

**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
Centro Interdisciplinario de Investigación para  
el Desarrollo Integral Regional Unidad-Oaxaca

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de  
Recursos Naturales

**Diversidad y rasgos funcionales de orquídeas terrestres en diferentes  
comunidades vegetales de la Reserva de la Biosfera El Cielo,  
Tamaulipas**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**Biol. Samantha Guadalupe Baltazar Leal**

Director: Dr. Aniceto Rodolfo Solano Gómez

**Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**

**Julio de 2017**



# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

## ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 13:00 horas del día 26 del mes de mayo del 2017 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:

Diversidad y rasgos funcionales de orquídeas terrestres en diferentes comunidades vegetales de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas.

Presentada por el alumno:

Baltazar  
Apellido paterno  
Nombre(s) Samantha Guadalupe

Leal  
Apellido materno

Con registro: 

A	1	5	0	0	3	3
---	---	---	---	---	---	---


aspirante de:

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales


Después de intercambiar opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

### LA COMISIÓN REVISORA


Director(a) de tesis

  
Dr. Aniceto Rodolfo Solano Gómez

  
Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

  
Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro

  
Dr. John Newhall Williams

  
Dr. Marko Aurelio Gómez Hernández

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

  
Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACIÓN Y  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
C.I.I.D.I.R.  
UNIDAD OAXACA  
IPN.



*INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL*  
*SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO*

*CARTA CESIÓN DE DERECHOS*

En la Ciudad de México, D.F. el día 26 del mes de mayo del año 2017, el (la) que suscribe BALTAZAR LEAL SAMANTHA GUADALUPE alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES, con número de registro A150033, adscrito(a) al **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca**, manifiesto(a) que es el (la) autor(a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del (de la, de los) **Dr. Aniceto Rodolfo Solano Gómez** y cede los derechos del trabajo titulado **Diversidad y rasgos funcionales de orquídeas terrestres en diferentes comunidades vegetales de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del (de la) autor(a) y/o director(es) del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a las siguientes direcciones [posgradoox@hotmail.com](mailto:posgradoox@hotmail.com) ó [samantha.baltazar@live.com.mx](mailto:samantha.baltazar@live.com.mx). Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BALTAZAR LEAL SAMANTHA GUADALUPE  
Nombre y firma del alumno(a)

# **DEDICATORIA**

A mi familia y a mis mejores amigos.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Rodolfo Solano Gómez del CIIDIR-Unidad Oaxaca por aceptar dirigir mi tesis, sobre todo por su paciencia y confianza, gracias.

Al Dr. Marko Aurelio Gómez Hernández del CIIDIR-Unidad Oaxaca por aceptar asesorar mi tesis y proporcionarme herramientas para mi trabajo de campo, gracias.

A la Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro del CIIDIR-Unidad Oaxaca por aceptar asesorar mi tesis, gracias.

Al Dr. John Newhall Williams del CIIDIR-Unidad Oaxaca por aceptar asesorar mi tesis, gracias.

Al Dr. Rafael Felipe Del Castillo Sánchez del CIIDIR-Unidad Oaxaca por aceptar asesorar mi tesis, gracias.

Al Dr. José Antonio Santos Moreno por aceptar revisar mi tesis y apoyarme en los análisis multivariados, gracias.

Al Biol. Raúl Rivera García por apoyarme en el manejo de Sistemas de Información Geográfica, gracias.

Al Instituto Politécnico Nacional por el apoyo brindado, a los docentes y administrativos, muchas gracias.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por proporcionarme una beca que permitió el curso de la maestría y la realización del proyecto.

Al Dr. Jesús García Jiménez del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria por aceptar ser mi tutor académico en mi estancia en Tamaulipas, donde realice el trabajo de campo.

A la M. C. María Concepción Herrera Monsivais del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria por proporcionarme el material necesario para la identificación taxonómica y herborización del material botánico.

A los Profesores encargados del laboratorio de microbiología en el Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria por permitirme usar sus instalaciones para el procesamiento de las muestras foliares.

Al Dr. Crystian Venegas Barrera del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria por su apoyo en la parte de los análisis estadísticos.

Al Biol. Rolando Machorro del herbario AMO que contribuyó en la revisión de material botánico y a aclarar las dudas taxonómicas.

A todos los habitantes de la reserva de la biosfera “El Cielo”, principalmente en los ejidos San José, La gloria, Joya de Manantiales y El Tigre por su cálida hospitalidad y permitirme explorar sus bosques, así mismo por su apoyo en los recorridos por los diferentes lugares.

## RESUMEN

La diversidad taxonómica ha sido utilizada como la medida universal de la diversidad en comunidades. Sin embargo, existen otras medidas para estimar la diversidad, como sería a través de los rasgos funcionales. Conocer aspectos funcionales dentro de una comunidad permite entender mecanismos relacionados con su composición y estructura, que involucran las respuestas emitidas por las especies ante las condiciones ambientales. En este estudio se evaluó la diversidad taxonómica y funcional de orquídeas terrestres en comunidades de bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque de pino-encino (BPE) y bosque tropical subcaducifolio (BTSC) de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas. Las preguntas que dirigen el estudio son ¿Qué tipo de vegetación contiene mayor diversidad de orquídeas terrestres y como recambia entre ambientes diferentes?, ¿Qué ambientes poseen mayor diversidad funcional de orquídeas terrestres?, ¿La diversidad funcional es mayor en lugares con mayor diversidad taxonómica?, ¿Cuántos grupos funcionales se forman entre las orquídeas terrestres? y ¿Qué factores ambientales y en que medida se relacionan con su diversidad taxonómica y sus rasgos funcionales? Para responder, se registró la riqueza específica, la abundancia y seis rasgos funcionales (área foliar, área foliar específica, área foliar total, contenido foliar de materia seca, número de hojas y longevidad foliar) en orquídeas terrestres de la reserva. Se calculó la diversidad verdadera, la entropía cuadrática de Rao y otras métricas de la diversidad funcional. Mensualmente se registraron algunas variables ambientales que se correlacionaron con la diversidad verdadera y los rasgos funcionales mediante el coeficiente de Pearson y un análisis de componentes principales. El BPE y el BMM poseen la mayor diversidad verdadera (7.42 y 7.12, respectivamente) y un alto recambio de especies con el BTSC. La mayor diversidad funcional se observó en el BMM y el BTSC (Rao= 2.41 y 2.33, respectivamente) y se formaron tres grupos funcionales. La diversidad taxonómica y los rasgos se asociaron positivamente con la humedad y negativamente con la temperatura. Analizar la diversidad funcional es necesario porque arroja información diferente de la taxonómica, pero adquiere importancia porque simplifica la riqueza específica, la abundancia y la diferenciación de estrategias adaptativas entre las especies en un solo valor funcional.

**Palabras clave:** diversidad funcional, diversidad verdadera, comunidades vegetales, florística, recambio de especies.

## ABSTRACT

Taxonomic diversity has been used as the universal measure of diversity in communities. However, there are other measures to estimate diversity, such as through functional traits. Knowledge functional aspects within a community allows understanding mechanisms related to its composition and structure, which involve the responses projected by the species to the environmental conditions. This study evaluated the taxonomic and functional diversity of terrestrial orchids in communities of cloud forest (BMM), pine-oak forest (BPE) and tropical sub-deciduous forest (BTSC) of the El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas. The questions that carried out the study are: Which type of vegetation contains the greatest diversity of terrestrial orchids and how does it change between different environments? Which environments have the greatest functional diversity of terrestrial orchids? Is the functional diversity greater in places with greater taxonomic diversity How many functional groups form among terrestrial orchids? And What environmental factors and to what level are related to its taxonomic diversity and its functional features? To answer the questions, specific richness, abundance and six functional traits (leaf area, specific leaf area, total leaf area, leaf content of dry matter, number of leaves and leaf longevity) were recorded in terrestrial orchids of the reserve. The true diversity (DV), Rao's quadratic entropy, and other metrics of functional diversity were calculated. Some environmental variables that correlated with the DV and functional traits were recorded monthly using the Pearson coefficient and a principal component analysis. The BPE and BMM have the highest true diversity (7.42 and 7.12, respectively) and a high species turnover with the BTSC. The greatest functional diversity was observed in BMM and BTSC (Rao = 2.41 and 2.33, respectively) and three functional groups were formed. Taxonomic diversity and traits were positively associated with moisture and negatively with temperature. Analyzing the functional diversity is necessary because it reveals information that differs from the taxonomic one, but it acquires importance because it simplifies the richness of species, the abundance of the species and the differentiation of adaptive strategies among the species, in a functional value linked to ecosystem functions.

**Keywords:** functional diversity, true diversity, plant communities, floristics, species turnover.

## ABREVIACIONES

ABUN	Abundancia
ACP	Análisis de componentes principales
AF	Area foliar
AFE	Area foliar especifica
AFT	Area foliar total
ANOVA	Análisis de varianza
BMM	Bosque mesófilo de montana
BPE	Bosque de pino-encino
BTSC	Bosque tropical subcaducifolios
CFMS	Contenido foliar de materia seca
DAP	Diámetro a la altura del pecho
DARB	Densidad arbórea
DD	Densidad del dosel
DPFC	Diversidad promedio funcional más cercana
DPFP	Diversidad promedio funcional por pares
DV	Diversidad verdadera
ETRA	Evapotranspiración real anual
ETRAH	Evapotranspiración real del mes más húmedo
ETRAS	Evapotranspiración real del mes más seco
FD <sub>Q</sub>	Entropía cuadrática de Rao
HMAX	Humedad relativa máxima
HMIN	Humedad relativa mínima
HREL	Humedad relativa
LoF	Longevidad foliar
NoH	Numero de hojas
PPC	Peso promedio de la comunidad
RBC	Reserva de la biosfera de El Cielo
RSPP	Riqueza de especies
TEMP	Temperatura media anual
TMAX	Temperatura máxima
TMIN	Temperatura mínima
TSUE	Temperatura del suelo
UPGMA	Unweighted Pair Group Method using Arithmetic averages



# INDICE GENERAL

	Página
I. INTRODUCCIÓN.....	15
II. OBJETIVOS.....	18
III. MARCO TEÓRICO.....	19
3.1. Diversidad y composición de las comunidades.....	19
3.2. Diversidad funcional en comunidades vegetales.....	19
3.3. Influencia ambiental sobre la diversidad en comunidades.....	21
IV. ANTECEDENTES.....	23
4.1. Diversidad en comunidades vegetales.....	23
4.2. Diversidad funcional en comunidades vegetales.....	23
4.3. Influencia del ambiente en la diversidad.....	25
4.4. Estudios de comunidades y orquídeas en la Reserva El Cielo.....	25
V. MATERIALES Y METODOS.....	27
5.1. Área de estudio.....	27
5.2. Sitios de muestreo.....	29
5.3. Colecta de material botánico.....	30
5.4. Registro de variables ambientales.....	32
5.5. ANÁLISIS DE DATOS.....	33
5.5.1. Diversidad taxonómica.....	33
5.5.2. Diversidad funcional.....	34
5.5.3. Relaciones de las variables ambientales con la diversidad taxonómica y funcional.....	35
VI. RESULTADOS.....	37
6.1. Diversidad taxonómica.....	37
6.1.1. Riqueza específica y abundancia de especies.....	37
6.1.2. Esfuerzo de muestreo y curvas de acumulación de especies.....	37
6.2. Diversidad verdadera.....	40
6.3. Recambio de especies.....	40
6.4. Diversidad funcional.....	40
6.4.1. Grupos funcionales de orquídeas terrestres.....	40
6.4.2. Entropía cuadrática de Rao.....	43
6.4.3. Métricas funcionales.....	44
6.4.4. Correlaciones entre rasgos funcionales.....	47
6.5. Influencia ambiental.....	48
6.5.1. Relación entre variables ambientales y la diversidad.....	48

VII.	DISCUSIÓN.....	53
	7.1.Diversidad taxonómica.....	53
	7.2.Diversidad funcional.....	53
	7.3.Relación de las variables ambientales con la diversidad taxonómica y funcional de las orquídeas terrestres.....	61
	7.4.Posibles mecanismos de ensamble en comunidades de orquídeas terrestres...62	
VIII.	CONCLUSIONES.....	64
IX.	RECOMENDACIONES.....	65
X.	BIBLIOGRAFIA.....	66

## INDICE DE TABLAS

Tabla		Página
1	Valores de la abundancia por especie y por comunidad. BPE: bosque de pino-encino; BMM: bosque mesófilo de montaña; BTSC: bosque tropical subcaducifolio.....	39
2	Valores de similitud de orquídeas terrestres entre el bosque mesófilo de montaña (BMM), el bosque de pino-encino (BPE) y el bosque tropical subcaducifolio (BTSC).....	40
3	Especies de orquídeas terrestres incluidas en los grupos funcionales y corroborados con el análisis de K medias, así como las características que permiten reconocerlos. VEG= tipo de vegetación, BTSC= bosque tropical subcaducifolio, BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino.....	42
4	Resultados del ANOVA entre los rasgos funcionales registrados entre las orquídeas terrestres. AF= área foliar, AFT= área foliar total, AFE= área foliar específica, CFMS= contenido foliar de materia seca, NoH= número de hojas, LoF= longevidad foliar, SS= grupos, F= prueba de Fisher, $P < 0.05$ .....	43
5	Valores de diversidad taxonómica y funcional de las orquídeas terrestres. BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino, BTSC= bosque tropical subcaducifolio, RSPP= riqueza específica, DV= diversidad verdadera, $FD_Q$ = entropía cuadrática de Rao, DPFP= distancia promedio funcional entre pares y DPFC= distancia promedio funcional más cercana.....	45
6	Peso promedio de cada comunidad ponderado por la abundancia de cada especie, para cada rasgo de orquídeas terrestres. PPC= peso promedio de la comunidad, C= comunidad, AF= área foliar, AFT= área foliar total, AFE= área foliar específica, CFMS= contenido foliar de materia seca, NoH= número de hojas, LoF= longevidad foliar.....	45
7	Correlaciones pareadas mediante el coeficiente de Pearson, entre los rasgos funcionales de las especies de orquídeas terrestres de los sitios de estudio. AF= área foliar, AFT= área foliar total, CFMS= contenido foliar de materia seca y NoH= número de hojas.....	48
8	Correlación mediante el coeficiente de Pearson entre variables ambientales y valores de diversidad que resultaron significativos. VD= variables de diversidad, VA= variables ambientales, RSPP= riqueza específica, ABUN= abundancia, DV= diversidad verdadera, TMAX=temperatura máxima, HMAX= humedad relativa máxima, ETRA= evapotranspiración real anual, ETRAH= evapotranspiración real del mes más húmedo, HREL= humedad relativa, DD= densidad del dosel. Las iniciales en mayúsculas corresponden a la temporada lluviosa y en minúscula representan los de la temporada seca.....	49

- 9      Correlación mediante el coeficiente de Pearson, entre dos rasgos funcionales (AFT y LoF) con Las variables ambientales. RF=rasgos funcionales, VA= variables ambientales, AFT= área foliar total, LoF= longitud foliar, DD= densidad del dosel, DAP= diámetro a la altura del pecho, TMAX= temperatura máxima. Las variables ambientales con letra mayúscula corresponden a la temporada lluviosa, en letra minúscula a la temporada seca.....
- 51

## INDICE DE FIGURAS

Figura		Página
1	Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México.....	27
2	Esquema que muestra la distribución de las subparcelas en cada transecto...	29
3	Curva de acumulación de especies de orquídeas terrestres para el BMM de acuerdo a las predicciones del modelo de Clench. La línea más oscura representa la riqueza observada.....	37
4	Curva de acumulación de especies de orquídeas terrestres para el BPE de acuerdo a las predicciones del modelo de Clench. La línea más oscura representa la riqueza observada.....	38
5	Curva de acumulación de especies de orquídeas terrestres para el BTSC de acuerdo a las predicciones del modelo de Clench. La línea más oscura representa la riqueza observada.....	38
6	Dendrograma construido con el método UPGMA que muestra los grupos (1-3) en que se dividen las orquídeas terrestres de tres tipos de vegetación (bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino y bosque tropical subcaducifolio) de acuerdo a sus rasgos funcionales. Las letras en paréntesis representan las subtribus de la familia Orchidaceae a las que pertenecen las especies: Cy= Cyrtopodiinae, Bl= Bletiinae, Sp= Spiranthinae, Cr= Cranichidinae, Ma= Malaxidinae, Tr= Triphorinae, Ca= Calypsoinae, Or= Orchidinae.....	41
7	Comparación grafica entre las diversidades obtenidas, en el eje de las abscisas están representadas las comunidades de estudio. DF= diversidad funcional, DV= diversidad verdadera, BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino, BTSC= bosque tropical subcaducifolio.....	44
8	Comparación grafica entre el valor real del área foliar total (AFT) de cada comunidad de estudio, los valores se obtuvieron a través el peso promedio de la comunidad (PPC). BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino y BTSC= bosque tropical subcaducifolio.....	46
9	Comparación grafica entre el valor real del area foliar especifica (AFE) de cada comunidad de estudio, los valores se obtuvieron a través el peso promedio de la comunidad (PPC). BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino y BTSC= bosque tropical subcaducifolio.....	46
10	Figura 10. Comparación grafica entre el valor real del area foliar especifica (AFE) de cada comunidad de estudio, los valores se obtuvieron a través el peso promedio de la comunidad (PPC). BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino y BTSC= bosque tropical subcaducifolio.....	47
11	Representación del primer y segundo componente principal de las variables ambientales con la riqueza específica y la abundancia. RSPP=	

	riqueza específica, ABUN= abundancia, DV= diversidad verdadera, DD= densidad del dosel, DAP= diámetro a la altura del pecho, DARB= densidad arbórea, TMAX=temperatura máxima, TSUE= temperatura del suelo, HREL= humedad relativa, HMAX= humedad relativa máxima ETRA= evapotranspiración real anual, ETRAH= evapotranspiración real del mes más húmedo (Las variables ambientales con letra mayúscula corresponden a la temporada lluviosa, en letra minúscula a la temporada seca).....	50
12	Representación del primer y segundo componente principal de las variables ambientales con los rasgos funcionales. AF= área foliar, AFT= área foliar total, AFE= área foliar específica, CFMS= contenido foliar de materia seca, NoH=número de hojas, LoF= longevidad foliar, DD= densidad del dosel, DAP= diámetro a la altura del pecho, DARB= densidad arbórea, TMAX=temperatura máxima, TSUE= temperatura del suelo, HREL= humedad relativa, HMAX= humedad relativa máxima ETRA= evapotranspiración real anual, ETRAH= evapotranspiración real del mes más húmedo (Las variables ambientales con letra mayúscula corresponden a la temporada lluviosa, en letra minúscula a la temporada seca).....	52

## INTRODUCCIÓN

Teniendo en cuenta las altas tasas de deforestación, la degradación de hábitat, la pérdida de biodiversidad y la transformación negativa de los ecosistemas que se vive actualmente, es importante conocer cómo se estructura la diversidad de grupos vegetales representativos de los bosques y los factores responsables de la agregación de sus especies en comunidades, a través del análisis de la diversidad taxonómica y componentes de la diversidad funcional (Pla *et al.*, 2012; Salgado-Negret *et al.*, 2015).

