9^{-7}$
		8	$1.1^{-7}$
		9	$2.4^{-8}$
		10	$1.3^{-9}$
		11	$7.1^{-10}$
		12	$2.7^{-10}$
El Paisano	45	4	$6.7^{-6}$
		5	$8.1^{-7}$
		6	$2.4^{-7}$
		7	$4.4^{-8}$
		8	$3.2^{-8}$
		9	$4.5^{-9}$
		10	$1.5^{-9}$
		11	$6.8^{-6}$
		12	$2.4^{-10}$
		13	$6.8^{-11}$
		14	$1.7^{-11}$
El Rosario	54	15	$5.7^{-12}$
		16	$3.1^{-12}$
		19	$8.3^{-13}$
		2	$1.8^{-5}$
		4	$9.4^{-7}$
		5	$1.9^{-7}$
		7	$5.0^{-8}$
8	$3.2^{-8}$		
		9	$7.6^{-9}$
		10	$1.3^{-9}$
		11	$3.3^{-10}$
		17	$8.4^{-14}$
		19	$2.7^{-14}$

El índice C-score observado para las tres comunidades fue significativamente mayor que lo esperado por azar, lo que indica una muy baja tendencia a la segregación (escasa co-ocurrencia de especies) y en contraparte, una mayor coexistencia entre especies. Igualmente las especies distribuidas en ensambles mostraron un patrón de coexistencia altamente significativo, contrario a lo estimado para las comunidades simuladas (Tabla 2). En ambos casos hay total ausencia de procesos aleatorios que determinen la distribución de especies en los ensambles.



Tabla 2. Valores de C-score observados (*obs*) y aleatorizados (*sim*), *E.E.T* = efecto estandarizado del tamaño y probabilidad (*p*) en tres sitios de BTC sucesional. La matriz A corresponde a la comunidad entera y la matriz B a la fracción de ensambles por sitio.

	<u>Sitio 1(La Noria)</u>		<u>Sitio 2 (El Paisano)</u>		<u>Sitio 3 (El Rosario)</u>	
	<u>Matriz A</u>	<u>Matriz B</u>	<u>Matriz A</u>	<u>Matriz B</u>	<u>Matriz A</u>	<u>Matriz B</u>
C-score <i>obs</i>	37.1	35.8	42.2	47.9	39.3	44.1
C-score <i>sim</i>	36.0	35.0	41.5	46.9	38.4	43.4
<i>E.E.T.</i>	5.4	2.6	2.7	3.3	3.8	3.1
<i>p</i>	< 0.0000001	0.009	0.007	< 0.000001	< 0.000001	0.0002

### **Variación estructural en los ensambles**

La altura promedio (cm) fue mayor entre los individuos que conformaron los ensambles que en la comunidad restante, al igual que una mejor y mayor representación de clases diamétricas. El aumento de la cobertura de los ensambles se correlacionó positivamente con el incremento de la densidad de individuos/ensamble (Figura 3).

### **Diversidad funcional, densidad de individuos y riqueza de especies**

El valor máximo observado del número de individuos por ensamble resultó alto (32) y significativamente mayor en el sitio 1 (La Noria). La variación de la diversidad funcional fue semejante en los tres sitios, pero fue mayor que la riqueza de especies por ensamble, con un valor significativamente más alto en el sitio 3 (Figura 4).

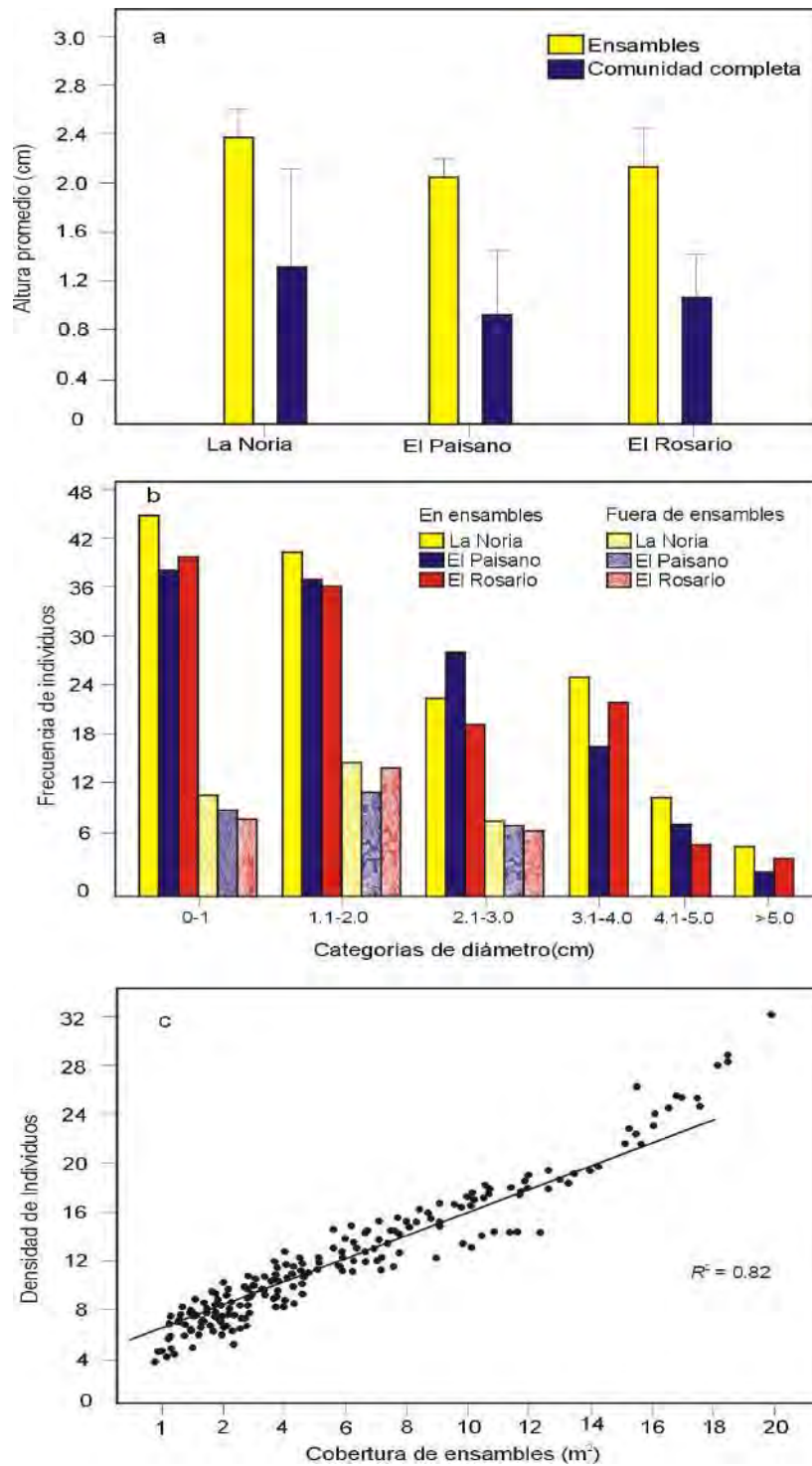


Figura 3. Características estructurales de los ensambles con relación a la comunidad sucesional en términos de altura(a), estructura de tamaños (b) y cobertura (c).

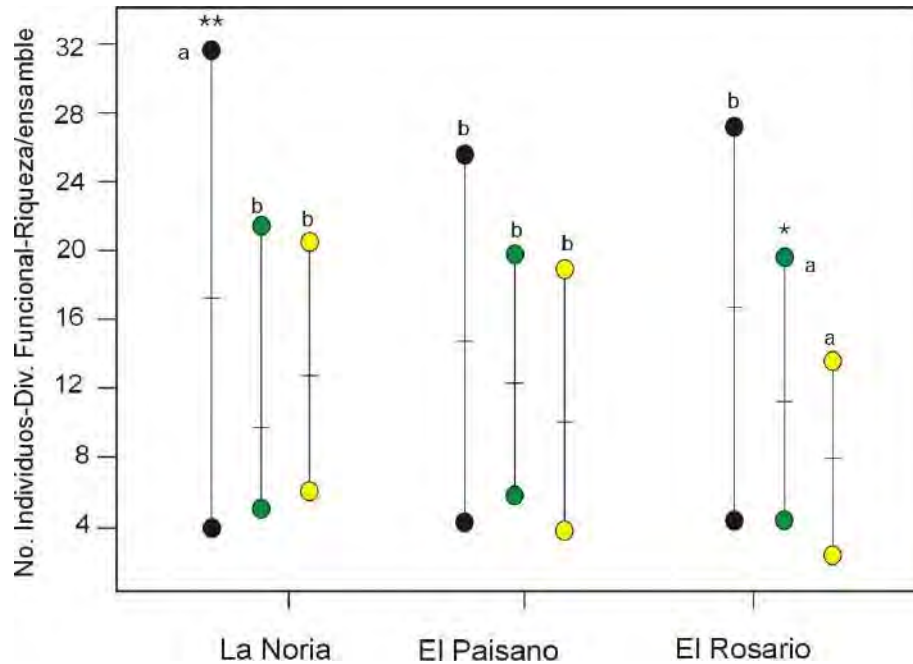


Figura 4. Valores máximos, mínimos (círculos) y promedios (guión) de la densidad de individuos, diversidad funcional y riqueza de especies en el conjunto de ensamblajes evaluados en los tres sitios. Círculos negros, número de individuos; círculos verdes, diversidad funcional; círculos amarillos, riqueza de especies. \*\*,  $p < 0.01$ ; \*  $p < 0.05$  (prueba  $t$ -Student). Letras diferentes en una variable indica diferencia significativa a  $p < 0.03$  (Kruskal-Wallis,  $\chi^2 = 11.2$ , g.l. = 2).

### Dimensiones de rasgos funcionales (rango y límites de rasgos)

Los ensamblajes se clasificaron en dos categorías para explorar su posible papel como ‘especies nodriza’, según la presencia y ausencia de las siguientes especies: 1) *Calliandra eriophylla* y 2) la dupla *C. eriophylla*-*Mimosa monancistra*. La densidad de la distribución de ensamblajes ( $n$ ) relativa a la presencia\ausencia indicada fue 44\8, 36\14 y 49\13 para los sitios La Noria, El Paisano y El Rosario, respectivamente. Se observaron variaciones en el rango por cambios en los límites inferiores y superiores de los rasgos funcionales evaluados. En presencia de *Calliandra eriophylla* y *C. eriophylla*-*Mimosa monancistra*, el efecto más frecuente en los ensamblajes fue un aumento en los límites más bajos, expandiendo significativamente el rango (uni y bi-direccional) en área foliar específica y contenido de materia foliar seca; mientras la masa de semillas aumentó en los límites superiores o permaneció sin cambios. En ausencia de estas especies ‘cojín’ hubo mayormente un efecto

significativo de contracción del rango y sólo un aumento del límite inferior en la masa de semillas (Figura 5).

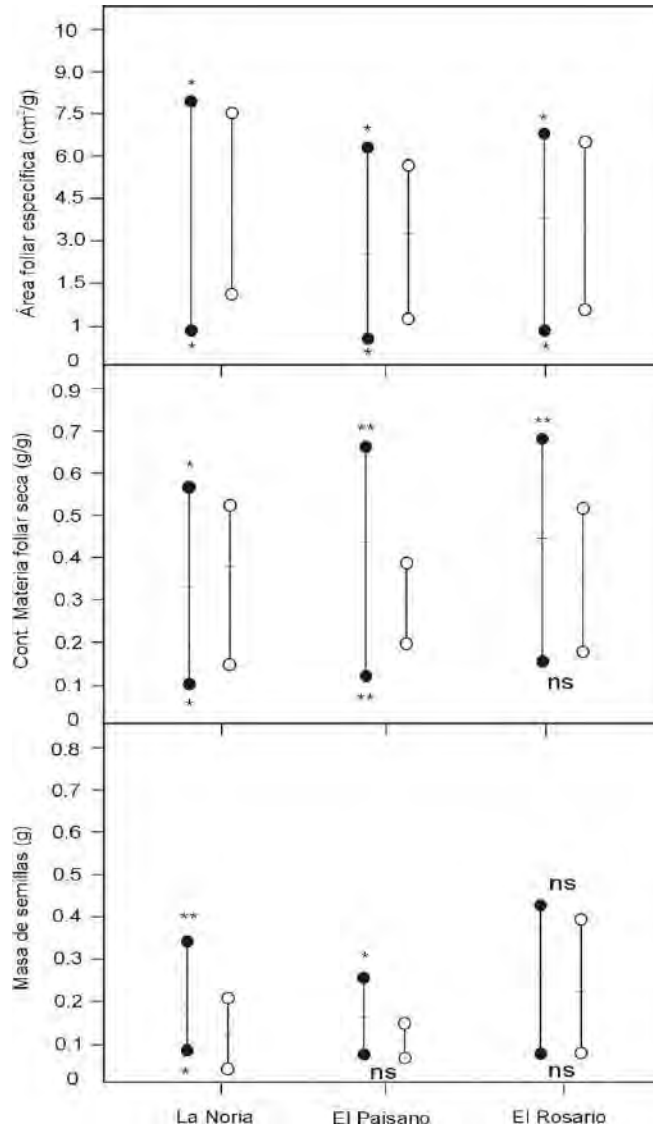


Figura 5. Rangos y límites de rasgos funcionales: área foliar específica, contenido de materia foliar seca y masa de las semillas en tres sitios con ensambles sucesionales. Se indica la presencia (círculos negros) y ausencia (círculos vacíos) de *C. eriophylla* en los ensambles de La Noria y El Rosario, y *C. eriophylla-Mimosa biuncifera* en el sitio El Paisano. \*\*,  $p < 0.01$ ; \*  $p < 0.05$ ; ns, no significativo; indican los resultados de la prueba de Wilcoxon para determinar diferencias significativas de expansión o contracción de valores de los rasgos funcionales.

## Espaciamiento de rasgos funcionales

Se encontró una pobre homogeneidad de rasgos entre vecinos para el área foliar específica, contenido de materia foliar seca y masa de semillas, tanto en ensambles con presencia de *C. eriophylla* y *C. eriophylla-M. biuncifera*, como en su ausencia. La tendencia generalizada fue el alto grado de agregación para los tres rasgos evaluados, siendo significativamente mayor el efecto de espaciamiento agregado en los ensambles con *C. eriophylla* y *C. eriophylla-M. biuncifera* que en ausencia de éstas (Figura 6).

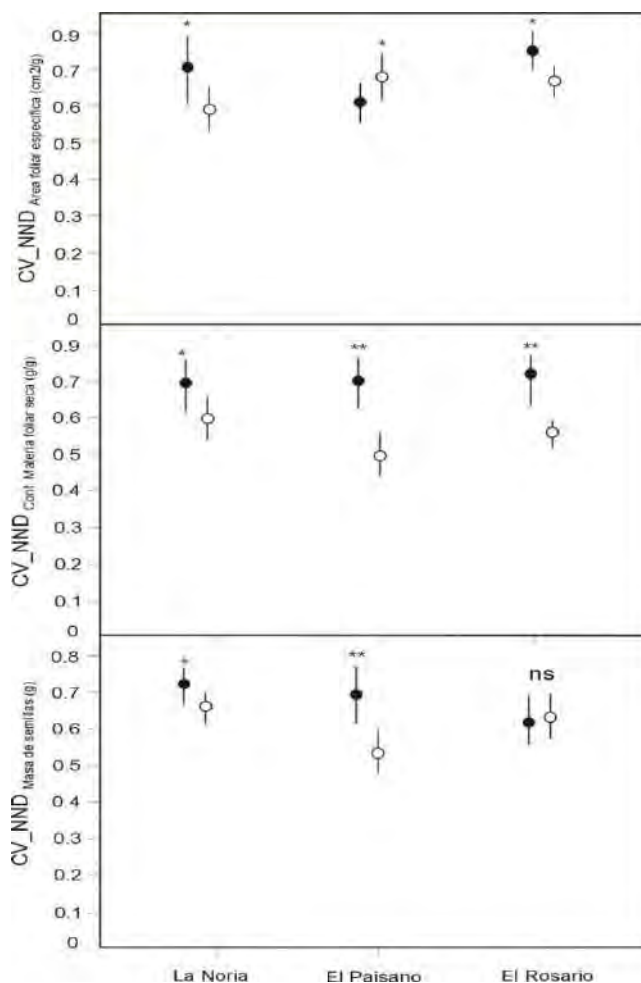


Figura 6. Espaciamiento de rasgos funcionales (medido a través del coeficiente de variación de la distancia de dos valores de rasgos sucesivos de plantas vecinas, (CV\_NND)) del área foliar específica, contenido de materia foliar seca y masa de las semillas en ensambles de especies en tres sitios sucesionales. Los valores desplegados son medias  $\pm$  1 desviación estándar. Se indica la presencia (círculos negros) y ausencia (círculos vacíos) de *C. eriophylla* en los ensambles de La Noria y El Rosario, y la dupla *C. eriophylla-Mimosa biuncifera* en el sitio El Paisano. \*\*,  $p < 0.01$ ; \*  $p < 0.05$ ; ns, no significativo (prueba de Wilcoxon).

## DISCUSIÓN

### *Coexistencia y facilitación de especies*

Un principio general para mostrar la incidencia de interacciones (positivas o negativas) en los últimos años es el análisis de los patrones de coexistencia entre especies de una comunidad y el papel de la estocasticidad en el proceso (Ulrich y Gotelli, 2012). Las asociaciones especie-específicas entre plantas que muestran patrones no aleatorios, indican la presencia de ‘factores reguladores’ trascendentales en la estructuración de las comunidades (Maluf *et al.*, 2015). Esos ‘factores de regulación’ se identifican como reglas de ensamblaje cuya expresión generalizada es el patrón de co-ocurrencia de grupos o gremios de especies como forma predictiva de conocer qué especies llegan a ser miembros de una comunidad (Siebe y Le Roux, 2017). Las tres principales hipótesis propuestas para explicar tales ‘factores reguladores’ en el ensamblaje de comunidades, originalmente estuvieron basadas en la relativa importancia de la similitud\divergencia ecológica de las especies (Swenson, 2012): 1) una interacción biótica como la facilitación debería promover la divergencia local en las estrategias de las plantas (Tilman, 1982); 2) el filtrado por ambiente biótico debería promover convergencia local en las estrategias vegetales (Keddy, 1992) y 3) el modelo neutral (Hubbell, 2000), enfocado en la importancia de la estocasticidad en los procesos de ensamblaje. No obstante, estas hipótesis no lograban apoyar o rechazar la importancia relativa de la convergencia\divergencia en estructurar comunidades (Swenson *et al.*, 2012).

De acuerdo con la hipótesis del ‘gradiente de estrés’ (Callaway y Walker, 1997), las interacciones planta-planta (*e.g.* facilitación, competencia) se favorecen y parecen ser más frecuentes en ambientes severos, como los áridos y semiáridos (Pugnaire *et al.*, 1996, Flores y Yeaton, 2000); así como los ambientes creados por la perturbación derivada del manejo antrópico del BTC (McDonald *et al.*, 2010), donde la remoción total o parcial de la vegetación altera fuertemente las condiciones hídricas, lumínicas y del suelo (Williams-Linera y Lorea, 2009; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Por lo tanto, cabría esperar que en la región del Bajío Queretano un BTC predominantemente semiárido podría presentar interacciones de este tipo con frecuencia. Esta idea se había formulado anteriormente en otras regiones semiáridas con BTC, tales como Sonora y Baja California. (Arriaga y León 1989; *et al.*, 1993; Álvarez-Yepiz *et al.*, 2008); sin embargo, su influencia en la estructuración de las

comunidades forestales estacionalmente secas puede ser más significativa de lo que previamente se pensaba (Derroire, 2016a).

La evidencia encontrada de la facilitación como mecanismo involucrado en el reclutamiento de varias especies durante la sucesión temprana del BTC, ligada al incremento estructural y funcional de ensambles de especies, apoya la hipótesis de procesos endógenos no estocásticos en el ensamblaje de comunidades, los cuales deben identificarse directamente como procesos que organizan las comunidades (D'Amen *et al.*, 2015). De hecho, la facilitación es considerada una regla de ensamblaje en las comunidades (Valiente-Banuet y Verdú, 2013). Aunque este trabajo no constató si los ensambles o la nucleación *per se* son entidades promotoras de riqueza filogenética, sí lo son en términos de diversidad funcional y riqueza de especies, lo que podría sugerir que en esta organización temprana de comunidades el incremento de la diversidad filogenética es parte intrínseca del ensamblaje.

Se ha argumentado que al expandir los nichos de regeneración de las especies involucradas, la facilitación favorece la coexistencia y contribuye al conservadurismo filogenético del nicho que aglutina especies no emparentadas filogenéticamente (Valiente-Banuet y Verdú, 2007), dado que la similitud y divergencia de rasgos definen el nicho entre especies relacionadas (Ackerly, 2003). Al parecer en ciertos casos de comunidades secundarias del trópico húmedo, la convergencia funcional de especies implica una divergencia filogenética, y por lo tanto, la co-existencia temprana sin aparente exclusión (Muscarella *et al.*, 2015).

#### *Mecanismos de filtrado ambiental*

Teóricamente se infiere un proceso de filtrado ambiental si las especies funcionalmente similares tienden a co-ocurrir más de lo esperado por azar; o se infiere un proceso de diferenciación de nicho si la coexistencia entre especies funcionalmente similares es menor a lo esperado por azar (Fukami *et al.*, 2005). Si bien el papel de la estocasticidad ha sido subestimado fuertemente por la evidencia empírica de patrones múltiples en la organización\ distribución\ abundancia de muchos grupos de plantas (Gotelli, 2000), estudios recientes han re-abierto el debate sobre la trascendencia del azar como impulsor del ensamblaje temprano, aunque en comunidades vegetales de la tundra (Marteinsdóttir *et al.*, 2018), de condicionantes físico-bióticos muy distintos al BTC.

Los datos resultantes del presente estudio muestran que el ambiente abiótico sí ejerce un efecto en la distribución de los rasgos funcionales, cuantificable tanto en el filtrado ambiental como en la diferenciación de nicho. Gran parte de ese efecto quedó capturado en los rasgos funcionales de las especies involucradas organizadas en ensamblajes a partir de especies ‘cojín’ (Kikvidze, *et al.*, 2015), tales como *C. eriophylla* y *M. monancistra*. Las diferencias significativas observadas sugieren marcada influencia en la distribución de los rasgos funcionales entre especies asociadas a ensamblajes y no asociadas. Estas especies nodriza o ‘cojín’, (según lo observado, esta propiedad fue mayor en *C. eriophylla*) tienen marcada influencia en el ensamblaje de la comunidad a través del filtrado ambiental o de hábitat, especialmente a la escala espacial evaluada que se considera pequeña ( $\geq 1\text{m}$ ), lo que permitió analizar individuos. El efecto específico sobre los ensamblajes con especies ‘cojín’ o ‘nodriza’ es la activación de los tres mecanismos de facilitación encontrados en el filtrado ambiental: 1) efectos de variación del rango, 2) variación del rango y expansión y 3) expansión del rango. Esta tríada de mecanismos facilitadores es la causa funcional de la expansión de nicho que hace posible la coexistencia de especies. Este tipo de relaciones no habían sido reportadas para el BTC. Debe advertirse que los mecanismos de expansión del filtrado ambiental son compatibles entre sí, y con el tiempo uno puede transformarse en otro mecanismo (Palmer *et al.*, 2003; Schöb *et al.*, 2012). Son necesarios nuevos estudios sobre cómo es la respuesta de los ensamblajes hacia gradientes ambientales o variables físicas específicas, así como la inclusión de otros rasgos funcionales globales de importancia nodal (*e. g.* densidad de madera), de los cuales se desconoce su papel en el ensamblaje basado en rasgos.

