

# Desaparición del Bosque Seco en El Bajío mexicano: Implicaciones del ensamblaje de especies y grupos funcionales en la dinámica de una vegetación amenazada

JOSÉ GUADALUPE HERNÁNDEZ-ORJA\*

JARDÍN BOTÁNICO REGIONAL DE CADEREYTA "ING. MANUEL GONZÁLEZ DE COSÍO", MÉXICO

(\*)Email: xerofilia@yahoo.com.mx

## RESUMEN

Se presenta un estudio sobre la organización estructural y ensamblaje de comunidades sucesionales tempranas del bosque seco estacional del sur de la región mexicana de 'El Bajío'. En esta zona el bosque seco casi ha desaparecido, sin embargo aún hay áreas grandes de bosque seco perturbadas, pero la dinámica de la vegetación leñosa en la fase de colonización arbusto/árbol se desconoce en gran medida. Para entender este complejo proceso, se evaluaron las comunidades tempranas derivadas de tierras agrícolas abandonadas con un enfoque de dinámica de parches y grupos funcionales, mediante modelos nulos y una técnica multivariada. En general, la distribución de grupos funcionales en los parches fue uniforme y mayor a lo esperado por azar, mientras que la variación de la riqueza de especies fue menor a lo esperado por azar. Estos análisis indican que la organización temprana y la coexistencia dentro de parches, está estructurada según las predicciones de la regla de ensamblaje de Fox. En la ordenación se encontró un gradiente sucesional, tanto de especies como de sitios. Los resultados sugieren que este esquema podría considerarse un mecanismo básico en la dinámica sucesional del bosque seco del sur de 'El Bajío', una vegetación amenazada del centro de México.

Palabras clave: bosque seco, reglas de ensamblaje, grupos funcionales, perturbación, Querétaro, restauración ecológica, sucesión vegetal, sur de 'El Bajío' mexicano,

## ABSTRACT

*A study about early structural organization and assembly within successional processes of seasonally dry tropical forest of the southern Mexican region of 'El Bajío', is presented. In this zone, dry forests have almost been eliminated; however there are still large areas of disturbed dry forest but woody vegetation dynamics during the shrub/tree colonization phase is largely unknown. To understand this complex process, early communities derived from abandoned agricultural lands were evaluated following an approach of patch dynamics and functional groups, summarized through null models and a multivariate technique. In general, there was a greater uniform distribution of functional*

*groups within patches than expect by chance. In turn, variance of species richness within patches was lower than expected by chance, suggesting competence among functional groups. These analyses indicate that early organization and coexistence within patches is structured by sequential addition of species belonging to different functional groups, according to Fox's assembly rule predictions. On other hand, ordination of communities showed correspondence among species and the age of abandonment of the sites. Results suggest that the patterns found partially explain vegetation dynamics and could be applied to ecological restoration of dry forest from southern 'El Bajío', an endangered vegetation from central Mexico.*

*Key words: assembly rules, dry forest, disturbance, ecological restoration, functional groups, plant succession, Queretaro, southern Mexican 'El Bajío'.*

Cerca de la mitad del territorio mexicano presenta condiciones de aridez y semiaridez (Rzedowski, 1965), donde destacan formaciones tropicales de afinidad xerófila tales como matorrales y selvas, de las cuales casi el 60 % está representado por comunidades estacionales (Rzedowski, 1991a). A esta clase de comunidades tropicales secas se les ha considerado como un tipo de vegetación particular, denominado genéricamente 'bosque seco estacional' (Leopold, 1950; Miranda y Hernández X, 1963; Holdridge, 1967; Flores *et al.*, 1971; Rzedowski, 1978 Gentry, 1995). A la escala mundial, es considerado el bioma con la mayor superficie destruida (Lerdau *et al.*, 1991).

Este tipo de comunidades son la vegetación tropical más ampliamente distribuida en México, las más extensa en su tipo en Latinoamérica (Trejo, 1998) y alcanza la distribución más norteña de todos los bosques estacionales en el Neotrópico (Murphy & Lugo, 1986). Su mayor distinción biológica es la riqueza y el alto nivel de endemismo que alberga (Trejo & Dirzo, 2000), debido a que su gradiente florístico recibe influencia tanto de comunidades sub-húmedas como de afinidad xérica (Arriaga & León, 1989; Bullock *et al.*, 1995). Es en las comunidades situadas en el extremo del gradiente de aridez cuando alcanza el mayor grado de endemismo, a causa del intercambio florístico de elementos endémicos con comunidades predominantemente secas (Rzedowski, 1991b).

En la ecoregión mexicana de 'El Bajío', en el centro del país, todavía se desarrolla el bosque tropical seco (BS) en condiciones particulares con relación a los demás bosques de este tipo en México: el clima es semiárido con precipitaciones que lo sitúan en el extremo de aridez (400-550 mm anuales) para estos sistemas, la temperatura promedio anual es más fresca (< 20° C) y con presencia de heladas, y se establece a altitudes superiores a 2,000 m sobre el nivel del mar (Rzedowski & McVaugh, 1966). Por estas características se considera a esta vegetación como 'bosque tropical seco de altura' (Rzedowski, 1978).

A pesar de su indudable relevancia biológica, el bosque seco ha sido severamente destruido en los últimos 40 años, más que cualquier otra vegetación en el país (Maass, 1995; CONABIO, 2007). Hacia 1970 se estimaban 290,455 km<sup>2</sup> de BS (Flores *et al.*, 1971), y hasta 1981 restaban 159,800 km<sup>2</sup> (Trejo, 1998). A mediados de los ochenta se calculó una pérdida anual de 3x10<sup>5</sup> (Maser, 1996; Maser *et al.*, 1997) y durante los noventa dis-

minuyó a 109 488 km<sup>2</sup> (SARH, 1994). Hasta el año 2002, el inventario nacional forestal (CONAFOR, 2007) señalaba 86,694 km<sup>2</sup> de BS en una condición 'primaria' y 100,909 km<sup>2</sup> en estado 'secundario'.

En 'El Bajío' mexicano BS alguna vez cubrió cerca de 11 000 km<sup>2</sup> y actualmente existe sólo como pequeños remanentes, no más largos que 20 km<sup>2</sup> y confinados en áreas aisladas; mientras que en la década de los sesenta se documentó que el BTS sustentaba árboles de 6 a 12 m de altura y contenía casi 6 000 árboles por hectárea, representados por 57 especies diferentes (Rzedowski & McVaugh, 1966; Rzedowski & Calderón, 1987). Se calcula que permanece sólo el 5 % del hábitat original, y la mayor parte de la vegetación se encuentra en etapas sucesionales (Dirzo, 1992). Las especies endémicas que la región alguna vez sustentó, se encuentran ahora prácticamente extintas y los bosques remanentes seriamente amenazados (Dirzo, 1994).

