



DIVERSIDAD Y RASGOS FUNCIONALES DE ORQUÍDEAS TERRESTRES EN BOSQUES DE UN ÁREA NATURAL PROTEGIDA DEL NORESTE DE MÉXICO

DIVERSITY AND FUNCTIONAL TRAITS OF TERRESTRIAL ORCHIDS IN FORESTS OF A PROTECTED NATURAL AREA OF NORTHEASTERN MEXICO

 SAMANTHA BALTAZAR,  RODOLFO SOLANO*

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional.
Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.

*Autor de correspondencia: asolanog@ipn.mx

Resumen

Antecedentes: Los rasgos funcionales de las plantas se relacionan con estrategias adaptativas y forman parte de la diversidad biológica. Por su diversidad de adaptaciones las orquídeas terrestres son un modelo para estudiar las relaciones entre su diversidad, rasgos funcionales y ambiente, pero esto ha sido poco estudiado.

Preguntas: ¿Cómo cambia la diversidad de orquídeas y sus rasgos funcionales entre tipos de vegetación? ¿Sus rasgos funcionales permiten reconocer grupos de especies? ¿Su diversidad y rasgos funcionales se asocian con variables climáticas y de estructura de la vegetación?

Sitio y años de estudio: Reserva de la Biosfera El Cielo, enero 2016-enero 2017.

Métodos: Se registró la riqueza, abundancia y rasgos funcionales de orquídeas terrestres, variables climáticas y de estructura vegetal en tres tipos de vegetación. Se estimó diversidad verdadera, recambio de especies y diversidad de rasgos en cada tipo de vegetación, para reconocer grupos funcionales a nivel interespecífico. La diversidad y rasgos funcionales entre tipos de vegetación se asoció con variables ambientales medidas.

Resultados: Los bosques de pino-encino y mesófilo de montaña presentaron mayor diversidad verdadera y tuvieron entre sí mayor recambio de especies que con el bosque tropical subcaducifolio, éste tuvo la mayor diversidad de rasgos funcionales. Se reconocieron tres grupos funcionales; la diversidad verdadera y funcional se relacionó con temperatura, humedad y densidad del dosel.

Conclusiones: La diversidad verdadera no determina la diversidad funcional; ambientes sometidos a mayor estrés ambiental presentan mayor diversidad funcional. La composición de grupos funcionales entre orquídeas estudiadas refleja eventos de convergencia en sus rasgos funcionales.

Palabras clave: Diversidad funcional, florística, índices de diversidad, Orchidaceae, Reserva de la Biosfera El Cielo.

Abstract

Background: The functional traits of plants are related with adaptive strategies and they are part of the biological diversity. Due its adaptations diversity the terrestrial orchids are a model for studying the relationship between their diversity, functional traits and environment, but this has been little studied.

Questions: How does the orchids diversity and their functional traits change between vegetation types? Do the functional traits allow to recognize groups of orchid species? Are the diversity and functional traits of orchids associated with climatic and vegetation structure variables?

Study site and dates: El Cielo Biosphere Reserve, January 2016-January 2017.

Methods: The richness, abundance and functional traits of terrestrial orchids were recorded, as well as climatic and vegetal structure variables in three vegetation types. True diversity, species turnover, and trait diversity between vegetation types were estimated, in order to recognize functional groups at interspecific level. Diversity and functional traits between vegetation types were associated with environmental variables.

Results: The pine-oak and cloud forests presented higher true diversity and had a greater species turnover among them than with the sub-deciduous tropical forest, which had the greatest diversity of functional traits. Three functional groups were recognized at the interspecific level; true and functional diversity was related to temperature, humidity, and canopy density.

Conclusions: True diversity does not determine the diversity of functional traits; environments subjected to greater environmental stress have greater diversity of traits; the composition of functional groups among orchids reflects convergence events in its functional traits.

Keywords: Diversity indices, El Cielo Biosphere Reserve, floristic, functional diversity, Orchidaceae.

La actual crisis de pérdida de biodiversidad y los problemas derivados del cambio climático hacen necesario conocer la diversidad y abundancia de especies que aún albergan los bosques, así como los factores que determinan su composición y estructura. Los estudios al respecto ayudarán a comprender cómo los ecosistemas están siendo transformados y afectando su funcionamiento ([Ramírez-Lozano et al. 2013](#)), para poder diseñar planes para su restauración.

La diversidad de especies y su abundancia han sido los parámetros más utilizados para describir la composición de una comunidad vegetal ([Moreno et al. 2011](#)). Otros estudios resaltan el valor de los rasgos funcionales como un componente de la diversidad ([Saldaña-Acosta et al. 2008](#), [Poorter 2009](#), [Pohl et al. 2011](#), [Lohbeck et al. 2013](#), [Adler et al. 2014](#), [Susan-Tepetlan et al. 2015](#), [Gould et al. 2016](#), [Montes-Pulido et al. 2017](#)), ya que son caracteres cuantificables que reflejan estrategias adaptativas de las especies y son útiles para entender las interacciones entre éstas y su ambiente ([Grime 1974](#), [Pla et al. 2012](#), [Mason & de Bello 2013](#)). Por ejemplo, en sitios sometidos a estrés ambiental, como el bosque seco, las especies que se establecen muestran mayor variación en los rasgos funcionales presentando adaptaciones asociadas con la intensidad lumínica ([Saldaña-Acosta et al. 2008](#), [Poorter 2009](#), [Lohbeck et al. 2013](#), [Susan-Tepetlan et al. 2015](#), [Montes-Pulido et al. 2017](#)).

Otro enfoque ha sido comparar qué contribución tienen la diversidad de rasgos funcionales y de especies en la composición, estructura y funcionamiento de una comunidad vegetal ([Ricotta & Moretti 2011](#), [de la Riva et al. 2014](#), [Chacón-Labela et al. 2016](#), [Gould et al. 2016](#)). Un estudio en humedales de Sudamérica encontró que la mayor riqueza de especies de una comunidad no siempre está asociada con una alta variación de los rasgos funcionales ([Morandeira & Kandus 2017](#)). Comprender esto requiere tomar en cuenta las características del ambiente que influyen en la diversidad de especies y sus rasgos funcionales, como la temperatura, humedad, intensidad lumínica o variables de la vegetación ([Poorter 2009](#), [López-Mata et al. 2012](#), [Ruacho-González et al. 2013](#), [Salazar et al. 2015](#)). Hasta el momento, no hay un patrón general entre diversidad de especies y rasgos funcionales asociados al ambiente, ya que algunos sitios con alta diversidad de rasgos funcionales presentan baja asociación con variables ambientales ([Morandeira & Kandus 2017](#)). El efecto del ambiente en la diversidad de rasgos funcionales puede ser independiente de su efecto sobre la riqueza de especies, pues mecanismos como la dispersión o competencia interespecífica influyen en la variación de rasgos funcionales ([Poorter 2009](#), [López-Mata et al. 2012](#), [Ruacho-González et al. 2013](#), [Salazar et al. 2015](#), [Kraft & Ackerly](#)

[2014](#), [Horn et al. 2015](#), [Arellano-Rivas et al. 2016](#), [Cadotte & Tucker 2017](#)).

La familia Orchidaceae, representada por cerca de 740 géneros y casi 28,000 especies ([Chase et al. 2015](#)) que se distribuyen en casi todos los ecosistemas terrestres, muchas de ellas son vulnerables a la perturbación de sus hábitats ([Soto et al. 2007](#), [Cruz-Fernández et al. 2010](#)). En México, la mayor parte de la diversidad de orquídeas se encuentra en los bosques tropicales, donde crecen principalmente como epífitas ([Hågsater et al. 2005](#), [Givnish et al. 2015](#)). Sin embargo, en los bosques del norte del país se encuentra una mayor diversidad de orquídeas terrestres, la cual ha sido menos estudiada, tanto en aspectos florísticos como ecológicos.

Las orquídeas presentan adaptaciones muy variadas para establecerse en su hábitat y reproducirse, por ello son un grupo candidato para analizar su diversidad y rasgos funcionales en conjunto ([Dafni et al. 1981](#), [Swarts & Dixon 2009](#), [Juárez et al. 2014](#)). Hasta el momento no se conoce cómo son las asociaciones espaciales entre rasgos funcionales y diversidad de orquídeas terrestres en diferentes tipos de vegetación, como en bosques templados del noreste de México donde este modo de crecimiento está mejor representado en la familia. El presente estudio tuvo como objetivo conocer los patrones de diversidad de especies y de rasgos funciones en orquídeas terrestres en diferentes bosques de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas. Para esto se plantearon las siguientes preguntas: 1) ¿Cómo cambia la diversidad de orquídeas terrestres y sus rasgos funcionales entre tipos de vegetación? 2) ¿Los rasgos funcionales son útiles para reconocer grupos entre las orquídeas terrestres? y 3) ¿La diversidad y rasgos funcionales de orquídeas terrestres se asocian con variables ambientales y de estructura de la vegetación?

Materiales y métodos

Sitios de estudio. El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera El Cielo (RBC) localizada al suroeste del Estado de Tamaulipas, México (22° 55'-23° 25' N y 99° 05'-99° 26' W) ([Figura 1](#)). Se seleccionaron tres sitios, cada uno con vegetación diferente. El primero con bosque de pino-encino (BPE), ubicado en el Ejido Emilio Portes Gil, municipio de Gómez Farías (1,570-1,657 m snm, precipitación anual de 1,247 mm, temperatura media anual de 20.6 °C), con una temporada de sequía de noviembre a abril y una de lluvias de mayo a octubre, la temperatura se incrementa antes de la temporada de lluvias y va disminuyendo con la precipitación. El segundo con bosque mesófilo de montaña (BMM), ubicado en el Ejido Joya de Manantiales, municipio de Gómez Farías (1,239-

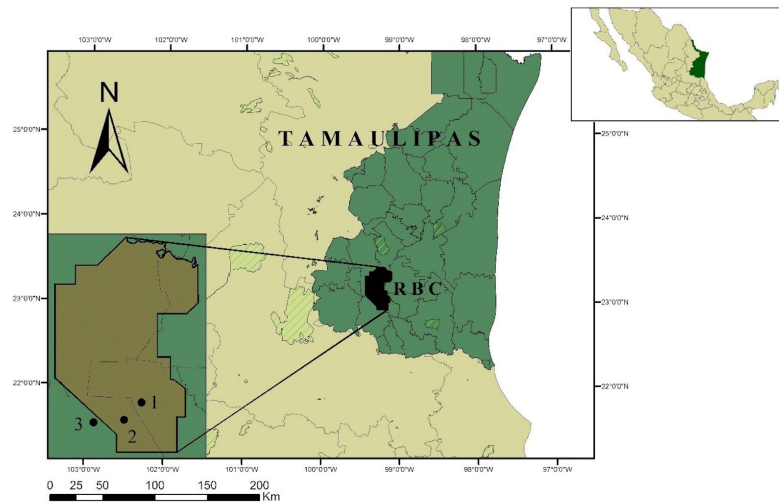


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio en la Reserva de la Biosfera El Cielo (RBC). Bosque de pino-encino (1), bosque mesófilo de montaña (2) y bosque tropical subcaducifolio (3).