La diversidad taxonómica es utilizada para caracterizar las comunidades vegetales. La riqueza de especies y la abundancia son los principales parámetros para evaluar la diversidad de una comunidad y se miden mediante índices. El índice de diversidad verdadera es el más recomendado en los últimos años porque proporciona una interpretación unificada e intuitiva de la diversidad mediante el uso de número efectivos (Moreno *et al.*, 2011).

La diversidad funcional es otro de los componentes de la diversidad biológica y se define como el grado de diferenciación de rasgos funcionales entre y dentro de las especies (Mason y de Bello, 2013). Un rasgo funcional se define como cualquier característica medible a nivel individual relacionado con las estrategias de crecimiento, reproducción y supervivencia de las especies (Violle *et al.*, 2007; Cornwell y Ackerly, 2009).

Los rasgos funcionales se analizan a través de índices o para formar grupos funcionales mediante técnicas de agrupamiento. Son considerados como componentes de la diversidad, estructura y funcionamiento de las comunidades, ligados a los servicios ecosistémicos (Salgado-Negret *et al.*, 2015; Morandeira y Kandus, 2017a).

Entre los rasgos funcionales reconocidos en plantas se incluyen el área foliar (AF), área foliar total (AFT), área foliar específica (AFE), contenido foliar de materia seca (CFMS), número de hojas (NoH), longevidad foliar (LoF) y abundancia de especies (ABUN). Estos rasgos se miden en estudios de diversidad funcional de comunidades porque son sensibles a la variación climática y la disponibilidad de recursos en el ambiente (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

La combinación de factores del medio físico y la interacción entre especies vegetales crean asociaciones como las comunidades. Las especies que conforman una comunidad están afectadas por las condiciones ambientales, que a su vez afectan la distribución (diferenciación) de estrategias adaptativas que emplean las especies y que se basan en sus rasgos funcionales (Chacón-Labela *et al.*, 2016; Escudero y Valladares, 2016).

En las comunidades vegetales algunos grupos taxonómicos están bien representados, tanto en riqueza como en la abundancia de las especies y su diversidad no solo es taxonómica, también puede darse en términos funcionales, tal es el caso de las orquídeas (Whigham y Willems, 2003). Se sabe que las orquídeas son plantas con estrategias adaptativas muy diversas, siendo un componente importante de la vegetación, especialmente en regiones tropicales (Ceja Romero *et al.*, 2008).

Aproximadamente el 30% de las orquídeas son terrestres. Plantas geófitas de ciclos anuales o bianuales que entran en estado de latencia al concluir su etapa reproductiva, o si las condiciones del medio son desfavorables (Whigham y Willems, 2003; Swarts y Dixon, 2009a). Se distribuyen en diferentes tipos de vegetación, en México son más comunes en los bosques de clima templado en regiones montañosas de la parte norte del país (Hágsater *et al.*, 2005).

Los estudios ecológicos sobre orquídeas terrestres en el norte del México son escasos. Se conocen más trabajos en regiones del centro del país, en donde las incluyen en estudios enfocados en la conservación (Sosa y Platas, 1998; Ortega-Larrocea y Rangel-Villafranco, 2007; Salazar, 2009)

Tamaulipas es un estado del noreste de México ubicado en la región de convergencia de la zona Neártica y Neotropical, propiciando una heterogeneidad ambiental y la interacción de biotas de origen diferente, lo cual favorece una alta biodiversidad. En la parte neotropical de Tamaulipas se encuentra la Reserva de la Biosfera de El Cielo, cuyos boques albergan una alta riqueza biológica, la cual no ha sido bien estudiada en términos ecológico-funcionales y con las orquídeas terrestres como parámetro (Sánchez-Ramos *et al.*, 2005).



Los trabajos disponibles de la reserva que incluye a la familia de las orquídeas se han enfocado a aspectos de composición florística, taxonómica y en menor medida a ecología de comunidades (Dressler, 1961; Alanís, 2004; Lacaille, 2005; García, 2012; García *et al.*, 2014).

Considerando lo anterior, en el estudio se analizó la diversidad taxonómica y funcional de orquídeas terrestres que crecen en diferentes tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas. Para ello se plantearon las siguientes preguntas: ¿Qué tipo de vegetación contiene mayor diversidad de orquídeas terrestres y como recambia entre ambientes diferentes?, ¿Qué ambientes poseen mayor diversidad funcional de orquídeas terrestres?, ¿La diversidad funcional es mayor en lugares con mayor diversidad taxonómica?, ¿Cuántos grupos funcionales se forman entre las orquídeas terrestres? y ¿Qué factores ambientales y en que medida se relacionan con su diversidad taxonómica y sus rasgos funcionales?

El estudio es importante por realizarse en una área natural protegida y por ser de los primeros que miden la diversidad funcional de una comunidad a través de rasgos de orquídeas terrestres. Los resultados se pueden comparar con comunidades que han sido impactadas antropológicamente, y con ello evaluar cambios en la estructura de poblaciones de orquídeas terrestres. Esto es útil en el reconocimiento de patrones funcionales de interés para la conservación.

## **OBJETIVOS**

### General:

Analizar los patrones de diversidad taxonómica y funcional de orquídeas terrestres en diferentes tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas.

### Particulares:

1. Evaluar los patrones de diversidad específica y recambio de orquídeas terrestres en comunidades de bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña y bosque tropical subcaducifolio.
2. Analizar patrones de diversidad funcional e identificar grupos funcionales entre las orquídeas terrestres presentes en los sitios de estudio a partir de sus rasgos funcionales.
3. Determinar las posibles relaciones entre algunas variables ambientales con la diversidad taxonómica y los rasgos funcionales de las orquídeas terrestres en diferentes comunidades vegetales.

## MARCO TEÓRICO

### **Diversidad y composición de las comunidades**

La diversidad de formas de vida que existen y las asociaciones que integran los diferentes grupos de organismos, están sujetos a presiones del medio físico que ocurren a través del tiempo, por lo tanto, interactúan y forman parte de procesos ecológicos y evolutivos. Este concepto se refiere a la biodiversidad y su estudio representa importantes implicaciones para la planeación estratégica del uso y conservación de los recursos biológicos (Magurran, 2010; Sonco, 2013).

La biodiversidad ha sido estudiada con diferentes enfoques y escalas desde hace cinco décadas. En ecología de comunidades se emplea como una medida en la búsqueda y comprensión de patrones y procesos que la integran y ocasionan sus cambios (Vellend, 2010). Se puede medir y observar a partir de distintos parámetros, los principales son la riqueza y la abundancia de especies que forman parte de una comunidad (Halfpeter *et al.*, 2005; Moreno *et al.*, 2011).

Cada comunidad representa una asociación de especies que varía entre ambientes. Sin embargo, los mecanismos que actúan en el ensamblaje no han sido completamente entendidos. Por ello, los estudios sobre diversidad biológica han considerado el recambio de especies entre comunidades, teniendo como objetivo describir los patrones resultantes y explorar variables relacionadas con el proceso de agregación y las diferencias que existen entre ellas (Koleff y Soberón *et al.*, 2008).

### **Diversidad funcional en comunidades vegetales**

El concepto de diversidad funcional relaciona la diversidad de especies con los procesos del ecosistema a través de patrones del uso de recursos (Mouchet *et al.*, 2010; Pla *et al.*, 2012; Mason *et al.*, 2013; Morandeira y Kandus. 2017b). Dentro del enfoque funcional, se han establecido principios que permiten asociar características adaptativas de las especies con la dinámica de las comunidades y los procesos ecosistémicos (Odum, 1969; Grime, 1974, 1977, 1998).

Grime (1974) fue pionero en proponer un esquema de clasificación funcional para plantas basado en estrategias competitivas, tolerancia al estrés y su hábito ruderal, sentando así las bases para analizar el componente funcional de las comunidades.

En ecología de comunidades, la diversidad funcional es considerada como una de sus propiedades y es un parámetro importante para analizar los patrones de diversidad. Puede ser analizada desde dos enfoques particulares: rasgos funcionales o grupos funcionales (Violle *et al.*, 2007).

El valor funcional de una comunidad se puede obtener mediante la aplicación de índices a los rasgos funcionales de las especies que la conforman (Mason *et al.*, 2003; Mason *et al.*, 2005), o a través de la formación de grupos funcionales con técnicas de agrupamiento basándose en la similitud de rasgos funcionales medidos en las especies, o bien, de acuerdo al conocimiento que se tiene de sus características adaptativas o funcionales (Kooyman y Rossetto, 2008; Bing-Hua Liao y Xiao-Hui, 2010).

Los grupos funcionales tienen como base conceptual la relación entre rasgos. Un grupo funcional se define como el conjunto de especies que son similares en sus atributos, en su respuesta al disturbio, o que desempeñan un papel ecológico semejante. Pueden ser definidos *a priori* usando categorías para rasgos clave o generados de diversos rasgos usando técnicas de agrupamiento (*cluster*) Pla *et al.*, 2012).

Dentro de los grupos funcionales puede haber subgrupos segregados a partir de rasgos funcionales más específicos, involucrados en la explicación de procesos complejos definidos en altos niveles de organización. Por ejemplo, los organismos micoheterótrofos, que se encuentran dentro de los consumidores secundarios y estos a su vez, dentro de un grupo más grande: los heterótrofos, conforman un grupo funcional específico (Martínez, 2008; Kooyman y Rossetto, 2008).

Teniendo en cuenta lo anterior, es interesante utilizar a las orquídeas terrestres como parámetro en estudios de diversidad funcional, ya que, aunque todas son geófitas (herbáceas perennes) presentan diferencias en sus historias de vida o en su tiempo de emergencia. La

acumulación de recursos que les ayuda a florecer o rebrotar varía entre las etapas fenológicas de las especies, por ejemplo, las especies que florecen en la temporada lluviosa, pueden tener diferencias en el uso de recursos si desarrollan sus flores al inicio de la temporada de aquellas especies que las desarrollan al final (Whigham y Willems, 2003).

La implementación de grupos funcionales es un enfoque favorable en los estudios de diversidad, ya que reconocer el componente funcional como una propiedad en las comunidades permite dirigir estudios que analizan el valor que tienen la diversidad funcional en la estructura y dinámica de las comunidades, por ejemplo, en la relación que existe entre la diversidad funcional y la riqueza específica (Hooper y Vitousek, 1997; Mason *et al.*, 2003; Botta-Dukát, 2005; Martínez, 2008).

En ocasiones, la riqueza de especies puede ser mayor a la riqueza funcional en caso de que exista una fuerte superposición de nichos. Sin embargo, mientras mayor sea el traslape en el uso de recursos o más fuerte sea la competencia entre especies, existirá “redundancia funcional” (especies que son funcionalmente más semejantes que otras, sin importar su linaje evolutivo y su distribución biogeográfica) con otras especies (Salgado-Negret *et al.*, 2015; Morandeira y Kandus. 2017b).

El enfoque funcional ofrece teóricamente la oportunidad de tomar decisiones adecuadas en las acciones y operaciones administrativas necesarias para la conservación de la biodiversidad, ya que toma en cuenta componentes relacionados con la contribución de distintos grupos de organismos en el funcionamiento de los ecosistemas. Por lo tanto, la combinación de estudios sobre diversidad taxonómica y diversidad funcional es una herramienta relevante que está siendo empleada en la conservación.

### **Influencia ambiental sobre la diversidad en comunidades**

La variación ambiental (factores climáticos, edafológicos, geológicos, entre otros) puede promover la agregación de las comunidades (Cottenie, 2005; López-Mata *et al.*, 2011; Ruacho-González *et al.*, 2013; Salazar *et al.*, 2013). Sin embargo, existen otras razones como los procesos de competencia, limitaciones a la dispersión y los rasgos funcionales de las

especies que obedecen a procesos más complejos, como la selección natural (Kraft, 2014; Horn, 2015).

De manera intrínseca las especies se adaptan a las condiciones de su ambiente y emiten una respuesta que también las asocia, por lo tanto, la interacción ambiental crea condiciones que en el caso de las plantas hace que éstas se diferencien en comunidades vegetales Cordova y del Castillo, 2001).

La integración de especies dentro de una comunidad se lleva a cabo cuando se conforma un *pool* de rasgos adaptativos que son emitidos como respuesta de las especies al ambiente. El hábitat actúa como filtro al permitir el establecimiento de genotipos adecuados para sobrevivir y reproducirse, y debido a que la comunidad es dinámica y cambia a través del tiempo; las especies que no posean la combinación adecuada de rasgos adaptativos serán eliminadas y serán sustituidas por otras especies que cuenten con los rasgos necesarios (Keddy,1992).

Se sabe que los rasgos funcionales y las variables del ambiente conforman el conjunto de factores responsables de la integración de las especies en una comunidad (Fargione, 2004; Cornwell, 2009), sin embargo, es importante seguir estudiando: cuál es la influencia más fuerte, qué conjunto de variables promueve la mayor diversidad y cómo es reflejada dicha diversidad.

Dados los problemas ambientales de pérdida de biodiversidad y la necesidad de conservar la que permanece, es necesario precisar modelos para comunidades que ayuden a interpretar cambios en su estructura y composición para su uso en las estrategias de conservación biológica.

## ANTECEDENTES

### **Diversidad en comunidades vegetales**

Los patrones observados señalan que la mayor diversidad se ubica en bosques húmedos con cambios estacionales no tan marcados. Este tipo de bosques se ubican principalmente en pisos altitudinales intermedios, como el bosque mesófilo de montaña (Halfpter *et al.*, 2005; Barradas, 2008; Victoria, 2009; Henao-Díaz *et al.*, 2012).

Se considera que en las altitudes medias se presenta una distribución más uniforme de los individuos por especie (Mejía y Pino, 2010; Allesh *et al.*, 2011), así como una mayor disponibilidad y repartición de recursos (Gual-Díaz y González-Medrano, 2014).

Por otro lado, se ha visto que la diferencia en la diversidad de especies entre dos comunidades es más pronunciada si las condiciones ambientales varían significativamente entre sí, lo que ocurre normalmente entre sitios más alejados geográficamente o altitudinalmente (Victoria, 2009; Linares-Palomino *et al.*, 2009; Morandeira y Kandus, 2017a).

Estudios sobre comunidades de orquídeas presentan patrones similares a los observados en otros grupos biológicos. La mayor diversidad se presenta en el bosque mesófilo de montaña y el recambio es mayor entre tipos de vegetación cuyas características ambientales son contrastantes y determinan cambios en la estructura y composición (Martínez, 2007; Morales, 2009; Viccon, 2009; Zambrano, 2015).

### **Diversidad funcional en comunidades vegetales**

Actualmente se sabe que muchas especies son equivalentes funcionalmente (redundantes) y por ello pueden coexistir (Spasojevic y Suding, 2012). Un ejemplo claro de la redundancia se observa entre las especies que conforman un mismo grupo funcional (Chacon-Labela *et al.*, 2016; Gould *et al.*, 2016).

Originalmente, la definición de grupos funcionales fue hecha para comprender las consecuencias de los disturbios naturales o antropogénicos sobre la dinámica en comunidades vegetales, actualmente se consideran como parte de los componentes de la diversidad y se vinculan con las funciones del ecosistema (Hernández-Rosas, 1999; Pavón *et al.*, 2000; Vargas, 2002; Castro *et al.*, 2008; Gómez-Mendoza *et al.*, 2008; Saldaña-Acosta

et al., 2008; Montes-Pulido *et al.*, 2017). Una comunidad puede ser funcionalmente más diversa que otra si posee un mayor número de grupos funcionales (Martínez, 2008; Pla *et al.*, 2012; Morandeira y Kandus, 2017b).

La diversidad funcional puede aportar información complementaria a los estudios de diversidad en comunidades vegetales, particularmente para entender interacciones que ocurren y los efectos del ambiente sobre la diversidad albergada (Ricotta y Moretti, 2011; de la Riva *et al.*, 2014; Chacon-Labela *et al.*, 2016).

Se considera que la abundancia de las especies tiene más peso en determinar patrones de interacción y mayor influencia en la diversidad funcional que la riqueza específica. Comunidades con una baja riqueza de especies y gran abundancia en pocas taxa pueden ser funcionalmente más importantes (Coux *et al.*, 2016).

Gould *et al.* (2016) enfatizan la importancia de los rasgos abundantes, señalan que la especie más abundante tendrá el rasgo más abundante, y que una sola especie puede tener un mayor efecto en la estructura funcional de la comunidad.

Los trabajos que analizan aspectos de la diversidad funcional en comunidades vegetales se han realizado principalmente en sitios impactados, con escasos recursos o sometidos a estrés ambiental; existen algunos estudios en ambientes costeros (Cornwell y Ackerly, 2009), bosques tropicales caducifolios y subperennifolios (Poorter, 2009; Arellano-Rivas *et al.*, 2016; Montes-Pulido *et al.*, 2017), ambientes áridos y semiáridos (Chacon-Labela *et al.*, 2016), praderas (Gould *et al.*, 2016), humedales (Morandeira y Kandus, 2017b) y bosque mesófilo de montaña (Saldaña-Acosta *et al.*, 2008).

Aunque existen trabajos en diversos ambientes, la mayoría de ellos emplean mediciones y parámetros funcionales diferentes que no facilitan las comparaciones. Sin embargo, los estudios recientes sobre el tema incluyen y sugieren el uso de algunas mediciones funcionales que relacionan simultáneamente los rasgos como la entropía cuadrática de Rao (Arellano-Rivas *et al.*, 2016; Chacon-Labela *et al.*, 2016).



Por otro lado, el peso promedio de la comunidad (PPC) es una de las métricas más utilizada para obtener el valor real de un rasgo dentro de una comunidad, es decir, indica el valor promedio de un determinado rasgo incluyendo a todas las especies y es útil porque permite interpretar las diferencias en cuanto a la heterogeneidad ambiental (Pla *et al.*, 2012; Swenson, 2014).

### **Influencia del ambiente en la diversidad**

Las variables ambientales más empleadas en estudios sobre diversidad de comunidades son estacionalidad de la precipitación, precipitación pluvial de los meses más húmedos, precipitación media anual, altitud, evapotranspiración real anual, carbono orgánico de los suelos, temperatura, continentalidad, superficie de afloramiento rocoso, perturbación y humedad relativa. Entre ellas, las más influyentes son variables de temperatura y humedad (López-Mata *et al.*, 2011; Ruacho-González *et al.*, 2013; Salazar *et al.*, 2013).

Las variaciones en el ambiente también involucran las características propias de los organismos, como los rasgos funcionales, el diámetro de los árboles o tamaño de la copa del árbol, las dos últimas, son propiedades relacionadas con la edad del bosque y la apertura de dosel (Cordova y del Castillo, 2001). Por ello, los factores bióticos son también responsables de la variación en la composición y estructura de las comunidades, y pueden ser los responsables de la coexistencia o el desplazamiento de las especies Cornwell y Ackerly, 2009; Mouchet *et al.*, 2010; Chacon-Labela *et al.*, 2016; Davison *et al.*, 2016; Negoita *et al.*, 2016).