Entre los agentes de cambio de uso del suelo, la agricultura constituye la principal actividad antrópica que ha modificado masivamente la vegetación natural de la región desde el siglo XVI, seguida de la ganadería extensiva a partir del siglo XVII (Flores, 1989; Painter & Durham, 1995; Challenger, 1998) y actualmente la expansión de centros urbanos es la principal amenaza del BS (COEPO, 2004). Se argumenta que la perturbación del BS por la habilitación de tierras para la agricultura y/o ganadería y su ulterior abandono, da origen a diferentes formaciones vegetales dominadas por matorrales y sabanas (Flores & Gerez, 1994; Ortiz-Pulido *et al.* 2000). En el sur del estado de Querétaro, situado en la porción oriente de El Bajío, la intensa fragmentación del BS ha generado comunidades secundarias complejas y variadas (Zamudio *et al.*, 1992), dando lugar a diversos procesos de sucesión que se ven influenciados por factores físicos (Hovestadt *et al.*, 2000), bióticos (Smith *et al.*, 2001) y antrópicos (Turner II *et al.*, 2002; Pereira *et al.*, 2003).

No hay un patrón único de colonización y/o regeneración durante la sucesión temprana de áreas abiertas en el BS de México. Se ha argumentado sobre la colonización por leñosas como un proceso central en la estructura y fisonomía de las comunidades (Rico-Gray & García-Franco, 1992; Rico-Gray *et al.*, 1998; González-Iturbe *et al.*, 2002), pero igualmente se aduce la importancia de los rebrotes como mecanismo de regeneración, el cual origina comunidades de composición y estructura dominadas por especies que presentan esa estrategia regenerativa (Lebrija-Trejos *et al.*, en prensa; Romero-Duque *et al.*, 2007). Sin embargo, para el BS de regiones semiáridas como 'El Bajío', se desconoce cuál es el patrón general en la sucesión temprana; así como las probables causas y mecanismos que determinan el proceso, ni el significado ecológico de éste.

En el presente trabajo se analiza la organización estructural de comunidades sucesionales tempranas de la fase arbusto/árbol, para comprender su papel ecológico en el ensamblaje de especies como mecanismo básico que podría originar comunidades de dosel cerrado, como es el BS. Se planteó la hipótesis de 'estados favorecidos' (Fox & Brown, 1993) para poner a prueba si la formación de mosaicos o manchones de dos o más especies representa un patrón de organización no aleatorio en las comunidades, evaluada a partir de la asignación uniforme de especies en grupos funcionales (*sensu* Walker, 1992) definidos por criterios morfo-

ecológicos. Se buscó dilucidar, mediante un modelo nulo, si este proceso podría implicar la existencia de reglas de ensamblaje (*sensu* Fox, 1999) y por consiguiente, la coexistencia de especies en comunidades de fases sucesionales.

La prevalencia de áreas agrícolas abandonadas y sujetas a procesos de sucesión en el sur del estado de Querétaro, al oriente del Bajío mexicano, representan una oportunidad para la recuperación del BS; así como una alternativa para el manejo, restauración y conservación de la vegetación nativa y los servicios ambientales que brinda; especialmente a un centro urbano-industrial como es la Ciudad de Querétaro y su área metropolitana, contrario a las actuales prácticas funestas de conversión del BS remanente hacia áreas urbanas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El trabajo se realizó en el sur del Estado de Querétaro, Figura 1, en la región comprendida entre los Municipios de Querétaro, Huimilpan, Corregidora y El Marqués (20° 30', 20° 45" latitud Norte y 100° 20', 100° 35' longitud Oeste). Se ubica en la zona de confluencia entre las provincias fisiográficas Mesa del Centro y el Eje Neovolcánico, correspondiente a la región del Bajío, con altitudes sobre el nivel del mar que oscilan entre 1800 y 2300 m (Bocco, 1984; Alaniz-Álvarez *et al.*, 2001). El régimen climático de la región se caracteriza por una precipitación media anual aproximada de 450 mm y una temperatura media anual de 19.4° C en los meses más cálidos (mayo-junio) y de 16.7° C en los meses más fríos (enero-febrero) (INEGI, 1986). 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 BS1k y BS1h,) de acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1988). El sustrato geológico es principalmente basalto del Mioceno-Plioceno; tobas y material aluvial, que sustenta en general suelos relativamente profundos y poco profundos con alto afloramiento rocoso (INEGI, 1986, Alaniz-Álvarez *et al.*, 2001). La vegetación esta formada por fragmentos de BS y comunidades derivadas de éste, dominadas por arbustos y árboles (espinosos o inermes) y cactáceas arborescentes y columnares (Zamudio *et al.*, 1992).

### Historia de uso del los sitios de estudio

Posterior al abandono, todos los sitios estudiados están sujetos a alguna actividad antrópica en mayor o menor medida, principalmente al pastoreo extensivo y la extracción selectiva de leña y productos no maderables, que son prácticas comunes en la región. Por otro lado, las prácticas agrícolas en la región suelen dejar algunos individuos (especies arbóreas principalmente) durante el desmonte y delimitación de parcelas, los cuales no fueron incluidos en el presente estudio y no se consideran parte de la sucesión *per se*.

### Análisis de la comunidad

Fueron seleccionados predios agrícolas ('sitios sucesionales') con edad de abandono de 10, 20, 40 y 60 años (declarada por los propietarios) y en cada sitio se delimitaron aleatoria-

mente 10 cuadrantes de 100 m<sup>2</sup> hasta acumular 1000 m<sup>2</sup> (01ha/sitio). En estos sitios se registraron los individuos leñosos presentes sin importar la talla y se determinó: a) identidad taxonómica, b) altura, c) cobertura y d) área basal. Se evaluaron cuatro sitios (0.1ha/sitio) mediante 10 transectos de 50x2m como referencia de 'bosque maduro', para contrastar condiciones respecto a los 'sitios sucesionales'. Para estos sitios se registraron los individuos leñosos, incluyendo tallas  $\leq 1$  cm (D.A.P., diámetro a la altura del pecho) y  $\geq 1$  cm D.A.P. y se determinaron los parámetros estructurales señalados para los 'sitios sucesionales'. Los datos estructurales fueron analizados con técnicas paramétricas (t-Student y análisis de varianza) y no paramétricas (rangos de Mann-Whitney) en ausencia de normalidad (Zar, 1999). La correlación entre variables estructurales se describió con modelos lineales (Fowler *et al.*, 1998). En todos los sitios se analizó: a) diversidad (índice de Shannon (H') y variación de H', Magurran, 1988), b) uniformidad ( $J'$ ) (Brower & Zar, 1977), c) diversidad beta parcial ( $\beta_i$ ) entre sitios, y una medida de beta total ( $\beta_t$ ) que indica el promedio de recambio de especies para todos los sitios comparados (Wilson & Schmida, 1984).

