



Casa abierta al tiempo

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA**

**IZTAPALAPA**

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD  
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

ESTRUCTURA COMUNITARIA DE MICROCOSMOS EN  
UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO INTERTROPICAL EN  
MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

PRESENTA

**Luis Alberto Bernal Ramírez**

COMITÉ TUTORAL

Dr. José Alejandro Zavala-Hurtado

DIRECTOR

Dr. Zenón Cano-Santana

Dr. Juan Fornoni

ASESORES

IZTAPALAPA, CIUDAD DE MÉXICO, SEPTIEMBRE 2021

## RECONOCIMIENTOS

El presente trabajo fue realizado en el Laboratorio de Ecología de Zonas Áridas del Departamento de Biología, Área de Ecología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, bajo la dirección del Dr. José Alejandro Zavala-Hurtado.

El asesoramiento estuvo a cargo del Dr. Zenón Cano-Santana de la Facultad de Ciencias y del Dr. Juan Fornoni del Instituto de Ecología, ambos de la Universidad Nacional Autónoma de México.

El autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para sus estudios de doctorado, con el número de registro 264372. El desarrollo de esta investigación fue financiado y forma parte del proyecto “*Un enfoque de metacomunidades y ecología de las invasiones para el análisis de la dinámica de comunidades en un ecosistema semiárido intertropical en México*” (CONACyT, 179296), a cargo de José Alejandro Zavala-Hurtado.

El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud (DCBS) de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y cuenta con su apoyo a través del convenio PFP-20-93.

El jurado designado por La Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana aprobó la tesis doctoral que presentó:

Luis Alberto Bernal-Ramírez  
Ciudad de México, septiembre 09 de 2021.

JURADO:



Dr. José Alejandro Zavala-Hurtado  
PRESIDENTE



Dr. Zenón Cano-Santana  
SECRETARIO



Dr. Juan Fornoni Agnelli  
VOCAL



Dr. Enrique Jurado Ybarra  
VOCAL



Dr. Joel Flores Rivas  
VOCAL

A lo más precioso que me ha encomendado la vida: *Jade Quetzalli*  
*“in teotl in moyolotl”*



## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. José Alejandro Zavala-Hurtado, por dirigir esta tesis, por sus sugerencias y enseñanzas, por su apoyo durante el desarrollo del proyecto y, sobre todo, por su inmensa paciencia al permitir que un autodenominado etnobotánico se entrometiera un poco en una ciencia tan compleja como lo es la ecología de comunidades. Le agradezco que me invitara y me diera la confianza para formar parte del Laboratorio de Ecología de Zonas Áridas que dirige y así continuar con mis estudios.

A mis asesores, Dr. Zenón Cano-Santana y Dr. Juan Fornoni por siempre atender mis solicitudes, por darse el tiempo de leer y corregir mis manuscritos. Y, por supuesto, también por su valiosa contribución para el desarrollo del proyecto doctoral a través de sugerencias, observaciones y asesorías.

A la Dra. Beatriz Rendón-Aguilar por protegerme y apoyarme en todo momento. En analogía con este trabajo, por ser la *planta nodriza* de este *herbáceo* ahora autonombrado etno-ecólogo. Bety, le agradezco profusamente su amistad, respaldo y todas las oportunidades como un integrante activo de su equipo de trabajo. Por incentivar-me a concluir este proceso académico y por sus ánimos incansables para lograr cosas mejores.

A la Dra. Gabriela Castaño-Meneses por su colaboración en la ardua tarea para la determinación taxonómica de los artrópodos recolectados durante los muestreos de campo en el Jardín Botánico de Zapotitlán. Además, por su disposición e interés por seguir colaborando y por participar en la revisión del manuscrito.

A la Dra. Monserrat Jiménez, por ser la cuarta asesora, por siempre tener tiempo y disposición de ayudarme con los análisis multivariados y por la enorme labor de explicarme coloquialmente los procesos y enfoques de la dinámica de comunidades vegetales. Además, por darse el tiempo de revisar la tesis para hacer atinadas y valiosas observaciones que mejoraron el manuscrito final.

A mis sinodales, Dr. Enrique Jurado, Dr. Joel Flores y Dr. Noé Montaña, por mostrar entusiasmo y disposición para apoyarme en la revisión de la tesis, por sus valiosas sugerencias y observaciones. Sin duda, todas ellas enriquecieron y mejoraron el manuscrito. Dr. Enrique, le agradezco especialmente por su humildad, apoyo y palabras motivantes.

A Arizbe Ponce-Bautista, Esperanza Córdova-Acosta, Monserrat Jiménez y Pedro Miranda Pacheco por su incansable e importantísimo apoyo durante el trabajo de campo. Su amistad ha sido un gran soporte para este proyecto y para mi persona. Sin ellos, seguramente seguiría de rodillas contando e identificando plantas protegidas bajo los mezquites.

A Zenón Cano-Santana por animarme a doctorarme, por su humildad, por sus palabras de aliento y por recordarme el sueño del jovencuelo de ser doctor, aquel que lo visitó una mañana en la Facultad de Ciencias para pedirle su participación en esta tesis. Por sus consejos y enseñanzas para mejorar en mi formación académica, profesional y personal.

A mis colegas etnobotánicos Bety Rendón y David Bravo, por su apoyo moral, por siempre ofrecer su ayuda y por alentarme a concluir ciclos.

Al personal del Jardín Botánico de Zapotitlán “Helia Bravo Hollis”, por permitirme realizar todo el trabajo de campo dentro de su área de influencia.

***Tlazocamati*** Universidad Autónoma Metropolitana ***“In calli ixcahuicopa”***

*Finalmente, quiero agradecer y dedicar este trabajo:*

A mi amada hija Quetzalli por tus sonrisas, tu confianza, por todo tu ser, que es mi motivación para lograr cosas importantes como esta tesis y todo lo bueno que se derive y que construya en mi vida. Ciertamente, tú eres el proyecto máspreciado que tengo en mi existencia.

*Nimitztlazohitla nochi noyollo*

A mis hermanos Alejandra y Jesús por todo su apoyo incondicional, por estar pendientes, por ocuparse de nosotros y por formar el mejor equipo de la vida: hermandad.

A mi madre María Isabel y mi padre José Luis, que me han enseñado humildad, responsabilidad y compromiso con el estudio, el trabajo y, sobretodo, con la vida.

A Arizbe, por su paciencia, cariño y compañía en esta travesía académica y en las etapas de la vida que nos tocan juntos. Chicoma: tal vez, sólo tal vez, el amor si exista, pero desaparece si dejas de demostrarlo cada día en el que alguno de los involucrados siga respirando. Además, por ser la mensajera multiversal y traducirme-transmitirme los recados de Ana Bautista Ledo, a quien extrañamos y seguimos queriendo.

A Soren por hacerme creer un maestro, uno que educa y también enseña.

A mi tía María de la Luz, por estar cerca siempre, por su fuerza que inspira a seguir, por la promesa que tenemos y cumpliremos.

A Imelda, porque sigues estando a mi lado, aunque ahora espiritualmente y algún día, nos volveremos a reunir.

Es mucho más fácil rogar a los dioses y a las diosas que trabajar duramente para satisfacer un deseo o emprender una serie de inteligentes y acertados juegos con las circunstancias para lograr lo que se pretende. Raramente los hombres consiguen por sí mismos lo que desean y en la forma que esperan ocurra. Pero es posible aproximarse a las cosas que se codician profundamente y, una vez próximas, es más fácil lograrlas que aquellas solo a medias codiciadas o que no despiertan nuestro deseo.

**B. Traven**

## PRESENTACIÓN

En la medida en que el trabajo académico va cubriendo gran parte del tiempo vital, uno suele generarse más dudas que certezas. Sin embargo, siempre es preciso acotar las investigaciones para cerrar ciclos y llegar a la satisfacción de hacerlo. Es en este punto de mi formación académica en el que me encuentro y por el cual pongo a su disposición este manuscrito. Me gustaría tomar las palabras del Dr. Enrique Jurado para resumir mi experiencia y sentir del proyecto doctoral: *–Siempre las partes de campo y análisis son divertidas, mientras que la de redacción puede ser frustrante y agotadora–*

Después de diversas correcciones, este trabajo se presenta con una estructura básica recomendada para el informe de trabajos de tesis. El formato clásico manifiesto en este manuscrito está constituido por apartados capitulados en apego al método científico. Se agregan también tres apéndices que contienen los listados de la artropofauna y la flora protegida bajo el dosel de *Prosopis laevigata* y la evidencia a la primera publicación científica derivada del proyecto de investigación doctoral.

Mucho queda aún por mejorar, pero las perspectivas futuras del trabajo plasmado en esta tesis consisten en someter la información contenida para su publicación, al menos en dos tópicos: 1) sobre la variación estacional en los patrones de diversidad beta de la flora protegida y el papel de los factores ambientales y espaciales en la estructura metacomunitaria y 2) Sobre la estructura de las comunidades de artrópodos asociadas a la vegetación protegida.

Espero que el producto de esta investigación sea de utilidad y cumpla con el propósito de colaborar con el conocimiento de los rasgos estructurales de las comunidades vegetales y de artrópodos asociadas a los mezquites como plantas nodriza en el valle de Zapotitlán.

Sin más, agradezco su atención y me atrevo a sugerir la manera de citar este trabajo:

**Bernal-Ramírez L.A. 2021.** *Estructura comunitaria de microcosmos en un ecosistema semiárido intertropical en México. (Tesis doctoral).* Iztapalapa, Ciudad de México: Universidad Autónoma Metropolitana.



ESTRUCTURA COMUNITARIA DE MICROCOSMOS EN  
UN ECOSISTEMA SEMIÁRIDO INTERTROPICAL EN  
MÉXICO

---

Luis Alberto Bernal-Ramírez

# CONTENIDO

ÍNDICE DE TABLAS • iii

ÍNDICE DE FIGURAS • v

ACRÓNIMOS • vii

RESUMEN • 1

SUMMARY • 2

## 1. INTRODUCCIÓN

- 1.1. Formación de parches de vegetación y nodricismo • 3
- 1.2. Grupos funcionales de la vegetación • 4
- 1.3. Distribución espacio-temporal de las especies y estructura metacomunitaria • 6
- 1.4. Comunidades de artrópodos asociadas al nodricismo en plantas • 10
- 1.5. Estructura de comunidades protegidas en el valle de Zapotitlán, Puebla • 11

## 2. HIPÓTESIS • 14

## 3. OBJETIVOS • 15

## 4. MÉTODOS

- 4.1. Sitio de estudio • 16
- 4.2. Sistema de estudio • 17
- 4.3. Caracterización de los microcosmos • 18
  - 4.3.1. *Indicadores del microambiente (arquitectura arbórea)* • 18
  - 4.3.2. *Indicadores del microambiente (exclusivos para la artropofauna)* • 20
  - 4.3.3. *Flora de los microcosmos* • 21
  - 4.3.4. *Comunidades de artrópodos* • 22
- 4.4. Diversidad florística protegida de los microcosmos • 23
  - 4.4.1. *Arquitectura arbórea y sus relaciones con la abundancia, diversidad y riqueza de especies* • 23
  - 4.4.2. *Relaciones especies-área* • 24
- 4.5. Grupos funcionales de la vegetación protegida • 24
- 4.6. Variación estacional en patrones de diversidad beta de la flora protegida y el papel de los factores ambientales y espaciales • 27
  - 4.6.1. *Categorización de tipos de arquitectura de las plantas nodrizas* • 27
  - 4.6.2. *Comparación de la similitud florística protegida entre tipos de arquitectura de nodrizas* • 27

4.6.3. Comparación de la diversidad beta dentro de los microcosmos con la estacionalidad y con los factores ambientales y espaciales •	28
4.7. Comunidades de artrópodos asociadas a los microcosmos •	28
4.7.1. Estructura trófica •	28
4.7.2. Atributos que caracterizan a las comunidades de artrópodos y su relación con el microambiente •	29
<b>5. RESULTADOS</b>	
5.1. Diversidad florística protegida de los microcosmos •	31
5.1.1. Arquitectura arbórea y sus relaciones con la abundancia, diversidad y riqueza de especies •	33
5.1.2. Relaciones especies-área •	34
5.2. Grupos funcionales de la vegetación protegida •	35
5.3. Variación estacional en patrones de diversidad beta de la flora protegida y el papel de los factores ambientales y espaciales •	37
5.3.1. Tipos de arquitectura de las plantas nodrizas •	37
5.3.2. Similitud florística protegida entre tipos de arquitectura de nodrizas •	41
5.3.3. Patrones de diversidad beta dentro de los microcosmos y entre estaciones •	42
5.4. Comunidades de artrópodos asociadas a los microcosmos •	44
5.4.1. Estructura trófica •	47
5.4.2. Relaciones entre las comunidades de artrópodos y los factores ambientales •	49
<b>6. DISCUSIÓN</b>	
6.1. Diversidad florística protegida de los microcosmos •	52
6.2. Grupos funcionales de la vegetación protegida •	55
6.3. Variación estacional en patrones de diversidad beta de la flora protegida y el papel de los factores ambientales y espaciales •	60
6.4. Comunidades de artrópodos asociadas a los microcosmos •	67
<b>7. CONCLUSIONES •</b>	<b>70</b>
<b>8. REFERENCIAS •</b>	<b>72</b>
<b>9. APÉNDICES</b>	
9.1. APÉNDICE 1. Lista florística de las especies protegidas bajo el dosel de <i>Prosopis laevigata</i> •	91
9.2. APÉNDICE 2. Lista de la artropofauna registrada bajo el dosel de <i>Prosopis laevigata</i> •	97
9.3. APÉNDICE 3. Publicación científica derivada del proyecto de investigación doctoral •	101
9.4. APÉNDICE 4. Comprobante de aprobación de grado doctoral •	102

## ÍNDICE DE TABLAS

**TABLA 1.** Rasgos biológicos de las especies de plantas protegidas considerados para la estimación de la riqueza funcional dentro de los microcosmos de *Prosopis laevigata* localizados en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. • 25

**TABLA 2.** Número de géneros, especies e individuos por familia de plantas registradas en los microcosmos bajo la copa de *Prosopis laevigata* en Zapotitlán Salinas, Puebla, México. • 33

**TABLA 3.** Parámetros estadísticos de la matriz de correlación entre los rasgos de la arquitectura arbórea con la riqueza, diversidad ( $H'$ ) y abundancia de especies protegidas de los 70 microcosmos formados por individuos de *Prosopis laevigata* para las dos estaciones climáticas muestreadas (secas y lluvias) en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Grados de libertad,  $\nu = 68$ . • 35

**TABLA 4.** Valores de las regresiones que explican el efecto del área de la cobertura (COB, en  $m^2$ ) de *Prosopis laevigata* sobre los atributos de las comunidades de plantas (Ab= abundancia;  $H'$ = índice de diversidad Shannon-Wiener;  $S$  = riqueza de especies) que crecen bajo su copa.  $N = 70$  en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. • 35

**TABLA 5.** Parámetro estadístico  $p$  de las comparaciones pareadas a través del ANOSIM entre los siete grupos funcionales (GF) de la vegetación protegida en microcosmos de *Prosopis laevigata* localizados en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Los valores arriba y a la derecha corresponden a los resultados para la época de secas (sombreado naranja), abajo a la izquierda se muestran los resultados para la época de lluvias (sombreado verde). Las negritas indican diferencias después de aplicar la corrección de Bonferroni con el programa PAST. • 36

**TABLA 6.** Correlaciones intra-grupos entre las variables discriminatorias en el análisis discriminante múltiple. Columnas de tipos de arquitectura en *Prosopis laevigata* del Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México: medias ( $\pm$  e.e.) de las características de la arquitectura de nodrizas por tipo. Los superíndices alfabéticos (<sup>A</sup>, <sup>B</sup>, <sup>C</sup>) revelan diferencias estadísticas entre tipos. Acrónimos: ACV: apertura de la cobertura vegetal, AM: altura máxima, APR: altura a la primera rama desde el suelo, CD: cobertura del dosel, FDS: factor directo de sitio, FGS: factor global de sitio, FIS: factor indirecto de sitio, IAF: índice de área foliar, NRT: número de ramificaciones del tallo desde la base. • 40

**TABLA 7.** Coeficientes de correlación de Pearson ( $r$ ) por pares de las características de la arquitectura de *P. laevigata* del Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Las negritas indican correlación (grados de libertad,  $\nu = 68$ ,  $p < 0.05$ ). Acrónimos: ACV: apertura de la cobertura vegetal, AM: altura máxima, APR: altura a la primera rama desde el suelo, CD: cobertura del dosel, FDS: factor directo de sitio, FGS: factor global de sitio, FIS: factor indirecto de sitio, IAF: índice de área foliar, NRT: número de ramificaciones del tallo desde la base. • 41

**TABLA 8.** Datos porcentuales de similitud del índice de Bray-Curtis ( $1 - I_{BC}$ ) de las especies vegetales protegidas entre los tipos de arquitectura de nodrizas durante la estación seca y de lluvias. Los valores arriba y a la derecha corresponden a los resultados para la época de secas (sombreado naranja), abajo a la izquierda se muestran los resultados para la época de lluvias (sombreado verde). • 41

**TABLA 9.** Valores de la riqueza de morfoespecies ( $S$ ), estimador de riqueza basado en la abundancia (Chao 1) e índice de Shannon ( $H'$ ) de la artropofauna dentro de cada microcosmos (M) de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Se muestran también las abundancias relativas por gremio trófico y orden de los artrópodos (%). • 46

**TABLA 10.** Parámetros estadísticos de las pruebas  $t$  de diversidad ( $t$  de Hutcheson) en la comparación por pares de microcosmos con base en los índices de Shannon. Se resaltan en negritas las diferencias después de aplicar la corrección de Bonferroni ( $p < 0.001$ ) entre microcosmos (M) de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México.  $\nu =$  grados de libertad. • 47

**TABLA 11.** Parámetros estadísticos del ANDEVA entre las abundancias de cada gremio trófico dentro de los microcosmos de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. En la sección superior derecha se muestran los valores del factor  $q$  de Tukey, mientras que en la parte inferior izquierda se resaltan en negritas las diferencias ( $p < 0.05$ ). • **49**

**TABLA 12.** Parámetros estadísticos de la matriz de correlación entre las abundancias relativas de los gremios tróficos con las especies vegetales protegidas en diez microcosmos formados por *Prosopis laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Sólo se muestran las pruebas de correlación significativas (grados de libertad,  $v = 8$ ,  $p < 0.05$ ). • **50**

**TABLA 13.** Valores de riqueza de especies de plantas protegidas ( $S$ ) bajo el dosel de diferentes leguminosas nodrizas en diversas regiones áridas y semiáridas de México, España, Argentina y Bolivia. • **55**

## ÍNDICE DE FIGURAS

**FIGURA 1.** Microcosmos naturales formados por individuos de *Prosopis laevigata* y las plantas protegidas bajo su dosel en el valle de Zapotitlán, Puebla, México. • 13

**FIGURA 2.** Localización del área de estudio dentro de la sección poblana de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán en el municipio de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. • 16

**FIGURA 3.** Vista panorámica del sitio de estudio en el Jardín Botánico de Zapotitlán Salinas, Puebla, México, con cobertura vegetal de una “tetechera” (par de fotos superiores). Se muestran algunos elementos presentes: a. *Bursera aptera*; b. *Agave peacockii*; c. *Myrtillocactus geometrizans*; d. *Lemnaireocereus hollianus*; e. *Viguiera dentata*; f. *Ruellia hirsutoglandulosa*; g. *Sanvitalia fruticosa*; h. *Portulaca pilosa*; i. *Mammillaria haageana*; j. *Evolvulus alsinoides*; k. *Opuntia pilifera*; y l. *Echinopterys eglandulosa*. • 20

**FIGURA 4.** Vista representativa de una fotografía hemisférica dentro un microcosmos de mezquite en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla. • 21

**FIGURA 5.** Trampa de caída “pitfall” enterrada a nivel del suelo bajo un mezquite localizado en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. • 22

**FIGURA 6.** Diferencias entre las estaciones de lluvias y secas de la riqueza de especies ( $S$ ), el estimado de riqueza Chao 1 y el número de individuos bajo la cobertura de *Prosopis laevigata* en el valle de Zapotitlán, Puebla, México. Letras distintas indican diferencias ( $p < 0.05$ ). • 31

**FIGURA 7.** Estimación del número acumulado de especies protegidas en función del número acumulado de individuos bajo mezquites, para las estaciones de lluvias y secas del Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis” en el valle de Zapotitlán, Puebla, México. Se muestran las medias y los intervalos de confianza a 95 % calculados según Colwell (2013). • 32

**FIGURA 8.** Relación entre el área de la cobertura ( $\log_{10}$ ; m<sup>2</sup>) y la riqueza de especies ( $\log_{10} S$ ) protegidas bajo la copa de *Prosopis laevigata*, en la estación de lluvias ( $\log_{10} S = 0.728 + 0.319 \cdot \log_{10} \text{COB}$ ) y secas ( $\log_{10} S = 0.622 + 0.332 \cdot \log_{10} \text{COB}$ ) en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México.  $N = 70$ . • 34

**FIGURA 9.** Categorización gráfica en un dendrograma de las especies protegidas en microcosmos de *Prosopis laevigata* (Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México), a partir de sus rasgos funcionales empleando una matriz de distancias euclidianas y el método de Ward (correlación cofenética = 0.693). Se utilizan colores para distinguir los siete grupos funcionales (GF). • 37

**FIGURA 10.** Patrones de distribución de las especies protegidas en microcosmos de *Prosopis laevigata* (Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México), en cuanto al espacio funcional en el ordenamiento multidimensional no paramétrico para A: época de lluvia (nMDS estrés = 0.208; ANOSIM:  $R = 0.773$ ,  $p < 0.001$ ) y B: época seca (nMDS estrés = 0.195; ANOSIM:  $R = 0.757$ ,  $p < 0.001$ ). GF: grupo funcional. • 38

**FIGURA 11.** Diagrama de la categorización de tipos de arquitectura de plantas nodrizas (*P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México) a partir del análisis discriminante múltiple. MANOVA:  $\lambda$  de Wilks = 0.095,  $F_{18,118} = 14.68$ ,  $p < 0.001$ ; traza de Pillai = 1.364,  $F_{18,120} = 14.29$ ,  $p < 0.001$ . Tipo I: puntos azules, tipo II: triángulos rojos, tipo III: rombos rosas. • 40

**FIGURA 12.** Gráfico de ordenación del análisis de correspondencia canónica de las especies vegetales protegidas con respecto a los 70 microcosmos y la relación con las seis características de su arquitectura en A: temporada de lluvias, B: temporada de secas en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Los microcosmos se muestran diferenciados en tipo I: puntos azules, tipo II: triángulos rojos, tipo III: rombos rosas por medio la categorización de la arquitectura de plantas nodrizas del análisis discriminante múltiple. Acrónimos: ACV: apertura de la cobertura

vegetal, AM: altura máxima, APR: altura a la primera rama desde el suelo, CD: cobertura del dosel, IAF: índice de área foliar, NRT: número de ramificaciones del tallo desde la base. • 43

**FIGURA 13.** Ordenación de los microcosmos de *Prosopis laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México, entre estaciones con base en su similitud en la composición de especies protegidas. nMDS: estrés = 0.303, PERMANOVA:  $F = 14.73$ ,  $P < 0.001$ . • 44

**FIGURA 14.** Abundancia relativa de los órdenes de artrópodos asociados a los microcosmos de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. El histograma en el recuadro superior derecho de la imagen detalla las distribuciones con abundancias menores al 1 %. • 45

**FIGURA 15.** Abundancia relativa de las principales familias de artrópodos asociados a los microcosmos de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. La última barra muestra la suma de las abundancias relativas de las 33 familias con menos del 1 % de abundancia bajo los mezquites estudiados. • 45

**FIGURA 16.** Abundancia relativa de gremios tróficos caracterizados a partir de la riqueza de familias taxonómicas de artrópodos asociadas a la vegetación protegida de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. • 49

**FIGURA 17.** Dendrogramas de similitud elaborados con el índice de Bray-Curtis empleando el método de aglomeración UPGMA, con base en la similitud de las abundancias de la artropofauna asociada a la vegetación protegida de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. A: Agrupamiento de microcosmos (M) para los gremios tróficos (correlación cofenética = 0.83, ANOSIM:  $R = 0.83$ ,  $p = 0.005$ ), B: Agrupamiento para las familias de artrópodos (correlación cofenética = 0.79, ANOSIM:  $R = 0.68$ ,  $p = 0.004$ ), C: Agrupamiento para los órdenes de artrópodos (correlación cofenética = 0.805, ANOSIM:  $R = 0.761$ ,  $p = 0.004$ ). • 51

## ACRÓNIMOS

ACC: análisis de correspondencia canónica

ACJ: análisis de conglomerados jerárquico.

ACV: apertura de la cobertura vegetal.

ADM: análisis discriminante múltiple.

AM: altura máxima.

ANDEVA: análisis de varianza.

ANOSIM (por sus siglas en inglés): un análisis multivariado de similitud.

APR: altura a la primera rama desde el suelo.

CD: cobertura del dosel.

FDS: factor directo de sitio.

FGS: factor global de sitio.

FIS: factor indirecto de sitio.

GF: grupo funcional.

IAF: índice de área foliar.

M: microcosmos.

MANOVA (por sus siglas en inglés): análisis de varianza multivariado.

Msp: morfoespecie.

ND: no determinado.

nMDS (por sus siglas en inglés): análisis de ordenación multidimensional no paramétrico.

NRT: número de ramificaciones del tallo desde la base.

PERMANOVA (por sus siglas en inglés): análisis de varianza permutacional multivariado.

RBTC: Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

SAR (por sus siglas en inglés): relaciones especies-área.

UPGMA (por sus siglas en inglés): método de grupos de pares no ponderados.



## RESUMEN

En la presente tesis se abordó el análisis de la estructura comunitaria de organismos protegidos dentro de microcosmos formados por *Prosopis laevigata* en el valle de Zapotitlán, Puebla, México, dentro del área de conservación del Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis”. El estudio de la estructura de comunidades requirió una aproximación desde un enfoque metacomunitario que consideró factores temporales y espaciales. Mediante el uso de metodologías derivadas de análisis multivariados, se describen los patrones de ensamble de comunidades vegetales dentro de 70 microcosmos y se da una descripción general de las comunidades de artrópodos asociadas a diez microcosmos. Primero se presenta un listado florístico de las especies protegidas bajo la cobertura de la planta nodriza *P. laevigata* y se analiza la influencia de la talla de los mezquites (*i.e.*, cobertura y la altura) sobre la riqueza y diversidad de especies vegetales. Se contribuye con el registro de 48 especies vegetales protegidas que no habían sido reportadas anteriormente bajo la cobertura de mezquites. Además, se observó que la diversidad de las comunidades de plantas en los microcosmos fue mayor durante la temporada de lluvias respecto a secas y que el tamaño de los mezquites tiene una influencia positiva sobre la riqueza, diversidad y abundancia de plantas protegidas. Segundo, se muestran los resultados de un primer acercamiento a la diversidad funcional discontinua de especies protegidas en el sitio de estudio. Como parámetro de la diversidad funcional se consideró a los grupos funcionales, es decir, la riqueza funcional. El agrupamiento de las especies protegidas fue complementado con análisis que evaluaron la separación entre grupos. Así, se encontró que existe una medida alta de riqueza funcional, que no cambia entre estaciones, y se infiere que puede haber compensación entre especies funcionalmente equivalentes. Asimismo, los síndromes de dispersión parecen ser un rasgo importante a nivel metacomunitario, ya que las especies con propágulos pequeños pueden ser dispersadas por el viento en época seca y por agua durante las lluvias. Tercero, se estimó que la variación fenotípica intraespecífica de las nodrizas es relevante para el análisis de la estructura metacomunitaria de la vegetación protegida en un gradiente continuo y no en tipos de arquitectura. Los resultados sugieren que los patrones de similitud en la composición de especies varían estacionalmente y que probablemente se estarían produciendo simultáneamente procesos determinísticos y estocásticos, ya que el recambio de especies entre microcosmos está relacionado tanto con su ubicación geográfica, como con las características microambientales en ambas estaciones. Finalmente, se hace una descripción general de los artrópodos terrestres dentro del sistema de microcosmos. Se encontraron seis gremios tróficos de artrópodos y se halló una riqueza de familias intermedia con respecto a estudios previos, en la que Formicidae sobresale por su mayor cantidad de morfoespecies. No se detectaron relaciones estrechas entre los gremios tróficos y los factores ambientales, por lo que sería necesario ampliar el muestreo de la artropofauna y realizar nuevos análisis para descubrir patrones más claros y concluyentes.