### **Estudios de comunidades y orquídeas en la Reserva El Cielo**

Durante la década de 1940 el ornitólogo George M. Sutton, del Southmost College en Brownsville, Texas, visitó el Rancho El Cielo para realizar algunos estudios florísticos de especies arbóreas, y en sus estudios hacen énfasis en la diversidad de formaciones vegetales que alberga la zona (Martin *et al.*, 1954, 1955).

La vegetación más estudiada de la zona corresponde a las áreas con selva y bosque mesófilo de montaña. Treviño y Valiente-Banuet (2005) describe las principales asociaciones vegetales en Tamaulipas, en donde cita un número importante de trabajos florísticos realizados en estos tipos de vegetación.

Valiente-Banuet *et al.* (1995) analizan la composición y estructura de la vegetación selvática en la porción sureste de la reserva y describen los estratos arbustivos y arbóreos. Sánchez-Ramos *et al.* (2005) editaron el libro sobre la zona titulado *La historia natural de la Reserva de la Biosfera de El Cielo*, el cual incluyó varios trabajos florístico-taxonómicos para ciertos grupos de plantas. En uno de ellos, Sánchez-Ramos y Dirzo (2005) presentan un análisis sobre la estructura, diversidad y composición florística del bosque mesófilo de montaña, sus resultados indican que este bosque presento una elevada diversidad alfa.

Aguirre *et al.* (2008) evaluaron modelos de diversidad-abundancia de especies arbóreas en sitios de bosque mesófilo de montaña para detectar impactos o perturbaciones, uno de sus resultados indica que los sitios con abundancia intermedia de individuos se encuentran en una etapa sucesional entre pionera y tardía.

Dressler (1961) y Lacaille (2005) realizaron los únicos estudios sobre florística de orquídeas en la zona de estudio, la cual alberga la mayor riqueza para el grupo en Tamaulipas, con alrededor de 100 especies (Jhonston *et al.*, 1989, Malda-Herrera, 1990). García (2012) estudió la preferencia de hospederos y la distribución espacial de epifitas vasculares en la reserva, donde evalúa algunos aspectos ecológicos de las orquídeas.

Sin embargo, aunque cuando “El Cielo” es la zona con mayor biodiversidad en Tamaulipas, son escasos los estudios sobre la riqueza, composición y estructura en sus diferentes comunidades o grupos biológicos.

## MATERIALES Y METODOS

### Área de estudio

La Reserva de la Biósfera El Cielo (RBC) se localiza al suroeste del Estado de Tamaulipas, en las coordenadas geográficas 22°55'-23°25' N y 99°05'-99°26' O, con un rango altitudinal que varía de 80 a 2200 m (Fig. 1). Se encuentra limitada al norte por el Río Guayalejo, al sur por el municipio de Ocampo, al oriente por el Río Sabinas y al occidente por la zona semidesértica de Tula y el Valle de Jaumave. La reserva abarca una superficie de 144 540.51 ha, con dos zonas núcleo de 28 675 ha y 7 844 ha, así como una zona de amortiguamiento de 108 012.51 ha (Sánchez-Ramos *et al.*, 2005; GET-IEA, 2013).

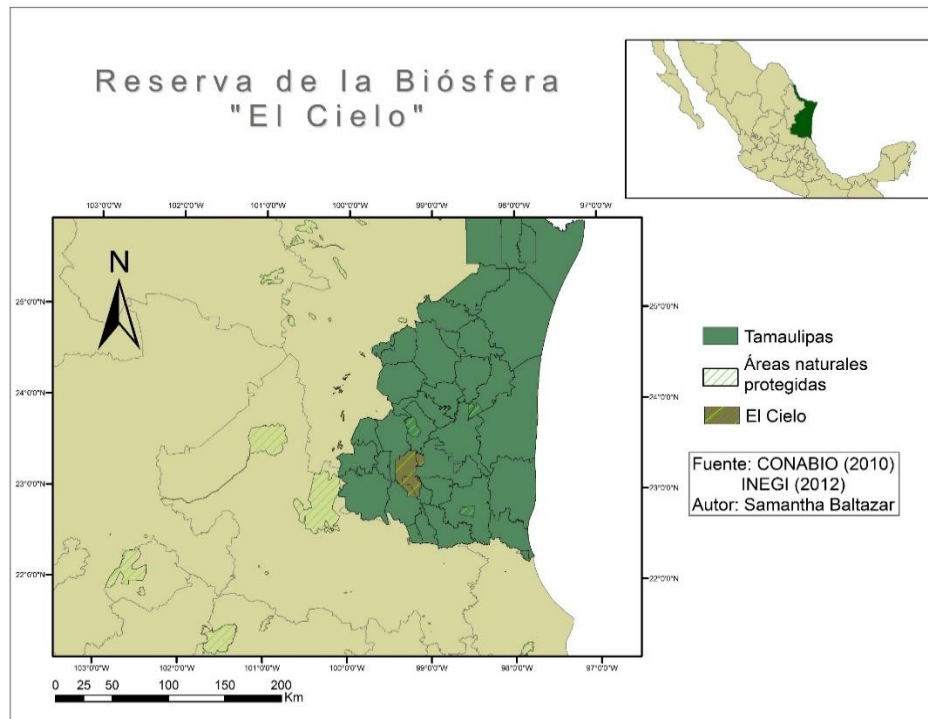


Figura 1. Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México.

Los tipos de vegetación que se desarrollan en la RBC son bosque tropical subperennifolio, boque tropical subcaducifolio, bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, matorral xerófilo, pastizal inducido, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque de coníferas,

bosque mesófilo de montaña y vegetación acuática y subacuática (Rzedowski, 1981; Almaguer, 2005).

El presente estudio se realizó en tres tipos de bosque representativos de la reserva y en donde se conoce que de desarrollan especies de orquídeas terrestres:

Bosque tropical subcaducifolio, se desarrolla entre los 80 y 700 m s.n.m. y se establece principalmente en la parte sur y el este del polígono de la RBC. La precipitación anual es alrededor de los 943 mm y la temperatura media anual de 26.7 °C. Presenta una mezcla de especies caducifolias y perennifolias, su estrato arbóreo alcanza hasta los 25 m de altura. Las especies más abundantes son *Drypetes lateriflora* (Sw.) Krug & Urb., *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., *Acacia coulteri* Benth., *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Aphananthe monoica* (Hemsl.) J.-F. Leroy, *Casimiroa greggii* (S. Watson) F. Chiang, *Robinsonella discolor* Rose & Baker f. ex Rose, *Guazuma ulmifolia* Lam. y *Cedrella odorata* L.

Bosque de pino-encino, donde especies de *Pinus* y otras coníferas forman comunidades mixtas con algunos encinos. Esta comunidad se desarrolla entre los 800 y los 2100 m.s.n.m, sobre suelos someros formados por regosoles y litoles, en climas templados subhúmedos y semisecos cálidos, y se establece en la porción centro-sur de polígono de la RBC. La precipitación anual es alrededor de los 1247 mm y la temperatura media anual de 20.6 °C. Este tipo de bosque se compone principalmente de *Pinus patula* Seem, *P. pseudostrobus* Gordon & Glend, *Quercus sartorii* Liemb. y *Quercus polymorpha* Trel, aunque algunos manchones contienen una mezcla de elementos que caracterizan al bosque mesófilo de montaña (como *Liquidambar styraciflua* L. y *Magnolia tamaulipana* A).

Bosque mesófilo de montaña, se localiza entre los 800 y 1700 m s.n.m. en espacios protegidos como cañadas y orillas de arroyos, estableciéndose a lo largo del lado este desde la parte sur hasta el norte del polígono de la RBC, en manchones de diferentes tamaños que son más grandes en el sur. La precipitación anual alrededor de los 1241 mm y una temperatura media anual de 19.6 °C. El estrato arbóreo en promedio mide 25 m de altura y las especies más

comunes son *Liquidambar styraciflua* L., *Magnolia tamaulipana* A. Vázquez, *M. dealbata* Zucc., *Cercis canadensis* L., *Podocarpus reichei* J. Buchholz & N.E. Gray, *Quercus Sartori* Liebm., *Q. germana* Schltdl. & Cham., *Carya ovata* var. *mexicana* (Engelm.) W.E. Manning, *Clethra pringlei* S. Watson y *Wimmeria concolor* Schltdl. & Cham. Aquí son abundantes los helechos, musgos, lianas y epifitas, que contribuyen a la estructura de la comunidad.

### Sitios de muestreo

Los sitios de muestreo se ubicaron en tres localidades que presentaron un ambiente diferente entre sí: El Tigre, a 350 m s.n.m., con bosque tropical subcaducifolio (BTSC); Joya de Manantiales, a 1485 m s.n.m., con bosque mesófilo de montaña (BMM); Emilio Portes Gil, a 1666 m s.n.m., con bosque de pino (BPE (Fig. 1).

El trabajo de campo se llevó a cabo durante un periodo anual (enero 2016-enero 2017). En cada localidad (BMM, BPE o BTSC) se establecieron dos transectos al azar, cada uno de 170 m de largo y paralelos entre sí (Newman, 2009; Bravo-Monasterio *et al.*, 2012; Parra, 2012). En ambos lados de cada transecto se trazaron seis parcelas circulares de 7 m de radio (153.86 m<sup>2</sup>), separadas entre sí por una distancia de 15 m y dispuestas de manera alterna (figura 2).

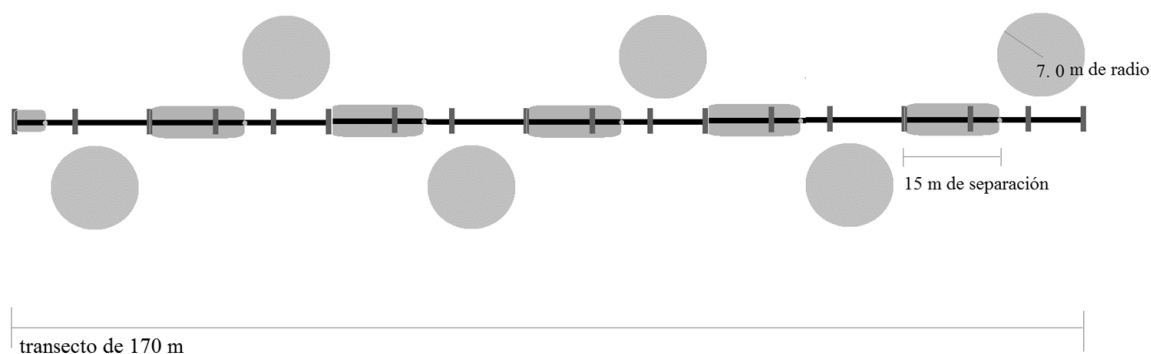


Figura 2. Esquema que muestra la distribución de las subparcelas en cada transecto.

## Colecta de material botánico

En cada subparcela se registró el número de especies de orquídeas terrestres presentes y la abundancia de cada una de ellas. Se colectaron algunos ejemplares de cada especie consistentes en las partes aéreas (escapo o tallo, hojas e inflorescencias) y dejando las estructuras de reserva (cormos o raíces tuberosas); éstos fueron herborizados de acuerdo a las técnicas convencionales para ser integrados a la colección del Herbario OAX (CIIDIR-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional).

En cada localidad se evaluó la diversidad funcional de las orquídeas terrestres mediante la medición de siete rasgos funcionales, los cuales previamente han sido utilizados por otros autores (Pla *et al.*, 2012; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Morandeira y Kandus, 2017b; y Boenisch y Kattge, 2014; Salgado-Negret *et al.*, 2015; Larson y Funk, 2016; Negoita *et al.*, 2016; Siefert y Ritchie, 2016). Siguiendo a Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), los rasgos funcionales se midieron en 25 individuos por especie en cada comunidad de estudio.

Las especies cuyas poblaciones tuvieron una abundancia menor a ese número se empleó a todos los individuos disponibles. Los individuos debían estar libres de daños por herbivoría y poseer hojas completamente desarrolladas para la medición de rasgos foliares; en algunas especies la hoja basal fue la más madura, mientras que en otras fue la tercera. Los rasgos funcionales, su descripción y su contribución como propiedades de una comunidad se mencionan a continuación:

### 1. Área foliar total (AFT)

Se consideró a nivel de individuo el número total de hojas y se multiplicó por su área foliar promedio (utilizar dato de área foliar). Las unidades son en  $\text{cm}^2$ .

Este rasgo está relacionado con el área potencialmente disponible para la captura de luz fotosintética y el vigor de la planta, puesto que especies con una mayor área foliar total son competidoras más fuertes para la captación de energía solar.

A nivel de población o ecosistema el área foliar total, así como la distribución vertical de las hojas en la planta (filotaxia en la planta) son indicadores de la fertilidad en los suelos (Morandeira y Kandus, 2017b).

## 2. Área foliar (AF)

Se consideró la superficie (en  $\text{cm}^2$ ) de una hoja por individuo.

Se siguió a Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) para el registro de este parámetro. En campo se dibujó en acetato la hoja completa (lamina y peciolo) inmediatamente después de ser desprendidas de la planta para evitar pérdida de información por la reducción de área debido a desecamiento, posteriormente en un escáner de cama plana se obtuvo una imagen digitalizada de la hoja y, con el software ImageJ (Rasband, 2015. Disponible en: <http://rsbweb.nih.gov/ij/>) se calculó su área.

El rasgo se relaciona con el área fotosintética, las hojas de plantas que crecen en zonas expuestas al sol por lo general son más reducidas en comparación a las de plantas que se desarrollan bajo la sombra del dosel, las cuales tienden a tener hojas más grandes para aumentar la superficie que potencialmente puede captar radiación fotosintéticamente activa.

## 3. Área foliar específica (AFE)

Se obtuvo mediante el cociente de la superficie de una hoja de un individuo entre su peso seco ( $\text{cm}^2/\text{mg}$ ).

Para medir este rasgo se utilizó la información del área foliar descrita anteriormente. Fue necesario coleccionar la hoja y posteriormente deshidratarla mediante técnicas convencionales de herborizado. Posteriormente se obtuvo el peso de la hoja seca en una balanza analítica. Este rasgo es ampliamente utilizado en análisis de diversidad funcional, suele estar correlacionado positivamente con la tasa fotosintética máxima, con el contenido de fósforo foliar y el pH foliar (Morandeira y Kandus, 2017b).

## 4. Contenido foliar de materia seca (CFMS)

Calculado como el peso seco de una hoja (en mg) por individuo.

Este rasgo se obtendrá en la medición del rasgo anterior, es decir el peso seco de la hoja.

El rasgo está relacionado con los ciclos biogeoquímicos y la descomposición de la hojarasca. Influencia la capacidad de defensa de las hojas e informa sobre las tasas de fijación de carbono en tejido foliar y su longevidad (Salgado-Negret *et al.*, 2015).

#### 5. Numero de hojas por planta (NoH)

Expresado como el número total de hojas por individuo.

Este rasgo se relaciona estrechamente con el área foliar total, con el volumen y la biomasa de la planta. A su vez, en términos funcionales y a nivel de población contribuye a la radiación reflejada por la vegetación y al intercambio de gases atmosféricos (Boenisch y Kattge, 2014).

#### 6. Longevidad foliar (LoF)

Expresada como el tiempo (en meses) en que un individuo mantiene sus hojas vivas en la planta. El rasgo se relaciona con los ciclos bioquímicos y la descomposición de hojarasca. Está asociado con la capacidad para evadir la sequía o las bajas temperaturas. También se relaciona con un mayor costo de construcción para la planta (Salgado-Negret *et al.*, 2015)

#### 7. Abundancia de la especie (ABUN)

Expresado como el número de individuos de una especie presentes en la subparcela.

La abundancia es un rasgo que se considera importante puesto que lo han relacionado a la biomasa de la comunidad (Pla *et al.*, 2012).

### **Registro de variables ambientales**

Para conocer si algunos factores ambientales de la zona de estudio se relacionan las orquídeas terrestres y sus rasgos funcionales, se registraron las siguientes variables: densidad del dosel (DD), diámetro de los arboles (DAP; se midió en individuos arbóreos con un diámetro a la altura del pecho mayor a dos centímetros), densidad arbórea (DARB), temperatura media anual (TEMP), temperatura máxima (TMAX), temperatura mínima (TMIN), temperatura del suelo (TSUE), humedad relativa (HREL), humedad relativa máxima (HMAX) y humedad relativa mínima (HMIN). De acuerdo con López-Mata *et al.* (2011), c los valores de



temperatura y precipitación se calculó la evapotranspiración real (ETRA), evapotranspiración real del mes más húmedo (ETRAH) y evapotranspiración del mes más seco (ETRAS).

La lectura de estas variables se registró una vez al mes en el centro de cada parcela y a las 12:00 horas. También se registró la precipitación media anual (PREC) a partir de registros de la estación meteorológica ubicada en el municipio de Gómez Farías y en el municipio de Ocampo (CONAGUA, 2015).

Debido a que las localidades de estudio pertenecen a bosques con estaciones climáticas bien marcadas, los valores se consideraron para la temporada lluviosa y la de sequía por separado cuando se asociaron con la riqueza de especies, la abundancia y los rasgos funcionales (para diferenciar las variables de la temporada lluviosa y la temporada seca en el texto, se utilizarán iniciales en mayúscula para la temporada lluviosa y en minúscula para la temporada seca).

## **ANÁLISIS DE DATOS**

### **Diversidad taxonómica**

La representatividad del esfuerzo de colecta fue evaluada mediante curvas de acumulación de especies empleando el modelo de Clench, el cual supone que la probabilidad de encontrar una nueva especie es mayor cuando aumenta el esfuerzo de muestreo (Moreno, 2001). Las curvas de acumulación se obtuvieron para obtener la tasa de incremento y acumulación de especies.

Se calculó la Diversidad Verdadera (DV) empleando el orden  $q^1$ , el cual permite obtener una interpretación intuitiva y comparable de la diversidad de especies considerando que todas tienen la misma abundancia, se calcula usando el exponencial del índice de Shannon-Wiener (Moreno *et al.*, 2011):

El recambio de especies entre tipos de vegetación se calculó con el índice de Morisita-Horn. Este índice está fuertemente influido por la riqueza de especies y el tamaño de las muestras, y es altamente sensible al valor de la especie más abundante (Moreno, 2001):

Los análisis se llevaron a cabo en el software R Studio versión 0.99.89 con el paquete `vegetarian`, (RStudio Inc, 2009-2016).

### **Diversidad funcional**

Para detectar el número óptimo de grupos se llevó a cabo un análisis de conglomerados jerárquicos mediante el método UPGMA, con base en la distancia euclídea que existe entre los promedios de los valores de los rasgos de las especies.

Una vez que se conoció el número de grupos y su composición, se aplicó un análisis de K medias para confirmar que la agregación de especies en cada grupo funcional estuviera correcta, el algoritmo permite clasificar los casos (especies) a partir de centroides conocidos suministrados, en este caso, de acuerdo al número óptimo de grupos obtenidos previamente (tres).

El análisis selecciona los casos más distantes entre sí, posteriormente se inicia una lectura secuencial asignando a cada caso al centro más próximo. La agrupación se lleva a cabo minimizando la suma de los cuadrados de la distancia entre datos y el centroide correspondiente. Los análisis se realizaron en `EstimatesS` versión 9.1.0 (Colwell, 2013).