### Muestreo de mosaicos

Fueron seleccionaron predios agrícolas con edad de abandono de 10, 20, 40 y 60 años (declarada por los propietarios) y se identificaron los mosaicos de vegetación presentes en cuadrantes de 50x20m/sitio hasta alcanzar 100 manchones/sitio, de acuerdo con la definición operativa de Archer (1990), quien describe a un mosaico o manchón como una agrupación de dos o más especies rodeados por suelo sin vegetación. Esta definición excluye la vegetación herbácea y sub-arbustiva no leñosa. Por cada mosaico se registró la composición de especies y se construyó una matriz binaria (presencia/ausencia) de especies y mosaicos.

### Clasificación de especies en grupos funcionales

La matriz de especies se dividió y etiquetó en cuatro grupos funcionales, definidos por criterios morfológicos y ecológicos compartidos. La asignación de cada especie en los grupos funcionales estuvo basada en las siguientes consideraciones:

*Grupo funcional A:* especies arbustivas leñosas que actúan como primeros colonizadores, tallo solitario, hojas presentes, con y sin presencia de espinas en tallos y ramas.

*Grupo funcional B:* especies arbustivas leñosas, multicaules, hojas presentes, con y sin presencia de espinas en tallos y ramas.

*Grupo funcional C:* especies suculentas, sin hojas, con presencia de espinas, tallos fotosintéticos, raquetiformes, arborescentes o candelabriformes.

*Grupo funcional D:* especies arbóreas, tronco presente y corteza exfoliante.

Para fundamentar objetivamente la asignación de especies en grupos funcionales, se construyó una matriz binaria de especies/características morfológicas y ecológicas. Los atributos morfo-ecológicos tiene un significado adaptativo en términos de optimización fotosintética (presencia de hojas, tallos fotosintéticos), conservación y almacenaje de agua (hojas presentes o ausentes, tallos serosos, suculencia) y regulación térmica (morfología de tallos, presencia o ausencia de espinas). Se condujo un análisis de clusters en la matriz de especies-

atributos morfológicos por el método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA) con el programa MVSP 3.2 (Multivariate Statistical Package; Kovach 1999) y se obtuvo un dendrograma que permitió visualizar la clasificación natural de grupos funcionales. La clasificación resultante fue evaluada con un análisis discriminante (Zar, 1999) para verificar la asignación entre grupos.

Para analizar los patrones no aleatorios de riqueza y co-ocurrencia especies, así como la estructura de los grupos funcionales en la matriz de presencia/ausencia, se utilizaron dos índices:

a) *Varianza máxima* (V-ratio): Es un índice propuesto por Robson (1972) y más tarde por Schluter (1984) para evaluar co-ocurrencia. Este modelo es un índice de la variabilidad en la riqueza de especies por sitio (mosaico). Si las especies están distribuidas independientemente y los sitios son equiprobables, el valor esperado de la máxima varianza es 1.0. Si hay covarianza negativa fuerte entre pares de especies, la máxima varianza será  $<1.0$ . Si hay una covarianza positiva entre pares de especies, la máxima varianza será  $>1.0$ .

Si las limitaciones de nicho restringen el número de especies que pueden co-existir, la varianza en la riqueza de especies entre sitios será más pequeña con relación al modelo nulo. En una comunidad estructurada por la competencia, la máxima varianza observada debería ser significativamente menor que la esperada por azar.

b) *Hipótesis de estados favorecidos* (Fox, 1987; 1999; Fox & Brown, 1993): evalúa si la distribución de especies entre grupos funcionales es inusualmente uniforme o equitativa. Si las comunidades están formadas por adición secuencial de especies en diferentes grupos funcionales, debería haber un mayor número de “estados favorecidos” comparado con el modelo nulo. Todos los cálculos fueron hechos en EcoSim: Null models software for ecology. Versión 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear (Gotelli & Entsminger, 2001). Por cada índice se realizaron 5000 iteraciones (simulaciones).

Para comparar el valor de cada índice entre matrices observadas y simuladas, se utilizó el efecto estandarizado del tamaño, que es el número de desviaciones estándar por arriba o debajo del valor simulado con el modelo nulo, bajo la hipótesis nula de que su valor es igual a cero (Gotelli & McCabe, 2002).

Por último, se utilizó el análisis de gradiente indirecto como esquema de ordenación de sitios y especies, explorando mediante análisis de correspondencia desprovisto de tendencia (ACT) el modo de respuesta unimodal *vs* lineal. Si el gradiente es completo, se procedió con un ACT para la ordenación de las comunidades (Jongman *et al.*, 2000; Kovach, 1999).

## RESULTADOS

### Análisis estructural de la comunidad

La riqueza de especies leñosas se incrementó significativamente con relación a la edad sucesional de los sitios ( $r = 0.89$ ,  $P < 0.001$ ). Este patrón se reflejó en el índice de Shannon y la uniformidad en la abundancia de especies, Cuadro 1. La mayor variación en la diversidad de especies se presentó entre los sitios de 10 y 20 años ( $t = 12.0$ ,  $P < 0.0001$ ) y entre el de 60 años y el ‘bosque maduro’ ( $t = 7.1$ ,  $P < 0.0001$ ). Se obtuvieron valores de beta parciales ( $\beta_i$ )

por arriba del 40 % entre sitios y un recambio total ( $\beta t$ ) de 50.2 % , Cuadro 2, indicativo de una composición relativamente heterogénea en la cronosecuencia. En general, el área basal ( $r = 0.81$ ,  $P < 0.001$ ), la cobertura ( $r = 0.66$ ,  $P < 0.01$ ), la altura ( $r = 0.76$ ,  $P < 0.02$ ) y la densidad de individuos ( $r = 0.49$ ,  $P < 0.05$ ) aumentaron y presentaron variación significativa con la edad del sitio. En todos los casos, la comparación entre sitios para cada variable estructural resultó significativa, Cuadro 3.

### Grupos funcionales y ensamblaje de especies

El dendrograma de la Figura 2 muestra la clasificación de las 27 especies leñosas encontradas en los mosaicos, repartidas en cuatro grupos funcionales. El coeficiente de correlación fenética de la clasificación fue alto ( $r = 0.97$ ). Se observa una clara distinción de cuatro grupos naturales que reflejan los criterios morfo-ecológico establecidos. En el análisis discriminante la asignación de grupos funcionales fue 99.2 % correcta y las primeras dos funciones discriminantes explicaron el 89.98 de la variación total.