1,378 m snm, precipitación anual de 1,241 mm, temperatura media anual de 19.6 °C), la temporada de sequía y de lluvias coincide con el BPE, pero la temperatura se mantiene estable a lo largo del año. Por último, bosque tropical subcaducifolio (BTSC), en el Ejido El Tigre, municipio de Ocampo (543-696 m snm, precipitación anual de 943 mm, temperatura media anual de 26.7 °C), aquí las mayores temperaturas se presentan antes de la temporada de lluvias y la precipitación tiene lugar entre agosto y septiembre ([Figura 2](#)).

El BPE se compone principalmente de *Pinus patula* Schltdl. & Cham., *P. pseudostrobus* Lindl., *Quercus polymorpha* Schltdl. & Cham. y *Q. sartorii* Liemb.; aunque en algunos manchones se presentan elementos del BMM, como *Liquidambar styraciflua* L. y *Magnolia tamaulipana* A. Vázquez. En el BMM las especies arbóreas características son *Carya ovata* var. *mexicana* (Engelm. ex Hemsl.) W.E. Manning, *Cercis canadensis* L., *Clethra pringlei* S. Watson, *Liquidambar styraciflua*, *Magnolia tamaulipana*, *M. dealbata* Zucc., *Podocarpus reichei* J. Buchholz & N.E. Gray, *Quercus sartorii*, *Q. germana* Schltdl. & Cham. y *Wimmeria concolor* Schltdl. & Cham. Por último, el BTSC presenta una mezcla de especies caducifolias y perennifolias, entre ellas *Acacia coulteri* Benth., *Aphananthe monoica* (Hemsl.) J.-F. Leroy, *Bursera simaruba* Sarg., *Casimiroa greggii* (S. Watson) F. Chiang, *Cedrela odorata* L., *Drypetes lateriflora* (Sw.) Krug & Urb., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., *Guazuma ulmifolia* Lam., *Piscidia piscipula* Sarg. y *Robinsonella discolor* Rose & Baker f.

Diversidad de orquídeas. En cada sitio se establecieron dos parcelas de muestreo. Durante un año (enero 2016-enero 2017) se realizaron 72 salidas, una visita por mes a cada parcela. En cada parcela se estableció un transecto de 164 m de largo, sobre el cual se ubicaron seis subparcelas circulares de 7 m de radio (153.94 m²), separadas entre sí por 15 m, estableciendo la primera a 5 m del inicio del transecto. Las subparcelas estuvieron dispuestas de manera alterna y a una separación de 1 m de la línea del transecto ([Cruz-Fernández et al. 2010](#), [Juárez et al. 2011](#), [Pérez-Harguindeguy et al. 2013](#)). En cada subparcela se registró el número de especies y su abundancia; y se colectó un ejemplar de respaldo para cada taxón, dejando cormos y raíces tuberosas para que los individuos se regeneraran. El material colectado fue herborizado y se depositaron duplicados en las colecciones de los herbarios OAX y AMO, acrónimos de acuerdo a [Thiers \(2020 actualizado continuamente\)](#).

Rasgos funcionales. Para los análisis de rasgos funcionales, de las 39 especies registradas en total, se muestrearon solo las que presentaban individuos con hojas maduras en cada tipo de vegetación (33 especies). Siguiendo a [Pérez-Harguindeguy et al. \(2013\)](#), el tamaño de muestra por especie fue de 25 individuos, cuando este número no pudo alcanzarse se utilizaron todos los individuos disponibles en el sitio, únicamente para 15 especies fue posible contar con el tamaño de muestra propuesto ([Apéndice 1](#)). Cada individuo fue marcado para determinar su número de hojas (NHO) y longevidad foliar (LOF) como el número de meses

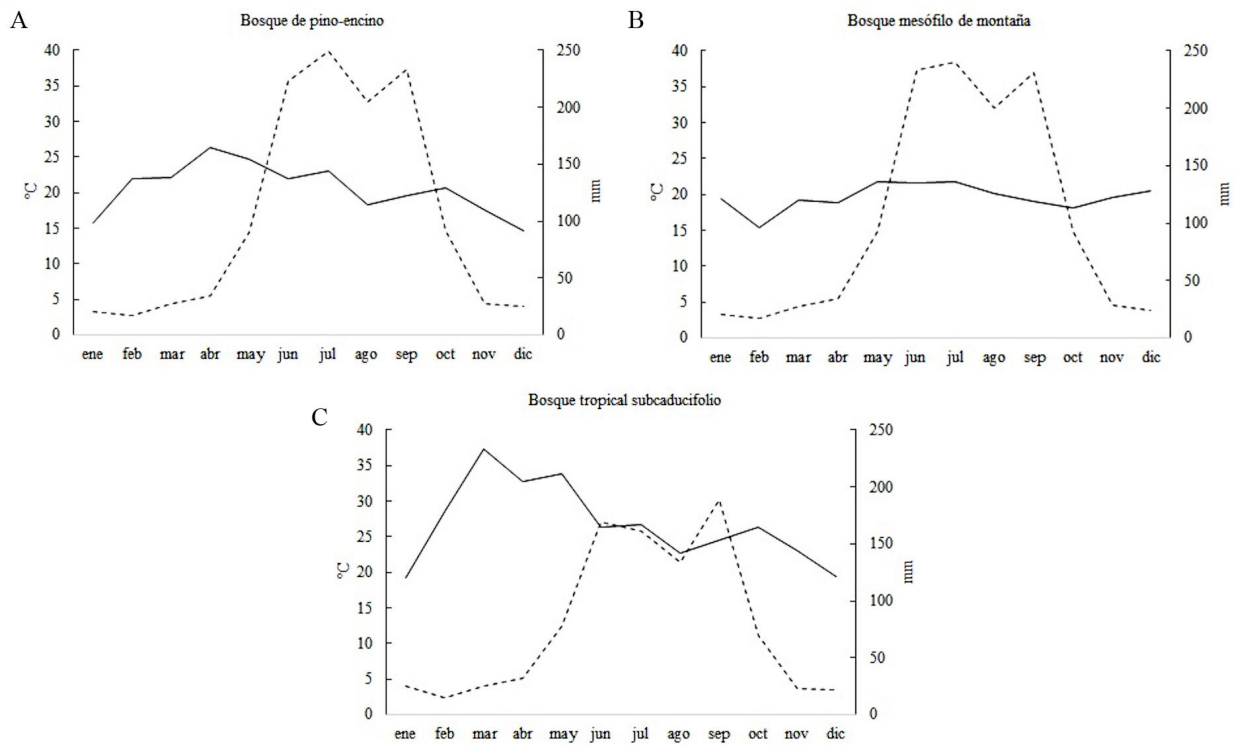


Figura 2. Representación gráfica del clima en los sitios de estudio a lo largo de un año (enero-diciembre 2016). La línea continua representa la temperatura, la línea discontinua la precipitación (CONAGUA 2016).

que se observaron hojas verdes en las plantas; de cada individuo se colectó una hoja madura, fresca y sin daños por herbivoría o patógenos, la cual fue digitalizada para calcular su área foliar (AF) mediante el software ImageJ 1.49 (Rasband 2015). A partir de esa imagen se obtuvo el área foliar total (AFT) de cada individuo multiplicando AF por NHO, el área foliar específica (AFE) como el cociente entre el AF y el peso seco de la hoja; para ello las hojas colectadas de cada individuo se secaron a 70 °C por 72 horas, el peso seco se consideró como el contenido foliar de materia seca (CFMS).

Variables ambientales. Con un termómetro digital equipado con sensores de temperatura y humedad relativa (TER-140, Steren, Ciudad de México), en cada visita a campo (una vez por mes), alrededor de las 12:00 horas y en cada subparcela se registraron variables climáticas durante la temporada seca (noviembre a abril) y de lluvias (mayo a octubre): temperatura ambiental (para la temperatura media anual: TEMP), temperatura máxima (TMAX), temperatura mínima (TMIN), temperatura del suelo (TSUE), humedad relativa (HREL) y humedad relativa máxima (HMAX). La precipitación media anual (PREC) se obtuvo de los registros de las estaciones meteorológicas de CONAGUA (2016) que se encuentran en el mismo rango altitudinal en Gómez Farías y Ocampo, Tamaulipas. La evapotranspiración real

anual (ETRA) y evapotranspiración real del mes más húmedo (ETRAH) se calcularon a partir de los valores de temperatura y precipitación de acuerdo con López-Mata *et al.* (2012). Además, en cada subparcela se registró algunas variables de la estructura de la vegetación: densidad del dosel (DD, en temporada seca y de lluvias) medida con un densitómetro convexo (Forestry Suppliers, Inc., Jackson, Misisipi, E.U.A.), diámetro a la altura del pecho (DAP) para árboles > 2 cm de diámetro y densidad arbórea (DARB, el número de individuos arbóreos entre el tamaño de la subparcela).

Análisis estadísticos. Para cada tipo de vegetación se estimó la representatividad del esfuerzo de muestreo mediante curvas de acumulación de especies, se empleó el modelo de Clench disponible en EstimateS 9.1.0 (Colwell 2013). Igualmente, por tipo de vegetación se estimó la diversidad verdadera empleando el orden q' (Moreno *et al.* 2011) y se calculó el recambio de especies mediante el índice de Morisita-Horn (Moreno 2001). Estos análisis se realizaron con el paquete Vegetarian (Charney & Record 2009) de RStudio (RStudio Team 2018).

En cada tipo de vegetación se evaluó la diversidad de rasgos funcionales mediante la entropía cuadrática de Rao (FD₀), que decrece cuando la diversidad de especies incrementa; la distancia promedio funcional entre pares

(DPFP), que indica el grado de diferenciación entre rasgos funcionales en una comunidad, su valor aumenta cuando la diversidad de rasgos funcionales incrementa; así como la distancia funcional más cercana (DPFC), que indica la similitud de rasgos funcionales entre especies, decrece si la diversidad de rasgos es menor a la diversidad de especies presentes (Grime 1998, Botta-Dukát 2005, Ricotta & Moretti 2011, Swenson 2014, Arellano-Rivas *et al.* 2016, de Bello *et al.* 2016). Estos índices se calcularon con los paquetes Picante y Hmisc (Kembel *et al.* 2014, Swenson 2014, Harrell 2016) de RStudio (RStudio Team 2018). Se aplicaron pruebas de Levene, ANOVA y *post hoc* Tukey (Ruxton & Beauchamp 2008), disponibles en STATISTICA 8.0 (StatSoft 2007) para conocer si hubo diferencias en los valores promedio de los rasgos funcionales de cada bosque, usando como variable categórica el tipo de vegetación.