**Palabras clave:** diversidad, estacionalidad, facilitación, microcosmos, microambiente, planta nodriza, ambiente semiárido

## SUMMARY

This thesis evaluates the community structure of protégé organisms within the *Prosopis laevigata*'s microcosm in the Zapotitlan valley, Puebla, Mexico in "Helia Bravo Hollis" Botanical Garden. The study of community structure required a meta-community approach that considered temporal and spatial factors. Using methodologies derived from multivariate analysis, assembly patterns of plant communities within 70 microcosms are described, and a general description of arthropods associated with microcosms is given. First, a floristic checklist of protégé species under the nurse plant *P. laevigata* is presented, and the influence of mesquite size (*i.e.*, canopy cover and height) on the richness and diversity of plant species were analyzed. This work contributes to the registration of 48 protégé plant species that had not been previously reported beneath *P. laevigata*. In addition, it was observed that diversity of plant communities in microcosms was greater during the rainy season compared to the dry season, whereas the size of mesquite had a positive influence on richness, diversity, and abundance of protégé plants. Secondly, results to discontinuous functional diversity of protégé species at the study site are shown. Functional groups were considered as a parameter of functional diversity, that is, functional richness. Grouping of protégé species was complemented with analyzes that evaluated the separation between groups. Thus, a high measure of functional richness was detected, which does not change throughout seasonality, and it is inferred that there may be compensation between functionally equivalent species. Likewise, dispersal syndromes apparently are an important functional trait at the meta-community level, because species small propagules can be dispersed by wind in the dry season and by water during the rainy season. The third instance showed that intraspecific phenotypic nurse variation in a continuous gradient instead of architecture types is relevant for the analysis of protégé plants metacommunity structure. The results suggest that the patterns of similarity in the composition of species vary throughout seasonally, whereas deterministic and stochastic processes probably occur simultaneously, because protégé species turnover is related both to their geographic location and to the microenvironmental characteristics. Finally, a general patterns of terrestrial arthropods communities are described. Six arthropod trophic guilds were found, and an intermediate richness of families was found, in which Formicidae stands out for its larger number of morphospecies. No close relationships between trophic guilds and environmental factors were detected.

**Keywords:** diversity, facilitation, microcosm, microenvironment, nurse plant, seasonality, semiarid ecosystem

## INTRODUCCIÓN

### 1.1. Formación de parches de vegetación y nodricismo

Las regiones áridas y semiáridas se distinguen por distribuirse en zonas con baja disponibilidad de agua, oscilaciones térmicas diurnas elevadas y generalmente, presencia de suelos salinos (González-Medrano, 2003; Rzedowski, 2006; Granados *et al.*, 2012). La combinación de estas variables ambientales, la marcada estacionalidad y los factores topográficos locales pueden favorecer la heterogeneidad ambiental. Asimismo, al interior de estas regiones áridas, la variación espacio-temporal de las condiciones abióticas influye en la distribución y abundancia de las plantas, ya que repercuten en el establecimiento, desarrollo, supervivencia y reproducción de los individuos (Rivas-Arancibia *et al.*, 2006; Ruiz *et al.*, 2008). Esto promueve que las comunidades naturales cambien tanto en el espacio como en el tiempo (Wilson, 2011; He *et al.*, 2012), lo que genera una interacción dinámica entre eventos determinísticos y estocásticos que influyen en la estructura comunitaria (Long y Karel, 2002; Chase, 2003; Vandermeer *et al.*, 2004; Wootton, 2010).

Una consecuencia del dinamismo y heterogeneidad espacio-temporal es la existencia de parches con vegetación que se alternan con áreas semidesnudas lo que conforma un paisaje tipo mosaico (Montaña, 1992). Estos parches se producen en pendientes suaves, como resultado de la redistribución del agua de lluvia a través del flujo de escorrentía que transporta materia orgánica, sedimentos y nutrimentos disueltos (Montaña, 1992; Tongway *et al.*, 2004). Los individuos de especies leñosas que se establecen ahí modifican los regímenes de radiación, humedad y temperatura, así como las características edáficas, en gran medida por la deposición de hojarasca y la sombra de su copa (Perroni-Ventura *et al.*, 2006; Valiente-Banuet y Verdú, 2007; Camargo-Ricalde *et al.*, 2010; García-Sánchez *et al.*, 2012; Sandoval-Pérez *et al.*, 2016). La presencia de estas plantas favorece la heterogeneidad ambiental en el espacio e influye en el establecimiento de nuevas especies a través de procesos como la facilitación o complementariedad (Valiente-Banuet y Verdú, 2007; Allan *et al.*, 2013). A este efecto se le conoce como asociaciones de plantas nodriza-protegidas, es decir, la interacción de especies arbóreas o arbustivas (*i.e.*, plantas nodrizas) y las plantas establecidas bajo su cobertura (*i.e.*, plantas protegidas).

El efecto nodriza permite a una especie particular convertirse en un taxón clave en el control del ensamble metacomunitario, mediante la acumulación de diversidad biológica en su entorno cercano (Cavieres y Badano, 2009; Chacón-Labela *et al.*, 2016a). Incluso se ha encontrado que la acumulación de riqueza de especies vegetales puede estar limitada al área del dosel de los arbustos en ecosistemas semiáridos (Chacón-Labela *et al.*, 2016a). Asimismo, el incremento en la riqueza

de organismos protegidos está relacionado con plantas nodrizas de tamaños mayores (*v.gr.*, Maestre y Cortina, 2005; López-Gómez y Cano-Santana, 2010; Soliveres *et al.*, 2014). Este fenómeno se enmarca en la relación entre el número de especies y el área (SAR, por sus siglas en inglés), donde la densidad de un grupo de especies incrementa en áreas mayores (Hanski, 1994). Desde la perspectiva del ensamble de nicho, las causas de este patrón se deben a que áreas más grandes contienen mayores recursos y una creciente variedad y número de hábitats disponibles para comunidades grandes de organismos protegidos (Lomolino, 2001; Franzén *et al.*, 2012; Tessel *et al.*, 2016). Por otra parte, a través de la perspectiva del ensamble basado en la dispersión, áreas más pequeñas implican una menor cantidad de individuos, aumentando la probabilidad de extinción con el colapso de la población (Tessel *et al.*, 2016).

Se conoce que en los ambientes xéricos, la presencia de plantas nodrizas favorecen el incremento de la diversidad vegetal (Pugnaire *et al.*, 1996; Tewksbury y Lloyd, 2001; Perroni-Ventura *et al.*, 2006; García-Sánchez *et al.*, 2012), aumentan la productividad y la diversidad funcional de las comunidades (Chase, 2003; Díaz *et al.*, 2007; Flynn *et al.*, 2011). Además, contienen una gran cantidad de dinámicas comunitarias en su interior, de tal modo que dentro de las escalas espacio-temporales, las asociaciones de plantas nodriza-protegidas concentran la actividad biológica en el espacio, mientras que los ciclos de precipitación-sequía concentran la actividad biológica en el tiempo (Snyder y Tartowski, 2006).

## **1.2. Grupos funcionales de la vegetación**

La diversidad funcional está definida como el valor, rango, distribución y abundancia relativa de los rasgos funcionales en la historia de vida de los organismos en un ecosistema (Díaz *et al.*, 2007; Violle *et al.*, 2007; Flynn *et al.*, 2011; Manson y de Bello, 2013). Los rasgos funcionales son caracteres con influencia en la adecuación, relacionados con las estrategias para la obtención de recursos, los cuales son medibles a nivel individual y útiles para la identificación de la distribución y comparación de las especies (McGill *et al.*, 2006; Westoby y Wright, 2006; Violle *et al.*, 2007; Casanoves *et al.*, 2011; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Adler *et al.*, 2014). También, representan estrategias en la respuesta a factores ambientales y tienen efecto en otros niveles tróficos, así como en las propiedades del ecosistema (Díaz y Cabido, 2001; Casanoves *et al.*, 2011; Srivastava *et al.*, 2012; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

Violle *et al.* (2007) diferencian entre rasgos funcionales duros, aquellos que miden directamente la función de interés, generalmente son aquellos asociados a los procesos fisiológicos de las plantas relacionados con el medio biótico y abiótico del hábitat (Díaz *et al.*, 2002); y rasgos

funcionales suaves que evalúan la función indirectamente (*v.gr.*, características morfológicas). En el caso particular de las plantas, muchos son los caracteres biológicos potencialmente utilizables para la estimación de la diversidad funcional y con base en la frecuencia observada en la literatura (*v.gr.*, McGill *et al.*, 2006; Westoby y Wright, 2006; Hejda y de Bello, 2013; Pavoine *et al.*, 2013; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Marteinsdóttir y Eriksson, 2014), se les puede sintetizar en cinco categorías acumulativas: 1) rasgos de la planta completa, por ejemplo, la forma de vida o la altura; 2) rasgos foliares, como son la pubescencia o el área foliar específica; 3) rasgos del tallo, como la densidad o la hidráulica del xilema; 4) rasgos subterráneos, por ejemplo, la longitud o morfología radicular; y 5) rasgos regenerativos, como el síndrome de dispersión o la fenología. Adicionalmente, Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) sugieren que los rasgos funcionales deben ser medidos en individuos maduros (*i.e.*, reproductivos), con aspecto saludable (*v.gr.*, sin daño por herbívoros ni decoloración) y ubicados en ambientes iluminados o con la mayor incidencia posible de luz para las especies de sombra.

La caracterización a través de los rasgos funcionales puede generar conjuntos de especies con roles semejantes en el ecosistema dentro de diversos grupos funcionales (Díaz y Cabido, 2001; Ricotta, 2005; Casanoves *et al.*, 2011). En general, el agrupamiento de las especies se fundamenta en los atributos comunes más que por sus relaciones filogenéticas (Díaz y Cabido, 2001), por lo que es común encontrar grupos funcionales polifiléticos. En este sentido, existe una visión generalizada de que la diversidad funcional y la diversidad filogenética están estrechamente correlacionadas, pues se asume que especies cercanamente emparentadas son más similares en cuanto a caracteres, nichos e interacciones ecológicas (Cadotte *et al.*, 2012; Srivastava *et al.*, 2012; Pavoine *et al.*, 2013; Winter *et al.*, 2013; Marteinsdóttir y Eriksson, 2014; Pu *et al.*, 2014). Sin embargo, las correlaciones entre la diversidad funcional y la filogenética dependen en gran medida de los rasgos considerados, el grado de conservación ancestral de éstos, los taxones a estudiar, así como su distribución y abundancia (Pavoine, *et al.*, 2013; Winter *et al.*, 2013).

La clasificación de las especies en grupos funcionales es un procedimiento común para aproximarse a la diversidad funcional (Mouchet *et al.*, 2008; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015), ya que las especies de un mismo grupo funcional presentan respuestas similares al ambiente y producen efectos similares en los principales procesos ecosistémicos (Díaz *et al.*, 2002). Así, la cantidad de diferentes grupos funcionales presentes en la comunidad es considerada como la riqueza funcional (Díaz y Cabido, 2001; Casanoves *et al.*, 2011). Dicha clasificación funcional se da a través del uso de métodos multivariados con el fin de obtener un dendrograma, en el que cada rama representa una especie y la menor longitud entre un par de ramas implica una mayor

semejanza entre ellas (Ricotta, 2005; Casanoves *et al.*, 2011). Así, la formación de grupos funcionales se realiza identificando las especies que son más cercanas en el dendrograma. En general, estos diagramas de árbol se obtienen a partir de una matriz de especies por rasgos funcionales que es convertida a una matriz de distancias graficada (Ricotta, 2005).

Otro enfoque para la estimación de la diversidad funcional es a través de índices (Díaz y Cabido, 2001; Petchey y Gaston, 2002; Ricotta, 2005; Villéger *et al.*, 2008; Mouchet *et al.*, 2008, 2010; Laliberté y Legendre, 2010; Casanoves *et al.*, 2011; Hejda y de Bello, 2013; Manson y de Bello, 2013; Pakeman y Eastwood, 2013), que sintetizan las diferencias funcionales de las especies en términos de la medición de rasgos continuos (Ricotta, 2005; Casanoves *et al.*, 2011). Estos índices difieren en sus propiedades matemáticas y la consideración de uno o múltiples rasgos, sus medidas de localización o dispersión y abundancia (Casanoves *et al.*, 2010). Sin embargo, todos están inmersos en tres componentes de la diversidad funcional (Funk *et al.*, 2017): i) riqueza funcional, que se refiere al espacio funcional ocupado por las especies de una comunidad sin importar su abundancia (Mason *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2008; Casanoves *et al.*, 2011; Manson y de Bello, 2013); ii) equidad funcional, que denota el nivel de uniformidad en la distribución de la abundancia de las especies en el espacio funcional del nicho relacionado con un reparto de los recursos disponibles (Manson *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2008; Casanoves *et al.*, 2011; Manson y de Bello, 2013), y iii) divergencia funcional, que es el grado de disimilitud funcional entre las especies de una comunidad (Manson *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2008; Manson y de Bello, 2013).

A pesar de que la riqueza de especies de una comunidad es un indicador poco certero de la diversidad funcional (Díaz y Cabido, 2001; McGill *et al.*, 2006), a nivel metacomunitario el número de especies y su abundancia pueden permitir una mejor aproximación hacia la comprensión de su coexistencia en el ecosistema. El enfoque de grupos funcionales permite resumir la diversidad de especies que existen en los sistemas naturales en un número menor de grupos con un comportamiento más o menos predecible ante determinados factores (Díaz *et al.*, 2002). Entonces, la riqueza de especies y de grupos funcionales, además de la diversidad filogenética, complementan a la diversidad funcional (Srivastava *et al.*, 2012).

### **1.3. Distribución espacio-temporal de las especies y estructura metacomunitaria**

La estructura de las comunidades naturales es el resultado de una interacción dinámica entre eventos determinísticos y estocásticos (Long y Karel, 2002; Chase, 2003; Vandermeer *et al.*, 2004; Wootton, 2010; Wang *et al.*, 2013; Daniel *et al.*, 2019). Muchos son los elementos que intervienen en la coexistencia y el ensamble de las especies dentro de las comunidades naturales tanto en el

espacio como en el tiempo (Wilson, 2011; He *et al.*, 2012), y esto representa una gran complejidad debido a que todos estos procesos se encuentran ligados directa o indirectamente.

La escala espacial ha sido abordada para explicar la importancia de los mecanismos, procesos y dinámicas que ocurren a nivel local y regional (Bond y Chase, 2002; Coria, 2014). Esto se debe a que tanto los factores regionales (*v.gr.*, tamaño del acervo regional de especies) como los locales (*v.gr.*, productividad primaria) podrían determinar los patrones del ensamble de comunidades y el grado resultante de similitud o disimilitud entre localidades con ambientes semejantes de una región (Chase, 2003). En este sentido, el enfoque metacomunitario muestra una integración de procesos bajo diferentes perspectivas que contribuyen a la comprensión de la distribución de los organismos en el espacio (Leibold *et al.*, 2004). En ecología, se reconoce al conjunto de comunidades locales conectadas entre sí por la dispersión de al menos algunas de las especies que las componen como una metacomunidad (Wilson, 1992; Leibold *et al.*, 2004; Leibold y Geddes, 2005). Bajo esta doctrina se han desarrollado cuatro paradigmas que abordan explicaciones a partir de modelos determinísticos y estocásticos. Tres de estos paradigmas están relacionados con procesos estocásticos que enfatizan la importancia de la deriva ecológica y la colonización y extinción aleatorias: el efecto de masa, la dinámica de parches y la perspectiva neutral (Leibold *et al.*, 2004; Leibold y Geddes, 2005; Chase, 2007; Chase y Myers, 2011). Mientras que, el modelo de selección de especies implica procesos determinísticos, pues los factores ambientales locales y las interacciones interespecíficas se combinan para determinar la diversidad y composición de las especies en el espacio (Chase, 2007; Chase y Myers, 2011).

Las metacomunidades son muy dinámicas debido a variaciones temporales de disponibilidad de hábitat, heterogeneidad ambiental y conectividad entre parches (comunidades) y estas dinámicas varían espacialmente dependiendo de dónde es más alta la variabilidad ambiental, la ubicación geográfica de las fuentes potenciales de colonos y cuánto está limitada su dispersión por las distancias entre comunidades (Datry *et al.*, 2016). Además, tanto los procesos estocásticos como los determinísticos actúan juntos e influyen en el ensamble comunitario (*v.gr.*, Farnon Ellwood *et al.*, 2009; Chase y Myers, 2011; Yang *et al.*, 2013; Måren *et al.*, 2018; Daniel *et al.*, 2019), por lo que el estudio del ensamble de comunidades es una forma de incorporar los procesos locales y regionales que determinan la biodiversidad y sus consecuentes efectos en el funcionamiento del ecosistema (Bond y Chase, 2002; Chase, 2003, 2010).

Chase (2003) señala que los mecanismos por los cuales las comunidades se ensamblan afectarán la divergencia en la composición de especies entre comunidades en una región (*i.e.*, diversidad beta). Por ejemplo, bajo un escenario de sucesión ecológica, Måren *et al.* (2018) reportan

que una alta diversidad beta está asociada a procesos en gran parte estocásticos al principio de la sucesión, mientras que se da un cambio hacia un menor recambio de especies y coexistencias más deterministas, generadas por procesos estabilizadores, en etapas más tardías. La explicación a este patrón se debe a respuestas estocásticas e individualistas de las especies cuando hay un filtrado ambiental menos intenso (*v.gr.*, al inicio de la sucesión), lo que conduce a una mayor diversidad beta (Chase, 2007; Daniel *et al.*, 2019). Posteriormente, cuando la sucesión avanza, se da paso a procesos locales dirigidos a dinámicas de nicho (Måren *et al.* 2018), es decir, procesos de ensamblaje comunitario deterministas (Daniel *et al.*, 2019). Así, el recambio de especies puede operar de distintas maneras (*v.gr.*, diversidad beta alta y baja) dentro de las comunidades vegetales, impulsando la dirección de la dinámica comunitaria y la estructuración del ensamble de especies (Måren *et al.* 2018). Asimismo, otros estudios demuestran un cambio en la importancia relativa entre mecanismos estocásticos y deterministas en el ensamble comunitario considerando distintos factores como el área, la fertilización, el hidropériodo y la productividad primaria (*v.gr.*, Farnon Ellwood *et al.*, 2009; Chase, 2010; Yang *et al.*, 2013; Daniel *et al.*, 2019).

La diversidad beta (*i.e.*, el recambio de especies entre comunidades) es un indicativo de procesos de dispersión o efectos prioritarios (Chase y Myers, 2011). Por una parte, la dispersión puede tener un papel central en la estructura y el ensamble comunitario (Lowe y McPeck, 2014; Fukami, 2015), ya que es fundamental en la conexión entre comunidades en un entorno regional (Leibold *et al.*, 2004). Además, es considerada como un evento azaroso (*i.e.*, estocástico) debido a que tanto los individuos como las especies difieren en los rasgos que afectan la propensión y la capacidad de dispersión (Lowe y McPeck, 2014). Por otro lado, Daniel *et al.* (2019) observaron que los efectos prioritarios podrían ser más importantes para las comunidades vegetales en comparación con comunidades animales (*i.e.*, aves e invertebrados). Así, el orden y el momento particular en el que las especies arriban durante la colonización es relevante en el ensamble, puesto que influyen sobre la estructura misma de las comunidades (Fukami y Morin, 2003; Ejrnæs *et al.*, 2006; Fukami, 2010). En este sentido, los efectos prioritarios ocurren cuando el primer taxón en llegar al hábitat local tiene una ventaja competitiva, afectando (negativa o positivamente) el subsecuente establecimiento de especies inmigrantes y la composición de la comunidad (Chase, 2003; Fukami, 2010, 2015). Sin embargo, Fukami (2010, 2015) resalta el hecho de que la variación en la capacidad de dispersión entre especies también puede influir en el efecto del orden y el momento de arribo de las especies en eventos pasados. Esto se debe a que mientras más similares sean las especies en cuanto a su capacidad de dispersión, se espera una historia de inmigración más estocástica que determinista, ya que los efectos prioritarios actúan fuertemente entre especies competitivamente similares (Fukami, 2010).



Aunque el filtrado ambiental se considera a menudo como el proceso más importante que estructura las metacomunidades, los cambios temporales en la conectividad local y regional pueden afectar el intercambio de especies entre comunidades y, por lo tanto, incrementar la importancia relativa de los procesos basados en la dispersión como impulsores del ensamble metacomunitario (Serremejane *et al.*, 2017). Ante esto, queda claro que procesos estocásticos y determinísticos en conjunto estructuran las comunidades naturales a través de dinámicas espacio-temporales variables no lineales.

La escala temporal para el análisis de la estructura de comunidades puede estudiarse mediante períodos diarios, de décadas o centurias, dentro de los que ocurren fluctuaciones ambientales temporales ecológicamente relevantes (Tonkin *et al.*, 2017), pues estas ejercen fuertes controles en la biodiversidad y el ecosistema (Chesson *et al.*, 2004; Schwinning *et al.*, 2004; Snyder y Tartowski, 2006; Tonkin *et al.*, 2017). Muchos fenómenos ambientales tienen lugar con las oscilaciones estacionales, particularmente de temperatura y precipitación (Guttal y Jayaprakash, 2007; Tonkin *et al.*, 2017). Estas variaciones ambientales en el tiempo conducen a pulsos estacionales de recursos (Chesson *et al.*, 2004; Tonkin *et al.*, 2017), intercalados con períodos de disponibilidad de recursos limitados (Schwinning *et al.*, 2004; Guttal y Jayaprakash, 2007). Esta estacionalidad es característica en ecosistemas altamente dinámicos, es decir, sistemas que experimentan cambios constantes y drásticos (Datry *et al.*, 2016).

Las regiones áridas y semiáridas son un claro ejemplo de ecosistemas altamente dinámicos, ya que exhiben un gran contraste temporal en la disponibilidad de agua como resultado de la variación en el clima a múltiples escalas de tiempo (Snyder y Tartowski, 2006). Dicha variación estacional (*i.e.*, variación ambiental temporal) opera de una manera conceptualmente similar a la heterogeneidad física (*i.e.*, variación ambiental espacial) al prevenir la exclusión competitiva y crear nichos para especies en diferentes estaciones (Tonkin *et al.*, 2017). Esto se debe a que los ciclos alternados de humedad y sequía crean estadios contrastantes de hábitats (Datry *et al.*, 2016), en los que las comunidades experimentan cambios altamente dinámicos en los procesos comunitarios locales y regionales debido a la variabilidad temporal (Datry *et al.*, 2016; Serremejane *et al.*, 2017).

En ecosistemas semiáridos, la precipitación pluvial tiene un rol especial ya que es un recurso limitante que muestra una marcada variación estacional: una estación húmeda con intensas e irregulares lluvias, seguidas por una larga estación seca (Chesson *et al.*, 2004; Schwinning *et al.*, 2004; Guttal y Jayaprakash, 2007). Tanto la composición y abundancia de las especies que constituyen la vegetación, como la productividad pueden alterarse significativamente debido a la cantidad de lluvia (Schwinning *et al.*, 2004; Guttal y Jayaprakash, 2007). La combinación de

factores ambientales (*v.gr.*, disponibilidad de agua, oscilaciones térmicas y salinidad) y topográficos locales pueden favorecer la heterogeneidad ambiental y espacial al interior de estas zonas semiáridas (Perroni-Ventura, 2007; Bernal-Ramírez *et al.*, 2019).

#### **1.4. Comunidades de artrópodos asociadas al nodricismo en plantas**

Al interior de las asociaciones de plantas nodriza-protegidas, la dinámica de las comunidades vegetales está ligada con la de otros grupos taxonómicos, ya sea animales, bacterias y hongos, entre otros. Particularmente, los artrópodos tienen interacciones estrechamente cercanas con las plantas, pues dentro de sus complejas estructuras tróficas muchas veces se encuentran inmersas las especies vegetales para la obtención de recursos (*v.gr.*, herbivoría y/o polinización) y hábitat (Moran y Southwood, 1982; Ollerton, 1999; Forbes *et al.*, 2017). Por un lado, las comunidades de artrópodos ubicadas bajo los arbustos contribuyen a mejorar las condiciones del suelo y el flujo de nutrimentos al utilizar las fuentes de alimento generados por la hojarasca (Li *et al.*, 2013). A su vez, las plantas desarrollan estrategias contra el ataque (Volf *et al.*, 2015; Kuppler *et al.*, 2016; Forbes *et al.*, 2017), o bien para la atracción de artrópodos (Ollerton, 1999; Kuppler *et al.*, 2016), que directa o indirectamente influyen en la estructuración de sus comunidades (Johnson y Agrawal, 2005; Wimp *et al.*, 2005; Johnson *et al.*, 2006; Utsumi, 2013; Forbes *et al.*, 2017).

Análogamente a lo que ocurre con las asociaciones de plantas nodriza-protegidas, Liu *et al.* (2016) proponen el concepto de “isla de artrópodos”, con base en diferencias estadísticas en la redistribución preferible de los artrópodos entre microhábitats debajo del dosel de arbustos y en espacios abiertos. Así, diversos estudios en ambientes xéricos han mostrado que en las islas de artrópodos (*i.e.*, plantas nodriza-protegidas), la diversidad trófica de la artropofauna está compuesta por una mayor proporción de depredadores, detritívoros y herbívoros, (Li *et al.*, 2013, Liu *et al.* 2017; Zhang *et al.*, 2020; Martínez *et al.*, 2021). Sin embargo, este patrón cambia a través de diversos factores, como la densidad de los parches, la identidad y arquitectura de la planta nodriza y las variaciones microambientales. En general, los rasgos funcionales de las nodrizas a menudo se correlacionan con factores ambientales, con la riqueza y abundancia de plantas protegidas y estas en conjunto o por separado afectan la estructura y composición de las comunidades de artrópodos (Liu *et al.*, 2016, 2017; Forbes *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2020). Otro factor importante en estos cambios es el tiempo, ya que, por ejemplo, al principio del ensamble de las comunidades vegetales, los artrópodos generalistas son más comunes y conforme avanza la estructuración, los especialistas van dominando (Jonhson y Agrawal, 2005; Piechnik *et al.*, 2008; Haddad *et al.*, 2011).