Se calculó la entropía cuadrática de Rao ( $FD_Q$ ) en cada comunidad de estudio (bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino, bosque tropical subcaducifolio). Esta medida es uno de los coeficientes más usados para analizar cambios en la dispersión de rasgos dentro de una comunidad.

El índice basa su análisis en la abundancia de las especies y en la variabilidad que existe entre un conjunto de rasgos funcionales. Se considera que valores de  $FD_Q$  pueden decrecer si la riqueza de especies incrementa (Botta-Dukát, 2005; Ricotta y Moretti, 2011; de Bello *et al.*, 2016).

Se obtuvieron otras dos métricas fundamentales para estimar diversidad funcional. En cada tipo de comunidad se obtuvo la distancia promedio funcional entre pares (DPFP) de especies de orquídeas terrestres y la distancia promedio funcional más cercana (DPFC) de las especies. Ambas métricas son ponderadas por la abundancia de las especies (Swenson, 2014).

Los valores obtenidos de DPFP indican el grado de diferenciación funcional que existe en una comunidad, los valores aumentan cuando la diversidad funcional es mayor. En el caso de la DPFC en una comunidad, su valor indicara la diversidad funcional del lugar y la redundancia funcional (Pla *et al.*, 2012). El valor va a decrecer si la coexistencia de especies funcionalmente más cercanas es mayor (Swenson, 2014).

Otra manera recomendada de estimar componentes de la diversidad funcional es obteniendo el peso promedio de la comunidad (PPC), el cual es ponderado por la abundancia de cada especie y resume la distribución de valores dentro de un rasgo medido en las especies que conforman una comunidad. Esta medida se utiliza para definir el rasgo dominante en una comunidad e indica la principal estrategia adaptativa seleccionada por filtros ambientales y es directamente relacionada a la hipótesis sobre biomas propuesta por Grime (1998), la cual considera que rasgos de la especie más abundante en gran medida determina procesos del ecosistema (Ricotta y Moretti, 2011).

Las mediciones de la diversidad funcional se realizaron en el software RStudio versión 0.99.89 con los paquetes FD, picante y Hmisc (RStudio Inc, 2009-2016).

Para explorar patrones de correlación entre los rasgos funcionales, se aplicó el coeficiente de Pearson entre los valores promedios de los rasgos de las especies en EstimateS versión 9.1.0. (Colwell, 2013).

### **Relaciones de las variables ambientales con la diversidad taxonómica y funcional**

Se evaluó la relación que tienen las variables ambientales con la diversidad taxonómica y los rasgos funcionales de las orquídeas terrestres. Se realizaron correlaciones entre las variables

ambientales para seleccionar aquellas que se no se asociaron significativamente, ya que las variables más fuertemente correlacionadas entre si arrojan información equivalente.

Para identificar aquellas variables ambientales que se relacionan con la diversidad de orquídeas terrestres, se aplicó el coeficiente de Pearson y un análisis de componentes principales en donde se consideraron como variables de respuesta a la riqueza de especies, la abundancia y la diversidad verdadera; y como variables explicativas la densidad del dosel, el DAP, la densidad arbórea, temperatura máxima, temperatura del suelo, humedad relativa, humedad relativa máxima, evapotranspiración real anual y la evapotranspiración real del mes más húmedo. Las variables ambientales se analizaron considerando las mediciones tanto en la estación seca como lluviosa.

También se aplicaron correlaciones simples y un ACP entre las variables ambientales y cada uno de los rasgos funcionales medidos en las orquídeas terrestres (AF, AFE, AFT, CFMS, NoH, LoF y ABUN), con el objetivo de conocer que factores ambientales podrían estar influyendo en la diversidad funcional.

El ACP y las correlaciones entre las variables ambientales con la diversidad y los rasgos funcionales se realizaron en EstimateS versión 9.1.0. (Colwell, 2013).

## RESULTADOS

### Diversidad taxonómica

#### *Riqueza específica y abundancia de especies*

En los tres sitios se registró un total de 38 especies pertenecientes a 20 géneros de orquídeas terrestres. Tres especies no pudieron ser determinadas a nivel específico debido a que no florecieron. La mayor riqueza la presentaron el BMM y el BPE, con 20 especies cada uno, seguido del BTSC con 11 especies. En cuanto a la abundancia, se registraron 1389 individuos en el BMM, seguido por el BPE, con 982 individuos, y por último el BTSC con 419 individuos (Tabla 1).

#### *Esfuerzo de muestreo y curvas de acumulación de especies*

De acuerdo al modelo de Clench, el esfuerzo de muestreo realizado en el BMM permitió registrar el 91.27% de la riqueza de orquídeas terrestres esperadas para esta localidad (Fig. 3); para el BPE se registró el 86.03% de la riqueza esperada (Fig. 4) y para el BTSC ésta fue de 88.6% (Fig. 5).

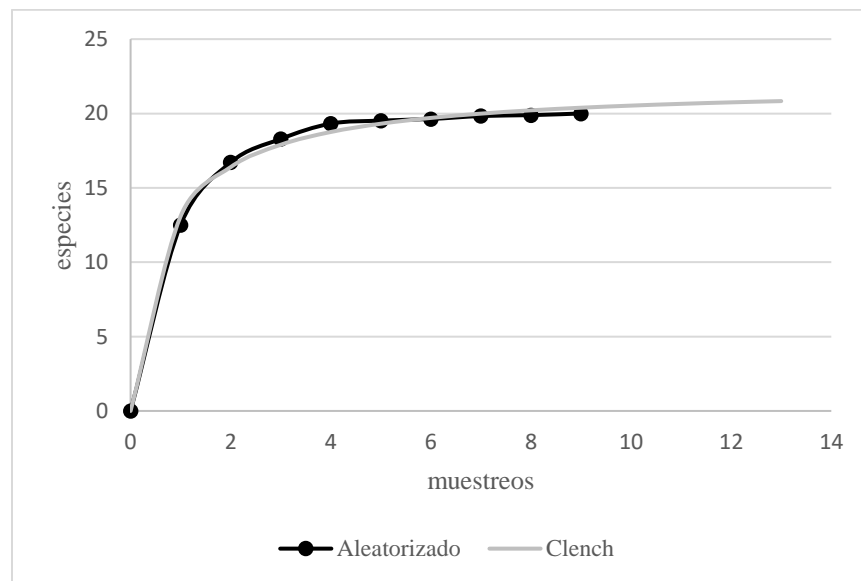


Figura 3. Curva de acumulación de especies de orquídeas terrestres para el BMM de acuerdo a las predicciones del modelo de Clench. La línea más oscura representa la riqueza observada.

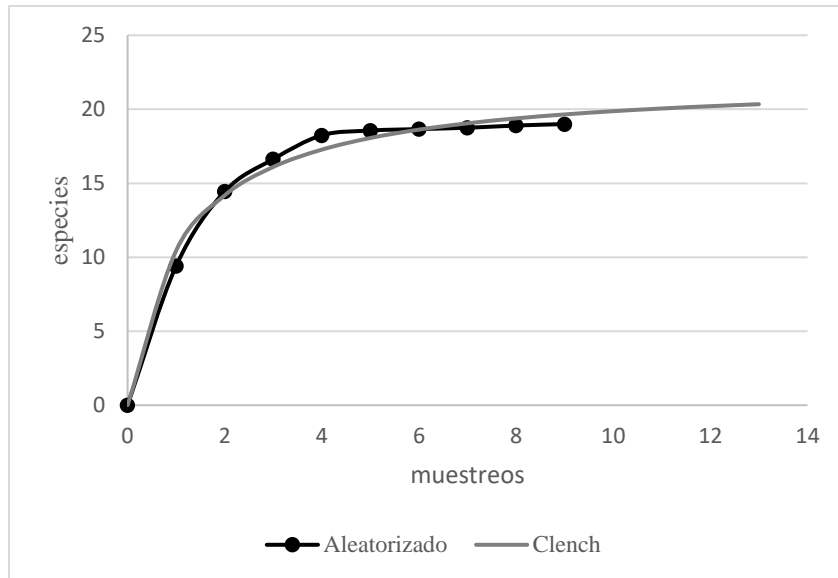


Figura 4. Curva de acumulación de especies de orquídeas terrestres para el BPE de acuerdo a las predicciones del modelo de Clench. La línea más oscura representa la riqueza observada.

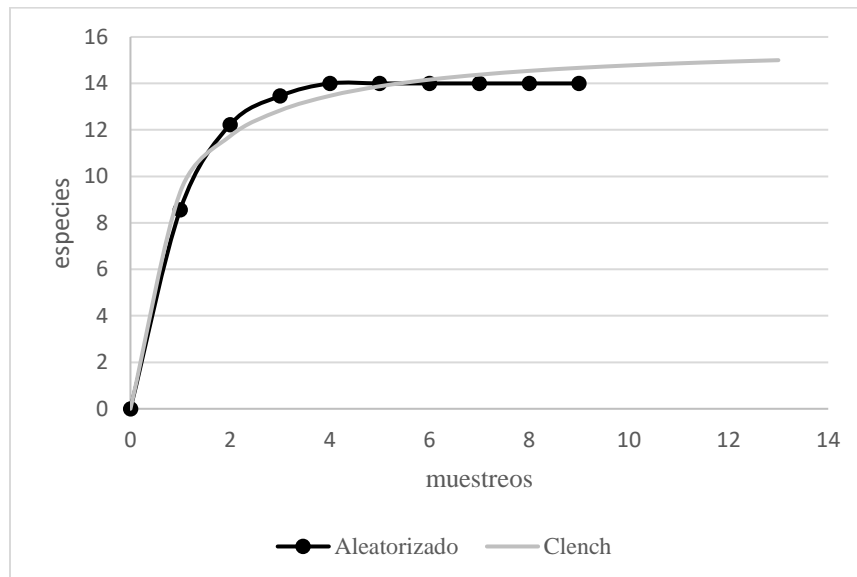


Figura 5. Curva de acumulación de especies de orquídeas terrestres para el BTSC de acuerdo a las predicciones del modelo de Clench. La línea más oscura representa la riqueza observada.

Tabla 1. Valores de la abundancia por especie y por comunidad. BPE: bosque de pino-encino; BMM: bosque mesófilo de montaña; BTSC: bosque tropical subcaducifolio,

ESPECIE	HÁBITAT		
	BMM	BPE	BTSC
<i>Aulosepalum ramentaceum</i> (Lindl.) Garay	19	0	0
<i>Aulosepalum tenuiflorum</i> (Greenm.) Garay	0	0	3
<i>Beloglottis mexicana</i> Garay & Hamer	0	0	224
<i>Bletia jucunda</i> Linden & Rchb. f.	0	17	0
<i>Bletia purpurata</i> A. Rich. & Galeotti	11	1	0
<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) DC.	26	0	0
<i>Calanthe calanthoides</i> (A. Rich. & Galeotti) Hamer & Garay	2	0	0
<i>Cranichis subumbellata</i> A. Rich. & Galeotti	0	195	0
<i>Cranichis sylvatica</i> A. Rich. & Galeotti	0	0	3
<i>Cyclopogon aff. caerensis</i> Barb. Rodr.	0	49	0
<i>Cyclopogon aff. rivulare</i> Salazar & Soto Arenas	180	14	0
<i>Cyclopogon aff. luteo-albus</i> (A. Rich. & Galeotti) Schltr.	85	0	0
<i>Cyrtopodium macrobulbon</i> (La Llave & Lex.) G.A. Romero & Carnevali	0	0	9
<i>Deiregyne eriophora</i> (B.L.Rob. & Greenm.) Garay	0	4	0
<i>Galeoglossum tubulosum</i> (Lindl.) Salazar	0	5	0
<i>Govenia liliacea</i> (La Llave & Lex.) Lindl.	0	2	0
<i>Govenia mutica</i> Rchb. f.	0	0	19
<i>Govenia praecox</i> Salazar & E.W. Greenw.	6	2	0
<i>Habenaria odontopetala</i> Rchb. f.	1	11	0
<i>Habenaria zamudioana</i> R. González	0	94	0
<i>Malaxis brachystachys</i> (Rchb.f.) Kuntze	0	3	0
<i>Malaxis majanthemifolia</i> Schltdl. & Cham.	11	70	0
<i>Mesadenus lucayanus</i> (Britton) Schltr.	0	0	44
morfoespecie 1 (Subtribu: Spiranthinae)	0	0	9
morfoespecie 2 (Subtribu: Spiranthinae)	92	5	0
<i>Pelexia disjunta</i> Salazar	5	0	0
<i>Pelexia funkiana</i> (A. Rich. & Galeotti) Schltr.	0	0	33
<i>Ponthieva ephippium</i> Rchb. f.	96	331	0
<i>Ponthieva racemosa</i> (Walter) C. Mohr	316	22	0
<i>Ponthieva rinconii</i> Salazar	7	11	0
<i>Ponthieva schaffneri</i> (Rchb f.) E.W. Greenw.	482	140	0
<i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	23	0	0
<i>Sarcoglottis schaffneri</i> (Rchb. f.) Ames	1	5	0
morfoespecie 3 (Subtribu: Spiranthinae)	0	0	13
<i>Sarcoglottis sceptrodes</i> (Rchb. f.) Schltr.	0	0	21
<i>Schiedeella</i> sp. Schltr.	14	1	0
<i>Triphora trianthophora</i> (Sw.) Rydb.	11	0	41
<i>Tropidia polystachya</i> (Sw.) Ames	1	0	0
<b>No. de individuos</b>	<b>1389</b>	<b>982</b>	<b>419</b>
<b>No. de especies</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>11</b>

## Diversidad verdadera

El bosque de pino-encino fue la comunidad que presentó la mayor diversidad verdadera (7.421), seguida del bosque mesófilo de montaña (7.115) y al final el bosque tropical subcaducifolio (5.118).

## Recambio de especies

El BMM y el BPE compartieron entre sí 12 especies; solo una especie fue compartida entre BMM y BTSC; el BPE y BTSC no compartieron especies. Los valores del índice de Morisita-Horn señalan que el recambio entre especies del BMM y el BPE es intermedio, comparten más de la mitad de sus especies de orquídeas terrestres. El BTSC posee un valor de recambio elevado con los otros tipos de bosques, su similitud de orquídeas terrestres es casi nula (Tabla 2).

Tabla 2. Valores de similitud de orquídeas terrestres entre el bosque mesófilo de montaña (BMM), el bosque de pino-encino (BPE) y el bosque tropical subcaducifolio (BTSC)

Comunidad	Índice de Morisita-Horn		
	BMM	BPE	BTSC
BMM	1.000		
BPE	<b>0.409</b>	1.000	
BTSC	<b>0.003</b>	<b>0.000</b>	1.000

## Diversidad funcional

### *Grupos funcionales de orquídeas terrestres*

El análisis de conglomerados basados en los rasgos funcionales (AF, AFT, AFE, CFMS, NoH y LoF) muestra que las 33 especies de orquídeas terrestres incluidas en este análisis se dividen en tres grupos: dos pertenecen al grupo 1, seis al grupo 2 y 25 al grupo 3 (Figura 6). El BMM y el BTSC contienen especies que pertenecen a los tres grupos funcionales, a diferencia del BPE que posee especies que pertenecen solo a los grupos 2 y 3.



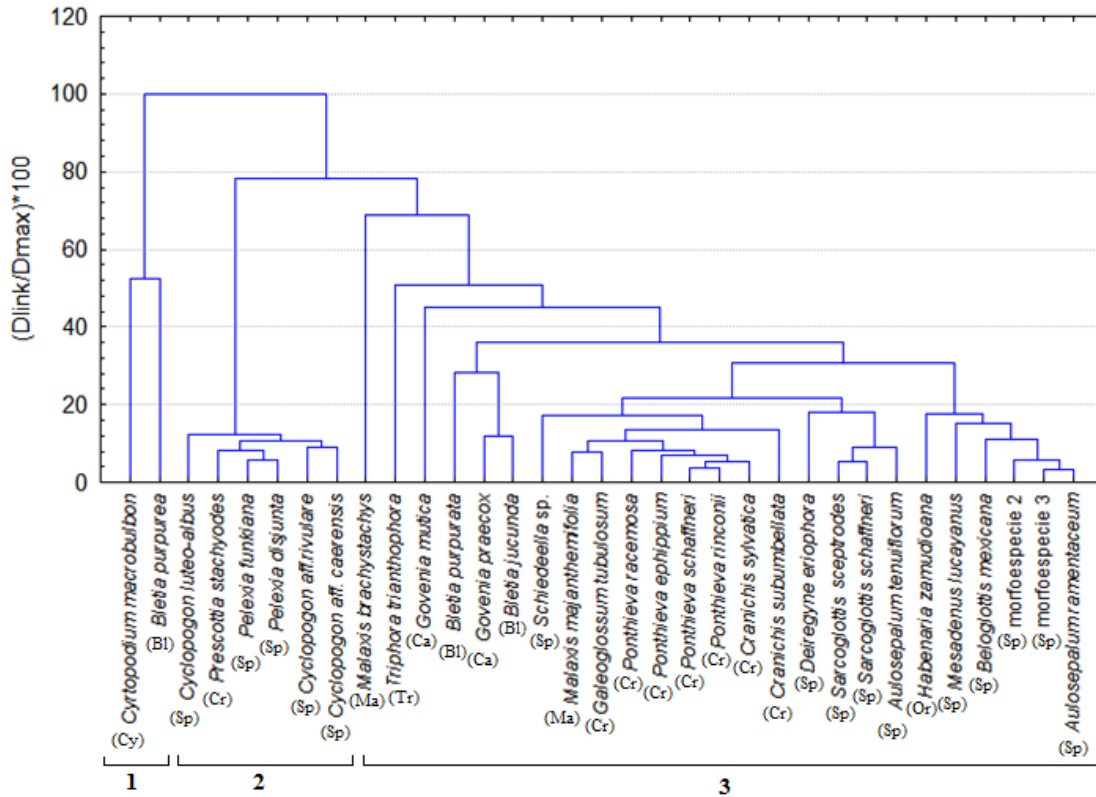


Figura 6. Dendrograma construido con el método UPGMA que muestra los grupos (1-3) en que se dividen las orquídeas terrestres de tres tipos de vegetación (bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino y bosque tropical subcaducifolio) de acuerdo a sus rasgos funcionales. Las letras en paréntesis representan las subtribus de la familia Orchidaceae a las que pertenecen las especies: Cy= Cyrtopodiinae, Bl= Bletiinae, Sp= Spiranthinae, Cr= Cranichidinae, Ma= Malaxidinae, Tr= Triphorinae, Ca= Calypsoinae, Or= Orchidinae.

Tabla 3. Especies de orquídeas terrestres incluidas en los grupos funcionales y corroborados con el análisis de K medias, así como las características que permiten reconocerlos. VEG= tipo de vegetación, BTSC= bosque tropical subcaducifolio, BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino.