Las diferencias interespecíficas de los rasgos funcionales se evaluaron mediante un análisis de conglomerados usando el algoritmo UPGMA. Una vez conocido el número de grupos y su composición, se aplicó un análisis de K medias para confirmar el conjunto de especies de cada grupo; con ello las especies se clasifican desde centroides conocidos de acuerdo con el número óptimo de grupos obtenidos previamente. Las diferencias entre grupos funcionales se evaluaron a través pruebas de Levene, ANOVA y *post hoc* (Scheffé 1952) para conocer si hubo diferencias entre grupos, usando como variable categórica el número de grupo (1-3).

Las relaciones entre diversidad de orquídeas terrestres y rasgos funcionales con las variables ambientales por cada tipo de vegetación se evaluaron con una prueba de Pearson y un análisis de componentes principales (ACP), disponibles en STATISTICA 8.0 (StatSoft 2007), como variables de respuesta se empleó la diversidad de especies (*S*), la abundancia de individuos (*n*), la diversidad verdadera (*q'*) y cada rasgo funcional evaluado (AF, AFT, AFE, CFMS, NHO, LOF); como variables explicativas se emplearon los valores promedio de las variables climáticas de la temporada seca y de lluvias, así como las variables de estructura de la vegetación.

Resultados

Diversidad de orquídeas. De acuerdo con el modelo de Clench, el BMM registró 81.7 % de la riqueza esperada, seguido por BTSC (77.7 %) y BPE (65.3 %). En total se registraron 2,807 individuos pertenecientes a 39 especies de orquídeas terrestres y 20 géneros. Tres de las especies registradas no pudieron ser determinadas a nivel específico porque sus individuos no presentaron estructuras reproductivas, pero se consideraron como taxones diferentes por no ser morfológicamente similares con las que si fueron determinadas. La mayor riqueza se registró en BPE y BMM, con 20 especies cada uno, seguido por el BTSC

(12 especies). La abundancia fue mayor en BMM (1,389 individuos) seguido por BPE y BTSC (982 y 436 individuos, respectivamente) (Apéndice 1). La diversidad verdadera (*q'*) fue mayor en BPE (7.4), seguido por BMM (7.1) y BTSC (5.1). El BMM y BPE presentaron una similitud intermedia en su riqueza de orquídeas terrestres (0.409), pues compartieron 12 especies, mientras que la similitud entre cualquiera de ellos y el BTSC fue prácticamente nula, éste solo compartió una especie con el BMM (0.003).

Características funcionales. La diversidad de rasgos funcionales fue mayor en BMM ($FD_0 = 2.4$, DPFP = 292.7), seguido por BTSC ($FD_0 = 2.3$, DPFP = 325.8) y BPE ($FD_0 = 1.2$, DPFP = 83.5). A pesar de que la riqueza de especies fue igual en BPE y BMM, la diversidad promedio funcional más cercana en BPE presentó una menor variación (DPFC = 31.8) entre los promedios de los rasgos de sus orquídeas terrestres, seguido por BMM (DPFC = 109.4) y BTSC (DPFC = 163.6 (Apéndice 1). En cuanto a diferencias entre rasgos funcionales de cada tipo de vegetación, éstas fueron significativas únicamente para la longevidad foliar entre BMM y BTSC (Tablas 1 y 2).

Tabla 1. Análisis de varianza (ANOVA) entre los rasgos funcionales de orquídeas terrestres de tres tipos de vegetación: bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña y bosque tropical subcaducifolio. Área foliar (AF), área foliar total (AFT), contenido foliar de materia seca (CFMS), número de hojas (NHO), longevidad foliar (LOF), $p < 0.05^*$.

Rasgo funcional	SS	Error	MS	Error	df	F	p
AF	0.724	34.275	0.362	1.038	2	0.348	0.70
AFT	0.620	34.379	0.310	1.041	2	0.297	0.74
CFMS	0.337	34.662	0.168	1.050	2	0.160	0.85
NHO	0.708	34.921	0.309	1.058	2	0.037	0.96
LOF	8.369	26.630	4.184	0.806	2	5.186	0.00*

Las 33 especies evaluadas por sus rasgos funcionales se dividieron en tres grupos funcionales. El grupo 1 incluyó solo dos especies presentes en BMM y BTSC; el grupo 2 seis especies distribuidas en los tres tipos de vegetación; el grupo 3 fue el más numeroso con 25 especies distribuidas en los tres tipos de vegetación (Figura 3, Tabla 3). Los rasgos AFT, CFMS y LOF determinaron las diferencias entre los tres grupos funcionales, como se ve en los resultados del ANOVA correspondiente (Tabla 4). Los grupos 2 y 3 fueron diferentes al grupo 1 en sus valores del área foliar total y contenido foliar de materia seca; en tanto,

Tabla 2. Pruebas *post-hoc* de Tukey entre tres tipos de vegetación a través de rasgos funcionales de orquídeas terrestres. Bosque de pino-encino (BPE), bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque tropical subcaducifolio (BTSC), $p < 0.05^*$.

Tukey	(I)	(J)	Diferencia de medias	Error típico	p	Límite inferior	Límite superior
	Grupo	Grupo	(I-J)			-95 %	+95 %
Área foliar	BPE	BMM	0.261	0.416	0.82	-0.804	1.328
		BTSC	0.328	0.416	0.73	-0.737	1.133
	BMM	BTSC	0.066	0.416	0.99	-0.999	1.133
Área foliar total	BPE	BMM	-0.120	0.417	0.96	-1.188	0.948
		BTSC	-0.318	0.417	0.75	-1.386	0.750
	BMM	BTSC	-0.199	0.417	0.89	-1.267	0.869
Contenido foliar de materia seca	BPE	BMM	-0.140	0.418	0.95	-1.213	0.932
		BTSC	-0.236	0.418	0.85	-1.308	0.837
	BMM	BTSC	-0.095	0.418	0.97	-1.168	0.977
Número de hojas	BPE	BMM	0.025	0.420	1.00	-1.052	1.101
		BTSC	-0.085	0.420	0.98	-1.161	0.992
	BMM	BTSC	-0.109	0.420	0.97	-1.186	0.967
Longevidad foliar	BPE	BMM	-0.883	0.367	0.07	-1.823	0.057
		BTSC	0.238	0.367	0.81	-0.702	1.178
	BMM	BTSC	1.121	0.367	0.02*	0.181	2.061

los grupos 3 y 1 difieren del grupo 2 en la longevidad foliar, como se observa en los resultados de las pruebas *post-hoc* (Tabla 5). En el Apéndice 2 se muestran los valores de los rasgos de las especies utilizados en el reconocimiento de los tres grupos funcionales.

Relación entre variables ambientales y diversidad de orquídeas. Algunas variables climáticas y de estructura de la vegetación tuvieron asociaciones significativas con parámetros de diversidad en cada tipo de vegetación (Tabla 6). En BPE hubo asociaciones positivas entre abundancia y densidad del dosel de la temporada seca ($r = 0.65, p = 0.02$) y entre diversidad verdadera y densidad del dosel de la temporada seca ($r = 0.65, p = 0.02$), así como negativas entre abundancia y humedad máxima de la temporada de lluvias ($r = -0.62, p = 0.03$) y entre riqueza de especies y humedad máxima de la temporada de lluvias ($r = -0.68, p = 0.01$). En BMM la abundancia presentó asociaciones positivas con el diámetro de los árboles ($r = 0.71, p = 0.01$), evapotranspiración real anual de la temporada de lluvias ($r = 0.62, p = 0.03$), evapotranspiración real anual del mes más húmedo de la temporada de lluvias ($r = 0.63, p = 0.02$) y temperatura máxima de la temporada de lluvias ($r = 0.63, p = 0.02$); mientras que la riqueza de especies se asoció positivamente con esas mismas variables climáticas ($r = 0.61, p = 0.03$;

$r = 0.62, p = 0.03$ y $r = 0.63, p = 0.02$, respectivamente). En BTSC la riqueza de especies se asoció negativamente con la densidad del dosel de la temporada seca ($r = -0.58, p = 0.04$) y positivamente con el diámetro de los árboles ($r = 0.68, p = 0.01$); la diversidad verdadera tuvo una asociación negativa con la densidad del dosel ($r = -0.63, p = 0.00$), la humedad relativa de la temporada de lluvias ($r = -0.58, p = 0.04$) y humedad máxima de la temporada de lluvias ($r = -0.65, p = 0.02$).

La relación entre variables ambientales y diversidad de orquídeas en BPE se muestra en el ACP de la Figura 4A, donde 62.26 % de la varianza total se acumuló en los dos primeros componentes; las variables con mayor contribución al primer componente fueron ETRA (0.946), TMAX (0.883), dd (-0.872), DD (-0.867), tsue (0.740) y ETRAH (0.719); mientras que para el segundo componente fueron HMAX (0.910), hmax (0.723) y riqueza de especies (-0.705). El ACP de la Figura 4B muestra la relación obtenida entre variables ambientales y diversidad de orquídeas en BMM, los dos primeros componentes acumularon 61.42 % de la varianza; las variables con mayor contribución al primer componente fueron ETRA (0.927), ETRAH (0.924), TMAX (0.890), hrel (-0.879), etrah (0.8561), etra (0.856), tmax (0.814), DAP (0.767), DARB (-0.759) y DD (-0.754); para el segundo fueron diversidad verdadera (-0.8085), riqueza de especies (-0.771) y

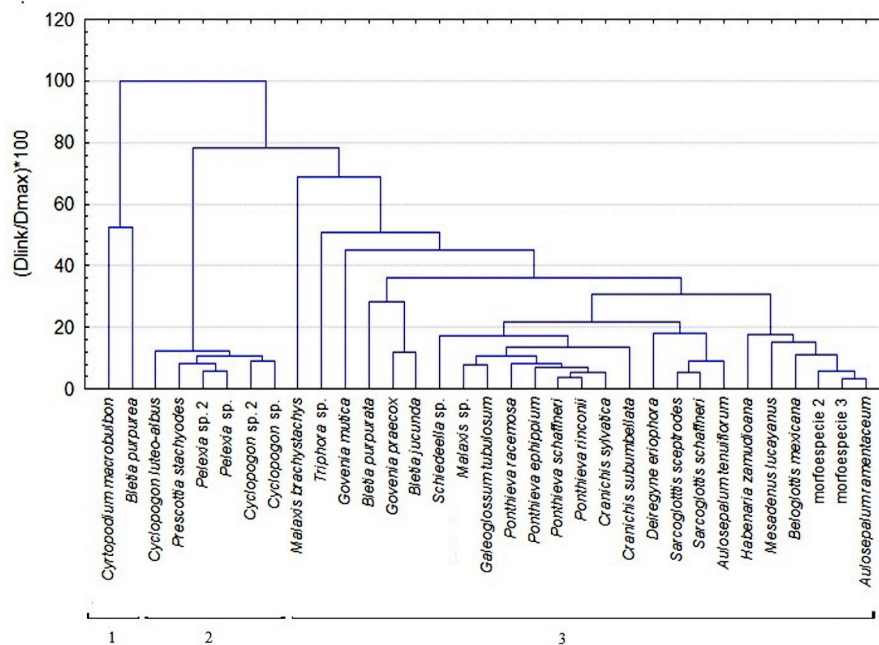


Figura 3. Dendrograma construido con el método UPGMA que muestra los grupos obtenidos (1-3) del análisis de rasgos funcionales de orquídeas terrestres a nivel interespecífico.

abundancia de individuos (-0.714). La [Figura 4C](#) muestra el ACP entre variables ambientales y diversidad de orquídeas para BTSC, donde los dos primeros componentes acumularon 58.74 % de la varianza; las variables con mayor contribución al primer componente fueron ETRAH (-0.927), ETRA (-0.923), HREL (0.894), etra (-0.829), etrah (-0.839), TMAX (-0.803), tmax (0.786) y HMAX (0.732); para el segundo componente fueron hmax (-0.902) y hrel (-0.630).