## 1.5. Estructura de comunidades protegidas en el valle de Zapotitlán, Puebla

En el valle de Zapotitlán, Puebla, *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst. (Leguminosae) es un elemento importante del estrato arbóreo y arbustivo en la vegetación nativa, donde se distribuye en las tierras bajas y en los márgenes de los ríos. Bajo la cobertura de los individuos de esta especie, la fertilidad del suelo (*i.e.*, disponibilidad de nutrientes y la presencia de hongos micorrizógenos arbusculares) y la humedad muestran valores más altos en comparación con las áreas abiertas, mientras que la incidencia de radiación solar directa y la temperatura son menores (Perroni-Ventura *et al.*, 2006; Ruiz *et al.*, 2008; García-Sánchez *et al.*, 2012; Muro-Pérez *et al.*, 2014). En consecuencia, la formación de estos microhábitats genera heterogeneidad en el paisaje en los que las condiciones microambientales debidas a los individuos leñosos (*i.e.*, plantas nodrizas), facilitan el establecimiento de distintas especies de plantas, animales y microorganismos (*i.e.*, especies protegidas). Es decir, se considera a *P. laevigata* como planta nodriza, debido a que proporciona condiciones favorables para el reclutamiento de otras plantas (Tewksbury y Lloyd, 2001; Flores y Jurado, 2003; Manning *et al.*, 2006; Filazzola y Lortie, 2014), lo que genera asociaciones de planta nodriza-protegidas con gran cantidad de dinámicas comunitarias al interior de éstas.

Las interacciones entre la vegetación, microorganismos, artrópodos y fauna protegidas permiten que el sistema adquiera una mayor complejidad ecológica (Yang *et al.*, 2011; Kuppler *et al.*, 2016; Lui *et al.*, 2016). Esto es equivalente a lo que ocurre en ecosistemas naturales a escalas mayores, pero en el caso de *P. laevigata* y otras especies nodrizas, las comunidades de organismos protegidos y su compleja red de interacciones resultante está contenida en dimensiones espaciales pequeñas, por lo tanto, al conjunto del hábitat formado por la nodriza y las poblaciones de organismos que allí coexisten (FIGURA 1) se le puede considerar como “microcosmos” (Srivastava *et al.*, 2004).

En párrafos previos, ya se han citado diversos estudios dentro de ecosistemas xéricos que resaltan la importancia de las especies de nodrizas como facilitadoras que incrementan la diversidad de la vegetación debajo y alrededor de su dosel (*v.gr.*, Pugnaire *et al.*, 1996; Tewksbury y Lloyd, 2001; Perroni-Ventura *et al.*, 2006; García-Sánchez *et al.*, 2012; Chacón-Labela *et al.*, 2016a), pero también pueden promover la coexistencia de especies al prevenir la extinción local de especies raras, ya que la facilitación en estos ambientes es más fuerte para las especies con menor abundancia local o en peligro de extinción que para los taxones comunes (Soliveres *et al.*, 2015). Otros trabajos resaltan la importancia de estos microcosmos naturales desde diversos enfoques. Por ejemplo, en proyectos de reforestación, los árboles nodriza se utilizan para ayudar al manejo de los

nutrientes o la incidencia de luz (Gómez-Aparicio *et al.*, 2004; Santiago-García *et al.*, 2008). Así, en un bosque seco de Puerto Rico, Santiago-García *et al.* (2008) reportan que el uso de la nodriza *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Leguminosae) para reforestación, proporciona un beneficio secundario al limitar los daños por incendios, esto debido a que en este sitio los árboles jóvenes debajo de las nodrizas alcanzaron una mayor altura y una menor mortalidad después de incendios forestales en dos años continuos. Por otra parte, también se ha estudiado la asociación entre estos sistemas biológicos y la artropofauna. Al respecto, dentro de matorrales en Mongolia Interior, China, las comunidades de artrópodos presentan una distribución preferencial entre los microhábitats debajo y en el dosel de *Caragana microphylla* Lam. (Leguminosae) y *Salix gordejewii* Y.L. Chang & Skvortsov (Salicaceae) en comparación con áreas abiertas (Zhao y Liu 2013; Liu *et al.*, 2016), ya que existe correlación de enlaces múltiples entre estos arbustos, las propiedades del suelo y las comunidades bióticas por encima y por debajo del suelo (Liu *et al.*, 2016).

DeMars *et al.* (2010) señalan que los hábitats creados bajo las especies nodriza proporcionan recursos críticos necesarios para la persistencia de especies, por lo que los microcosmos en ambientes xéricos representan elementos centrales para la conservación de la biodiversidad (Soliveres *et al.*, 2015; Bernal-Ramírez *et al.*, 2019). Sin embargo, en México, son escasos los estudios sobre la dinámica de comunidades vegetales establecidas bajo la copa de plantas nodrizas que comprendan una cabal relación taxonómica de las especies que las componen, o de las variaciones de la estructura comunitaria en el espacio y el tiempo. Ante este panorama y con base en el marco teórico expuesto arriba, surgieron las siguientes preguntas de investigación: ¿Cuál es la identidad taxonómica de las especies vegetales protegidas por la nodriza *P. laevigata*? ¿Qué relación hay entre las características de la arquitectura de los mezquites con la abundancia, diversidad y riqueza de sus especies vegetales protegidas? ¿Es posible estimar los grupos funcionales de la vegetación protegida a través de rasgos funcionales suaves? ¿Cómo influye la variación estacional (*i.e.*, época de lluvias y secas) en los patrones de recambio de especies dentro de un sistema de parches caracterizado por la asociación nodriza-protegidas? ¿Cuál es el papel de los factores ambientales (*i.e.*, arquitectura de las plantas nodriza) y espaciales (*i.e.*, distancia geográfica) en la estructura metacomunitaria de plantas protegidas? y ¿Cómo están caracterizadas las comunidades protegidas de artrópodos al interior de la nodriza?



**FIGURA 1.** Microcosmos naturales formados por individuos de *Prosopis laevigata* y las plantas protegidas bajo su dosel en el valle de Zapotitlán, Puebla, México.

## HIPÓTESIS

Para responder a las preguntas anteriores, se probaron las siguientes hipótesis:

- I. Las características de la arquitectura de los mezquites influyen en los parámetros comunitarios de las especies protegidas, por lo que se espera que nodrizas más grandes alberguen una mayor abundancia, diversidad y riqueza de plantas protegidas. Es decir, el incremento en el tamaño de la planta nodriza tiene un efecto positivo en las plantas protegidas dentro de los microcosmos.
- II. Las estrategias de respuesta al ambiente semiárido de las especies vegetales han permitido la diferenciación de rasgos funcionales en las mismas y esto genera la formación de grupos de especies con funciones similares dentro de la metacomunidad. Por ello, se espera poder reconocer a estos agrupamientos funcionales a partir de la caracterización cualitativa de los diferentes rasgos funcionales suaves presentes en las especies de plantas protegidas dentro de los microcosmos.
- III. Considerando que la variación estacional influye en la composición de especies vegetales protegidas en los microcosmos, entonces se espera que el recambio de especies entre microcosmos esté relacionado con las características microambientales en la época de secas. Mientras que, durante la estación de lluvias, el recambio de especies protegidas estará relacionado con la ubicación geográfica de los microcosmos.
- IV. Debido a que la estructura y composición de las comunidades de artrópodos suelen estar influenciadas por la dinámica de las comunidades vegetales a través de múltiples interacciones para la obtención de recursos y hábitat, se esperan hallar patrones de asociación positivos entre la estructura de las comunidades de artrópodos con la abundancia, diversidad, riqueza e identidad de plantas protegidas, así como con los factores microambientales dentro de los microcosmos.

## OBJETIVOS

A partir de los planteamientos anteriores sobre los enfoques generales necesarios para la investigación de las metacomunidades en ambientes xéricos, el objetivo general de esta tesis fue conocer los rasgos estructurales de las comunidades vegetales y de artrópodos dentro de los microcosmos formados por *P. laevigata* en el valle de Zapotitlán, Puebla, México y evaluar los cambios que sufren las comunidades vegetales protegidas entre las estaciones de lluvias y secas.

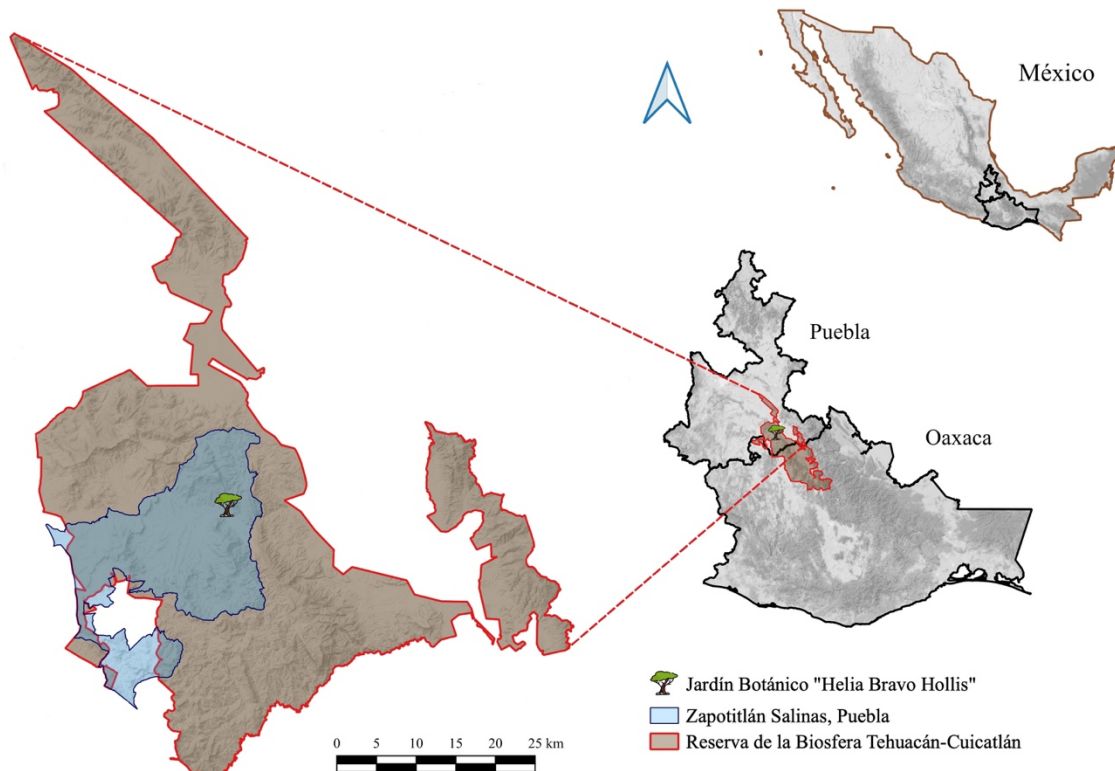
Estos aspectos abarcan un enfoque metacomunitario entre microcosmos, en los que se contemplaron los siguientes objetivos particulares:

- I. Conocer la composición, riqueza y diversidad vegetal existente al interior de los microcosmos formados bajo la copa de los mezquites y el papel que tiene su arquitectura (*v.gr.*, cobertura, altura, ramificación) y la estacionalidad climática (*i.e.*, lluvias y secas).
- II. Estimar la riqueza funcional de manera discontinua (*i.e.*, cantidad de grupos funcionales) de las especies vegetales protegidas, como una primera aproximación a la medida de diversidad funcional en los microcosmos dentro del área de conservación del Jardín Botánico de Zapotitlán.
- III. Analizar la variación estacional en los patrones de diversidad beta de las especies de plantas protegidas y del rol de los factores ambientales y espaciales en la estructura metacomunitaria dentro de los microcosmos.
- IV. Describir de manera general la estructura de las comunidades de artrópodos (*i.e.*, composición, abundancia, gremios tróficos) asociadas a los microcosmos durante la estación seca y su relación con los factores ambientales prevalectes al interior de los microcosmos señalados.

## MÉTODOS

### 4.1. Sitio de estudio

La zona está ubicada en el municipio de Zapotitlán Salinas, Puebla, México y forma parte de la sección poblana de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC) (FIGURA 2). El clima es cálido y semiárido con lluvias en verano (*BS<sub>ohw</sub>*), presentándose una canícula bien definida a mitad del período de lluvias (García, 2004). La precipitación promedio anual es de 380–400 mm y la temperatura media anual varía de 18 a 22 °C (Zavala-Hurtado *et al.*, 1996). En la región existe una gran diversidad de afloramientos geológicos y los suelos generalmente son someros, pedregosos, calcáreos y halomórficos con diferentes estados de alcalinidad y salinidad (Zavala-Hurtado, 1982; Osorio *et al.*, 1996), destacan seis unidades de suelo dominantes: feozem calcárico, fluvisol calcárico, leptosol lítico, leptosol réndzico, regosol calcárico y regosol éutrico (López-Galindo *et al.*, 2003).



**FIGURA 2.** Localización del área de estudio dentro de la sección poblana de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán en el municipio de Zapotitlán Salinas, Puebla, México.



La investigación se desarrolló en un pequeño polígono con una superficie aproximada de 2.9 ha con una pendiente ligera (< 10 %) y a una altitud media de 1441 ( $\pm$  e.e. 0.463) m s. n. m., dentro del área de conservación del Jardín Botánico de Zapotitlán “Helia Bravo Hollis”. Según Rzedowski (2006), la vegetación comprende un matorral xerófilo y las familias Asteraceae Bercht. & J.Presl, Cactaceae Juss. y Leguminosae Juss. se encuentran cuantitativamente bien representadas dentro de esta flora. Por los elementos fisonómicamente predominantes (*i.e.*, *Cephalocereus tetetzo* [F.A.C. Weber ex J.M. Coult.] Diguet., diversas leguminosas, agaves y cactáceas globosas) representa una “tetechera” (Zavala-Hurtado, 1982; Osorio *et al.*, 1996) (FIGURA 3). En el estrato arbóreo destacan leguminosas como *Parkinsonia praecox* (Ruiz & Pav. ex Hook.) Hawkins y *Prosopis laevigata*, presentándose en menor medida diversas especies de los géneros *Acacia* Mill., *Bursera* Jacq. ex L. y *Mimosa* L.; además de las cactáceas columnares *Lemaireocereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. y *Myrtillocactus geometrizans* (Mart. ex Pfeiff.) Console. El estrato inferior está muy diversificado, se encuentran especies arbustivas como *Castela tortuosa* Liebm. (Simaroubaceae DC.), *Dalea carthagenensis* (Jacq.) J.F. Macbr. (Leguminosae), *Echinopterys eglandulosa* (A. Juss.) Small (Malpighiaceae Juss.), *Ruellia hirsutoglandulosa* (Oerst.) Hemsl. (Acanthaceae Juss.), *Varronia curassavica* Jacq. (Boraginaceae Juss.) y *Viguiera dentata* (Cav.) Spreng. (Asteraceae). También existe una gran variedad de suculentas de los géneros *Agave* L., *Ferocactus* Britton & Rose, *Mammillaria* Haw. y *Opuntia* Mill. Finalmente, en el estrato más bajo abundan *Evolvulus alsinoides* (L.) L. (Convolvulaceae Juss.), *Muhlenbergia cenchroides* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) P.M. Peterson (Poaceae Barnhart), *Portulaca pilosa* L. (Portulacaceae Juss.), *Sanvitalia fruticosa* Hemsl. (Asteraceae) y *Sporobolus pyramidatus* (Lam.) Hitchc. (Poaceae).

#### 4.2. Sistema de estudio

El enfoque de este trabajo está dirigido al estudio de la estructura comunitaria en unidades ecológicas denominadas microcosmos y su influencia en el ecosistema semiárido del valle de Zapotitlán, Puebla. En esta región, los microcosmos (*i.e.*, comunidades vegetales con efecto nodriza-protegidas) están distribuidos debajo de individuos arbóreos o arbustivos aislados y en pequeños parches (*i.e.*, dos a cuatro individuos). Sin embargo, después de un recorrido e inspección visual dentro del sitio de estudio, se eligieron los microcosmos formados por *P. laevigata* debido a que existe una mayor proporción de individuos aislados o en grupos reducidos en comparación con otras especies, como *Erythrostemon melanadenius* (Rose) Gagnon & G.P. Lewis, *Mimosa luisana* Brandegee, *Parkinsonia praecox* y *Vachellia constricta* (Benth.) Seigler & Ebinger, que también han sido reportadas como plantas nodrizas (Díaz-Castellanos, 2017). Para fines prácticos, en este trabajo reconocemos como especies protegidas a todos aquellos organismos que se establecen y

encuentran dentro del dosel, ramas, hojas y bajo la cobertura de *P. laevigata*. Así, los microcosmos seleccionados están integrados por individuos de *P. laevigata*, las especies vegetales protegidas bajo y dentro de su copa, las comunidades de artrópodos asociadas y otros organismos del suelo.

*P. laevigata* crece como arbusto o árbol de 3 a 9 m de altura, tiene hojas compuestas, ramas con espinas pareadas y presenta flores amarillentas en racimos que producen de una a seis legumbres cada uno (Grether *et al.*, 2006). La especie está catalogada como de preocupación menor por la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (González-Espinosa, 1998). Es la especie del género *Prosopis* L. de mayor distribución en zonas áridas y semiáridas de México (*i.e.*, Aguascalientes, Chiapas, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Zacatecas), aunque su cobertura forestal no es continua (Palacios, 2006). Particularmente, en el valle de Zapotitlán, Puebla, es un elemento fisonómicamente abundante dentro del estrato arbóreo de la vegetación. Es nombrada popularmente “mezquite”, su follaje, botones y vainas son aprovechados como forraje, mientras que el troco es maderable; también se utiliza para la construcción y sus ramas sirven como leña (Paredes-Flores *et al.*, 2007).

### 4.3. Caracterización de los microcosmos

Esta tesis se enmarca en un enfoque metacomunitario, es decir, las comunidades locales representan entidades abiertas conectadas por dispersión de múltiples especies (Wilson, 1992; Leibold *et al.*, 2004; Leibold y Geddes, 2005). Análogamente, los microcosmos formados por los mezquites están conectados entre sí a través de la dispersión de propágulos de las especies protegidas que los habitan. Por ello, para el análisis de la estructura comunitaria de los microcosmos, en el sitio de estudio se seleccionaron, etiquetaron y georreferenciaron 70 mezquites adultos reproductivos (3.5–32 m<sup>2</sup> de cobertura), con la precaución de que sus copas estuvieran lo más aisladas posible para evitar la influencia de otras nodrizas cercanas (distancia mínima de separación de 3 m). A continuación, se describe el procedimiento general realizado para la caracterización del sistema de estudio:

#### 4.3.1. Indicadores del microambiente (arquitectura de la nodriza)

La arquitectura de los mezquites fue caracterizada en junio de 2016, tomando en consideración: 1) cobertura del dosel o la copa (CD), calculada como el área comprendida dentro de una elipse en relación con el diámetro mayor ( $D_1$ ) y diámetro menor ( $D_2$ ) de la copa (*i.e.*,  $CD = [(D_1 + D_2)/4]^2 \cdot \pi$ ); 2) altura máxima de la planta nodriza (AM), es decir, la altura desde el nivel del suelo hasta el ápice

vegetativo más elevado de la planta (*i.e.*, follaje); 3) altura a la primera rama sobre el nivel del suelo (APR), que es la distancia entre el nivel del suelo hasta la primera división del tallo principal; y 4) número de ramificaciones del tallo desde la base (NRT).

Adicionalmente, se obtuvieron fotografías hemisféricas del dosel con una cámara réflex (Canon EOS Rebel T3i) y un lente ojo de pescado circular (4.5 mm F2.8 EX DC, SIGMA Corp.) montados en un trípode a una altura de 10 cm sobre el suelo y nivelado previa captura. Las tomas se realizaron durante el ocaso del día (*i.e.*, entre las 17:45 y 19:15 horas), con la parte superior de la cámara muy próxima al tronco principal, orientada al norte y el objetivo mirando al dosel (Rich, 1990; Jonckheere *et al.*, 2004; Chianucci y Cutini, 2012). Lo anterior, se realizó en el año 2016 en dos etapas: estación seca (*i.e.*, febrero), debido al reducido margen de tiempo sólo se obtuvieron fotografías de 59 individuos; y en la estación lluviosa (*i.e.*, septiembre), donde se pudieron fotografiar las 70 copas de los mezquites. Mediante el programa SOLARCALC 7.0 (Mailly *et al.*, 2013), configurando las imágenes a un mismo radio y umbral de análisis (“*threshold*”), se estimaron las siguientes características de dosel: 5) apertura de la cobertura vegetal (ACV), es decir, la fracción libre de dosel arbóreo y densidad vegetal; 6) índice de área foliar (IAF), la cantidad de follaje que caracteriza al dosel arbóreo; 7) factor directo de sitio (FDS) y 8) factor indirecto de sitio (FIS), relacionados con la proporción de radiación directa o indirecta recibida bajo el dosel (Rich, 1990); 9) factor global de sitio (FGS), que representa la proporción total de luz recibida en el sitio (FIGURA 4).

Todas las características antes mencionadas fueron consideradas como factores ambientales, debido a que están relacionadas con cambios microambientales (Díaz-Castellanos, 2017), como el amortiguamiento de la temperatura y regímenes de humedad (Moro *et al.*, 1997; Flores y Jurado, 2003; Funk *et al.*, 2008). Asimismo, la variación de los rasgos de la arquitectura modifican los regímenes de radiación solar y esto influye en la fertilidad y erosión del suelo (Frías-Hernández *et al.*, 1999; Perroni-Ventura *et al.*, 2006; Perroni-Ventura, 2007; Ruiz *et al.*, 2008; García-Sánchez *et al.*, 2012; Filazzola y Lortie, 2014), ya que se facilita la infiltración y retención de agua después de la época de lluvias, incidiendo en la actividad microbiana (Frías-Hernández *et al.*, 1999), e incluso, también con el tipo de especie protegida que se estable (Pugnaire *et al.*, 1996; Suzán *et al.*, 1996). Además, Díaz-Castellanos (2017) reporta que la CD, la AM y la APR forman parte de los atributos funcionales de las plantas nodrizas que influyen en el proceso de facilitación en el valle de Tehuacán-Cuicatlán. Por lo tanto, la arquitectura arbórea es importante para la función como planta nodriza dentro de una región semiárida (Pugnaire *et al.*, 1996; Suzán *et al.*, 1996; Moro *et al.*, 1997; Tewksbury, 2001; Funk *et al.*, 2008; Díaz-Castellanos, 2017).



**FIGURA 3.** Vista panorámica del sitio de estudio en el Jardín Botánico de Zapotitlán Salinas, Puebla, México, con cobertura vegetal de una “tetechera” (par de fotos superiores). Se muestran algunos elementos presentes: a. *Bursera aptera*; b. *Agave peacockii*; c. *Myrtillocactus geometrizans*; d. *Lemaireocereus hollianus*; e. *Viguiera dentata*; f. *Ruellia hirsutoglandulosa*; g. *Sanvitalia fruticosa*; h. *Portulaca pilosa*; i. *Mammillaria haageana*; j. *Evolvulus alsinoides*; k. *Opuntia pilifera*; y l. *Echinopterys glandulosa*.

#### 4.3.2. Indicadores del microambiente (exclusivos para la artropofauna)

Para evaluar las relaciones entre las comunidades de plantas protegidas y los artrópodos dentro de los microcosmos, se documentó la temperatura (°C), humedad relativa (HR) e intensidad lumínica (IL) cada 210 min durante 24 h mediante registradores de datos HOBO® (Onset Computer Inc.). Éstos fueron colocados bajo diez árboles de mezquite con las tallas de coberturas más similares, en el tronco central entre los 50 a 90 cm sobre el nivel del suelo y con distintas orientaciones para registrar la variabilidad de condiciones en función de los factores antes mencionados. Es importante señalar que se hace una distinción entre los indicadores del microambiente adicionales utilizados para el estudio de las comunidades de artrópodos, debido a la disponibilidad limitada de los registradores de datos HOBO®.

#### 4.3.3. Flora de los microcosmos

Para conocer la composición, diversidad y abundancia de la vegetación protegida se realizó un reconocimiento florístico bajo la cobertura de los 70 mezquites. En múltiples recorridos, entre los años 2015-2016 abarcando las estaciones lluviosa y seca (*i.e.*, junio-septiembre y octubre-mayo, respectivamente), se registró la identidad y el número de individuos de todas las plantas presentes bajo la cobertura de cada uno de los mezquites. La determinación taxonómica de las observaciones de especies se realizó *in situ* con base en listados florísticos del valle de Tehuacán-Cuicatlán (Dávila *et al.*, 1993; Weller, 2010a, b). Se realizó una actualización de la nomenclatura según las bases de datos del Real Jardín Botánico de Kew (PoWo, 2019). La ortografía de los nombres científicos y sus autores fueron cotejados en el International Plant Name Index (IPNI). Todo esto debido a que distinguir la identidad taxonómica válida de las plantas es necesario para evitar el uso incorrecto de los nombres y conocer con detalle los elementos vegetales de un sitio (Sosa y Dávila, 1994; López-Sandoval *et al.*, 2010; Hernández-Cruz *et al.*, 2016).

La riqueza vegetal fue considerada como el número de especies de plantas registradas en cada estación en los 70 microcosmos, en tanto que la abundancia se determinó como el número de individuos de cada especie presentes en los mismos.



**FIGURA 4.** Vista representativa de una fotografía hemisférica dentro un microcosmos de mezquite en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México.

#### 4.3.4. Comunidades de artrópodos

La recolecta de los artrópodos se realizó durante la estación seca (noviembre, 2015), bajo los mismos mezquites de la documentación microambiental (*i.e.*, con presencia de HOBO®). En cada microcosmos, se colocaron cuatro trampas de caída (“*pitfall*”) enterradas a nivel del suelo (Guzmán-Mendoza *et al.*, 2010) y a una distancia aproximada de 1.5 m del tallo central, orientadas hacia cada uno de los puntos cardinales, durante 24 h (FIGURA 5). El uso de este tipo de trampas es el método más empleado para la recolecta de invertebrados terrestres debido a su facilidad para la captura de organismos con mínimo esfuerzo (Ausden y Drake, 2006). La trampa estuvo constituida por un envase plástico colector con un diámetro de apertura de 6 cm y una profundidad de 6.5 cm, en su interior contenía 60 ml de una solución de etanol (70 %), agua (27 %) y glicerina (3 %) (Ríos-Casanova *et al.*, 2015). Las muestras fueron etiquetadas y todos los ejemplares obtenidos fueron conservados en la misma solución colectora.



FIGURA 5. Trampa de caída “*pitfall*” enterrada a nivel del suelo bajo un mezquite localizado en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México.