No. Gpo.	ESPECIE	VEG	Características
1	<i>Cyrtopodium macrobulbon</i> <i>Bletia purpurea</i>	BTSC BMM	Herbáceas grandes (hasta 1 m de alto), con pseudobulbos o cormos; flores medianas (casi 3 cm de diámetro); hojas grandes y coriáceas, ausentes durante seis meses en la planta y durante la floración; inflorescencias en racimo.
2	<i>Cyclopogon luteo-albus</i> <i>Prescottia stachyodes</i> <i>Pelexia funkiana</i> <i>Pelexia disjunta</i> <i>Cyclopogon aff. rivulare</i> <i>Cyclopogon aff. caerensis</i>	BMM BMM BTSC BMM BMM, BPE BPE	Herbáceas pequeñas (menos de 60 cm de alto, con raíces tuberosas; flores pequeñas (menos de 1 cm de diámetro); hojas pequeñas y ligeramente carnosas, renovándose durante todo el año, presentes en la floración; inflorescencias en espiga.
3	<i>Malaxis brachystachys</i> <i>Triphora trianthophora</i> <i>Govenia mutica</i> <i>Bletia purpurata</i> <i>Govenia praecox</i> <i>Bletia jucunda</i> <i>Schiedeella</i> sp. <i>Malaxis majanthemifolia</i> <i>Galeoglossum tubulosum</i> <i>Ponthieva racemosa</i> <i>Ponthieva ephippium</i> <i>Ponthieva schaffneri</i> <i>Ponthieva rinconii</i> <i>Cranichis sylvatica</i> <i>Cranichis subumbellata</i> <i>Deiregyne eriophora</i> <i>Sarcoglottis sceptrodes</i> <i>Sarcoglottis schaffneri</i> <i>Aulosepalum tenuiflorum</i> <i>Habenaria zamudioana</i> <i>Mesadenus lucayanus</i> <i>Beloglottis mexicana</i> morfoespecie 2 morfoespecie 3 <i>Aulosepalum ramentaceum</i>	BPE BMM, BTSC BTSC BMM, BPE BMM, BPE BPE BMM, BPE BPE, BMM BPE BPE, BMM BPE, BMM BPE, BMM BTSC BPE BPE BTSC BPE, BMM BTSC BPE BTSC BTSC BPE, BMM BTSC BTSC BMM	Herbáceas pequeñas y medianas (menos de 1 m de alto), con variedad de órganos de reserva; flores tubulares o extendidas, de tamaño variable; inflorescencias pueden ser racimos, espigas o umbelas; las hojas ausentes en el invierno.

Los rasgos funcionales que presentaron una variación significativa entre las especies y permitieron delimitar los grupos son el área foliar, el área foliar total, el contenido foliar de materia seca, el número de hojas y la longevidad foliar. El área foliar específica es el único rasgo que no posee valores significativos.

Tabla 4. Resultados del ANOVA entre los rasgos funcionales registrados entre las orquídeas terrestres. AF= área foliar, AFT= área foliar total, AFE= área foliar específica, CFMS= contenido foliar de materia seca, NoH= número de hojas, LoF= longevidad foliar, SS= grupos, F= prueba de Fisher,  $P < 0.05$ .

Análisis de varianza						
Rasgo funcional	entre SS	df	dentro SS	df	<i>F</i>	<i>p</i>
AF	16.9825	2	15.0175	30	16.9627	0.0000
AFT	29.1115	2	2.8885	30	151.1739	0.0000
AFE	3.0091	2	28.9909	30	1.5569	0.2273
CFMS	19.6493	2	12.3507	30	23.8643	0.0000
NoH	19.4888	2	12.5112	30	23.3655	0.0000
LoF	157.6964	2	33.9400	30	69.6949	0.0000

#### *Entropía cuadrática de Rao*

La diversidad funcional para las orquídeas terrestres fue mayor en el BMM (2.412962), seguido de cerca por el BTSC (2.328926), mientras que el BPE tuvo el valor más bajo (1.242647). Este patrón es contrario a la diversidad verdadera, pues en este parámetro el BPE fue el tipo de vegetación que presentó el valor más alto (figura 7).

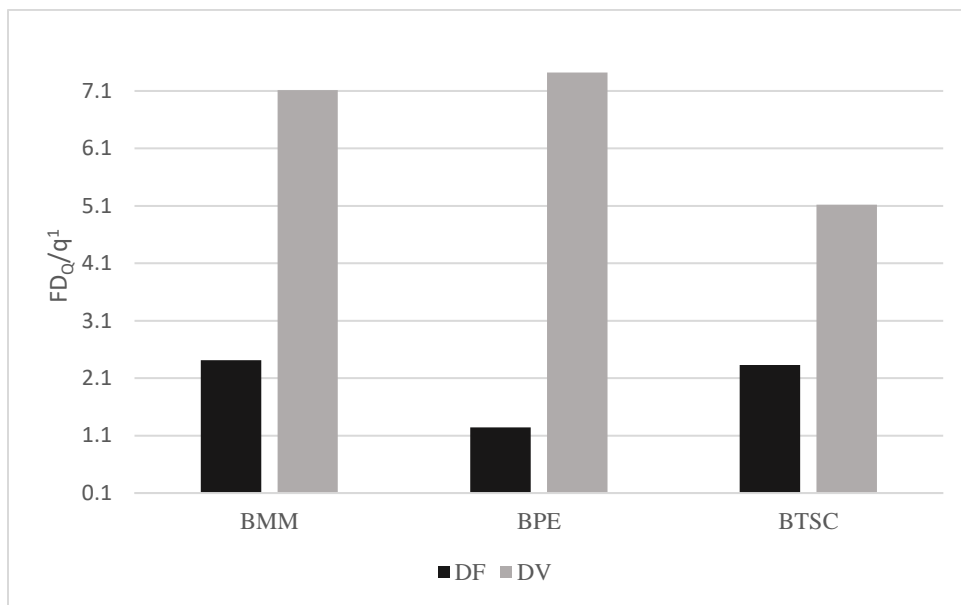


Figura 7. Comparación grafica entre las diversidades obtenidas, en el eje de las abscisas están representadas las comunidades de estudio. DF= diversidad funcional, DV= diversidad verdadera, BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino, BTSC= bosque tropical subcaducifolio.

### *Métricas funcionales*

De acuerdo con la distancia funcional entre pares (DPFP), el bosque tropical subcaducifolio fue el más diverso (325.7509), seguido por el bosque mesófilo de montaña (292.6648) y el bosque de pino-encino (83.4768).

En el caso de la de la cercanía funcional (DPFC) el bosque de pino-encino presento la mayor similitud entre sus especies de orquídeas terrestres (31.81052), en segundo lugar, el bosque mesófilo de montaña (109.41837) y después el bosque tropical subcaducifolio (163.59506).

Tabla 5. Valores de diversidad taxonómica y funcional de las orquídeas terrestres. BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino, BTSC= bosque tropical subcaducifolio, RSPP= riqueza específica, DV= diversidad verdadera,  $FD_Q$  = entropía cuadrática de Rao, DPFPP= distancia promedio funcional entre pares y DPFC= distancia promedio funcional más cercana.

Comunidad	RSPP	DV	$FD_Q$	DPFP	DPFC
BMM	20	7.115	2.413	292.665	109.418
BPE	20	7.421	1.243	83.477	31.811
BTSC	11	5.118	2.329	325.751	163.595

El peso promedio de la comunidad representa los valores reales de cada rasgo (tabla 6), es decir la principal estrategia adaptativa en cada tipo de comunidad. El BMM y el BTSC muestran valores que no varían ampliamente entre sí, son similares en todos los rasgos analizados excepto para el contenido foliar de materia seca, que es mayor en el BTSC.

En cuanto al BPE, posee valores que difieren con respecto al BMM y el BTSC, muestra valores que son inferiores en casi todos los rasgos evaluados, a excepción del área foliar específica (tabla 6).

Tabla 6. Peso promedio de cada comunidad ponderado por la abundancia de cada especie, para cada rasgo de orquídeas terrestres. PPC= peso promedio de la comunidad, C= comunidad, AF= área foliar, AFT= área foliar total, AFE= área foliar específica, CFMS= contenido foliar de materia seca, NoH= número de hojas, LoF= longevidad foliar.

C	PPC-AF	PPC-AFT	PPC-AFE	PPC-CFMS	PPC-NoH	PPC-LoF
BMM	48.352	222.749	0.798	98.783	3.344	7.425
BPE	31.241	86.432	1.074	45.651	2.616	6.694
BTSC	46.019	215.384	0.653	142.423	3.872	7.423

Las diferencias más marcadas (entre las comunidades) en cuanto a los valores de los rasgos son: el área foliar total, el área foliar específica y el contenido foliar de materia seca (figuras 8-10).

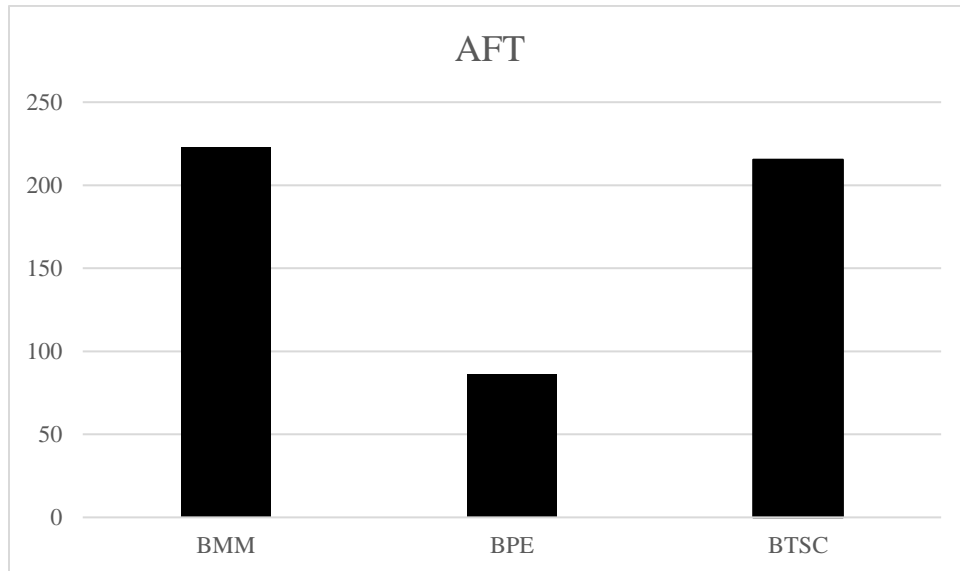


Figura 8. Comparación grafica entre el valor real del área foliar total (AFT) de cada comunidad de estudio, los valores se obtuvieron a través el peso promedio de la comunidad (PPC). BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino y BTSC= bosque tropical subcaducifolio.

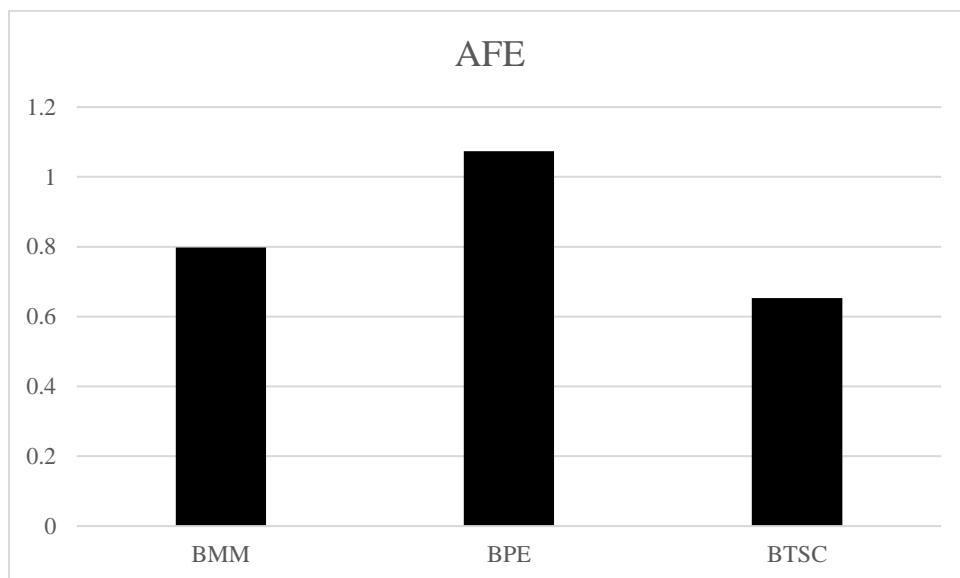


Figura 9. Comparación grafica entre el valor real del area foliar especifica (AFE) de cada comunidad de estudio, los valores se obtuvieron a través el peso promedio de la comunidad (PPC). BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino y BTSC= bosque tropical subcaducifolio.

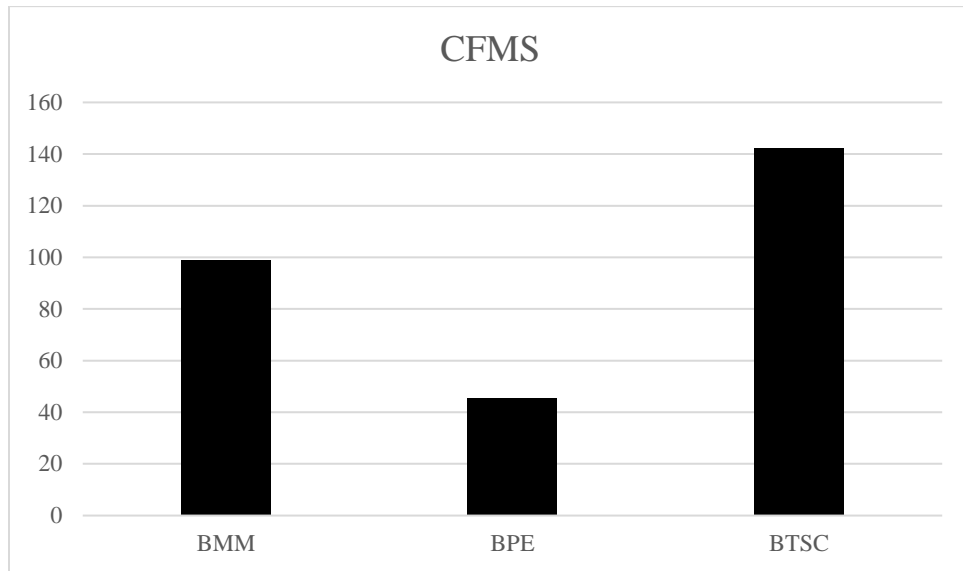


Figura 10. Comparación grafica entre el valor real del area foliar especifica (AFE) de cada comunidad de estudio, los valores se obtuvieron a través el peso promedio de la comunidad (PPC). BMM= bosque mesófilo de montaña, BPE= bosque de pino-encino y BTSC= bosque tropical subcaducifolio.

#### *Correlaciones entre rasgos funcionales*

Las pruebas de correlación que resultaron ser significativas entre los rasgos funcionales se muestran en la Tabla 7. Entre ellas solo hubo una relación negativa de AFE con CMS ( $r = -0.3601$ ,  $p = 0.040$ ), las otras fueron positivas.

Tabla 7. Correlaciones pareadas mediante el coeficiente de Pearson, entre los rasgos funcionales de las especies de orquídeas terrestres de los sitios de estudio. AF= área foliar, AFT= área foliar total, CFMS= contenido foliar de materia seca y NoH= número de hojas.

RASGOS FUNICIONALES		<i>r</i>	<i>p</i>
AF	AFT	0.8331	0.000
AF	CFMS	0.8095	0.000
AF	NoH	0.5596	0.001
AFT	CFMS	0.8209	0.000
CFMS	AFE	-0.3601	0.040
CFMS	NoH	0.6342	0.000
NoH	AFT	0.8688	0.000

## **Influencia ambiental**

### *Relación entre variables ambientales y la diversidad*

Las pruebas de correlación resultaron ser significativas entre variables ambientales registradas en la temporada de sequía y de lluvias con la diversidad taxonómica (riqueza específica, abundancia y diversidad verdadera). La riqueza específica tuvo mayor relación con etra, la abundancia presentó más relación, aunque negativa, con TMAX y la diversidad verdadera con HMAX.



Tabla 8. Correlación mediante el coeficiente de Pearson entre variables ambientales y valores de diversidad que resultaron significativos. VD= variables de diversidad, VA= variables ambientales, RSPP= riqueza específica, ABUN= abundancia, DV= diversidad verdadera, TMAX=temperatura máxima, HMAX= humedad relativa máxima, ETRA= evapotranspiración real anual, ETRAH= evapotranspiración real del mes más húmedo, HREL= humedad relativa, DD= densidad del dosel. Las iniciales en mayúsculas corresponden a la temporada lluviosa y en minúscula representan los de la temporada seca.

VD	VA	<i>r</i>	<i>p</i>
RSPP	tmax	-0.4145	0.012
RSPP	hmax	0.4240	0.010
RSPP	etra	0.5019	0.002
RSPP	etrah	0.4368	0.008
RSPP	TMAX	-0.4571	0.005
RSPP	HREL	0.3531	0.035
RSPP	ETRA	0.3439	0.040
RSPP	ETRAH	0.4538	0.005
ABUN	dd	0.3572	0.032
ABUN	hmax	0.3714	0.026
ABUN	etra	0.3947	0.017
ABUN	TMAX	-0.4204	0.011
ABUN	ETRAH	0.3331	0.047
DV	hmax	0.3350	0.047

El ACP efectuado con las variables ambientales de ambas temporadas (18 variables), riqueza de especies, la abundancia y la diversidad verdadera, mostró que el primer y segundo componente principal acumulan el 58.16% de la varianza total (Fig. 11). Las variables que tuvieron más contribución en el primer componente son etra (-0.9545), ETRAH (-0.9224), etrah (-0.9028), TMAX (0.8950), tmax (0.878437), TSUE (0.7335), HREL (-0.7315) y hmax (-0.7057). Para el segundo componente las variables con mayor contribución fueron DD (-0.8516) y darb o DARB (-0.6233). En ninguno de los componentes principales se observa una agrupación entre riqueza específica, abundancia o diversidad verdadera con los factores ambientales, pues los niveles de correlación, como se observó en análisis anteriormente son de bajos a medios.