Relación entre variables ambientales y diversidad de rasgos funcionales. Las correlaciones entre algunas variables ambientales registradas en temporada seca y la de lluvias fueron significativas con los parámetros de diversidad ([Tabla 6](#)). Hubo asociaciones significativas entre variables ambientales y de estructura de la vegetación con rasgos funcionales en cada tipo de vegetación ([Tabla 7](#)). En BPE la longevidad foliar presentó asociaciones negativas con evapotranspiración real anual de la temporada de lluvias ($r = -0.82$, $p = 0.00$), temperatura máxima de la temporada de lluvias ($r = -0.72$, $p = 0.00$) y temperatura del suelo de la temporada seca ($r = -0.67$, $p = 0.01$), así como positivas con la densidad del dosel de la temporada de lluvias ($r = 0.67$, $p = 0.01$) y humedad relativa de la temporada de lluvias ($r = 0.61$, $p = 0.03$). En el BMM hubo asociaciones positivas entre el número de hojas ($r = 0.81$, $p = 0.00$) y área foliar total ($r = 0.72$, $p = 0.00$) con la temperatura máxima de la temporada seca; en tanto que las asociaciones negativas fueron entre la longevidad foliar con la

evapotranspiración real anual del mes más húmedo de la temporada de lluvias ($r = -0.81$, $p = 0.00$), evapotranspiración real anual de la temporada de lluvias ($r = -0.81$, $p = 0.00$) y DAP ($r = -0.77$, $p = 0.00$). En BTSC el contenido foliar de materia seca se asoció positivamente con la evapotranspiración real anual de la temporada de lluvias ($r = 0.6534$, $p = 0.02$), evapotranspiración real anual del mes más húmedo de la temporada de lluvias ($r = 0.64$, $p = 0.02$), temperatura máxima de la temporada de lluvias ($r = 0.59$, $p = 0.04$) y negativamente con la humedad relativa de la temporada de lluvias ($r = -0.59$, $p = 0.04$); en tanto, el área foliar se asoció positivamente con la evapotranspiración real anual de la temporada de lluvias ($r = 0.61$, $p = 0.03$), evapotranspiración real anual del mes más húmedo de la temporada de lluvias ($r = 0.60$, $p = 0.03$) y negativamente con densidad del dosel de la temporada seca ($r = -0.58$, $p = 0.04$); el área foliar específica presentó relación positiva con la humedad máxima de la temporada seca ($r = 0.58$, $p = 0.040$).

La gráfica de ACP de la [Figura 5A](#) muestra la relación entre variables ambientales y rasgos funcionales de orquídeas en BPE, el 60.44 % de la varianza total se acumuló en los dos primeros componentes, las variables con mayor contribución al primer componente fueron ETRA (0.9532), TMAX (0.8666), DD (-0.8277), dd (-0.8107), LOF (0.8045), ETRAH (0.7823), HREL (-0.7520), tsue (0.7474) y etrah (0.7241); para el segundo componente fueron AFE (-0.9561), AF (-0.9530), AFT (-0.9453), NHO (-0.9373) y CFMS (-0.9352). El ACP de la [Figura 5B](#)

Diversidad y rasgos funcionales de orquídeas terrestres

Tabla 3. Composición taxonómica de los grupos funcionales de las orquídeas terrestres del área natural protegida El Cielo de acuerdo con sus rasgos funcionales. Bosque de pino-encino (BPE), bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque tropical subcaducifolio (BTSC). En la asignación de la tribu y subtribu para cada taxón (linaje filogenético) se sigue a [Chase et al. \(2015\)](#).

Grupo funcional	Especie	Tribu/subtribu	Tipo de vegetación
1	<i>Bletia purpurea</i>	Epidendreae/Bletiinae	BMM
	<i>Cyrtopodium macrobulbon</i>	Cymbidieae/Cyrtopodiinae	BTSC
2	<i>Cyclopogon luteo-albus</i>	Cranichideae/Spiranthinae	BMM, BPE
	<i>Cyclopogon</i> sp.	Cranichideae/Spiranthinae	BPE
	<i>Cyclopogon</i> sp. 2	Cranichideae/Spiranthinae	BMM, BPE
	<i>Pelexia</i> sp.	Cranichideae/Spiranthinae	BMM
	<i>Pelexia</i> sp. 2	Cranichideae/Spiranthinae	BTSC
	<i>Prescottia stachyodes</i>	Cranichideae/Cranichidinae	BMM
	<i>Aulosepalum ramentaceum</i>	Cranichideae/Spiranthinae	BMM
3	<i>Aulosepalum tenuiflorum</i>	Cranichideae/Spiranthinae	BTSC
	<i>Beloglottis mexicana</i>	Cranichideae/Spiranthinae	BTSC
	<i>Bletia jucunda</i>	Epidendreae/Bletiinae	BPE
	<i>Bletia purpurata</i>	Epidendreae/Bletiinae	BMM
	<i>Cranichis subumbellata</i>	Cranichideae/Cranichidinae	BPE
	<i>Cranichis sylvatica</i>	Cranichideae/Cranichidinae	BTSC
	<i>Deiregyne eriophora</i>	Cranichideae/Spiranthinae	BPE
	<i>Galeoglossum tubulosum</i>	Cranichideae/Spiranthinae	BPE
	<i>Govenia mutica</i>	Epidendreae/Calypsoinae	BTSC
	<i>Govenia praecox</i>	Epidendreae/Calypsoinae	BMM
	<i>Habenaria zamudioana</i>	Orchideae/Orchidinae	BPE
	<i>Malaxis brachystachys</i>	Malaxideae/Malaxidinae	BPE
	<i>Malaxis majanthemifolia</i>	Malaxideae/Malaxidinae	BPE
	<i>Mesadenus lucayanus</i>	Cranichideae/Spiranthinae	BTSC
	morfoespecie 2	Cranichideae/Spiranthinae	BMM, BPE
	morfoespecie 3	Cranichideae/Spiranthinae	BTSC
	<i>Ponthieva ephippium</i>	Cranichideae/Cranichidinae	BMM, BPE
	<i>Ponthieva racemosa</i>	Cranichideae/Cranichidinae	BMM, BPE
	<i>Ponthieva rinconii</i>	Cranichideae/Cranichidinae	BMM, BPE
	<i>Ponthieva schaffneri</i>	Cranichideae/Cranichidinae	BMM, BPE
	<i>Sarcoglottis sceptrodes</i>	Cranichideae/Spiranthinae	BTSC
	<i>Sarcoglottis schaffneri</i>	Cranichideae/Spiranthinae	BPE, BMM
	<i>Schiedeella</i> sp.	Cranichideae/Spiranthinae	BMM, BPE
	<i>Triphora</i> sp.	Triphoreae/Triphorinae	BMM, BTSC

muestra la relación entre variables ambientales y rasgos funcionales en BMM, el 61.38 % de la varianza se acumuló en los dos primeros componentes principales, las variables con mayor contribución al primer componente fueron *etra* (-0.9018), *etra*h (-0.9014), *tmax* (-0.8902), *ETRA* (0.8833), *ETRAH* (-0.9794), *hrel* (0.8639), *TMAX* (-0.8187), *AF* (-0.7900), *LOF* (0.7781), *DARB* (0.7769), *AFT* (-0.7565), *DD* (0.7350) y *DAP* (-0.7213), para el segundo componente fueron *dd* (0.6995), *AFT* (-0.6269) y *CFMS* (-0.6437). La [Figura 5C](#) muestra el ACP para las relaciones entre variables ambientales y rasgos funcionales en BTSC, 59.68 % de la varianza se acumuló en los dos primeros componentes, las variables con mayor contribución al primer componente fueron *ETRA* (-0.9255), *ETRAH* (-0.9242), *HREL* (0.8855), *TMAX* (-0.8233), *CFMS* (-0.8004), *tmax* (-0.7672), *AF* (-0.7648), *etra* (-0.7448), *etra*h (-0.7440), *AFT* (-0.7324) y *NHO* (-0.7247); para el segundo componente fueron *hmax* (0.8792) y *tsue* (-0.6089).

Tabla 4. Análisis de varianza (ANOVA) entre los rasgos de tres grupos funcionales reconocidos en el estudio. Área foliar total (AFT), área foliar específica (AFE), contenido foliar de materia seca (CFMS), longevidad foliar (LOF), $p < 0.05^*$.

Rasgo funcional	SS	Error	MS	Error df	F	p
AFT	29.096	2.903	14.548	0.967 2	150.330	0.00*
AFE	2.161	29.836	1.081	0.994 2	1.087	0.34
CFMS	19.796	12.203	9.898	0.406 2	24.333	0.00*
LOF	126.674	64.961	63.337	2.165 2	29.250	0.00*

Discusión

La diversidad de orquídeas terrestres y sus rasgos funcionales fueron diferentes entre los tres tipos de vegetación aquí estudiados. A pesar de que la longevidad foliar fue el único rasgo funcional que presentó diferencias significativas entre bosques, el análisis simultáneo de los rasgos funcionales con la diversidad de especies y su abundancia evidenció más las diferencias entre los bosques estudiados. BPE y BMM presentaron mayor riqueza de especies, abundancia de individuos y diversidad verdadera, ya que las orquídeas terrestres suelen prosperar en los ambientes donde estos bosques se encuentran ([Swarts & Dixon 2009](#), [Bailarote et al. 2012](#)). Sin embargo, la diversidad de rasgos funcionales fue mayor en BTSC. Estos resultados confirman que la variación de los rasgos funcionales no depende de valores altos de diversidad taxonómica ([Gould et al. 2016](#), [Morandeira & Kandus 2017](#)).