Las muestras contenidas en cada uno de los frascos colectores fueron divididas en cajas Petri, bajo el microscopio estereoscópico (Leica EZ4, Heerbrugg, Suiza) los artrópodos recolectados se cuantificaron y separaron en tres grupos: colémbolos, hormigas y otros taxones. Los ejemplares

fueron almacenados en microtubos con alcohol al 70 %, etiquetados y enviados a la Facultad de Ciencias de la UNAM. La Dra. Gabriela Castaño-Meneses realizó la determinación al nivel taxonómico más bajo posible (orden, familia y género), pero con especial énfasis en la familia Formicidae (género y especie/morfoespecie), puesto que es una de las familias más importantes en los ecosistemas xéricos debido a las diversas interacciones que establecen con otros organismos (Ríos-Casanova *et al.*, 2004). Además, es uno de los taxones con constante presencia en el estudio de las comunidades de artrópodos en ambientes áridos y semiáridos (*v.gr.*, Li *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2016, 2017; Liu y Steinberger, 2018; Zhang *et al.*, 2020; Martínez *et al.*, 2021).

Debido a que se ha sugerido que los patrones de ensamble comunitario no cambian entre niveles taxonómicos inferiores al de familia (Báldi, 2003; Timms *et al.*, 2013), este nivel fue considerado suficiente para el estudio de la diversidad de artrópodos en las comparaciones de los patrones de ensamble dentro de los microcosmos.

En los apartados subsecuentes se describe la metodología específica para el cumplimiento de los objetivos particulares y el desarrollo de esta tesis.

#### **4.4. Diversidad florística protegida de los microcosmos**

A partir del reconocimiento florístico realizado en campo, se estimó la riqueza como el número de especies de plantas encontradas para cada estación, en los 70 microcosmos; la abundancia de especies se determinó como el número de individuos de cada especie, presentes en los mismos. La riqueza de Chao 1 y la diversidad Shannon-Wiener (usando logaritmos naturales), fueron calculadas mediante el programa PAST 3.11 (Hammer *et al.*, 2001). Las curvas de rarefacción del número de especies acumuladas en función del número de individuos acumulados registrados para cada estación, se estimaron utilizando el programa EstimateS (Colwell, 2013).

##### *4.4.1. Arquitectura arbórea y sus relaciones con la abundancia, diversidad y riqueza de especies*

Para evaluar las diferencias en la riqueza, diversidad y abundancia de especies entre estaciones se utilizó un análisis de varianza univariado (ANDEVA). Las relaciones entre los rasgos de la arquitectura, el número de individuos, la riqueza y diversidad de especies se analizaron a través de una matriz de correlación de Pearson. En caso necesario, se realizaron transformaciones logarítmicas ( $\log_{10} [x + 1]$ ) para ajustar los valores de los datos a una distribución normal (Zar, 1999).

#### 4.4.2. Relaciones especies-área

Para analizar la relación entre las especies vegetales protegidas y el área de cobertura de los mezquites, se empleó la función potencial de Arrhenius (1921) en su forma lineal (Dengler, 2009):  $\log_{10} S = \log_{10} c + z \log_{10} A$ ; donde  $S$  es el número de especies protegidas,  $A$  es el área de la cobertura,  $c$  es el intercepto y  $z$  es la pendiente, que representa la tasa de acumulación de riqueza florística de los microcosmos (López-Gómez y Cano-Santana, 2010; Fattorini *et al.*, 2017). Se usó el mismo tipo de modelo lineal para analizar la relación entre la abundancia y diversidad de especies y el área de la cobertura de los mezquites.

Todos los análisis estadísticos fueron elaborados para cada estación (*i.e.*, secas y lluvias) con el paquete estadístico JMP software® (SAS, 2010), con un nivel de significancia de 0.05.

#### 4.5. Grupos funcionales de la vegetación protegida

El método estadístico multivariado más usado para el agrupamiento de las especies de acuerdo con sus rasgos es el análisis de conglomerados (Levine y Rees, 2002; Ricotta, 2005; Mouchet *et al.*, 2008; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Casanoves *et al.*, 2011; Marteinsdóttir y Eriksson, 2014; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). El uso de esta técnica permite emplear múltiples variables continuas y/o categóricas y detectar especies potencialmente claves para los ecosistemas (Casanoves *et al.*, 2011; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). Sin embargo, esta aproximación tiene implícita a la redundancia funcional; es decir, que las especies dentro de los mismos grupos pueden desempeñar papeles similares en las comunidades, aunque éstas no tengan una similitud taxonómica (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). Asimismo, existe una mayor variación interespecífica en la comunidad debido a que cada par de especies procedente de cada uno de los grupos funcionales es diferente (Ricotta, 2005; Casanoves *et al.*, 2011).

En consecuencia, para la clasificación de las especies vegetales protegidas en grupos funcionales con el objetivo de obtener una aproximación a la diversidad funcional dentro del Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis”, se elaboró un registro de caracteres biológicos relacionados con la morfología, fisiología y reproducción de la diversidad florística protegida (TABLA 1), dichos atributos fueron considerados de manera cualitativa y a nivel específico como rasgos funcionales. Asimismo, estos rasgos de las especies protegidas se seleccionaron considerando los criterios señalados por Castellanos-Castro y Bonilla (2011): 1) estrategias exitosas de reproducción o vegetativas para la colonización (*v.gr.*, síndromes de dispersión, morfología foliar), 2) aspectos de la biología vegetal (*v.gr.*, formas de vida, defensas) y 3) fácil registro en campo o disponible en la literatura (*v.gr.*, arquitectura vegetal, tipo de metabolismo).



A partir del registro de los caracteres biológicos, se obtuvo una matriz de incidencia (*i.e.*, presencia-ausencia) de rasgos funcionales de las especies vegetales protegidas que fue convertida a una matriz de distancias euclidianas. Para el agrupamiento de las especies a través de un análisis de conglomerados jerárquico (ACJ) se utilizó el método de Ward, en el que se establecieron grupos funcionales en los que la suma de los cuadrados de las desviaciones con respecto a la media de cada rasgo funcional es la menor para todos los rasgos biológicos considerados. Esto permite la pérdida mínima de información resultante de la unión de dos especies protegidas y genera grupos funcionales homogéneos y con tamaños similares (Ward, 1963). El dendrograma obtenido es una estimación de la diversidad funcional discontinua, es decir, la cantidad de diferentes grupos o tipos funcionales presentes en la comunidad (*i.e.*, riqueza funcional, Díaz y Cabido, 2001; Casanoves *et al.*, 2011).

**TABLA 1.** Rasgos biológicos de las especies de plantas protegidas considerados para la estimación de la riqueza funcional dentro de los microcosmos de *Prosopis laevigata* localizados en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México.

MÓDULO	RASGOS	CUALIDADES CONSIDERADAS
<b>Planta completa</b>	Estructura-Arquitectura	Acaulescente, arborescente, arbustiva, cespitosa, cilíndrica, columnar, erguida, escandente, globosa, postrada y subarbusto
	Defensas (físicas)	Aguijones, escamas, espinas, glabro y tricomas
	Forma de crecimiento	Herbáceo, leñoso, rosulado, suculento y sufruticoso
	Forma de vida (según Raunkiær, 1934)	Caméfito, fanerófito, geófito, hemicriptófito y terófito
	Historia de vida	Anual, bianual y perenne
	Metabolismo	CAM, C <sub>3</sub> , C <sub>4</sub> y parásito
<b>Hojas</b>	Persistencia foliar	Caducifolio y perennifolio
	Morfología foliar	Compuesta y simple
	Disposición foliar	Alternas, ausentes, espiral y opuestas
<b>Biología reproductiva</b>	Fenología reproductiva	Monocárpica y policárpica
	Síndrome de dispersión	Anemocoria, autocoria y zoocoria
	Síndrome de polinización	Anemofilia, entomofilia, ornitofilia y quiropterofilia
	Simetría floral	Actinomorfa y zigomorfa
	Sexualidad floral	Hermafrodita, monoica y dioica

Posteriormente, se realizó un análisis de ordenación multidimensional no paramétrico (nMDS, por sus siglas en inglés), para ilustrar los patrones de distribución de las especies protegidas en cuanto al espacio funcional y visualizar si los grupos funcionales obtenidos con el análisis de conglomerados son claramente diferentes en ese espacio funcional. El nMDS es una técnica de ordenación multivariada para la exploración y visualización de patrones de la estructura comunitaria basada en la similitud de la composición de los ensambles, en la que se asignan coordenadas euclidianas a través de algoritmos no métricos (Clarke, 1993; Agarwal *et al.*, 2007). La medida de bondad de asociación de la representación gráfica se refleja en un coeficiente de estrés, que se estima por iteraciones sucesivas hasta alcanzar un valor estable que tiende a cero cuando la ordenación de la clasificación se aproxima al ajuste perfecto (Clarke, 1993). Adicionalmente, los grupos funcionales obtenidos en el ACJ y observados en el nMDS se compararon con un análisis multivariado de similitud de una vía (ANOSIM, por sus siglas en inglés) usando 9999 permutaciones aleatorias. El ANOSIM es una prueba de permutación no paramétrica de diferencias entre dos o más grupos basada en cualquier medida de distancia (Clarke, 1993; Anderson, 2001; Anderson y Walsh, 2013), por lo que permitió comparar a los grupos funcionales y demostrar que no son agrupamientos obtenidos por azar.

Es preciso señalar que la diversidad florística constituida por las 76 especies de plantas protegidas en microcosmos corresponde a la máxima registrada y se halló durante la estación lluviosa (*i.e.*, septiembre de 2016). Por ello, se le consideró como la base de partida para la estimación de los grupos funcionales, debido a que diversos autores sugieren que la época apropiada para el muestreo de los rasgos debe darse al momento de la mayor producción en biomasa de la comunidad (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013), que dentro del área de estudio es durante la época de lluvias. Sin embargo, con la finalidad de comparar si la riqueza funcional obtenida en la temporada húmeda permanece igual o cambia a través de la estacionalidad, se repitió el procedimiento de las pruebas nMDS y ANOSIM para la época de secas. Todos los análisis se realizaron con el programa PAST 4.04 (Hammer *et al.*, 2001), mientras que la representación gráfica de la riqueza de grupos funcionales (*i.e.*, dendrograma) se construyó utilizando el programa XLSTAT© (Addinsoft, 2011).

#### **4.6. Variación estacional en patrones de diversidad beta de la flora protegida y el papel de los factores ambientales y espaciales**

##### *4.6.1. Categorización de tipos de arquitectura de las plantas nodrizas*

Los patrones de similitud en la arquitectura de las plantas nodrizas fueron agrupados a través de un análisis de conglomerados jerárquico (ACJ), utilizando el método de Ward (1963), a partir de una matriz de distancias euclidianas y que en lo sucesivo será considerada como la matriz de distancia ambiental (*i.e.*, características de la arquitectura de las plantas nodrizas o de factores ambientales). La categorización del ACJ se evaluó con un análisis discriminante múltiple (ADM), en el que se valoran las diferencias multivariantes entre grupos utilizando el criterio de la lambda de Wilks y la traza de Pillai a partir de un análisis de varianza multivariado de un factor (MANOVA, por sus siglas en inglés) (Everitt y Dunn, 1991). Además, se elaboró una matriz de correlación de Pearson para estimar las relaciones entre todas las características medidas de la arquitectura de las plantas nodrizas. Previamente, se aplicaron transformaciones adecuadas a cada una de las variables (logarítmica o raíz cuadrada) para cumplir con los supuestos de normalidad (Zar, 1999).

A partir de este punto, todos los análisis subsecuentes se realizaron tanto para la estación seca como para la de lluvias, esto con objeto de comparar la variabilidad estacional en la estructura de los ensambles de la vegetación protegida dentro de los microcosmos.

##### *4.6.2. Comparación de la similitud florística protegida entre tipos de arquitectura de nodrizas*

La similitud florística de los ensambles de especies protegidas entre los tipos de arquitectura de nodriza se analizó mediante el índice de Bray-Curtis ( $I_{BC}$ ), utilizando la abundancia de las especies dentro de cada grupo. Sin embargo, debido a que el  $I_{BC}$  es considerado como una medida de disimilitud entre las abundancias de cada especie presentes en la comunidad (Brower y Zar, 1984), para emplearlo en la comparación de la similitud florística simplemente se resta de la unidad, es decir:  $1 - I_{BC}$ . Además, se evaluaron las relaciones entre los tipos de arquitectura de las plantas nodrizas y su composición comunitaria de especies protegidas a través de un análisis de varianza permutacional multivariado de un factor (PERMANOVA, por sus siglas en inglés). El PERMANOVA es un procedimiento de permutación no paramétrico que prueba diferencias de similitud florística entre los grupos de microcosmos (Anderson, 2001; Anderson y Walsh, 2013).

Adicionalmente, mediante un análisis de correspondencia canónica (ACC) se evaluó el efecto de las características de la arquitectura de las nodrizas como un gradiente continuo sobre la abundancia de las especies vegetales protegidas. El ACC es un método multivariado para dilucidar las relaciones entre conjuntos de especies y su entorno (ter Braak y Verdonschot, 1995). Se trata de

una prueba de gradiente directo, donde las variables ambientales se conocen *a priori* y las abundancias de las especies se consideran una respuesta a este gradiente (Legendre y Legendre, 1998). Previo al análisis, los datos de abundancia de las especies fueron transformados con la fórmula  $\sqrt{(x + 0.5)}$  por tratarse de datos discretos.

#### 4.6.3. *Comparación de la diversidad beta dentro de los microcosmos con la estacionalidad y con los factores ambientales y espaciales*

La diversidad beta, considerada como las diferencias en la composición de especies vegetales protegidas entre microcosmos, se estimó con el coeficiente de disimilitud de Bray-Curtis ( $I_{BC}$ ). Los datos resultantes de las comparaciones pareadas entre microcosmos fueron considerados como la matriz de recambio de especies. Para ilustrar los patrones en la distribución espacial de las especies protegidas en cuanto a la estructura de las comunidades entre las estaciones seca y de lluvias, se realizaron ordenaciones multivariadas por medio del escalamiento multidimensional no métrico (nMDS, por sus siglas en inglés), seguidas de un PERMANOVA de un factor con la finalidad de comprobar la existencia de diferencias en la estructura comunitaria de las plantas protegidas entre estaciones.

Por otra parte, se construyó una matriz de distancia geográfica con las georreferencias de los microcosmos (*i.e.*, coordenadas geográficas). Finalmente, el nivel de asociación entre la diversidad beta (*i.e.*, matriz de recambio de especies) y los diferentes factores como las condiciones ambientales (*i.e.*, matriz de distancia ambiental) y el espacio geográfico, se examinaron mediante la aplicación de pruebas simples y parciales de Mantel (Sokal y Rohlf, 1995). La prueba de Mantel se suele usar para comparar dos matrices de distancia, siendo sensible a las diferencias de ubicación, dispersión o estructura de correlación entre microcosmos (Anderson y Walsh, 2013).

Las correlaciones de los PERMANOVA y de las pruebas de Mantel se evaluaron a partir de 9999 permutaciones aleatorias. Todos los análisis estadísticos fueron elaborados para cada estación (*i.e.*, seca y de lluvias) con el paquete estadístico PAST 4.04 (Hammer *et al.*, 2001), con un nivel de significancia de 0.05.

### **4.7. Comunidades de artrópodos asociadas a los microcosmos**

#### 4.7.1. *Estructura trófica*

Las comunidades de artrópodos fueron evaluadas desde un enfoque trófico utilizando el concepto de gremio, en el que se incluyeron a los taxones que explotan los recursos alimenticios de forma similar sin importar sus relaciones taxonómicas (Root, 1967). Así, de acuerdo con sus hábitos

alimenticios generales (*sensu* Begon *et al.*, 2006), los artrópodos recolectados fueron asignados a los siguientes gremios tróficos: a) depredadores: consumidores por medio de la caza o captura de otros animales; b) detritófagos: consumidores de materia orgánica muerta; c) fitófagos: consumidores de brotes y líquidos vegetales vivos (*v.gr.*, néctar y savia), celulosa, frutos (frugívoros), hojas (folívoros), raíces, semillas (granívoros) y tallos; d) micófagos: consumidores de hongos y esporas, e) parasitoides: se alimentan y desarrollan dentro o en la superficie de otro artrópodo ingiriendo sus fluidos corporales; y f) polífagos: consumidores de animales, hongos y plantas.

#### 4.7.2. *Atributos que caracterizan a las comunidades de artrópodos y su relación con el microambiente*

La riqueza de Chao 1 (mediante el uso de los valores de las abundancias) y la diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ , usando logaritmos naturales) fueron calculadas para las comunidades de artrópodos asociadas a cada uno de los microcosmos. Además, los índices  $H'$  por pares de microcosmos se compararon con pruebas  $t$  de diversidad (*i.e.*,  $t$  de Student modificada por Hutcheson, 1970).

La existencia de diferencias entre las abundancias de cada gremio trófico dentro de los microcosmos se probó a través de un análisis de varianza (ANDEVA). Para distinguir diferencias se aplicaron pruebas de Tukey para encontrar qué pares eran diferentes. Para este análisis, los datos de abundancia, al ser variables discretas, se transformaron con la fórmula  $\sqrt{x + 0.5}$  (Zar, 1999).

Por otra parte, se construyó un dendrograma usando el método de grupos de pares no ponderados (UPGMA, por sus siglas en inglés) a partir del índice de similitud de Bray-Curtis para agrupar a los microcosmos analizados con base en las similitudes de las abundancias a nivel taxonómico de orden, familia y para la estructura trófica de las comunidades de artrópodos (*i.e.*, gremios tróficos). En el método UPGMA el criterio de aglomeración es la distancia media de un conglomerado con todos los individuos del otro, es decir, compara las distancias promedio entre taxones en las que todas contribuyen por igual a cada promedio que se calcula (Hair y Anderson, 1999). Adicionalmente, los grupos obtenidos se compararon con un análisis multivariado de similitud de una vía (ANOSIM, por sus siglas en inglés).

Para comparar la jerarquía de abundancias-dominancias entre grupos a nivel taxonómico y para la estructura trófica se empleó la tau ( $\tau$ ) de Kendall. Mientras que para evaluar si las abundancias y los grupos son independientes se utilizaron tablas de contingencia  $r \times S$  (donde  $r$  es el número de grupos y  $S$  es el número de taxones) y una prueba de ji cuadrada ( $\chi^2$ , con grados de

libertad,  $v = [r - 1] [S - 1]$ ) en la matriz de abundancias absolutas (Rahel, 1990 y citas dentro). Los residuales estandarizados se usaron para determinar qué categorías (*i.e.*, gremios o taxones) contribuyen de manera importante en cada grupo (*v.gr.*, dominancia), cuando el residual es mayor que 2.00 se puede concluir que fue una influencia importante en el estadístico significativo de  $\chi^2$  (Crewson, 2006).

Mediante análisis de correspondencia canónica (ACC) se evaluó el efecto de las características microambientales de las nodrizas sobre la abundancia de las familias y morfoespecies de artrópodos. Además, con objeto de describir posibles relaciones entre los parámetros comunitarios de los artrópodos (*i.e.*, abundancia total,  $H'$  y riqueza de morfoespecies) y los factores ambientales (*i.e.*, altura, cobertura, humedad relativa, intensidad lumínica, temperatura, abundancia de plantas, riqueza y diversidad de especies vegetales), se construyó una matriz de correlación de Pearson.

A fin de entender cómo interaccionan los gremios tróficos con la identidad de las especies de plantas protegidas, se construyó una matriz de correlación de Pearson a partir de los datos de abundancia relativa de cada gremio trófico y cada una de las especies de plantas presentes en los microcosmos analizados.

Finalmente, para analizar la relación entre la composición y abundancia de la artropofauna y la composición y abundancia de plantas protegidas en los microcosmos, se realizó una prueba simple de Mantel ya que permite estimar la correlación entre dos matrices de distancia o semejanza (Sokal y Rohlf, 1995).

Todos los análisis se realizaron con el programa PAST 4.04 (Hammer *et al.*, 2001), con un nivel de significancia de 0.05. El ANOSIM y las pruebas de Mantel se realizaron con 9999 permutaciones aleatorias.

## RESULTADOS

### 5.1 Diversidad florística protegida de los microcosmos

Los atributos comunitarios de riqueza de especies ( $F_{1.138} = 8.98$ ,  $R^2 = 0.061$ ,  $p = 0.003$ ), riqueza de Chao 1 ( $F_{1.138} = 4.3$ ,  $R^2 = 0.030$ ,  $p = 0.040$ ) y el número total de individuos ( $F_{1.138} = 30.18$ ,  $R^2 = 0.179$ ,  $p < 0.001$ ) difirieron entre estaciones, siendo mayores durante la estación de lluvias (FIGURA 6). En la estación seca, se registraron 3,267 individuos, mientras que en lluvias se encontraron 7,338 en los 70 microcosmos. Asimismo, la riqueza de especies en la estación seca fue de 62 especies, mientras que en lluvias se registraron 76. El número de individuos registrados se relacionó con la riqueza de especies estimada; tal como lo indicaron las curvas de rarefacción, se obtuvo una curva de rarefacción más corta en la estación seca con respecto a lluvias (FIGURA 7).

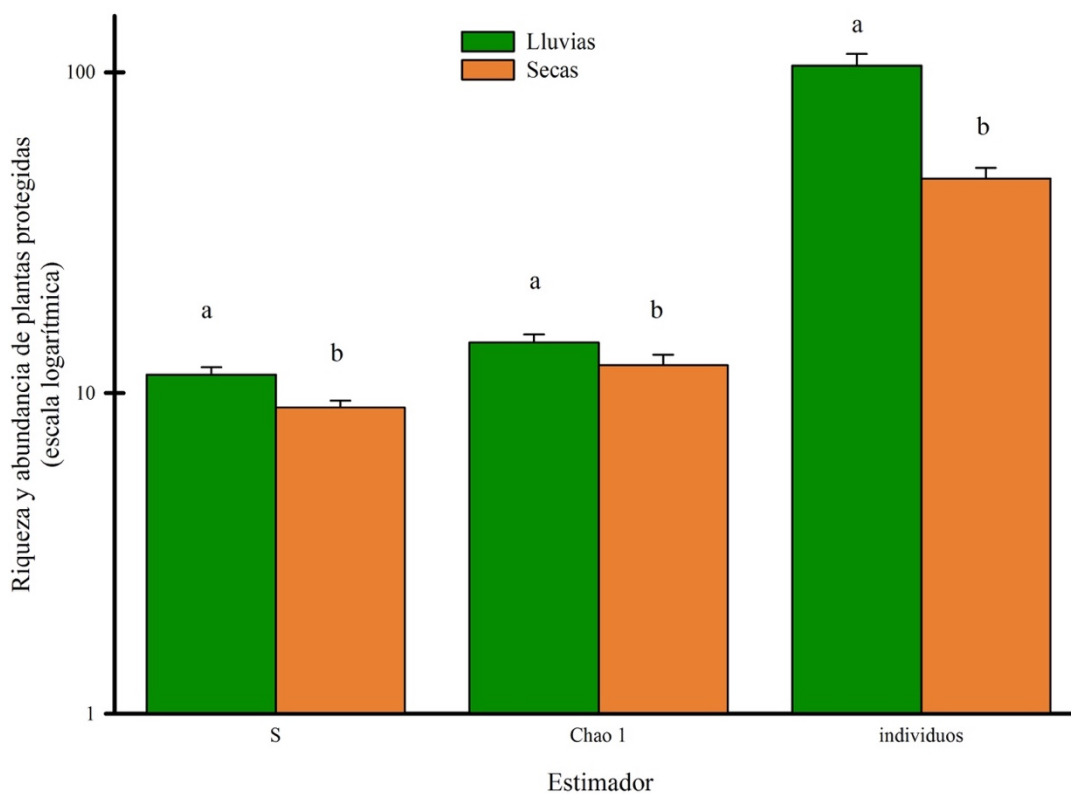
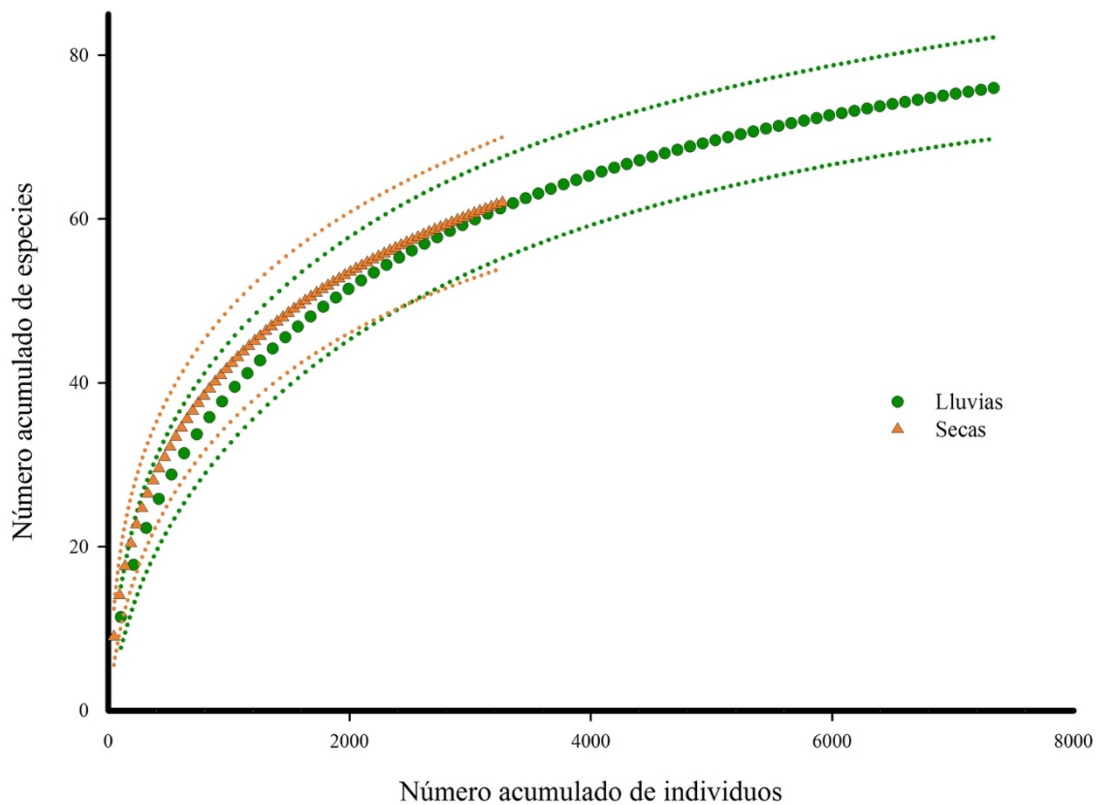


FIGURA 6. Diferencias entre las estaciones de lluvias y secas de la riqueza de especies (S), el estimado de riqueza Chao 1 y el número de individuos bajo la cobertura de *Prosopis laevigata* en el valle de Zapotitlán, Puebla, México. Letras distintas indican diferencias ( $p < 0.05$ ).



**FIGURA 7.** Estimación del número acumulado de especies protegidas en función del número acumulado de individuos bajo mezquites, para las estaciones de lluvias y secas del Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis” en el valle de Zapotitlán, Puebla, México. Se muestran las medias y los intervalos de confianza a 95 % calculados según Colwell (2013).

