

CAMBIOS TEMPORALES DE LOS RASGOS FLORALES Y SU IMPORTANCIA EN EL ANÁLISIS DEL ENSAMBLAJE DE LAS COMUNIDADES VEGETALES

LETICIA BONILLA-VALENCIA¹, SILVIA CASTILLO-ARGÜERO^{2*}, YASMIN VÁZQUEZ-SANTOS²,
 YURIANA MARTÍNEZ-OREA², MARCO A. ROMERO-ROMERO², PATRICIA NÚÑEZ-FLORES²

¹ Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales, INIFAP, Ciudad de México, México.

² Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

*Autor para correspondencia: silcas@ciencias.unam.mx

Resumen

Antecedentes: La relación del ensamblaje de las comunidades vegetales con los rasgos florales permite comprender la dinámica ecológica de los bosques templados de México, e influye directamente en la eficiencia de la polinización, la dispersión de semillas, la competencia intraespecífica e interespecífica y la estructura de la comunidad vegetal.

Preguntas: ¿Cómo afectan las temporadas de lluvia y seca la composición de las comunidades vegetales y la diversidad de rasgos florales en un bosque templado mexicano?

Descripción de datos: Datos cualitativos y cuantitativos de abundancias de las especies y rasgos florales.

Sitio y años de estudio: Bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena durante 2017.

Métodos: Se determinó la abundancia relativa de las especies y la diversidad funcional de rasgos florales. Se realizaron análisis multivariados y de Kruskal-Wallis para determinar grupos funcionales y su relación con las variables ambientales.

Resultados: Se identificaron cinco grupos funcionales de especies, asociados directamente con sus rasgos florales, y se observaron diferencias significativas en la diversidad funcional entre grupos. Los grupos 1 y 2, con patrones de floración continuos y con marcada temporalidad, mostraron una mayor diversidad funcional y una relación positiva con el pH y fósforo del suelo.

Conclusiones: Los grupos mostraron una estructura funcional definida por la forma y el color de las flores y el síndrome de polinización. Esta investigación demuestra la importancia de la conservación de los recursos florales en el estudio de la dinámica de las comunidades vegetales.

Palabras clave: Abundancia, bosque de oyamel, diversidad funcional, síndromes de polinización.

Abstract

Background: The relationship between plant community assemblage and floral traits allows the understanding of the ecological dynamics of Mexico's temperate forests and directly influences pollination efficiency, seed dispersal, intraspecific and interspecific competition, and plant community structure.

Questions: How do the rainy and dry seasons affect plant community composition and floral traits diversity in a Mexican temperate forest?

Data description: Qualitative and quantitative data on species abundance and floral traits.

Site and years of study: *Abies religiosa* forest in the Magdalena River Basin during 2017.

Methods: The relative abundance of species and the functional diversity of floral traits were determined. Multivariate and Kruskal-Wallis analyses were performed to determine functional groups and their relationship with environmental variables.

Results: Five functional groups of species directly associated with their floral traits were identified, significant differences in functional diversity were found between groups. Groups 1 and 2, with continuous flowering patterns and marked flowering seasonality, were the most functionally diverse and showed a positive relationship with soil pH and phosphorus.

Conclusions: The groups showed a defined functional structure based on the shape and color of flowers, as well as on pollination syndrome. This study demonstrates the importance of conserving floral resources to investigate the dynamics of plant communities.

Keywords: Abundance, fir forest, functional diversity, pollination syndromes.

Los bosques templados del hemisferio norte se distribuyen principalmente en latitudes medias y altas, como América del Norte, Europa y algunas regiones de Asia (Frelich *et al.* 2015). Estos ecosistemas destacan por su valor en la regulación del clima, la conservación de la biodiversidad, el ciclo hidrológico y la calidad del suelo (Silva-García *et al.* 2021). Sin embargo, a pesar de su relevancia ecológica, han sido severamente afectados por diversas actividades humanas, entre ellas la urbanización, la tala excesiva o deforestación masiva, el deshierbe, el pastoreo y los incendios forestales, principalmente los provocados (Cruz-Salazar *et al.* 2024). Estas perturbaciones han alterado de manera significativa la estructura y composición de las comunidades vegetales y, en consecuencia, su contribución funcional en diversos procesos ecológicos (Currie & Bergen 2009, Fischer *et al.* 2013).

Un factor clave en la dinámica ecológica de los bosques templados es su marcada temporalidad, determinada por cambios ambientales entre la temporada de lluvias y la temporada seca (Erasmy *et al.* 2021). Esta alternancia de periodos húmedos y secos influye en la composición y abundancia de las especies, así como en la disponibilidad de recursos florales a lo largo del año (Piao *et al.* 2019), debido a que las condiciones ambientales y edáficas varían entre temporadas (Rodríguez-Romero *et al.* 2008). Por ejemplo, durante la temporada de lluvias, el aumento de la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo favorece una mayor riqueza y abundancia de especies herbáceas en floración (Rodríguez-Romero *et al.* 2008, Sekar *et al.* 2023). Asimismo, factores locales, como la disponibilidad de luz y la apertura del dosel, generan microhábitats que pueden favorecer o limitar la producción floral (Bonilla-Valencia *et al.* 2017). Esta heterogeneidad ambiental puede amplificar o atenuar los efectos de la temporalidad, incrementando la complejidad espacial y temporal del ensamblaje de comunidades vegetales en estos ecosistemas (Martínez-Orea *et al.* 2019). En este estudio, el ensamblaje de especies se entiende como el proceso mediante el cual las plantas de una comunidad regional coexisten, en función de sus rasgos florales y de los filtros ambientales y bióticos que modulan su presencia y abundancia (Mayfield *et al.* 2010).

Si bien en los bosques templados se pueden distinguir patrones fenológicos definidos, con mayores picos de floración durante la temporada de lluvias y una reducción en la temporada seca; algunas especies presentan patrones de floración continua a lo largo del año. Este patrón de floración puede representar una ventaja competitiva ante la disponibilidad de polinizadores (Bonilla-Valencia *et al.* 2017). Por lo anterior, es necesario incorporar el estudio de los rasgos florales en el análisis de la diversidad funcional, el cual se define como la variedad de rasgos morfológicos, físicos y fenológicos de las especies que responden a las condiciones ambientales e influyen en el mantenimiento de procesos del ecosistema como la polinización (Díaz & Cabido 2001).

El enfoque de la ecología funcional, que estudia los rasgos de las especies y su influencia en los procesos y funciones del ecosistema; permite entender los mecanismos que determinan la composición y el ensamblaje de las comunidades vegetales en los bosques templados (Laughlin & Laughlin 2013). El análisis del ensamblaje de las comunidades vegetales parte de la premisa de que las especies dentro de una comunidad comparten rasgos similares que les permiten ocupar nichos ecológicos semejantes (Götzenberger *et al.* 2012, Winemiller *et al.* 2015, Krishna & Keasar 2018). Mientras que la taxonomía ofrece una descripción detallada de la identidad de las especies, el enfoque funcional permite analizar la contribución de los rasgos que determinan procesos y funciones, como el tipo y el color de la flor, la fenología floral, que influyen en el proceso de polinización (Díaz & Cabido 2001). Esta perspectiva resulta especialmente valiosa en contextos de cambio climático, donde las respuestas funcionales pueden ser más relevantes que la identidad taxonómica *per se* (Scherer-Lorenzen 2014). Este enfoque tradicionalmente se ha centrado en rasgos vegetativos como la altura de la planta, el tamaño de las hojas o la tolerancia a la sequía (Motivans-Švara *et al.* 2021). No obstante, en bosques templados los rasgos florales, han sido poco considerados, a pesar de su relevancia en las interacciones planta-polinizador y en otras interacciones bióticas (Basnett *et al.* 2025). Esto ha generado un vacío de conocimiento sobre cómo el ensamblaje de las comunidades se relaciona con los rasgos florales (E-Vojtkó *et al.* 2020).

Los rasgos florales son esenciales para comprender las interacciones de las plantas con su entorno y con otros organismos, como los polinizadores (Rosas-Guerrero *et al.* 2014). Estos rasgos pueden influir directamente en la eficiencia de la polinización, la dispersión de semillas, la competencia intra e interespecífica y la estructura general de la comunidad vegetal (Irwin *et al.* 2004, Junker & Parachnowitsch 2015). Por ejemplo, la forma y el tamaño de las flores influyen en el tipo de polinizadores que una planta puede atraer, lo que afecta su éxito reproductivo y, por ende,

su capacidad para persistir en una comunidad (Sargent & Ackerly 2008). En ecosistemas donde los polinizadores son un recurso limitado, los rasgos florales pueden ser un factor clave en su éxito reproductivo, ya que las especies con flores conspicuas o especializadas pueden tener una ventaja competitiva en la atracción de polinizadores (Sargent & Ackerly 2008, Herrera 2020). Sin embargo, esta especialización también puede aumentar el riesgo de extinción ante cambios en la disponibilidad de polinizadores (Sargent & Ackerly 2008, Herrera 2020).