Se observa que, en general, todos los grupos están diferenciados y representados acorde a sus hábitos y formas de vida. Los arbustos pioneros-heliófilos y los multicaules-heliófilos están bien representados en los grupos A y B. Por su parte, el grupo C distingue a las especies arbóreas-pioneras, mientras que se detectó importante presencia de cactáceas raquetiformes y una columnar en el último grupo (D).

El patrón de co-ocurrencia fue significativo y equitativo entre los grupos funcionales representados en los sitios de 20, 40 y 60 años, y es consistente con la hipótesis de estados favorecidos. De acuerdo con el modelo nulo, hay un mayor número de 'estados favorecidos' (asignación secuencial de grupos funcionales) que lo esperado bajo una distribución aleatoria, de modo que los grupos funcionales coexisten más uniformemente que lo esperado por azar ( $P = 0.002$ ). En cambio, para el sitio de 10 años la equidad de grupos funcionales no fue significativa, Figura 3.

Por su parte, la variación de la riqueza dentro de los grupos funcionales fue menor (varianza máxima  $< 1$ ) a lo esperado por azar, lo cual indica que existen procesos de competencia para la coexistencia entre grupos funcionales en los cuatro sitios de muestreo, Figura 3.

En la ordenación de las comunidades, los primeros dos ejes de ACT explicaron el 52.8 % de la variación total, Figura 4. Se observa un gradiente con relación al tiempo de abandono de los sitios ('edad sucesional'), mientras que la correspondencia de especies mostró su posición relativa en el gradiente sucesional (de izquierda a derecha), desde las especies pioneras (leñosas colonizadoras), las intermedias 'ubicuistas' (leñosas multicaules) entre los sitios de 20 y 40 años, incluyendo árboles pioneros y sólo un par de especies (árboles) 'tardíos' en el sitio de 60 años.

### DISCUSIÓN

El patrón estructural de las comunidades sugiere, en apariencia, aumento en su regeneración a lo largo de la cronosecuencia. Las desviaciones de este patrón casi invariablemente acontecieron en los sitios de menor edad sucesional (10 y 20 años), sin embargo no es suficiente para reducir significancia al esquema general de sucesión temprana del BS en la zona

estudiada. Se ha señalado (Sampaio *et al.*, 1993) que el historial y la intensidad de uso, así como los agentes causales posteriores al abandono de las parcelas, influyen decisivamente en la dirección y características de la sucesión. Por ejemplo, en el caso de las especies que se regeneran por rebrotes, las observaciones en este trabajo sugieren escasa o nula importancia de este mecanismo vegetativo. En cambio, el apacentamiento del ganado si parece influir en la dominancia de algunas leñosas de etapas iniciales, tales como las especies de *Mimosa*, fenómeno que se ha observado en la región (Grether, 1982). En este contexto, las condiciones estructurales observadas que señalan un significativo incremento de riqueza de especies, área basal, cobertura y densidad de individuos, así como un recambio de especies considerable, fundamentan parcialmente la idea de acumulación estructural de la vegetación a manera de núcleos o manchones que coalescen (nucleación, *sensu* Steenberg & Lowe, 1983). En consecuencia, este patrón podría ser el mecanismo básico en las etapas iniciales de la sucesión en el BS de la zona. Por otro lado, este patrón observado guarda cierta similitud con el patrón descrito para la colonización de especies leñosas en pastizales naturales del Desierto Chihuahuense (Yeaton & Romero-Manzanares, 1986; Montaña, 1990; Archer, 1995; Holmgreen *et al.*, 1997; Brown & Archer, 1999; Flores & Yeaton, 2000; Jurena & Archer, 2003) o la coalescencia de parches de vegetación (*sensu* Le Roux) en sistemas semejantes –en estructura y fisonomía– al BS de México.

De acuerdo con la idea básica de Fox (1999) sobre la hipótesis de ‘estados favorecidos’, en el presente trabajo las comunidades estudiadas se acomodaron significativamente mediante la adición secuencial de especies en grupos, confirmando una estructura propia de grupos funcionales. Este proceso sugiere que en la estructuración temprana existen reglas de ensamblaje que determinan la asignación no aleatoria de especies dentro de grupos funcionales (*sensu* Fox, 1987, 1999). Sugiere además, que la nucleación de especies en mosaicos durante las etapas sucesionalmente tempranas, se apega a una regla de ensamblaje que permite su coexistencia. Este mecanismo podría estar fundamentado en el patrón de diversidad y uniformidad de especies observado en el análisis estructural de la comunidad. Por lo tanto, podría considerarse que existe convergencia en aspectos estructurales y el patrón de distribución binaria encontrados en la dinámica de parches.

Sin embargo, dado que la estructura de la comunidad cambia en el tiempo y a diferentes escalas, los resultados solo pueden aplicarse a un tiempo y escala determinados. El patrón encontrado revela que, muy probablemente, la estructuración de especies para determinar grupos funcionales esté definida por el carácter sucesional de las especies involucradas. Dentro de esta lógica, la secuencia natural en la conformación de comunidades sucesionalmente tempranas seguiría el siguiente patrón de colonización: pioneras leguminosas leñosas, seguido por suculentas, leñosas multicaules y finalmente árboles pioneros; y el ‘estado favorecido’ de un manchón es la integración y representación de una especie por cada grupo funcional. Este conjunto de formas de vida y su aparente papel sucesional se apega a las descripciones para bosques secos de México (Rico-Gray *et al.*, 1988; Rico-Gray & García-Franco, 1992; González-Iturbe *et al.*, 2002) y del mundo (Gentry, 1995; Pereira *et al.*, 2003; Sagar *et al.*, 2003). Asimismo, el esquema de ordenación de la comunidad evidenció este patrón de



colonización en procesos sucesionales del bosque seco, sugiere además relativamente poca segregación del grupo de árboles pioneros (grupo funcional D) en comparación con el resto de los grupos, lo cual no proporciona relativa claridad para identificarlo como el ensamble más o menos tardío en la secuencia aditiva de grupos funcionales. Se sospecha que el gradiente de especies sucesionales sigue un mismo patrón funcional, independientemente del historial de uso del sitio (Ceccon *et al.*, 2003), por ejemplo, señalan que la abundancia de leguminosas (Campo-Alves, 2003) y arbustos de otras familias, e incluso cactáceas raquetiformes (Ceccon *et al.*, 2002) frecuentemente actúan como ‘estabilizadores’ de nutrientes y restablecer los ciclos de nutrientes. Se aduce que por esta razón, regularmente la vegetación derivada del bosque seco adquiere una fisonomía matorraloide que parece ser estable espacio-temporalmente (Smith *et al.*, 2001). Sin embargo, la estructura y fisonomía de esta vegetación sucesional depende en gran medida de la forma en que sea alimentado de propágulos y la cercanía a estos (Bullock *et al.*, 1995).