A nivel florístico, las 62 especies registradas en la estación seca se agrupan en 54 géneros y 26 familias; mientras que de las 76 especies encontradas en lluvias se agruparon en 66 géneros y 29 familias. En la TABLA 2 se detallan las abundancias absolutas a nivel de familia. Entre los géneros mejor representados en ambas estaciones destacan *Agave*, con cuatro especies, seguido de *Mammillaria*, con tres. Los demás géneros están representados por una o dos especies. Durante la estación seca el 92 % de las especies registradas son perennes. La especie *Mammillaria carnea* Zucc. ex Pfeiff. tuvo la mayor abundancia relativa (39.4 %) con 1,288 individuos y fue la más común con dos o más individuos en 68 microcosmos registrados. En contraste, en la estación de lluvias, el porcentaje total de especies perennes se redujo 88 % y *Flaveria ramosissima* Klatt fue la especie más abundante con 3,073 individuos, que representó el 42 % del total. Además, se observó un endemismo elevado con 42.1 % (32 especies) cuya distribución geográfica se encuentra limitada sólo en México y 21 % (16 especies exclusivas) de la RBTC (APÉNDICE 1).



**TABLA 2.** Número de géneros, especies e individuos por familia de plantas registradas en los microcosmos bajo la copa de *Prosopis laevigata* en Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

FAMILIA	NO. GÉNEROS		NO. ESPECIES		NO. INDIVIDUOS	
	SECAS	LLUVIAS	SECAS	LLUVIAS	SECAS	LLUVIAS
Acanthaceae Juss.	2	2	2	2	44	43
Amaranthaceae Juss.	2	3	2	3	237	303
Anacampserotaceae Eggli & Nyffeler	1	1	1	1	21	29
Asparagaceae Juss.	1	1	4	4	115	140
Asteraceae Bercht. & J.Presl	6	8	7	9	219	3380
Boraginaceae Juss.	2	2	2	2	10	18
Bromeliaceae Juss.	1	1	1	1	9	15
Burseraceae Kunth	0	1	0	1	0	1
Cactaceae Juss.	9	10	13	14	1831	2207
Cannabaceae Martinov	1	1	1	1	9	8
Convolvulaceae Juss.	2	3	1	3	14	17
Crassulaceae J.St.-Hil.	1	1	2	1	11	7
Cucurbitaceae Juss.	1	1	1	1	3	3
Euphorbiaceae Juss.	1	2	1	3	1	123
Leguminosae Juss.	7	7	7	7	61	122
Loasaceae Juss.	1	1	1	1	1	7
Malpighiaceae Juss.	1	1	1	1	7	28
Malvaceae Juss.	2	3	2	3	19	29
Nyctaginaceae Juss.	2	2	2	2	23	19
Orobanchaceae Vent.	0	1	0	1	0	1
Poaceae Barnhart	3	4	3	4	511	580
Polemoniaceae Juss.	1	1	1	1	2	15
Portulacaceae Juss.	1	1	1	1	21	56
Sapindaceae Juss.	1	1	1	1	3	5
Simaroubaceae DC.	1	1	1	1	81	140
Solanaceae Juss.	1	3	1	3	2	18
Talinaceae Doweld	1	1	1	1	4	5
Verbenaceae J.St.-Hil.	2	2	2	2	8	15
Vitaceae Juss.	0	1	0	1	0	4
<b>Total</b>	<b>54</b>	<b>67</b>	<b>62</b>	<b>76</b>	<b>3267</b>	<b>7338</b>

### 5.1.1 *Arquitectura arbórea y sus relaciones con la abundancia, diversidad y riqueza de especies*

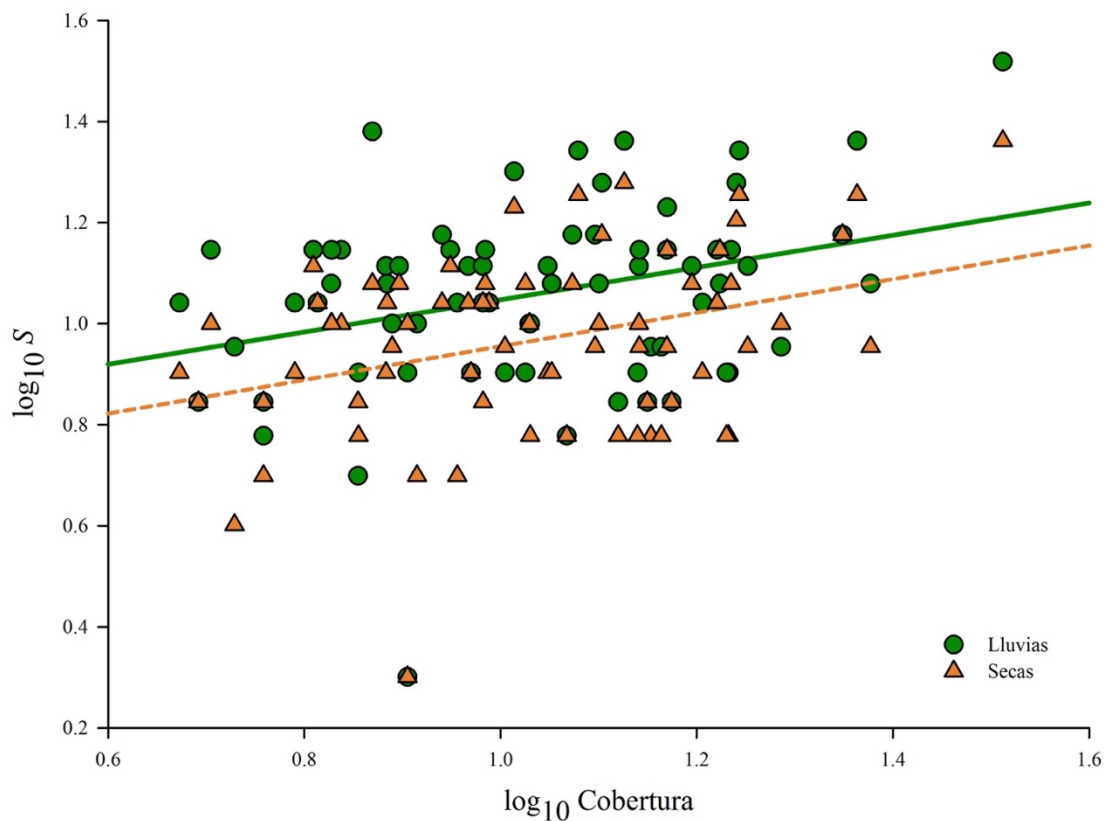
En los rasgos de la arquitectura arbórea se encontraron correlaciones positivas entre la cobertura y la altura ( $r = 0.648$ ,  $p < 0.001$ ); así como cada una de éstas con la altura a la primera rama ( $r = 0.273$ ,  $p = 0.0223$  y  $r = 0.393$ ,  $p < 0.001$ , respectivamente). También hubo una

correlación entre la ramificación del tallo y la altura a la primera rama ( $r = 0.242$ ,  $p = 0.044$ ). En todos los casos, grados de libertad,  $v = 68$ .

La riqueza de especies y el número de individuos mostraron una correlación positiva en la cobertura y la altura de los árboles para ambas estaciones. Por otro lado, sólo durante la estación seca se correlacionaron la riqueza de Chao 1 con la cobertura y la altura de los árboles, y la diversidad de Shannon-Wiener con la altura (TABLA 3). Ninguna de las demás pruebas de correlación fue significativa.

### 5.1.2 Relaciones especies-área

Los resultados revelaron correlaciones entre el área de la cobertura y la riqueza de especies (TABLA 4, FIGURA 8). También se detectó el mismo patrón entre la cobertura y la abundancia para ambas estaciones, mientras que la diversidad de Shannon-Wiener no mostró correlación en ninguna estación (TABLA 4).



**FIGURA 8.** Relación entre el área de la cobertura ( $\log_{10}$ ; m<sup>2</sup>) y la riqueza de especies ( $\log_{10} S$ ) protegidas bajo la copa de *Prosopis laevigata*, en la estación de lluvias ( $\log_{10} S = 0.728 + 0.319 * \log_{10} COB$ ) y secas ( $\log_{10} S = 0.622 + 0.332 * \log_{10} COB$ ) en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México.  $N = 70$ .

**TABLA 3.** Parámetros estadísticos de la matriz de correlación entre los rasgos de la arquitectura arbórea con la riqueza, diversidad ( $H'$ ) y abundancia de especies protegidas de los 70 microcosmos formados por individuos de *Prosopis laevigata* para las dos estaciones climáticas muestreadas (secas y lluvias) en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Grados de libertad,  $v = 68$ .

$X_1$	$X_2$	$r$		$p$	
		SECAS	LLUVIAS	SECAS	LLUVIAS
Cobertura	Número de individuos	0.383	0.346	0.001	0.003
Cobertura	Riqueza de especies ( $S$ )	0.342	0.317	0.004	0.008
Cobertura	Chao 1	0.269	0.222	0.024	0.064ns
Altura	Número de individuos	0.379	0.347	0.001	0.003
Altura	Riqueza de especies ( $S$ )	0.390	0.364	0.001	0.002
Altura	Índice de diversidad ( $H'$ )	0.252	0.222	0.036	0.064ns
Altura	Chao 1	0.365	0.333	0.002	0.005

ns = no significativo

**TABLA 4.** Valores de las regresiones que explican el efecto del área de la cobertura (COB, en  $m^2$ ) de *Prosopis laevigata* sobre los atributos de las comunidades de plantas (Ab= abundancia;  $H'$ = índice de diversidad Shannon-Wiener;  $S$ = riqueza de especies) que crecen bajo su copa.  $N = 70$  en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México.

ATRIBUTO	MODELO		$R^2$		$P$	
	SECAS	LLUVIAS	SECAS	LLUVIAS	SECAS	LLUVIAS
$\log_{10} Ab$	$= 0.915 + 0.650 * \log_{10} COB$	$= 1.189 + 0.689 * \log_{10} COB$	0.146	0.119	0.001	0.003
$H'$	$= 0.895 + 0.597 * \log_{10} COB$	$= 0.882 + 0.643 * \log_{10} COB$	0.051	0.049	0.059ns	0.063ns
$\log_{10} S$	$= 0.622 + 0.332 * \log_{10} COB$	$= 0.728 + 0.319 * \log_{10} COB$	0.116	0.101	0.004	0.008

## 5.2 Grupos funcionales de la vegetación protegida

El dendrograma obtenido por el método de agrupamiento simple del análisis de conglomerados arrojó como resultado una riqueza de siete grupos funcionales (correlación cofenética = 0.693, FIGURA 9). Al visualizar los patrones de distribución de las especies protegidas con el método nMDS se observa que todos los grupos funcionales (GF) están separados (FIGURA 10). Los GF 1 a GF 3 tienden a estar más cercanos, aunque sin solapamiento. Mientras que los GF 4 a GF 7 muestran una separación más clara de los demás en cualquiera de las temporadas.

La estimación del ANOSIM con la matriz de distancias euclidianas para la estación de lluvias confirma los resultados obtenidos por las representaciones gráficas del ACJ y el nMDS (estrés = 0.208). La prueba arrojó un estadístico  $R = 0.773$  ( $p < 0.001$ ), lo que implica que en general las especies de un mismo GF son más parecidas entre sí con respecto a las especies de otros GF, o bien, que los GF difieren en la composición de la comunidad (FIGURA 10A). Para la estación seca, se

observa una reorganización de las especies protegidas dentro del espacio funcional del nMDS (estrés = 0.195), pero los resultados del ANOSIM ( $R = 0.757$ ;  $p < 0.001$ ) mostraron la persistencia de la riqueza funcional con base en los mismos siete GF respecto a la temporada húmeda (FIGURA 10B). La TABLA 5 muestra el resultado de las comparaciones pareadas para los distintos GF en ambas estaciones por medio del ANOSIM.

**TABLA 5.** Parámetro estadístico  $p$  de las comparaciones pareadas a través del ANOSIM entre los siete grupos funcionales (GF) de la vegetación protegida en microsistemas de *Prosopis laevigata* localizados en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Los valores arriba y a la derecha corresponden a los resultados para la época de secas (sombreado naranja), abajo a la izquierda se muestran los resultados para la época de lluvias (sombreado verde). Las negritas indican diferencias después de aplicar la corrección de Bonferroni con el programa PAST.

TIPO	GF 1	GF 2	GF 3	GF 4	GF 5	GF 6	GF 7
	secas						
GF 1	\	1	<b>0.002</b>	<b>0.008</b>	<b>0.046</b>	<b>0.002</b>	<b>0.002</b>
GF 2	1	\	<b>0.004</b>	0.241	0.741	<b>0.002</b>	<b>0.037</b>
GF 3	<b>0.002</b>	<b>0.002</b>	\	0.067	0.268	<b>0.002</b>	<b>0.004</b>
GF 4	<b>0.002</b>	<b>0.008</b>	<b>0.002</b>	\	1	<b>0.044</b>	0.367
GF 5	<b>0.006</b>	<b>0.048</b>	<b>0.004</b>	<b>0.023</b>	\	0.195	1
GF 6	<b>0.002</b>	<b>0.004</b>	<b>0.002</b>	<b>0.002</b>	<b>0.006</b>	\	<b>0.006</b>
GF 7	<b>0.002</b>	<b>0.025</b>	<b>0.002</b>	<b>0.016</b>	0.155	<b>0.004</b>	\
	lluvias						

El GF 1 es el más amplio, está compuesto por 23 especies con hojas simples y reproducción policárpica. Este GF reunió a 16 especies perennes y caducifolias (*v.gr.*, *Mentzelia hispida* Willd., *Lantana camara* L. y *Mirabilis viscosa* Cav.) y siete especies caméfitas con tricomas y flores actinomorfas (*v.gr.*, *Acalypha monostachya* Cav., *Herissantia crispa* (L.) Brizicky y *Allionia choisyi* Standl.). En el GF 2 se pueden distinguir siete especies de asteráceas sufruticosas con hojas simples y caducifolias, dispersión anemócora, polinización entomófila y con metabolismo  $C_3$  (*v.gr.*, *Trixis pringlei* B.L. Rob. & Greenm., *Gymnolaena oaxacana* (Greenm.) Rydb. y *Sanvitalia fruticosa* Hemsl.). El GF 3 incluye 15 especies perennes con hojas alternas y reproducción policárpica. Además, se diferencian diez especies dispersadas por autocoria y zoocoria, polinización a través de animales (*i.e.*, entomófila, ornitófila y quiropterófila) y cinco especies de plantas con dispersión zoocora, flores actinomorfas, polinización anemófila y entomófila. Los restantes cuatro grupos parecen ser los más conspicuos, ya que GF 4 está integrado por ocho especies anuales, terófitas, herbáceas, con polinización entomófila y flores actinomorfas (*v.gr.*, *Euphorbia cumbrae* Boiss., *Portulaca pilosa* L. y *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaertn.). Las cuatro especies de pastos (*i.e.*, Poaceae) conforman el GF 5 con la característica presencia de tricomas, flores zigomorfas,

polinización anemófila y dispersión anemócora de estos taxones. Por otra parte, el GF 6 agrupa a las 14 especies de cactáceas con su hábito suculento, espinas para la defensa, metabolismo CAM, flores hermafroditas y dispersión por zoocoria. Finalmente, el GF 7 contiene a las cinco especies caméfitas, rosuladas, acaulescentes con espinas y reproducción monocárpica (*v.gr.*, *Agave* spp. y *Hechtia podantha* Mez).

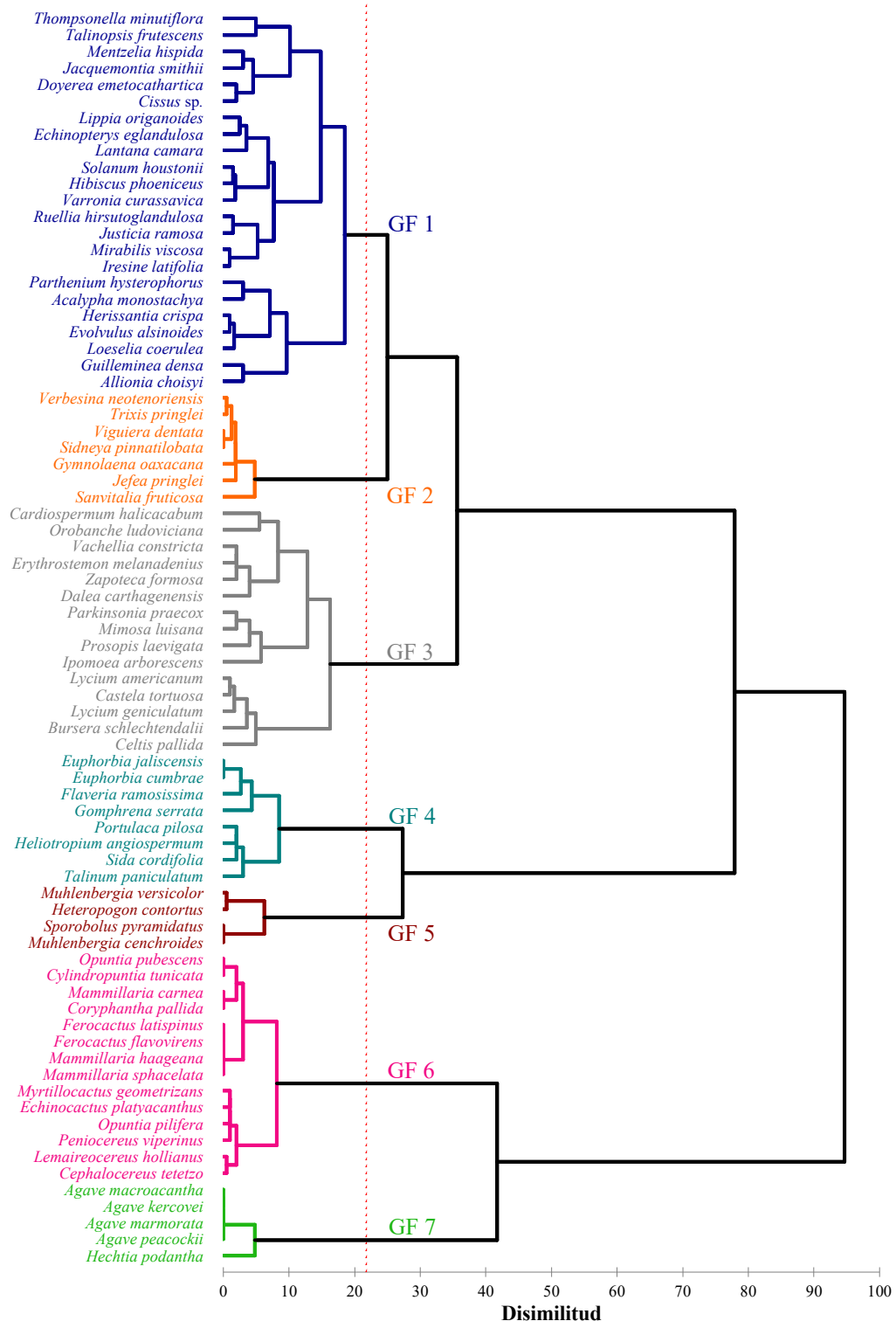
### 5.3 Variación estacional en patrones de diversidad beta de la flora protegida y el papel de los factores ambientales y espaciales

#### 5.3.1 Tipos de arquitectura de las plantas nodrizas

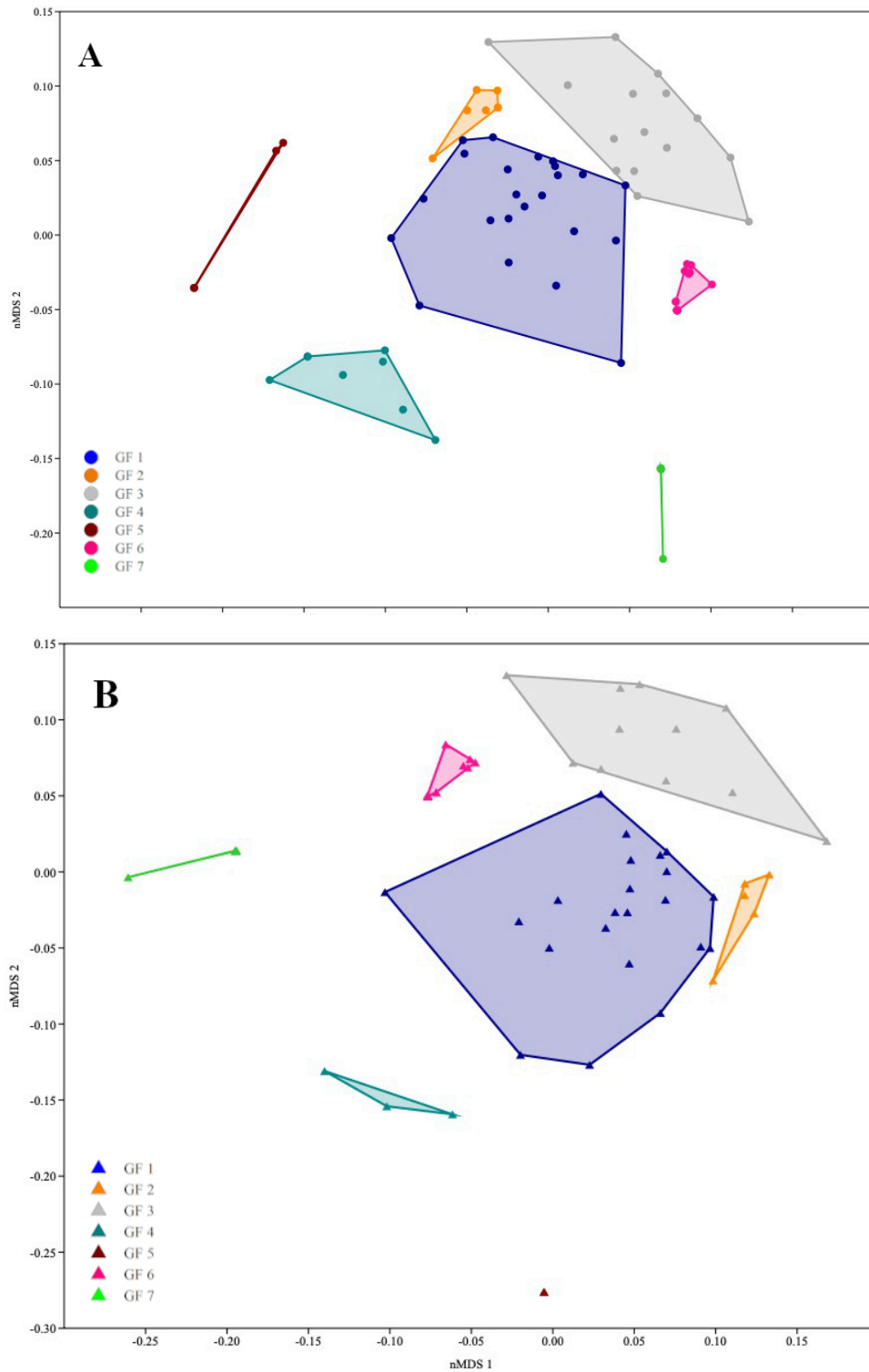
En el análisis de clasificación de la arquitectura de las nodrizas se determinaron tres tipos diferentes (ACJ, correlación cofenética = 0.513). El ADM reflejó la separación entre los tres tipos de arquitectura (100 % de los casos correctamente clasificados) y el MANOVA mostró diferencias entre ellos ( $\lambda$  de Wilks = 0.095,  $F_{18,118} = 14.68$ ,  $p < 0.001$ ; traza de Pillai = 1.364,  $F_{18,120} = 14.29$ ,  $p < 0.001$ ) (FIGURA 11).

La primera función discriminante explica el 67.3 % de la varianza y separa a los tipos de arquitectura I y III del tipo II (FIGURA 11), donde el IAF, FGS y FIS son las principales variables discriminantes. El tipo I comprende el 27.1 % de los microcosmos analizados (19) y se caracteriza por tener el menor IAF ( $F_{2,67} = 22.64$ ,  $R^2 = 0.382$ ,  $p < 0.001$ , TABLA 6) y el mayor FIS ( $F_{2,67} = 52.95$ ,  $R^2 = 0.597$ ,  $p < 0.001$ , TABLA 6). El tipo II agrupa el 38.6 % de los microcosmos (27) y presenta la menor proporción de ACV ( $F_{2,67} = 40.43$ ,  $R^2 = 0.529$ ,  $p < 0.001$ , TABLA 6), FDS ( $F_{2,67} = 30.54$ ,  $R^2 = 0.457$ ,  $p < 0.001$ , TABLA 6) y FGS ( $F_{2,67} = 42.79$ ,  $R^2 = 0.544$ ,  $p < 0.001$ , TABLA 6). El tipo III contiene el 34.3 % (24) del total de microcosmos y se distingue por los niveles más bajos de CD ( $F_{2,67} = 22.64$ ,  $R^2 = 0.382$ ,  $p < 0.001$ , TABLA 6), AM ( $F_{2,67} = 8.45$ ,  $R^2 = 0.175$ ,  $p < 0.001$ , TABLA 6) y NRT ( $F_{2,67} = 6.819$ ,  $R^2 = 0.142$ ,  $p = 0.002$ , TABLA 6).

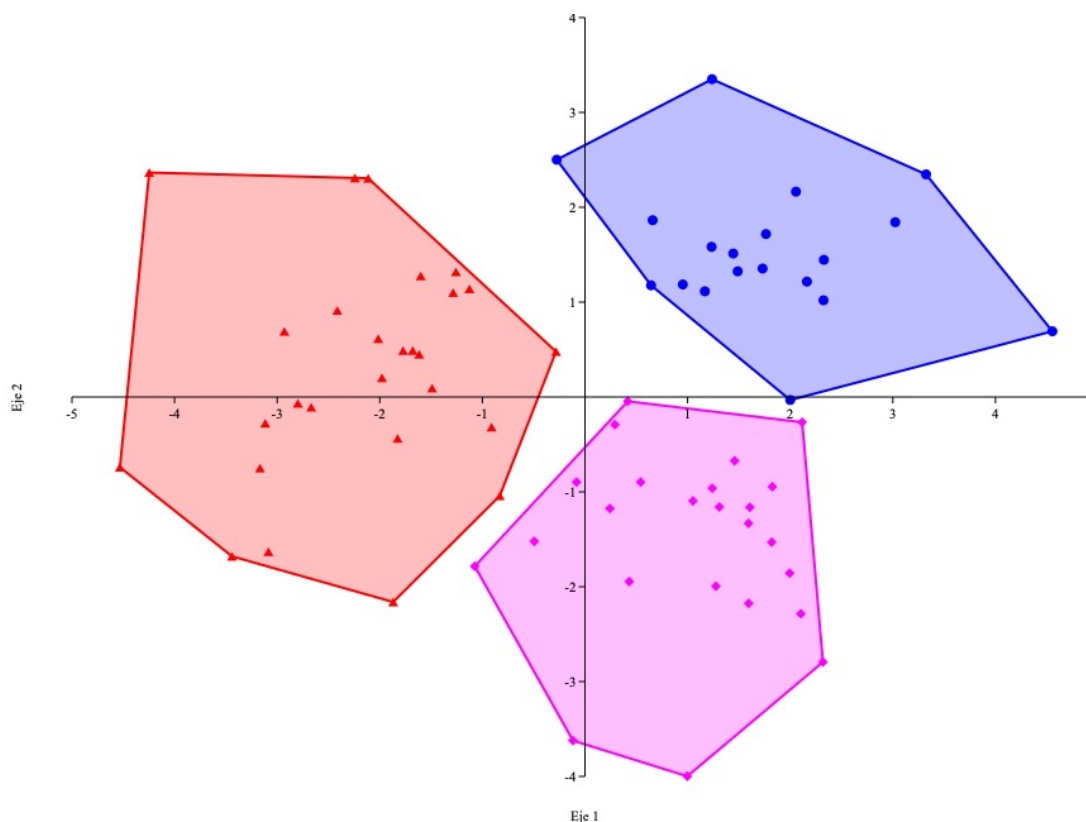
Todas las características de la arquitectura tuvieron al menos una correlación con otra más (TABLA 7). La mayoría de las pruebas de correlación entre la AM y las demás características de la arquitectura de las plantas nodriza fueron significativas (exceptuando el NRT). El resto de las características se correlacionaron con otras seis o menos (TABLA 7).