Aunque el nodrizaje en las comunidades es un concepto bien conocido, en el caso del BTC se ha utilizado bastante menos, no obstante en la última década en varios trabajos se reconoce el efecto positivo de algunas especies secundarias sobre otras (maduras). Estas modificaciones en las condiciones del suelo (*e.g.* disponibilidad hídrica, reducción de la temperatura superficial) que favorecen un mejor crecimiento, se atribuyen a ciertas especies que actúan como nodrizas de especies maduras en el BTC, especialmente durante las fases tempranas del ciclo vital como el establecimiento y crecimiento (Sánchez-Velasquez *et al.* 2004; Miranda-Jácome *et al.* 2013; Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012; Espinosa *et al.*, 2016).



Al parecer una combinación de efectos físicos favorables en los ensamblajes mejora el desempeño de especies con valores altos de área foliar específica, como los correspondientes a plantas multicaules de las etapas tempranas (e.g.: *Calliandra eriophylla*, *Mimosa* sp., *Cithaerexylum lycioides*, *Karwinskia humboldtiana*, *Forestiera phylleoroides*, *Celtis pallida*, *Anisacanthus quadrifidus*, entre otras), del BTC estudiado. Este grupo de especies coexisten y se agregan a los ensamblajes formando los contingentes indicadores de expansión y variación del rango. Por lo tanto, estructuralmente se incrementa la densidad de individuos que trae consigo un incremento de riqueza de especies, acoplada con una ganancia en diversidad funcional. Para el caso de la materia foliar seca también hay expansión y variación significativas del intervalo en los ensamblajes, lo que favorecería la coexistencia con elementos arbóreos que son tempranos en la sucesión. En consecuencia, el reclutamiento en ensamblajes parece incluir especies que asignan recursos y tienen tasas altas de crecimiento (leguminosas distintas a *C. eriophylla* y diversos arbustos), al igual que especies retenedoras de recursos, tales como arbustos multicaules y árboles pioneros. Respecto a la distribución de rasgos según el peso de las semillas, los ensamblajes son repositorios de especies con semillas generalmente pequeñas (corta dispersión), sin embargo la variación del rango que mostraron permite la coexistencia con semillas de mayor tamaño, propias de algunos árboles pioneros.

En contraparte a la expansión y variación, los casos de contracción de los rasgos que acortan la variación y distribución del rango sugieren cambios (restricción ambiental) en alguna condición abiótica que puede intensificar la competencia entre las especies que integran los ensamblajes, incluyendo las especies ‘nodriza’ o ‘cojín’. Dicho fenómeno puede surgir en función del aumento de la densidad entre las especies beneficiarias del ensamblaje, lo cual reduciría el hábitat para otras especies que son pobre competidoras o de menor aptitud; es decir, en la coexistencia de ensamblajes se combinarían efectos positivos y negativos. De hecho, en el bosque tropical húmedo se cuenta con evidencia empírica de los efectos simultáneos de facilitación y competencia (Long *et al.*, 2013).

Entre las condiciones y efectos que son beneficiosos para unas especies y negativos para otras, se encuentran la acumulación de mantillo (limitaciones y/o inhibición de la germinación y establecimiento *vs* acopio de propágulos y/o aumento de la germinación y establecimiento), reducción de la radiación fotosintética activa (limitaciones al crecimiento

vs incremento del crecimiento), entre otras. En general la expansión del rango observada en el área foliar específica y el contenido de materia foliar seca indica un filtrado ambiental menos restrictivo, y apoya el efecto de rango expandido en los ensambles con las especies ‘cojín’ *C. eriophylla* y *M. monanctris*. En esta circunstancia podría pensarse que hay un mejoramiento en las condiciones microambientales y del suelo, así como una mejor disponibilidad de recursos y mayor variabilidad espacial de éstos.

### *Mecanismos de diferenciación de nicho*

Un espaciamiento de rasgos bastante heterogéneo fue el principal efecto de los ensambles con presencia de especies ‘cojín’. En ausencia de éstas, el patrón siguió una tendencia similar y consistente en las respuestas de los tres rasgos funcionales evaluados. En una fase sucesional temprana este espaciamiento entre especies vecinas sugiere que: *a*) la heterogeneidad ambiental a esa escala está desigualmente repartida, a pesar de que en tiempo y espacio un microambiente heterogéneo promueve la diferenciación de nicho, *b*) en la ocupación espacial del microhábitat no hay preferencias aparentes o distinguibles en las especies coexistentes y *c*) hay un alto grado de divergencia funcional en los ensambles. Puede establecerse que en esta fase temprana de la sucesión la heterogeneidad microambiental inmersa en los ensambles no es un impulsor fuerte en la diferenciación de nicho, sino un factor que favorece la agregación de especies y en consecuencia un incremento en diversidad estructural y funcional acompañadas de alta variación de las distancias inter-vecinales de los rasgos funcionales implicados. La poca o no muy clara diferenciación de nicho es una característica típica de las comunidades inmaduras (Ellison *et al.*, 2005), debido a que los límites a la similitud intra-comunitarios no se han establecido (Jung *et al.*, 2010). A pesar de haber encontrado que al menos un 80 % de ensambles tuvieron entre 6 y 19 especies, la diferenciación de nicho no parece muy relevante en estas comunidades sucesionales tempranas, sin embargo no debe descartarse algún efecto facilitativo vía mecanismos de diferenciación de nicho. En el BTC pueden considerarse indirectamente los estudios que identifican heterogeneidad espacial en la disponibilidad de agua en un contexto de nodrizaje, especies ‘cojín’ o ‘fundadoras’ (e.g. *Mimosa* sp), presentes en etapas tempranas que han mostrado heterogeneidad espacial respecto al nivel de nutrientes del suelo (Herrera-Arreola

*et al.*, 2007; Bernal-Ramírez *et al.*, 2019). Por ello no debe subestimarse el potencial de la diferenciación de nicho como mecanismo de facilitación en la coexistencia de especies.

Antes de integrar la facilitación en la teoría de nicho, se carecía de argumentos para rechazar o apoyar la hipótesis de la importancia relativa de interacciones bióticas vs abióticas en la estructuración de las comunidades. En la actualidad el estudio de la facilitación se ha centrado en la expansión de nicho como fuerza estructuradora en el ensamblaje de comunidades basado en rasgos.

Puesto que los rasgos funcionales reflejan la respuesta realizada (nicho realizado) de una especie hacia las condiciones locales bióticas y abióticas (Viollé 2009), el presente estudio revela que, de acuerdo con este supuesto, la expansión de nicho por efecto de la extensión del rango en el filtrado ambiental es un mecanismo de facilitación que influye en el ensamblaje de la comunidad.

## **CONCLUSIÓN**

- 1) Los ensambles son subconjuntos de especies que ocurren más frecuentemente que lo esperado por azar; son la etapa inicial de organización y ensamblaje de la comunidad.
- 2) La coexistencia de las especies en los ensambles está determinada por mecanismos de facilitación, cuyo efecto es la expansión del nicho; a la vez que se incrementan la diversidad estructural y funcional.
- 3) El filtrado ambiental juega un papel más inmediato que la diferenciación de nicho en el ensamblaje de comunidades tempranas basado en rasgos funcionales.

## LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* 164:S165-84.
- Alvarez-Añorve, M. Y., M. Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G. A., Avila-Cabadilla, L. D. y Gamon, J. A. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99(5): 816–826.
- Álvarez-Aquino, C. y Williams-Linera, G. 2012. Seedling survival and growth of tree species: site condition and seasonality in tropical dry forest restoration. *Botanical Sciences* 90:341–351.
- Álvarez-Yépez J.C., Martínez-Yrizar A., Búrquez A. y Lindquist C. 2008. Variation in vegetation and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:355-366.
- Arriaga, L. y J. L. León. 1989. The Mexican tropical deciduous forest of Baja California Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio* 84: 45-52.
- Arriaga, L., Maya, S. Díaz, y J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science* 4:349-356.
- Becknell, J. M., Kissing Kucek, L. y Powers, J. S. 2012. Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: a literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management* 276: 88-95.
- Bernal-Ramírez, L. A., Zavala-Hurtado, J. A., Jiménez, M., Cano-Santana, Z. y Fornoni, J. 2019. Los microcosmos de *Prosopis laevigata* albergan una alta diversidad florística en el valle de Zapotitlán, Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90: e902662.
- Bhaskar R., Dawson, T. E. y Balvanera, P. 2014. Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology* 28: 1256–1265
- Brown, S. y Lugo, A E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6(1):1-32.
- Callaway, R. M. y Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.
- Calvo-Alvarado, J., McLennan, B., Sanchez-Azofeifa, A. y Garvin, T. 2009. Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology and Management* 258: 931-940
- Ceccon, E., Huante, P. y Rincón, E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Chang, C. y HilleRisLambers, J. Integrating succession and community assembly perspectives [version 1; referees: 2 approved] *F1000Research* 2016, 5(F1000 Faculty Rev):2294 (doi: 10.12688/f1000research.8973.1)
- Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Komar, O., Griffith, D.M., Ferguson, B.G., Martinez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Lorena Soto-Pinto, L., Michiel van Breugel, M. y Philpott, S. M. 2009. Beyond reserves: a research agenda for conserving biodiversity in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 41, 142–153.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S. M., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. y Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- D'Amen, M., Dubuis, A., Fernandes, R. F., Pottier, J., Pellissier, L. y Guisan, A. 2015. Using species richness and functional traits predictions to constrain assemblage predictions from stacked species distribution models. *Journal of Biogeography* 42(7), 1255-1266.
- Derroire, G., Tigabu, M., Odén P.C. y Healey, J.H. 2016a. The effects of established trees on woody regeneration during secondary succession in tropical dry forests. *Biotropica* 48(3):290-300.

- Derroire, G., Coe, R., Healey, J.H. 2016b. Isolated trees as nuclei of regeneration in tropical pastures: testing the importance of niche-based and landscape factors. *Journal of Vegetation Science* 27(4):679-691.
- Dunphy, B. K., Murphy, P. G. y Lugo, A. E. 2000. The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology* 41:161-168.
- Ellison, A. M., Bank, M. S., Clinton, B. D., Colburn, E. A., Elliott, K., Ford, C.R., Foster, D.R., Kloeppel, B.D., Knoepp, J.D., Lovett, G.M., Mohan, J., Orwig, D. A., Rodenhouse, N. L., Sobczak, W. V., Stinson, K. A., Stone, J. K., Swan, C. M., Thompson, J., von Holle, B. y Webster, J. R. 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 479–486.
- Espinosa, C., de la Cruz, M., Jara-Guerrero, A., Gusmán, E. y Escudero, A. 2016. The effects of individual tree species on species diversity in a tropical dry forest change throughout ontogeny. *Ecography* 33(9): 329–337.
- Flores, J.L. y Yeaton, R. I. 2000. Importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el altiplano mexicano. *Interciencia* 35(8):365-371.
- Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N. y Snyder, P. K.. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309:570–574.
- Fredericksen, T. S. y Mostacedo, B. 2000. Regeneration of timber species following selection logging in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 131:47-55.
- Fukami, T., Bezemer, T. M., Mortimer, S. R. y van der Putten, W. H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental community assembly. *Ecology Letters* 8(12):1283-1290.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. y Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15:688-695.
- González -Rivas, B., Tigabu, M., Castro-Marín, G. y Godén, P. C. 2009. Seed germination and seedling establishment of Neotropical dry forest species in response to temperature and light conditions. *Journal of Forestry Research* 20:99–104.
- Gotelli, N. J. y Graves, J.R. 1996. Null models in Ecology. Smithsonian Institution Press, Washington,DC, USA.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81(9):2606–2621.
- Gotelli, N.J. y McCabe, D.J. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond’s assembly rules model. *Ecology* 83:291-293.
- Gotelli, N.J. and A.M. Ellison. 2013. EcoSimR 1.00. <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>
- Grime, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17:255-260.
- Griscom, H.P. y Ashton, M.S. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* 261: 1564-1579.
- Hernández-Oria, J. G. 2007. Desaparición del bosque seco del Bajío: implicaciones del ensamblaje de especies y grupos funcionales en la dinámica de una vegetación amenazada. *Zonas Áridas* 11(1):13-31.
- Herrera-Arreola, G., Herrera, Y., Reyes-Reyes, B.G. y Dendooven, L. 2007. Mesquite (*Prosopis juliflora* (Sw) DC), huisache (*Acacia farnesiana* (L) Willd.) and catclaw (*Mimosa biuncifera* Benth.) and their effect on dynamics of carbon and nitrogen in soils of the semi-arid highlands of Durango Mexico. *Journal of Arid Environments* 69: 583-598.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 392p.
- ImageJ. 1995-Software for scientific image processing and analysis in Java (free distribution). National Institutes of Health.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. y Muller, S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98:1134–1140.

- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- Kikvidze, Z., Brooker, R. W., Butterfield, B. J., Callaway, R. M., Cavieres, L. A., Cook, B. J., Lortie, C. J., Michalet, R., Pugnaire, F. I., Xiao, S. A., Anthelme, F., Björk, R. G., Cranston, B. H., Gavilán, R. G., Kanka, R., Lingua, E., Maalouf, J.-P., Noroozi, J., Parajuli, R., Phoenix, G. K., Reid, A., Ridenour, W. M., Rixen, C. y Schöb, C. 2015. The effects of foundation species on community assembly: a global study on alpine cushion plant communities. *Ecology* 96(8):2064–2069.
- Kraft, N. J. B., Valencia, R. y Ackerly, D. D.. 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* 32:580-582.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A. y Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field - methodology matters! *Functional Ecology* 22: 134-147.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. y Meave, J., 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40(4):422-431.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Poorter, L., Perez-Garcia, E.A. y Bongers, F. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 12: 267-275.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Poorter, L. y Bongers, F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27: 477-489.
- Long, W., Zang, R., Ding, Y. y Huang Y. 2013. Effects of competition and facilitation on species assemblage in two types of tropical cloud forest. *PLoS ONE* 8(4): e60252. doi:10.1371/journal.pone.0060252.
- Maluf, F., Gandolfi, S. y Ribeiro, R. 2015. Species-specific associations between overstory and understory tree species in a semideciduous tropical forest. *Acta Botanica Brasílica* 29(1): 73-81.
- Marteinsdóttir, B., Svavarsdóttir, K. y Þórhallsdóttir, T.E. 2018. Multiple mechanisms of early plant community assembly with stochasticity driving the process. *Ecology* 99(1):91-102.
- McDonald, M. A., McLaren, K. P., and Newton, A. C. 2010. What are the mechanisms of regeneration post-disturbance in tropical dry forest? CEE review 07-013 (SR37). Environmental Evidence: [www.environmentalevidence.org/SR37.html](http://www.environmentalevidence.org/SR37.html)
- Maza-Villalobos, S., Balvanera, P. y Martínez-Ramos, M. 2011. Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica* 43: 666-675.
- Méndez-Toribio, M., González-Di Pierro, A. M., Quesada, M. y Benítez-Malvido, J. 2014. Regeneration beneath a dioecious tree species (*Spondias purpurea*) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 30:265-268
- Miles L., Newton A.C., DeFries R.S., Ravilious C., May I., Blyth S., Kapos V. y Gordon J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491–505.
- 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-Jácome, A., Montaña, C. y Fornoni, J. 2013. Sun/shade conditions affect recruitment and local adaptation of a columnar cactus in dry forests *Annals of Botany* 111:293–303.
- Muscarella, R., Uriarte, M., Aide, T. M., Erickson, D. L., Forero-Montaña, J., Kress, W. J., Swenson, N. G. y Zimmerman, J. K. 2015. Functional convergence and phylogenetic divergence during secondary succession of subtropical wet forests in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science* 27(2):1-12.
- Palmer, T. M., Stanton, M. L. y Young, T. P. 2003. Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *The American Naturalist* 162: S63–S79.
- Peguero, G. y Espelta, J. M. 2011. Disturbance intensity and seasonality affect the resprouting ability of the neotropical dry-forest tree *Acacia pennatula*: do resources stored below-ground matter *Journal of Tropical Ecology* 27:539-546.

Pugnaire, F.L., Haase, P. y Puigdefabregas, J. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.

R Development Core Team. 2011. *R: a language and environments for statistical computing*. Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing.

Rasband, W. S. 2008. *Image-J-1995-Software for scientific image processing and analysis in Java* (free distribution). US National Institutes of Health. Bethesda, MD, USA

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 423 pp

Rzedowski, J. y G. Calderón. 1987. El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace* 12:12-21.

Romero-Duque L.P., Jaramillo V.J. y Pérez-Jiménez A. 2007. Structure and diversity of secondary dry forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 253:38-47.

Sanchez-Azofeifa, G. A. y Portillo-Quintero, C. 2011. Extent and drivers of change of neotropical seasonally dry tropical forests. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney and G. Ceballos (Eds.). *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, pp. 45-58. Island Press, Washington, U.S.A.

Sánchez-Velásquez, L.R., Quintero-Gradilla, S., Aragón-Cruz, F. y Pineda-López, Ma. R. 2004. Nurses for *Brosimum alicastrum* reintroduction in secondary tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 198(1-3): 401-404.

Schöb, C., Butterfield, B. J. y Pugnaire, F. 2012. Foundation species influence trait based community assembly. *New Phytologist* 196:824-834.

Stanton, M. L. 2003. Interacting guilds: moving beyond the pairwise perspective in mutualism. *American Naturalist* 162:S10-S23.

Sieben, E. J. J. y le Roux, P. C. 2017. Functional traits, spatial patterns and species associations: what is their combined role in the assembly of wetland plant communities? *Plant Ecology* 218(4):433-445

Stone, L. y Roberts, A. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85:74-79.

Swenson, N. G., Enquist, B. J., Thompson, J. y Zimmerman, J. K. 2007. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology* 88:1770-1780.

Swenson, N. G., Stegen, J. C. Davies, S. J. Erickson, D. L. Forero-Montaña, J., Hurlbert, A. H., Kress, J., Thompson, J., Uriarte, M. Wright, J. y Zimmerman, J. K. 2012. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology* 93(3):490-499.

Swenson, N. G. 2012. The functional ecology and diversity of tropical tree assemblages through space and time: from local to regional and from traits to transcriptomes. *Forestry*. <http://dx.doi.org/10.5402/2012/743617>

Ulrich, W. y Gotelli, N. 2012. Pattern detection in null model analysis. *Oikos* 122(1):2-18.

Valiente-Banuet, A. y Verdú, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecological Letters* 10:1029-1036.

Valiente-Banuet, A. y Verdú, M. 2013. Plant facilitation and phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 44:25.1-25.20.

Vieira, D. y Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration *Restoration Ecology* 14:11-20.

Vieira, D. L. M., de Lima, V. V., Sevilha, A. C. y Scariot, A. 2008. Consequences of dry-season seed dispersal on seedling establishment of dry forest trees: Should we store seeds until the rains? *Forest Ecology and Management* 256 (3): 471-481.

Westoby, M. 1998. A leaf-high-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199:213-227.

Williams-Linera, G. y Lorea, F. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 18(12): 3269 – 3293.

Williams-Linera, G., Alvarez-Aquino, C., Hernández-Ascención, E. y Toledo, M. 2011. Early successional sites and the recovery of vegetation structure and tree species of the tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *New Forests* 42 (2):131-148.



Apéndice 1. Distribución de ensambles de especies de etapas tempranas de la sucesión del BTC Queretano en una matriz binaria correspondiente a los tres sitios de estudio. Los ensambles están dispuestos como ‘sitios’ en la matriz.

Sitio 1, La Noria, Huimilpan, Qro.

ESPECIES	E N S A M B L E S									
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Anticathartus quadrifidus</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Acacia schaffneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acaciella angustissima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ayenia limariis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bouvardia multiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bursera ficoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bursera palmieri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calliandra eriophylla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Celastrus aciculifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Celtis pallida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cissampelos</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Croton ciliato-glandulifer</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyathopuntia imbricata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euphorbia sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erythrina corallidifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Forestiera phillyonoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hedera helix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ipomoea mucronoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Iresine schaffneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Jatropha dioica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lantana camara</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lysiloma microphyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Machaonia bicuspidadum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mammillaria magnimamma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Martynia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mimosa biuncifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrsine schaffneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nyssolia hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Opuntia streptacantha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Opuntia pumila</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rancho erenbergii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sida haeckiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Senna polyantha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stillingia sanguinolenta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tephrosia canella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tournefortia volubilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica serrata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viguiera linearis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Zabazania angusta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Zapoteca formosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0





Apéndice 2. Listado de distribución de especies en etapas tempranas de la sucesión del BTC Queretano en los tres sitios de estudio. Matriz binaria (A) y matriz cuantitativa (B).

A				B				
ESPECIES	La Noria	El Paisano	El Rosario	ESPECIES	La Noria	El Paisano	El Rosario	Abundancia Observada
<i>Abutilon elipticum</i>	0	1	1	<i>Abutilon elipticum</i>		5	1	6
<i>Acacia farnesiana</i>	0	1	1	<i>Acacia farnesiana</i>			7	19
<i>Acacia pennatula</i>	0	1	0	<i>Acacia pennatula</i>			1	1
<i>Acacia schaffneri</i>	1	1	1	<i>Acacia schaffneri</i>		4	4	24
<i>Acaciella angustissima</i>	1	0	1	<i>Acaciella angustissima</i>		2	3	5
<i>Anisachantus quadrifidus</i>	1	0	1	<i>Anisachantus quadrifidus</i>	46		26	72
<i>Arracacia toluensis</i>	0	1	0	<i>Arracacia toluensis</i>			1	1
<i>Ayenia limitaris</i>	1	1	1	<i>Ayenia limitaris</i>	36	32	15	83
<i>Bouvardia multiflora</i>	1	1	1	<i>Bouvardia multiflora</i>	7	12	11	30
<i>Bursera fagaroides</i>	1	1	1	<i>Bursera fagaroides</i>	14	14	16	44
<i>Bursera galeottiana</i>	0	1	0	<i>Bursera galeottiana</i>		1		1
<i>Bursera palmeri</i>	1	1	1	<i>Bursera palmeri</i>	4	3	7	14
<i>Calliandra eriophylla</i>	1	0	1	<i>Calliandra eriophylla</i>	41		35	76
<i>Ceiba aesculifolia</i>	1	0	0	<i>Ceiba aesculifolia</i>	1		2	3
<i>Celtis caudata</i>	0	1	1	<i>Celtis caudata</i>		2	6	8
<i>Celtis pallida</i>	1	1	1	<i>Celtis pallida</i>	9	13	10	32
<i>Cissus sisioides</i>	1	1	1	<i>Cissus sisioides</i>	5	8	6	19
<i>Cithaerexylum lycioides</i>	0	1	1	<i>Cithaerexylum lycioides</i>		29	13	42
<i>Coryphanta erecta</i>	0	1	0	<i>Coryphanta erecta</i>		1		1
<i>Croton ciliato-glandulifer</i>	1	1	1	<i>Croton ciliato-glandulifer</i>	41	47	22	110
<i>Croton morifolius</i>	0	1	1	<i>Croton morifolius</i>		1	2	3
<i>Cylindropuntia hibrido</i>	0	1	0	<i>Cylindropuntia hibrido</i>		8		8
<i>Cylindropuntia imbricata</i>	1	1	0	<i>Cylindropuntia imbricata</i>	2	21		23
<i>Erythrina coraloides</i>	1	0	1	<i>Erythrina coraloides</i>	1		1	2
<i>Euphorbia sp.</i>	0	1	0	<i>Euphorbia sp.</i>		5		5
<i>Metastelma lanceolatum</i>	1	0	1	<i>Metastelma lanceolatum</i>	6		2	8
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	1	0	1	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	1		7	8
<i>Forestiera phylleoroides</i>	1	1	1	<i>Forestiera phylleoroides</i>	6	15	15	36
<i>Gaudichaudia mucronata</i>	0	1	1	<i>Gaudichaudia mucronata</i>		4	7	11
<i>Hedera helix</i>	1	1	1	<i>Hedera helix</i>	4	2	4	10
<i>Ipomoea murocoides</i>	1	1	1	<i>Ipomoea murocoides</i>	1	15	9	25
<i>Ipomoea purpurens</i>	0	1	1	<i>Ipomoea purpurens</i>		26	5	31
<i>Iresine schaffneri</i>	1	0	1	<i>Iresine schaffneri</i>	1		3	4
<i>Jatropha dioica</i>	1	1	1	<i>Jatropha dioica</i>	38	12	24	74

<i>Karwinskia humboldtiana</i>	1	1	1	<i>Karwinskia humboldtiana</i>	13	20	19	52
<i>Lantana camara</i>	1	1	1	<i>Lantana camara</i>	1	14	6	21
<i>Lantana velutina</i>	0	1	1	<i>Lantana velutina</i>		4	2	6
<i>Lysiloma microphyllum</i>	1	1	1	<i>Lysiloma microphyllum</i>	17	38	19	74
<i>Malvastrum bicuspidatum</i>	1	0	1	<i>Malvastrum bicuspidatum</i>	1		1	2
<i>Mammillaria magnimamma</i>	1	1	0	<i>Mammillaria magnimamma</i>	3	1		4
<i>Matelea pilosa</i>	1	1	1	<i>Matelea pilosa</i>	21	30	7	58
<i>Mimosa biuncifera</i>	1	1	1	<i>Mimosa biuncifera</i>	4	3	10	17
<i>Mimosa monancistra</i>	0	1	1	<i>Mimosa monancistra</i>		2	12	14
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	1	1	0	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	22	11		33
<i>Nyssolia hirsuta</i>	1	1	1	<i>Nyssolia hirsuta</i>	4	12	13	29
<i>Opuntia pumila</i>	1	0	0	<i>Opuntia pumila</i>	17			17
<i>Opuntia streptacantha</i>	1	1	0	<i>Opuntia streptacantha</i>	6	2		8
<i>Opuntia tomentosa</i>	0	1	0	<i>Opuntia tomentosa</i>		2		2
<i>Prosopis leavigata</i>	0	1	1	<i>Prosopis leavigata</i>		7	2	9
<i>Randia erenberghi</i>	1	0	1	<i>Randia erenberghi</i>	6		9	15
<i>Senecio sp.</i>	0	1	0	<i>Senecio sp.</i>		4		4
<i>Senecio salignus</i>	0	1	0	<i>Senecio salignus</i>		7		7
<i>Senna polyantha</i>	1	0	1	<i>Senna polyantha</i>	26		13	39
<i>Sida haeckeaana</i>	1	1	1	<i>Sida haeckeaana</i>	17	30	5	52
<i>Stillingia sanguinolenta</i>	1	0	1	<i>Stillingia sanguinolenta</i>	2		2	4
<i>Tephrosia tenella</i>	1	0	1	<i>Tephrosia tenella</i>	6		9	15
<i>Tourneforttia volubilis</i>	1	1	1	<i>Tourneforttia volubilis</i>	27	29	21	77
<i>Verbesina serrata</i>	1	1	1	<i>Verbesina serrata</i>	1	17	14	32
<i>Viguiera linearis</i>	1	0	1	<i>Viguiera linearis</i>	3		2	5
<i>Zaluzania augusta</i>	1	1	1	<i>Zaluzania augusta</i>	21	25	15	61
<i>Zapoteca formosa</i>	1	0	1	<i>Zapoteca formosa</i>	1		2	3

# CAPÍTULO 6

Early establishment and survival of the neotropical dry deciduous forest tree *Lysiloma microphyllum* from mountainous Bajío Queretano, Mexico.