En bosques secos, a diferencia de los húmedos, los recursos pueden estar limitados y provocan que las estrategias adaptativas de las especies se incrementen, como se observó en BTSC ([Poorter 2009](#), [Lohbeck et al. 2013](#), [Montes-Pulido et al. 2017](#)). En este bosque, la temperatura puede llegar hasta los 50 °C, la radiación aumenta durante la temporada seca debido a la pérdida de follaje arbóreo ([Henao-Díaz et al. 2012](#)) y la humedad ambiental es muy baja en comparación con BMM y BPE, donde no se presentan temperaturas tan elevadas, hay una mayor precipitación y la humedad ambiental es favorable a lo largo del año.

Tabla 5. Pruebas *post-hoc* de Scheffé entre tres grupos (1-3) funcionales obtenidos del análisis de rasgos de orquídeas terrestres a nivel interespecífico, $p < 0.05^*$.

Scheffé	(I) Grupo	(J) Grupo	Diferencia de medias (I-J)	Error típico	p	Límite inferior -95 %	Límite superior +95 %
Área foliar total	Grupo 1	Grupo 2	4.048	0.260	0.00*	3.377	4.718
		Grupo 3	3.907	0.228	0.00*	3.319	4.495
	Grupo 2	Grupo 3	-0.140	0.152	0.65	-0.532	0.251
Contenido foliar de materia seca	Grupo 1	Grupo 2	3.404	0.534	0.00*	2.030	4.778
		Grupo 3	3.198	0.468	0.00*	1.993	4.404
	Grupo 2	Grupo 3	-0.206	0.311	0.80	-1.008	0.596
Longevidad foliar	Grupo 1	Grupo 2	-5.500	1.231	0.00*	-8.671	-2.330
		Grupo 3	-0.038	1.080	0.99	-2.819	2.742
	Grupo 2	Grupo 3	-0.206	0.311	0.00*	3.611	7.312

Tabla 6. Correlación mediante el coeficiente de Pearson entre variables ambientales y valores de diversidad. Diversidad de especies (*S*), abundancia de individuos (*n*), diversidad verdadera (*q'*), densidad del dosel (dd, DD), diámetro a la altura del pecho (DAP), densidad arbórea (DARB), temperatura máxima (tmax, TMAX), temperatura del suelo (tsue, TSUE), humedad relativa (hrel, HREL), humedad relativa máxima (hmax, HMAX), evapotranspiración real anual (etra, ETRA), evapotranspiración real del mes más húmedo (etrah, ETRAH). Las variables ambientales con letra minúscula corresponden a la temporada seca y en letra mayúscula a la temporada de lluvias, $P < 0.05^*$.

Variables	<i>S</i>	<i>n</i>	<i>q'</i>
Bosque de pino encino			
dd	0.58	0.65*	0.65*
tmax	0.22	0.44	0.21
tsue	-0.26	-0.32	-0.40
hrel	-0.52	-0.42	-0.33
hmax	-0.33	0.02	-0.11
etra	0.24	0.15	0.11
etrah	0.07	-0.21	-0.16
DD	0.56	0.45	0.56
DAP	-0.35	-0.24	-0.41
DARB	0.13	0.06	0.20
TMAX	-0.36	-0.53	-0.49
TSUE	-0.28	-0.40	-0.29
HREL	-0.06	-0.20	0.07
HMAX	-0.68*	-0.62*	-0.56
ETRA	-0.48	-0.37	-0.56
ETRAH	0.02	-0.23	-0.21
Bosque mesófilo de montaña			
dd	-0.19	0.09	-0.03
tmax	0.19	0.10	-0.38
tsue	-0.27	-0.27	-0.21
hrel	-0.18	-0.30	0.30
hmax	0.16	0.00	0.06
etra	0.18	0.10	-0.21
etrah	0.18	0.10	-0.21
DD	-0.09	-0.40	0.32
DAP	0.35	0.71*	-0.03
DARB	-0.29	-0.38	0.12
TMAX	0.63*	0.63*	0.26

Variables	<i>S</i>	<i>n</i>	<i>q'</i>
TSUE	0.40	0.39	-0.05
HREL	-0.18	-0.02	0.27
HMAX	-0.45	-0.26	-0.09
ETRA	0.61*	0.62*	0.01
ETRAH	0.62*	0.63*	0.03
Bosque tropical subcaducifolio			
dd	-0.58*	-0.12	-0.63*
tmax	0.13	-0.28	0.30
tsue	0.22	-0.16	0.20
hrel	-0.10	-0.14	-0.30
hmax	0.13	0.27	0.18
etra	0.17	-0.01	0.43
etrah	0.17	-0.01	0.43
DD	-0.22	-0.01	-0.30
DAP	0.68*	0.06	0.42
DARB	-0.27	-0.39	-0.06
TMAX	0.10	-0.36	0.41
TSUE	0.24	0.09	0.21
HREL	-0.33	0.09	-0.58*
HMAX	-0.34	0.55	-0.65*
ETRA	0.27	-0.10	0.57
ETRAH	0.28	-0.09	0.57

Aunque la diversidad de rasgos del BMM fue más parecida a la registrada en BTSC que a la del BPE, estos bosques si presentaron diferencias en su composición de especies, con un recambio muy alto. *Triphora* sp. fue la única especie compartida entre BMM y BTSC; el establecimiento de esta especie depende de la luz, humedad y sustrato (Keenan 1992, Williams 1998). El recambio entre BPE y BMM fue intermedio, de 20 especies registradas en cada uno de estos dos bosques, 12 de ellas fueron compartidas, pero los valores de su diversidad en rasgos funcionales fueron muy diferentes. Los resultados aquí no permiten detectar un patrón entre la diversidad de orquídeas y su variación funcional presente en los tres tipos de vegetación, pero hacen posible notar que la diversidad de especies puede ser mayor a la diversidad de rasgos funcionales si la comunidad presenta especies redundantes (hay similitud en la variación de sus rasgos funcionales), como indicó el valor de la diversidad promedio funcional más cercana en BPE (Chacón-Labelle *et al.* 2016, Coux *et al.* 2016, Gould *et al.* 2016, Morandeira & Kandus 2016).

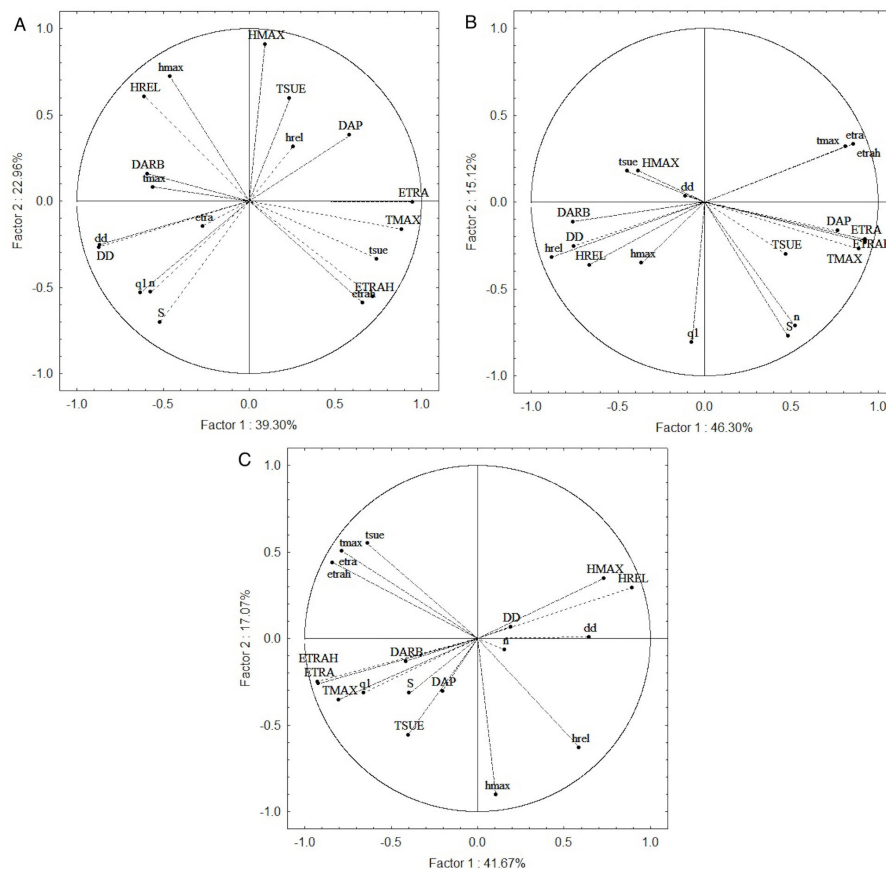


Figura 4. Análisis de Componentes Principales entre las variables ambientales y los valores de diversidad de orquídeas terrestres en cada tipo de vegetación: bosque de pino-encino (A), bosque mesófilo de montaña (B), bosque tropical subcaducifolio (C). Diversidad de especies (*S*), abundancia de individuos (*n*), diversidad verdadera (*q'*), densidad del dosel (DD), diámetro a la altura del pecho (DAP), densidad arbórea (DARB), temperatura máxima (TMAX), temperatura del suelo (TSUE), humedad relativa (HREL), humedad relativa máxima (HMAX), evapotranspiración real anual (ETRA), evapotranspiración real del mes más húmedo (ETRAH). Las variables en la gráfica con letra minúscula corresponden a la temporada seca y en letra mayúscula representan a la temporada de lluvias.

El efecto del ambiente en la diversidad de rasgos funcionales puede ser independiente de su efecto sobre la riqueza de especies, ya que mecanismos como la dispersión o competencia interespecífica también influyen sobre la variación de los rasgos funcionales (Poorter 2009, Kraft & Ackerly 2014, Horn *et al.* 2015, Arellano-Rivas *et al.* 2016, Cadotte & Tucker 2017). Es claro que la variación ambiental tiene un efecto sobre la diversidad de especies y de rasgos funcionales dentro de una comunidad, pero de manera diferente sobre cada uno de sus componentes (Arellano-Rivas *et al.* 2016, Morandeira & Kandus 2017). En los tres tipos de vegetación aquí estudiados, la diversidad de orquídeas terrestres y su abundancia, así como sus rasgos funcionales, se relacionaron con variables climáticas y de estructura de la vegetación, lo cual también se ha observado para otros grupos vegetales (López-Mata *et al.* 2012, Ruacho-González *et al.* 2013, Salazar *et al.* 2015, Susan-Tepetlan *et al.* 2015).

Una manera de abordar la influencia del entorno ambiental sobre las respuestas que adquieren las especies puede observarse en la relación que mostraron los rasgos funcionales con las variables ambientales en cada tipo de vegetación estudiado en el presente trabajo. En BPE la longevidad foliar fue el único rasgo relacionado significativamente con variables ambientales; en BMM todos los rasgos funcionales evaluados tuvieron una relación significativa con variables del ambiente; en cambio, en BTSC únicamente los rasgos de área y contenido foliar de materia seca presentaron una asociación significativa con variables del ambiente. Entender mejor estas asociaciones requerirá tomar en cuenta componentes bióticos, las cuales forman parte del filtro ambiental e influyen en las respuestas de las especies (Córdova & del Castillo 2001, Cornwell & Ackerly 2009, Susan-Tepetlan *et al.* 2015). Morandeira & Kandus (2017) señalaron que el estrés ambiental tiene un efecto negativo en la diversidad de

especies, pero no en la diversidad de rasgos; por su parte, [Arellano-Rivas et al. \(2016\)](#) encontraron que el estrés afecta negativamente a la diversidad de rasgos funcionales. Por lo tanto, la variabilidad de rasgos funcionales responde a distintos factores relacionados con la dinámica de la comunidad, como características ambientales o rasgos intrínsecos de las especies ([Saldaña-Acosta et al. 2008](#)).