La variación en la riqueza de especies en absolutamente todos los sitios, sugiere que el acomodo de especies entre los mosaicos está estructurado por la competencia, y está relacionado también con la existencia de un ensamblaje no aleatorio, cuyo papel se presupone importante en el proceso (Gotelli & Enstinger, 2001). Teóricamente se hipotetiza que aquellas especies que son muy similares en caracteres funcionales y por tanto, en nicho, no pueden coexistir (Pacala & Tilman, 1994; Ricklefs, 1987), sin embargo, la proporción constante de grupos funcionales en estados favorecidos confirma que en este estudio; las especies sucesionales se distribuyen alternadamente en grupos funcionales. El proceso podría considerarse relevante en términos de a) una probable conducción de la sucesión hacia una comunidad organizada con una mayor diversidad de especies; b) reducción de comunidades de arrestamiento que monopolizan los recursos, limitan o suprimen la entrada de otras especies y c) la competencia como fuerza estructuradora en las comunidades sucesionales (Lockwood & Pimm, 1999).

Los valores significativos del patrón de estados favorecidos en los sitios de 20, 40 y 60 años comparados con el modelo nulo, sugieren esta interpretación, contrario a lo que podría esperarse para la mayoría de comunidades sucesionales, donde una de las características principales es la inestabilidad en estructura y composición (White & Pickett, 1985; Chesson & Case, 1986; Chesson & Huntly, 1989; Grimm & Wissell, 1997); y podría no existir una estructura de grupos funcionales. La ausencia de un valor significativo en el sitio de 10 años podría ser debido a que ese lapso de tiempo no ha permitido el establecimiento de manchones.

Esta organización en mosaicos denota la importancia de la fase arbusto/árbol en la dinámica sucesional, ya que se trata de una etapa trascendental y clave para el establecimiento subsecuente de especies de etapas superiores en la sucesión, particularmente del estrato arbóreo (Bruno *et al.*, 2003). El proceso es análogo al fenómeno planta-planta nodriza (Franco & Nobel, 1989) e implica interacciones bióticas (facilitación) relevantes en la sucesión. Por ejemplo, el establecimiento selectivo de árboles pioneros en parches de vegetación, en contraste con el nulo establecimiento en espacio abierto (Ben Sahar, 1991; Le Roux, 1996).

Más significativa resulta la estructuración en grupos funcionales cuando se ha postulado

que las comunidades semiáridas se caracterizan por su inestabilidad (Walker & Noy-Meir, 1982), y en consecuencia, una evidencia negativa de reglas de ensamblaje se considera una expresión de la falta de estabilidad (Wilson *et al.*, 2000). Aunque esta hipótesis ha sido relativamente corroborada a nivel experimental (Walker y Wilson, 2002), la inestabilidad implica que una comunidad está en equilibrio numérico cuando la tasa de cambio en la abundancia para todas las especies es cero, y se considera estable si todas las especies retornan a un equilibrio en su abundancia, subsecuente a una perturbación (Pimm, 1984). Sin embargo, equilibrio y estabilidad son conceptos difíciles de demostrar y examinar en las comunidades (Connell & Sousa, 1983), y como alternativa, ambos elementos teóricos se consideran más bien relativos; puesto que la recuperación de una comunidad luego de disturbios naturales involucra procesos “estabilizadores” y mecanismos endógenos; entre los que se ha señalado a las reglas de ensamblaje como proceso que limita la abundancia de especies y dirige la comunidad hacia un estado de “equilibrio promedio” (Wilson, 1994).

En conclusión, a) la hipótesis de una organización estructural detectable en las etapas tempranas de la sucesión es, en esencia, correcta.

b) La formación de parches o mosaicos de más de una especie en las etapas tempranas de sucesión del bosque seco no es un fenómeno aleatorio o una mezcla inconexa de especies, sino que tiene un significado ecológico trascendental en la organización de las comunidades.

c) Este patrón significativo de acomodo en grupos funcionales explica parcialmente la coexistencia entre conglomerados de especies y plantea un probable esquema sobre la secuencia sucesional de las comunidades.

d) El ensamble aditivo de especies en grupos funcionales representa una aproximación teórica con alta potencialidad práctica para fines de restauración del BS en la región.

Actualmente la situación del BS en el sur del estado de Querétaro es crítica, la acelerada destrucción de su hábitat por el crecimiento urbano plantea la toma de decisiones urgentes para salvaguardar esta riqueza natural. De llevarse a la práctica el conocimiento de un aspecto básico en el proceso temprano de la sucesión – como se abordó y dilucidó en este trabajo-, podría convertirse en una herramienta de respuesta rápida para la restauración del bosque seco, dado que potencialmente es posible reproducir el proceso en áreas con escasas posibilidades de recuperación y acelerar o manejar el proceso en otras. Este tipo de acciones podrían incidir positivamente en la conservación de esta vegetación fuertemente amenazada.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alaniz-Álvarez, S., M. Nieto-Samaniego, T. Reyes-Zaragoza, A. Orozco-Esquivel, M. Ojeda-García & L. Vasallo. 2001. Estratigrafía y deformación extensional en la región San Miguel Allende-Querétaro, México. *Rev. Mex. Cien. Geol.* 18(2): 129-148.
- Archer, S. 1990. Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. *J. Bio.* 17: 453-462.
- Archer, S. 1995. Herbivore mediation of grass-woody plant interactions. *Trop. Gras.* 29: 218-235.
- Arriaga, L. & J. L. León. 1989. The Mexican tropical deciduous forest of Baja California

- Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio* 84: 45-52.
- Ben-Shahar, R.** 1991. Successional patterns of woody plants in catchment areas in a semi-arid region. *Vegetatio* 93: 19-27.
- Bocco, G.** 1984. Cartografía geomorfológica de El Bajío y regiones adyacentes, 1: 250 000. *Bol. Inst. Geo.* No. 14: 9-42.
- Brown, J. R. & S. Archer.** 1999. Shrub invasion of grassland: recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. *Ecology* 80: 2385-2396.
- Brower, J. E. & J. H. Zar.** 1977. *Field and Laboratory methods for General Ecology*. Brown, Iowa.
- Bruno, J., J. Stachowicz & M. D. Bertness.** 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.* 18(3): 119-125.
- Bullock, S., H. A. Mooney & E. Medina.** 1995. *Seasonally Dry Tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Campo-Alves, J.** 2003. Nutrient availability and fluxes along a toposequence with tropical dry forest in Mexico. *Agrociencia*. 37(2):211-219.
- Ceccon, E., I. Olmsted, C. Vázquez-Yanes & J. Campo-Alves.** 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatán. *Agrociencia*. 36(5):621-631.
- Ceccon, E., P. Huante & J. Campo.** 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.
- Challenger, A.** 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. México: CONABIO, IBUNAM y Agrupación Sierra Madre.
- Chesson, P. L. & T. J. Case.** 1986. Nonequilibrium community theories: variability, history and coexistence. En: Diamond, J. and T. J. Case (eds.), *Com. Ecol.* 240-256. Harper y Row, New York, N.Y. USA.
- Chesson, P. L. & N. Huntly.** 1989. Short-term instabilities and long-term community dynamics. *TREE* 4: 293-298.
- COEPO (Consejo Estatal de Población)** 2004. *Estadísticas básicas población del estado de Querétaro*. Consejo Estatal de Población. Gobierno del Estado de Querétaro, Querétaro, Mex.
- CONABIO (Comisión Nacional para el uso y Conocimiento de la Biodiversidad).** 2007. [www.conabio.gob.mx](http://www.conabio.gob.mx)
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal)** 2007. [www.conafor.gob.mx/portal/inventario.html](http://www.conafor.gob.mx/portal/inventario.html)
- Connell, J. H. y W. P. Sousa.** 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am. Nat.* 121: 789-824.
- Dirzo, R.** 1992. Diversidad Florística y Estado de Conservación de las Selvas Tropicales de México. En: Sarukhán y Dirzo (Eds.), *México ante los retos de la Biodiversidad*. 283-290. CONABIO. México.
- Dirzo, R.** 1994. *Diversidad de la Flora de México*. CEMEX y Agrupación Sierra Madre.
- Flores, G., J. Jiménez, X. Madrigal, F. Moncayo & F. Takaki.** 1971. *Memoria del mapa de tipos de vegetación de la república mexicana*. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México.
- Flores, O. L.** 1989. Haciendas de Querétaro en el siglo XIX principios de XX. Personajes y

- relaciones. En: *Historia de la cuestión agraria mexicana*. 313-442. CEHAM. Gobierno del estado de Querétaro y Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro, Mex.
- Flores, O. & P. Geréz. 1994. Biodiversidad y Conservación en México: vertebrados, Vegetación y Uso de suelo. CONABIO-UNAM, México.
- Flores, J. & R. Yeaton. 2000. La importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el altiplano mexicano. *Interciencia* 35(8):365-371.
- Fowler, J., L. Cohen & P. Jarvis. 1998. *Practical statistics for field biology*. John Wiley & Sons. U.S.A.
- Fox, B. J. 1987. Species assembly and the evolution of community structure. *Evol. Ecol.* 1: 201-213.
- Fox, B. J. & J. H. Brown. 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos*, 67:358-370.
- Fox, B. J. 1999. The genesis and development of guild assembly rules. En: E. Weither y P. Keddy (Eds.), *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*. 23-57. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Franco, A. C. & P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecol.* 77: 870-886.
- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Offset Larios, Mexico.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forest*. 146-194. Cambridge University Press. Cambridge.
- González-Iturbe, J., I. Olmsted & F. Tun-Dzul. 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroides* Lem.) plantation in northern Yucatan, México. *For. Ecol. Man.* 167: 67-82.
- Gotelli, N. J. & G. L. Entsminger. 2001. EcoSim. null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
- Gotelli, N. J. & D. J. McCabe. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. diamond's assembly rules model. *Ecology* 83(8):2091-2096.
- Grether, R. 1982. aspectos ecológicos de Mimosa biuncifera y Mimosa monancistra en el noreste del estado de Guanajuato. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 43:43-60.
- Grimm, V. & C. Wissell. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109: 323-334.
- Holdridge, L. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica
- Holmgren, M., M. Scheffer & M. A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*. 78: 1966-1975.
- Hovestadt, T., H. J Poethke & S. Messner. 2000. Variability in dispersal distances generates typical successional patterns: a simple simulation model. *Oikos* 90: 612-619.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1986. *Noménclator y anexo cartográfico del estado de Querétaro*. Secretaría de Programación y Presupuesto. México.
- Jongman, R. H. G, C. J. F. Ter Braak, & O. F. R. V an Tongeren. 2000. *Data analysis in*

- community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jurena, P. N. & S. Archer. 2003.** Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology* 84(4): 907-919.
- Lebrija-Trejos, E., F. Brongers, E. A. Pérez-García & J. A. Meave. (en prensa).** Sucesional change and resilience of a very dry tropical forest following shifting agriculture.
- Kovach, W. L. 1999.** *MVSP-A multivariate statistical Package for Windows, ver. 3.2*. Kovach Computing Services, Pentraeth, UK.
- Leopold, A. S. 1950.** Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507-518.
- Lerdau, M. J., J. Whitbeck & N. M. Holbrook. 1991.** Tropical deciduous forests: death of a biome. *Trends Ecol. Evol.* 6:201-202.
- Le Roux, I. G. 1996.** Patterns and rate of woody vegetation cluster development in a semi-arid savanna, Kwazulu-Natal, South Africa. Master of Science Thesis. Faculty of Science, University of Natal, South Africa. 126 p.
- Lockwood, J. L. & S. L. Pimm. 1999.** When does restoration succeed? En: Weiher, P. y P. Keddy (Eds.) *Ecological assembly rules. Perspectives, advances, retreats*. 363-392. University Cambridge Press. UK.
- Maass, J. M. 1995.** *Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture*. En: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina, (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. 399-422. Cambridge University Press, Cambridge.
- Magurran, A. E. 1988.** *Ecological diversity and its measurement*. Chapman and Hall, London.
- Masera, O. 1996.** *Deforestación y degradación forestal en México*. Documentos de trabajo. 19. GIRA A.C. Pátzcuaro, Mich. México.
- Masera, O., M. J. Ordóñez & R. Dirzo. 1997.** Carbon emissions from mexican forests: current situation and log-term scenarios. *Clim. Chan.* 35, 256-295.
- Miranda, F. & E. Hernández-X. 1963.** Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 23(8): 29-47.
- Montaña, C. 1990.** The colonization of bare areas in two phase mosaics of an arid ecosystem. *J. Ecol.* 80: 315-327.
- Murphy P. & A. Lugo. 1986.** Ecology of tropical dry forest. *An. Rev. Ecol. Syst.* 17:67-88.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde & S. Guevara. 2000.** Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: Consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica.* 32(3): 473-488.
- Pacala, S. W. & D. Tilman. 1994.** Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *Am. Nat.* 143: 222-257.
- Pereira, M. I., L. A. Andrade, E. V. S. B Sampaio & M. R. Barbosa. 2003.** Use-history on structure and flora of Caatinga. *Biotropica* 35(2): 154-165.
- Painter, M. & W. H. Durham. 1995.** *The social causes of environmental destruction in Latin America*. The University of Michigan Press, Ann Arbor. Michigan.
- Pimm, S. L. 1984.** The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
- Rico-Gray, V., J. G. García-Franco, A. Punch & P. Simá. 1998.** Composition and structure of a tropical dry forest in Yucatán, México. *J. Veg. Sci.* 14: 21-29.
- Rico-Gray, V. & J. G. García-Franco. 1992.** Vegetation and soil seed bank of successional