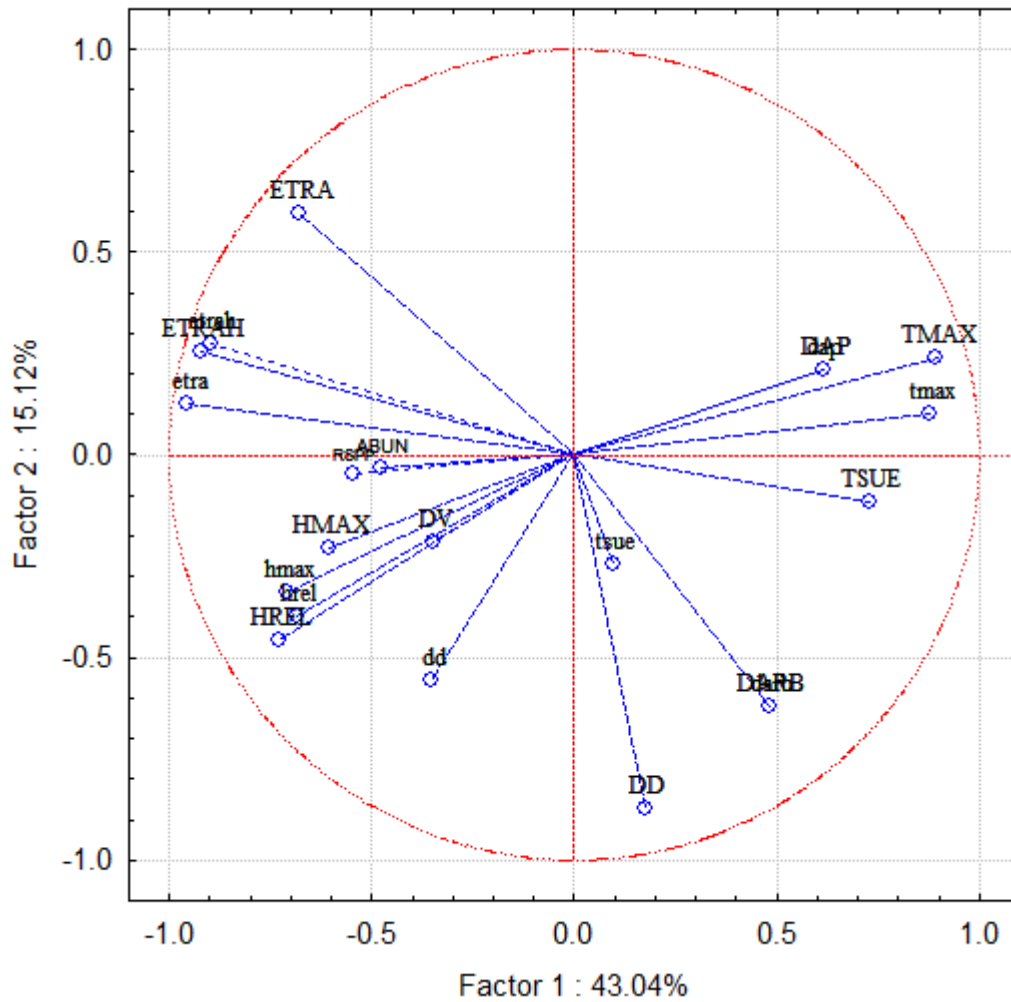


Figura 11. Representación del primer y segundo componente principal de las variables ambientales con la riqueza específica y la abundancia. RSPP= riqueza específica, ABUN= abundancia, DV= diversidad verdadera, DD= densidad del dosel, DAP= diámetro a la altura del pecho, DARB= densidad arbórea, TMAX=temperatura máxima, TSUE= temperatura del suelo, HREL= humedad relativa, HMAX= humedad relativa máxima ETRA= evapotranspiración real anual, ETRAH= evapotranspiración real del mes más húmedo (Las variables ambientales con letra mayúscula corresponden a la temporada lluviosa, en letra minúscula a la temporada seca).

Entre los rasgos funcionales, únicamente AFT presentó una relación significativamente positiva y LoF significativamente negativa con variables ambientales de la temporada de lluvias o sequía (Tabla 9).

Tabla 9. Correlación mediante el coeficiente de Pearson, entre dos rasgos funcionales (AFT y LoF) con Las variables ambientales. RF=rasgos funcionales, VA= variables ambientales, AFT= área foliar total, LoF= longitud foliar, DD= densidad del dosel, DAP= diámetro a la altura del pecho, TMAX= temperatura máxima. Las variables ambientales con letra mayúscula corresponden a la temporada lluviosa, en letra minúscula a la temporada seca.

RF	VA	<i>r</i>	<i>p</i>
AFT	dap	0.3513	0.036
LoF	tmax	-0.4124	0.012
LoF	hrel	0.4667	0.004
LoF	hmax	0.5372	0.001
LoF	DD	0.3756	0.024
AFT	DAP	0.3515	0.036
LoF	TMAX	-0.4482	0.006
LoF	HREL	0.4188	0.011

El ACP en donde se incluyeron las variables ambientales y los rasgos funcionales, mostró claramente la segregación de los rasgos con las variables, los dos primeros componentes acumularon el 53.66% de la varianza (figura 12). Las variables que presentaron una mayor contribución al primer componente fueron etra (-0.9346), TMAX (0.9052), ETRAH (-0.9031), tmax (0.8916), etrah (-0.8839), HREL (-0.7526), TSUE (0.7265) y hrel (-0.7048). Para el segundo componente las variables con mayor contribución fueron rasgos funcionales como AF (0.9040), NoH (0.8502), CMS (0.8311) y AFT (0.7680).

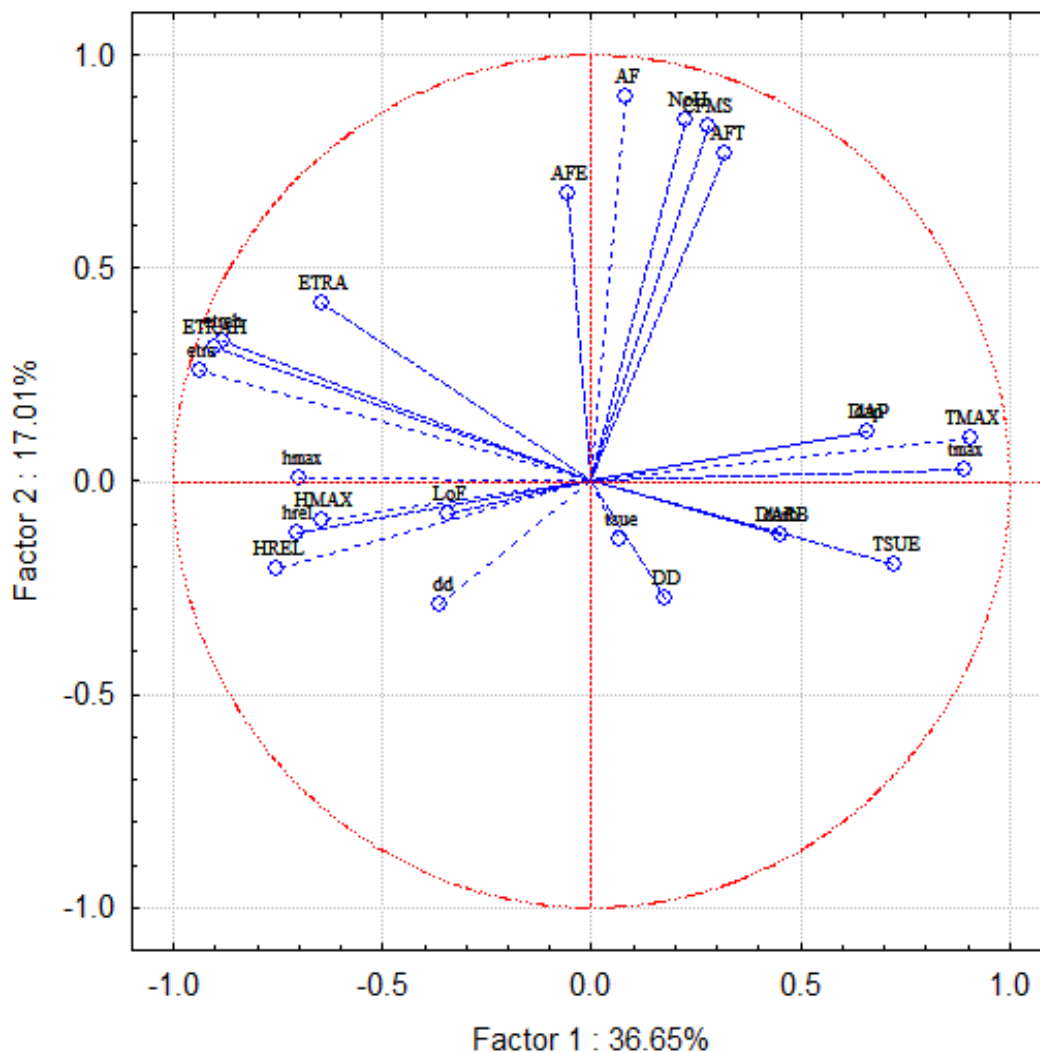


Figura 12. Representación del primer y segundo componente principal de las variables ambientales con los rasgos funcionales. AF= área foliar, AFT= área foliar total, AFE= área foliar específica, CFMS= contenido foliar de materia seca, NoH=número de hojas, LoF= longevidad foliar, DD= densidad del dosel, DAP= diámetro a la altura del pecho, DARB= densidad arbórea, TMAX=temperatura máxima, TSUE= temperatura del suelo, HREL= humedad relativa, HMAX= humedad relativa máxima ETRA= evapotranspiración real anual, ETRAH= evapotranspiración real del mes más húmedo (Las variables ambientales con letra mayúscula corresponden a la temporada lluviosa, en letra minúscula a la temporada seca).

## DISCUSIÓN

### **Diversidad taxonómica**

En el presente estudio se analizaron algunos componentes que determinan la integración o agregación de las comunidades. Los patrones de diversidad biológica (riqueza específica y abundancia) muestran que ésta incrementa en comunidades con mayor disponibilidad de recursos (Halffter *et al.*, 2005). En el neotrópico se ha documentado que el ensamblaje de especies es mayor en comunidades del bosque mesófilo de montaña y bosques tropicales subcaducifolios, subperennifolios o perennifolios (Sánchez-Ramos y Dirzo, 2005; Barradas, 2008; Victoria, 2009; Mejía y Pino, 2010; Henao-Díaz *et al.*, 2012). Sin embargo, a una escala local este patrón puede variar, pues los resultados de nuestra zona de estudio muestran que aunque el BMM posee mayor riqueza específica y abundancia, el índice de diversidad verdadera fue mayor para el BPE. Estas comunidades se encuentran cercanas geográficamente y comparten características del clima, estructura y composición.

La comunidad considerada aquí como BPE presenta algunos elementos característicos del BMM (*Carya* spp., *Liquidambar styraciflua* L., *Magnolia tamaulipana* A. Vázquez), los cuales le dan un carácter de ecotonia (Gual-Díaz y González-Medrano, 2014). Esto hace suponer que la mezcla de factores en esta comunidad promueve una mayor diversidad de orquídeas terrestres.

Por otro lado, las condiciones ambientales similares entre BPE y BMM puede verse reflejada en el valor de recambio entre estas comunidades, comparten la mitad de sus especies de orquídeas terrestres. Mientras que el recambio entre cualquiera de estas dos comunidades con el BTSC es casi nulo; un resultado esperado considerando que entre más alejados se encuentren los sitios, su recambio será mayor debido a diferencias ambientales (Martínez, 2007; Morales, 2009; Viccon, 2009; Zambrano, 2015).

### **Diversidad funcional**

Los resultados coinciden con la literatura en que el BMM, a pesar de su restringida distribución en México, representa el tipo de vegetación más diverso y el que brinda una mayor diversidad de funciones al ecosistema (Gual-Díaz y González-Medrano, 2014). Los

grupos funcionales obtenidos del análisis de conglomerados muestran que el BMM y el BTSC, ambos tienen especies que pertenecen a uno de los tres grupos formados.

A continuación, se describen los grupos funcionales reconocidos entre las especies de orquídeas terrestres, señalando características relacionadas con su respuesta a la variación ambiental:

Grupo 1.- Incluye las orquídeas terrestres cuyas plantas presentan hojas vivas durante seis meses, entre el inicio de la temporada de lluvias y el inicio de la temporada fría. La floración es anual y tiene lugar al finalizar el invierno, una vez que la planta perdió sus hojas; la morfología de sus flores sugiere que podrían ser polinizadas por escarabajos, mariposas o aves (Argue, 2012). La floración representa un costo energético grande para la planta, por lo tanto, al establecerse éstas en sitios con recursos limitados desarrollan hojas y flores en diferentes temporadas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Las plantas crecen en suelos pedregosos, sin gran cantidad de suelo fértil, en lugares expuestos y soleados.

Las plantas presentan valores bajos de AFE y altos de CFMS, características de especies conservativas y de lento crecimiento, que invierten carbono en estructuras de resistencia física. Así las especies desarrollan hojas grandes, numerosas, fibrosas y con muchas nervaduras, aunque duran solo una temporada; pero desarrollan otras estructuras que les permiten almacenar recursos y les proporcionan alta capacidad de propagación vegetativa (clonalidad), lo cual favorece su potencial de colonización en ambientes diferentes o limitantes en recursos. Esta capacidad se relaciona con rasgos regenerativos en las plantas, por lo que las características del grupo pueden ser importantes ante perturbaciones ambientales (Grime 2006).

Grupo 2.- Incluye especies que regeneran constantemente sus hojas a lo largo del año mediante rebrotes, pero sobre todo en la temporada lluviosa. Tienen flores de colores verde o blanco, asociados con una polinización por abejas (Argue, 2012). Su floración es anual y tienen lugar en la temporada seca, cuando las hojas presentan su mayor vigor. Sus plantas se establecen en sitios con alta disponibilidad de recursos o bien, poseen la capacidad de adquirir

grandes cantidades de ellos, lo cual las hace vigorosas y competitivas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

Las plantas presentan valores de AFE que son menores a los de CFMS, lo cual corresponde a un patrón de especies conservativas; sin embargo, al ser herbáceas pequeñas no poseen gran cantidad de materia seca, pero tienen la capacidad de prolongar su longevidad foliar. Aunque las plantas suelen ser de menor talla que las del Grupo 1, también poseen órganos tuberosos que les ayudan a almacenar suficientes recursos y les confieren habilidades de sobrevivencia. Crecen en el sotobosque, se desarrollan bajo el dosel, en zonas sombrías y húmedas. En estas especies la disponibilidad de luz es una limitante, aunque pueden llegar a ser muy abundantes si las condiciones adecuadas se presentan (Pla *et al.*, 2012).

*Grupo 3.*- Incluye a la mayoría de orquídeas terrestres registradas en la zona de estudio, las cuales presentan mayor variación en sus rasgos y características biológicas, por lo que es el grupo más heterogéneo. La mayoría de las especies de este grupo mantienen sus hojas vivas en la planta durante seis meses, sin embargo, existen algunas especies que las poseen solo tres meses o hasta nueve meses, pero todas las desarrollan en la temporada de lluvias. La floración tiene lugar en diferentes estaciones del año; algunas especies pueden presentar hojas al mismo tiempo, a excepción de las que florecen en invierno. Las flores pueden ser de diversos colores, algunas son fragantes; las corolas pueden ser abiertas (como en *Malaxis* o *Cranichis*) algo cerradas o infundibuliformes (como en *Galeoglossum*), o de tipo hipocrateriforme (como en *Mesadenus*), lo que indica que pueden ofrecer recursos a una amplia variedad de polinizadores a lo largo del año (Argue, 2012). Las plantas son de talla pequeña a mediana, se desarrollan bajo la sombra del dosel; presentan órganos de reserva como cormos, raíces tuberosas o engrosadas, por lo cual son persistentes. Se establecen en espacios con acumulación de suelo fértil; entran en latencia completa durante una temporada y al parecer la energía acumulada no siempre es invertida anualmente en la floración, pues durante el muestreo se observaron plantas de este grupo que no desarrollaron inflorescencias, únicamente aumentaron su AF y AFT.

Al parecer existen algunas especies que requieren acumular mayor cantidad de nutrientes para florecer, sería necesario monitorear sus poblaciones para conocer si son plantas anuales que no florecieron, bianuales que podrían florecer en la siguiente temporada, o bien, individuos que se mantienen en latencia vegetativa como se ha observado en especies de ambientes templados, en donde las causas son atribuidas a heladas, falta de precipitación, altas temperaturas en primavera, exceso de sombra o defoliación del dosel. En las tres comunidades que se estudiaron existen individuos que no florecieron, lo cual puede ser un patrón de incidencia que maximiza su *fitness*, considerando que la latencia puede tener efectos positivos en las tasas de crecimiento poblacional y por lo tanto en su diversidad (Juárez *et al.*, 2014).

En general, los grupos obtenidos no presentaron homogeneidad taxonómica, es decir, las especies se agruparon indistintamente de las subfamilias o géneros a los que pertenecen, la explicación puede ser la convergencia de linajes en los rasgos dentro de los grupos, que se dio lugar a lo largo de su historia evolutiva. Esto sugiere que la diversidad funcional responde principalmente a factores ecológicos más que aspectos filogenéticos o taxonómicos (Saldaña-Acosta *et al.*, 2008).

Una de las principales hipótesis en los estudios sobre diversidad funcional es que la diversidad específica no tiene una relación significativa sobre esta, tal como se ha documentado en estudios recientes (Arellano-Rivas *et al.* 2016). En este estudio se obtuvieron valores de diversidad verdadera y funcional que sugieren lo mismo.

De acuerdo a los valores que arrojó el índice de diversidad funcional (Rao). La comunidad de BMM, que presentó la mayor riqueza de especies, tuvo también la mayor diversidad funcional. No obstante, el BTSC que presentó el menor número de especies, tuvo una diversidad funcional alta, con un valor de Rao muy cercano al del BMM.

Por otro lado, el BPE que posee la misma riqueza específica que el BMM, obtuvo la menor diversidad específica (valor de Rao). La mejor explicación es que un lugar puede tener una baja diversidad funcional y una elevada riqueza de especies si existe redundancia funcional, esto ocurre cuando distintas especies comparten el mismo nicho ecológico o llevan a cabo la



misma función en el ecosistema (Mouchet *et al.*, 2010; Pla *et al.*, 2012; Morandeira y Kandus, 2017b).

La gran mayoría de especies que se encontraron en el BPE no son visibles durante la primavera (es decir, no poseen hojas o flores), a excepción de algunos individuos de *Cyclopogon rivulare* y *Cyclopogon aff. caerensis* que se observaron con hojas. Durante la primavera las temperaturas se elevan y el ambiente puede mantenerse muy seco; las especies de este bosque son fisiológicamente más activas y abundantes cuando el ambiente es más húmedo, por lo tanto, las especies podrían coexistir debido a que aprovechan los recursos hídricos de la misma manera o existe superposición de nichos (Morandeira y Kandus, 2017b)

Por ejemplo, especies del género *Ponthieva* normalmente se desarrollan entre el musgo y suelo acumulado en las grietas o cavidades de rocas grandes, sin embargo rara vez se mezclan los individuos de las diferentes especies que crecen en la misma temporada. Lo mismo sucede entre especies de diferentes géneros como *Habenaria zamudioana* y *Cyclopogon aff. caerensis*, ambas especies crecen sobre hojarasca, desarrollan sus flores y son abundantes en la misma temporada, a pesar de ello sus individuos no se mezclan, crecen en agregados que se encuentran bien delimitados. Suponiendo que, en parte, esto se debe a la composición de hongos micorrizógenos que se encuentren en el sustrato de los individuos de cada especie, la cual puede ser muy específica (Dearnaley, 2007), las especies podrían tener rangos similares de requerimientos hídricos, pero diferencias en sus asociaciones micorrícicas, y así coexistir.