Tabla 7. Correlación mediante el coeficiente de Pearson entre rasgos funcionales con las variables ambientales. Área foliar total (AFT), área foliar (AF), área foliar específica (AFE), contenido foliar de materia seca (CFMS), número de hojas (NHO), longevidad foliar (LOF), densidad del dosel (dd, DD), diámetro a la altura del pecho (DAP), densidad arbórea (DARB), temperatura máxima (tmax, TMAX), temperatura del suelo (tsue, TSUE), humedad relativa (hrel, HREL), humedad relativa máxima (hmax, HMAX), evapotranspiración real anual (etra, ETRA), evapotranspiración real del mes más húmedo (etrah, ETRAH). Las variables ambientales con letra minúscula corresponden a la temporada seca y en letra mayúscula a la temporada de lluvias, $p < 0.05^*$.

Variables	AF	AFT	AFE	CFMS	NHO	LOF
Bosque de pino-encino						
dd	0.25	0.25	0.13	0.30	0.22	0.72**
tmax	0.10	0.09	0.14	0.10	0.24	0.28
tsue	0.37	0.37	0.40	0.34	0.29	-0.67*
hrel	-0.01	0.02	-0.07	0.02	-0.08	-0.21
hmax	-0.13	-0.10	-0.17	-0.08	-0.03	0.20
etra	0.35	0.33	0.43	0.31	0.47	0.10
etrah	0.20	0.18	0.29	0.14	0.19	-0.46
DD	0.26	0.24	0.19	0.30	0.25	0.68*
DAP	0.02	0.04	0.04	0.02	0.01	-0.48
DARB	0.38	0.35	0.41	0.34	0.41	0.54
TMAX	0.16	0.18	0.24	0.12	0.15	-0.72**
TSUE	-0.12	-0.11	-0.05	-0.16	-0.07	-0.04
HREL	0.02	0.01	0.06	0.01	0.15	0.61*
HMAX	-0.17	-0.18	-0.05	-0.23	-0.05	-0.04
ETRA	-0.18	-0.17	-0.12	-0.21	-0.22	-0.82*
ETRAH	0.17	0.15	0.26	0.11	0.15	-0.52
Bosque mesófilo de montaña						
dd	-0.50	-0.51	0.33	-0.51	-0.13	0.19
tmax	0.67*	0.72**	0.65*	0.43	0.81**	-0.65*
tsue	-0.20	-0.12	-0.13	-0.19	-0.10	0.27
hrel	-0.60*	-0.54	-0.11	-0.44	-0.33	0.75**
hmax	0.11	0.20	0.21	0.13	0.08	0.23
etra	0.66*	0.65*	0.44	0.47	0.69*	-0.62*

Variables	AF	AFT	AFE	CFMS	NHO	LOF
etrah	0.66*	0.65*	0.44	0.47	0.69*	-0.62*
DD	-0.54	-0.49	-0.11	-0.42	-0.19	0.62*
DAP	0.36	0.37	0.57	0.06	0.37	-0.77**
DARB	-0.56	-0.56	-0.56	-0.27	-0.61*	0.60*
TMAX	0.52	0.40	0.29	0.34	0.34	-0.66*
TSUE	0.33	0.36	0.40	0.13	0.47	-0.43
HREL	-0.65*	-0.55	0.05	-0.67*	-0.28	0.28
HMAX	-0.02	0.10	0.02	0.00	-0.01	0.15
ETRA	0.60*	0.54	0.32	0.42	0.35	-0.81**
ETRAH	0.60*	0.53	0.32	0.43	0.34	-0.81**
Bosque tropical subcaducifolio						
dd	-0.58*	-0.39	-0.30	-0.44	-0.51	-0.55
tmax	0.48	0.50	-0.37	0.52	0.36	-0.12
tsue	0.26	0.31	-0.39	0.28	0.19	-0.10
hrel	-0.23	-0.25	0.17	-0.25	-0.20	0.11
hmax	0.06	0.00	0.58*	0.09	0.16	0.43
etra	0.27	0.31	-0.22	0.36	0.23	-0.09
etrah	0.27	0.31	-0.22	0.36	0.23	-0.09
DD	-0.07	-0.11	0.18	-0.10	-0.22	-0.07
DAP	0.47	0.40	-0.21	0.46	0.49	0.45
DARB	0.14	0.09	0.29	0.08	0.05	0.15
TMAX	0.57	0.50	0.03	0.59*	0.48	0.26
TSUE	0.24	0.33	0.22	0.33	0.42	0.25
HREL	-0.53	-0.51	-0.03	-0.59*	-0.57	-0.31
HMAX	-0.35	-0.28	0.14	-0.44	-0.30	-0.12
ETRA	0.61*	0.54	0.07	0.65*	0.55	0.33
ETRAH	0.60*	0.53	0.07	0.64*	0.54	0.34

Con el reconocimiento de grupos funcionales interespecíficos, en el presente estudio se observó que la variación y diversidad de rasgos funcionales presentes en el conjunto de orquídeas terrestres, posiblemente fueron adquiridos en ellas por eventos de convergencia evolutiva ([Morandeira & Kandus 2016](#)), pues en cada uno de los tres grupos aquí reconocidos sus integrantes pertenecen a diferentes linajes filogenéticos, considerados aquí como las subtribus a las que pertenecen las especies y que son reconocidos como grupos monofiléticos por [Chase et al. \(2015\)](#). El grupo funcional 1 incluye integrantes de las subtribus Bletiinae y Cyrtopodiinae; en el grupo 2 aparecen representantes de las subtribus Cranichidinae y Spiranthininae, en tanto que en el grupo 3 hay integrantes de las subtribus Bletiinae, Calypsoinae, Cranichidinae, Malaxidinae, Orchidinae, Spiranthininae y Triphorinae.

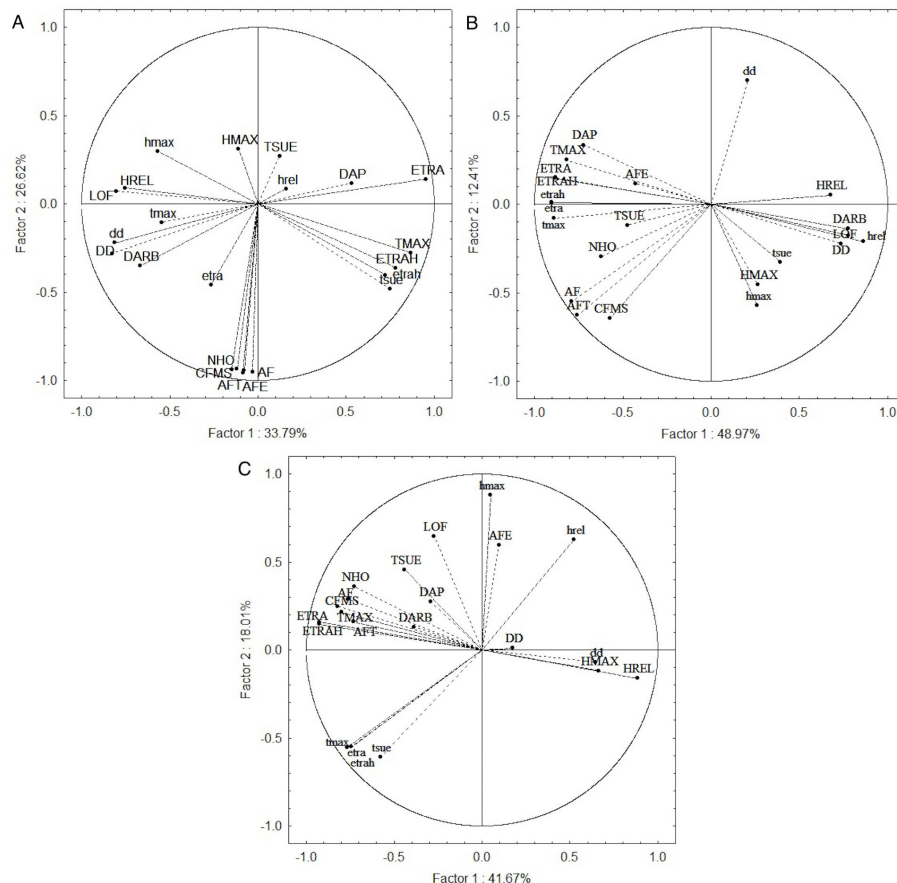


Figura 5. Análisis de Componentes Principales entre las variables ambientales y los valores de los rasgos funcionales en cada tipo de vegetación: bosque de pino-encino (A), bosque mesófilo de montaña (B), bosque tropical subcaducifolio (C). Área foliar (AF), área foliar total (AFT), área foliar específica (AFE), contenido foliar de materia seca (CFMS), número de hojas (NHO), longevidad foliar (LOF), densidad del dosel (DD), diámetro a la altura del pecho (DAP), densidad arbórea (DARB), temperatura máxima (TMAX), temperatura del suelo (TSUE), humedad relativa (HREL), humedad relativa máxima (HMAX), evapotranspiración real anual (ETRA), evapotranspiración real del mes más húmedo (ETRAH). Las variables en la gráfica con letra minúscula corresponden a la temporada seca y en letra mayúscula representan a la temporada de lluvias.

Los rasgos funcionales que permitieron el reconocimiento de grupos funcionales para las orquídeas terrestres fueron área foliar total, contenido foliar de materia seca y longevidad foliar. El área foliar específica es un rasgo que se relaciona con la captación de energía solar y es importante en especies sometidas a regímenes lumínicos intensos, como los que se presentan en bosques estacionalmente secos (Poorter 2009, Lohbeck *et al.* 2013); sin embargo, en nuestro estudio este rasgo no fue significativo para los grupos funcionales.

Los rasgos funcionales que determinaron las diferencias entre las especies del grupo 1 con aquellas de los grupos 2 y 3, fueron área foliar total y contenido foliar de materia seca, relacionados a la conservación de nutrientes a través de una mayor área foliar y durabilidad de las hojas. Las estrategias adaptativas que exhiben las especies que integran los grupos 2 y 3 son similares; la diferencia aparente se observó en la longevidad foliar, que resultó ser mayor en las orquídeas del grupo 2, rasgo relacionado con la conservación de

nutrientes en órganos fotosintéticos, así como una mayor inversión de energía para la persistencia de las hojas. El grupo 3, que incluyó a la mayoría de las orquídeas terrestres de la zona estudiada, se reconoce porque sus especies presentan largos periodos de dormancia; de esta manera, la conservación de nutrientes se lleva a cabo principalmente en estructuras subterráneas, como raíces tuberosas o cormos (Shefferson *et al.* 2003).