- stages in tropical lowland deciduous forest. *J. Veg. Sci.* 3: 617-624.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- Robson, D. S. 1972. Appendix: Statistical tests for significance. *J. Theo. Biol.* 34: 350-352.
- Romero-Duque, L. P., V. Jaramillo & A. Pérez-Jiménez. 2007. Structure and diversity of secondary dry forest in Mexico. *For. Ecol. Man.* 253:38-47.
- Rzedowski, J. 1965. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la Flora de México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 27: 52-65.
- Rzedowski, J. & R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions from the University of Michigan herbarium* IX (9): 1-123.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Rzedowski, J. & G. Calderón. 1987. El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace* 12.
- Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica mexicana. *Ac. Bot. Mex.* 14: 3-21.
- Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Ac. Bot. Mex.* 15: 47-64.
- Sagar, R., A. S. Raghunishi, & J. S. Singh. 2003. Tree composition, dispersión and diversity along a disturbance gradient in a tropical forest region of India. *For. Ecol. Man.* 186: 61-71.
- Sampaio, E. V., S. B. Salcedo, I.H. & Kauffman, J.B., 1993. Effects of different fire severities on coppicing of caatinga vegetation in Serra Talhada, PE. Brasil. *Biotropica*. 25, 452-460.
- SARH (Secretaría de agricultura y Recursos Hidráulicos). 1994. inventario Nacional Periódico. Memoria Nacional. Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre. SARH, México.
- Schluter, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* 65: 998-1005.
- Smith, A., J. Salgado & R. Robertson. 2001. Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatan peninsula, México. *Biotropica*. 33(1): 153-170.
- Steenberg, W. V. & C. H. Lowe. 1983. Ecology of saguaro: III. Growth and demography. National Parks Service Scientific Monograph Series No. 17, US Government Printing Office, Washington DC.
- 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. & R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in México. *Biol. Cons.* 94: 133-142.
- 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 & C. Vance. 2001. Deforestation in the southern Yucatán peninsular region: an integrative approach. *For. Ecol. Man.* 154: 353-370.
- Yeaton, R.I. & A. Romero-Manzanares. 1986. Organization of vegetation mosaics in the *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan Desert, México.

*J. Ecol.* 74: 211-217.

**Walker, B. H. & I. Noy-Meir. 1982.** Aspects of stability and resilience of savanna ecosystems. En: *Ecology of Tropical Savannas*. 577-590 Huntley, B. J. & B. H. Walker (eds.), Springer, Berlin.

**Walker, B. H. 1992.** Biodiversity and ecological redundancy. *Cons. Biol.* 6: 18-23.

**Walker S. & J. B. Wilson. 2002.** Test for nonequilibrium, instability, and stabilizing processes in semiarid plant communities. *Ecology* 83(3): 809-822.

**White, P. S. & S. T. A. Pickett. 1985.** Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. En: White, P. S. y S. T. A. Pickett. (Eds.), *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. 3-13. Academic Press, Orlando, Fla.

**Wilson, M. & A. Schmida. 1984.** Biological determinants of species diversity. *J. Biog.* 12:1-20.

**Wilson, J. B. 1994.** Who makes the assembly rules? *J. Veg. Sci.* 5: 275-278.

**Wilson, J. B., J. B. Steel, J.E. Newman & W. M. King. 2000.** Quantitative aspects of community structure examined in a semi-arid grassland. *J. Ecol.* 88: 749-756.

**Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza & G. Calderón de Rzedowski. 1992.** *La vegetación en el estado de Querétaro*. Consejo de Ciencia y Tecnología del estado de Querétaro e Instituto de Ecología A. C. México.

**Zar, J. H. 1999.** *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, USA.

**Cuadro 1.** Comparación del número de especies, índice de Shannon y uniformidad entre los sitios de muestro con diferente edad sucesional.

Sitio	Número de especies	Shannon ( <i>H</i> )	Uniformidad ( <i>J</i> )
10 años	21	2.69	0.885
20 años	16	1.62	0.587
40 años	27	2.91	0.884
60 años	26	2.90	0.891
'bosque maduro'	38	3.34	0.918

**Cuadro 2.** Diversidad beta entre los sitios de estudio. Las cifras por debajo de la diagonal corresponden a los valores beta parciales ( $\beta_i$  en %). Por arriba de la diagonal indican el total de especies y entre paréntesis se muestra el número de especies comunes.

Sitios	10 años	20 años	40 años	60 años	'bosque maduro'
10 años		37(14)	48(21)	47(19)	58(12)
20 años	75		43(15)	42(16)	54(8)
40 años	43	39		53(23)	65(16)
60 años	48	38	58		68(21)
'bosque maduro'	52	44	58	57	

**Cuadro 3.** Características estructurales de los sitios con diferente edad sucesional

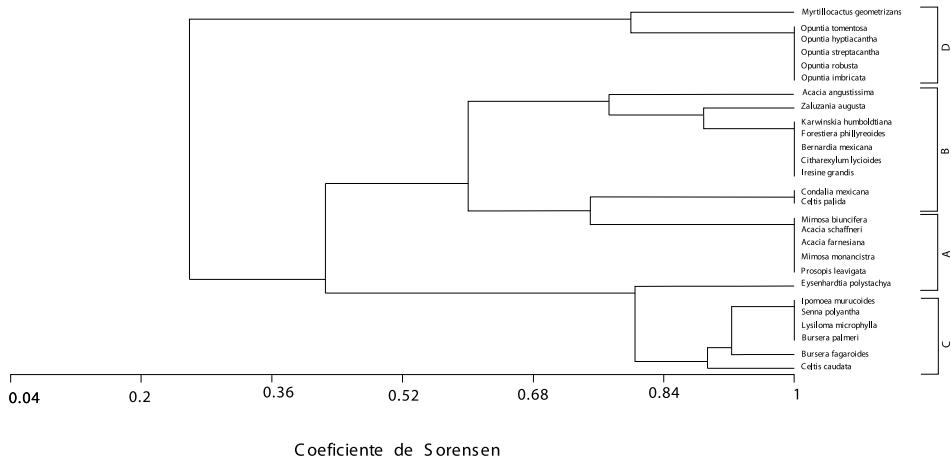
Sitios	Área basal (m <sup>2</sup> /0.1ha) <sup>a</sup>	Densidad (individuos/0.1ha) <sup>b</sup>	Cobertura (m <sup>2</sup> /0.1ha) <sup>c</sup>	Altura promedio ± e.e (m) <sup>d</sup>
10 años	1.72	332	536.1	1.50 ± 0.12
20 años	0.71	309	555.6	1.14 ± 0.06
40 años	6.14	419	1673.9	2.38 ± 0.23
60 años	3.85	384	1362	1.99 ± 0.14
'bosque maduro' <sup>1</sup>	10.63	515	5542	4.1 ± 0.39