**FIGURA 9.** Categorización gráfica en un dendrograma de las especies protegidas en microsistemas de *Prosopis laevigata* (Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México), a partir de sus rasgos funcionales empleando una matriz de distancias euclidianas y el método de Ward (correlación cofenética = 0.693). Se utilizan colores para distinguir los siete grupos funcionales (GF).



**FIGURA 10.** Patrones de distribución de las especies protegidas en microcosmos de *Prosopis laevigata* (Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México, en cuanto al espacio funcional en el ordenamiento multidimensional no paramétrico para A: época de lluvia (nMDS estrés = 0.208; ANOSIM:  $R = 0.773$ ,  $p < 0.001$ ) y B: época seca (nMDS estrés = 0.195; ANOSIM:  $R = 0.757$ ,  $p < 0.001$ ). GF: grupo funcional.



**FIGURA 11.** Diagrama de la categorización de tipos de arquitectura de plantas nodrizas (*P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México) a partir del análisis discriminante múltiple. MANOVA:  $\lambda$  de Wilks = 0.095,  $F_{18,118} = 14.68$ ,  $p < 0.001$ ; traza de Pillai = 1.364,  $F_{18,120} = 14.29$ ,  $p < 0.001$ . Tipo I: puntos azules, tipo II: triángulos rojos, tipo III: rombos rosas.

**TABLA 6.** Correlaciones intra-grupos entre las variables discriminatorias en el análisis discriminante múltiple. Columnas de tipos de arquitectura en *Prosopis laevigata* del Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México: medias ( $\pm$  e.e.) de las características de la arquitectura de nodrizas por tipo. Los superíndices alfabéticos (<sup>A</sup>, <sup>B</sup>, <sup>C</sup>) revelan diferencias estadísticas entre tipos. Acrónimos: ACV: apertura de la cobertura vegetal, AM: altura máxima, APR: altura a la primera rama desde el suelo, CD: cobertura del dosel, FDS: factor directo de sitio, FGS: factor global de sitio, FIS: factor indirecto de sitio, IAF: índice de área foliar, NRT: número de ramificaciones del tallo desde la base.

VARIABLE	EJE 1	EJE 2	TIPO I	TIPO II	TIPO III
CD (m <sup>2</sup> )	-2.213	5.615	13.412 ( $\pm$ 1.283) <sup>A</sup>	12.535 ( $\pm$ 0.906) <sup>A</sup>	6.759 ( $\pm$ 0.452) <sup>B</sup>
ACV (%)	1.471	-4.466	60.45 ( $\pm$ 1.325) <sup>A</sup>	47.168 ( $\pm$ 0.942) <sup>B</sup>	57.429 ( $\pm$ 1.107) <sup>A</sup>
FDS (%)	-19.99	165.57	60.96 ( $\pm$ 2.341) <sup>A</sup>	45.488 ( $\pm$ 1.324) <sup>B</sup>	60.312 ( $\pm$ 1.284) <sup>A</sup>
FGS (%)	38.746	-359.18	61.413 ( $\pm$ 1.923) <sup>A</sup>	45.353 ( $\pm$ 1.062) <sup>B</sup>	58.829 ( $\pm$ 1.067) <sup>A</sup>
APR (m)	-1.902	-2.083	0.398 ( $\pm$ 0.051)	0.364 ( $\pm$ 0.033)	0.302 ( $\pm$ 0.035)
FIS (%)	-31.207	180.29	61.413 ( $\pm$ 1.584) <sup>A</sup>	45.227 ( $\pm$ 0.933) <sup>C</sup>	57.270 ( $\pm$ 1.039) <sup>B</sup>
IAF	-61.734	-40.462	0.593 ( $\pm$ 0.028) <sup>C</sup>	0.950 ( $\pm$ 0.024) <sup>A</sup>	0.662 ( $\pm$ 0.020) <sup>B</sup>
AM (m)	12.657	4.288	2.458 ( $\pm$ 0.106) <sup>A</sup>	2.299 ( $\pm$ 0.061) <sup>A</sup>	1.969 ( $\pm$ 0.093) <sup>B</sup>
NRT	-2.65	4.247	3.368 ( $\pm$ 0.413) <sup>A</sup>	3.370 ( $\pm$ 0.278) <sup>A</sup>	2.166 ( $\pm$ 0.187) <sup>B</sup>



**TABLA 7.** Coeficientes de correlación de Pearson ( $r$ ) por pares de las características de la arquitectura de *P. laevigata* del Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Las negritas indican correlación (grados de libertad,  $v = 68$ ,  $p < 0.05$ ). Acrónimos: ACV: apertura de la cobertura vegetal, AM: altura máxima, APR: altura a la primera rama desde el suelo, CD: cobertura del dosel, FDS: factor directo de sitio, FGS: factor global de sitio, FIS: factor indirecto de sitio, IAF: índice de área foliar, NRT: número de ramificaciones del tallo desde la base.

	AM	APR	NRT	ACV	IAF	FDS	FIS	FGS
CD	<b>0.648</b>	<b>0.273</b>	0.141	-0.189	0.231	<b>-0.247</b>	-0.193	-0.228
AM		<b>0.393</b>	0.089	<b>-0.306</b>	<b>0.311</b>	<b>-0.329</b>	<b>-0.307</b>	<b>-0.327</b>
APR			<b>0.242</b>	-0.129	0.019	0.024	-0.018	0.005
NRT				-0.087	-0.002	0.069	0.023	0.050
ACV					<b>-0.905</b>	<b>0.741</b>	<b>0.922</b>	<b>0.846</b>
IAF						<b>-0.898</b>	<b>-0.990</b>	<b>-0.965</b>
FDS							<b>0.897</b>	<b>0.978</b>
FIS								<b>0.969</b>

### 5.3.2 Similitud florística protegida entre tipos de arquitectura de nodrizas

La similitud promedio de los ensambles de especies protegidas entre los tipos de arquitectura en la estación seca es del 28 %, mientras que el 21.3 % se registró en la temporada de lluvias. La mayor proporción de similitud es del 33.7 % entre el tipo II y el tipo III para la temporada seca. Por el contrario, la estación de lluvias muestra la similitud más baja entre el tipo I y el tipo II con 15.4 % (TABLA 8). Por otro lado, la disposición de las comunidades de plantas protegidas entre tipos de arquitectura de nodrizas no mostró ser consistente dentro de la estación seca (PERMANOVA:  $F = 1.28$ ,  $p = 0.161$ ), ni en la estación de lluvias (PERMANOVA:  $F = 0.675$ ,  $p = 0.861$ ). Así, en principio, los patrones de composición y abundancia de las comunidades de especies protegidas son independientes de los tipos de arquitectura de *P. laevigata*.

**TABLA 8.** Datos porcentuales de similitud del índice de Bray-Curtis ( $1 - I_{BC}$ ) de las especies vegetales protegidas entre los tipos de arquitectura de nodrizas durante la estación seca y de lluvias. Los valores arriba y a la derecha corresponden a los resultados para la época de secas (sombreado naranja), abajo a la izquierda se muestran los resultados para la época de lluvias (sombreado verde).

TIPO	I	II	III
		secas	
I	\	21.7	28.6
II	24.1	\	33.7
III	15.4	24.3	
	lluvias		\

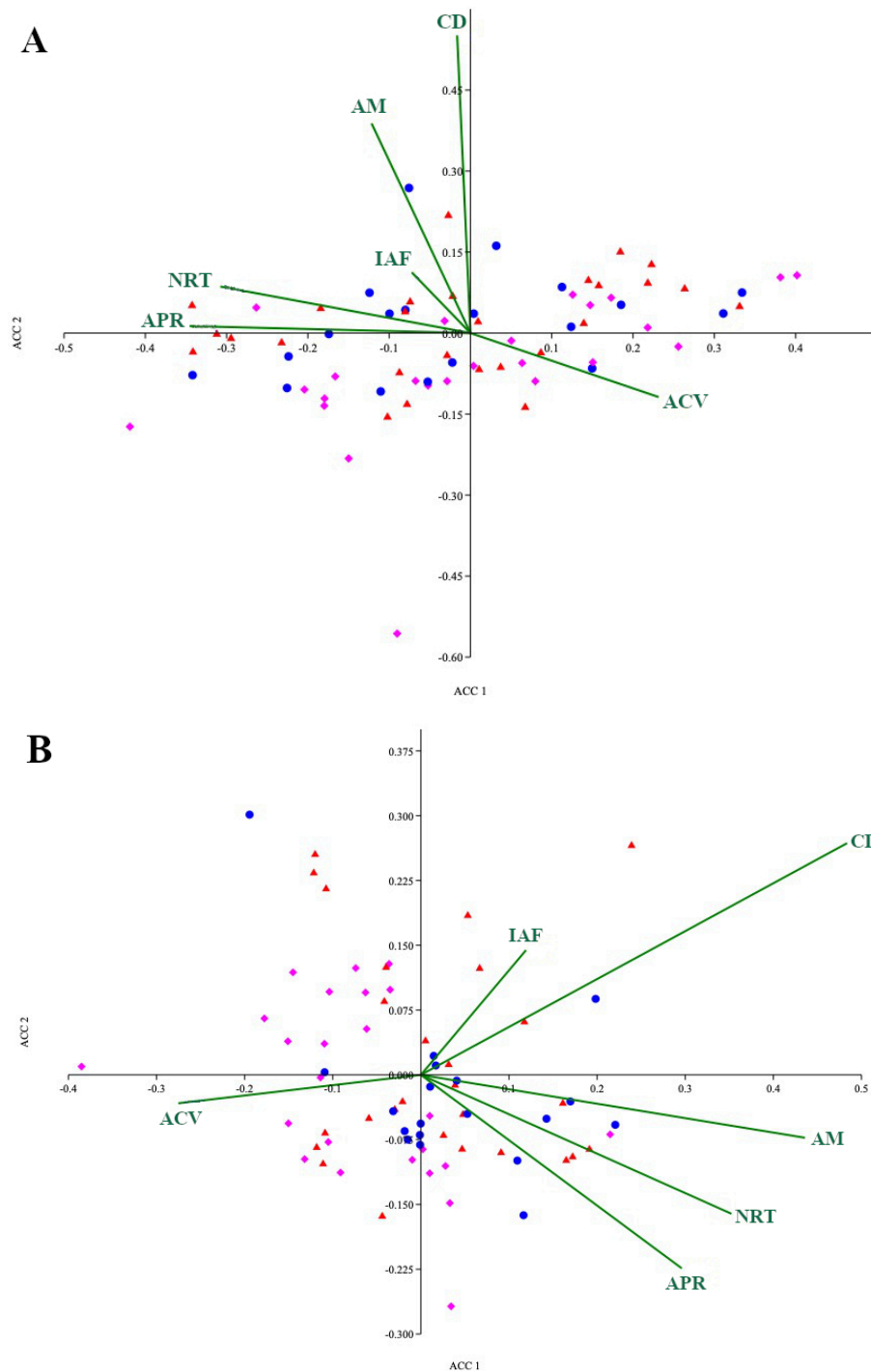
En el ACC fueron eliminadas aquellas características arquitectónicas que mostraron una correlación baja y no significativa en el primer eje de la ordenación (*i.e.*, FDS, FIS y FGS). Por ello,

de las nueve consideradas originalmente como posibles factores que podrían explicar la estructura de las comunidades de especies vegetales protegidas, se ingresaron sólo seis en el análisis en cada una de las temporadas (*i.e.*, ACV, AM, APR, CD, IAF y NRT). Así, en la época de lluvias, el primer eje canónico fue significativo ( $F_{1,2} = 3.707, p = 0.033$ ) y explica el 39.9 % de la varianza, siendo las variables explicativas más importantes la ACV, APR y NRT (FIGURA 12A), aunque únicamente el IAF resultó significativo ( $F_{1,2} = 1.983, p = 0.026$ ). El segundo eje canónico explica el 23.5 % de la varianza, pero no fue significativo ( $F_{1,2} = 1.643, p = 0.724$ ). Para la estación seca, el primer eje canónico también resultó significativo ( $F_{1,2} = 3.392, p = 0.023$ ) y explica el 39.4 % de la varianza, donde las características de la arquitectura de las nodrizas más relevantes fueron ACV, AM, APR, CD y NRT (FIGURA 12A), siendo CD ( $F_{1,2} = 2.035, p = 0.018$ ) y IAF ( $F_{1,2} = 2.33, p = 0.002$ ) las variables significativas. El segundo eje explica el 24.5 % de la varianza, pero tampoco fue significativo ( $F_{1,2} = 1.755, p = 0.604$ ).

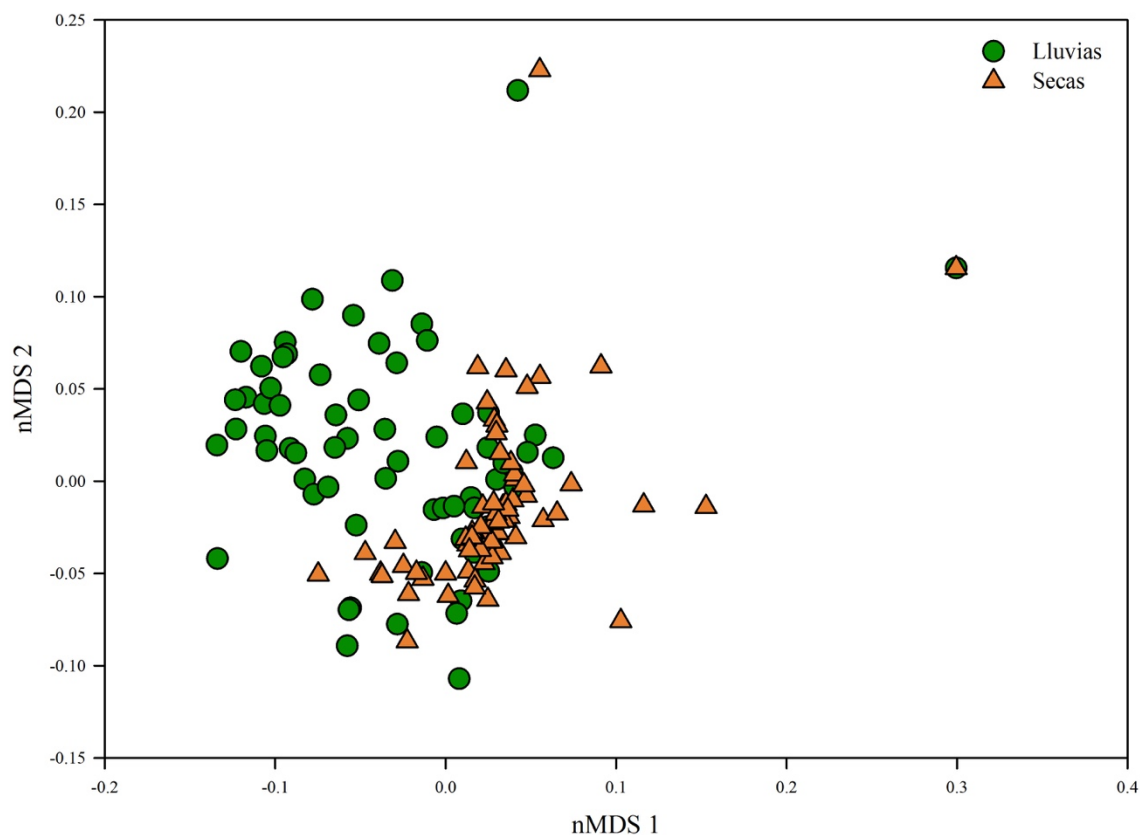
### 5.3.3 *Patrones de diversidad beta dentro de los microcosmos y entre estaciones*

Las estimaciones de diversidad beta variaron entre 9.3 a 100 %, revelando una alta heterogeneidad en la composición de la vegetación protegida entre microcosmos. Asimismo, la composición y abundancia de las especies protegidas en los microcosmos difirió significativamente entre las estaciones seca y de lluvias (nMDS: estrés = 0.303, PERMANOVA:  $F = 14.73, P < 0.001$ ; FIGURA 13). Debido a que hay varios casos en los que ninguna especie es compartida y pares de microcosmos (M) que son totalmente diferentes en cualquiera de las estaciones; a continuación, se destacan los casos distintos a éstos. En la temporada seca, el promedio general de disimilitud del índice de Bray-Curtis es de 34.1 %. Mientras que, la mayor disimilitud es del 86.5 % entre el M2 y el M11, con cuatro especies protegidas compartidas. Además, existe una distancia geográfica de 5.8 m entre ellos. En la temporada de lluvias, el índice de disimilitud promedió 32.2 %. El M13 y el M34 fueron las comunidades más disimiles (90.7 %), con seis especies protegidas compartidas, pero las separa una distancia de 116.8 m.

Por otra parte, en la estación seca, las pruebas simples de Mantel mostraron una correlación baja pero significativa entre el recambio de especies protegidas, las condiciones ambientales ( $R = 0.162, p = 0.007$ ) y la distancia geográfica ( $R = 0.098, p = 0.034$ ). El mismo patrón persiste para la temporada de lluvias con las condiciones ambientales ( $R = 0.106, p = 0.038$ ) y la distancia geográfica ( $R = 0.123, p = 0.005$ ). Asimismo, esta correlación se mantuvo a través de las pruebas parciales de Mantel tanto en la estación seca ( $R = 0.158, p = 0.008$ ) como en la de lluvias ( $R = 0.102, p = 0.042$ ).



**FIGURA 12.** Gráfico de ordenación del análisis de correspondencia canónica de las especies vegetales protegidas con respecto a los 70 microcosmos y la relación con las seis características de su arquitectura en A: temporada de lluvias, B: temporada de secas en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Los microcosmos se muestran diferenciados en tipo I: puntos azules, tipo II: triángulos rojos, tipo III: rombos rosas por medio la categorización de la arquitectura de plantas nodrizas del análisis discriminante múltiple. Acrónimos: ACV: apertura de la cobertura vegetal, AM: altura máxima, APR: altura a la primera rama desde el suelo, CD: cobertura del dosel, IAF: índice de área foliar, NRT: número de ramificaciones del tallo desde la base.

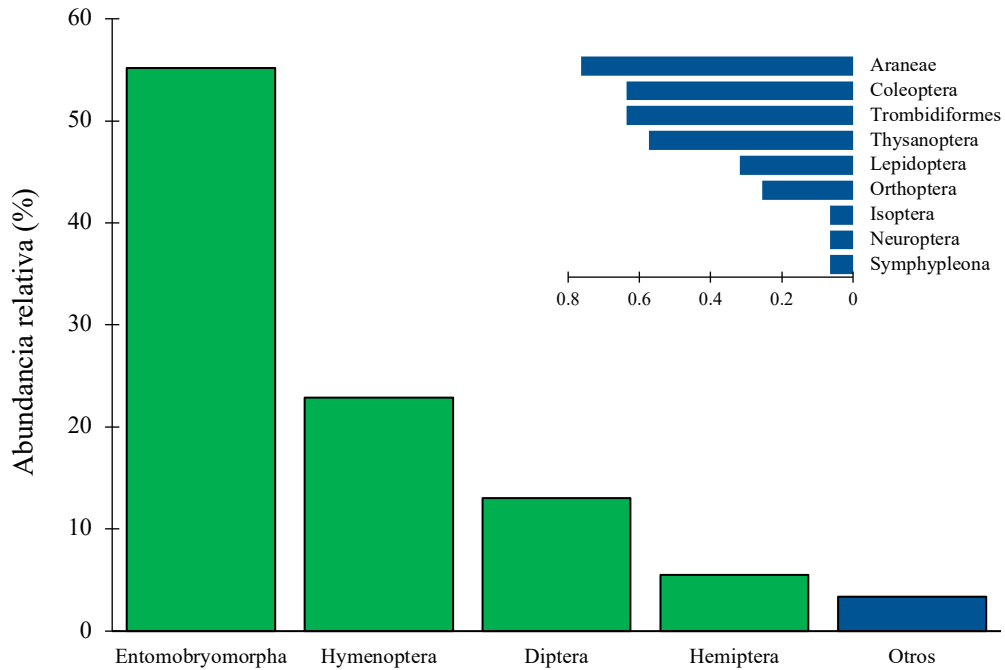


**FIGURA 13.** Ordenación de los microcosmos de *Prosopis laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México, entre estaciones con base en su similitud en la composición de especies protegidas. nMDS: estrés = 0.303, PERMANOVA:  $F = 14.73$ ,  $P < 0.001$ .

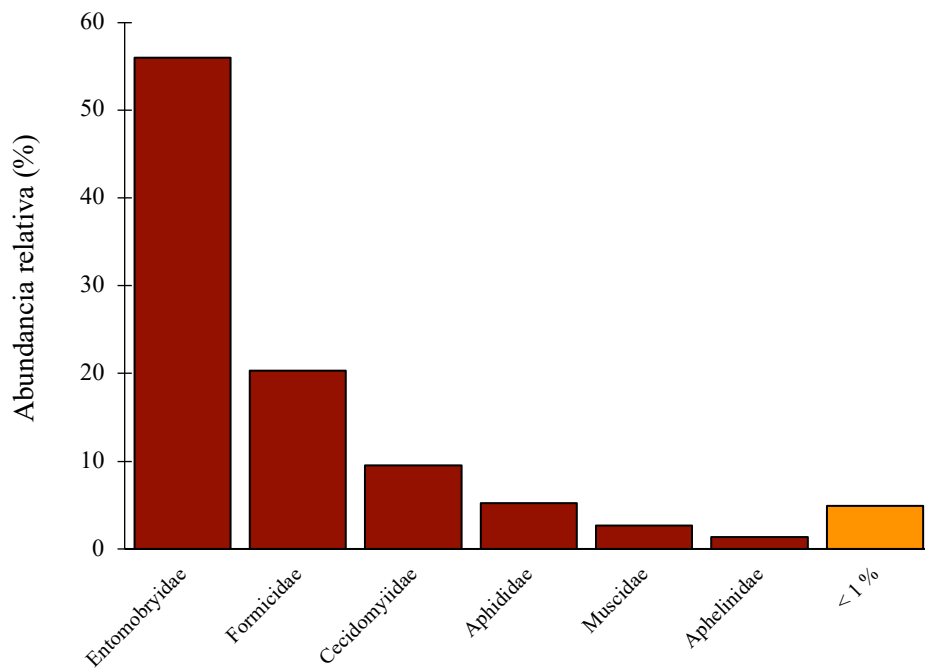
#### 5.4 Comunidades de artrópodos asociadas a los microcosmos

En total se obtuvieron 40 muestras provenientes de las trampas *pitfall*, contabilizando 1571 ejemplares de artrópodos pertenecientes a 13 órdenes, siendo Entomobryomorpha el más abundante (55.2 %), seguido por Hymenoptera (22.9 %), Diptera (13 %) y Hemiptera (5.5 %). En conjunto, estos cuatro órdenes constituyen más del 96 % del total de artrópodos recolectados. El resto tienen abundancias menores al 1 % (FIGURA 14).

La mayoría de los ejemplares (98.5 % = 1547) pudieron ser asignados dentro de 39 familias. Las familias con más abundancia relativa de artrópodos fueron Entomobryidae (Collembola: Entomobryomorpha) (56 %) y Formicidae (Hymenoptera) (20.3 %). Además, cuatro familias tuvieron una abundancia de entre el 10 y el 1 %: Cecidomyiidae (Diptera) (9.5 %), Aphididae (Hemiptera) (5.2 %), Muscidae (Diptera) (2.7 %) y Aphelinidae (Hymenoptera) (1.4 %). En conjunto, estas seis familias agrupan el 95 % de los ejemplares determinados a este nivel taxonómico. Por otra parte, hay 33 familias con abundancias relativas menores al 1 % (FIGURA 15).



**FIGURA 14.** Abundancia relativa de los órdenes de artrópodos asociados a los microcosmos de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. El histograma en el recuadro superior derecho de la imagen detalla las distribuciones con abundancias menores al 1 %.



**FIGURA 15.** Abundancia relativa de las principales familias de artrópodos asociados a los microcosmos de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. La última barra muestra la suma de las abundancias relativas de las 33 familias con menos del 1 % de abundancia bajo los mezquites estudiados.

**TABLA 9.** Valores de la riqueza de morfoespecies ( $S$ ), estimador de riqueza basado en la abundancia (Chao 1) e índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) de la artropofauna dentro de cada microcosmos (M) de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Se muestran también las abundancias relativas por gremio trófico y orden de los artrópodos (%).

	M08	M24	M26	M28	M31	M37	M45	M48	M52	M53
$S$	28	20	24	19	21	18	19	18	21	19
Chao 1	54	26	35	21.5	99	57	20.67	21.5	30	34
$H'$	1.21	0.87	1.36	1.35	1.41	1.67	1.25	1.56	1.77	0.92
<b>Gremios tróficos</b>										
depredadores	3.76	0.74	3.07	5	1.80	4.29	13.70	3.31	5.75	3.87
detritófagos	69.59	78.89	61.40	27.5	35.14	27.14	5.48	49.59	39.08	69.03
fitófagos	15.05	13.33	18.86	15.83	19.82	50	45.21	33.06	22.99	8.39
micófagos	0	0	0	0	0	0	2.74	0	0	0.65
parasitoides	1.57	0.37	2.63	0.83	2.70	4.29	4.11	1.65	9.20	1.94
polífagos	10.03	6.67	14.04	50.83	40.54	14.29	28.77	12.40	22.99	16.13
<b>Orden taxonómico</b>										
Araneae	1.24	0	0.43	3.25	0	1.43	1.37	0.83	0	0
Coleoptera	0.93	0	0.43	1.63	1.77	1.43	0	0.826	0	0
Diptera	13.98	8.73	13.91	10.57	9.73	42.86	17.81	12.40	18.39	3.82
Entomobryomorpha	68.94	77.09	60.87	26.83	34.51	25.71	2.74	49.59	39.08	68.15
Hemiptera	3.11	3.64	7.39	4.07	5.31	8.57	4.11	16.53	9.20	1.27
Hymenoptera	9.32	9.09	15.22	51.22	47.79	18.57	69.86	15.70	32.18	26.11
Isoptera	0	0	0	0	0	0	0	0.83	0	0
Lepidoptera	0.62	0	0.43	0	0.88	0	0	0	0	0.64
Neuroptera	0	0.36	0	0	0	0	0	0	0	0
Orthoptera	0.62	0.36	0	0	0	0	0	0	1.15	0
Symphyleona	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0
Thysanoptera	0.62	0.73	0.43	2.44	0	0	0	0.83	0	0
Trombidiformes	0.62	0	0.87	0	0	0	4.11	2.48	0	0

La riqueza global de especies/morfoespecies (M spp.) fue de 82, siendo las más abundantes *Seira bipunctata* Packard (Collembola, Entomobryomorpha: Entomobryidae, 45.1 %), *Seira* sp. (Collembola, Entomobryomorpha: Entomobryidae, 10 %), Msp. 21 (Diptera: Cecidomyiidae, 9.4 %) y *Camponotus rubrithorax* Forel (Hymenoptera: Formicidae, 8.1 %). Los miembros de la familia Formicidae fueron los más numerosos, se registraron un total de 22 especies de hormigas, con *C. rubrithorax* como la más abundante y frecuente, seguida de *Pogonomyrmex barbatus* Smith y *Brachymyrmex musculus* Forel (APÉNDICE 2).