Así mismo, los rasgos florales no solo se vinculan con las interacciones planta–polinizador, sino que también reflejan procesos ecológicos más amplios, relacionados con el estado funcional de los bosques; como la producción de semillas, la regeneración natural y resiliencia del ecosistema. Los disturbios antropogénicos modifican la composición y ensamblaje de las especies de plantas (Mayfield *et al.* 2010), lo que a su vez puede afectar la diversidad de rasgos florales en el tiempo y el espacio (Lavorel & Garnier 2002). Esta dinámica representa una de las principales amenazas para la biodiversidad de los bosques templados de México (Márquez-Rodríguez *et al.* 2014, Hernández-Esquivel 2015, Guzmán-Mendoza *et al.* 2020), los cuales abarcan aproximadamente el 20% de la cobertura forestal del país (Galicia *et al.* 2018). Una mejor comprensión de la diversidad floral a nivel comunitario nos permite predecir cómo las comunidades vegetales podrían responder ante cambios ambientales, ya sean naturales o derivados de la acción humana. El objetivo de esta investigación fue analizar cómo la variación temporal entre la temporada de seca y de lluvia determina la composición de las comunidades vegetales, y cómo esta, a su vez, influye sobre la diversidad de rasgos florales en un bosque templado mexicano. Nuestra hipótesis considera que los cambios estacionales en humedad, luz y nutrientes alteran la composición del ensamblaje de las comunidades vegetales, por lo que se espera una mayor riqueza y abundancia de rasgos florales en la temporada de lluvias.

Materiales y método

Sitio de estudio. Este estudio se llevó a cabo en el bosque de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. & Cham., de la cuenca del río Magdalena (CRM), que cubre una extensión de 1071 ha, ubicado en la Ciudad de México (Almeida-Leñero *et al.* 2007, Castillo-Argüero *et al.* 2016). Esta área se encuentra sobre rocas volcánicas, y el suelo es predominantemente de tipo Andosol húmico derivado de cenizas volcánicas, con textura media limosa a franco arenosa (Álvarez-Roman 2000) ([Figura 1](#)).

Este bosque es perenne, denso y alto, con un dosel que varía entre 20 y 40 m de altura, y se encuentra en un intervalo altitudinal de 2,700 a 3,800 m snm, a veces por encima de este límite, en las coordenadas 19° 13' 53", 19° 18' 12" N y 99° 14' 50", 99° 20' 30" O (Ávila-Akerberg 2002). Presenta un clima semifrío, con temperaturas medias anuales entre 5 °C y 12 °C (García 1988). La precipitación promedio anual varía de 950 a 1,300 mm. La temporada de lluvias ocurre de mayo a octubre, mientras que la temporada seca se extiende de noviembre a abril (Dobler-Morales 2010).

Trabajo de campo. En el año 2017 se seleccionaron aleatoriamente 15 parcelas de 30 × 30 m, con una separación mínima de 150 m entre ellas, en el bosque de *A. religiosa*. En cada parcela se identificó la composición de especies vegetales para determinar su abundancia, medida como el número de individuos registrados. Se realizó un muestreo en la temporada de lluvias (agosto) y uno en la temporada de secas (mayo), con el fin de evaluar la variación temporal en la estructura de la comunidad vegetal.

Para cada especie registrada, se calculó su abundancia relativa por parcela y se generó una base de datos para caracterizar sus rasgos florales y de historias de vida. Con el propósito de relacionar la composición de especies con su aporte funcional en la polinización, considerando la clasificación de diversidad funcional de rasgos florales de Girão *et al.* (2007) y Warring *et al.* (2016) se determinaron los siguientes rasgos florales: color de la flor (blanco, amarillo, rojo, lila, rosa, etc.), disposición de la flor (actinomorfa, zigomorfa, polipétala, apétala), tipo de inflorescencia (espiga, umbela panículo, campanulada tubular), así como el sistema sexual (hermafrodita, monoico o dioico), forma de vida (terofita, camefita, fanerófita, hemicriptofita, criptofita), forma de crecimiento (árbol, arbusto, hierba), ciclo de vida (anual o perenne) y su patrón fenológico de floración (clasificado como floración en temporada de lluvias, en temporada

de secas y continua). Esta información se obtuvo mediante observaciones directas en campo y revisión bibliográfica (Calderón de Rzedowski & Rzedowski 2005, CONABIO 2025). Con base en información bibliográfica, se asignó el síndrome de polinización de cada especie: miofilia (moscas), psicofilia (mariposas), ornitofilia (aves), mirmecofilia (hormigas), cantarofilia (escarabajos), melitofilia (abejas) y anemofilia (viento) de acuerdo con Faegri & van der Pijl (1979) y van der Pijl (1982).

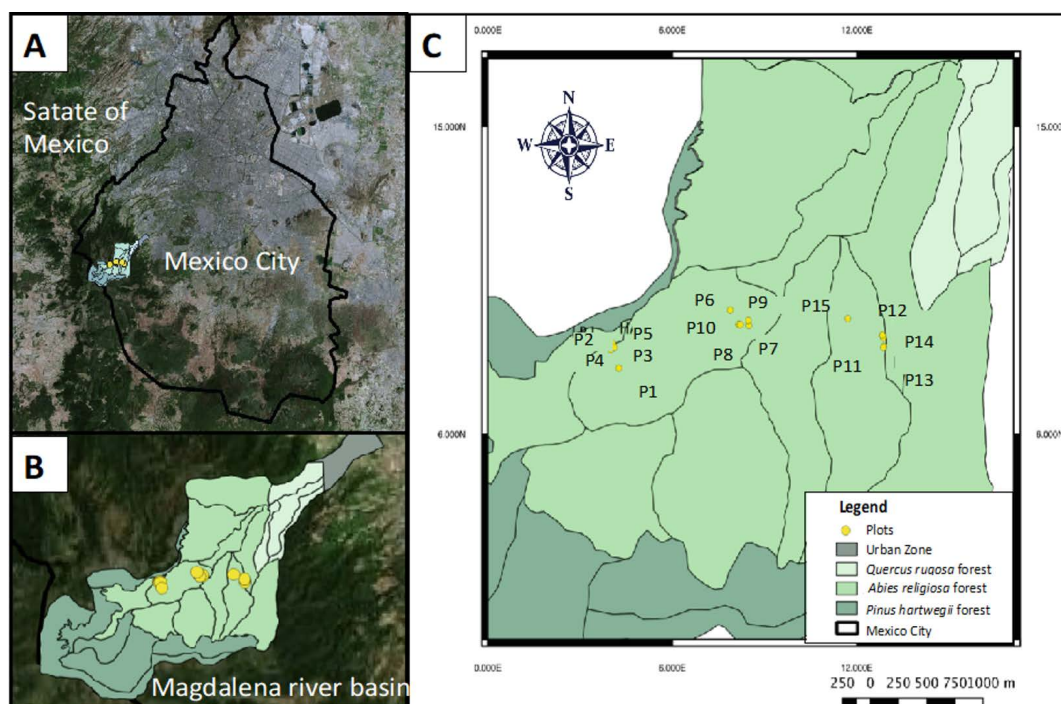


Figura 1. Mapa de localización (UTM) de las parcelas muestreadas en un bosque de *Abies religiosa*, ubicado en la cuenca del río Magdalena en la Ciudad de México. En color amarillo se muestran los puntos geográficos correspondientes a cada parcela.