- a Área basal media: 10 años = 0.08, 20 años = 0.04, 40 años = 0.22, 60 años = 0.14 y bosque maduro = 0.27; test suma de rangos Mann-Whitney ( $P < 0.0001$ ).
- b Densidad media: 10 años = 15.8, 20 años = 19.3, 40 años = 15.5, 60 años = 14.7 y bosque maduro = 13.5; test suma de rangos Mann-Whitney ( $P < 0.0001$ ).
- c Cobertura media: 10 años = 25.53, 20 años = 34.7, 40 años = 62.0, 60 años = 52.3 y bosque maduro = 145.8; test suma de rangos Mann-Whitney ( $P < 0.0001$ ).
- d Altura promedio: test suma de rangos Mann-Whitney ( $P < 0.0001$ ).
- 1 Representa el total de cada variable para individuos  $\geq 1$  cm D.A.P, considerando cuatro sitios con bosque maduro.

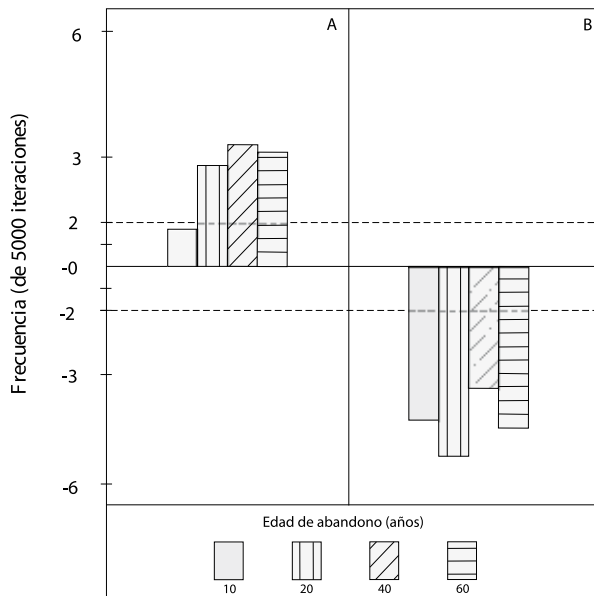




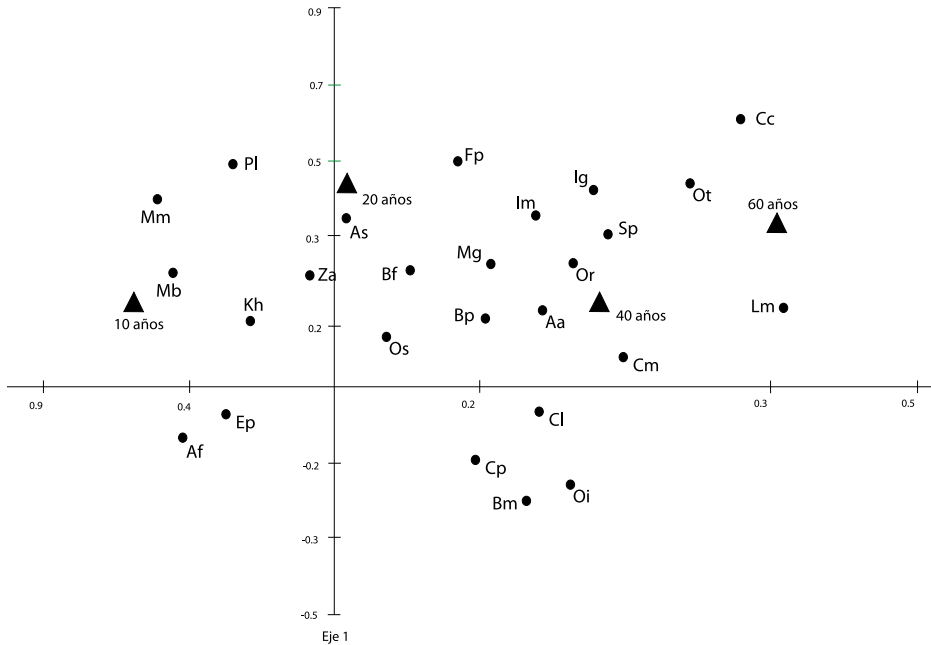
**Figura 1.** Localización del área de estudio.



**Figura 2.** Dendrograma de clasificación de los mosaicos de especies sucesionales del bosque seco del sur de Querétaro en grupos funcionales, señalados con letras mayúsculas..



**Figura 3.** Efecto estandarizado del tamaño medido en matrices de presencia/ausencia para los índices de: A) 'Estados favorecidos' y B) Varianza máxima (V-ratio) de la riqueza de especies en los mosaicos de vegetación del bosque seco sucesional en el sur del estado de Querétaro. Las líneas punteadas indican el límite superior e inferior de un tamaño estandarizado de  $\pm 2$ , aproximadamente el 5% en el nivel de significancia.



Sitios (▲), especies (●).

Claves de las especies: *As* = *Acacia schafnerii*, *Af* = *A. farnesiana*, *Bm* = *Bernardia mexicana*; *Bf* = *Bursera fagaroides*, *Bp* = *B. palmeri*, *Cc* = *Celtis caudata*, *Cl* = *Citharexylum lycioides*, *Ep* = *Eysenhardtia polystachia*, *Fp* = *Foresiera phillyreoides*, *Im* = *I. murocooides*, *Kh* = *Karwinskia humboldtiana*, *Lm* = *Lysiloma microphylla*, *Mb* = *M. biuncifera*, *Mm* = *Mimosa monancistra*, *Mg* = *Myrtillocactus geometrizans*, *Os* = *Opuntia streptacantha*, *Oh* = *O. hyptiacantha*, *Oi* = *O. imbricata*, *Ot* = *O. tomentosa*, *Or* = *O. robusta*, *Pl* = *Prosopis leavigata*, *Sp* = *Senna polyantha*, *Za* = *Zaluzania augusta*.

**Figura 4.** Diagrama de ordenación mediante análisis de correspondencia sin tendencia (ACT) de las comunidades de bosque seco sucesional del sur del estado de Querétaro.