José Guadalupe Hernández-Oria, Richard I. Yeaton Hawkins, Eduardo Castaño Tostado and Víctor L. Barradas

Journal of Tropical Ecology 33:213–227. ©CambridgeUniversityPress 2017  
doi:10.1017/S0266467417000116

## Early establishment and survival of the neotropical dry deciduous forest tree *Lysiloma microphyllum* from mountainous Bajío Queretano, Mexico

José Guadalupe Hernández-Oria<sup>1</sup>, Richard I. Yeaton Hawkins<sup>2</sup>, Eduardo Castaño Tostado<sup>3</sup> and Víctor L. Barradas<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología Funcional, Laboratorio de Interacción Planta Atmósfera, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. AP 70–275, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, 04510 México, D.F.

<sup>2</sup>Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Altair No. 200, Fraccionamiento del Llano, 78377, San Luis Potosí, México

<sup>3</sup>Departamento de Investigación y Posgrado en Alimentos, Facultad de Química, Universidad Autónoma de Querétaro, Cerro de las Campanas s/n, 76010, Querétaro, México

(Received 20 March 2016; revised 1 May 2017; accepted 3 May 2017)

**Abstract:** The tropical dry deciduous forest (TDF) of the semi-arid region of Bajío in Mexico is dominated by successional communities, in which *Lysiloma microphyllum* is irregularly distributed, however the environmental factors influencing its establishment have been poorly studied. We conducted field experiments to isolate the impact of three factors on the early life-history stages of this tree. Over a 2-y period, we monitored the effects of (1) predation, (2) understorey light and (3) aspect on germination, seed-to-seedling transition (establishment) and seedling survival, and we found that open space negatively affected germination ( $14.9 \pm 1.5\%$  vs  $96 \pm 1.5\%$  in shade; mean  $\pm$  SE), while shade increased seedling establishment and survival ( $36.9 \pm 8.2\%$  vs  $4.7 \pm 3.8\%$  in open sites). Predation decreased survival and was strongest in open conditions (0 vs  $62.7 \pm 9.4\%$  in shaded enclosures). In contrast, aspect had little influence on germination and survival. The results suggest that shaded microsites positively affect the early life stages of *L. microphyllum*, a key process in TDF recovery.

**Key Words:** microhabitat, mortality, seed germination, seedling establishment, survival, secondary tropical dry deciduous forest

### INTRODUCTION

In tropical dry deciduous forest (TDF), soil moisture (McLaren & McDonald 2003a), shade (Lieberman & Li 1992) and light (Zimmerman *et al.* 2007) play important regulatory roles in seed germination and seedling establishment and survival (Murphy & Lugo 1986), and some studies have suggested that the limited availability of water in TDF is a critical factor in these processes (Khurana & Singh 2004). Other studies of TDF have found two main responses to light resources:

(1) high light in the open (unshaded areas) tends to inhibit germination, early establishment and survival, even for light-demanding species (Gonzalez-Rivas *et al.* 2009, Huante & Rincon 1998); (2) higher-than-average light in the understorey (shaded areas) stimulates these processes (Gerhardt 1996a, Williams-Linera *et al.* 2011), even for shade-dependent species (Marod *et al.* 2004).

Additionally, recent studies have demonstrated plant selectivity for shade during the early stages of some TDF species (Alvarez-Aquino & Williams-Linera 2012, Miranda-Jacome *et al.* 2013, Sanchez-Velasquez *et al.* 2004).

The TDF of the semi-arid region of Mexico is the driest of the northern Neotropics (Alvarez-Yepiz *et al.* 2008). In Central Mexico, semi-arid TDF occurs in the Bajío region (Rzedowski & Calderon 1987), where differences in soil water conditions and radiation levels have been observed among contrasting topographic aspects (Labat 1987). During TDF succession, this physical variation could be relevant in the processes of germination, seedling establishment and survival of trees (Labat 1995), such as *Lysiloma microphyllum*, a keystone legume species in the structure (Arriaga & Leon 1989, Leon de la Luz *et al.* 2012) and functioning (Cardenas & Campo 2007, Gonzalez-Ruiz *et al.* 2008) of Mexican semi-arid TDF. However, for many leguminous species, which are diverse in TDF, the specific impacts of these factors on their early demographic stages remain unclear (Vargas *et al.* 2015).

\* Corresponding author. Email: [vlbarradas@ecologia.unam.mx](mailto:vlbarradas@ecologia.unam.mx)

*Lysiloma microphyllum* establishes in a shrub/tree phase in secondary and mature TDF in shallow and rocky soils on moderate to steep slopes. Forest succession, which is still a poorly understood process, is limited by the scarce recruitment of *L. microphyllum* saplings, and their occurrence may be fundamental to the recovery of TDF in the Bajío region of Mexico. Even though the physical conditions across contrasting aspects (north, south, east and west) may represent important environmental differences in this semi-arid TDF, no single study has addressed the effects of aspect, radiation (understorey light) and seed predation on the recruitment of *L. microphyllum*, from seed germination to seedling establishment and growth. Therefore, the main question of this study was as follows: What are the roles played by these factors during the early development of this species in secondary TDF communities? Experiments were conducted to evaluate the responses of *L. microphyllum* in the early stages of its life cycle to two physical factors (aspect and understorey light) and one biotic factor (seed predation) over 2 y. We hypothesized that: (1) contrasting aspects represent different habitats in terms of shading (radiation) and predation, so we should observe differences in seed germination, establishment and survival among them; (2) assuming that *L. microphyllum* is shade-dependent, we should find higher seed germination and establishment percentages in shaded sites than in open spaces; and (3) we should find a greater number of living seeds and seedlings in seed predatory exclusion sites than in non-exclusion sites since early plant stages are directly influenced by seed predation.

## METHODS

### Study site

The study was carried out in the Bajío Queretano (20°28 – 20°29 N, 100°21 – 100°22 W) within El Cimatario National Park (2300 ha) in the southern part of Queretaro State (Figure 1a). The climate is semi-arid and highly seasonal, with a dry season of 8 mo (García 1988). The mean annual temperature is 19°C (the coolest of the neotropical TDF) and precipitation is 549 mm y<sup>-1</sup>, of which 86% falls between June and October. The study area is located at the upper altitudinal limit of the seasonally dry tropical forests of the Neotropics; so it is primarily a montane tropical dry forest, the altitude of which ranges between 1900 m and 2350 m asl. The natural vegetation is secondary TDF, which is also referred to locally as ‘bosque tropical caducifolio’ (sensu Rzedowski 1978) or ‘selva baja caducifolia’ (sensu Miranda & Hernández-X 1963) or globally as seasonally dry tropical forest

(Bullock *et al.* 1995). It develops on shallow soils derived from a geological substrate dominated by Tertiary–Quaternary rocks, mainly basalt and volcanic breccia units (INEGI 1986) and the dominant plant families include Fabaceae, Burseraceae, Cactaceae and Euphorbiaceae.

### Study species

*Lysiloma microphyllum* Benth. (Fabaceae–Mimosoideae) is a deciduous tree that grows up to 15 m and is associated with N nodulation-fixation (González-Ruiz *et al.* 2008). The flowering and fruiting seasons occur from July until the end of November; the tree forms dehiscent legumes with barochoric seeds (mean 0.04 ± 0.001 g per seed) that are dispersed in the dry season. This species is monoecious and wind-pollinated with slow to moderate growth (Andrade *et al.* 2007), and it has nitrogen-rich compound leaves (Cardenas & Campo 2007). Most of its seeds are predated by rodents, birds and ants.

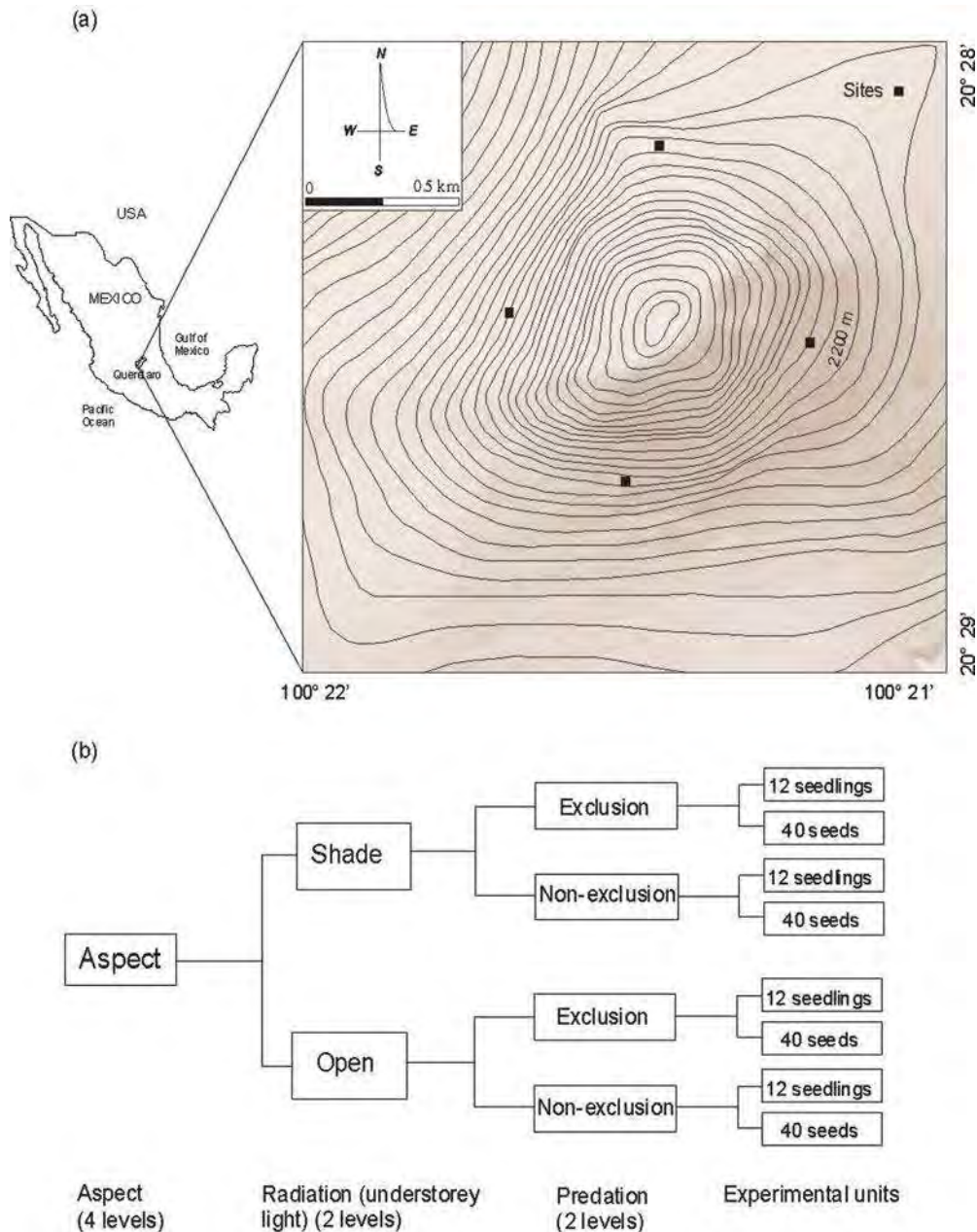
### Experimental design

Previous studies have recognized the importance of habitat conditions (e.g. light, moisture and biotic interactions) for the establishment and growth of TDF tree species (Marod *et al.* 2004, McLaren & McDonald 2003b), so, we conducted field experiments to elucidate two essential stages in the regeneration biology of *L. microphyllum*: (1) the transition from seed to seedling and establishment, growth and survival and (2) seedling growth and survival (hereafter, experiments 1 and 2, respectively). The experimental units were 40 seeds in experiment 1 and 12 seedlings in experiment 2. The experimental treatments were applied in a factorial design, and each unit was examined under (1) two levels of radiation (understorey light) in the habitat (shaded and open) of which shaded sites were considered canopy sites and represented by secondary TDF trees and shrubs including *L. microphyllum*; (2) two levels of predation (exclusion and non-exclusion of predators without distinguishing between vertebrates and invertebrates); and (3) four aspects (north, south, east and west) (Figure 1b). Each experiment unit was replicated three times (for a total, of 48 units for each experiment).

### Site selection

Within El Cimatario National Park, we selected a hillside for each topographic aspect (north, south, east and west) to establish the experimental units for both experiments. The experiments were established in contiguous sites





**Figure 1.** Location of the study site in El Cimatario National Park, Southern Queretaro, Mexico (a) and a diagram of the basic experimental set-up by treatment factors (b).

with the same soil conditions (lithosol), slope (20°) and altitude (2100–2110 m asl) (Figure 1a).

### General procedures

The seeds and seedlings in experiments 1 and 2, respectively were subjected to the study factors and their levels in an arrangement that produced 16 treatments (4 aspects × 2 radiation levels × 2 predation levels; 16 × 3 replicates = 48 experimental units per experiment).

Treatments were organized to evaluate each of the cardinal aspects (Figure 1b), so the seeds and seedlings were placed in experimental plots on each slope to simultaneously test the effect of the two kinds of radiation in each habitat (shade and open). In turn, both radiation levels were examined under conditions that excluded and included predators. The *L. microphyllum* seedlings in the experimental plots lost their leaves at the same time in the dry season, and this was consistent across all experimental treatments.

### Experiment 1: Seed germination, seedling establishment and seedling survival

*Lysiloma microphyllum* seeds were previously collected during fruiting in the dry season prior to the experiment, and for each treatment 40 seeds were sown in the soil surface in a 50 × 50-cm plot (48 units in total) at the beginning of the rainy season (June). The experimental plots were cleaned of other seeds before the seeds of the study species seeds were sown, taking care to minimize soil disturbance. Predators (birds and rodents) were excluded by a 50 × 50 × 50-cm metallic structure covered with 1.5-mm wire mesh buried to a soil depth of 10–15 cm, and ants were excluded by applying an insecticidal powder (formamide) applied every 3 d during the first 4 wk and every 7 d during the next 6 wk, until the seedlings were established with independent roots. The enclosures were large enough to permit seedling growth during the experiment. For all treatments, germination success was measured as the number of seeds with visible radicles within the first 4 wk, and initial seedling establishment was quantified as the number of live seedlings present in all plots after the first month. The survival of the seedlings was monitored for the next 24 mo.

### Experiment 2: Survival of transplanted seedlings

Three-mo-old seedlings were cultivated in 25 × 10-cm individual bags with a mixed substrate (peat moss-agrolita-soil habitat), and each treatment (48 units in total) consisted of 12 seedlings transplanted to 50 × 50-cm plots (we ensured 100% survival of planted seedlings in all plots at the beginning of the experiment) under different conditions, as in the experimental design described above. The procedures and specifications for the predator exclusion plots and the controls of predators were conducted as in experiment 1, and seedling survival was checked monthly and measured as the number of live seedlings present in each plot over the 2-y period.

### Photosynthetically active radiation (PAR)

We determined the percentage of PAR (400–700 nm) received by each plot (mean ± SD) in experiments 1 and 2 (open and shaded sites) using a reference measurement taken in an open area (full sunlight conditions). PAR levels were recorded with a quantum sensor (BQM, Apogee Instruments Inc. UT, USA).

### Statistical analysis

To evaluate the maximum germination reached in situ 21 d after sowing (before the seeds became seedlings), one-

way ANOVA was used to determine significant differences among treatments, and post hoc differences between the treatments were estimated with a Tukey's test ( $\alpha = 0.05$ ). The germination percentage was arcsine transformed accordingly to meet normality assumptions (Zar 1999).

We used general linear models (GLM) to explore the effects of the aspect, understorey light (radiation) and predation on the early life phases of *L. microphyllum*. A log-linear model with a Poisson distribution and a log link function was used to compare survivorship data (counts) among treatments at different time intervals for (1) the total number of germinated seeds over 3 wk, and (2) the total number of individuals alive at 1, 6, 12, 18 and 24 mo in experiment 1 (the transition from germinated seeds to established seedlings) and experiment 2 (transplanted seedlings), as described above. In cases in which the residual deviance suggested overdispersed/underdispersed data, we used a quasi-Poisson distribution and log link. The range of deviance ( $D^2$ ) values for the goodness of fit of models was estimated as follows: deviance ( $D^2$ ) = null deviance – residual deviance/null deviance × 100. We tested the null hypothesis of equal germination and number of living seedlings counts (frequencies) in all treatments, and the effects and interactions among all model factors were examined for statistical significance. All calculations were performed using the software R ver. 3.0.1. (The R Foundation for Statistical Computing Platform, Vienna, Austria), except for the ANOVA and survival analysis, for which Statistica 7.0 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA) was used.

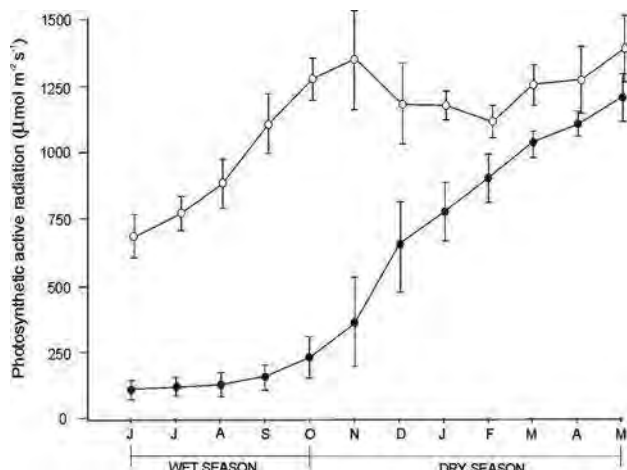
### Survival analysis

The survival function  $S(t) = \Pr\{T > t\} = 1 - F(t)$  was applied because it follows a cumulative mortality distribution  $F(t)$ , it estimates the probability of seedling survival over any time interval as a function of the mortality probability  $f(t)$  (density function) in the same interval. Both functions were obtained using the survival time function procedure (Lee 1992), and the survivorship curves of the seedlings in all treatments were elaborated and compared in pairs with a log-rank test (LR) (Pyke & Thompson 1986) to detect statistically significant differences. The null hypothesis of equal survival functions between pairs of curves was tested by this method.

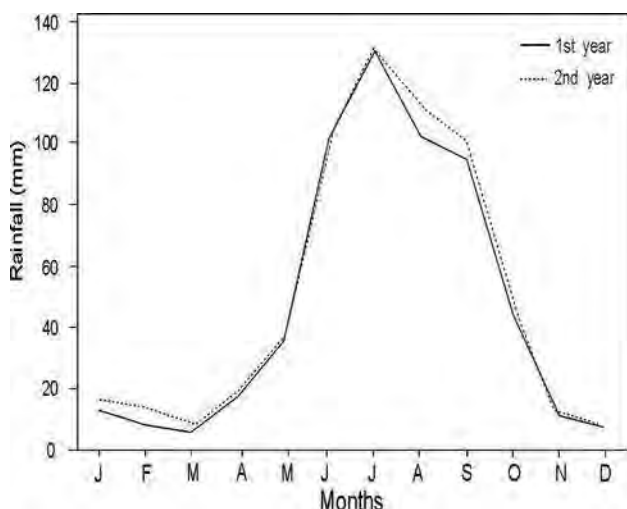
## RESULTS

### Photosynthetically active radiation (PAR)

The averaged PAR intensity in open plots was  $1034 \pm 87 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $92 \pm 3\%$  full sunlight), whereas it



**Figure 2.** Seasonal variation in photosynthetically active radiation (PAR) (mean ± SD) in shaded (black circles) and open (white circles) areas during a 2-y study in El Cimatario National Park, Queretaro, Mexico.



**Figure 3.** Annual rainfall distribution in the study site over a 2-y period in El Cimatario National Park area.

was  $521 \pm 64 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $43 \pm 0.9\%$  full sunlight) in shaded plots. This PAR pattern was not stable over the 24 mo (Figure 2), due to the loss of canopy foliage (including adult trees of *L. microphyllum*) in the dry season and canopy closure due to leaf production in the wet season. Therefore, the rainfall received at our study site was closely related to the PAR pattern (Figure 3), so the PAR received on shaded and open plots was significantly different ( $t = -3.9$ ,  $P < 0.001$ ). The PAR intensity under the 1.5-mm wire mesh (predator exclusion plots) was  $45 \pm 2\%$  greater than the mean intensity beneath the canopies of shrubs and adult trees at noon.

**Table 1.** Log-linear analysis of *Lysiloma microphyllum* germination success under experimental conditions in a secondary TDF in Bajío Queretano, within El Cimatario National Park. \*\*  $P < 0.0000001$ , \*  $P < 0.00001$ , ns = not significant.