Para comparar entre temporadas, la toma de datos ambientales se realizó con el mismo equipo y horarios similares en cada parcela. En cada parcela se registró la cantidad de luz (moles), la apertura del dosel, temperatura, humedad del suelo y las propiedades químicas del suelo. Para determinar la cantidad de luz y la apertura del dosel, se tomaron tres fotografías hemisféricas con una cámara fotográfica (cámara digital Nikon D80) y un lente de ojo de pez (EX SIGMA 4.5 2:28 DCHSM). Las fotografías fueron tomadas en el centro de cada parcela al nivel del suelo, a las 8:00 am, para evitar contraste de luz. Las fotografías se analizaron con el programa Gap Light Analyzer GLA 2.0, para determinar la cantidad de luz por el factor de sitio global; moles de luz que se define como el porcentaje de transmisión de luz total en moles (Frazer *et al.* 1999) y la apertura del dosel. La temperatura se registró cada hora durante un año, mediante un HOBO data logger en cada parcela (2016 easy LogUSB-ONSET, Massachusetts, EE. UU.), esto con el propósito de obtener el promedio de la temperatura y humedad ambientales por temporada. En cada una de las parcelas se tomaron al azar muestras compuestas de suelo de 250 gramos por temporada (en secas, mayo y en lluvias, agosto). Estas muestras se obtuvieron de los 30 cm superficiales del suelo, con un nucleador (FieldScoutSC900soil). Para el análisis de humedad del suelo se pesaron y secaron las muestras en un horno (Felisa FM-392) a 100 °C durante tres días para registrar el peso seco (Ohaus Trimple Beam 311-00). La humedad del suelo se determinó a través de la ecuación de Reynolds (1970):

$$H\% = \frac{PeHu - PeSe}{PeSe} \times 100$$

donde: H% = humedad del suelo, PeHu = peso del suelo húmedo, PeSe = peso del suelo seco.

Para la determinación de las características químicas del suelo, las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Fertilidad de Suelos, Colegio de Postgraduados, campus Montecillo (Colpos). Las variables analizadas fueron: pH determinado mediante una relación suelo/agua de 1:2 (Bates & Vihj 1973); conductividad eléctrica (C.E.) utilizando una relación 1:5 (Jackson 1982); contenido de materia orgánica (M.O.) mediante una digestión húmeda y una determinación de Walkley-Black (Walkley & Black 1934); concentración de fósforo inorgánico disponible (P) mediante una extracción con NaHCO_3 0.5 M (pH 8.5) por determinación colorimétrica (Olsen *et al.* 1954); porcentaje de nitrógeno total (N), mediante una digestión húmeda con ácido sulfúrico (0.05 N) y destilación Kjendahl (Bremner 1965) y concentración de potasio (K) por extracción con NH_4OAc , pH 7 (SEMARNAT 2002).

Análisis de datos. Con el objetivo de identificar grupos funcionales de las especies de la flora vascular, se aplicó un análisis TWINSpan de dos vías, a partir de la matriz de abundancias de especies por parcela y la matriz de atributos funcionales de las especies, utilizando el programa estadístico PC-ORD v. 7 (McCune & Mefford, 2016). Este método permite generar una clasificación jerárquica de los datos, aun en presencia de numerosos valores cero y variables discretas, lo que lo hace adecuado para el análisis de comunidades ecológicas (Brian *et al.* 2011). La clasificación se llevó a cabo con el índice de similitud de Jaccard (método que considera presencia y ausencia) y el método de Ward, aplicando un umbral de corte del 50 % para la separación de los grupos (Legendre & Legendre 2012).

Con el objetivo de visualizar las relaciones entre los grupos de especies determinados por el TWINSpan y sus rasgos de floración, se construyó un diagrama de cuerdas mediante el paquete *Circlize* v. 4.16 (Gu *et al.* 2014) con el entorno de software *R* v. 4.2 (R Core Team 2025), con una matriz de abundancia de las especies para cada atributo funcional. El grosor de las conexiones (cuerdas) representa las abundancias de las especies para cada atributo y refleja la fuerza de asociación entre los rasgos florales y las especies.

Para conocer la diversidad funcional dentro de cada grupo funcional se calculó el índice de divergencia funcional (Functional Divergence index, FDiv) usando una matriz que incluye los rasgos florales de cada especie y su abundancia en cada parcela (Functional Richness, FDiv) utilizando el paquete “FD” (Laliberte & Legendre 2010) en el entorno estadístico *R* v. 4.2 (R Core Team 2025). El valor de divergencia funcional es una medida de la diversidad de rasgos de las especies, ponderada por su abundancia. Esta métrica representa el intervalo de variación funcional de una muestra (parcela) en relación con la variación total de la comunidad (Cornwell *et al.* 2006). Valores bajos indican una comunidad de especies con rasgos similares (convergencia funcional), mientras que valores altos indican una alta complementariedad y disimilitud de rasgos entre especies (divergencia funcional) (Hernández-Vargas *et al.* 2019). El análisis estadístico incluyó una prueba de Kruskal-Wallis con un valor de $P < 0.05$ (Distribución no Gaussiana) para determinar la existencia de diferencias significativas de diversidad funcional entre los grupos funcionales de floración. Se realizó una prueba post hoc de Dunn Test para evaluar las diferencias significativas entre grupos, considerando la librería *FSA* (Ogle *et al.* 2025). Los valores de P se ajustaron utilizando el método de Holm, y la densidad de los valores de diversidad funcional se estimó mediante Kernel Density Estimation (KDE). Estos análisis se realizaron en *R* (v. 4.3.1). La densidad de las observaciones se estimó utilizando el método de Kernel Density Estimation (KDE).

Relación de los grupos funcionales de floración con las variables ambientales. La relación entre el ambiente y la estructura funcional de la comunidad se evaluó mediante un análisis de correspondencia canónica (ACC): mediante una matriz de datos de los factores ambientales por parcela y la matriz de las abundancias de las especies por parcela con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2007) en el software estadístico *R* v. 4.2 (R Core Team 2025). Previo al ajuste del modelo se verificó la multicolinealidad entre variables ambientales, mediante el cálculo de los Factores de Inflación de Varianza (VIF), se conservaron aquellas variables con $\text{VIF} \leq 5$ que indican una baja colinealidad. La selección final de variables incluyó el fósforo disponible ($\text{VIF} = 1.19$), altitud ($\text{VIF} = 3.26$), pH ($\text{VIF} = 3.76$) y nitrógeno ($\text{VIF} = 4.79$). La significancia del modelo global, de cada variable y de los ejes se evaluó con 999 permutaciones. Este análisis multivariado permitió examinar cómo las variables ambientales se asocian con los grupos funcionales de floración.

Resultados

Caracterización de la vegetación y de los grupos funcionales. Se registró un total de 56 especies de plantas vasculares, de las cuales 49 especies correspondieron a la temporada de lluvias, mientras que durante la temporada seca se encontraron 47 especies. La especie con mayor valor de abundancia en ambas temporadas fue *Acaena elongata* L. (13 secas, 10 lluvias), seguida de *Trisetum virletii* E. Fourn (9 secas, 7 lluvias), *Senecio callosus* Sch.Bip. (8 secas, 5 lluvias), las cuales presentaron una mayor abundancia relativa en secas, mientras que *Roldana angulifolia* (DC.) H. Rob. & Brettell (8 secas, 9 lluvias) y *Sibthorpia repens* (Mutis ex L.) Kuntze (7 secas, 9 lluvias) presentaron una mayor abundancia en lluvias (Figura 2).

De acuerdo con el análisis TWINSpan se observó la formación de cinco grupos funcionales relacionados con las abundancias relativas de las especies con sus atributos florales (Figura 3). Los grupos incluyeron especies principalmente perennes y anuales, con flores amarillas y blancas, y síndromes de polinización por melitofilia, y cantarofilia (Tabla 1). Mientras que la fenología floral, la forma de la flor, la inflorescencia y la forma de vida variaron entre grupos (Tabla 1). El diagrama de cuerdas evidenció asociaciones entre los grupos de especies y sus rasgos funcionales (Figura 4). Los grupos 1 y 2 estuvieron dominados por especies perennes y fanerófitas, con flores amarillas o en espiga, con melitofilia o cantarofilia; el grupo 3 presentó especies hemicriptófitas, perennes con fenología estacional y flores polipétalas; el grupo 4 mostró una tendencia generalista con polinización por miofilia y ornitofilia; y el grupo 5 se caracterizó por la presencia de néctar, flores rotáceas o tubulares y ciclo de vida anual (Figura 4).

Los grupos 1 y 2 presentaron los promedios más altos de diversidad funcional (grupo 1 = 0.85 ± 0.11 ; grupo 2 = 0.79 ± 0.09) (Figura 5; $H = 9.84$; $P < 0.005$). En contraste, el grupo 3 mostró la menor diversidad funcional (0.619 ± 0.200), mientras que los grupos 4 y 5 mostraron promedios intermedios (grupo 4 = 0.77 ± 0.13 , grupo 5 = 0.77 ± 0.13) similares y una amplia distribución de valores (Figura 5). El análisis de densidad demostró variaciones en la forma y desplazamiento de los valores de diversidad funcional. Los grupos 1 y 2 presentaron una mayor frecuencia de valores altos, en contraste, los grupos 3, 4 y 5 mostraron distribuciones más amplias y centradas en valores intermedios (Figura 6).