Los atributos comunitarios indican que los microcosmos M37 y M48 tuvieron la menor riqueza de morfoespecies ( $S = 18$ ), mientras que M28 tuvo el valor más alto ( $S = 28$ ). El estimador de riqueza basado en la abundancia más bajo se presentó en M45 (Chao 1 = 20.67), en contraste con M31 que mostró el más grande (Chao 1 = 99). El menor índice de Shannon-Wiener se registró en M24 ( $H' = 0.87$ ) y el más alto en M37 ( $H' = 1.67$ ). La variación en estos parámetros y las abundancias relativas por órdenes dentro de cada microcosmos se muestran en la TABLA 9. Asimismo, más del 28 % de las comparaciones de diversidades  $H'$  por pares de microcosmos difirieron significativamente entre sí (TABLA 10).

**TABLA 10.** Parámetros estadísticos de las pruebas  $t$  de diversidad ( $t$  de Hutcheson) en la comparación por pares de microcosmos con base en los índices de Shannon. Se resaltan en negritas las diferencias después de aplicar la corrección de Bonferroni ( $p < 0.001$ ) entre microcosmos (M) de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México.  $v$  = grados de libertad.

	M08	M24	M26	M28	M31	M37	M45	M48	M52	M53
M08		$t = 3.08$ $v = 584.7$	$t = -1.277$ $v = 523.87$	$t = -1.071$ $v = 271.85$	$t = -1.515$ $v = 243.73$	$t = -3.056$ $v = 132.82$	$t = -0.223$ $v = 118.54$	$t = -2.704$ $v = 274.88$	$t = -4.231$ $v = 201.44$	$t = 2.462$ $v = 403.28$
M24	0.002		<b><math>t = -4.324</math></b> <b><math>v = 487.32</math></b>	<b><math>t = -3.779</math></b> <b><math>v = 259.06</math></b>	<b><math>t = -4.131</math></b> <b><math>v = 232.38</math></b>	<b><math>t = -5.424</math></b> <b><math>v = 127.96</math></b>	$t = -2.287$ $v = 115.17$	<b><math>t = -5.438</math></b> <b><math>v = 261.85</math></b>	<b><math>t = -6.927</math></b> <b><math>v = 191.82</math></b>	$t = -0.511$ $v = 376.55$
M26	0.202	<0.001		$t = 0.068$ $v = 267.09$	$t = -0.409$ $v = 241.52$	$t = -2.046$ $v = 135.16$	$t = 0.649$ $v = 120.75$	$t = -1.541$ $v = 269.74$	$t = -3.073$ $v = 201.17$	<b><math>t = 3.673</math></b> <b><math>v = 367.41</math></b>
M28	0.285	<0.001	0.945		$t = -0.436$ $v = 227.27$	$t = -1.963$ $v = 151.22$	$t = 0.564$ $v = 137.13$	$t = -1.471$ $v = 236.99$	$t = -2.879$ $v = 198.41$	<b><math>t = 3.227</math></b> <b><math>v = 246.96</math></b>
M31	0.131	<0.001	0.682	0.662		$t = -1.527$ $v = 155.5$	$t = 0.906$ $v = 142.21$	$t = -0.991$ $v = 227.94$	$t = -2.367$ $v = 196.26$	<b><math>t = 3.591</math></b> <b><math>v = 227.51</math></b>
M37	0.003	<0.001	0.042	0.051	0.129		$t = 2.155$ $v = 138.13$	$t = 0.657$ $v = 151.05$	$t = -0.629$ $v = 143.36$	<b><math>t = 4.917</math></b> <b><math>v = 133.13</math></b>
M45	0.824	0.024	0.517	0.574	0.366	0.033		$t = -1.740$ $v = 136.87$	$t = -2.873$ $v = 134.07$	$t = 1.904$ $v = 120.14$
M48	0.007	<0.001	0.124	0.143	0.322	0.512	0.084		$t = -1.435$ $v = 198.81$	<b><math>t = 4.835</math></b> <b><math>v = 249</math></b>
M52	<0.001	<0.001	0.002	0.004	0.018	0.529	0.004	0.153		<b><math>t = 6.298</math></b> <b><math>v = 191.16</math></b>
M53	0.014	0.0609	<0.001	<b>0.001</b>	<0.001	<0.001	0.059	<0.001	<0.001	

#### 5.4.1 Estructura trófica

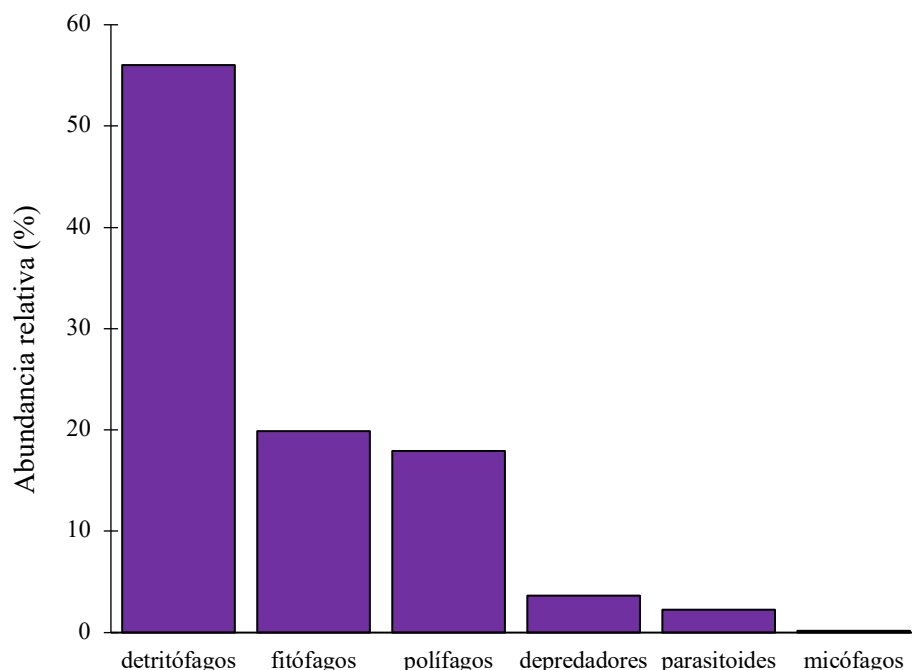
Las abundancias entre gremios tróficos fueron significativamente diferentes ( $F_{5,54} = 20.92$ ,  $R^2 = 0.62$ ,  $p < 0.05$ ). Los artrópodos detritófagos fueron los más abundantes (56 %) y se diferenciaron estadísticamente de todos los demás (FIGURA 16, TABLA 11). Fitófagos (20 %) y polífagos (18 %) tienen niveles intermedios de abundancia, pero no difieren entre sí. Son poco abundantes los depredadores (3.6 %) y parasitoides (2.2 %), mientras que los micófagos son escasos (0.2 %) y no hubo diferencias entre ellos (FIGURA 16, TABLA 11).

El dendrograma obtenido para la similitud de las abundancias de los gremios tróficos mostró dos grupos claramente diferenciados (correlación cofenética = 0.83, FIGURA 17A) y el ANOSIM corroboró diferencias entre estos ( $R = 0.83$ ,  $p = 0.005$ ). Además, existe dominancia de gremios tróficos entre grupos ( $\tau$  de Kendall = 0.86,  $p = 0.014$ ) y una asociación entre el grupo y las abundancias de los gremios ( $\chi^2 = 213.7$ , grados de libertad,  $v = 5$ ,  $p < 0.001$ ). El primer grupo está conformado por cuatro microcosmos (*i.e.*, M53, M26, M24 y M08), donde los artrópodos detritófagos son el principal gremio trófico con una abundancia relativa del 70 % mayor a la esperada (residual estandarizado de  $\chi^2$ ,  $d = 5.878$ ) y una abundancia relativa menor a la esperada de fitófagos (14 %,  $d = -3.832$ ) y polífagos (11 %,  $d = -5.110$ ). Mientras que en el segundo grupo se encuentran los restantes seis microcosmos (*i.e.*, M48, M28, M31, M52, M37 y M45), en el que los polífagos (29 %,  $d = 6.604$ ) y fitófagos (29 %,  $d = 4.952$ ) tienen mayor abundancia relativa y en los detritófagos (32 %,  $d = -7.596$ ) es menor a la esperada.

El patrón de agrupamiento con base en las abundancias a nivel de familias de artrópodos mostró la formación de dos grupos (correlación cofenética = 0.79, ANOSIM:  $R = 0.68$ ,  $p = 0.004$ , FIGURA 17B). Además, hay dominancia de familias entre grupos ( $\tau$  de Kendall = 0.251,  $p = 0.024$ ) y existe una asociación entre el grupo y las abundancias de las familias ( $\chi^2 = 271.71$ ,  $v = 38$ ,  $p < 0.001$ ). El primer grupo está conformado por los mismos microcosmos que en el caso anterior (*i.e.*, M53, M26, M24 y M08), siendo la familia Entomobryidae la de mayor abundancia relativa a la esperada (70 %,  $d = 5.885$ ), Formicidae (11 %,  $d = -6.266$ ) y Aphididae (3 %,  $d = -2.076$ ) tienen abundancias menores a las esperadas. El segundo grupo está integrado por seis microcosmos (*i.e.*, M48, M28, M31, M52, M37 y M45) y las familias Formicidae (35 %,  $d = 8.127$ ), Aphididae (7 %,  $d = 2.693$ ) y Cecidomyiidae (12 %,  $d = 2.593$ ) son las de mayor abundancia relativa a la esperada.

El dendrograma de órdenes mostró el mismo patrón que el de las familias (correlación cofenética = 0.805, ANOSIM:  $R = 0.761$ ,  $p = 0.004$ , FIGURA 17C). También existe dominancia de órdenes entre grupos ( $\tau$  de Kendall = 0.805,  $p < 0.001$ ) y asociación entre el grupo y las abundancias de los órdenes ( $\chi^2 = 231.66$ ,  $v = 12$ ,  $p < 0.001$ ). Como en el caso anterior, el primer grupo está conformado por los mismos microcosmos, el orden Entomobryomorpha presenta abundancia relativa mayor a la esperada (69 %,  $d = 5.919$ ) e Hymenoptera (13 %,  $d = -6.259$ ) la abundancia menor a la esperada. El segundo grupo está integrado por los mismos seis microcosmos y los órdenes Hymenoptera (38 %,  $d = 8.104$ ), Hemiptera (8 %,  $d = 2.717$ ) y Diptera (16 %,  $d = 2.445$ ) son las de mayor abundancia relativa a la esperada. Mientras que la abundancia relativa de Entomobryomorpha (31 %,  $d = -7.664$ ) es menor a la esperada.





**FIGURA 16.** Abundancia relativa de gremios tróficos caracterizados a partir de la riqueza de familias taxonómicas de artrópodos asociadas a la vegetación protegida de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México.

**TABLA 11.** Parámetros estadísticos del ANDEVA entre las abundancias de cada gremio trófico dentro de los microcosmos de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. En la sección superior derecha se muestran los valores del factor  $q$  de Tukey, mientras que en la parte inferior izquierda se resaltan en negritas las diferencias ( $p < 0.05$ ).

	DEPREDADORES	DETRITÓFAGOS	FITÓFAGOS	MICÓFAGOS	PARASITOIDES	POLÍFAGOS
Depredadores		<b>9.718</b>	<b>5.023</b>	2.539	0.777	<b>4.473</b>
Detritófagos	<b>&lt;0.001</b>		<b>4.695</b>	<b>12.26</b>	<b>10.49</b>	<b>5.245</b>
Fitófagos	<b>0.001</b>	<b>0.01912</b>		<b>7.562</b>	<b>5.8</b>	0.55
Micófagos	0.477	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>		1.762	<b>7.012</b>
Parasitoides	0.993	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.001</b>	0.812		<b>5.25</b>
Polífagos	<b>0.029</b>	<b>0.006</b>	0.998	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.006</b>	

#### 5.4.2 Relaciones entre las comunidades de artrópodos y los factores ambientales

Los resultados del ACC no mostraron patrones concluyentes respecto al efecto de las características microambientales en la abundancia de los taxones de artrópodos, ya que ninguno de los ejes tuvo significancia estadística (eje 1:  $F_{1,2} = 2.114$ ,  $p = 0.63$ ; eje 2:  $F_{1,2} = 1.648$ ,  $p = 0.81$ ). Las correlaciones de Pearson revelaron que únicamente la abundancia de artrópodos depredadores está

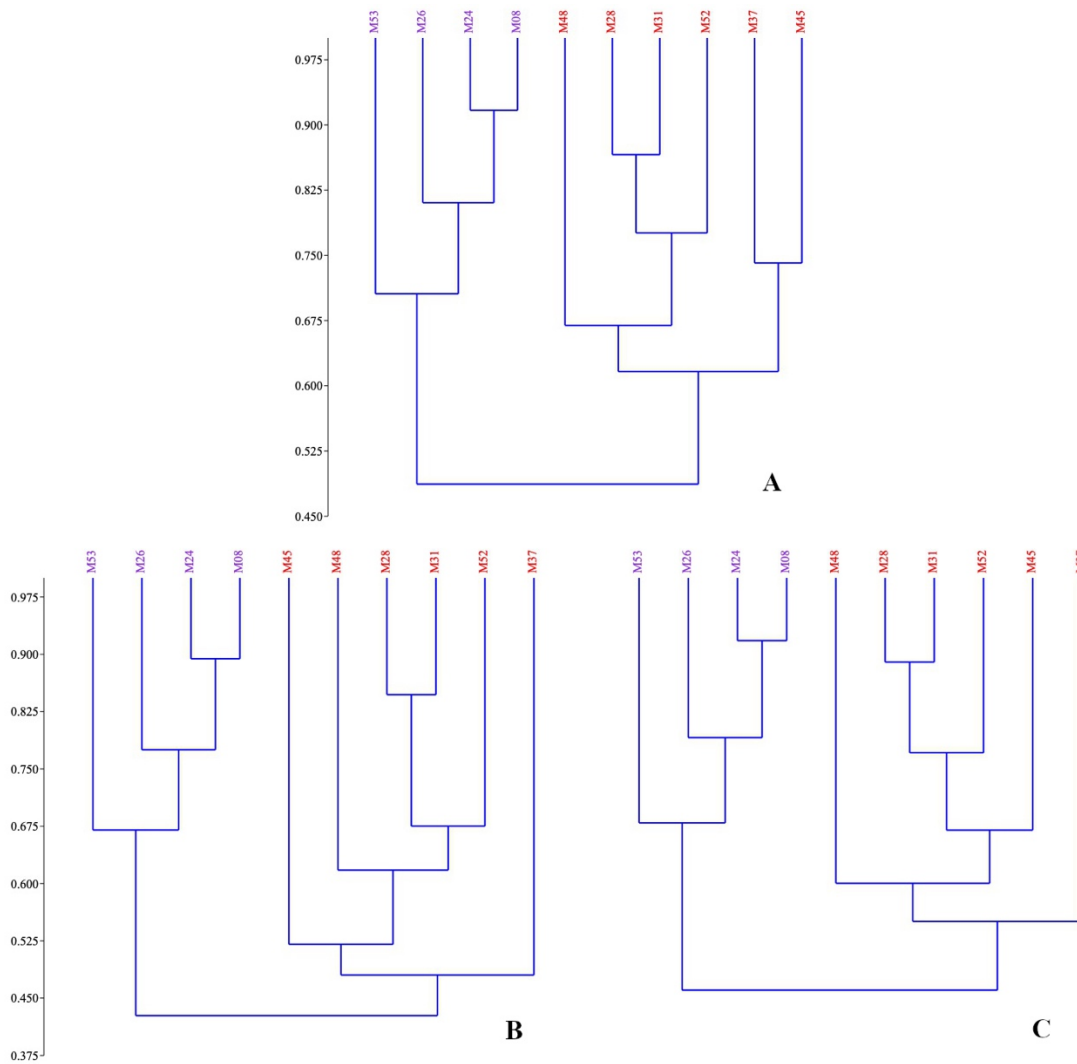
relacionada negativamente con la cobertura de la nodriza ( $r = -0.64$ ,  $v = 8$ ,  $p = 0.04$ ), y la abundancia de fitófagos tiene una relación negativa con la abundancia de plantas ( $r = -0.65$ ,  $p = 0.03$ ) y la riqueza de especies vegetales ( $r = -0.74$ ,  $p = 0.01$ ). Contra lo esperado, no se hallaron correlaciones entre la diversidad de Shannon-Wiener de los artrópodos con ninguna de las variables ambientales consideradas.

No se presentaron correlaciones en la mayoría de los casos entre las abundancias relativas de los gremios tróficos y de las especies de plantas protegidas. Pese a ello, la abundancia relativa de *Mammillaria haageana* mostró la mayor cantidad de correlaciones con la abundancia relativa de los depredadores ( $r = 0.875$ ,  $v = 8$ ,  $p < 0.001$ ), detritófagos ( $r = -0.646$ ,  $p = 0.043$ ), fitófagos ( $r = 0.711$ ,  $p = 0.038$ ) y micófagos ( $r = 0.802$ ,  $p = 0.005$ ). Los coeficientes de correlación significativos entre otras especies protegidas y los gremios tróficos se muestran en la TABLA 12.

Las pruebas simples de Mantel tampoco mostraron una correlación entre la composición y abundancia de las especies de plantas protegidas con las familias ( $R = -0.152$ ,  $p = 0.811$ ), ni con los órdenes de artrópodos ( $R = -0.132$ ,  $p = 0.794$ ).

**TABLA 12.** Parámetros estadísticos de la matriz de correlación entre las abundancias relativas de los gremios tróficos con las especies vegetales protegidas en diez microcosmos formados por *Prosopis laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Sólo se muestran las pruebas de correlación significativas (grados de libertad,  $v = 8$ ,  $p < 0.05$ ).

GREMIO TRÓFICO	ESPECIE DE PLANTA	<i>r</i>	<i>p</i>
depredadores	<i>Mammillaria haageana</i>	0.875	< 0.001
depredadores	<i>Parkinsonia praecox</i>	0.893	< 0.001
detritófagos	<i>Ferocactus latispinus</i>	0.652	0.040
detritófagos	<i>Mammillaria haageana</i>	-0.646	0.043
detritófagos	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	0.658	0.038
fitófagos	<i>Lantana camara</i>	0.647	0.042
fitófagos	<i>Mammillaria haageana</i>	0.711	0.021
fitófagos	<i>Sidneya pinnatilobata</i>	0.647	0.042
micófagos	<i>Mammillaria haageana</i>	0.802	0.005
micófagos	<i>Parkinsonia praecox</i>	0.870	0.001
parasitoides	<i>Cylindropuntia tunicata</i>	0.867	0.001
parasitoides	<i>Mammillaria sphaelata</i>	0.867	0.001
parasitoides	<i>Opuntia pubescens</i>	0.849	0.001
polífagos	<i>Talinopsis frutescens</i>	0.715	0.020



**FIGURA 17.** Dendrogramas de similitud elaborados con el índice de Bray-Curtis empleando el método de aglomeración UPGMA, con base en la similitud de las abundancias de la artropofauna asociada a la vegetación protegida de *P. laevigata* en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. A: Agrupamiento de microcosmos (M) para los gremios tróficos (correlación cofenética = 0.83, ANOSIM:  $R = 0.83$ ,  $p = 0.005$ ), B: Agrupamiento para las familias de artrópodos (correlación cofenética = 0.79, ANOSIM:  $R = 0.68$ ,  $p = 0.004$ ), C: Agrupamiento para los órdenes de artrópodos (correlación cofenética = 0.805, ANOSIM:  $R = 0.761$ ,  $p = 0.004$ ).

## DISCUSIÓN

### 6.1. Diversidad florística protegida de los microcosmos

Existieron diferencias en la composición y abundancia de especies de plantas protegidas en los microcosmos de *P. laevigata* entre las estaciones de secas y lluvias. Tal como era de esperarse, la estación seca mostró la menor densidad de plantas, pero una mayor proporción de especies perennes. En contraste, en la estación lluviosa aumentó la riqueza de especies (10 perennes y 4 anuales) y la abundancia (principalmente de plantas anuales). Estos resultados son congruentes, ya que el establecimiento y desarrollo de las plantas anuales es influido por la gran variación estacional de precipitación, temperatura y sustrato (Bazzaz y Morse, 1991; Rivas-Arancibia, 2006). Sin embargo, estos mismos factores influyen en la germinación de especies perennes, por lo que, el aumento en la riqueza y diversidad durante la estación lluviosa está dado, al menos en parte, por la aparición de flora estacional (*i.e.*, de especies anuales) y su interacción con las plantas perennes.

Durante la estación de lluvias se observó un aumento en la abundancia, diversidad y riqueza de especies protegidas, pero no se incrementó significativamente el número de familias (TABLA 2). Es decir, este aumento se dió principalmente dentro de las mismas familias presentes también en la estación seca (*i.e.*, Asteraceae y Cactaceae). Asteraceae, Cactaceae, Leguminosae y Poaceae, fueron las cuatro familias con mayor cantidad de especies registradas y, en general, están cuantitativamente bien representadas dentro de las floras xéricas de México (Rzedowski, 2006). Probablemente, esto se debe a que los integrantes de estos taxones presentan múltiples formas de vida que les permiten utilizar de manera diferenciada los recursos (Zavala-Hurtado *et al.*, 1996) y afrontar las fuertes restricciones que el ambiente impone (*v.gr.*, aridez, salinidad edáfica, oscilaciones térmicas día-noche), por lo que muchas veces juegan un papel dominante en este tipo de vegetación (Rzedowski, 2006). Esta riqueza de especies y variedad de formas de vida puede explicarse porque los taxones de estas familias aparecieron y evolucionaron desde la era Cenozoica en lo que hoy es el valle de Tehuacán-Cuicatlán. Así, estudios sobre los registros palinológicos de las formaciones Mequitongo (hace 52-50 Ma; Ramírez-Arriaga *et al.*, 2017) y Tehuacán (hace 25-15 Ma; Ramírez-Arriaga *et al.*, 2014) documentaron el incremento en la diversidad florística del valle a lo largo del tiempo. Además, en este escenario evolutivo, los procesos de facilitación bajo la copa de plantas nodrizas habrían jugado un papel importante en la diversificación de la flora (*v.gr.*, Brooker *et al.*, 2008).

Los resultados de este estudio proveen información valiosa sobre la identidad taxonómica de las plantas que coexisten en los microcosmos formados por el mezquite *Prosopis laevigata* (ver APÉNDICE 1). Las 76 especies vegetales registradas en los microcosmos formados por mezquites,

durante la estación de lluvias, representan el 69 % de la flora estimada dentro del área de conservación e influencia (ca. 500 ha) del Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis”, en el valle de Zapotitlán (Zavala-Hurtado *et al.*, datos sin publicar) y alrededor del 3 % de las registradas en el valle de Tehuacán-Cuicatlán (Dávila *et al.*, 2002). Asimismo, las 62 especies registradas en la estación seca representan también porcentajes relativamente altos de la flora del Jardín Botánico y del valle de Tehuacán-Cuicatlán (56.4 y 2.4 %, respectivamente). De las especies observadas, 16 de sólo se encuentran en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, representando el 4.4 % de las angiospermas endémicas dentro de la RBTC (Dávila *et al.*, 2002).

Aunque se reconoce ampliamente que la presencia de plantas nodrizas incrementa la diversidad vegetal (*v.gr.*, Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Pugnaire *et al.*, 1996; Tewksbury y Lloyd, 2001; Perroni-Ventura *et al.*, 2006; López y Ortuño, 2008; García-Sánchez *et al.*, 2012), no existe un estudio previo que precise detalladamente la identidad taxonómica de las plantas establecidas bajo el dosel de las nodrizas. En general, los reportes publicados consideran conjuntamente a las especies que crecen directamente bajo las copas y las próximas a éstas. En consecuencia, tanto los 62 registros florísticos encontrados en secas como los 76 en lluvias, son mayores a los reportados por otros autores para otras leguminosas nodrizas (intervalo: 21-62 especies; TABLA 13). Además, particularmente para la flora bajo la copa de *P. laevigata*, el número de registros florísticos hallados aquí supera a los 44 encontrados previamente en el valle de Zapotitlán, Puebla, al final de la estación lluviosa por Perroni-Ventura *et al.* (2006), así como los 36 y 39 taxones reportados en el valle del Mezquital, Hidalgo, durante la estación seca por Montaña-Arias *et al.* (2006) y García-Sánchez *et al.* (2012) respectivamente, y los 30 observados en El Cortijo, Guanajuato, por Cruz-Rodríguez *et al.* (1997). Así, los datos obtenidos incrementan el registro de, al menos, 48 especies que no habían sido mencionadas previamente bajo la copa de los mezquites (ver APÉNDICE 1). Sin embargo, al acotar la comparación sólo al valle de Zapotitlán, de los 39 registros determinados a nivel de especie por Perroni-Ventura *et al.* (2006), únicamente 22 de éstos coinciden con los obtenidos en el presente trabajo, por lo que habría al menos 17 especies más habitando bajo la copa de mezquites en esta misma zona.

En la temporada de lluvias, el 18.4 % de las especies y el 30 % de los individuos pertenecen a la familia Cactaceae; mientras que en secas, son el 19.4 y 56 %, respectivamente. Estos datos concuerdan con la evidencia que establece a este taxón de plantas suculentas como el de mayor cantidad de especies que prosperan bajo protección de nodrizas en ecosistemas áridos (Flores y Jurado, 2003); además de que existen múltiples registros de la relación nodriza-cactáceas (*v.gr.*, Valiente-Banuet *et al.*, 1991a, b; Mandujano *et al.*, 2002; Larrea-Alcázar y Soriano, 2006; Muro-

Pérez *et al.*, 2012, 2014). En este trabajo, *Mammillaria carnea* fue la especie más común, al estar presente en 97 % de los microcosmos durante ambas estaciones. Según Mandujano *et al.* (2002), esto podría deberse a que esta especie requiere plantas nodriza para establecerse, o bien, tiende a ocupar de manera selectiva parches de vegetación para asociarse con nodrizas (Rodríguez y Ezcurra, 2000). Sin embargo, este patrón parece diferir en distintas regiones y aún entre poblaciones de la misma zona. En el valle de Zapotitlán, Puebla, los resultados reportados en este trabajo y los mencionados por Mandujano *et al.* (2002) muestran que *P. laevigata* es una de las nodrizas con mayor número de especies e individuos de cactáceas asociadas, particularmente *M. carnea*. En contraste, dentro de la misma zona, Rodríguez y Ezcurra (2000) reportan que las plantas de *M. carnea* no se distribuyen homogéneamente bajo las copas de diferentes especies de nodrizas, pues prefieren a *Castela tortuosa* sobre *P. laevigata* como nodriza. Martínez-Ramos (2016), por su parte, encontró que la condición en la que se encuentra *M. carnea* tiene efectos sobre su biología reproductiva, ya que los individuos sujetos a alta exposición lumínica y con tallas mayores son los que contribuyen considerablemente a la producción de estructuras reproductivas. En contraste, Golubov *et al.* (2010) no hallaron evidencias claras de la necesidad de una asociación de esta cactácea con nodrizas en la zona de Valerio Trujano, Oaxaca.