Time (wk)	Main effects and interactions	Df	$\chi^2$	P
1	Aspect	3	0.02	ns
	Predation	1	237	**
	Understorey light	1	76.5	**
	Predation × understorey light	1	36.1	**
2	Aspect	3	0.21	ns
	Predation	1	276	**
	Understorey light	1	74.9	**
	Predation × understorey light	1	50.3	**
3	Aspect	3	1.2	ns
	Predation	1	215	**
	Understorey light	1	102	*
	Predation × understorey light	1	30.6	**

### Experiment 1: *in situ* seed germination

The maximum seed germination under natural conditions occurred during the first 15 d after sowing, and it reached the highest percentage on plots exposed to shade and protected from predators for all aspects (north:  $F_{3,20} = 251$ ,  $P < 0.00001$ , mean =  $97.7 \pm 1.2\%$ ; south:  $F_{3,20} = 557$ ,  $P < 0.00001$ , mean =  $95.2 \pm 2.1\%$ ; east:  $F_{3,20} = 107$ ,  $P < 0.00001$ , mean =  $95.4 \pm 2.6\%$ ; west:  $F_{3,20} = 189$ ,  $P < 0.00001$ , mean =  $95.7 \pm 1.6\%$ ). Although the observed germination percentage on shaded plots (under canopies) was high, there were no significant differences among aspects ( $F_{3,92} = 0.07$ ,  $P = 0.9$ ). In contrast, the lowest germination percentage occurred on unshaded and non-exclusion plots (mean  $14.9 \pm 3.6\%$ ), because predation occurred before germination, so seeds in open spaces had little probability of producing seedlings. On average, 96% of non-predated seeds (excluded) on shaded plots germinated in the field, and seed predation proportions in non-exclusion plots were similar in the open and in shade ( $t = -0.82$ ,  $P = 0.4$ ).

The topographic aspect of the plots did not significantly affect seed germination, at least during the first 21 d (Table 1). In contrast, predation (high germination of predator excluded seeds and low germination of non-exclusion seeds), understorey light (scarce seed germination in open space and high seed germination in shade) and their interaction, were highly significant explanatory variables for successful seed germination (Table 1), and this pattern of significance was similar over 3 wk of natural seed germination. The deviance of the models was 10.4%, 10.7% and 10.9% for the germination analyses applied at 7, 14 and 21 d, respectively; after 21 d, the first seedlings were established.

**Table 2.** Log-linear analysis of *Lysiloma microphyllum* seedling survival under experimental conditions in a secondary TDF in El Cimatario National Park. All factors included in the model are presented. \*  $P < 0.00001$ , \*\*  $P < 0.0000001$ , ns = not significant.

Time (mo)	Main effects and interactions	Germination and establishment (experiment 1)			Transplanted seedlings (experiment 2)		
		df	$\chi^2$	P	df	$\chi^2$	P
1	Aspect	3	0.31	Ns	3	1.45	ns
	Predation	1	158	**	1	36.9	**
	Understorey light	1	135	**	1	42.1	**
	Predation $\times$ understorey light	1	14.3	*	1	3.85	0.05
6	Aspect	3	22.9	0.005	3	2.0	ns
	Predation	1	175	**	1	87.9	**
	Understorey light	1	152	**	1	48.1	**
	Predation $\times$ understorey light	1	0.52	Ns	1	11.8	0.03
12	Aspect	3	21.4	0.005	3	0.75	ns
	Predation	1	222	**	1	153	**
	Understorey light	1	115	**	1	159	**
18	Aspect	3	7.89	0.006	3	0.34	ns
	Predation	1	113	**	1	215	**
	Understorey light	1	53.9	**	1	221	**
24	Aspect	3	22.3	0.002	3	0.32	ns
	Predation	1	93.4	**	1	221	**
	Understorey light	1	118	**	1	281	**

#### Experiment 1: seedling establishment and seedling survival

Similar to seed germination, early seedling establishment was influenced by predation, understorey light and their interaction, but the aspect was not significant. However, after the first month, aspect significantly influenced seedling survival (Table 2). After the first month, shaded and predator-exclusion treatments had significantly higher seedling establishment and survival (Figure 4a–d).

Throughout this experiment, predation and under-storey light as independent factors were highly significant for explaining seedling survival; similarly, the predation–understorey light interaction was also highly significant (Table 2). Therefore, the treatments that were shaded and excluded predators had higher seedling survival, and this pattern remained significant throughout the 2-y study for seedlings germinated in situ (Figure 4e–t). Deviance values for the goodness of fit of models were 11.2, 12.9, 12.8, 10.5 and 11.4 for 1, 6, 12, 18 and 24 mo, respectively.

#### Survival function $S(t)$ and density function $f(t)$ in experiment 1

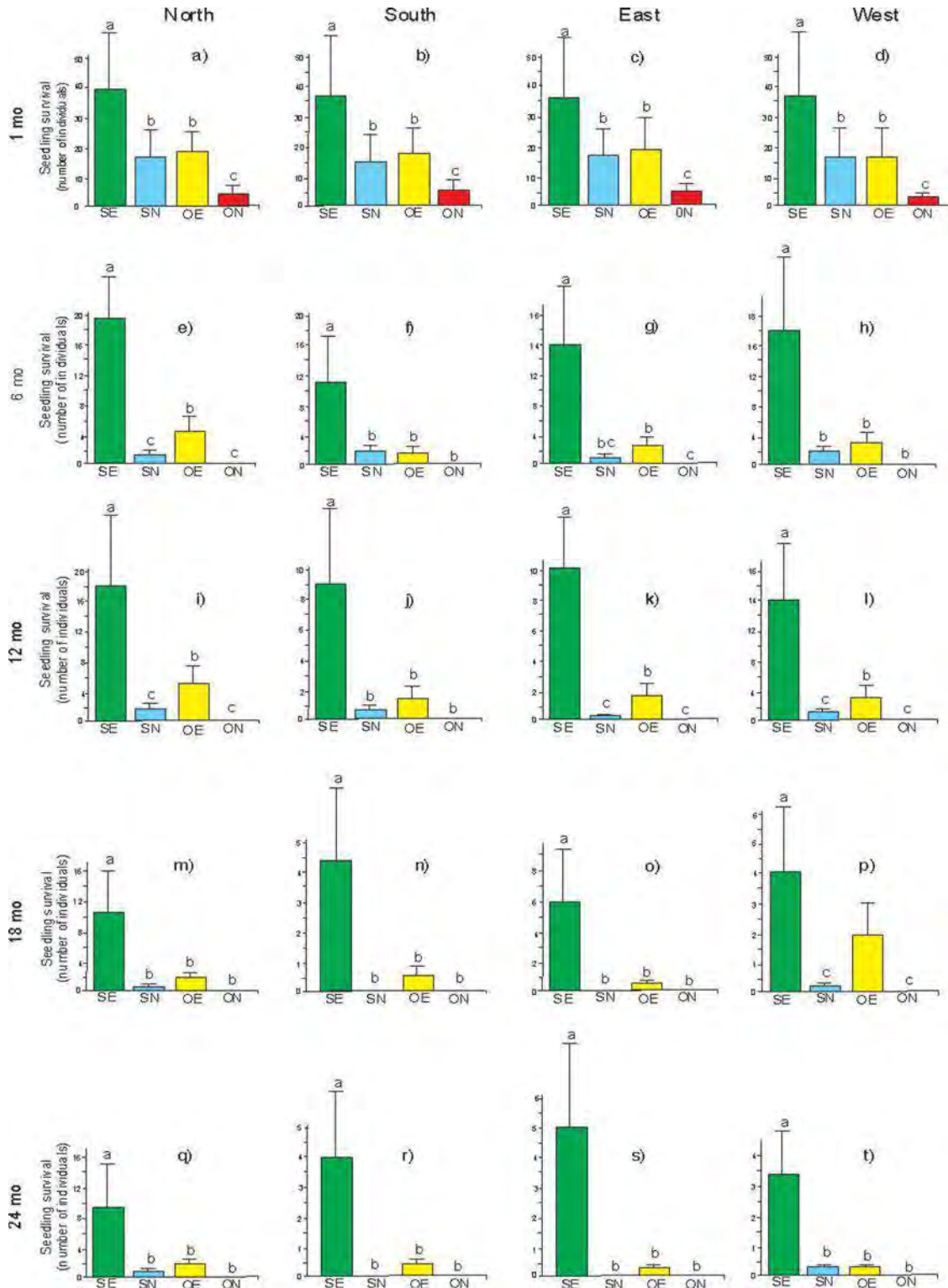
The estimated survival function,  $S(t)$ , for the predator exclusion and shaded treatments showed a significant increase in seedling survival (Figure 5a–d; LR = 19.6, df = 3,  $P < 0.0001$ ), and large differences were found between exclusion-shaded and non-exclusion-open plots (LR = 10.8, df = 1,  $P < 0.001$ ). Smaller differences were found

between exclusion-open and non-exclusion-shaded (LR = 3.6, df = 1,  $P < 0.05$ ), and no seedlings survived in non-exclusion-open plots. The probability density function,  $f(t)$ , for all topographic aspects (Figure 5e–h) predicted a high failure rate at the beginning of the study (months 3–4), which was especially high in the non-exclusion plots. Additionally, the function predicted a decreasing failure rate over time and two episodes of greater failure in the middle of the study (months 12–13, higher in predator exclusion-shaded plots), while at the end of the study, it predicted a slight decrease in failure (months 23–24, for treatments with final survivors, such as the exclusion-shaded plots). Non-exclusion-open plots had the highest failure rates (no survivors), which was not significantly different from that of the non-exclusion-shaded plots ( $t = -0.78$ ,  $P = 0.3$ ).

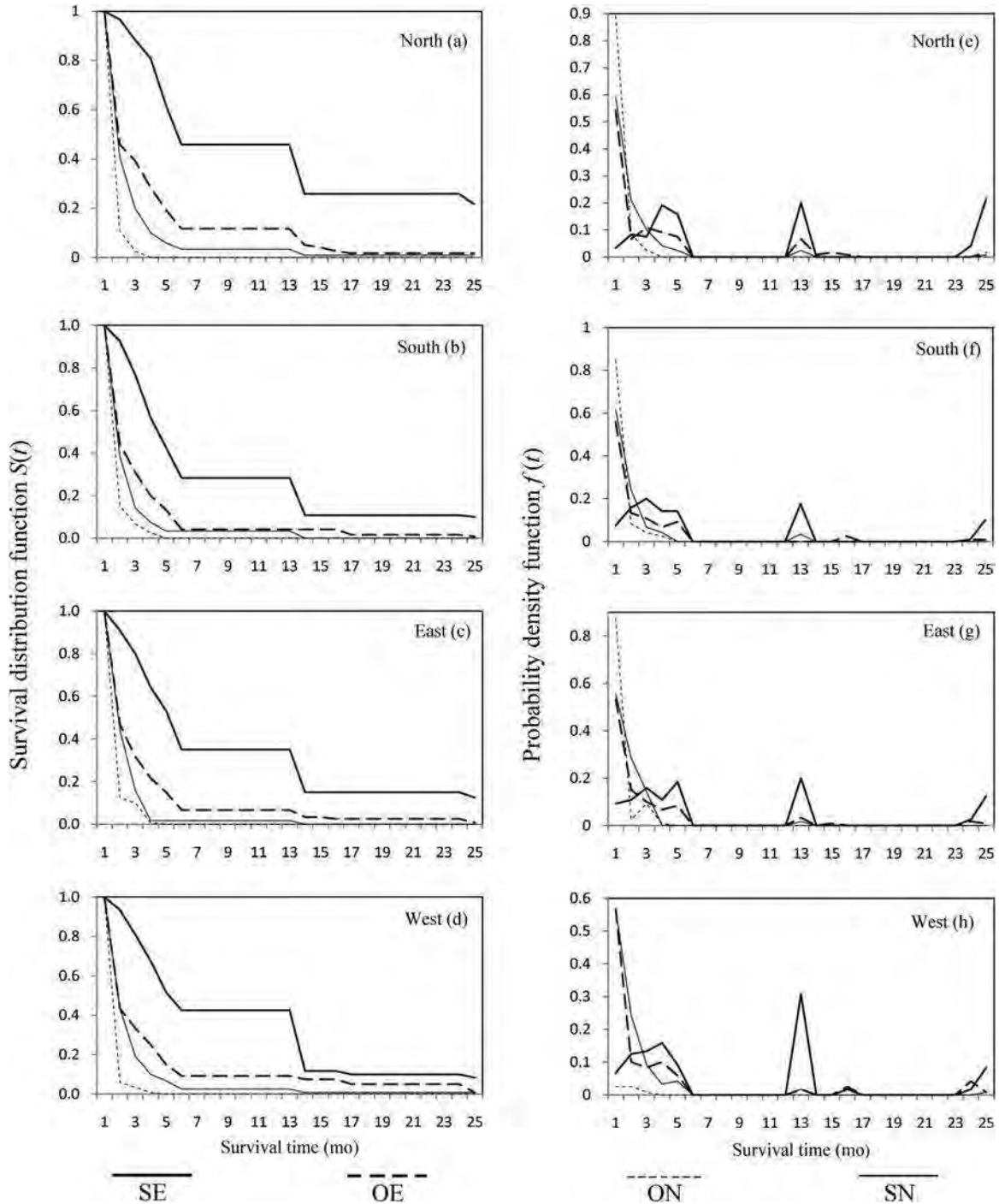
#### Experiment 2: transplanted seedling survival

Topographic aspect did not significantly affect transplanted seedlings at any time during the study, which was a remarkably different outcome to that of experiment 1; but, similar to experiment 1, the predation–understorey light interaction was significant only during the first 6 mo (Table 2). The independent effects of the understorey light and predation factors during the 2-y study were clear and significantly high; the best survivorship of transplanted seedlings was observed in the shaded and predator-exclusion plots, while the mortality of transplanted seedlings increased in open plots (Figure 6a–t).

Early establishment and survival of the neotropical dry deciduous forest tree



**Figure 4.** Mean  $\pm$  SE number of living *Lysiloma microphyllum* seedlings in experiment 1 (seed-to-seedling transition) in El Cimatario National Park, exposed to the following treatments: SE, shade-exclusion; SN, shade-non-exclusion; OE, open-exclusion; and ON, open-non-exclusion. Seedling survival was calculated by combining aspect and time at 1 mo (a, b, c, d), 6 mo (e, f, g, h), 12 mo (i, j, k, l), 18 mo (m, n, o, p) and 24 mo (q, r, s, t). Different letters above the bars indicate significant differences (Tukey's test,  $P < 0.05$ ).

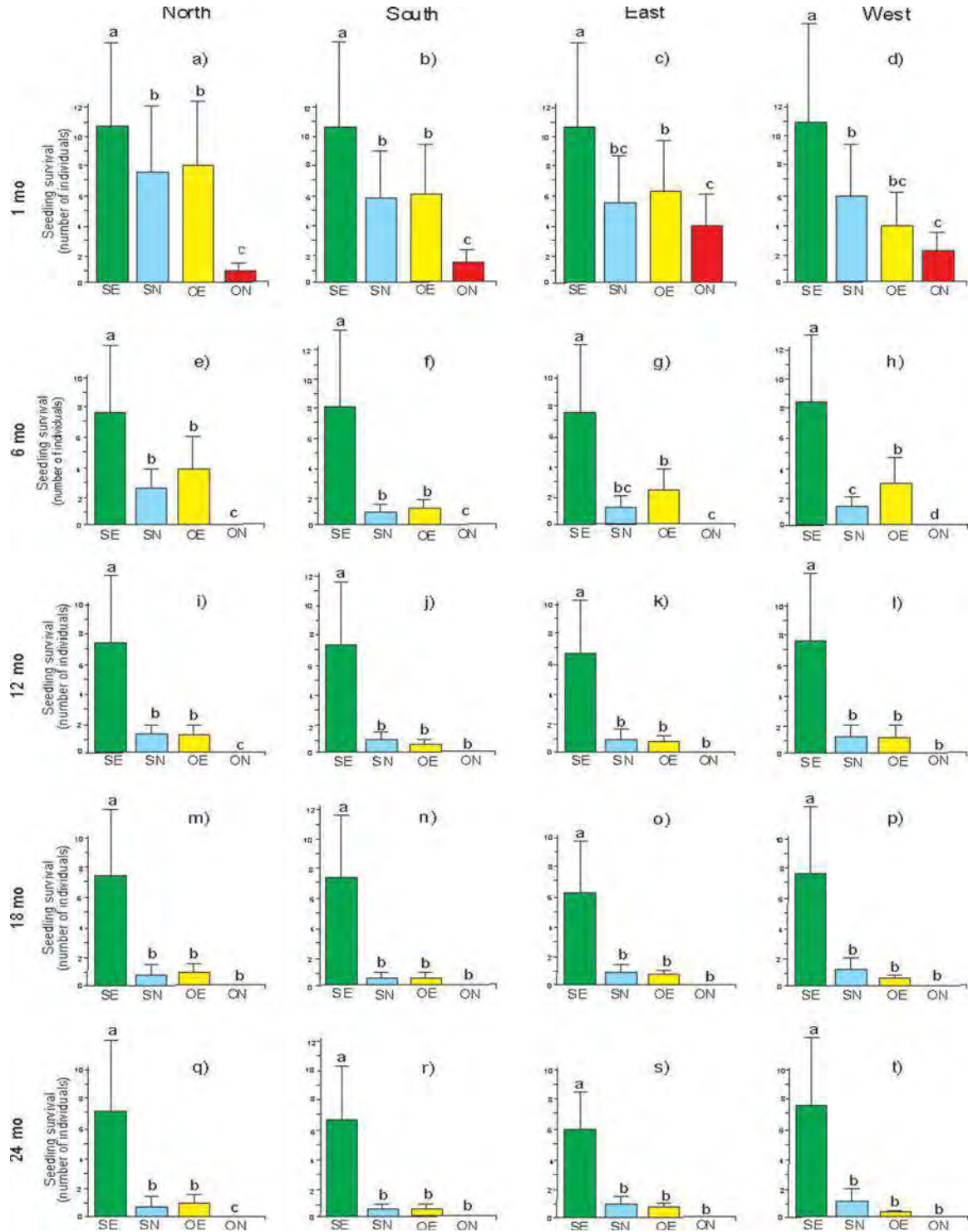


**Figure 5.** *Lysiloma microphyllum* seedling survival probabilities in experiment 1 in El Cimatario National Park, in response to four microhabitat conditions: SE, shade-exclusion; SN, shade-non-exclusion; OE, open-exclusion; and ON, open-non-exclusion. Survival probability is shown for each aspect (north, south, east and west), according to the distribution function (a, b, c, d) and the density function (e, f, g, h). Survival distribution functions were calculated using the life-tables procedure.

The response variable (survival) was well explained by predation and understorey light based on the goodness of fit of the models (deviance: 13.4, 15.8, 14.5, 14.3 and 13.0 for 1, 6, 12, 18 and 24 mo, respectively).

### Survival function, $S(t)$ , and density function $f(t)$ in experiment 2

The survival of transplanted seedlings was higher than that of individuals germinated *in situ* (experiment 1), and



**Figure 6.** Mean  $\pm$  SE number of living (transplanted) *Lysiloma microphyllum* seedlings in experiment 2 in El Cimatario National Park, exposed to the following treatments: SE, shade-exclusion; SN, shade-non-exclusion; OE, open-exclusion; and ON, open-non-exclusion. Seedling survival was calculated by combining aspect and time at 1 mo (a, b, c, d), 6 mo (e, f, g, h), 12 mo (i, j, k, l), 18 mo (m, n, o, p) and 24 mo (q, r, s, t). Different letters above the bars indicate significant differences (Tukey's test,  $P < 0.05$ ).

the estimated survival functions,  $S(t)$ , for the four aspects were significantly different (Figure 7a–d; LR = 24.2, df = 3,  $P < 0.0001$ ). Seedling survival differed significantly between exclusion-shaded plots and non-exclusion plots in the open (LR = 12.5, df = 1,  $P < 0.0001$ ), but there were no significant differences between the other treatments (LR = 0.33, df = 1,  $P = 0.56$ ).

The density function curve,  $f(t)$ , followed a pattern of high mortality at the beginning of the study, particularly in the non-exclusion plots (Figure 7e–h). Additionally,  $f(t)$  indicated low failure in months 11–13, mainly in the predator exclusion-open plots, and relatively low mortality at the end of the experiment. Seedling survival was higher on predator exclusion-shaded plots.

### Seedling height distribution

The mean height of *L. microphyllum* seedlings at the age of transplantation in experiment 2 (3 mo) was  $7.4 \pm 1.6$  cm, and at the end of the experiments (24 mo) it was  $13.7 \pm 3.4$  cm. There were relatively large ranges among the final surviving seedlings of experiments 1 and 2; 60% exceeded the mean height ( $7.2 \pm 2.5$  cm) by 1SD.

## DISCUSSION

### Germination in natural conditions

The high level of seed germination displayed by *L. microphyllum* in shaded and predator-excluded microsites, compared with unshaded and non-exclusion sites, suggests that this process is influenced by the combined effect of two physical factors, soil moisture and light, as previously observed for other TDF species (Gonzalez-Rivas *et al.* 2009, Khurana & Singh 2001, Vargas *et al.* 2015). *Lysiloma microphyllum* seeds reached the maximum germination percentage (up to 97%) in shaded microsites, where the soil moisture content and water availability are retained for a longer period (Khurana & Singh 2004), so the probability of seed hydration is higher. In contrast, the soil on open sites tends to dry out more quickly. Spatially, the shaded microsites that favour seed germination could be scarce in TDF secondary communities, because most are largely dependent on seasonality; the wet season provides greater moisture availability for germination (Bullock *et al.* 1995). However, the rainy season is temporally very short (4.5 mo, with a dry period of more than 40 d, locally called ‘can’icula’); and rainfall is highly variable among months. The intraseasonal variation in rainfall is closely related to soil water conditions and canopy shade in tropical dry-forest ecosystems, which can be affected by either light intensity or plant growth. For example, during the rainy season in the

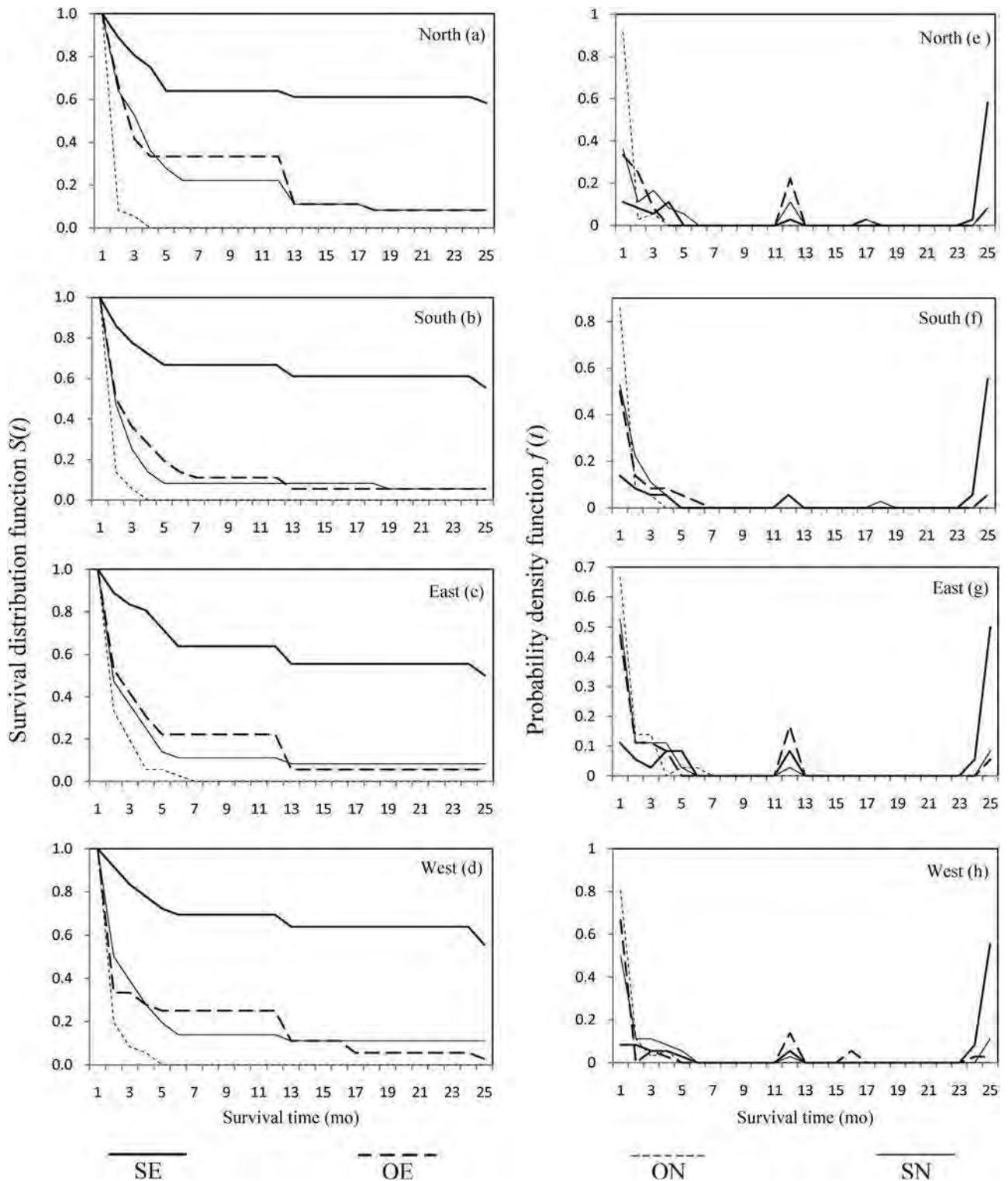
neotropical dry forest of Chamela, Mexico, above-ground biomass develops at different daily PAR values, which range between  $35 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  at the top of the canopy and  $3 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  at 20 cm above the soil; during the dry season, these values increase to  $58 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  and  $30 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , respectively (Barradas 1991).