Efecto de las variables ambientales sobre la abundancia de los grupos funcionales. El modelo global del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) fue significativo ($\chi^2 = 0.606$, $F = 2.49$, $P < 0.001$), lo que confirma que las variables ambientales explican la composición de los grupos funcionales de floración. En cuanto a los ejes canónicos, únicamente el primer eje (ACC1) fue significativo ($P < 0.001$), mientras que los ejes subsiguientes (ACC2–ACC4) no mostraron significancia ($P > 0.05$), el eje 1 (ACC1) explicó 34.2 % de la varianza restringida, mientras que los ejes 2-4 explicaron 15.5, 6.6 y 4.3 %, respectivamente (Tabla 2). Se observó una relación positiva entre el fósforo y el pH del suelo con los grupos 1, 2 y 5. En contraste, los grupos 3 y 4 mostraron una mayor asociación con la altitud y el nitrógeno del suelo (Figura 7).

Discusión

En esta investigación, la formación de grupos funcionales de especies, relacionados con los rasgos morfológicos de floración, demostró cómo la heterogeneidad espacial y la temporalidad determinan la diversidad funcional de las comunidades (Díaz & Cabido 2001, Zeuss *et al.* 2014). Se identificaron cinco grupos funcionales, cuya composición estuvo asociada tanto con atributos reproductivos como con variables ambientales locales. Dentro de esta agrupación, se encontraron grupos con alta diversidad funcional, mientras que otros presentaron una estructura funcional homogénea. La composición de la comunidad refleja especies dominantes con estrategias reproductivas contrastantes. Las especies *Acaena elongata* y *Trisetum virletii*, presentan flores pequeñas blancas, caracterizadas por una polinización anemófila, con una alta abundancia durante la temporada seca, en la cual se favorece la polinización por viento (Hernández & Carreón-Abud 1987). En contraste, *Roldana angulifolia* con flores amarillas y *Sibthorpia repens* con flores moradas presentan néctar y una mayor abundancia durante la temporada de lluvias, con atributos

Rasgos florales en un bosque templado

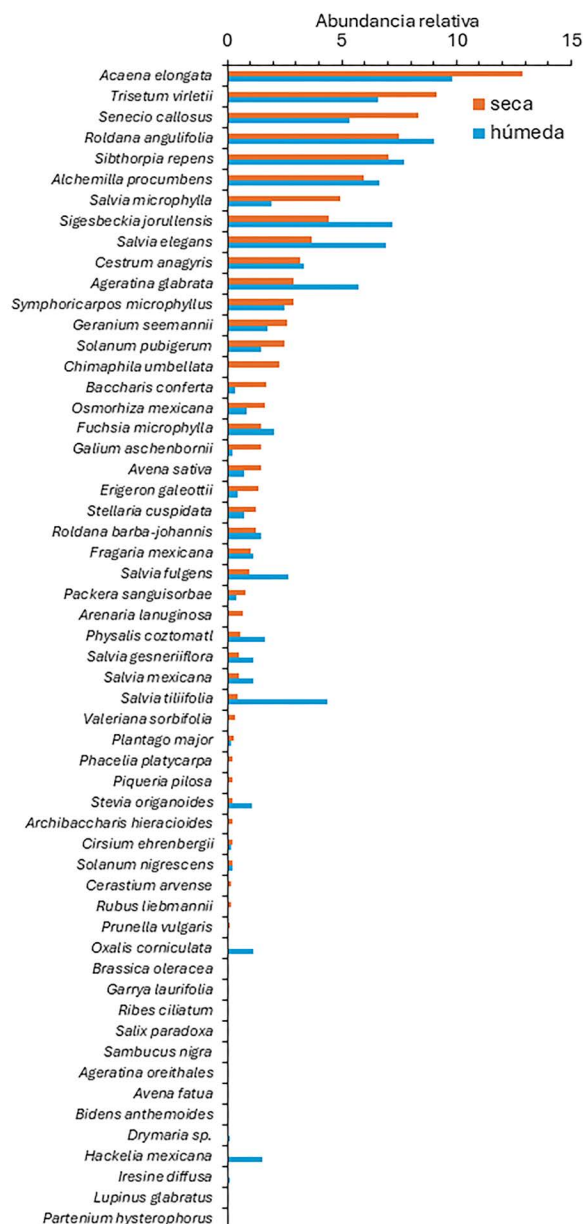


Figura 2. Abundancia relativa de las especies en temporada de lluvias y temporada de secas. Barras en color naranja indican la abundancia en la temporada seca y barras en color azul indican la abundancia en la temporada lluviosa.

que favorecen la polinización por melitofilia. Esta variación en el color y la morfología floral sugiere una coexistencia por facilitación debido a la diferenciación en los mecanismos de polinización y la temporalidad del sitio (Girão *et al.* 2007).

La clasificación de especies en grupos funcionales, basada en rasgos florales, mostró que la mayoría de los grupos presentan rasgos similares en más de un grupo funcional, como el tipo de flor, el color y el sistema reproductivo (Binkenstein & Schaefer 2015, Armbruster 2017). De manera similar a otros bosques, la mayoría de los grupos funcionales determinados en el estudio presentaron flores blancas, con sistema de polinización por melitofilia y cantarofilia (Warring *et al.* 2016). La presencia de una alta abundancia de especies como *Acaena elongata* y *Alchemilla procumbens* en el grupo 1 a lo largo de ambas temporadas sugiere una estrategia funcional adquisitiva.

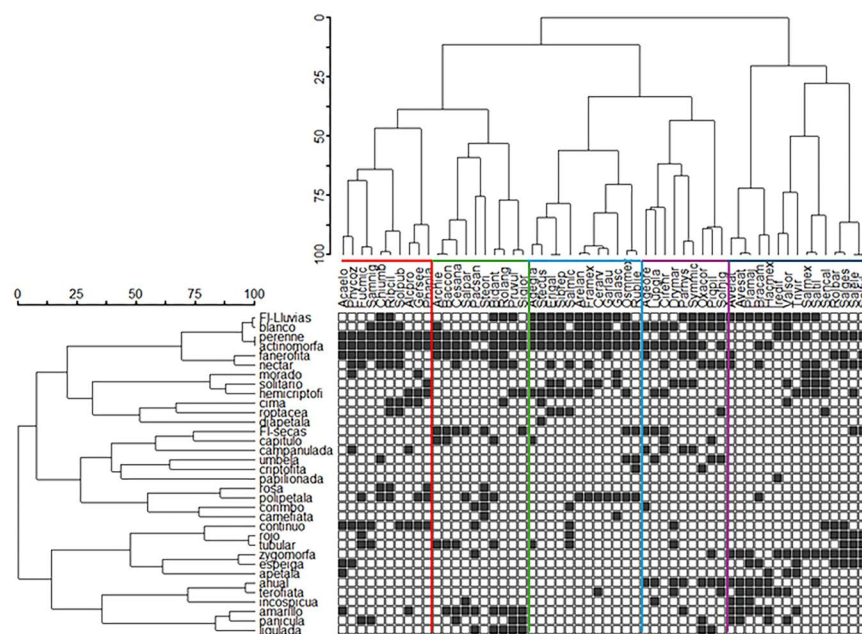


Figura 3. Agrupamiento jerárquico de especies y rasgos florales basado en su abundancia relativa. La figura muestra la relación entre los rasgos florales y las especies vegetales en el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, Cd. de México.

Ambas especies son perennes y producen estructuras reproductivas todo el año, lo que favorece el aprovechamiento de recursos florales de forma sostenida (Lavorel *et al.* 2008). Este tipo de estrategia suele vincularse con especies que invierten en un crecimiento rápido, eficiencia en la captación de nutrientes y una mayor capacidad de respuesta frente a condiciones variables del entorno (Reich 2014). Además, su permanencia en ambas temporadas indica una adaptabilidad fenológica que les permite mantener la funcionalidad ecológica, incluso frente a cambios en las condiciones ambientales (Lavorel *et al.* 2015).