La manera en que se agrupa la mayoría de las orquídeas terrestres en este estudio coincide con la observación de que estas plantas toleran ambientes sombríos, pues se desarrollan en bosques maduros debajo de árboles perennes y se mantienen ahí con ayuda de las estructuras de reserva subterráneas (Rasmussen 1995). La longevidad foliar fue un rasgo que mostró diferencias entre los tipos de vegetación aquí estudiados, por ello fue útil para definir los grupos funcionales y tuvo una relación con variables climáticas y de estructura de la vegetación.

Finalmente, a partir de los resultados aquí presentados y, para conocer más sobre las relaciones entre diversidad taxonómica y funcional con el ambiente de las orquídeas terrestres, sería recomendable analizar algunos rasgos funcionales, en particular la longevidad foliar, con aquellos relacionados con la conservación de nutrientes a nivel subterráneo, para comprender aspectos como el incremento de biomasa y las estrategias de sobrevivencia que llegan a desarrollar este tipo de orquídeas en bosques que presentan una marcada variación ambiental.

Agradecimientos

Antonio Santos Moreno, Demetria Mondragón Chaparro, Arturo de Nova, Marko Gómez Hernández, Rafael del Castillo y Raúl Rivera García aportaron valiosos comentarios al trabajo. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgar una beca de maestría al primer autor (No. 665104).

Literatura citada

- Adler PB, Salguero-Gómez R, Compagnoni A, Hsu JS, Ray-Mukherjee J, Mbeau-Ache C, Franco M. 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**: 740-745. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111>
- Arellano-Rivas A, De-Nova JA, Munguía-Rosas MA. 2016. Patch isolation and shape predict plant functional diversity in a naturally fragmented forest. *Journal of Plant Ecology* **11**: 136-146. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw119>
- Bailarote BC, Lievens B, Jacquemyn H. 2012. Does mycorrhizal specificity affect orchid decline and rarity? *American Journal of Botany* **99**: 1655-1665. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1200117>
- 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. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
- Cadotte MW, Tucker CM. 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution* **32**: 429-437. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Chacón-Labela J, de la Cruz M, Pescador DS, Escudero A. 2016. Individual species affect plant traits structure in their surroundings: evidence of functional mechanisms of assembly. *Oecologia* **180**: 975-987. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3547-z>
- Charney N, Record S. 2009. Vegetarian: Jost Diversity Measures for Community Data. R Package Version 1.2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegetarian> (accessed March 21, 2019).
- Chase MW, Cameron KM, Freudenstein JV, Pridgeon AM, Salazar G, van den Berg C, Schuiteman A. 2015. An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **177**: 151-174. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12234>
- Colwell RK. 2013. EstimateS, statistical estimation of species richness and shared species from samples. University of Connecticut, USA. <http://viceroy.colorado.edu/estimates/> (accessed February 13, 2020).
- CONAGUA [Comisión Nacional del Agua]. 2016. Sistema Meteorológico Nacional. México, DF: Gobierno de México. <https://smn.conagua.gob.mx/es/> (accessed March 05, 2019).
- Córdova J, del Castillo RF. 2001. Changes in epiphyte cover in three chronosequences in a tropical montane cloud forest in México. In: *Life Forms and Dynamics in Tropical Forests, Dissertationes Botanicae*. Stuttgart: J.Cramer Press, pp. 79-94. ISBN 978-3-443-64259-4
- Cornwell WK, Ackerly DD. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* **79**: 109-126. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>
- Coux C, Rader R, Bartomeus I, Tylanakis JM. 2016. Linking species functional roles to their network roles. *Ecology Letters* **19**: 726-770. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12612>
- Cruz-Fernández QT, Alquicira-Arteaga ML, Flores-Palacios A. 2010. Is orchid species richness and abundance related to the conservation status of oak forest? *Plant Ecology* **212**: 1091-1099. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9889-4>
- Dafni A, Cohen D, Noy-Meir I. 1981. Life-cycle variation in geophytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **68**: 652-660. DOI: <https://doi.org/10.2307/2398893>
- de Bello F, Carmona CP, Lepš J, Szava-Kovats R, Pärtel M. 2016. Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. *Oecologia* **180**: 933-940. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3546-0>
- de la Riva EG, Pérez-Ramos IM, Navarro CM, Olmo M, Marañón T, Villar R. 2014. Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas* **23**: 82-89. DOI: <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.11>
- Givnish TJ, Spalink D, Ames M, Lyon SP, Hunter SJ, Zuluaga A, Iles WJ, Clements MA, Arroyo MT, Leebens-Mack J, Endara L, Kriebel R, Neubig KM, Whitten WM, Williams NH, Cameron KM. 2015. Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences* **282**: 20151553. DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1553>

- Gould IJ, Quinton JN, Weigelt A, De Deyn GB, Bardgett RD. 2016. Plant diversity and root traits benefit physical properties key to soil function in grasslands. *Ecology Letters* **19**: 1140-1149. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12652>
- Grime JP. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* **250**: 26-31. DOI: <https://doi.org/10.1038/250026a0>
- Grime JP. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**: 902-910. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Hágsater E, Soto MA, Salazar GA, Jiménez R, López MA, Dressler RL. 2005. *Las Orquídeas de México*. México: Redacta. ISBN: 968-7889-07-1
- Harrell FE. 2016. Hmisc: Harrell Miscellaneous. R. Package Version 4.0-2. <https://CRAN.R-project.org/package=Hmisc> (accessed March 21, 2019).
- Henao-Díaz LF, Pacheco-Fernández NM, Argüello-Bernal S, Moreno-Arocha MM, Stevenson PR. 2012. Patrones de diversidad de epífitas en bosque de tierras bajas y subandinos. *Colombia Forestal* **15**: 161-172. DOI: <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2012.2.a02>
- Horn S, Hempel S, Ristow M, Riling M, Kowarik I, Caruso T. 2015. Plant community assembly at small scales: Spatial vs. environmental factors in a European grassland. *Acta Oecologica* **63**: 56-62. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.01.004>
- Juárez L, Montaña C, Ferrer MM. 2011. Genetic structure at patch level of the terrestrial orchid *Cyclopogon luteoalbus* (Orchidaceae) in a fragmented cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* **297**: 237-251. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0511-6>
- Juárez L, Montaña C, Franco M. 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. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.021>
- Keenan PE. 1992. A new form of *Triphora trianthophora* (Swartz) Rydberg, and part 3 of observations on the ecology of *Triphora trianthophora* (Orchidaceae) in New Hampshire. *Rhodora* **94**: 38-42.
- Kembel SW, Ackerly DD, Blomberg SP, Cornwell WK, Cowan PD, Helmus MR, Morlon H, Webb CO. 2014. Picante: Integrating Phylogenies and Ecology. R Package Version 1.6-2. <https://CRAN.R-project.org/package=picante> (accessed March 21, 2019).
- Kraft NJ, Ackerly DD. 2014. Assembly of plant communities. In: Monson RK, ed. *Ecology and Environment, The Plant Sciences*. New York: Springer New York, pp. 67-88. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7501-9>
- Lohbeck M, Poorter L, Lebrija-Trejos E, Martínez-Ramos M, Meave JA, Paz H, Pérez-García EA, Romero-Pérez I, Tauro A, Bongers F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* **94**: 1211-1216. DOI: <https://doi.org/10.1890/12-1850.1>
- López-Mata L, Villaseñor JL, Cruz-Cárdenas G, Ortiz E, Ortiz-Solorio C. 2012. Predictores ambientales de la riqueza de especies de plantas del bosque húmedo de montaña de México. *Botanical Sciences* **90**: 27-36. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.383>
- Mason NW, de Bello F. 2013. Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science* **24**: 777-780. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12097>
- Montes-Pulido CR, Parrado-Rosselli Á, Álvarez-Dávila E. 2017. Tipos funcionales de plantas como estimadores de carbono en bosque seco del Caribe colombiano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **88**: 241-249. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.006>
- Morandeira NS, Kandus P. 2016. Plant functional types and trait values in the Paraná River floodplain: Modelling their association with environmental features. *Flora* **220**: 63-73. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.02.007>
- Morandeira NS, Kandus P. 2017. Do taxonomic, phylogenetic and functional plant α - and β -diversity reflect environmental patterns in the Lower Paraná River floodplain? *Plant Ecology & Diversity* **10**: 153-165. DOI: <https://doi.org/10.1080/17550874.2017.1315838>
- Moreno CE. 2001. Manuales y Tesis SEA, *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza, España: Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la Organización de las Naciones Unidas para Educación, la Ciencia y la Cultura, Sociedad Entomológica Aragonesa. ISBN: 84-922495-2-8
- Moreno CE, Barragán F, Pineda E, Pavón NP. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**: 1249-1261. DOI: <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.4.745>
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MG, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JH. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167-234. DOI: <http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>