The levels of photosynthetically active radiation (PAR) recorded in the open and shaded spaces in this study are comparable to the light levels in the treatments. However, the lack of a significant effect of topographic aspect on seed germination suggests that this factor is of secondary importance in the process, and that its main influence occurs due to the different levels of incident radiation in the shaded and open plots.

We observed a strong interaction between the factors of predation and radiation (understorey light). The germination of seeds excluded from predators increased in comparison to non-excluded seeds under canopy, because there were consistently more seeds in the exclusion treatments. In turn, understorey light in open spaces significantly decreased germination in open plots (predation  $\times$  understorey light interaction in Table 1). This was probably due to (1) the negative effect of sunlight on soil water conditions, because direct radiation is the main factor driving soil moisture evaporation (Huante & Rincon 1998), which lowered seed germination in high light; and (2) seeds being removed before germination, which indicates that seeds were affected by predation rather than germination failure. *Lysiloma microphyllum* seeds are primarily taken by rodents, harvester ants, other arthropods and birds (pers. obs.), so the removal of *L. microphyllum* seeds is a greater cause of propagule loss before germination than the failure of germinated seeds (mortality after germination). Non-exclusion plots had lower survival; the percentages of predated seedlings were higher in the open (100% in experiments 1 and 2) than under the canopy (96% and 89% for experiments 1 and 2, respectively). Similar patterns have been observed in other species in secondary TDF in Mexico, which have been explained by the tree canopies or the understorey vegetation (nurse-plant phenomenon) protecting seedlings against predation. This factor plays an important role in the population demographics of TDF species (Vieira & Scariot 2006).

Other studies of TDF species have found germination percentages above 80% under watering treatments (Blain & Kellman 1991, in Veracruz, Mexico) or 10% with shade treatments (Ray & Brown 1995, in the US Virgin Islands). These percentages increase due to shading in secondary tropical forests in Costa Rica (Gerhardt 1996b) and significantly increase with water supplementation and shading (McLaren & McDonald 2003b, in Jamaica).





**Figure 7.** Survival probabilities of transplanted *Lysiloma microphyllum* seedlings in experiment 2 in El Cimatario National Park, in response to the following treatments: SE, shade-exclusion; SN, shade-non-exclusion; OE, open-exclusion; and ON, open-non-exclusion. Survival probabilities are shown for each aspect (north, south, east and west), according to the distribution function (a, b, c, d) and the density function (e, f, g, h).

## Seedling survival

The pattern of seedling establishment and survival in experiment 1 suggests that at the beginning of the study (months 1–5), the transition from seed to seedling was influenced by the interaction between predation and understorey light but was independent of aspect. Later (months 6–24), this factor had a positive influence, but predation and light were the factors that largely determined seedling survival.

The exclusion of predators had a large and positive impact on survival; in all cases this treatment increased seedling survival. It is likely that predation is key to the success of initial establishment; and it seems to be independent of microhabitat, because seed removal by granivory in non-exclusion plots caused high mortality (98.5% in open spaces and 87% in shaded spaces) during the first few days. It should be noted that the enclosures covered by the 1-mm wire mesh used to protect seeds and seedlings could have reduced evaporation rates, due to shading, but this shade was not equivalent (almost 50% higher PAR) to the shade provided by canopies. Likewise, radiation (understorey light and full sunlight) played an important role throughout the experiment, the survival curves in the exclusion-shaded treatments reached the maximum final survival (26% and 61% for experiments 1 and 2, respectively), which suggests that the initial establishment of seedlings is shade-dependent (light-intolerant). The intensity of PAR received by shaded plots (in this study: mean  $521 \pm 64 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) is within the levels of a low-light environment, according to Rincon´ & Huante (1993). In experiment 1, the mortality peaks (density function) are apparent in the beginning, middle and end phases of the study (months 1–6, 12–14 and 23–24, respectively), so these conformed to a type-III pattern, in which the initial mortality is high and tends to decrease with time, mainly on exclusion-open, non-exclusion-shaded and non-exclusion-open plots. However high mortality was observed in exclusion-shaded plots, in all cases. These three peaks of seedling mortality (a pattern observed in all experimental treatments) can be attributed to seasonal drought, because they indicate the probability of maximum survival for the remaining individuals in a time interval  $f(t)$ . For example, from June to July (months 12 and 13 in the figures, when the wet season starts), this interval is affected by the accumulated mortality of individuals that previously failed (died) during the dry-season drought (November– May). Therefore, these periods of time accumulate the greatest mortality of individuals. Signs of water stress were common in individuals established in open spaces, so seedling desiccation could be a likely cause of death, and is, in fact, considered an important cause of mortality in TDF (Vieira *et al.* 2008). The causes of death were probably the same in all experimental treatments, as other

possible causes of mortality, such as fungal diseases, were not observed, but seedlings under natural conditions are eaten or damaged by a great variety of insects (pers. obs.). Only the exclusion treatments under the canopy in experiments 1 and 2 resulted in individuals surviving for at least 5 y after the end of the field experiment (pers. obs.).

The survival of transplanted seedlings (experiment 2) was consistently higher than those in experiment 1, suggesting that the early acquisition of sapling or adult traits, which is typical of a drought-tolerant tree (Poorter & Markesteijn 2008), helps the plants cope with damaging biotic and abiotic factors. The apparent major physiological independence and drought-tolerance of transplanted seedlings were also exhibited in their lower mortality during the dry season in the first year.

The role of shade and water – or their combined effect – in increasing the survival of seedlings in TDF has been reported previously. By comparing the effects of supplemental water and rainfall in shaded plots, Blain & Kellman (1991) and Gerhardt (1996a, 1998) found that environments with high moisture availability and low light levels allowed the successful establishment of seedlings, and Ray & Brown (1995) observed, in addition to the significant effects of shade on seedling survival, that seedling mortality increased as rainfall decreased. In a successional chronosequence of TDF in Southern Mexico, Hammond (1995) reported that seedling survival was related to the ability of the habitat to retain moisture. Rainfall seasonality is an additional factor that affects regeneration in terms of the survival of seeds and seedlings (McLaren & McDonald 2003b), so inter- and intra-regional variation in rainfall in the TDF of semi-arid regions such as the Mexican Bajio could have particular implications for seed ecology. For example, droughts during the wet season or a prolonged drought during the dry season are important causes of seedling mortality (Marod *et al.* 2004) due to the gradual reduction in the photosynthesis and stomatal conductance of seedlings over time (Slot & Poorter 2007). Other studies have demonstrated the significance of shade provided by nurse plants to the survival of the seedlings of late-successional trees in Mexican TDF (Sanchez´-Velasquez *et al.* 2004), and in TDF, the facilitative effect of nurse plants seems to be less intense if stress conditions are reduced (Miranda-Jacome´ *et al.* 2013). The shading function of the canopy can supplement the composition and structure of shade-tolerant successional species (Alvarez-Aquino & Williams-Linera 2012, Griscom & Ashton 2011), because established canopies help to mitigate the environmental conditions facilitating regeneration by seed (de Souza Gomez & Scariot 2014, Levesque´ *et al.* 2011), although differences between the understorey and overstorey seem to be species-specific (Gonzalez´-Rivas *et al.* 2009). *Lysiloma microphyllum* reproduces from seeds,

and it does not propagate vegetatively with root suckers. Therefore, our findings (shade, protection from predators) have predictive value for seed and establishment success.

According to the Janzen–Connell hypothesis, the high levels of seedling predation found in this study suggest that there could be an effect of planting density because density-dependent effects would be stronger in wet forests than in dry forests (Webb & Peart 1999). Furthermore, it is thought that negative density-dependence (e.g. seedling mortality or scarce recruitment of conspecific individuals at high densities due to herbivory or pathogens) mainly occurs in tropical wet forests (Comita *et al.* 2014), while positive density-dependence (e.g. conspecific density facilitates seedling survival) has been associated with dry forests (Jia *et al.* 2011). The seedlings of tropical rain forests species in moist sites with low light suffer high mortality due to pathogens and predators; in contrast, in a dry forest, there is probably a positive density effect due to higher abiotic stress (water-limited environment) (Goodale *et al.* 2014). Empirical studies have found that, contrary to predictions, adult conspecifics have stronger effects on seedling mortality in dry (Palamanui, Hawaii, 835 mm of annual rainfall) compared to wet forests (Inman-Narahari *et al.* 2016), but in certain cases, damage (herbivory) is not correlated with density in tropical rain forests (Brenes-Arguedas 2012). If negative density-dependence increases with rainfall (Comita *et al.* 2014), then positive effects would be expected in dry forests, and we found two works addressing density-dependence in the seedling stage in this ecosystem. In Mudumalai, India (1230 mm of mean annual rainfall), negative density-dependence was observed in the recruitment of many species (John *et al.* 2002), but it was also associated with the incidence of ground fires during the dry season. In Guanacaste, Costa Rica (2076 mm of mean annual rainfall), Sullivan (2003) found that herbivory by *Cromarcha stroudagnesia* (a sapling-specialist shoot-borer) increases with the number of conspecific *Tabebuia ochracea* saplings. Our Bajío Queretano site received 549 mm of annual rainfall (a drier and cooler site), but seedling predation by herbivores on conspecifics at low densities was very high. Therefore, these reports suggest that there are strong negative density-dependence effects in TDF. Seedling herbivory by arthropods, especially by leaf-cutting ants, is the principal cause of recruitment failure on predator-free forested islands in TDF from Lago Guri, Venezuela (Lopez´ & Terborgh 2007), and excessive herbivory by grasshoppers has also been observed, even if the planting density of each experimental unit is a single individual (Hernandez´-Oria *et al.* unpubl. data).

In conclusion, our approach to the analysis of germination, establishment and survival of *L. microphyllum* seedlings allowed us to determine that (1) these processes are successful when they occur in

shaded areas rather than open spaces; (2) topographic aspect plays a role after the transition from seed to seedling, a critical stage in early recruitment, although the seedlings tested in the field after this demographic transition were aspect-independent; (3) the roles of biotic (predation) and abiotic (radiation) factors during the process are highly relevant; and (4) shade conditions create a suitable microhabitat for establishment and early development. These findings may help establish principles for the regeneration of *L. microphyllum* in TDF secondary communities and provide the basis for its restoration and management.

## ACKNOWLEDGEMENTS

The work is dedicated to the memory of Richard I. Yeaton Hawkins. The first author gratefully acknowledges the financial support (PhD scholarship No. 40284) of the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Mexico) as well as the facilities provided by the staff of El Cimatario National Park, Queretaro, Mexico. We are also grateful to two anonymous reviewers for their valuable comments on a draft version of the manuscript. This research was part of the PhD thesis of the first author within the Programa de Doctorado en Ciencias Biomédicas´ de la Universidad Nacional Autónoma de México´.

## LITERATURE CITED

- ALVAREZ-AQUINO, C. & WILLIAMS-LINERA, G. 2012. Seedling survival and growth of tree species: site condition and seasonality in tropical dry forest restoration. *Botanical Sciences* 90:341–351.
- ALVAREZ-YEPIZ, J. C., MARTINEZ-YRIZAR, A., BURQUEZ, A. & LINDQUIST, C. 2008. Variation in vegetation and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:355–366.
- ANDRADE, G., CALDERON DE RZEDOWSKI, G., CAMARGO-RICALDE, S.L., GREYER, R., HERNANDEZ, H. M., MARTINEZ-BERNAL, A., RICO, L., RZEDOWSKI, J. & SOUSA, M. 2007. *Familia Leguminosae. Subfamilia Mimosoideae. Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Fascículo 150. Instituto de Ecología-Centro Regional del Bajío, Patzcuaro, Mich., Mexico. 229 pp.
- ARRIAGA, L. & LEON, J. L. 1989. The Mexican tropical deciduous forest of Baja California Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio* 84:45–52.
- BARRADAS, V. L. 1991. Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in western Mexico. *Theoretical and Applied Climatology* 44:57–64.
- BLAIN, D. & KELLMAN, M. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 7:69–83.

- BRENES-ARGUEDAS, T. 2012. Leaf damage and density-dependent effects on six *Inga* species on a neotropical forest. *Revista de Biología Tropical* 60:1503–1512.
- BULLOCK, S., MOONEY, H. & MEDINA, E. (eds). 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. 450 pp.
- CARDENAS, I. & CAMPO, J. 2007. Foliar nitrogen and phosphorus reabsorption and decomposition in the nitrogen-fixing tree *Lysiloma microphyllum* in primary and secondary seasonally tropical dry forests in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 23:107–113.
- COMITA, L. S., QUEENBOROUGH, S. A., MURPHY, S. J., ECK, J. L., XU, K., KRISHNADAS, M., BECKMAN, N. & ZHU, Y. 2014. Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology* 102:845–856.
- DE SOUZA GOMES, G. & SCARIOT, A. 2014. Direct seeding of dry forest tree species in abandoned pastures: effects of grass canopy and seed burial on germination. *Ecological Research* 3:473–482.
- GARCIA, E. 1988. *Modificaciones al sistema de Koppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Instituto de Geografía, UNAM, Mexico. 252 pp.
- GERHARDT, K. 1996a. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management* 82:33–48.
- GERHARDT, K. 1996b. Germination and development of sown mahogany (*Swietenia macrophylla* King) in secondary tropical dry forest habitat in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12: 275–289.
- GERHARDT, K. 1998. Leaf defoliation of tropical dry forest tree seedlings – implications for survival and growth. *Trees* 13:88–95.
- GONZALEZ-RIVAS, B., TIGABU, M., CASTRO-MARIN, G. & ODEN, P. C. 2009. Seed germination and seedling establishment of Neotropical dry forest species in response to temperature and light conditions. *Journal of Forestry Research* 20:99–104.
- GONZALEZ-RUIZ, T., JARAMILLO, V., PENA, J. & FLORES, A. 2008. Nodulation dynamics and nodule activity in leguminous tree species of a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 24:107–110.
- GOODALE, U. M., BERLYN, G. P., GREGOIRE, T. G., TENNAKON, K. U. & ASHTON, M. S. 2014. Differences in survival and growth among tropical rain forest pioneer tree seedlings in relation to canopy openness and herbivory. *Biotropica* 46:183–193.
- GRISCOM, H. P. & ASHTON, M. S. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: a review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* 261:1564–1579.
- HAMMOND, D. S. 1995. Postdispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11:295–313.
- HUANTE, P. & RINCON, E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113:53–66.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1986. *Nomenclator y anexo cartográfico del estado de Querétaro*. Secretaría de Programación y Presupuesto. Mexico. 143 pp.
- INMAN-NARAHARI, F., OSTERTAG, R., HUBBELL, S., GIARDINA, P., CORDELL, S. & SACK, L. 2016. Density-dependent seedling mortality varies with light availability and species abundance in wet and dry Hawaiian forests. *Journal of Ecology* 104:773–780.
- JIA, X., DAI, X.-F., SHEN, Z.-X., ZHANG, J.-Y. & WANG, G.-X. 2011. Facilitation can maintain clustered spatial pattern of plant populations during density-dependent mortality: insights from a zone-of-influence model. *Oikos* 120:472–480.
- JOHN, R., DATTARAJA, H., SURESH, H. & SUKUMAR, R. 2002. Density-dependence in common tree species in a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Vegetation Science* 13: 45–56.
- KHURANA, E. & SINGH, J. S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28:39–52.
- KHURANA, E. & SINGH, J. S. 2004. Germination and seedling growth of five tree species from tropical dry forest in relation to water stress: impact of seed size. *Journal of Tropical Ecology* 20:385–396.
- LABAT, J. N. 1987. Le fourré subtropical et la forêt tropicale caducifoliee du nord-ouest de l'état du Michoacan, Mexique: structure et affinités floristiques. *Trace* 12:3–11.
- LABAT, J. N. 1995. *Végétation du Nord-Ouest du Michoacan Mexique*. Fascículo Complementario VIII. Instituto de Ecología A.C.-Centro Regional del Bajío. Patzcuaro, Michoacan, Mexico. 401 pp.
- LEE, E. T. 1992. *Statistical methods for survival data analysis*. Lifetime Learning Publications, Belmont. 556 pp.
- LEON DE LA LUZ, J. L., DOMINGUEZ-CADENA, R. & MEDEL-NARVAEZ, A. 2012. Florística de la Selva Baja Caducifolia de la Península de Baja California, Mexico. *Botanical Sciences* 90:143–162.
- LEVESQUE, M., MCLAREN, K. P. & MCDONALD, M. A. 2011. Recovery and dynamics of a primary tropical dry forest in Jamaica, 10 years after human disturbance. *Forest Ecology and Management* 262:817–826.
- LIEBERMAN, D. & LI, M. 1992. Seedling recruitment patterns in tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* 3:375–382.
- LOPEZ, L. & TERBORGH, J. 2007. Seed predation and seedling herbivory as factors in tree recruitment failure on predator-free forested islands. *Journal of Tropical Ecology* 23:129–137.
- MAROD, D., KUTINTARA, U., TANAKA, H. & NAKASHIZUKA, T. 2004. Effects of drought and fire on seedling survival and growth under contrasting light conditions in a seasonal tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 15:691–700.
- MCLAREN, K. P. & MCDONALD, M. A. 2003a. Seedling dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. *Journal of Tropical Ecology* 19: 567–578.
- MCLAREN, K. P. & MCDONALD, M. A. 2003b. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 183:61–75.
- MIRANDA, F. & HERNANDEZ-X, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 23:29–47.
- MIRANDA-JACOME, A., MONTANA, C. & FORNONI, J. 2013. Sun/shade conditions affect recruitment and local adaptation of a columnar cactus in dry forests *Annals of Botany* 111:293–303.
- MURPHY, P. G. & LUGO, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67–88.

*Early establishment and survival of the neotropical dry deciduous forest tree*

- POORTER, L. & MARKESTEIJN, L. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40:321–331.
- PYKE, D. A. & THOMPSON, J. N. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67:240–245.
- RAY, G. J. & BROWN, B. J. 1995. Restoring Caribbean dry forest: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3:86–94.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, Mexico. 432 pp.
- RZEDOWSKI, J. & CALDERON, G. 1987. El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace* 12:12–21.
- RINCON, E. & HUANTE, P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees Structure and Function* 7:202–207.
- SANCHEZ-VELASQUEZ, L. R., QUINTERO-GRADILLAB, S., ARAGON-CRUZ, F & PINEDA-LOPEZ, M. A. R. 2004. Nurses for *Brosimum alicastrum* reintroduction. *Forest Ecology and Management* 198:401–404.
- SLOT, M. & POORTER, L. 2007. Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica* 39:683–690.
- SULLIVAN, J. J. 2003. Density-dependent shoot-borer herbivory increases the age of first reproduction and mortality of neotropical tree saplings. *Oecologia* 136:96–106.
- VARGAS, G., WERDEN, L. & POWERS, J. 2015. Explaining legume success in tropical dry forest based on seed germination niches: a new hypothesis. *Biotropica* 47:277–280.
- VIEIRA, D. & SCARIOT, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14:11–20.
- VIEIRA, D., LIMA, V., SEVILHA, A. & SCARIOT, A. 2008. Consequences of dry-season seed dispersal on seedling establishment of dry forest trees: should we store seeds until the rains? *Forest Ecology and Management* 256:471–481.
- WEBB, C. O. & PEART, D. R. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology* 80:2006–2017.
- WILLIAMS-LINERA, G., ALVAREZ-AQUINO, C., HERNANDEZ-ASCENCION, E. & TOLEDO, M. 2011. Early successional sites and the recovery of vegetation structure and tree species of the tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *New Forests* 42:131–148.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. 662 pp.
- ZIMMERMAN, J. K., WRIGHT, S. J., CALDERON, O., APONTE, M. & PATON, S. 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology* 23:231–251.

# CAPÍTULO 7

## INFORMACIÓN COMPLEMENTARIA:

**BIOLOGÍA DE LA GERMINACIÓN, BANCO DE SEMILLAS EN SUELO, DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y SUPERVIVENCIA *IN SITU* DE JUVENILES DE *Lysiloma microphyllum* EN ENSAMBLES SUCESIONALMENTE TEMPRANOS DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DEL BAJÍO QUERETANO.**

## **A) Influencia de la temperatura en la germinación de *Lysiloma microphyllum***

El fuego se utiliza en el sistema roza-tumba-quema como parte del manejo en la agricultura itinerante (García-Oliva *et al.*, 1999). Se especula que en esta circunstancia el fuego estimula la germinación de leguminosas como *Lysiloma microphyllum*, y en consecuencia, su posterior establecimiento. Para probar esta hipótesis, se evaluó en un primer experimento el efecto de la temperatura en la germinación de semillas de *L. microphyllum* bajo condiciones controladas.

### **Tratamientos de temperatura**

Para simular las distintas temperaturas de superficie del fuego, se usaron grupos de 30 semillas viables en cada tratamiento, ensayadas con diez diferentes temperaturas en °C (40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 110, 120 y 130) y tres tiempos de exposición (2, 4, 8 y 16 minutos). En total, se estudio la germinación en 40 tratamientos (10 temperaturas x 4 tiempos de exposición) más un grupo control de semillas no expuesto a tratamientos. Un total de 3960 semillas se usaron en el experiment. Concluida la experimentación, las semillas fueron desinfectadas con una solución de hipoclorito de sodio 10% (5 minutos), lavadas, secadas y germinadas en cajas Petri conteniendo papel filtro esterilizado y mantenido con humedad constante e incubado en cámara de crecimiento a 25°C con un fotoperíodo de 10 horas. La germinación se evaluó diaria y semanalmente y se consideró exitosa cuando la radícula emergió. La germinación final se usó para comparar todos los tratamientos y las semillas control.

La germinación en condiciones controladas disminuyó en respuesta a la temperatura y el tiempo de exposición. Los tratamientos de alta temperatura (> 60°C) combinados con elevado tiempo de exposición (>4 minutos) inhibieron significativamente la germinación de *L. microphyllum* (Tabla 1). Las temperaturas de choque térmico (70-130°C) redujeron en cerca de 90% los porcentajes de germinación en comparación con el control (Figura 1). Las semillas control de *L. microphyllum* germinaron entre 5-7 días.

Tabla 1. Análisis de varianza de dos factores sobre el efecto de 10 tratamientos térmicos y 4 tiempos de exposición en el porcentaje de germinación de *L. microphyllum*.