Las especies que se desarrollan en el BPE parecen ser más redundantes en sus funciones, eso significa que si ocurre una perturbación en el lugar (como un incendio, una sequía extrema o algún factor antropológico) y algunas especies se pierden, la redundancia otorgaría una mayor estabilidad o resiliencia en la comunidad. Al conocer si orquídeas terrestres otorgan características de regeneración en bosques de pino-encino, se tiene un panorama más amplio sobre la diversidad funcional y se entiende que debe ser interpretada cuidadosamente ya que en términos funcionales una baja diversidad no siempre es negativo (Thompson, 2011; Salgado-Negret *et al.*, 2015).

En cuanto a los valores obtenidos de las métricas multivariadas DPFP y DPFC, ambos resultados fueron mayores para el BTSC. Los valores obtenidos en la primera métrica indican que existe una elevada diversidad funcional en este tipo de bosque, lo que se soporta con los

valores de la segunda métrica que además indica la poca redundancia funcional que existe entre sus especies de orquídeas.

Contrastando los valores de diversidad verdadera obtenidos, se entiende que una comunidad puede ser diversa funcionalmente a pesar de una baja riqueza específica y una baja abundancia.

La homogeneidad de la distribución de los valores de las abundancias (equitatividad) tampoco parece contribuir en la diferenciación de rasgos funcionales, las abundancias de las especies de orquídeas no se reparten equitativamente en el BTSC.

En algunas comunidades los recursos son limitados y las condiciones extremas, por lo que las especies podrían llevar a cabo estrategias adaptativas muy diferentes para enfrentar condiciones semejantes o llevar a cabo funciones muy similares, esto es un patrón en ambientes subtropicales (Poorter, 2009).

Teóricamente los ambientes con gran cantidad de recursos ofrecen mayor variedad de nichos en donde pueden coexistir un elevado número de especies y con ello diferentes estrategias de vida, es decir, tendrán una mayor diversidad funcional. Por el contrario, los ambientes con recursos limitados que mantienen condiciones de estrés (alta radicación, suelos pobres en nutrientes, escasos recursos hídricos), representan un fuerte filtro ambiental para muchas especies, resultando en una baja diversidad específica, en donde es posible pensar que las estrategias adaptativas son escasas y por lo tanto la diversidad funcional es menor (Poorter, 2009; Arellano- Rivas *et al.*, 2016; Chacon-Labella *et al.*, 2016). Sin embargo, se han encontrado variaciones en este patrón, como señalan nuestros resultados.

EL BTSC presenta gran variación ambiental a lo largo del año, por ello está sometida a disturbios constantes y condiciones climáticas de estrés que han promovido la dispersión o diferenciación de los rasgos funcionales (diversidad funcional) de las orquídeas terrestres, de acuerdo a nuestros resultados obtenidos.

Los estudios que analizan la estructura funcional de las comunidades vegetales mediante los rasgos de las especies que las integran, aún son escasos, aunque algunos, han explorado los mecanismos que dirigen el ensamble en ciertos tipos de comunidades (Cornwell y Ackerly, 2009; Poorter, 2009; Chacon-Labella *et al.*, 2016; Gould *et al.*, 2016). Los resultados de éstos

han permitido detectar patrones funcionales que difieren entre tipos de ambientes, dejando claro que este proceso puede estar determinado por factores abióticos (como variables climáticas) o bióticos (como los mismos rasgos funcionales o las asociaciones entre especies), siendo éstos últimos los que poseen una gran relevancia para la interpretación.

El PPC que se obtuvo para cada rasgo, mostro que el BPE posee valores promedio que varían ampliamente con respecto a las otras comunidades; el AF y el AFT que se relacionan positivamente con la tasa fotosintética y la fertilidad de los suelos respectivamente, arrojaron valores inferiores a comparación del BMM y BTSC.

Con lo anterior se puede suponer que el intercambio gaseoso es menos intenso en el bosque de pino-encino y que el sitio posee menor disponibilidad de recursos, sin embargo los valores obtenidos de AFE (mayores para el BPE respecto a las otras comunidades) permiten mejorar la interpretación: el área foliar específica tiende a ser mayor en sitios ricos en nutrientes y refleja la variabilidad en estrategias competitivas y de tolerancia al estrés, relacionadas con el crecimiento rápido de la planta, lo que indicaría procesos de obtención de recursos relacionado a tasas de absorción (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Salgado-Negret *et al.*, 2015; Morandeira y Kandus, 2017b). Este tipo de bosque es estacional, y solo en una temporada del año hay mayor disponibilidad de recursos hídricos, por lo tanto, cuando esto ocurre las especies que ahí crecen deben adquirirlos rápidamente.

El BPE posee altos valores de AFE y bajos valores de CFMS, así como de longevidad foliar; estos rasgos corresponden a especies herbáceas que habitan en sitios donde los recursos son aprovechados rápidamente por las plantas (Saldaña-Acosta *et al.*, 2008; Salgado-Negret *et al.*, 2015; Montes-Pulido *et al.*, 2017).

En cuanto al BMM, aquí se presentaron valores intermedios para CFMS, pero el AFE registró los valores más altos entre las tres comunidades estudiadas. Este tipo de vegetación mantiene condiciones más estables a lo largo del año, aquí los recursos hídricos se encuentran más disponibles a lo largo del año, durante la temporada más seca en forma de neblinas, así como una elevada cantidad de recursos edáficos e interacciones complejas entre organismos. Esto

coloca al BMM como la asociación vegetal más rica en cuanto a especies, recursos disponibles y diversidad funcional (Gual-Díaz y González-Medrano, 2014), como se observó en este estudio.

En el BTSC se observaron los valores más altos de CFMS y los más bajos para AFE, un patrón que corresponde a especies herbáceas que invierten carbono en estructuras resistentes que les permitan soportar las condiciones adversas del ambiente debido al constante estrés hídrico o disturbio ambiental (Poorter, 2009; Chacon-Labelle *et al.*, 2016). Durante la temporada de sequía muchas especies arbóreas pierden sus hojas y esto permite que una mayor cantidad de radiación llegue al sotobosque, mientras que la humedad relativa puede llegar a valores de cero. En la temporada lluviosa las condiciones contrastan, las lluvias son abundantes y los arboles caducifolios recobran el follaje, por lo tanto, el ingreso de agua a la comunidad es mucho mayor, igual que la humedad que se mantiene en el ambiente.

El BTSC de la zona de estudio presentó menor riqueza específica y abundancia de orquídeas terrestres, tiene limitaciones en el uso de sus recursos y, aun así, posee un valor de diversidad funcional elevado. En este caso, los valores de los rasgos funcionales para las especies de esta comunidad varían considerablemente y eso eleva su diversidad funcional. Esto sugiere que existen otros mecanismos de ensamble incomprendidos o incluso desconocidos; se requiere realizar otros estudios en otros ambientes, con diferentes grupos taxonómicos e incluyendo otras variables de efecto o de respuesta.

En cuanto a las correlaciones entre rasgos funcionales, los resultados del estudio coinciden con los patrones obtenidos en otras investigaciones respecto a la relación negativa entre el AFE y el CFMS (Conwell y Ackerly 2009; Salgado-Negret *et al.*, 2015; Chaco-Labelle *et al.*, 2016), sin embargo, esta fue la única relación que se encontró para el AFE. Similar al estudio de Saldaña-Acosta *et al.* (2008) y de acuerdo al ANOVA y un ACP entre los rasgos funcionales de las orquídeas terrestres, el AFE no resulto significativa como explicación de la variación entre las especies, tuvo bajos niveles de correlación con otros rasgos funcionales y en el ACP no se asoció fuertemente en el primer componente, pero si en el segundo, mostrando el comportamiento más independiente entre todos los rasgos.

Del conjunto de rasgos, el AFE presento una gran variación entre las especies ( $0.1 - 3.7 \text{ cm}^2 \text{ mg}^{-1}$ ) y tuvo menor relevancia en la segregación de grupos funcionales, este rasgo esta

correlacionado positivamente con la tasa fotosintética máxima (Morandeira y Kandus, 2017b), esto sugiere que las orquídeas terrestres han adquirido estrategias diversas para el proceso de la fotosíntesis, pero que funcionalmente, la contribución general en el intercambio gaseoso de las orquídeas terrestres dentro de las comunidades de estudio es baja ya que el AFT de estas plantas es muy reducida a comparación de otras especies más vigorosas como los árboles.

### **Relación de las variables ambientales con la diversidad taxonómica y funcional de las orquídeas terrestres.**

En este estudio se planteó la idea de que las orquídeas terrestres (riqueza de especies, abundancia y diversidad verdadera) responden principalmente a variables como la temperatura, humedad relativa (López-Mata *et al.*, 2011 y Ruacho-González *et al.*, 2013) y aquellas relacionadas con la luminosidad en su hábitat (DAP y DD). Los resultados obtenidos no corroboran eso del todo, pues la correlación entre esas variables fue significativa pero baja. Pese a esto se puede notar que la diversidad aumenta cuando el suministro hídrico se incrementa y disminuye cuando la temperatura se incrementa también; por ejemplo, en el BTSC se registró el menor número de individuos y las temperaturas más elevadas.

En general, las variables ambientales aquí evaluadas explicaron escasamente la riqueza, abundancia y diversidad verdadera de las orquídeas terrestres, a diferencia de lo que se ha encontrado con otros grupos de plantas para las cuales las variables climáticas tienen una mayor influencia. Así, las orquídeas terrestres parecen responder a otros factores de la comunidad, por ejemplo, las relaciones ecológicas que establecen con otros organismos (Whigham. y Willems. 2003). Algunos estudios mencionan que componentes bióticos también pueden formar parte de un filtro ambiental (Cornwell y Ackerly, 2009; Chacon-Labela *et al.*, 2016; Gould *et al.*, 2016); por ejemplo, algunas características de las especies pueden modificar el ambiente, incrementando o disminuyendo recursos como los nutrientes del suelo, interactuando con organismos del suelo (hongos micorrizógenos) o modificando propiedades químicas del suelo (mediante secreciones de las raíces). Por lo tanto, para las comunidades de orquídeas terrestres es posible considerar la presencia de otros organismos como una condición ambiental necesaria para su persistencia. Con esto es válido

pensar que los hongos micorrízicos de las orquídeas terrestres, así como la disponibilidad de polinizadores, son factores bióticos que podrían explicar mejor su diversidad a diferencia de los factores abióticos (Brundrett, 2007; Dearnaley, 2007; Otero *et al.*, Swarts y Dixon, 2009b; De Long *et al.*, 2013; Lucas *et al.*, 2014).

### **Posibles mecanismos de ensamble en comunidades de orquídeas terrestres**

Aunque aquí no se realizaron análisis que evalúen mecanismos bióticos particulares para que ocurra el ensamblaje de especies, es posible sugerir que las orquídeas terrestres del BMM se ensamblan por mecanismos de competencia, ya que en ambientes altamente productivos como este bosque (Saldaña-Acosta *et al.*, 2008; Gual-Díaz y González-Medrano, 2014), una elevada riqueza de especies puede coexistir compitiendo por los mismos recursos. Para probar esto sería importante considerar el uso de isotopos radioactivos que permitan incluir rasgos más específicos, por ejemplo los niveles de  $\delta^{13}\text{C}$  en las hojas que se relaciona al uso eficiente del agua; o los niveles de  $\delta^{15}\text{N}$  que revela los efectos de relaciones micorrízicas (Chacon-Labela *et al.*, 2016). Lo anterior considerando que los recursos hídricos tienen mayor relación con la diversidad de orquídeas terrestres y las relaciones micorrízicas, que son obligadas, proporcionan cantidades de nutrientes a estas plantas (Dearnaley, 2007).

Respecto al BPE los mecanismos sugeridos son diferentes: el ensamblaje podría ocurrir por facilitación, más que competencia, ya que, aunque también existe una alta riqueza de especies, existe una baja variabilidad en los rasgos y por lo tanto una menor diversidad funcional. Las especies de la comunidad permiten el establecimiento de otras funcionalmente similares, porque los recursos disponibles son suficientes y pueden ser aprovechados por diferentes especies (Chacon-Labela *et al.*, 2016).

En bosques caducifolios existe un fuerte control climático, a diferencia de los que tienden a ser perennifolios. La longevidad foliar se relaciona negativamente con la radiación; la mayoría de las orquídeas terrestres que crecen en el BTSC desarrollan sus hojas cuando rebrotan las de los árboles que las perdieron, al inicio la temporada de lluvias. Aquí la mayoría de orquídeas terrestres se establecen en lugares con mayor exposición a la luz y tienen mayor área foliar, lo que les permite crecer más rápido. Este crecimiento también ocurre a nivel de órganos de almacenamiento y clonación (subterráneos), por lo tanto, el

mecanismo de ensamble en este tipo bosque podría relacionarse al *trade-off* en crecimiento por alta o baja radiación que reciben las plantas (Poorter, 2009). Considerando el filtro restrictivo del BTSC y su baja diversidad específica, es posible pensar que las especies que se establecen en este bosque son altamente tolerantes al estrés y no altamente competitivas.

## CONCLUSIONES

Los componentes funcionales le dan otro valor a la diversidad y vale la pena estimarlos teniendo en cuenta que tanto la riqueza como la abundancia son necesarios en la interpretación de procesos funcionales. Analizar la diversidad funcional es necesario porque arroja información diferente de la taxonómica, pero adquiere importancia porque simplifica la riqueza específica, la abundancia y la diferenciación de estrategias adaptativas entre las especies en un solo valor.

La diversidad funcional de una comunidad, medida a través de rasgos de orquídeas terrestres, no depende del incremento de la riqueza específica, ni de la abundancia, por ello a nivel de comunidad, valores funcionales altos no siempre están vinculados con funciones ecosistémicas, depende del grupo taxonómico y de la forma de vida de las especies que se analicen.

Las orquídeas terrestres son sensibles ecológicamente, sin embargo la similitud funcional que poseen, las convierte en un grupo resistente ante los cambios ambientales en lugares donde su diversidad taxonómica es elevada, esto, en una comunidad contribuye a mantener el equilibrio de funciones.

Las orquídeas terrestres son importantes para la dinámica de las comunidades donde crecen, porque contribuyen fuertemente con su diversidad taxonómica, sin embargo a pesar sus elevadas abundancias, su biomasa foliar es muy reducida para tener una fuerte influencia en las tasas fotosintéticas.

Es un hecho que la heterogeneidad ambiental promueve un alta diversidad taxonómica y funcional de las orquídeas terrestres. La diversidad en ambos componentes no depende completamente de la variación que existe entre el climática, responden a condiciones más complejas del ambiente como interacciones específicas, que se refleja en la redundancia funcional que presentan las especies.



## RECOMENDACIONES

Realizar estudios similares donde se incluya otros tipos de vegetación y ecotonos que se formen para conocer mejor los patrones sobre la diversidad funcional en este grupo de plantas.

Extender estos estudios al gradiente altitudinal completo de la zona de estudio para una mejor representación de su heterogeneidad ambiental. Sin embargo, es necesario resaltar la importancia de incluir factores bióticos (relaciones micorrícicas y con polinizadores) como filtros ambientales para la interpretación funcional en comunidades de orquídeas terrestres.

Contrastar los resultados de este estudio con los realizados en otros sitios conservados y degradados en el estado de Tamaulipas, ya que, aunque se concluye que una baja diversidad funcional puede ser positiva para el restablecimiento de funciones en una comunidad, aseverar esto requerirá de trabajo en campo en sitios degradados que están siendo restaurados.

En cuanto a la selección de rasgos funcionales de orquídeas terrestres, se sugiere incluir aquellos relacionados con las tasas de absorción de agua y nutrientes, los cuales a su vez se asocian al potencial regenerativo y de escape a la sequía. Con ello se podría conocer las funciones o servicios que las orquídeas terrestres proporcionan en su comunidad.

Por último, es recomendable realizar algunos estudios demográficos en orquídeas terrestres de la reserva que consideren su etapa de dormancia y permitan conocer dinámicas poblacionales que no necesariamente son anuales, o bien, que poseen requerimientos ecológicos más específicos para su éxito reproductivo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre Calderón, O. A., J. Corral-Rivas, B. Vargas Larreta y Javier Jiménez Pérez. 2008. Evaluación de modelos de diversidad-abundancia del estrato arbóreo en un bosque de niebla. *Revista Fitotécnica Mexicana* 31 (3): 281-289.
- Aiba, M., H. Kurokawa, Y. Onoda, M. Oguro, T. Nakashizuka y T. Masaki. 2016. Context-dependent changes in the functional composition on tree communities along successional gradient after land-use change. *Journal of Ecology* doi: 10.1111/1365-2745.12597
- Alanís Flores, G. J. 2004. Florística de Nuevo León. En: I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.), Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental. Las Prensas de Ciencias. México, D.F., 243-258 pp.
- Almaguer Sierra, P. 2005. Fisiografía del estado de Tamaulipas. En: L. Barrientos Lozano, A. Correa Sandoval, J., V. Horta Vega y J. García Jiménez (eds.), Biodiversidad Tamaulipeca. Vol. 1. Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Tamaulipas, México, 2-20 pp.
- Arellano-Rivas, A., J. Arturo De-Nova y M. A. Munguía-Rosas. 2016. Patch isolation and shape predict plant functional diversity in a naturally fragmented forest. *Journal of Plant Ecology* doi:10.1093/jpe/rtw119
- Barradas, Paciencia, M. L. 2008. Diversidad de pteridófitas em gradientes de altitude na Mata Atlântica do Estado do Paraná, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP. 229 pp.
- Bing-Hua, L. y W. Xiao-Hui. 2010. Plant functional group classifications and generalized hierarchical framework of plant functional traits. *Africal Journal of Biotechnology* 54 (9): 9208-9213.
- Bravo-Monasterio, P., J. San Martín y G. Baeza-H. 2012. Distribución, abundancia y fenología de orquídeas en un bosque caducifolio endémico de Chile Central. *Polibotánica* 33: 117- 129.
- Brundrett, M. C. 2007. Scientific approaches to Australian temperate terrestrial. *Australian Journal of Botany* 55: 293–307.
- Boenisch, G. y J. Kattge. 2014. Quantifying and scaling global plant trait diversity. <https://www.try-db.org/TryWeb/Home.php>
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of vegetation Science* 16: 533-540.
- Cadotte, M. W., R. Dinnage y D. Tilman. 2012. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology* 93 (8): S223-S233.
- Castro, D. S., C. Vergara y C. Arellano. 2008. Distribución de la riqueza y composición taxonómica y grupos funcionales de hormigas del suelo a lo largo de un gradiente altitudinal en el refugio de vida silvestre La Quipampa Lambayeque-Perú. *Ecología aplicada* 7 (1,2): 2008.
- Ceja Romero, J., A. Espejo Serna, A. Mendoza Ruiz y B. Pérez García. 2008. Las plantas epifitas, su diversidad e importancia. *Ciencias* 91: 35-41.
- Chacon-Labela, J., M. de la Cruz, D. S. Pescador y A. Escudero. 2016. Individual species affect plant traits structure in their surroundings: evidence of functional mechanisms of assembly. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-016-3547-z