En particular, los grupos 1 y 2, presentaron una mayor dominancia de flores amarillas y una fenología con producción de flores en ambas temporadas; la coloración amarilla ha sido relacionada con una mayor eficacia para la polinización. Estos grupos de especies presentaron los valores más altos de FDiv, lo que implica una mayor diversidad funcional, es decir, una mayor variabilidad y complementariedad de rasgos funcionales dentro de la comunidad (Mason *et al.* 2005). Esta alta diversidad funcional ha demostrado favorecer con una mayor capacidad de las comunidades para mantener procesos ecológicos (Tilman *et al.* 1997, Díaz & Cabido 2001). En este sentido, diversos estudios muestran que una mayor diversidad de rasgos florales incrementa la eficiencia de la polinización al favorecer interacciones complementarias entre plantas y polinizadores (Goulnik *et al.* 2020). Los grupos 1 y 2 además mostraron una relación positiva con el fósforo y pH del suelo. Este patrón es consistente con estudios realizados en el norte de Europa, donde se ha observado que la diversidad funcional de rasgos florales incrementa en suelos más fértiles y de mayor pH del suelo, condición que además incrementa la tasa la polinización (Goulnik *et al.* 2020). Por lo que estos resultados indican que las especies de estos grupos responden directamente a una alta disponibilidad de nutrientes (Özkan & Gökbulak 2017, Matkala *et al.* 2020).

Los grupos 3 y 4 mostraron los valores más bajos de FDiv, lo que sugiere una composición más homogénea en términos funcionales (Tilman *et al.* 1997). Esta baja diversidad funcional podría limitar la capacidad de respuesta de la comunidad frente a cambios en las condiciones ambientales, como alteraciones climáticas o variaciones en la disponibilidad de recursos (Cadotte *et al.* 2011). Así mismo, estos grupos de especies compartieron atributos como flores blancas y una fenología floral vinculada a la temporada de lluvias. Estos atributos sugieren que estas especies dependen de condiciones específicas para florecer y atraer polinizadores (Binkenstein & Schaefer 2015). Un patrón semejante ha sido documentado en bosques templados de Europa y Asia, donde especies con rasgos

Tabla 1. Grupos funcionales de especies de plantas vasculares. Se presentan los rasgos florales, fenológicos y de forma de vida.

Gpo.	Riqueza	Fenología	Ciclo de vida	Síndrome de polinización	Color	Forma floral	Inflorescencia	Forma de vida	Néctar	Especies características
1	10	Continua	Perenne	Cantarofilia, melitofilia	Amarillo, blanco	Apétalas, campanuladas	Cimas, panículas	Fanerófitas, hemicriptófitas	+/-	<i>Acaena elongata</i> , <i>Alchemilla procumbens</i>
2	10	Secas y Lluvias	Perenne	Melitofilia	Amarillo	Tubulares, liguladas	Capítulos	Fanerófitas, hemicriptófitas	+/-	<i>Roldana angulifolia</i> , <i>Cestrum anagyris</i> , <i>Sigesbeckia jomillensis</i>
3	12	Lluvias	Perenne	Melitofilia, miofilia	Blanco	Polipétalas, rotáceas	Solitarias, umbelas	Hemicriptófitas	+/-	<i>Ageratina glabrata</i> , <i>Osmorhiza mexicana</i>
4	9	Lluvias	Anual	Melitofilia, cantarofilia	Blanco	Polipétalas, rotáceas	Umbelas, panículas	Terófitas	+/-	<i>Symphoricarpos microphyllus</i>
5	15	Continua	Perenne/ anual	Ornitofilia, psicofilia, melitofilia	Rojo, morado, amarillo	Tubulares, apétalas	Espigas, panículas	Hemicriptófitas, fanerófitas	+/-	<i>Salvia mexicana</i> , <i>Trisetum virletii</i>

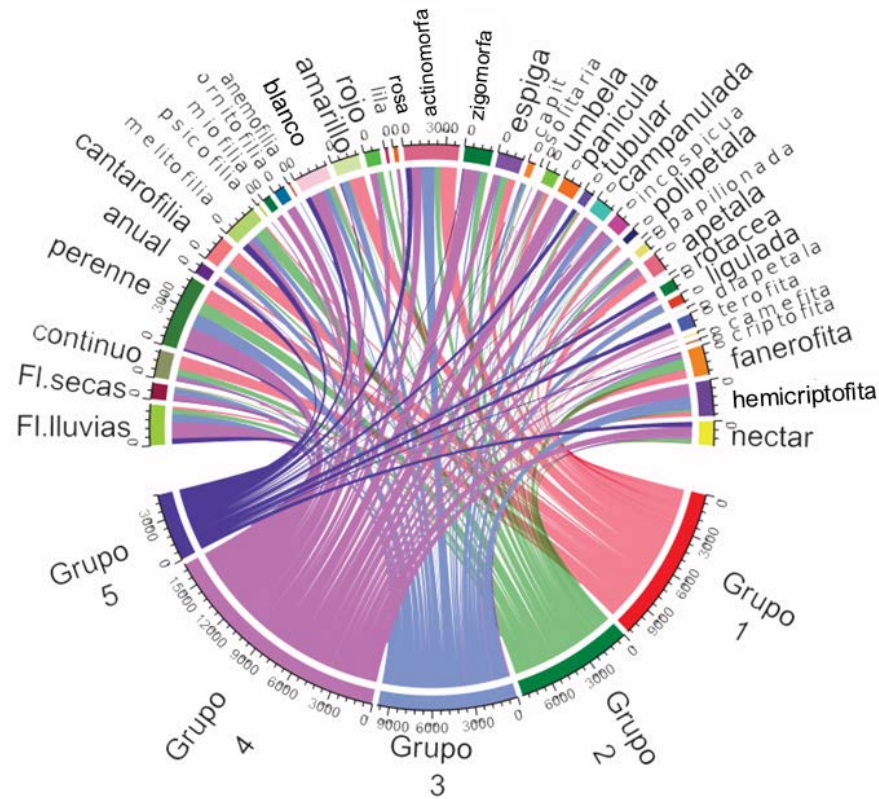


Figura 4. Relación entre los rasgos florales y los grupos funcionales identificados en el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, Cd. de México.

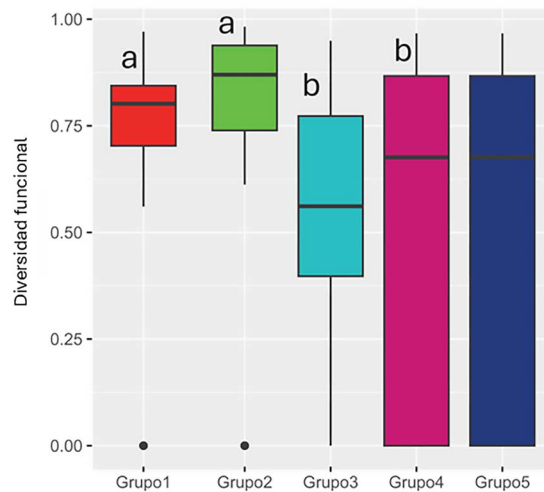


Figura 5. Distribución de los valores de diversidad funcional (FDiv) entre los cinco grupos funcionales de floración. El gráfico muestra la mediana, los cuartiles y posibles valores atípicos, permitiendo comparar la variación en la divergencia funcional entre grupos definidos por rasgos florales.

florales poco diversos dependen de temporadas del año específicas para florecer, lo que las hace más sensibles a variaciones en temperatura y humedad (Kudo & Harder 2005, CaraDonna *et al.* 2014). Así mismo, en praderas europeas se ha demostrado que las áreas con baja diversidad presentan tasas de polinización bajas (Junker & Blüthgen 2010).