Efectos e interacción	g.l.	F	P
Tratamientos	10	69.7	< 0.00001
Temperatura	9	278.4	< 0.00001
Tiempo exposición	3	65.6	< 0.0001
Temperatura X tiempo exposición	27	45.9	< 0.0001

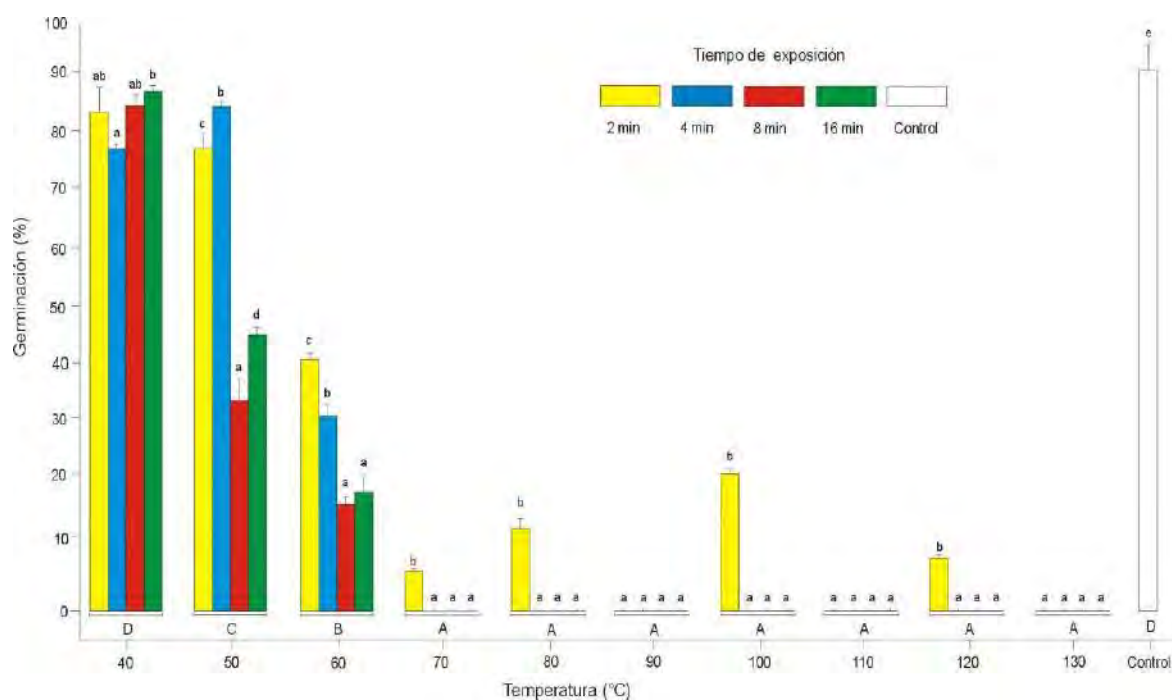


Figura 1. Porcentajes de germinación  $\pm 1$  desviación estándar de *L. microphyllum* expuestos a diez tratamientos térmicos y cuatro tiempos de exposición. Letras mayúsculas debajo de las barras indican diferencias estadísticas entre tratamientos térmicos. Letras minúsculas encima de las barras señalan diferencias significativas entre tiempos de exposición (Prueba de Tukey,  $p < 0.05$ ).

## B) Influencia del fuego directo sobre semillas de *L. microphyllum*

Un segundo experimento evaluó el efecto del fuego *in situ* en las semillas y su repercusión en la germinación. Se registraron las temperaturas de ignición medidas con un termómetro infrarojo Akozon AR320, con y sin la combustión del mantillo en la estación seca, a



diferentes tiempos y en grupos de 30 semillas en un área de 100 cm<sup>2</sup>. Las temperaturas alcanzadas por el fuego con y sin ignición de mantillo fueron muy altas (Figura 2), lo que causó una mortalidad del 100 % en las semillas y por lo tanto 0 % de germinación.

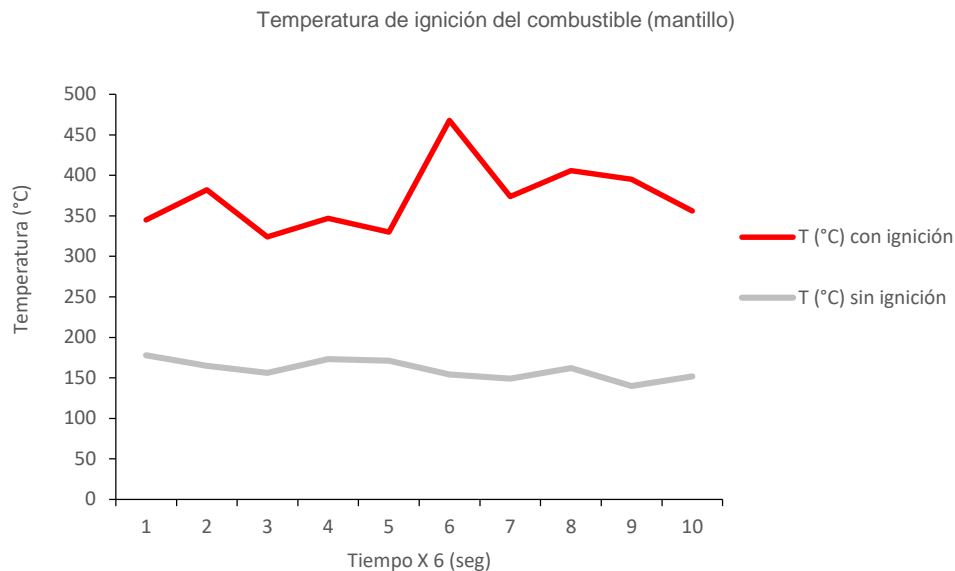


Figura 2. Temperatura por fuego *in situ* sobre la superficie del suelo con semillas de *L. microphyllum*.

### C) Biología de la germinación de *L. microphyllum*

Dado que la temperatura y el fuego directo no estimularon la germinación y se obtuvieron altos porcentajes germinativos sin tratamientos térmicos, se probó si la imbibición hídrica de la semilla era la causal de germinación. Se realizaron diferentes experimentos con relación al tiempo de hidratación/deshidratación de la semilla y su posterior capacidad germinativa. Por cada ciclo temporal (1-24 horas) de hidratación/deshidratación se utilizaron 10 semillas de *L. microphyllum* que fueron pesadas antes y después del ciclo.

Se identificaron tres fases en el ciclo de germinación de semillas de *L. microphyllum*. La primera fase es de absorción hídrica (1-4 horas) y muy ligero aumento de peso, seguida de un incremento de peso notable en las siguientes 3 horas (fase 2) y un nuevo aumento (fase 3) en las siguientes dos horas para luego descender y estabilizarse (11 horas en adelante, hasta las 24 horas) y germinar en las siguientes 96 horas (Figura 3).

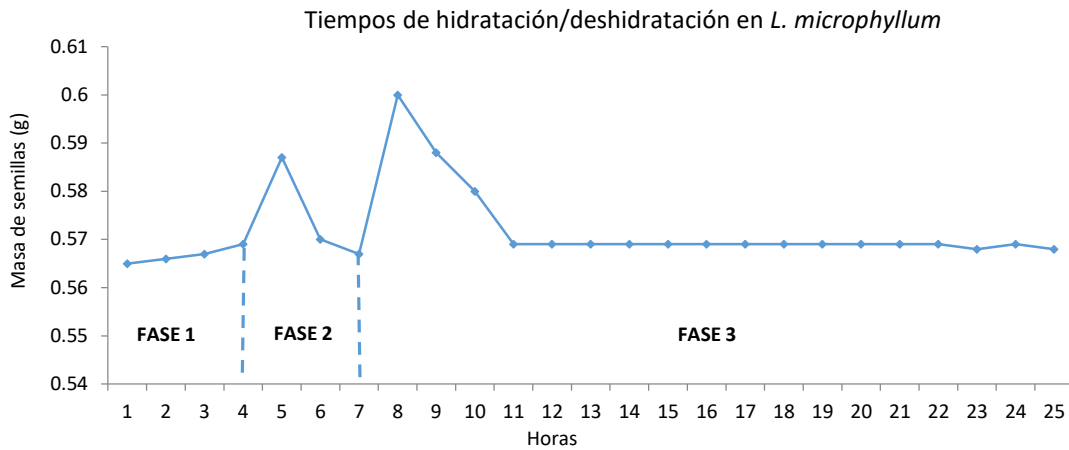


Figura 3. Fases pregerminativas indicadas en ciclos temporales (horas) de hidratación/deshidratación de las semillas de *L. microphyllum*.

#### D) Factores físicos asociados a la germinación de *L. microphyllum*

La imbibición de la semilla de *L. microphyllum* ocurre de modo más favorable con ciertas condiciones asociadas al microhábitat de establecimiento de la especie (Capítulo 6). Una condición fundamental es la humedad del suelo en la estación húmeda. Por esta razón se evaluó el porcentaje de humedad *in situ* de tres réplicas de suelo (0-10 cm) entre los meses de junio y septiembre en las cuatro orientaciones (Norte, Sur, Este y Oeste), y dos condiciones espaciales: áreas con dosel y el espacio abierto. Se encontró un mayor porcentaje de agua en en áreas con dosel de la orientación norte a lo largo de la estación húmeda ( $\chi^2 = 14.9$ , g.l. = 3,  $p < 0.02$ ; Figura 4), con variaciones que descienden al final de esa estación.

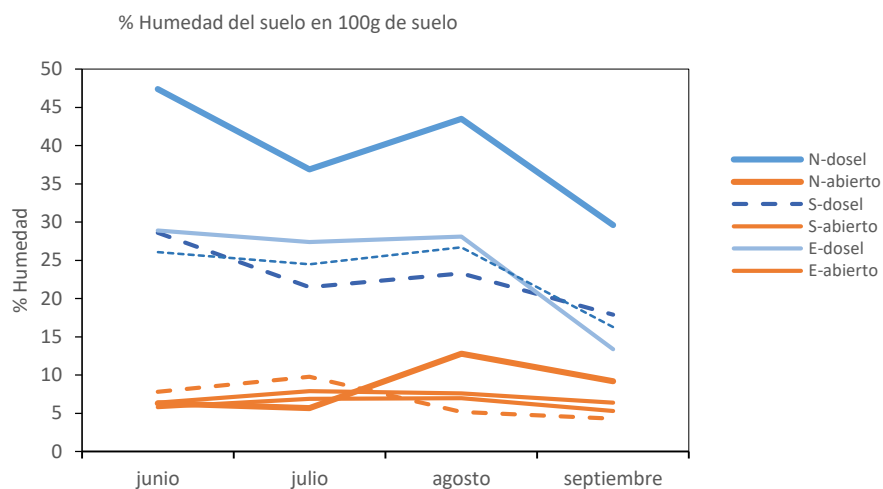


Figura 4. Distribución del porcentaje de humedad del suelo durante los meses de la estación húmeda en las cuatro orientaciones y dos condiciones de cobertura espacial.

La distribución espacial de la cobertura vegetal influye en otro factor asociado a la conservación de la humedad del suelo que puede favorecer la imbibición de la semillas: la temperatura superficial del suelo; lo que a su vez condiciona una mayor o menor deshidratación del suelo por efectos de evaporación. Para dilucidar este factor, se evaluó con tres réplicas la temperatura superficial del suelo con un termómetro infrarojo Akozon AR320 en áreas con dosel y espacio abierto a lo largo de los meses que conforman la estación húmeda. Esta variable fue significativamente mayor en espacio abierto que bajo el dosel (Wilcoxon,  $p < 0.01$ , Figura 5).

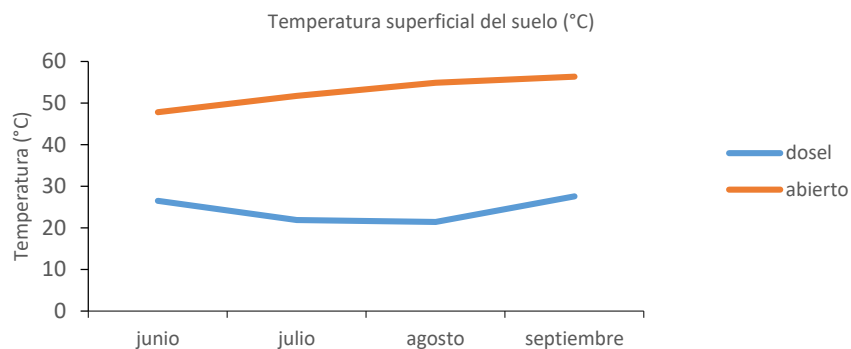


Figura 5. Distribución de la temperatura superficial del suelo bajo dos condiciones espaciales contrastantes a lo largo de la estación húmeda.

### E) Banco de semillas en suelo de *L. microphyllum*

Se monitoreó el banco de semillas del suelo durante 3 años (2015, 2016 y 2017) en comunidades secundarias de BTC con presencia de *L. microphyllum* en tres condiciones espaciales de microhábitat: bajo el dosel de la especie, bajo el dosel de arbustos y en espacio abierto. La unidad de muestreo del suelo ( $3.14^{-2}$  m) fue un cilindro metálico de 10 cm de diámetro y 15 cm de largo, registrando 30 muestras/condición de microhábitat/año. Las muestras se tamizaron progresivamente, identificaron y contabilizaron las semillas objetivo.

El patrón encontrado a lo largo de tres años indica que la especie sí forma banco de semillas en el suelo, el cual es temporalmente efímero, por lo tanto es marcadamente estacional. Las semillas se dispersan entre el inicio y fin de la estación seca (Tabla 2). Se encontró una mayor densidad de semillas bajo el dosel de *L. microphyllum* (efecto de árboles parentales) que bajo arbustos y espacio abierto (Figura 6), lo que confirma la corta dispersión de estas semillas y una mayor asociación con sitios provistos de cobertura.

Tabla 2. Dinámica numérica del banco de semillas de *L. microphyllum* durante un período de tres años. Se reporta por mes y año la densidad total de semillas de *L. microphyllum* encontradas por condición.

Años	Bajo dosel de <i>L. microphyllum</i>			Bajo dosel de arbustos			Espacio abierto		
	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017
Meses									
Ene	21	33	42	9	8	12	-	-	-
feb	37	49	45	12	9	11	-	-	-
Mar	18	38	32	5	7	10	-	-	-
Abr	21	22	16	3	10	8	-	-	-
May	47	34	9	2	6	3	-	-	-
Jun	1	-	-	1	-	-	-	-	-
Jul	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ago	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sep	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Oct	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nov	39	46	37	6	3	2	-	-	-
Dic	42	54	40	8	12	7	-	-	-
Totales	226	276	221	36	55	53	0	0	0

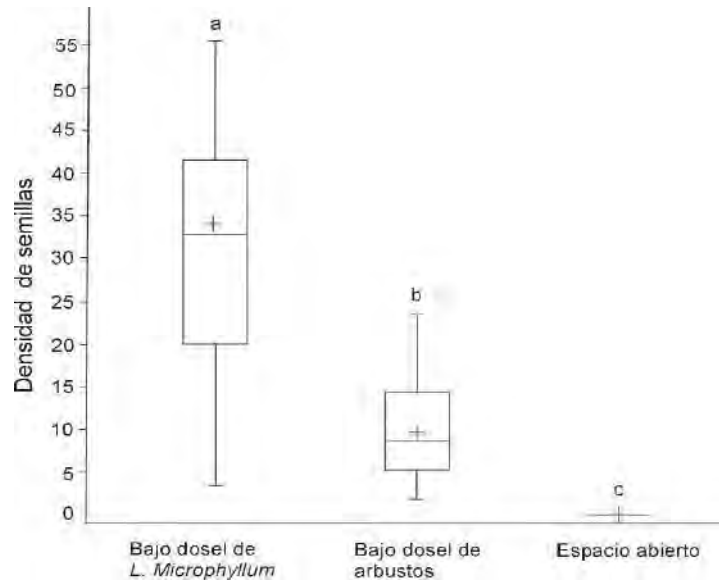


Figura 6. Distribución de la densidad del banco de semillas del suelo en *L. microphyllum* en tres condiciones de microhábitat del BTC. Letras minúsculas diferentes encima del intervalo superior indican diferencias significativas entre condiciones (Prueba de Tukey,  $p < 0.005$ ).

#### F) Análisis de la distribución espacial *in situ* de juveniles de *L. microphyllum*

Para evaluar el patrón de distribución espacial de individuos juveniles de *L. microphyllum*, se analizó la asociación especial de individuos establecidos *in situ* en una parcela de 20 x 20m bajo la nula hipótesis de aleatoriedad espacial completa. Se consideraron juveniles aquellos individuos  $\geq 30$  y  $\leq 60$  cm de altura. A esta escala el patrón de distribución espacial de juveniles se examinó para determinar agregación, usando el análisis espacial univariado de primer y segundo orden basado en la función  $K$  de Ripley (Ripley 1976, 1978). Este método considera cada planta como un punto central de un círculo dentro de un radio dado  $t$  (individuo focal) y todos los individuos encontrados dentro del círculo son incluidos. La función  $K(t)$  usada se estima como:

$$K(t) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n 1/W_{ij}(K_{ij})$$

Donde  $A$  es la parcela del área de estudio (en 2 dimensiones),  $n$  es el número de puntos (individuos) dentro de la parcela,  $W_{ij}$  es una ponderación por los efectos de borde (Haase 1995), y  $K_{ij}$  es la distancia entre plantas  $i$  y  $j$ . Si la distribución de los puntos es aleatoria de

Poisson, el valor esperado de la función acumulativa  $K(t)$  se iguala a  $\pi t^2$ . Los resultados se desplegaron como un gráfico  $\sqrt{[K(t)/\pi]} - t$ , vs  $t$  para examinar la dispersión espacial de las distancias  $t$ . Para determinar la asociación especial entre los juveniles de *Lysiloma* y los dos grupos de análisis (árboles y arbustos) en la comunidad, se usó la función bivariada  $K_{12}(t)$ , la cual se lineariza como  $\sqrt{[K_{12}(t)/\pi]}$ . Los valores esperados de  $t$  son cero cuando el patrón es aleatorio de Poisson, siendo positivo cuando es agregado y negativo cuando es regular. Se utilizó un modelo de Monte Carlo para evaluar la desviación significativa de una distribución aleatoria. Para construir un nivel de confianza de 99%, se ejecutaron 499 simulaciones y la estadística de muestra se comparó con este dato. Los cálculos fueron realizados con el software PASSaGe (Rosenberg & Anderson 2011).

### **Análisis espacial**

Se registraron 107 juveniles de *L. microphyllum*. El patrón espacial de la especie mostró una tendencia significativa hacia la agregación (Figura 7a). Hubo una asociación significativa entre *L. microphyllum* y varios individuos de árboles y arbustos (64 en total) en la comunidad secundaria de BTC, como es mostrado por la función  $K$  de Ripley (Figura 7b).

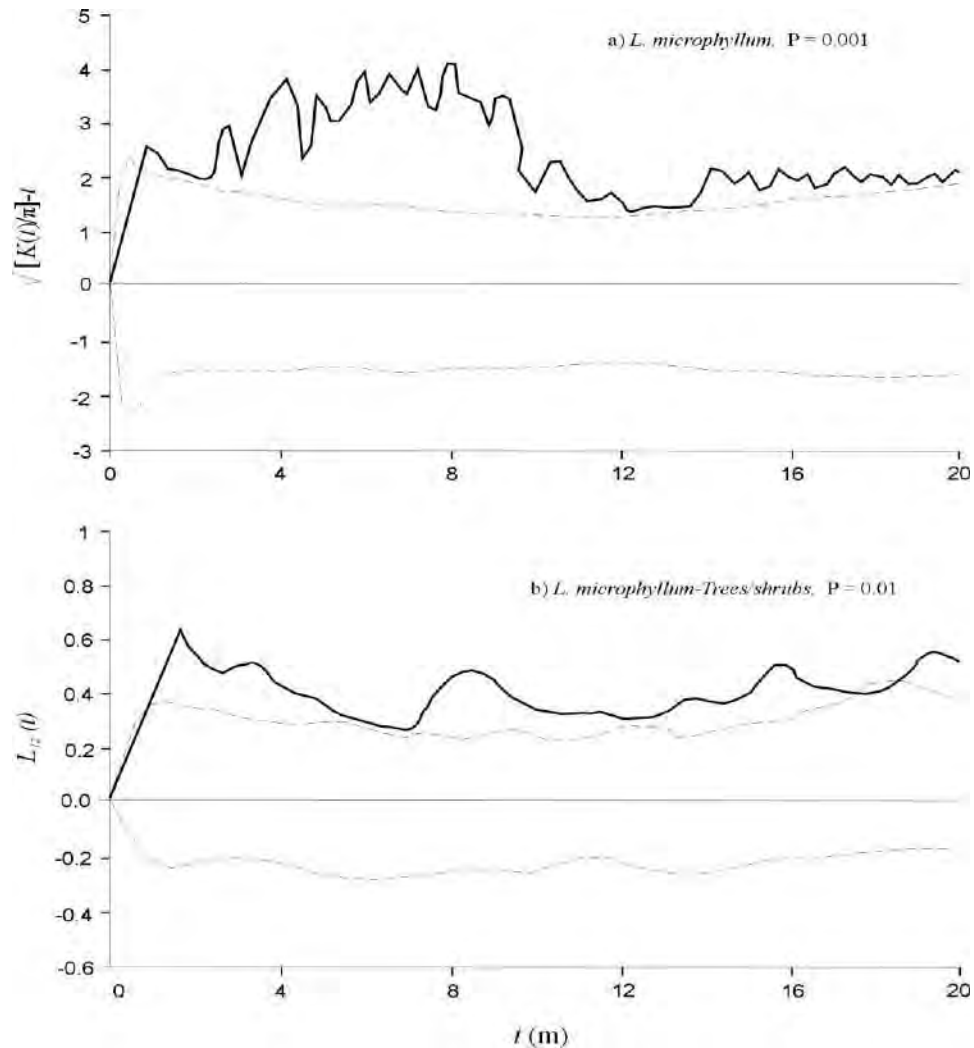


Figura 7. Patrones de distribución espacial de juveniles de *L. microphyllum* según la función  $K$  de Ripley: a) univariado y b) bivariado. Las líneas punteadas indican el 95% de intervalo de confianza para un proceso espacial aleatorio.

### G) Supervivencia de *L. microphyllum* en ensambles sucesionalmente tempranos del BTC

Se realizó un experimento para evaluar la supervivencia de *Lysiloma microphyllum* en ensambles de comunidades sucesionales. Se transplantaron en campo 60 plantas juveniles de *L. microphyllum* de un año de edad al interior de estos ensambles de más de dos especies. Cada individuo transplantado *in situ* fue marcado y medida su altura. Se determinó la supervivencia y altura de los individuos remanentes al cabo de tres años (2016-2019) en dos

mediciones, al inicio y al final. Durante el lapso del experimento la supervivencia disminuyó, al igual que la altura (Figura 8), probablemente por efectos de herbivoría, sin embargo, el éxito en la supervivencia es alto (70%) al interior de los ensambles, mientras que la altura se redujo un 48 % con respecto a la inicial.

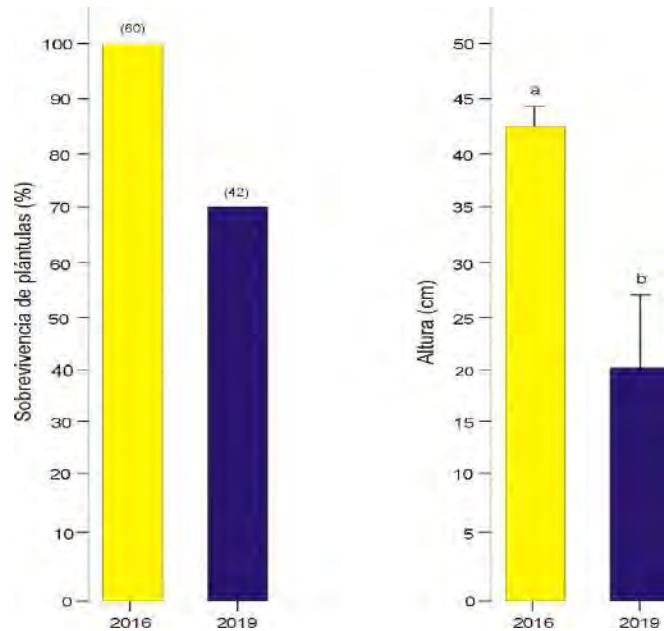


Figura 8. Supervivencia y altura de individuos juveniles de *L. microphyllum* de 1 año de edad, introducidos y establecidos en ensambles sucesionalmente tempranos entre 2016 y 2019. Para la supervivencia (%), los números encima de las barras indican el total de plántulas observadas entre años. Para la altura de plántulas (cm), las letras minúsculas diferentes encima de las barras indican diferencias significativas entre años (Prueba de Tukey,  $p < 0.005$ ).