- Chase, M. W., K. M. Cameron, J. V. Freudenstein, A. M. Pridgeon, G. Salazar, C. Van Den Berg y A. Schuiteman. 2015. Botanical Journal of the Linnean Society. 177: 151-174.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7: 241-253.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateSWin910: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Versión 9.1.0. Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut, USA.
- CONAGUA. 2015. Comisión Nacional del Agua
- Cordova, J. y R. F. Del Castillo. 2001. Changes in epiphyte cover in three chronosequences in a Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. *Dissertationes Botanicae* 346: 79-94.
- Cornwell, W. K. y D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79(1): 109–126.
- Cottenie, k. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8: 1175–1182.
- Coux, C., R. Rader, I. Bartomeus y J. M. Tylianakis. 2016. Linking species functional roles to their network roles. *Ecology Letters* 19: 762-770.
- Davison, J., M. Moora, T. Jairus, M. Vasar, M. Opik y M. Zobel. 2016. Hierarchical assembly rules in arbuscular mycorrhizal (AM) fungal communities. *Soil Biology & Biochemistry* 97: 63-70.
- Dearnaley, J. D. W. 2007. Further advances in orchid mycorrhizal research. *Mycorrhiza* 17:475-486
- De Bello, F., C. P. Carmona, J. Leps, Robert Szava-Kovats y M. Pärtel. 2016. Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-016-3546-0.
- De la Riva, E. G., I.M. Pérez-Ramos, C.M. Navarro-Fernández, M. Olmo, T. Marañón, R. Villar. 2014. Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas* 23(2): 82-89.
- Di Rienzo, J. A., F. Cassanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, C. W. Robledo. 2010. InfoStat. Grupo InfoStat. FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dummel, C. J. y M. A. Pinazo. 2013. Efecto de las variables del paisaje y de rodal sobre la diversidad de especies arbóreas en el sotobosque de plantaciones de *Pinus taeda* en la provincia de Misiones, Argentina. *Bosque* 34 (3): 331-342.
- Dressler, R. L. 1961. Tropical Orchids Near the Texas Border. *American Orchid Society* 12(30): 961-965.
- Escudero, A. y F. Valladares. 2016. Trait-based plant ecology: moving towards a unifying species coexistence theory. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-016-3578-5
- Fargione, J., C. S. Brown y D. Tilman. 2004. Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. *PNAS* 101(101): 8916-8920.
- Fine, P.V. A. y C. Baraloto. 2016. Habitat Endemism in White-sand Forests: Insights into the Mechanisms of Lineage Diversification and Community Assembly of the Neotropical Flora. *Biotropica* 48 (1): 24-33.
- Focho, D. A., B. A. Fonge, A. G. Fongod y S. E. Essomo. 2010. A study of the distribution and diversity of the Family Orchidaceae on some selected lava flows

- of Mount Cameroon. *African Journal of Environmental Science and Technology* 4(5): 263-273
- García Balcázar, N. H. 2012. Preferencia de hospederos y distribución espacial de epífitas vasculares en un fragmento de bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biósfera “El Cielo”, Gómez Farías, Tamaulipas. Seminario de Posgrado, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, N. L., 121-131 pp.
- García Morales, L. J., A. E. Estrada Castellón y J. García. 2014. Florística y vegetación del Área Natural Protegida Altas Cumbres, Tamaulipas. En: L. Barrientos Lozano, A. Correa Sandoval, J. V. Horta Vega y J. García Jiménez (eds.), Biodiversidad Tamaulipeca. Vol. 2. Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Tamaulipas., México, 15-73 pp.
- Georgelin, E. y N. Loeuille. 2016. Evolutionary response of plant interaction traits to nutrient enrichment modifies the assembly and structure of antagonistic-mutualistic communities structure of antagonistic mutualistic communities. *Journal of Ecology* 104: 193-205.
- GET-IEA (Gobierno del Estado de Tamaulipas-Instituto de Ecología Aplicada-UAT). 2013. Programa de manejo de la Reserva de la Biósfera El Cielo. Primera edición, Cd. Victoria, Tamaulipas, México, 240 pp.
- Gómez-Mendoza, L., L. Galicia y R. Aguilar-Santelises. 2008. Sensibilidad de grupos funcionales al cambio climático en la Sierra Norte de Oaxaca, México. *Boletín del Instituto de Geografía UNAM* 67: 76-100.
- Gould, I. J., J. N. Quinton, A. Weigelt, G. B. De Deyn y R. D. Bardgett. 2016. Plant diversity and root traits benefit physical properties key to soil function in grasslands. *Ecology letters* doi: 10.1111/ele.12652
- Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26–31.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate filter and founder effects. *Journal Ecological* 86: 902-910.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 982 (111): 1169-1194.
- Gual-Díaz, M. y F. González-Medrano. 2014. Los bosques mesófilos de montaña en México. En: Gual-Díaz, M. y A. Rendón-Correa (eds.), *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 27-67 pp.
- Hágsater, E., M. A. Soto Arenas, G. A. Salazar Chávez, R. Jiménez Machorro, M. A. López Rosas y R. L. Dressler. 2005. Las Orquídeas de México. Redacta, México, 304 pp.
- Halfpeter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). 2005. Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza
- Halfpeter, G., J. Llorente-Bousquets y J.J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeográfica histórica, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, 67-86 pp.

- Henao-Díaz, L. F., N. M. Pacheco-Fernández, S. Argüello-Bernal, M. M. Moreno-Arocha y P. R. Stevenson. 2012. Patrones de diversidad de epífitas en bosques de tierras bajas y subandinos. *Colombia Forestal* 15(2): 161-172.
- Hernández López, T. J. 2010. La Orquídeoflora en la porción sur de la Sierra de Tamaulipas, México: Diversidad y algunos aspectos ecológicos. Tesis de licenciatura, Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Cd. Victoria, Tams., 112 pp.
- Hernández-Rosas, J. I. 1999. Diversidad de grupos funcionales de plantas de dosel de un bosque húmedo tropical de Alto Orinoco, Estado Amazonas, Venezuela. *Ecotropicos* 12 (1): 33-48.
- Herrera, C. M. 1984. Tipos morfológicos y funcionales en plantas del Matorral mediterráneo a Sur de España. *Sydia Oecologia* 5: 7-34.
- Herrera Monsivais, M. C. 2004. Orquídeas de Tamaulipas: Diversidad y distribución “Guía de Campo”. Investigación y desarrollo Tecnológico, Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Cd. Victoria, Tams., 35 pp.
- Horn, S., S. Hempel, M. Ristow, M. C. Rilling, I. Kowarik y T. Caruso. 2015. Plant community assembly at small scales: Spatial vs. environmental factors in a European grassland. *Acta Oecologica* 63: 56 -62.
- INEGI. 2015. Simulador de Flujos de Agua de Cuencas Hidrográficas.
- Jain, A. K. 2010. Data clustering: 50 years beyond K-means. *Pattern Recognition Letters* 31: 651-666.
- Jiménez Bautista. 2014. Impacto sobre el aprovechamiento forestal de las epífitas en un bosque de pino-encino en la Sierra Norte de Oaxaca, México. Tesis de maestría, El Colegio de la Frontera sur, Tapachula, Chiapas, México, 138 pp.
- Johnston, M. C., K. Nixon, G. L. Nesom y M. Martínez. 1989. Listado de plantas vasculares conocidas en la Sierra de Guatemala, Gómez Farías, Tamaulipas. *Biotam* 1: 21-33.
- Juárez, L., C. Montana y M. Franco. 2014. The viability of two populations of the terrestrial orchid *Cyclopogon luteoalbus* in a fragmented tropical mountain cloud forest: Dormancy delays extinction. *Biological Conservation* 170:162-168.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3 (2):157-164.
- Kooyman, R. y M. Rossetto. 2008. Definition of plant functional groups for informing implementation scenarios in resource-limited multi-species recovery planning. *Biodiversity Conservation* 17:2917–2937.
- Kraft, N. J. B. 2014. Assembly of Plant Communities. En: R.K. Monson (ed.), Ecology and the Environment, *The Plant Sciences* DOI 10.1007/978-1-4614-7501-9\_
- Lacaille Múzquiz, J. L. 2005. Las Orquídeas. En: G. Sánchez-Ramos, P. Reyes-Castillo y R. Dirzo (eds.), Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Universidad Autónoma de Tamaulipas. 235-243 pp.
- Larson, J. E. y J. L. Funk. 2016. Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal Ecology* doi: 10.1111/1365-2745.12613
- Linares-Palomino, R., V. Cardona, E. I. Henning, I. Hensen, D. Hoffmann, J. Lenzion, D. Soto, S. K. Herzog, M. Kessler. 2009. Non-woody life-form contribution to vascular plant species richness in a tropical American forest. *Plant Ecology* 201:87-99.

- López-Mata, L., J. L. Villaseñor, G. Cruz-Cárdenas, E. Ortiz y C. Ortiz-Solorio. 2011. Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Botanical Sciences* 90 (1): 27-36.
- Lorea, L., M. M. Brassiolo, C. Gomez. 2008. Abundancia y diversidad de lianas en un bosque del Chaco húmedo argentino. *Quebracho - Revista de Ciencias Forestales* 16: 41-50.
- Magurran, A. E. 2010. What is biodiversity? *BMC Biology* 8: 145.
- Malda-Barrera, G. 1990. Plantas Vasculares raras, amenazadas y en peligro de extinción en Tamaulipas, México. *Biotam*. 2 (2): 55-61.
- Martin, P. S., C. Robins y W. Heed. 1954. Birds and biogeography of the sierra de Tamaulipas, an isolated pine-oak habitat. *Wilson Bull.* 66:38-57
- Martin, P. S. 1955. Zonal distribution of vertebrates in a Mexican cloud forest. *American Naturalist* 89: 347-361.
- Martínez Feria, A. 2007. Diversidad de orquídeas epífitas en el Faro, San Pedro Teutila, Oaxaca, México, Tesis de Licenciatura, Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca, Xoxocotlán, Oax., 108 pp.
- Martínez, R., M. 2008. Grupos funcionales, en: Capital natural de México, Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México. 365-412 pp.
- Mason, W. H., K. MacGilliray, J. B. Steel y J. B. Wilson. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.
- Mason, W. H., D. Mouillot, W. G. Lee and J. B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *OIKOS*.111: 112-118.
- Mason, W. H. y F. de Bello. 2013. Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science* 24:777-780.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher y M. Westoby. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution* 4 (21): 178-185.
- Morandeira, N. S. y P. Kandus. 2017a. Do taxonomic, phylogenetic and functional plant  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity reflect environmental patterns in the Lower Paraná River floodplain? *Plant Ecology & Diversity* doi.org/10.1080/17550874.2017.1315838
- Morandeira, N. S. y P. Kandus. 2017b. Plant functional types and trait values in the Paraná River floodplain: Modelling their association with environmental features. *Flora* 220: 63-73.
- Mouchet, M. A., S. Ville´ger, N. W. H. Mason y D. Mouillot 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876.
- Mejía Rosero, H. y N. Pino Benítez. 2010. Diversidad de orquídeas epífitas en un bosque húmedo tropical (bh-t) del departamento del Chocó, Colombia. *Acta biológica Colombiana* 15 (2): 37-46.
- Montes-Pulido, C. R., A. Parrado-Rosselli y E. Álvarez-Dávila. 2017. Tipos funcionales de plantas como estimadores de carbono en bosque seco del Caribe colombiano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 241-249
- Morales Linares, J. 2009. Diversidad de orquídeas en cuatro ambientes del Ejido Rancho Viejo-Palmarejo, Municipio de Emiliano Zapata, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología Universidad Veracruzana, Xalapa, Ver., 105 pp.

- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. España, 84 pp.
- Moreno, C.E., Barragán, F., Pineda, E., Pavon, N.P., 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82, 1249–1261.
- Nathan, J., Y. Osem, M. Shachak y E. Meron. 2016. Linking functional diversity to resource availability and disturbance: a mechanistic approach for water-limited plant communities. *Journal Ecology* 104: 419-429.
- Negoita, L., J. D. Fridley, M. V. Lomolino, G. Mittelhauser, J. M. Craine y E. Weiher. 2016. Isolation-driven functional assembly of plant communities on Island. *Ecography* 39: 001-012.
- Newman, B. 2009. Orchids as indicator of ecosystem health in urban bushland fragments. Tesis de doctorado, Murdoch University, 235 pp.
- Nunes-Freitas, A. F., T. C. Rocha-Pessôa, L. Cogliatti-Carvalho y C. F. Duarte Rocha. 2006. Bromeliaceae da restinga da Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul: composição, abundância e similaridade da comunidade. *Acta Botanica Brasilica* 20(3): 709-717.
- Odum, E. O. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Ortega-Larrocea, M. y M. Rangel-Villafranco. 2007. Fungus-assisted reintroduction and long-term survival of two mexican terrestrial orchids in the natural habitat. *Lankesteriana* 7 (1-2): 317-321.
- Pavón, N. P., H. Hernández-Trejo y V. Rico-Gray. 2000. Distribution of Plant Life Forms along an Altitudinal Gradient in the Semi-Arid Valley of Zapotitlán, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 11 (1): 39-42 pp.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. Bret-Harte, W. Cornwell, J. Craine, D. Gurvich, C. Urcelay, E. Veneklaas, P. Reich, L. Poorter, I. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. Morgan, H. ter Steege, M. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. Staver, S. Aquino y J. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Parra, S. E. 2012. Efecto de los patrones del paisaje sobre la diversidad de orquídeas de bosques nublados del Valle del Cauca. Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia Ciencias, Departamento de Biología Bogotá, Colombia. 92 pp.
- Paula, S. y J. G. Pausas. 2011. Root traits explain different foraging strategies between resprouting life histories. *Oecologia* 165: 321-331.
- Pla, L., F. Casanoves y J. Di Rienzo. 2012. Quantifying Functional Biodiversity. Springer Dordrecht Heidelberg London New York. 98 pp.
- Poorter. 2009. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* 181: 890-900.
- R Development Core Team. 2015. R: The R Foundation for Statistical Computing. Available online at <http://www.Rproject.org>.
- Rasband, W. 2015. ImageJ 1.49v. National Institutes of Health, USA
- Ricotta, C. y M. Moretti. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167:181-188.

- Ruacho-González, L., M. S. González-Elizondo, González-Elizondo y M. González-Elizondo. 2013. Diversidad florística en cimas de la Sierra Madre Occidental, México, y su relación con variables ambientales. *Botanical Sciences* 91 (2): 193-205.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Editorial Limusa, México, D.F., 400 pp.
- Salazar, G. A. 2009. Orquídeas. Diversidad biológica e inventarios. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 153-169 pp.
- Salazar, L., J. Homeier, M. Kessler, S. Abrahamczyk, M. Lehnert, T. Krömer y J. Kluge. 2013. Diversity patterns of ferns along elevational gradients in Andean tropical forests. *Plant Ecology & Diversity* DOI: 10.1080/17550874.2013.843036
- Saldaña-Acosta, A., J. A. Meave, H. Paz, L. R. Sánchez-Velásquez, J. L. Villaseñor y M. Martínez-Ramos. 2008. Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Acta Oecologica* 34: 11-121.
- Salgado-Negret, B., E. N. Pulido, M. Cabrera, C. Ruiz y H. Paz. 2015. Protocolo para medición de rasgos funcionales en plantas. En: B. Saldado (ed.), La ecología funcional: como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicación. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia, 36–79 pp.
- Sánchez-Ramos, G., P. Reyes-Castillo y R. Dirzo (eds.). 2005. Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Impreso en Hong Kong, 693 pp.
- Sánchez-Ramos, G. y R. Dirzo. 2005. Diversidad alfa y estructura del Bosque mesófilo maduro de la Reserva de la Biosfera el Cielo, Tamaulipas, México. En: L. Barrientos Lozano, A. Correa Sandoval, J. V. Horta Vega y J. García Jiménez (eds.), Biodiversidad Tamaulipeca. Vol. 1. Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Tamaulipas., México, 47-53 pp.
- Siefert, A. y M. E. Ritchie. 2016. Intra-specific trait variation drives functional responses of old field plant communities to nutrient enrichment. *Oecologia* DOI 10.1007/s00442-016-3563-z
- Silva R. R. y C. R. F. Brandão. 2014. Ecosystem-Wide Morphological Structure of Leaf-Litter Ant Communities along a Tropical Latitudinal. 2014. *PLoS ONE* doi:10.1371/journal.pone.0093049.
- Sosa, V. y T. Platas. 1998. Extinción y persistencia de orquídeas raras en Veracruz, México. *Conservation Biology* 2 (12):451-455.
- Soulé, M. E. 1985. What is Conservation Biology?. *BioScience* 35 (11): 727-734.
- Spasojevic, M. J. y K. N. Sunding. 2012. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology* 100: 652-661.
- Statsoft. 2007. STATISTICA 8: Paquete de Software estadístico. Versión 8.0. Making the World More Productive.
- Swarts, N. D. y K. W. Dixon. 2009a. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals of Botany*. 104: 543–556.
- Swarts, N. D. y K. W. Dixon. 2009b. Perspectives on orchid conservation in botanic gardens. *Trends in Plant Science* DOI:10.1016/j.tplants.2009.07.008
- Swenson, N. G. 2014. Functional and Phylogenetic Ecology in R DOI 10.1007/978-1-4614-9542-0



- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie y E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Thompson, I. 2011. Biodiversidad, umbrales ecosistémicos, resiliencia y degradación. *Unasylva* 238 (62): 25-30.
- Treviño, J y A. Valiente-Banuet. 2005. La vegetación de Tamaulipas y sus principales asociaciones vegetales. En: L. Barrientos Lozano, A. Correa Sandoval, J. V. Horta Vega y J. García Jiménez (eds.), Biodiversidad Tamaulipeca. Vol. 1. Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Tamaulipas., México, 22-46 pp
- Valiente-Banuet, A., F. González-Medrano y D. Piñero. 1995. La vegetación selvática de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Acta Botánica Mexicana* 33: 1-36.
- Vargas. R. O. 2002. Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especie en la interpretación de las matrices de pasajes en los páramos. *Perez Arbelaezia* 13: 73-89.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 2 (85): 183-206.
- Viccon Esquivel, J. 2009. Riqueza y composición florística de las epífitas vasculares del Bosque Mesófilo de Montaña de las localidades de Atzalán y Zongolica, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Ver., 89 pp.
- Victoria Villa, N. V. 2009. Distribución de las epífitas vasculares a lo largo de un gradiente altitudinal en Santa Catarina, Ixtepejé, Oaxaca. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Santa Cruz, Xoxocotlán, Oaxaca, 68 pp.
- Whigham, D. F. y J. H. Willems. 2003. Demographic studies and life-history strategies of temperate terrestrial orchids as a basis for conservation. En: K. W. Dixon, S. P. Barrett y P. J. Cribb (eds.), *Orchid Conservation*. Natural History Publications (Borneo), Kota Kinabalu, Sabah, 137-158 pp.
- Zacarías-Eslava, Y y R. F. Del Castillo. 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático
- Zambrano Romero, B. J. 2015. Diversidad y distribución geográfica de la familia Orchidaceae del Cantón Piñas, Provincia de el Oro. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Agrarias Escuela de Ingeniería Ambiental, Universidad Agraria del Ecuador, Guayaquil, Ecuador, 143 pp.