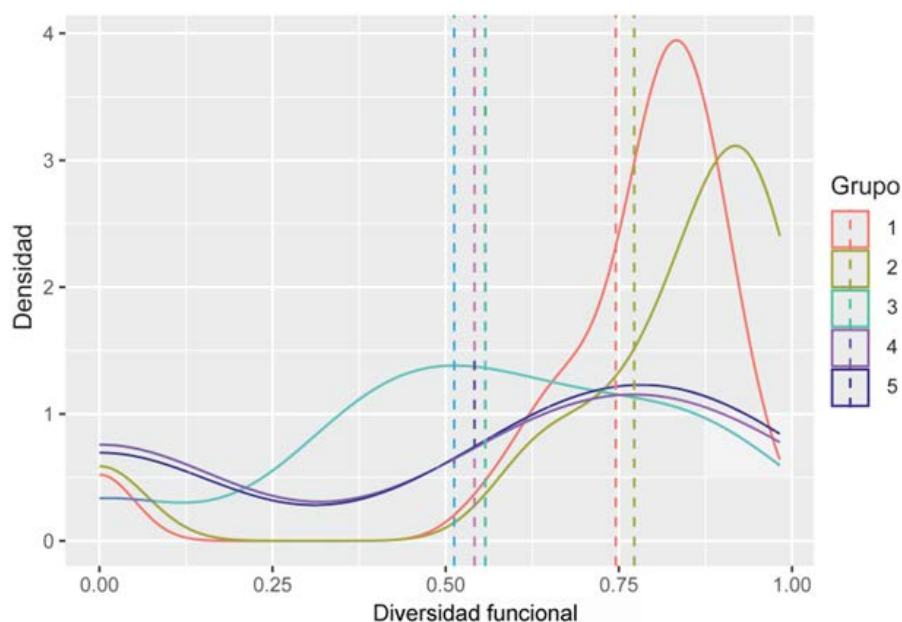


Figura 6. Distribución de densidad de los valores de diversidad funcional (FDiv) para los cinco grupos funcionales de floración. Las curvas representan la variación en la divergencia funcional dentro de cada grupo.

Tabla 2. Resultados de las pruebas del ACC (modelo global, términos y ejes) con 999 permutaciones, donde gl = grados de libertad, F = estadístico de Fisher, P = fósforo, N = nitrógeno.

Fuente Variable	gl	χ^2	F	P
Modelo global				
Modelo	4	0.60619	2.4863	0.0001***
Residual	25	1.52383		
Por términos				
P	1	0.10765	1.7661	0.0761
Altitud	1	0.30963	5.0799	0.0001***
pH	1	0.11879	1.9489	0.0350*
N	1	0.07012	1.1503	0.3916
Residual	25	1.52383		
Por ejes				
ACC1	1	0.34240	5.6175	0.0001***
ACC2	1	0.15467	2.5375	0.1746
ACC3	1	0.06607	1.0840	0.9956
ACC4	1	0.04305	0.7062	1.0000
Residual	25	1.52383		

Los resultados del análisis funcional revelan que el grupo 5 representa el conjunto más especializado dentro de la comunidad vegetal. Este grupo presenta un perfil de rasgos florales definido: flores tubulares o rotáceas, coloración rojiza, presencia de néctar, y síndromes de polinización como la ornitofilia, psicofilia y melitofilia. En este grupo la dominancia de especies del género *Salvia* muestra la importancia filogenética en la estructura funcional, probable-

mente vinculada con adaptaciones especializadas para la polinización (Chao *et al.* 2014). Resultado que coincide con lo reportado por Celep *et al.* (2020), donde este género presenta una correspondencia morfológica entre la longitud del tubo floral y la longitud de la probóscide de los principales polinizadores (lepidópteros). A nivel funcional, esto sugiere, que este grupo probablemente tendrá una baja resiliencia frente a la pérdida de polinizadores, en comparación con otros grupos más diversos, asociados a múltiples síndromes de polinización, lo cual podría tener efectos directos en la resiliencia funcional del sistema (Lavorel *et al.* 2011, Coulin 2024).

Si bien en este estudio la agrupación de especies evidenció que la diversidad funcional de rasgos florales es un indicador sensible que responde a las condiciones ambientales. Es necesario considerar que no se capturó la variabilidad interanual en la fenología floral (Inouye 2008). Por lo tanto, se espera que las investigaciones futuras sobre diversidad floral incluyan monitoreos multianuales que permitan capturar la variación interanual de la floración bajo distintos regímenes climáticos; además de la integración de análisis filogenéticos que evalúen de qué forma la estructura funcional refleja la historia evolutiva (Smith 2010). Asimismo, se espera que la integración de protocolos de medición y métricas de diversidad funcional en la ecología floral permitan comprender en qué medida los ensamblajes florales favorecen la complementariedad funcional, atributos clave para la resiliencia ecosistémica frente a escenarios de cambio climático.

En conclusión, el bosque de *A. religiosa* en la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México, alberga una comunidad vegetal diversa y funcionalmente estructurada. La alta abundancia de especies en ambas temporadas, como *Acaena*

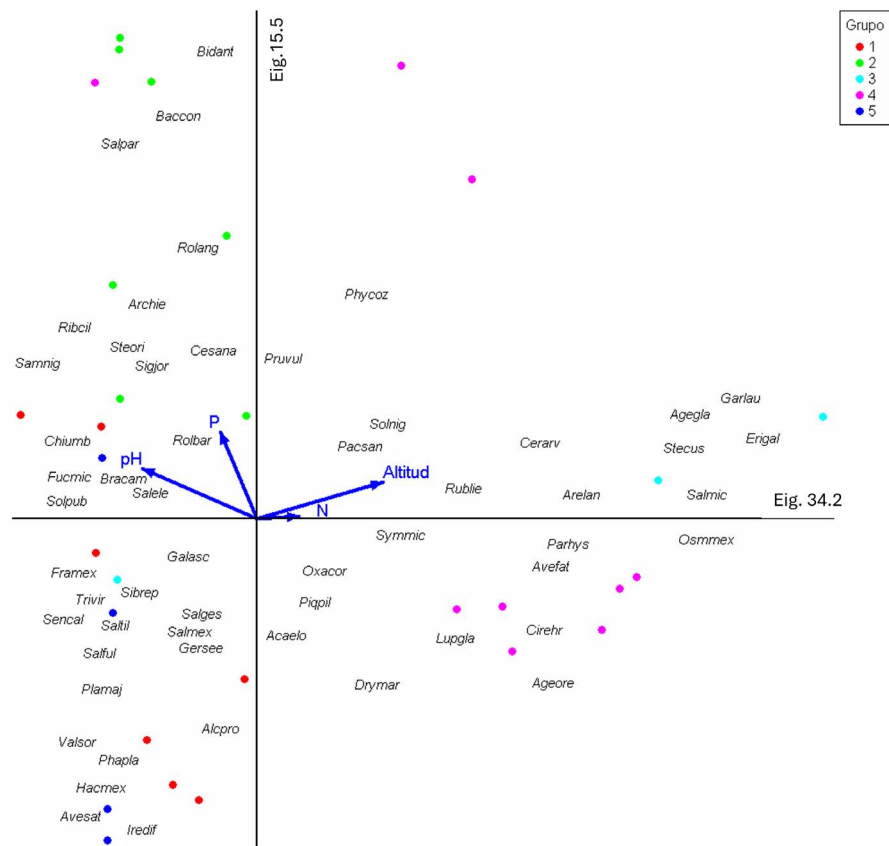


Figura 7. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) que muestra la relación entre las variables ambientales y los grupos funcionales. Los triángulos representan las parcelas, mientras que las variables ambientales se proyectaron como vectores, indicando su influencia sobre la distribución de los grupos en el espacio canónico.

elongata, *Trisetum virletii* y *Roldana angulifolia*, sugiere una disponibilidad continua de recursos florales, con estrategias fenológicas y reproductivas distintas. La identificación de 5 grupos funcionales, diferenciados por sus rasgos florales, ciclo de vida y síndrome de polinización, demuestra que la oferta floral de la comunidad responde directamente a la variabilidad ambiental temporal y espacial. Estos elementos resultan fundamentales para orientar acciones de conservación y manejo en bosques templados, al permitir identificar qué combinaciones de rasgos y microhábitats sostienen la funcionalidad del sotobosque y fortalecen la resiliencia del ecosistema frente a cambios ambientales.

Agradecimientos

A Mariel Sánchez Mejorada Bautista por su trabajo de campo.