- Pla L, Casanoves J, Di Rienzo J. 2012. *Quantifying Functional Biodiversity*. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer Briefs in Environmental Science. ISBN: 978-94-007-2647-5
- Pohl M, Stroude R, Buttler A, Rixen C. 2011. Functional traits and root morphology of alpine plants. *Annals of Botany* **108**: 537-545. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcr169>
- Poorter L. 2009. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* **181**: 890-900. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02715.x>
- Ramírez-Lozano RG, Domínguez-Gómez TG, González-Rodríguez H, Cantú-Silva I, Gómez-Meza MV, Sarquis-Ramírez JI, Jurado E. 2013. Composición y diversidad de la vegetación de cuatro sitios del noreste de México. *Madera y Bosques* **19**: 59-72. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2013.192340>
- Rasband W. 2015. ImageJ, image processing and analysis in Java. National Institute of Health, USA. <https://imagej.nih.gov/ij/> (accessed February 27, 2020).
- Rasmussen HN. 1995. *Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant*. New York, NY: Cambridge University Press. ISBN: 0-521-45165-5; 978-0521451659
- Ricotta C, Moretti M. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* **167**: 181-188. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>
- RStudio Team. 2018. RStudio, a Language and environment for statistical computing. RStudio Inc. <https://rstudio.com/> (accessed March 15, 2019).
- Ruacho-González L, González-Elizondo MS, González-Elizondo M, López-González C. 2013. Diversidad florística en cimas de la Sierra Madre Occidental, México, y su relación con variables ambientales. *Botanical Sciences* **91**: 193-205. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.414>
- Ruxton GD, Beauchamp G. 2008. Time for some a priori thinking about post hoc testing. *Behavioral Ecology* **19**: 690-693. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn020>
- Salazar L, Homeier J, Kessler M, Abrahamczyk S, Lehnert M, Krömer T, Klug J. 2015. Diversity patterns of ferns along elevational gradients in Andean tropical forest. *Plant Ecology & Diversity* **8**: 13-24. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2013.843036>
- Saldaña-Acosta A, Meave JA, Paz H, Sánchez-Velásquez LR, Villaseñor JL, Martínez-Ramos M. 2008. Variation of functional traits in trees from a biographically complex Mexican cloud forest. *Acta Oecologica* **34**: 111-121. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.04.006>
- Scheffé H. 1952. An analysis of variance for paired comparisons. *Journal of the American Statistical Association* **47**: 381-400. DOI: <https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10501179>
- Shefferson RP, Proper J, Beissinger SR, Simms EL. 2003. Life history trade-offs in a rare orchid: the costs flowering, dormancy, and sprouting. *Ecology* **84**: 1199-1206. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1199:LHTIAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1199:LHTIAR]2.0.CO;2)
- Soto MA, Solano R, Hágsater E. 2007. Risk of extinction and patterns of diversity loss in Mexican orchids. *Lankesteriana* **7**: 114-121. DOI: <https://doi.org/10.15517/LANK.V7I1-2.18449>
- StatSoft 2007. STATISTICA, data analysis software system. <https://www.statsoft.com> (accessed February 14, 2020).
- Susan-Tepetlan TM, Velázquez-Rosas N, Krömer T. 2015. Cambios en las características funcionales de epífitas vasculares de bosque mesófilo de montaña y vegetación secundaria en la región central de Veracruz, México. *Botanical Sciences* **93**: 153-163. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.228>
- Swarts ND, Dixon KW. 2009. Terrestrial orchids conservation in the age of extinction. *Annals of Botany* **104**: 543-556. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcp025>
- Swenson N. 2014. Functional and phylogenetic ecology in R. New York: Springer-Verlag ISBN: 978-1-4614-9541-3
- Thiers B. 2020 [actualizado continuamente]. *Index Herbariorum*: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (accessed January 1, 2020)
- Williams SA. 1998. Three-birds-*Triphora trianthophora* (Orchidaceae). *Northeastern Naturalist* **5**: 25-27. DOI: <https://doi.org/10.2307/3858318>

Editor de sección: Pedro Luis Valverde

Contribución de los autores: SB, realizó el trabajo de campo, elaboró las bases de datos, y llevó a cabo los análisis de éstos, así como la redacción del manuscrito; RS diseñó el muestreo de campo, determinó los especímenes botánicos y contribuyó a la redacción y revisión del manuscrito.

Apéndice 1. Especies e individuos de orquídeas terrestres presentes en diferentes tipos de vegetación del área natural protegida El Cielo. Bosque de pino-encino (BPE), bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque tropical subcaducifolio (BTSC). Con las especies marcadas (*) se formaron grupos funcionales. Riqueza específica (S), diversidad verdadera (q'), entropía cuadrática de Rao (FD_q), distancia promedio funcional entre pares (DPFP), distancia promedio funcional más cercana (DPFC).

No.	Especie	BPE	BMM	BTSC
1	<i>Aulosepalum ramentaceum</i> (Lindl.) Garay*	0	19	0
2	<i>Aulosepalum tenuiflorum</i> (Greenm.) Garay*	0	0	3
3	<i>Beloglottis mexicana</i> Garay & Hamer*	0	0	224
4	<i>Bletia jucunda</i> Linden & Rchb. f.*	17	0	0
5	<i>Bletia purpurata</i> A. Rich. & Galeotti*	1	11	0
6	<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) DC.*	0	26	0
7	<i>Calanthe calanthoides</i> (A. Rich. & Galeotti) Hamer & Garay	0	2	0
8	<i>Cranichis subumbellata</i> A. Rich. & Galeotti*	195	0	0
9	<i>Cranichis sylvatica</i> A. Rich. & Galeotti*	0	0	3
10	<i>Cyclopogon luteo-albus</i> (A. Rich. & Galeotti) Schltr.*	0	85	0
11	<i>Cyclopogon</i> sp. C. Presl *	49	0	0
12	<i>Cyclopogon</i> sp. 2 Salazar & Soto Arenas*	14	180	0
13	<i>Cyrtopodium macrobulbon</i> (La Llave & Lex.) G.A. Romero & Carnevali*	0	0	9
14	<i>Deiregyne eriophora</i> (B.L. Rob. & Greenm.) Garay*	4	0	0
15	<i>Galeoglossum tubulosum</i> (Lindl.) Salazar*	5	0	0
16	<i>Govenia liliacea</i> (La Llave & Lex.) Lindl.	2	0	0
17	<i>Govenia mutica</i> Rchb. f.*	0	0	19
18	<i>Govenia praecox</i> Salazar & E.W. Greenw.*	2	6	0
19	<i>Habenaria odontopetala</i> Rchb. f.	11	1	0
20	<i>Habenaria zamudioana</i> R. González*	94	0	0
21	<i>Malaxis</i> sp. Sol. ex Sw.*	70	11	0
22	<i>Malaxis brachystachys</i> (Rchb.f.) Kuntze*	3	0	0
23	<i>Mesadenus lucayanus</i> (Britton) Schltr.*	0	0	44
24	morfoespecie 1 (Subtribu: Spiranthinae)	0	0	9
25	morfoespecie 2 (Subtribu: Spiranthinae)*	5	92	0
26	morfoespecie 3 (Subtribu: Spiranthinae)*	0	0	13
27	<i>Pelexia</i> sp. Rich.*	0	5	0
28	<i>Pelexia</i> sp. 2 Rich.*	0	0	33
29	<i>Pelexia gutturosa</i> (Rchb. F.) Garay	0	0	17
30	<i>Ponthieva ephippium</i> Rchb. f.*	331	96	0
31	<i>Ponthieva racemosa</i> (Walter) C. Mohr*	22	316	0
32	<i>Ponthieva rinconii</i> Salazar*	11	7	0
33	<i>Ponthieva schaffneri</i> (Rchb f.) E.W. Greenw.*	140	482	0
34	<i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl.*	0	23	0
35	<i>Sarcoglottis schaffneri</i> (Rchb. f.) Ames*	5	1	0
36	<i>Sarcoglottis sceptrodes</i> (Rchb. f.) Schltr.*	0	0	21
37	<i>Schiedeella</i> sp. Schltr.*	1	14	0
38	<i>Triphora</i> sp. Nutt.*	0	11	41
39	<i>Tropidia polystachya</i> (Sw.) Ames	0	1	0
Abundancia		982	1389	436
S		20	20	12
q'		7.4	7.1	5.1
FD_q		1.2	2.4	2.3
DPFP		83.5	292.7	325.8
DPFC		31.8	109.4	163.6

Apéndice 2. Valores promedio de área foliar (AF), área foliar total (AFT), área foliar específica (AFE), contenido foliar de materia seca (CFMS), número de hojas (NHO) y longevidad foliar (LOF) para 33 especies de orquídeas terrestres del área natural protegida El Cielo.

No.	Especie	AF (cm ²)	AFT (cm ²)	AFE (cm ²)	CFMS (mg)	NHO	LOF (meses)
1	<i>Aulosepalum ramentaceum</i> (Lindl.) Garay	69.37	268.02	0.49	156.85	4	8
2	<i>Aulosepalum tenuiflorum</i> (Greenm.) Garay	82.66	531.88	0.34	246.70	7	6
3	<i>Beloglottis mexicana</i> Garay & Hamer	31.82	109.47	0.72	57.59	4	8
4	<i>Bletia jucunda</i> Linden & Rchb. f.	253.60	760.81	0.55	463.08	3	6
5	<i>Bletia purpurata</i> A. Rich. & Galeotti	177.92	1482.76	0.62	295.22	8	6
6	<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) DC.	473.75	4001.81	0.42	1209.83	9	7
7	<i>Cranichis subumbellata</i> A. Rich. & Galeotti	30.63	59.31	1.51	42.50	2	6
8	<i>Cranichis sylvatica</i> A. Rich. & Galeotti	29.45	69.12	0.76	38.84	2	6
9	<i>Cyclopogon</i> sp. C. Presl	19.41	19.41	0.47	42.88	1	12
10	<i>Cyclopogon</i> sp. 2 C. Presl	14.75	45.19	0.49	39.45	3	12
11	<i>Cyclopogon luteoalbus</i> (A. Rich. & Galeotti) Schltr.	57.74	337.35	0.69	158.05	4	12
12	<i>Cyrtopodium macrobulbon</i> (La Llave & Lex.) G.A. Romero & Carnevali	221.91	3823.17	0.23	987.63	17	6
13	<i>Deiregyne eriophora</i> (B.L. Rob. & Greenm.) Garay	83.74	265.66	0.73	133.69	3	5
14	<i>Galeoglossum tubulosum</i> (Lindl.) Salazar & Soto Arenas	67.74	67.74	0.96	69.48	1	6
15	<i>Govenia mutica</i> Rchb. f.	94.55	138.71	0.11	961.75	2	6
16	<i>Govenia praecox</i> Salazar & E.W. Greenw.	242.77	485.53	0.87	288.25	2	6
17	<i>Habenaria zamudioana</i> R. González	23.06	157.98	0.77	45.02	7	9
18	<i>Malaxis</i> sp. Sol. ex Sw.	32.89	32.89	0.69	47.47	1	6
19	<i>Malaxis brachystachys</i> (Rchb. f.) Kuntze	37.28	37.28	3.70	10.15	1	6
20	<i>Mesadenus lucayanus</i> Schltr.	48.23	167.41	0.70	93.54	3	7
21	morfoespecie 2 (Subtribu: Spiranthiniae)	110.50	369.88	0.57	233.59	3	8
22	morfoespecie 3 (Subtribu: Spiranthiniae)	81.50	279.24	0.58	190.36	3	8
23	<i>Pelexia</i> sp. Rich.	38.44	76.88	0.37	104.45	2	12
24	<i>Pelexia</i> sp. 2 Rich.	64.98	158.23	0.40	185.26	3	12
25	<i>Ponthieva ephippium</i> Rchb. f.	20.99	49.54	1.21	19.49	2	6
26	<i>Ponthieva racemosa</i> (Walter) C. Mohr	47.02	188.24	0.91	78.11	4	6
27	<i>Ponthieva rinconii</i> Salazar	35.91	91.95	1.05	33.99	3	6
28	<i>Ponthieva schaffneri</i> (Rchb. f.) E.W. Greenw.	26.70	81.80	0.90	40.73	3	6
29	<i>Prescottia stachyodes</i> (Sw.) Lindl.	55.08	146.20	0.21	296.41	3	12
30	<i>Sarcoglottis schaffneri</i> Ames	87.69	479.87	0.51	192.83	5	6
31	<i>Sarcoglottis sceptrodes</i> Schltr.	91.13	373.92	0.47	214.65	4	6
32	<i>Schiedeella</i> sp. Schltr.	16.22	16.22	0.28	58.42	1	6
33	<i>Triphora</i> sp. Nutt.	5.36	16.29	0.91	7.27	3	3