## LITERATURA CITADA

García-Oliva, F., R. L. Sanford Jr. y E. Kelly. 1999b. Effect of burning of tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter. *Plant Soil* 206: 29-36

Haase, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's *K*-function: introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6:575-582.

Ripley, B. D. 1976. The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* 13:255-266.

Ripley, B. D. 1978. Spectral analysis and the analysis of pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 66:965-981.

Rosenberg, M.S. y Anderson, C.D. 2011. PASSaGE: Pattern analysis, spatial statistics and geographic exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2:229-232.



# **CAPÍTULO 8**

## **DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES GENERALES**

## DISCUSIÓN GENERAL

Antes de la presente investigación sólo había referencias generales que mencionaban al BTC de la región del Bajío Queretano. Persistía la incertidumbre sobre la identidad y estado de conservación de este ecosistema relictual, aunado a los serios problemas de destrucción de hábitat y fragmentación que amenazan su supervivencia actual. Este escenario sugería que el conocimiento de los procesos y mecanismos sucesionales en los que estaban inmersas las comunidades vegetales remanentes eran muy escasos o nulos. Por estas razones se consideró el estudio de esas comunidades desde la perspectiva estructural y funcional como alternativa para responder diversas interrogantes, como se describió en el Capítulo 1.

Se decidió en segundo término hacer una descripción y análisis de los componentes florísticos y abióticos para su revaloración como una entidad particular del heterogéneo BTC mexicano (Capítulo 2). Ante la serie de cambios y la perturbación que experimenta el BTC, en este trabajo se optó por combinar un enfoque clásico de cronosecuencia y la observación directa de los cambios sucesionales en el tiempo. Se buscó analizar el complejo proceso sucesional para conocer patrones de estructura particulares en este BTC, así como las propiedades del suelo y la perturbación (Capítulo 3). Estos análisis condujeron a identificar estadios y grupos de especies características en la dinámica sucesional, los cuales se usaron entonces para analizar rasgos funcionales de especies, que al escalarlos, determinaron los patrones funcionales de las comunidades en un escenario post-manejo antrópico (Capítulo 4). Este conocimiento generado de estructura y función llevó luego a analizar el ensamblaje y estructuración de las comunidades basado en rasgos, enfocado en las etapas sucesionalmente tempranas para identificar como ocurre la coexistencia entre especies y que mecanismos la determinan (Capítulo 5). Se examinó el microhábitat que sustenta el por qué *L. microphyllum* es clave en el desarrollo de la fase arbusto-árbol de la sucesión y en la conformación de comunidades de BTC (Capítulo 6). Dada la trascendencia de *L. microphyllum* en las comunidades secundarias, se profundizó sobre diversos aspectos que son complementarios a la ecología de la especie (Capítulo 7).

En este capítulo final (8) se discuten los principales resultados de los patrones y procesos encontrados, sus implicaciones y/o aportes a la ecología del BTC mexicano, así como

sugerencias para la mejora en futuras investigaciones. Finalmente se describen las conclusiones generales del trabajo.

### ***El BTC del Bajío Queretano***

Tradicionalmente una de las ideas básicas de la conservación biológica está dirigida a proteger el mayor número de especies en áreas naturales de distintas superficies (Brown *et al.*, 2015), privilegiando espacios o regiones con alta riqueza de especies y sin alteraciones antrópicas serias o mínimas (DeFries *et al.*, 2010). La realidad actual del BTC secundario sugiere lo contrario a esta premisa: conservar áreas generalmente depauperadas en especies y perturbadas por manejo antrópico.

Si el objetivo es salvaguardar un espacio natural amplio, entonces éste debe ser capaz de reproducir todas las condiciones sucesionales –desde el nivel local, regional y del paisaje– que eventualmente conduzcan a la madurez del BTC. Esta aparente paradoja es posiblemente el único escenario factible que permitiría estudiar y dilucidar los procesos y mecanismos de sucesión en áreas con BTC derivadas de agricultura itinerante. Además es, con toda probabilidad, la mejor opción para ganarle terreno a la desaparición total del BTC, no sólo en la porción Querétaro, sino en todo El Bajío. Esta región fue el granero de la Nueva España y es la de mayor crecimiento urbano e industrial en los últimos 25 años, lo que ha impactado negativamente los recursos naturales que todavía alberga, sin que a la fecha existan planes de mitigación del daño ambiental de semejante transformación.

Algunas de las lecciones que arrojan los estudios de comunidades secundarias de BTC, apuntan hacia la revalorización de la ‘condición sucesional’ como necesaria e insoslayable para crear opciones de manejo y emprender iniciativas de restauración. En los últimos años se ha apoyado esta idea en México (Martínez-Ramos *et al.*, 2012). Los nuevos criterios y lineamientos de la conservación biológica enfatizan la importancia de la recuperación en su sentido más amplio, para así pasar de ‘entidades rojas’ a ‘entidades verdes’ o recuperadas (Akçakaya *et al.*, 2018): hábitat, estructura, función, genes, procesos ecológicos y ecosistémicos. Aunque el BTC de la región entraña una destrucción antrópica de varios siglos, aún contribuye a la gran heterogeneidad física y biodiversidad del BTC Neotropical en México.

### ***Cronosecuencias y sucesión del BTC***

Desde finales de los años sesenta se alertó sobre la pérdida y fragmentación del BTC en el territorio nacional (Miranda y Hernández, 1963; Flores *et al.*, 1971). 50 años después, el BTC mexicano es, indudablemente, el ecosistema más amenazado en el siglo XXI. Producto de esa histórica relación hombre-BTC, se han generado en México grandes extensiones de bosques tropicales secos de carácter secundario (Sánchez-Colón *et al.*, 2009). El conocimiento de estos bosques emergentes es realmente escaso, a pesar de que actualmente hay una mayor superficie de ‘bosque secundario’ que ‘bosque primario’ (SNIGF-CONAFOR, 2014; CONABIO, 2009; INEGI, 2013).

Existe, en consecuencia, una oportunidad manifiesta para el estudio ecológico amplio de la vegetación secundaria derivada del BTC, abordado desde diversas perspectivas teórico-metodológicas para su análisis y comprensión. Como modelo de estudio, el uso de cronosecuencias se ha aplicado en estudios de sucesión del BTC en México durante prácticamente los últimos 20 años (Turner II *et al.*, 2001; Mora *et al.*, 2014). Sin embargo, para que una cronosecuencia tenga validez y valor indiscutibles, debe reunir ciertos requisitos de homogeneidad: del paisaje, topoforma, sustrato, historial y régimen (Foster y Tilman, 2000). Esta investigación se acercó bastante a una ‘cronosecuencia ideal’ y su valor radica en abordar un temática no estudiada antes, como corresponde a un trabajo original. Además, la longitud temporal de la cronosecuencia usada fue larga, una cualidad destacable que incrementa el valor de sus datos por incluir sitios con diferente edad de abandono entre sí (Capters *et al.*, 2005; Mora *et al.*, 2014). Queda el problema de la edad basada en informantes locales, situación que se ha cotejado con dendrocronología como técnica complementaria (Brienen *et al.*, 2009) que permite ajustar la edad de abandono. Es necesario conjuntar técnicas para integrar ambos enfoques y proporcionar una aproximación con alta certeza. No obstante, una variable estructural como el área basal al parecer llena esos huecos de incertidumbre (Capítulo 4) y otorga también gran valor a las predicciones estructurales durante la sucesión (Capítulo 3).

Estudios previos (Lebrija-Trejos, *et al.*, 2008, 2010; Almazán-Nuñez *et al.*, 2012) habían reportado incrementos estructurales en cronosecuencias de BTC con rangos etarios entre 10 y 65 años al igual que este trabajo; por lo tanto, siguieron el patrón clásico de sucesión

secundaria en el BTC. Es decir, la hipótesis del aumento en la estructura quedó plenamente comprobada.

Hoy en día se asume que en la sucesión del BTC ocurren pocos estadios serales (Ewel, 1980) a causa de las condiciones ambientales adversas en etapas iniciales. El comportamiento general en la composición de especies indica un reducido grupo de pioneras que sugiere la confirmación de esta hipótesis, pero además los cambios de especies sólo ocurrieron en tiempos relativamente largos, lo que apoya la idea de baja resiliencia en el BTC. Esta propiedad también decae en estadios intermedios y avanzados, a pesar de haber una estructura más compleja en estas fases, la recuperación es lenta. Puesto que se distinguen claramente los grupos de especies pioneras al inicio y las especies maduras al final de la cronosecuencia, no hay estocasticidad de por medio o impredecibilidad. Por lo tanto, la trayectoria es un proceso determinístico en el desarrollo sucesional, contrario a la ideas contemporáneas sobre sucesión secundaria (Chazdon, 2008).

Puede entonces proponerse un posible modelo de sucesión para el BTC del Bajío Queretano, partiendo de: 1) el número de especies colonizadoras de etapas iniciales es pobre, aunque son exitosas en un ambiente de condiciones ambientales adversas, 2) la variación estructural entre los sitios en un estadio de la cronosecuencia es relativamente baja o las tasas de cambio estructural no oscilan entre valores extremos, 3) las especies de sistemas semiáridos probablemente tienen menor variación en las historias de vida, 4) el número de estadios sucesionales es reducido, pero parece ser de pobre resiliencia y 5) se infieren procesos de facilitación en los cambios desde grupos colonizadores a especies maduras.

Con un planteamiento claro, conciso, relativamente simple y alcances bien acotados, las cronosecuencias han corroborado sus hipótesis en varias regiones de México (González-Iturbe *et al.*, 2002; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Leirana-Alcocer *et al.*, 2009; Maza-Villalobos *et al.*, 2011a, Almazán Nuñez *et al.*, 2012). Aunque probablemente esto no sea el aspecto más interesante e importante, sino el hecho de que se propician nuevas hipótesis sobre potenciales factores causales, originalmente no involucrados en el análisis (Álvarez-Yépez *et al.*, 2008). Así por ejemplo, derivado de estudios cronosecuenciales se ha profundizado en aspectos funcionales (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), perturbación antrópica (Bashkar *et al.*, 2014) y mecanismos subyacentes al proceso sucesional (Maza-Villalobos *et al.*, 2011b), entre

otros estudios. La idea añeja de ‘sucesión asistida’ recobró fuerza luego de las experiencias cronosecuenciales, por lo tanto marcó un eje conductor hacia los principios de la restauración ecológica (Vieira y Scariot, 2006). No obstante que se ha mostrado su bajo valor predictivo en ciertos casos, por anticipado se conoce que esa limitación se supera con otros enfoques metodológicos. Sin embargo, las limitaciones de las cronosecuencias también han promovido el desarrollo de nuevos enfoques de análisis, como las respuestas de una cronosecuencia a gradientes ambientales desde el nivel local, regional y de paisaje (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2017). Por su parte, la perturbación antrópica ha tenido nuevas interpretaciones a partir de la dinámica espacio-tiempo que expresa la cronosecuencia, tan es así que actualmente el historial e intensidad de uso son directrices relevantes en la búsqueda de conexiones con la dinámica vegetal (Trilleras *et al.*, 2015). Estudios recientes han mostrado que las rutas sucesionales son en gran medida dependientes de tales factores de disturbio y no intrínsecos de la dinámica sucesional (Williams-Linera y Lorea, 2009). De igual modo los estudios que abordan las condiciones y variaciones de las propiedades del suelo, han buscado ese enlace o correspondencia con el tiempo sucesional de las comunidades (Romero-Duque *et al.*, 2007; Ayala-Orozco *et al.*, 2017).

Un enfoque cronosecuencial tiene una justificación inicial como una aproximación espacio-temporal bastante válida, más o menos necesaria en el contexto espacio-temporal, puesto que el tiempo implica estructura y a ésta le corresponde una función. Más allá de esa aportación, el desentrañar completamente el complejo proceso de la sucesión le corresponde a otros enfoques y análisis, los cuales escapan del propósito esencial de la cronosecuencia.

### ***Función de comunidades sucesionales del BTC***

Estudios previos en territorio mexicano reconocían que al parecer la resiliencia funcional del BTC era lenta (Álvarez-Añorve *et al.*, 2012), al igual que la estructural (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008), sin embargo no se había escudriñado el papel de la relación diversidad funcional *vs* riqueza de especies, a pesar de reconocerse como un componente fundamental en la estructura y funcionamiento de las comunidades secundarias de BTC (Bashkar *et al.*, 2014). Debe tenerse en cuenta que las características funcionales de las especies son el soporte de

las propiedades de los ecosistemas, por lo tanto, las respuestas y efectos funcionales a distintas perturbaciones garantizan estabilidad en bienes y servicios ecosistémicos.

A partir de esta relación puede entenderse la dinámica que describe el proceso sucesional, aún en paisajes influenciados por el disturbio antrópico. Durante la sucesión se acumulan especies a diferentes tasas y en diferentes etapas, por ejemplo, en todas las fases de sucesión el acopio de especies observado fue relativamente continuo, estableciendo una relación lineal de complementariedad que sugiere ‘vacíos funcionales’ que son ocupados con el reclutamiento de nuevas especies. Aparentemente la relación evita la saturación funcional, pero esta condición es observable al incluir la respuesta de una variable estructural integradora como el área basal, que también refleja el impacto post-manejo antrópico. Puede establecerse que la saturación funcional aparece sólo en estadios avanzados, lo cual confirma y sugiere que también en el BTC semiárido la recuperación funcional es lenta, incluso mayor que en el BTC de condiciones más méxicas como el occidente y el istmo. El mecanismo de homeostásis que representa la redundancia funcional en fases tardías sugiere que, ante una posible pérdida de especies por efectos de perturbación antrópica, las comunidades maduras podrían exhibir cierta resiliencia. Sin embargo, lo encontrado sobre cambios funcionales desde ambientes secos en etapas tempranas a más húmedos en fases maduras, concuerdan con lo predicho en otras regiones. Este patrón definitivamente debe agregarse como una característica esencial de la sucesión en el BTC de territorio mexicano.

Los cambios encontrados en este trabajo respecto a la composición funcional de la cronosecuencia son, en esencia, semejantes a lo reportado para otras regiones (Lohbeck *et al.*, 2013). No obstante las posibles implicaciones del disturbio post-manejo antrópico, sólo se detecta alguna diferencia en la caducifoliad de especies, probablemente influenciada por la aridez del BTC en el Bajío Queretano. Esta semejanza indica que: *a)* a pesar de las diferencias en las condiciones ambientales de otras regiones, el patrón de respuestas funcionales se mantiene dentro de lo esperado, *b)* el uso del área basal a lo largo de la cronosecuencia resultó muy buena aproximación al tiempo de abandono de los sitios y *c)* tanto el historial como la intensidad de uso están implícitos en el área basal. El hecho trascendente es que los patrones encontrados en la cronosecuencia sugieren un impacto relativamente bajo en la funcionalidad ecológica de las especies, dado que mantienen estables

sus trayectorias y respuestas a pesar del disturbio, lo que supone una menor degradación y pérdida de servicios ecosistémicos.

¿Qué define las diferencias funcionales entre los sitios de la cronosecuencia si el área basal se relacionó estrechamente con la edad de abandono? Al parecer el filtrado ambiental es el proceso determinante que selecciona las especies a través de mecanismos de convergencia y divergencia funcional de rasgos. Sin embargo, es necesario integrar el disturbio de un modo directo que permita discernir cuál es su contribución específica en los patrones funcionales, al igual que otras condicionantes ambientales. Es decir, las respuestas funcionales relativas a otros factores o incluso a gradientes ambientales permitirían conocer con mayor precisión el papel de los rasgos funcionales como agente de selectividad ecológica en las comunidades.

### ***Facilitación y ensamblaje de comunidades***

Hace apenas algunos años se publicaron los primeros estudios empíricos que inferían alguna interacción biótica o proceso facilitador en comunidades de BTC del país (Sánchez-Velásquez *et al.*, 2004; Miranda-Jácome *et al.*, 2013; Méndez-Toribio *et al.*, 2014). Aunque sigue siendo un tópico pobremente explorado, tiene un gran potencial como área de investigación en las comunidades secundarias.

Un ambiente con déficit hídrico como el BTC mantiene comunidades con estrés hídrico regular, condiciones más acentuadas en áreas abiertas con procesos de sucesión. Por ello la facilitación emerge necesariamente como un mecanismo trascendental en la sucesión temprana, capaz de atenuar, modificar o eliminar parcial o completamente las limitaciones para la supervivencia de la mayoría de las especies (Callaway y Walker, 1997). Por lo tanto, no debe sorprender que en esta tesis se documentaron e identificaron mecanismos de facilitación que determinan coexistencia de especies.

El fenómeno facilitador parece tener doble efecto ecológico: 1) como atractor u organizador basado en la distribución de especies involucradas en la estructuración de comunidades y 2) como impulsor de la riqueza de especies en el ensamblaje de comunidades basado en rasgos funcionales. Ambos casos están estrechamente relacionados con la diversidad de estrategias



en los patrones de regeneración de las especies ('nicho de regeneración'), lo que favorece la coexistencia en las comunidades.

Desde la perspectiva estructural y funcional del BTC secundario, la facilitación representa la trascendencia de las fases tempranas durante la sucesión. Debería reconocerse y agregarse como una característica validada más en la sucesión del BTC. Se tendría entonces que las etapas tempranas están dominadas por la facilitación como regla de ensamblaje, y que este proceso es un excelente ejemplo de acción integradora entre la estructura y la función durante la sucesión. Está claro que en fases tempranas el filtrado ambiental parece más detectable comparado con la diferenciación de nicho, no obstante ambos procesos son la raíz de los mecanismos que impulsan la facilitación en los ensambles del BTC basados en rasgos.

Así, las transformaciones hechas por las especies colonizadoras y/o pioneras o 'nodrizas' son la causal que impulsa o promueve la facilitación, situación que debe interpretarse como el mecanismo que induce el cambio sucesional, es decir, determina el efecto en las comunidades. Es muy probable que el papel de las especies 'cojín' durante el ensamblaje de fases tempranas expuesto para el BTC del Bajío Queretano tenga su equivalente en otras regiones, hasta ahora no reportadas. Si otros estudios futuros confirman hallazgos semejantes, entonces se podría hablar de una fase distinguible en la dinámica temprana del BTC, con una repercusión trascendental en el ensamblaje de la comunidad.

Como interacción biótica, la facilitación es un tópico muy reciente en la dinámica del BTC. Se conocen reportes de plantas facilitadoras de especies maduras (Capítulo 6). Este proceso se ha comenzado a entender desde el efecto que tiene el filtrado ambiental de los ambientes adversos en la sucesión temprana como determinante en el establecimiento de especies. Por esta razón la organización de las especies en el espacio es en núcleos o parches que se presume denotan la dominancia de especies con rasgos funcionales que toleran ambientes con distintas condiciones de recursos y estrés, principalmente los factores hídricos (*e.g.* bajo potencial hídrico, control de la transpiración, control de irradiación por movimiento foliar) y nutrientes (*e.g.* baja concentración de nitrógeno y fósforo del suelo). Aunque se reconoce un reclutamiento de pioneras básicamente lento, este parece ser el proceso fundamental de regeneración en etapas iniciales de la sucesión, el cual se observó en este trabajo y coincide

con el de otras regiones neotropicales en México (Romero Duque *et al.*, 2007; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008) y América (Pereira *et al.*, 2003; Ruiz *et al.*, 2005; Calvo-Alvarado *et al.*, 2009)

### ***Lysiloma microphyllum, una especie clave en la sucesión del BTC***

El establecimiento de *L. microphyllum* en las comunidades secundarias define el enlace entre comunidades dominadas por arbustos pequeños y grandes (desde 1.5 hasta 3m de altura) y los árboles pioneros. Esta transición hacia comunidades que adquieren una fisonomía arbórea con un estrato arbustivo bien desarrollado, resulta una etapa fundamental en el desarrollo de las comunidades secundarias del BTC.

En esta fase la presencia de individuos arbóreos implica ganancia en desarrollo estructural de las comunidades secundarias. *L. microphyllum* destaca en abundancia y área basal en comunidades >60 años, aunque su llegada ocurre en sitios de alrededor de 40 años. Su establecimiento es por lo tanto, relativamente tardío, lo cual también apoya la idea de baja resiliencia del BTC en etapas tempranas; sin embargo, requiere absolutamente de la atenuación de condiciones ambientales adversas (alta radiación solar, bajo potencial hídrico del suelo, altas temperaturas del suelo) a cargo del contingente arbustivo previamente establecido. Si existen propágulos de la especie y no hay limitaciones a su dispersión y establecimiento, la naciente sucesión arbórea tiene lugar.

Como se determinó experimentalmente (Capítulo 6), la especie requiere un microhábitat provisto de dosel que eviten o reduzca una rápida evaporación del agua, necesaria para la imbibición hídrica de la semilla que le permite germinar y establecerse como plántula, cuya supervivencia es mayor en áreas sombreadas con niveles de radiación fotosintética activa adecuadas para el estadio de plántula, contrario a las condiciones existentes en espacio abierto. Esto sugiere que en la transición de matorral a bosque joven ocurren procesos facilitadores, necesarios para consolidar una nueva etapa (árboles pioneros) durante el proceso de sucesión. Mecanismos de facilitación se han observado para otros árboles del BTC en etapas intermedias y tardías (Derroire *et al.*, 2016a, 2016b)

Podría entonces generalizarse la hipótesis que el reclutamiento secuencial de ciertas especies arbóreas es dependiente totalmente del grupo antecesor (arbustos), y es función del cambio en las condiciones microambientales, al pasar de cálidas y secas o más frescas y húmedas, como sucede en la progresión de fases tempranas a fases intermedias o tardías (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). La llegada de un grupo pionero de árboles en una fase posterior a los matorrales contribuye con: 1) la reiteración sobre la idea de pocas etapas serales en el BTC, 2) el establecimiento de un grupo específico que abre una ruta, vía o trayectoria sucesional y 3) la existencia de mecanismos endógenos (facilitación) como parte de la dinámica sucesional del BTC.

Es probable que *L. microphyllum* en su papel ecológico de eslabón entre matorral y bosque joven, sea un indicador o marcador de la progresión o estancamiento (arreste) de las comunidades secundarias, es decir, un gradiente de variación de la abundancia de la especie, en virtud de su dependencia del sotobosque para establecerse. Etiquetar en esta forma a una comunidad, dependería de: *a*) el grado de desarrollo del estrato arbustivo que facilitaría a los propágulos provenientes de fases superiores y *b*) mayor o menor perturbación antrópica que pueda limitar o impedir el establecimiento, debido a deficiencias en la calidad del dosel arbustivo como primer requisito. Ambas condiciones reflejarían la probabilidad para una transición natural en la dinámica de las comunidades secundarias.

Con presencia en muchas regiones del país, las comunidades secundarias con abundancia de *L. microphyllum* o especies afines (*e.g. L. divaricata, L. acapulcensis*) persisten con otros taxa como integrantes del contingente de especies maduras del BTC. A su vez, el dosel de *L. microphyllum* facilita el auto-establecimiento de plántulas y de otras especies maduras, una doble función que parece responder a fenómenos de denso-dependencia (Capítulo 6).