Literatura citada

- Almeida-Leñero L, Nava M, Ramos A, Espinosa M, Ordoñez M de J, Jujnovsky J. 2007. Servicios ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta Ecológica* **84-85**: 53-64. Número Especial.
- Álvarez-Roman KE. 2000. *Geografía de la educación ambiental: algunas propuestas de trabajo en el bosque de Los Dinamos, área de conservación ecológica de la Delegación Magdalena Contreras*. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Armbruster WS. 2017. The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Functional Ecology* **31**: 88-100. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12783>
- Ávila-Akerberg VD. 2002. *La vegetación de la Cuenca Alta del Río Magdalena: un enfoque florístico, fitosociológico y estructural*. BSc Thesis.. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Basnett S, Krpan J, Espíndola A. 2025. Floral traits and their connection with pollinators and climate. *Annals of Botany* **135**: 125-140. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcae046>
- Bates RG, Vijh AK. 1973. *Determination of pH: Theory and Practice*. New York: John Wiley and Sons, USA.
- Benkenstein J, Schaefer HM. 2015. Flower colours in temperate forest and grassland habitats: a comparative study. *Arthropod-Plant Interactions* **9**: 289-299. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9369-9>
- Bonilla-Valencia L, Martínez-Orea Y, Castillo-Argüero S, Barajas-Guzmán G, Romero-Romero MA, Díaz-López ET. 2017. Reproductive phenology of understory species in an *Abies religiosa* (Pinaceae) forest in the Magdalena River Basin, Mexico City. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **144**: 313-327. DOI: <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-16-00024.1>
- Bremner JM. 1965. Total Nitrogen. In: Norman AG, ed. *Methods of Soil Analysis: Part 2, Chemical and Microbiological Properties*, 9.2. USA: American Society of Agronomy, Inc. pp. 1149-1178. ISBN-e: 978-089-1182-04-7. DOI: <https://doi.org/10.2134/agronmonogr9.2.c32>
- Brian E, Sabine L, Morven L, Daniel S. 2011. *Cluster analysis*. Chichester Reino Unido: John Wiley & Sons, Ltd, Wiley Series in Probability and Statistics. ISBN: 978-0-470-74991-3
- Cadotte MW, Carscadden K, Mirotchnick N. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* **48**: 1079-1087. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Calderón de Rzedowski G, Rzedowski J. 2005. *Flora fanerogámica del Valle de México* Pátzcuaro, Michoacán: Instituto de Ecología, AC. - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 1406 p. ISBN-e: 978-607-7607-36-6
- CaraDonna PJ, Iler AM, Inouye DW. 2014. Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**: 4916-4921. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1323073111>
- Castillo-Argüero S, Martínez-Orea Y, Romero-Romero MA. 2016. *Las malezas de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México*. México: Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 9786070280078
- Celep F, Atalay Z, Dikmen F, Doğan M, Sytsma KJ, Claßen-Bockhoff R. 2020. Pollination ecology, specialization,

- and genetic isolation in sympatric bee-pollinated *Salvia* (Lamiaceae). *International Journal of Plant Sciences* **181**: 800-811. DOI: <https://doi.org/10.1086/710238>
- Chao A, Chiu C-H, Jost L. 2014. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **45**: 297-324. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>
- CONABIO [Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad]. 2025. *Biodiversidad Mexicana*. <https://www.biodiversidad.gob.mx/> (accessed October, 2025).
- Cornwell WK, Schilck DW, Ackerly DD. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* **87**: 1465-1471. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)
- Coulin C. 2024. *Efectos de manejo forestal sobre la estructura y funcionalidad de la comunidad planta-polinizador en matorrales del noroeste de Patagonia*. MSc Thesis. Universidad Nacional del Comahue.
- Cruz-Salazar B, Tlapa-Haro A, George-Miranda S, Estrada-Torres A, Martínez-y Pérez JL. 2024. Impacto de la deforestación en el reclutamiento y diversidad de plántulas arbóreas de un bosque templado del centro de México. *Madera y Bosques* **30**: e3012603. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2024.3012603>
- Currie WS, Bergen KM. 2009. Temperate forest. In: Jørgensen SE. ed. *Ecosystem Ecology*. Amsterdam Países Bajos: Elsevier. pp. 417-427. ISBN: 978-0-444-53466-8
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 646-655. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Dobler-Morales CE. 2010. *Caracterización del clima y su relación con la distribución de la vegetación en el suroeste del D.F., México*. BSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Erasmý M, Leuschner C, Balkenhol N, Dietz M. 2021. Shed light in the dark—How do natural canopy gaps influence temperate bat diversity and activity? *Forest Ecology and Management* **497**: 119509. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119509>
- E-Vojtkó A, de Bello F, Durka W, Kühn I, Götzenberger L. 2020. The neglected importance of floral traits in trait-based plant community assembly. *Journal of Vegetation Science* **31**: 529-539. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12877>
- Faegri K, van der Pijl L. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon: Elsevier. ISBN: 978-0-08-023160-0. DOI: <https://doi.org/10.1016/C2009-0-00736-3>
- Fischer A, Marshall P, Camp A. 2013. Disturbances in deciduous temperate forest ecosystems of the northern hemisphere: their effects on both recent and future forest development. *Biodiversity and Conservation* **22**: 1863-1893. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0525-1>
- Frazer G, Canham CD, Lertzman KP. 1999. Gap Light Analyzer, version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation. British Columbia: Simon Fraser, and New York: The Institute of Ecosystem Studies. 36 pp.
- Frelich LE, Montgomery RA, Oleksyn J. 2015. Northern temperate forests. In: Peh KS-H, Corlett RT, Bergeron Y. eds. *Routledge Handbook of Forest Ecology*. pp. 30-45. Nueva York: Routledge. DOI: <https://doi.org/10.4324/9781315818290>
- Galicia L, Chávez-Vergara BM, Kolb M, Jasso-Flores RI, Rodríguez-Bustos LA, Solís LE, Guerra de la Cruz V, Pérez-Campuzano E, Villanueva A. 2018. Perspectivas del enfoque socioecológico en la conservación, el aprovechamiento y pago de servicios ambientales de los bosques templados de México. *Madera y Bosques* **24**: 1-18. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2421443>
- García E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM. México. ISBN: 970-32-1010-4
- Girão LC, Lopes AV, Tabarelli M, Bruna EM. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *Plos One* **2**: e908. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000908>
- Götzenberger L, de Bello F, Bråthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M, Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Zobel K, Zobel M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* **87**: 111-127. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>

- Goulnik J, Plantureux S, Thery M, Baude M, Delattre M, van Reeth C, Villerd J, Michelot-Antalik A. 2020. Floral trait functional diversity is related to soil characteristics and positively influences pollination function in semi-natural grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **301**: 107033. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107033>
- Gu Z, Gu L, Eils R, Schlesner M, Brors B. 2014. *Circlize* implements and enhances circular visualization in R. *Bioinformatics* **30**: 2811-2812. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu393>
- Guzmán-Mendoza R, Calzontzi-Marín J, Salas-Araiza MD, Leyte-Manrique A. 2020. Changes in vegetation diversity of temperate forests in central Mexico under different levels of reforestation. *Forestist* **70**: 69-76. DOI: <https://doi.org/10.5152/forestist.2020.20011>
- Hernández HM, Carreón-Abud Y. 1987. Notas sobre la ecología reproductiva de árboles en un bosque mesófilo de montaña en Michoacán, México. *Botanical Science* **47**: 25-35. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1329>
- Hernández-Esquivel KB. 2015. *Síndromes de polinización de un bosque tropical caducifolio en la depresión del Balsas, Michoacán*. MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hernández-Vargas G, Sánchez-Velásquez LR, López-Acosta JC, Noa-Carranza JC, Perroni Y. 2019. Relationship between soil properties and leaf functional traits in early secondary succession of tropical montane cloud forest. *Ecological Research* **34**: 213-224. DOI: <https://doi.org/10.1111/1440-1703.1267>
- Herrera CM. 2020. Flower traits, habitat, and phylogeny as predictors of pollinator service: a plant community perspective. *Ecological Monographs* **90**: e01402. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecm.1402>
- Inouye DW. 2008. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology* **89**: 353-362. DOI: <https://doi.org/10.1890/06-2128.1>
- Irwin RE, Adler LS, Brody AK. 2004. The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defense. *Ecology* **85**: 1503-1511. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-0390>
- Jackson ML. 1982. *Análisis químico de suelos*. Barcelona: Omega, España. ISBN: 8428202613
- Junker RR, Blüthgen N. 2010. Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones. *Annals of Botany* **105**: 777-782. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcq045>
- Junker RR, Parachnowitsch AL. 2015. Working towards a holistic view on flower traits—how floral scents mediate plant–animal interactions in concert with other floral characters. *Journal of the Indian Institute of Science* **95**: 43-68.
- Krishna S, Keasar T. 2018. Morphological complexity as a floral signal: from perception by insect pollinators to co-evolutionary implications. *International Journal of Molecular Sciences* **19**: 1681. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms19061681>
- Kudo G, Harder LD. 2005. Floral and inflorescence effects on variation in pollen removal and seed production among six legume species. *Functional Ecology* **19**: 245-254. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.00961.x>
- Laliberte E, Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* **91**: 299-305. DOI: <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Laughlin DC, Laughlin DE. 2013. Advances in modeling trait-based plant community assembly. *Trends in Plant Science* **18**: 584-593. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.04.012>
- Lavelle S, Colloff MJ, McIntyre S, Doherty MD, Murphy HT, Metcalfe DJ, Dunlop M, Williams RJ, Wise RM, Williams KJ. 2015. Ecological mechanisms underpinning climate adaptation services. *Global Change Biology* **21**: 12-31. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12689>
- Lavelle S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 545-556. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lavelle S, Grigulis K, Lamarque P, Colace M-P, Garden D, Girel J, Pellet G, Douzet R. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* **99**: 135-147. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x>
- Lavelle S, Grigulis K, McIntyre S, Williams NSG, Garden D, Dorrough J, Berman S, Quétier F, Thébault A, Bonis A. 2008. Assessing functional diversity in the field—methodology matters! *Functional Ecology* **22**: 134-147. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>

- Legendre P, Legendre L. 2012. Chapter 10 - Interpretation of ecological structures. *Developments in Environmental Modelling* **24**: 521-624. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53868-0.50010-1>
- Márquez-Rodríguez J, Pérez Valcárcel J, Prieto Piloña F. 2014. Entomología no deserto verde. In: Prieto-Piloña F, Pérez-Valcárcel J. eds. *e-insecta. Cuaderno Entomológico*. Coruña: AEGA **2**: 1-10.
- Martínez-Orea Y, Castillo-Argüero S, Orozco-Segovia A, Zavala-Hurtado JA, Bonilla-Valencia L. 2019. Micrositios seguros para la germinación de *Symphoricarpos microphyllus* (Caprifoliaceae), una especie arbustiva con latencia. *Acta Botanica Mexicana* **126**: e1458. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1458>
- Mason NWH, Moullot D, Lee WG, Wilson JB. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* **111**: 112-118. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Matkala L, Salemaa M, Bäck J. 2020. Soil total phosphorus and nitrogen explain vegetation community composition in a northern forest ecosystem near a phosphate massif. *Biogeosciences* **17**: 1535-1556. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-17-1535-2020>
- Mayfield MM, Bonser SP, Morgan JW, Aubin I, McNamara S, Vesk PA. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography* **19**: 423-431. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00532.x>
- McCune B, Mefford MJ. 2016. *PC-ORD: Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 7. User's Booklet. Gleneden Beach, Oregon, USA: MjM Software Design. <https://static1.squarespace.com/static/58f588c93e00be17785ced5d/t/5bcccc404785d3d9aac3e266/1540148334020/PBooklet7.pdf> (accessed October, 2025).
- Motivans-Švara E, Ștefan V, Sossai E, Feldmann R, Aguilon DJ, Bontsutsnaja A, E-Vojtkó A, Kilian IC, Lang P, Möltle M, Prangel E, Viljuri M-L, Knight TM, Neuenkamp, L. 2021. Effects of different types of low-intensity management on plant-pollinator interactions in Estonian grasslands. *Ecology and Evolution* **11**: 16909-16926. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.8325>
- Ogle DH, Doll JC, Wheeler AP, Dinno A. 2025. *FSA: Simple Fisheries Stock Analysis Methods*. R package ver. 0.10.0. <https://CRAN.R-project.org/package=FSA> (accessed October, 2025).
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens MHH. 2007. The vegan package. *Community Ecology Package* **10** (631-637): 719. https://www.researchgate.net/publication/228975085_The_Vegan_Package (accessed October, 2025).
- Olsen SR, Watanabe FS, Cosper HR, Larson WE, Nelson LB. 1954. Residual phosphorus availability in long-time rotations on calcareous soils. *Soil Science* **78**: 141-152. DOI: <https://doi.org/10.1097/00010694-195408000-00008>
- Özkan U, Gökbulak F. 2017. Effect of vegetation change from forest to herbaceous vegetation cover on soil moisture and temperature regimes and soil water chemistry. *Catena* **149**: 158-166. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.09.017>
- Piao S, Liu Q, Chen A, Janssens IA, Fu Y, Dai J, Liu L, Lian X, Shen M, Zhu X. 2019. Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges. *Global Change Biology* **25**: 1922-1940. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14619>
- R Core Team. 2025. *R: A language and environment for statistical computing*. (Version 4.5.1) [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://cran.r-project.org/doc/manuals/r-release/fullrefman.pdf> (accessed October, 2025).
- Reich PB. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275-301. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reynolds SG. 1970. The gravimetric method of soil moisture determination Part I A study of equipment, and methodological problems. *Journal of Hydrology* **11**: 258-273. DOI: [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(70\)90066-1](https://doi.org/10.1016/0022-1694(70)90066-1)
- Rodríguez-Romero L, Pacheco L, Zavala Hurtado JA. 2008. Pteridofitas indicadoras de alteración ambiental en el bosque templado de San Jerónimo Amanalco, Texcoco, México. *Revista de Biología Tropical* **56**: 641-656. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i2.5614>
- Rosas-Guerrero V, Aguilar R, Martén-Rodríguez S, Ashworth L, Lopezaraiza-Mikel M, Bastida JM, Quesada M.

2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecology Letters* **17**: 388-400. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12224>
- Sargent RD, Ackerly DD. 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution* **23**: 123-130. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.003>
- Scherer-Lorenzen M. 2014. The functional role of biodiversity in the context of global change. In: Coomes DA, Burslem DFRP, Simonson WD, eds. *Forests and Global Change*. Ecological Reviews. Cambridge University Press. pp: 195-238. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9781107323506.011>
- Sekar KC, Thapliyal N, Pandey A, Joshi B, Mukherjee S, Bhojak P, Bisht M, Bhatt D, Singh S, Bahukhandi A. 2023. Plant species diversity and density patterns along altitude gradient covering high-altitude alpine regions of west Himalaya, India. *Geology, Ecology, and Landscapes* **8**: 559-573. DOI: <https://doi.org/10.1080/24749508.2022.2163606>
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000, Especificaciones de Fertilidad, Salinidad y Clasificación de Suelos, Estudio, Muestreo y Análisis. *Diario Oficial de la Federación*. 2da Sección, 31 de diciembre de 2002.
- Silva-García JE, Aguirre-Calderón OA, Alanís-Rodríguez E, Jurado-Ybarra E, Jiménez-Pérez J, Vargas-Larreta B. 2021. Estructura y diversidad de especies arbóreas en un bosque templado del noroeste de México. *Polibotánica* **52**: 89-102. DOI: <https://doi.org/10.18387/polibotanica.52.7>
- Smith SD. 2010. Using phylogenetics to detect pollinator-mediated floral evolution. *New Phytologist* **188**: 354-363. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03292.x>
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**: 1300-1302. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- van der Pijl L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. New York-Heidelberg-Berlin: Springer-Verlag. ISBN-e: 978-3-642-87925-8. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-87925-8>
- Walkley A, Black IA. 1934. An examination of the degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* **37**: 29-38. DOI: <https://doi.org/10.1097/00010694-193401000-00003>
- Warring B, Cardoso FCG, Marques MCM, Varassin IG. 2016. Functional diversity of reproductive traits increases across succession in the Atlantic forest. *Rodriguésia* **67**: 321-333. DOI: <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667204>
- Winemiller KO, Fitzgerald DB, Bower LM, Pianka ER. 2015. Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology Letters* **18**: 737-751. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12462>
- Zeuss D, Brandl R, Brändle M, Rahbek C, Brunzel S. 2014. Global warming favours light-coloured insects in Europe. *Nature Communications* **5**: 3874. DOI: <https://doi.org/10.1038/ncomms4874>

Editor de sección: Pedro Luis Valverde

Contribución de los autores: LBV participó en la planeación del estudio, recolección y análisis de datos y redacción del manuscrito; SCA contribuyó en la planeación del estudio, en el análisis e interpretación de resultados y redacción del manuscrito; YVS contribuyó a la interpretación de resultados y supervisó la redacción del manuscrito; YMO apoyó en el trabajo de campo y la redacción del manuscrito; MARR realizó la sistematización de la base de datos, la elaboración de figuras y ajuste al formato del manuscrito; PNF participó en la planeación del estudio y la sistematización de la base de datos.

Entidades financiadoras: Proyecto PAPIIT IN-202523: “Especies introducidas y malezas nativas en un ecosistema urbano”.

Conflictos de interés: Los autores declaran que no existe ningún conflicto de interés económico, personal o académico que pueda haber influido en los resultados o la interpretación del presente estudio.