### ***Información complementaria sobre L. microphyllum***

A diferencia de los sistemas propensos al fuego como los bosques templados o las savanas, el BTC no se considera como tal, pero sí es sensible a este factor usado en el manejo antrópico bajo el sistema de roza-tumba-quema de la agricultura itinerante en prácticamente toda el área de distribución del BTC en México (García-Oliva *et al.*, 1999). El daño por fuego al banco regenerativo de semillas es alto en el BTC (Miller, García Franco,), sin embargo, se

cree que el fuego puede inducir la germinación de semillas de ciertas especies, entre ellas *L. microphyllum*; y que los bosques secundarios dominados por *L. microphyllum* son producto de este fenómeno. La experimentación realizada para probar ese efecto descartó totalmente esa sospecha. Por el contrario, las temperaturas alcanzadas por el fuego ( $> 180^{\circ}\text{C}$ ) destruyen completamente las semillas de la especie, incluso más allá de los  $40^{\circ}\text{C}$  causa inhibición germinativa. La clave en el estímulo de la germinación está en la rápida imbibición de agua debido a una testa permeable en la semilla. La germinación ocurre después de uno o dos ciclos temporalmente breves (12-24 horas) de absorción rápida de agua, ganando masa y luego de los cuales se estabiliza y germina entre los 4-7 días posteriores.

Derivado de las condicionantes microclimáticas para su establecimiento, se corroboró que las áreas con dosel reducen significativamente la temperatura superficial y la pérdida de agua del suelo. Hay por lo tanto dos microhábitats contrastantes, uno que refleja el avance estructural de la sucesión y otro la persistencia de condiciones adversas que acontecen en el espacio abierto.

Para completar las condicionantes físicas que determinan el establecimiento de *L. microphyllum*, se indagó la distribución espacial *in situ* de juveniles y se aleatorizó ese espaciamiento natural, resultando que la especie se establece más cerca de árboles parentales que lo esperado por azar. Por lo tanto, la regeneración natural de esta especie es obligadamente umbrófila y fuertemente asociada a las áreas con dosel tanto de arbustos como de árboles parentales. Este patrón sugiere una densodependencia positiva en la especie, donde la densidad conespecífica facilita la sobrevivencia de plántulas, fenómeno asociado frecuentemente con los bosques secos (John *et al.*, 2002; Jia *et al.*, 2011). El banco de semillas en el suelo es estacional y efímero, con mayor abundancia en áreas con dosel que en sitios abiertos. Nuevamente hay un efecto de dispersión parental, común entre muchas especies del BTC que son barócoras, de corta dispersión y anemócoras sutiles como modo de dispersión secundaria. Por último, un experimento final (septiembre de 2016 a septiembre de 2019) encontró una supervivencia alta de individuos juveniles con 1 año de edad y altura ente 30-40 cm en núcleos o ensambles de más de una especie (Capítulo 5). Este conjunto de análisis y experimentos confirman que hay una obligada dependencia de la parte inicial del ciclo vital

de *L. microphyllum* hacia un microhábitat que se desarrolla hasta las fases intermedias de la sucesión.

***Un comentario final: problemas globales, soluciones locales ¿nuevas directrices?***

Desafortunadamente, en México las acciones serias de conservación, manejo y restauración del BTC son muy escasas, casi nulas (Martínez-Ramos *et al.*, 2012; López-Barrera *et al.*, 2017; Ceccon y Martínez-Garza, 2016) y la mayoría de las veces son dependientes de políticas gubernamentales que trascienden a las esferas de investigación, académicas y/o sociales; sin cohesión ni articulación, con pobre organización y claridad en cuanto a sus alcances, posibilidades y planes a corto, mediano y largo plazo. Todavía no se logra tener la suficiente trascendencia en las iniciativas exitosas, esto es, demostrar y hacer valer la importancia y prioridad que la ciencia debe tener sobre el actual modo de uso y aprovechamiento de la naturaleza. Por encima de la ciencia mexicana, siguen prevaleciendo todo tipo de intereses, contrarios a las ideas con razón y fundamento. Al final, esos intereses se imponen a todo y a todos.

La realidad es que los casos de éxito son contados y con las nuevas reformas políticas, económicas y sociales se vislumbra un escenario todavía más terrible y funesto para la biodiversidad en general. Por ejemplo, hasta 2018 cerca del 25 % del territorio nacional se había concesionado (por 50 años o más) a compañías extranjeras para la explotación de algún recurso natural: agua, minerales, petróleo y derivados, energía eólica (Durand, 2014); lo cual implica nula participación social (tampoco científica) en la toma de decisiones en torno al manejo de recursos en esas áreas; en cambio, estas acciones y políticas sí abonan significativamente en detrimento del capital natural de México. Todo ello sólo demuestra que, históricamente y aún más en el siglo XXI, ni la diversidad biológica ni la ciencia son un tema prioritario para el desarrollo del país. Así ha sido la forma en que se aprovechan los recursos naturales: una extrema minoría decide ante la pasividad de una mayoría expectante, inconsciente, apática, desinformada y la anuencia oficialista complaciente.

Bajo un escenario desalentador y precario ha transcurrido el conocimiento ecológico de la vegetación mexicana y en particular del BTC: escaso conocimiento o al menos no el necesario ni suficiente, que hasta podría parecer como algo inconexo de la realidad que se ha vivido en décadas. Mientras tanto, la destrucción del BTC avanza de manera alarmante y parece no cesar, los últimos 50 años así lo demuestran. Hace apenas cinco años se consigné que la vegetación secundaria producto de la destrucción del BTC ya rebasaba a la vegetación ‘primaria’ de este ecosistema (INEGI, 2013) y la tendencia histórica es la pérdida incesante. Con la desaparición del BTC desaparece su fauna asociada, pero también los núcleos humanos experimentan crisis severas por agua y otros recursos naturales, así como un factor trascendental que actualmente se reconoce por su condición de eje vital para el desarrollo humano: los servicios ecosistémicos (servicios ambientales), sin los cuales las sociedades humanas no pueden reproducir sus condiciones materiales para la supervivencia. Actualmente el 70 % de la población mexicana se concentra en centros urbanos de más de 100 mil habitantes (INEGI, 2013), luego entonces la demanda por servicios ambientales es y será enorme en los próximos años. Un esquema que garantice la provisión continua de éstos debería ser ya un objetivo nodal en el muy corto plazo, sin embargo, la realidad indica que hay un depauperamiento generalizado del capital natural de los ecosistemas en México debido a la transformación antrópica (CONABIO, 2017). En varios estados hay riesgo inminente de crisis ambiental por condiciones y prácticas insostenibles o anti-sustentables (Mora, 2019). El estado de Querétaro, por ejemplo, está en el umbral (en riesgo) de esa crisis.

El Bajío Mexicano es un caso extraordinario, ya que esta región se ha transformado radicalmente en el último cuarto de siglo. Su vegetación natural se encuentra reducida a pocas áreas, muy dispersas e inconexas (Suárez-Mota *et al.*, 2015). La agricultura mecanizada, desde 1992, dio paso a nuevos usos de suelo; la agricultura de subsistencia ejidal y comunal, basada gran parte en labores itinerantes, prácticamente ha desaparecido y en su lugar proliferan despojos de tierras con cambios en las formas de propiedad y de uso del suelo de muy diversa índole, en oposición a las prácticas de conservación biológica y a la idea básica de sustentabilidad de la producción rural. Este fue el destino de cientos de ejidos y comunidades con recursos forestales y no forestales (Brenner, 2010). Este hecho ha

transformado sustancialmente los grupos sociales de estos sectores productivos, cuyo final fue engrosar la población humana de cientos de núcleos urbanos asentados desorganizadamente, con una gran demanda de servicios ambientales que ya no se producen porque esos territorios y los remanentes con vegetación natural han sido transformados en industria o comercio.

¿Hacia dónde re-orientar el rumbo? La respuesta se debe buscar (y encontrar) lejos de la tutela y los esquemas gubernamentales y oficiales (y oficialistas) de México, ya que estos actúan y han actuado históricamente en franca oposición a los intereses de la nación. Si bien podría afirmarse que existen algunos casos de éxito respecto a la recuperación de especies y la conservación de áreas naturales en el país (Carabias *et al.*, 2010), la conexión hacia el manejo social (comunitario) es precaria y compleja. A este respecto, se reconoce que los mayores remanentes de recursos y reservas naturales todavía se encuentran bajo la tenencia de comunidades y ejidos, incluyendo propiedades de los cerca de 60 pueblos originarios que superviven en territorio mexicano (Quintana Solórzano, 2016). En el sector indígena tienen lugar los mejores ejemplos (pasados y presentes) de organización social orientados a la apropiación sustentable de la naturaleza (Durand, 2014). Además, los pueblos originarios han ejercido una digna resistencia histórica contra el despojo, la ocupación de sus territorios (Ávila y Luna, 2012) y sus modos de subsistencia, en oposición al modo occidental que ha sido impuesto oficialmente en todo el país. Por lo tanto, ese es uno de los nichos de oportunidad donde deberían conducirse los esfuerzos de investigación y participación conjunta, dado que probablemente en esos espacios habría resultados visibles en el muy corto plazo y se establecerían como ejemplos concretos de éxito en el manejo social sostenible de los recursos naturales en todo el país. Estos casos de éxito y bajo diferentes circunstancias ambientales y sociales, sí existen en México (*e.g.* Cherán K'eri y San Juan Nuevo, Michoacán; Carrasco Orellana, 2015). Sin embargo hace falta una instancia científica independiente del gobierno, cuya jerarquía sea trascendental y no supeditada al poder político, con voz y voto reales, con financiamiento federal que incentive y promueva exponencialmente hacia donde no hay organización social y sí hubo mucho oficialismo de los malos gobiernos pasados y presentes. La ecología mexicana debería enfocarse en ese espacio, reducido sí, pero con muchas mayores posibilidades de trascender comparado con

la nulidad del oficialismo. Una política científica así re-orientada, puede ser una de las mejores herramientas contra el cambio climático.

## LITERATURA CITADA

Akçakaya, H. R., Bennett, E. L., Brooks, T. M., Grace, M. K., Heath, A., Hedges, S., Hilton-Taylor, C., Hoffmann, M., Keith, D. A., Long, B., Mallon, D. P., Meijaard, E., Milner-Gulland, E. J., Rodrigues, A. S. L., Rodriguez, J. P., Stephenson, P.J., Stuart, S. N., y Young, R. P. 2018. Quantifying species recovery and conservation success to develop an IUCN Green List of Species *Conservation Biology* 32(5):1128-1138.

Almazán-Nuñez, R. C., Arizmendi, M. C., Eguiarte, L. E. y Corcuera, P. 2012. Changes in composition, diversity and structure of Woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1096-1109.

Álvarez-Añorve, M. Y., Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, A., Ávila-Cabadilla, L. D. y Gamon J. A. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99(5): 816–826.

Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F P. L., Martínez-Ramos, M. Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R. y Tabarelli, M. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research *Biological Reviews* 92: 326–340.

Ávila, P., y Luna, E. 2012. The Environmentalism of the rich and the privatization of nature. High-end tourism on the Mexican Coast. *Latin American Perspectives* 39(6):51-67.

Ayala-Orozco, B., Gavito, M. E., Mora, F., Siddique, I., Balvanera, P., Jaramillo, V. J., Cotler, H., Romero-Duque, L. P. y Martínez-Meyer, E. 2017. Resilience of Soil Properties to Land-Use Change in a Tropical Dry Forest Ecosystem. *Land degradation & development*. Doi: 10.1002/ldr.268.

Bashkar, R., Dawson, T. E. y Balvanera, P. 2014. Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology* 28:1256-1265.

Bray, D. B., Barry, D., Madrid, S., Merino, L. y Zúñiga, I. 2010. *El manejo forestal sostenible como estrategia de combate al cambio climático: las comunidades nos muestran el camino*. Consejo Civil Mexicano para la Silvicultura Sostenible. México. 35 p

Brenner, L. 2010. Gobernanza ambiental, actores sociales y conflictos en las áreas naturales protegidas mexicanas. *Revista Mexicana de Sociología* 72.283-310.



Brienen, R. J. W., E. Lebrija-Trejos, E., van Breugel, E., Pérez-García, E. Bongers, F., Meave, J. A. y Martínez-Ramos, M. 2009. The potential of tree rings for the study of forest succession in southern Mexico. *Biotropica* 41:186-195.

Brown, C.J., Bode, M., Venter, O., Barnes, M.D., McGowan, J., Runge, C.A., Watson, J.E. y Possingham, H.P., 2015. Effective conservation requires clear objectives and prioritizing actions, not places or species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of U.S.A.* 112 (32), E4342.

Carrasco Orellana, D. B. 2015. Creando bosque: estrategias, resistencias y usos del bosque en la comunidad de Cherán, Michoacán, Tesis de Maestría, México, Universidad Iberoamericana. 116p.

Callaway, R. M. y Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965.

Calvo-Alvarado, J., McLennan, B., Sanchez-Azofeifa, A. y Garvin, T. 2009. Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Forest Ecology and Management* 258: 931-940

Capers, R. S., Chazdon, R. L., Brenes, A. R. y Alvarado, B. V. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forest. *Journal of Ecology* 93: 1071-1084

Carabias, J., Sarukhán, J., dela Maza, J. y Galindo, C. 2010 *Patrimonio natural de México. Cien casos de éxito*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D. F. 240 p.

Chazdon, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In: Carson, W. P. y Schnitzer, S. A. (eds.) *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford. Pp: 384-408

Ceccon, E. y Martínez-Garza, C. 2016. *Experiencias mexicanas en la restauración de los ecosistemas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, Universidad Autónoma del Estado de Morelos y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 577 p.

CONABIO. 2009. *Capital Natural de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.

CONABIO. 2017. Evaluación del conocimiento y tendencias de cambio, perspectivas de sustentabilidad, capacidades humanas e institucionales. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.

SNIGF-CONAFOR Sistema Nacional de Información y Gestión Forestal-Comisión Nacional Forestal. 2014. Inventario Nacional Forestal y de Suelos.2009-2014. <https://snigf.cnf.gob.mx/inventario-nacional-forestal/>

DeFries, R., Karanth, K.K. y Pareeth, S., 2010. Interactions between protected areas and their surroundings in human-dominated tropical landscapes. *Biological Conservation*. 143: 2870–2880.

Derroire, G., Tigabu, M., Odén P.C. y Healey, J.H. 2016a. The effects of established trees on woody regeneration during secondary succession in tropical dry forests. *Biotropica* 48(3):290-300.

Derroire, G., Coe, R., Healey, J.H. 2016b. Isolated trees as nuclei of regeneration in tropical pastures: testing the importance of niche-based and landscape factors. *Journal of Vegetation Science* 27(4):679-691.

Durand, L. 2014. ¿Todos ganan? Neoliberalismo, naturaleza y conservación en México. *Sociológica* 29(82): 183-223.

Ewel, J. 1980. Tropical succession: mainfolds routes to maturity. *Biotropica* 12: 2-7.

Flores, G., J. Jiménez, X. Madrigal, F. Moncayo, y Takaki, F. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la república mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México.

Foster, B. L. y Tilman, D. 2000. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146: 1-10.

García-Oliva, F., R. L. Sanford Jr. y E. Kelly. 1999b. Effect of burning of tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter. *Plant Soil* 206: 29-36.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 2014. Uso de suelo y vegetación 1:250,000. Serie VI.

Jia, X., Dai, X.-F., Shen, Z.-X., Zhang, J. Y., y Wang, G.-X. 2011. Facilitation can maintain clustered spatial pattern of plant populations during density-dependent mortality: insights from a zone-of-influence model. *Oikos* 120:472-480.

John, R., Dattaraja, H., Suresh, H. y Sukumar, R. 2002. Density-dependence in common tree species in a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Vegetation Science* 13:45-56.

Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A. y Meave, J. A. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40: 422-431.

Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E. A. y Bongers, F. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 267-275.

Leirana-Alcocer, J. L., Hernández-Betancourt, S., Salinas-Pebay, L. y Guerrero-González, L. 2009. Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la selva baja caducifolia espinosa de la reserva de Dzilam, Yucatán. *POLIBOTÁNICA* 27:53-70.

Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martiínez-Ramos, M., Meave, J.A. Paz, H. Pérez-García, E.A. Romero-Pérez, E., Tauro, A y Bongers, F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94(6):1211-1216.

López-Barrera, F., Martínez-Garza, C. y Ceccon, E. 2017. Ecología de la restauración en México: estado actual y perspectivas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:97-112.

Martínez-Ramos, M., Barraza, L., Balvanera, P., BenítezMalvido, J., Bongers, F., Castillo, A., Cuarón, A., Ibarra-Manríquez, G., Paz-Hernández, H., Pérez-Jiménez, A., Quesada, M., Pérez-Salicrup, D., Sánchez-Azofeifa, A., Schondube, J., Stoner, K., Alvarado-Díaz, J., Boege, K., del-Val, E., Favila-Carrillo, M., Suazo-Ortuño, I., Ávila-Cabadilla, L., Álvarez-Añorve, M., Cano, M., Castillo-Mandujano, J., Chaves-Badilla, O., de la Peña, E., Corzo, A., Godínez Gutiérrez, M., Gómez Bonilla, A., González Di Pierro, A., Fuentealba Durán, B., Gudiño González, W., Hernández Ordoñez, O., Kaláscka, M., Lobeck, M., López-Carretero, A., Manrique Ascencio, M., Maza-Villalobos, S., Méndez-Toribio, M., Mora-Ardila, F., Muench Spitzer, C., Peñalosa Guerrero, C., Pinzón Pérez, L. Páramo Pérez, M., Pineda García, F., Ricaño Rocha, A., Rocha Ortega, M., Rodríguez-Velázquez, J., Schroeder, N., TrillerasMotha, J., Van Breugel, M., Van der Sleen, P., Villa Galaviz, E., y Zermeño Hernández, I. 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales. *Investigación Ambie*

Maza-Villalobos, S., Balvanera, P. y Martínez-Ramos, M. 2011a. Early Regeneration of Tropical Dry Forest from Abandoned Pastures: Contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica* 43(6):666-675.

Maza-Villalobos, S., Lemus-Herrera, C. y Martínez-Ramos, M. 2011b. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a Neotropical dry region. *Journal of Tropical Ecology* 27(1):35-49.

Méndez-Toribio, M., González-Di Pierro, A. M., Quesada, M. y Benítez-Malvido, J. 2014. Regeneration beneath a dioecious tree species (*Spondias purpurea*) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology* 30:265-268

Miranda, F y Hernández-X, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México.* 23(8): 29-47.

Mora, F., Miguel Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez-Jiménez, A., Trilleras, J. y Balvanera, P. 2014. Testing chronosequences through dynamic approaches: time and site effects on tropical dry forest succession. *Biotropica* 47(1):38-48.

Mora, F. 2019. The use of ecological integrity indicators within the natural capital index framework: The ecological and economic value of the remnant natural capital of Mexico. *Journal for Nature Conservation* 47:77-92

Pereira, I.M., Andrade, L.A., Sampaio, E.V.S.B. y Barbosa, M.R.V., 2003. Use-history structure and flora of Caatinga. *Biotropica* 35, 154–165.

Quintana Solórzano, F. 2016. Bosques, comunidades forestales y cambio climático, In: rueDa abaD, J. C. *et al.* (coords.), 21 visiones de la COP21. *El Acuerdo de París: retos y áreas de oportunidad para su implementación en México.* México, UNAM, Programa de Investigación en Cambio Climático.

Romero-Duque, L. P., Jaramillo, V. y Pérez-Jiménez, A. 2007. Structure and diversity of secondary tropical forests succession in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management* 253:38-47.

Ruiz, J., Fandiño, M. C. y Chazdon, R. L. 2005. Vegetation structure, composition and species richness across 56-year chronosequence of dry tropical forest in Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37: 520-530.

Sánchez Colón, S., A. Flores Martínez, I.A. Cruz-Leyva y Velázquez, A. 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas, en *Capital natural de México*, vol. II: *Estado de conservación y tendencias de cambio*. Conabio, México, pp. 75-129.

Sánchez-Velásquez, L.R., Quintero-Gradilla, S., Aragón-Cruz, F. y Pineda-López, Ma. R. 2004. Nurses for *Brosimum alicastrum* reintroduction in secondary tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 198(1-3): 401-404.

Suárez-Mota, E., Villaseñor, J. L. y López-Mata, L. 2015. La región del Bajío, México y la conservación de su diversidad florística. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 868: 799-808.

Turner II, B., S. Cortina, D. Foster, G. Geoghegan, E. Keys, P. Klepeis, D. Lawrence, P. Macario, S. Manson, Y. Ogneva, A. Plotkin, D. Pérez, R. Rinko, B. Savitsky, L. Scheider, B. Schmook, y C. Vance. 2001. Deforestation in the southern Yucatán peninsular region: an integrative approach. *Forest Ecology and Management*. 154: 353-370.

Trilleras, J. M., Jaramillo, V. J., Vega, E. V. y P. Balvanera. 2015. Effects of livestock management on the supply of ecosystem services in pastures in a tropical dry region of western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 211 (2015) 133–144.

Vieira, D. y Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration *Restoration Ecology* 14:11–20.

Williams-Linera, G. y Lorea, F. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 18(12): 3269 – 3293.

## CONCLUSIONES GENERALES

1. Esta investigación describió desde una perspectiva estructural-funcional diversos aspectos endógenos y exógenos, los cuales a través de análisis y experimentación determinaron distintos patrones, procesos y mecanismos durante la sucesión de comunidades derivadas del BTC en la región mexicana del Bajío Queretano.

2. La distribución actual del BTC en el Bajío Queretano es marginal, sin embargo conserva las características florísticas y ecológicas particulares que lo identifican como eminente formación vegetal tropical. Se distingue por establecerse en altitudes  $> 2,000$  m snm, en un clima semiárido que es el más fresco y segundo más seco entre el BTC mexicano (temperatura media anual  $< 20^{\circ}\text{C}$ , temperatura del mes más frío entre  $4$  y  $5^{\circ}\text{C}$  y precipitación media anual  $< 550$  mm). La historia natural asociada a este ecosistema sugiere un establecimiento relativamente reciente (Holoceno tardío), influenciado por intercambios florísticos anteriores a esta época.

3. La cronosecuencia como modelo de sucesión explicó el incremento de la mayoría de las variables estructurales en los sitios. Estas se acumulan de forma más o menos regular a lo largo de la cronosecuencia. Análogamente, las propiedades del suelo se modifican según la edad del sitio. Existe variación entre los aspectos estructurales y del suelo, así como una prevalencia importante del disturbio crónico que varía de más (sitios tempranos) a menos (sitios maduros) entre la cronosecuencia.

4. La acumulación de especies durante la sucesión incrementa la diversidad funcional a lo largo de la cronosecuencia. La diversidad funcional aumenta con el desarrollo estructural de las comunidades. Funcionalmente las comunidades sucesionales tempranas exhiben un patrón adquisitivo y las tardías uno conservativo, según los rasgos funcionales estudiados.

5. El ensamblaje de comunidades basado en rasgos funcionales está definido por la coexistencia no estocástica de especies sucesionalmente tempranas, estructuradas en núcleos de más de una especie. Mediante un proceso de facilitación que expande el nicho entre las especies coexistentes, los mecanismos involucrados en el ensamblaje incluyen la expansión y variación del rango de distribución de los rasgos funcionales.

6. Durante la fase de regeneración arbusto/árbol de las comunidades secundarias de BTC, *Lysiloma microphyllum* (Fabaceae) es una especie clave en el desarrollo y la transición hacia el estrato arbóreo del BTC. *Lysiloma microphyllum* germina, se establece y sobrevive mayormente en área provistas de dosel, en comparación con el espacio abierto, Es por lo tanto una especie umbrófila en fases tempranas de su ciclo vital.

7. El microhábitat de regeneración (áreas con dosel) de *L. microphyllum* es más fresco y el suelo retiene más humedad, contrastado con el espacio abierto. La dispersión de semillas es barócora y forman banco efímero en el suelo. Germinan por inhibición hídrica y no son estimuladas por el fuego. Los individuos juveniles de *L. microphyllum* no se distribuyen aleatoriamente en el espacio y la supervivencia se incrementa cuando coexiste en núcleos de más de una especie.