Existe la idea generalizada de que la sombra es un factor importante en el proceso de facilitación (Moro *et al.*, 1997; Flores y Jurado, 2003; Perroni-Ventura *et al.*, 2006; Valiente-Banuet y Verdú, 2007; Camargo-Ricalde *et al.*, 2010; García-Sánchez *et al.*, 2012; Navarro-Cano *et al.*, 2016), pues ésta incrementa la supervivencia de las plántulas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), que perecen al encontrarse expuestas aun cuando se les provea agua (Nobel, 1988). Esto explicaría, al menos parcialmente, por qué la mayoría de las plantas en zonas áridas no se distribuyen azarosamente a nivel espacial, sino que se concentran en islas de recursos, lo que concuerda con la alta diversidad florística que se encontró bajo el dosel de los mezquites en este trabajo. Además, es posible que las plantas cercanas a la periferia de las nodrizas sean influidas por las coberturas circundantes, aunque no se encuentren debajo del dosel, siempre y cuando exista una distancia pequeña entre la nodriza y las plantas adyacentes (Mandujano *et al.*, 2002). En este sentido, Aguiar y Sala (1999) y Barnes y Archer (1999) proponen que los espacios alrededor y debajo de leñosas pueden ser progresivamente colonizados por plantas asociadas hasta formar un parche de vegetación. De acuerdo con esta hipótesis, se encontró, dentro de la flora bajo el dosel de *P. laevigata*, a individuos de su misma especie y de otras especies de nodrizas (*v.gr.*, *Castela tortuosa*, *Mimosa luisana* y *Parkinsonia praecox*), de modo que existiría un potencial para el desarrollo de parches de vegetación más amplios, pues una combinación de distintas especies de nodrizas incrementaría aún más la diversidad de plantas (García-Sánchez *et al.*, 2012).

Por otra parte, se demostró que la talla de los mezquites, en términos de cobertura y altura, tiene influencia directa en la riqueza y diversidad de especies protegidas. Esto es consistente con las evidencias de la existencia de una relación entre el tamaño de un hábitat y la riqueza y diversidad de especies que éste alberga (López-Gómez y Cano-Santana, 2010; Matthews *et al.*, 2014; Fattorini *et al.*, 2017), lo que se atribuye al hecho de que al incrementar el tamaño de un hábitat, la heterogeneidad de éste aumenta en su interior, dando como resultado el incremento de distintos tipos de subparches (Begon *et al.*, 2006). Sin embargo, en muchas de las relaciones especies-área, factores como: la heterogeneidad del hábitat, la dispersión, los efectos aleatorios y la distancia entre parches, pueden tener un papel importante en la influencia de los patrones de diversidad (Crist y Veech, 2006), por lo que es necesario continuar con estudios en donde se consideren estas variables para el análisis de la estructura comunitaria de la flora dentro de los microcosmos.

**TABLA 13.** Valores de riqueza de especies de plantas protegidas (*S*) bajo el dosel de diferentes leguminosas nodrizas en diversas regiones áridas y semiáridas de México, España, Argentina y Bolivia.

SITIO	NODRIZA	<i>S</i>	REFERENCIA
Puebla, México	<i>Prosopis laevigata</i>	62-76	Este trabajo
Almería, España	<i>Retama sphaerocarpa</i>	62	Pugnaire <i>et al.</i> , 1996
La Prepuna, Argentina- Bolivia	<i>Caesalpinia trichocarpa</i> , <i>Prosopis ferox</i> y <i>Parkinsonia praecox</i>	49	López y Ortuño, 2008
Puebla, México	<i>Parkinsonia praecox</i> <i>Prosopis laevigata</i>	43 44	Perroni-Ventura <i>et al.</i> , 2006
Hidalgo, México	<i>Mimosa biuncifera</i> <i>Prosopis laevigata</i>	37 39	García-Sánchez <i>et al.</i> , 2012
El Monte, Argentina	<i>Prosopis flexuosa</i>	33	Montaño-Arias <i>et al.</i> , 2006
Guanajuato, México	<i>Prosopis laevigata</i>	34	Rossi y Villagra, 2003
Mecapaca, Bolivia	<i>Prosopis laevigata</i>	30	Cruz-Rodríguez <i>et al.</i> , 1997
	<i>Prosopis flexuosa</i>	21	Larrea-Alcázar <i>et al.</i> , 2005

## 6.2. Grupos funcionales de la vegetación protegida

Las plantas cuentan con diferentes combinaciones de rasgos morfológicos y fisiológicos que influyen en la estructura de las comunidades y en el funcionamiento del ecosistema (Violle *et al.*, 2007; Escudero y Valladares, 2016), por lo que, para la estimación de la diversidad funcional, es importante considerar caracteres fenotípicos, taxonómicos y filogenéticos (Pillar *et al.*, 2013; Shipley *et al.*, 2016). Sin embargo, a pesar de que existen diversas propuestas para el muestreo de los rasgos funcionales de las plantas (*v.gr.*, Kattge *et al.*, 2011, Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Salgado-Negret, 2016), la medición de algunos es demasiado costosa, lleva mucho tiempo o no es posible tomarlos en gran cantidad de especies y en diversos sitios (Chacón-Labela *et al.*, 2016b;

Shipley *et al.*, 2016; Funk *et al.*, 2017). Por ello, el uso de los atributos ecológicos de las plantas protegidas, desde un enfoque cualitativo y/o categórico, conduce a una primera aproximación de la diversidad funcional vegetal presente dentro de los microcosmos de *P. laevigata* a través su caracterización en grupos funcionales. En este sentido, estas observaciones forman parte de los rasgos funcionales suaves, pues evalúan la función de las especies en el ecosistema de manera indirecta a través de una medición sencilla y rápida (Díaz *et al.*, 2002; Violle *et al.*, 2007). Históricamente, el registro cualitativo de los rasgos de las plantas ha sido ampliamente utilizado en ecología para categorizar a las especies en grupos funcionales tradicionales (Funk *et al.*, 2017). La observación de estos rasgos biológicos ha permitido generar categorizaciones clásicas, como el sistema de formas de vida Raunkiær (1934) que aún sigue vigente (*v.gr.*, Acevedo y González-Torres, 2015; Chacón-Labela *et al.*, 2016b; Uludag *et al.*, 2017; Garnier *et al.*, 2019; Ramírez-Amezcuca *et al.*, 2019; Sosa y Vásquez-Cruz, 2019), o la categorización pasto-hierba-leguminosa (Díaz y Cabido, 2001; Díaz *et al.*, 2002; Funk *et al.*, 2017). Incluso, algunos de estos rasgos cualitativos son considerados caracteres taxonómicos a distintos niveles jerárquicos (*v.gr.*, flores actinomorfas vs. zigomorfas), mientras que otros son utilizados para la diagnosis de diferentes tipos de vegetación en la ecología del paisaje (*v.gr.*, caducifolias y perennifolias).

En el valle de Zapotitlán, Zavala-Hurtado *et al.* (1996) realizaron una clasificación de 107 especies vegetales con base en las formas de vida, usando múltiples rasgos morfológicos (*v.gr.*, espinas, hojas simples, tallo leñoso, entre otras). Este estudio muestra la presencia de 18 diferentes formas de vida, dentro de dos grandes grupos: especies con hojas y especies sin hojas, pero con tallos suculentos. En el caso de los resultados obtenidos por el análisis multivariado en este trabajo, las 76 especies de la vegetación protegida fueron agrupadas dentro de siete grupos funcionales. Otros trabajos con el enfoque de la diversidad de grupos funcionales vegetales reportan entre tres y nueve agrupaciones diferentes (*v.gr.*, Boutin y Keddy, 1993; Castellanos-Castro y Bonilla, 2011; Salmerón *et al.*, 2016; Vásquez-Valderrama y Solorza-Bejarano, 2018), incluso también el reconocimiento de varios subgrupos (*v.gr.*, Boutin y Keddy, 1993; Castellanos-Castro y Bonilla, 2011). Así, desde una perspectiva de la ecología vegetal basada en rasgos, podríamos inferir una medida alta de diversidad funcional en términos del número de grupos funcionales obtenidos para las especies protegidas en microcosmos formados por *Prosopis laevigata* dentro del Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México.

La riqueza funcional de la vegetación protegida no difiere entre estaciones como lo corrobora el ANOSIM. Si bien se registró variación en el ordenamiento de la composición de especies dentro de los grupos funcionales en el nMDS entre estaciones, esto puede deberse a que la flora protegida



está compuesta en su mayoría por especies perennes (Acevedo y González-Torres, 2015). Así, esta variación estaría asociada a la disminución de especies anuales durante la época desfavorable (*i.e.*, secas) y se refleja en el reordenamiento de los rasgos funcionales de la comunidad entre los períodos de lluvias y secas, siendo los mismos grupos, pero con un acomodo diferente dentro del espacio funcional (FIGURA 10). En este sentido, la variación en la distribución de los grupos en el espacio funcional estaría ligada a cambios en la importancia relativa de los diferentes rasgos funcionales de las especies (*v.gr.*, estrategias adaptativas, fisiología, formas de vida y morfología), lo que genera una diferenciación en la composición y estructura de las comunidades entre temporadas (Snyder y Tartowski, 2006; Datry *et al.*, 2016). Así, durante las lluvias, el incremento en la disponibilidad de agua permite el establecimiento y desarrollo de plantas anuales cuyos rasgos funcionales confieren estrategias de optimización de recursos en un período efímero (Bazzaz y Morse, 1991; Snyder y Tartowski, 2006). Mientras que, cuando existe un déficit hídrico primordialmente dado en la temporada de secas, los rasgos relacionados con los mecanismos por medio de los cuales las plantas soportan los períodos de sequía en el ambiente semiárido toman un rol más importante para la permanencia dentro de las comunidades vegetales en el valle de Zapotitlán (Altesor y Ezcurra, 2003; González-Medrano, 2012).

Los primeros tres grupos funcionales (*i.e.*, GF 1 a GF 3) están integrados por una mezcla de especies con rasgos funcionales diversos y pertenecientes a distintas familias. El ANOSIM muestran que no hay diferencias entre los GF 1 y GF 2 (TABLA 5), por lo que las especies protegidas de ambos grupos podrían considerarse funcionalmente redundantes dentro de un mismo tipo funcional polifilético (Díaz *et al.*, 2002). Sin embargo, el GF 3 difiere estadísticamente de los dos primeros (TABLA 5), por lo que también se trata de un GF polifilético diferente. En general, estos resultados pueden estar enmascarando la variabilidad de la metacomunidad (Funk *et al.*, 2017), probablemente debido a que en este ambiente semiárido las especies explotan los recursos de manera similar (Chacón-Labela *et al.*, 2016b). Lo anterior concuerda con la hipótesis de la redundancia funcional, en la que los grupos de plantas polifiléticos presentan respuestas similares al ambiente y producen efectos parecidos en los procesos ecosistémicos (Díaz *et al.*, 2002; Córdova-Tapia y Zambrano, 2015), permitiendo un aumento de la resiliencia del ecosistema (Petchey y Gaston, 2009; Herrera-Valdivia *et al.*, 2016). Es probable que los rasgos funcionales registrados para las especies protegidas de estos tres GF guarden relaciones más estrechas a través de niveles taxonómicos superiores a los de especie y familia (*v.gr.*, órdenes), pues si bien la diversidad taxonómica ayuda en la clasificación las especies con base en sus rasgos funcionales a través de los caracteres conservados (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015), su registro podría repercutir en la estimación de la riqueza funcional comunitaria. Por otra parte, el patrón de GF polifiléticos hallado

también podría deberse a que no todos los rasgos funcionales están relacionados con la filogenia (Allan *et al.*, 2013; Pavoine, *et al.*, 2013; Winter *et al.*, 2013), ya que pueden originarse por convergencia (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). De esta manera, los GF 1 a GF 3 están compuestos por una mezcla de rasgos funcionales relacionados tanto con la filogenia, como con la ecología de las especies protegidas que los integran.

El GF 4 también es un tipo funcional polifilético, pero está conformado por las especies anuales que se caracterizan por crecer durante la estación húmeda y permanecer como semillas en la estación seca para escapar de la aridez como una estrategia adaptativa (Shantz, 1956 citado por González-Medrano, 2012). En este sentido, este GF ocupa nichos temporales en hábitats locales propiciados por la estacionalidad (Tonkin *et al.*, 2017). Asimismo, este GF adquiere relevancia a nivel metacomunitario pues las especies que lo integran pueden modificar drásticamente la composición y estructura de las comunidades debido a su abundancia. Por ejemplo, Bernal-Ramírez *et al.* (2019) encontraron que *Flaveria ramosissima* es la especie más abundante dentro de los microcosmos estudiados. Incluso, más del 40 % de los individuos hallados durante la temporada de lluvias pertenecen a esta especie protegida. Como se discutió en párrafos anteriores, una parte del reordenamiento de los rasgos funcionales observado en las pruebas del nMDS (FIGURA 10) está relacionado con este grupo de plantas.

Por otra parte, los grupos funcionales GF 5 a GF 7 están integrados cada uno por especies con relaciones filogenéticas más cercanas (*i.e.*, GF 5: Poaceae, GF 6: Cactaceae, GF 7: Asparagaceae y Bromeliaceae). Por ejemplo, el GF 6 está integrado en su totalidad por especies de cactáceas, pero estos taxones tienen diferentes arquitecturas (*v.gr.*, columnares, globosas, cilíndricas) y estas morfologías representan diferentes estrategias para afrontar las presiones ambientales de las regiones áridas (Zavala-Hurtado *et al.*, 1996). Además, son resultado de una divergencia evolutiva para la defensa física, autosombreado y captura de radiación solar, soporte mecánico e incluso para la eficiencia del uso del agua (Altesor y Ezcurra, 2003). De modo que, a pesar de que cada uno de estos GF está integrado por taxones de una misma familia, dentro de cada uno, a nivel interespecífico se presentan múltiples estrategias que le permiten utilizar de manera diferenciada los recursos (Zavala-Hurtado *et al.*, 1996; Escudero y Valladares, 2016; Garnier *et al.*, 2019).

En conjunto, considerando a los siete GF como la riqueza funcional vegetal de los microcosmos de *P. laevigata*, la presencia de dos o más especies funcionalmente similares, pero con diferentes respuestas a cambios en los factores o disturbios ambientales, asegura la permanencia de los procesos ecológicos que a largo plazo confieren estabilidad en las comunidades (Pillar *et al.*, 2013). En relación con esto y desde un punto de vista metacomunitario (Leibold *et al.*, 2004), a

pesar de que las perturbaciones causen extinciones locales, puede haber compensación entre especies funcionalmente equivalentes a partir de otras residentes del mismo tipo funcional (Hejda y de Bello; 2013; Pillar *et al.*, 2013). Como sustento de lo anterior, Jiménez *et al.* (2020) reportan que la estructura metacomunitaria vegetal en el valle de Zapotitlán no se vio afectada (en cuanto a continuidad en el rango de distribución y el recambio de especies, ni en límites entre comunidades locales), a pesar de cambios dramáticos en comunidades locales después de 23 años transcurridos (*i.e.*, entre 1980 y 2003). Es decir que, ecosistemas que presentan una mayor diversidad funcional (como en el valle semiárido de Zapotitlán), operan de manera eficiente en términos de productividad, resiliencia e invasibilidad (Ricotta, 2005; Qian y Jiang, 2014). Sin embargo, cabe señalar que la mayoría de las especies induce cambios en su entorno a una escala fina a través de rasgos funcionales específicos (Chacón-Labela *et al.*, 2016b), la combinación de estos caracteres y la abundancia de las especies coexistentes pueden surtir efecto en el ensamble y en la estructura funcional de las comunidades vegetales locales (Chacón-Labela *et al.*, 2016b; Escudero y Valladares, 2016; Funk *et al.*, 2017).

En general, los atributos más importantes para la delimitación de los grupos funcionales de plantas protegidas en este trabajo están relacionados con la biología reproductiva de las especies, como, por ejemplo, los síndromes de dispersión. Estos resultados coinciden con los datos de Castellanos-Castro y Bonilla (2011), que encontraron nueve grupos funcionales con uso potencial para la restauración en un bosque andino de Colombia y con los de Salmerón *et al.* (2016), quienes reportaron tres grupos funcionales de respuesta a perturbaciones en un bosque subcaducifolio en Cuba. Asimismo, la forma de dispersión se relaciona con las estrategias de colonización y establecimiento de las plantas. Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que la dispersión anemócora parece ser un rasgo importante a nivel metacomunitario al estar presente en distintos grupos funcionales (*v.gr.*, GF 2, GF 5 y GF 7). Posiblemente esto se deba a que las especies con propágulos pequeños (*v.gr.*, aquenios, cariópsides, esquizocarpos) pueden ser dispersadas por el viento en época seca y por agua durante las lluvias (Castellanos-Castro y Bonilla, 2011).

Otros trabajos basan la clasificación de las plantas en grupos funcionales a partir de su arquitectura-estructura (*i.e.*, hábito; Hernández-Rosas, 1999), o una combinación de rasgos en cuanto a la forma de vida y mecanismos de dispersión (Acevedo y González-Torres, 2015), rasgos foliares, del tallo y de historia de vida (Vásquez-Valderrama y Solorza-Bejarano, 2018), o bien de historia de vida, biomasa, cobertura, entre otras (Boutin y Keddy, 1993). En una región semiárida como la del valle de Zapotitlán, las múltiples formas de vida presentes permiten a los taxones utilizar de manera diferenciada los recursos (Zavala-Hurtado *et al.*, 1996), lo que implicaría

diversas respuestas de las especies a los cambios ambientales (Cadotte *et al.*, 2012; Srivastava *et al.*, 2012; Winter *et al.*, 2013), permitiendo dinámicas poblacionales asincrónicas (Pu *et al.*, 2014). Bajo este escenario puede darse una reducción en la fuerza de la competencia interespecífica, promoviendo la coexistencia de las especies e incrementando la biomasa de la comunidad (Ricotta, 2005; Pu *et al.*, 2014; Qian y Jiang, 2014;). Así, las diferencias interespecíficas de los rasgos influyen no solo en el perfil taxonómico, sino también en la estructura funcional de la comunidad (Escudero y Valladares, 2016).

Tautenhahn *et al.* (2020) señalan que el ordenamiento de las especies impacta los valores de los rasgos en la comunidad a través de variaciones interespecíficas, mientras que las respuestas adaptativas de las plantas impactan los valores de los rasgos en la comunidad por medio de variaciones intraespecíficas. Por ello, es recomendable el uso unificado de distintos enfoques y metodologías para encontrar patrones y explicaciones en las dinámicas comunitarias, así como en los procesos ecosistémicos (Srivastava *et al.*, 2012; Chacón-Labela *et al.*, 2016b; Escudero y Valladares, 2016). En este trabajo, con el registro de la incidencia de rasgos funcionales de la planta completa, foliares y de la biología reproductiva (*i.e.*, TABLA 1), se consideró una amplia gama de cualidades de las plantas que evalúan la función de las especies protegidas dentro de un ecosistema semiárido y se obtuvo una aproximación a la medida de diversidad funcional discontinua de los microcosmos. Sin embargo, en futuros estudios resultaría indispensable incluir metodologías más precisas enfocadas al análisis comparativo de la diversidad funcional, filogenética y taxonómica para obtener un planteamiento integral completo de los patrones de diversidad de la vegetación protegida dentro de los microcosmos de *P. laevigata*.

### **6.3. Variación estacional en patrones de diversidad beta de la flora protegida y el papel de los factores ambientales y espaciales**

La caracterización de tipos de arquitectura de las plantas nodrizas, con base en las características de su arquitectura, permitió la definición de tres grupos claramente diferenciados por el ADM y el MANOVA (FIGURA 11). Este patrón de diferenciación encuentra sustento en la variación intraespecífica de la fisonomía de los mezquites (y en general de árboles o arbustos), donde la distribución espacial de ramas y hojas difiere entre individuos (Pallardy, 2008).

En la comparación de la similitud florística protegida entre los tipos de nodriza intraespecíficos de *P. laevigata*, la información obtenida por el PERMANOVA sugiere que no hay una concordancia con los patrones de composición y abundancia de las especies vegetales protegidas en ninguna de las temporadas. Sin embargo, esto no necesariamente significa que no exista una

relación entre los dos conjuntos de datos. Aparentemente, las correlaciones encontradas entre las características de la arquitectura de las plantas nodrizas podrían influir en los cambios microambientales debajo de los mezquites y, por lo tanto, en la variación de los patrones de diversidad de especies protegidas (Pugnaire *et al.*, 1996; Suzán *et al.*, 1996; Moro *et al.*, 1997; Tewksbury, 2001; Funk *et al.*, 2008; Díaz-Castellanos, 2017). En este sentido, Bernal-Ramírez *et al.* (2019) encontraron que el incremento en la talla de los mezquites tiene influencia directa en la riqueza y diversidad de especies protegidas, por lo que la variación de las características de la arquitectura de los mezquites debería considerarse individualmente como un gradiente continuo y no en agrupaciones.

Los resultados de las pruebas simples de Mantel resaltan que las características microambientales de los microcosmos influyen en la heterogeneidad de la diversidad beta de las comunidades vegetales protegidas. Si bien esta variabilidad no pudo ser explicada por las diferencias entre tipos de nodrizas, cuando se realiza la evaluación a través de las características arquitectónicas intraespecíficas como una medida continua con el ACC (FIGURA 12), se halló que estos rasgos son importantes para la estructura de las comunidades protegidas. Al respecto, diversos autores señalan que la variación intraespecífica de los rasgos influye en las dinámicas comunitarias (Bolnick *et al.*, 2011; Violle *et al.*, 2012; Siefert *et al.*, 2015; Volf *et al.*, 2016), e incluso puede cambiar el resultado de las interacciones ecológicas (Bolnick *et al.*, 2011), como parece ser en el caso de los microcosmos de *P. laevigata* y su vegetación protegida en el Jardín Botánico de Zapotitlán. Adicionalmente, la discordancia entre la composición de especies protegidas y tipos de mezquites podría estar indicando una preeminencia de la dispersión sobre el filtrado medioambiental a nivel metacomunitario. Estos patrones y otros aspectos detectados en la dinámica comunitaria de los microcosmos se discuten con detalle más adelante.

En términos generales, los resultados sobre la estructura de comunidades vegetales protegidas dentro de los microcosmos de *P. laevigata* proporcionaron información valiosa sobre las dinámicas espacio-temporales en el ensamble de especies en una región semiárida. A nivel metacomunitario, se encontraron diferencias estacionales en el tamaño de la riqueza de especies, probablemente porque las características del hábitat, como la configuración y la composición cambian continuamente debido a la variación temporal (Datry *et al.*, 2016). Además, este patrón también podría estar relacionado con cambios en la disponibilidad de recursos esenciales (Chesson *et al.*, 2004; Schwinning *et al.*, 2004; Guttal y Jayaprakash, 2007). En los ecosistemas semiáridos, la disponibilidad de recursos es discontinua y tanto la variación ambiental geográfica (en el espacio), como la estacionalidad (en el tiempo), juegan un papel importante en la determinación de la

composición de las comunidades (Tielbörger y Kadmon, 2000; Schwinning *et al.*, 2004; Tonkin *et al.*, 2017). Aunque también la diversidad y composición de las especies varían a través de redes complejas de gradientes ambientales, dinámicas espacio-temporales e interacciones interespecíficas (Tielbörger y Kadmon, 2000; Chesson *et al.*, 2004; Chase, 2007). Sin embargo, el cambio estacional en el acervo regional de especies protegidas sería la primera señal de que la diversidad beta también cambia (Chase, 2007; Chase y Myers, 2011). Las diferencias en el recambio de especies entre las épocas seca y de lluvias obtenidos en el presente estudio parecen sustentar esta premisa.

Los patrones de distribución observados en el espacio de ordenación del nMDS muestran que durante el período seco los microcosmos se encuentran más cercanos entre sí, indicando una mayor similitud en la composición y abundancia de especies protegidas (Chase, 2007), probablemente debido a que la estación seca trae como resultado un aumento inmediato en la fuerza de los procesos de filtrado ambiental (Datry *et al.*, 2016). En contraste, durante la época de lluvias, los microcosmos se encuentran más dispersos en el ordenamiento del nMDS, lo que sugiere mayor variabilidad en la composición y abundancia de especies protegidas (Chase, 2007) y una mayor importancia relativa de los procesos basados en la dispersión como impulsores del ensamble metacomunitario (Serrejmene *et al.*, 2017). Al respecto, Guttal y Jayaprakash (2007) y Liu *et al.* (2010) señalan que los patrones en la dinámica de la vegetación, productividad y humedad del suelo en regiones semiáridas pueden alterarse significativamente debido a las variaciones durante la estación húmeda, ya que la lluvia es esencial y un recurso limitante en estos ambientes. Sin embargo, los sustratos minerales y orgánicos tienden a acumularse durante los períodos secos (Schwinning *et al.*, 2004; Perroni-Ventura, 2007), por lo que la disponibilidad de recursos se da a través de pulsos discretos intercalados entre ciclos de lluvias y secas (Schwinning *et al.*, 2004). Los mecanismos de ensamble de la metacomunidad pueden variar temporalmente en sistemas altamente dinámicos (Serrejmene *et al.*, 2017), como son los ecosistemas semiáridos, donde las metacomunidades sufrirán frecuentes cambios en su estructura y composición en respuesta a los ciclos alternados de humedad y sequía que crean estadios contrastantes de hábitats (Datry *et al.*, 2016). Así, la estacionalidad abre nichos temporales para que una amplia variedad de especies resida en hábitats locales (Tonkin *et al.*, 2017).

Por otra parte, las pruebas simples y parciales de Mantel mostraron que las diferencias en la composición florística de las comunidades de especies protegidas entre microcosmos están relacionadas con su ubicación geográfica. Esto podría ser un primer indicio de que la dispersión dependiente de la distancia explicaría la distribución de especies protegidas a través de

microcosmos, ya que no hay duda de que la geografía de los parches influye en la dispersión y las dinámicas comunitarias y poblacionales resultantes (Lowe y McPeck, 2014). No obstante, el resultado de las pruebas de Mantel señala que el recambio de especies protegidas también es influido por las características microambientales en ambas estaciones. En consecuencia, dentro de un mismo ecosistema, se estarían produciendo simultáneamente procesos determinísticos y estocásticos (Chase y Myers, 2011), en este caso dentro del área semiárida del Jardín Botánico de Zapotitlán. Aunque existe una correlación entre microcosmos al comparar las matrices de distancia, éstas se dan de manera diferencial, es decir, la importancia relativa de los dos procesos varía junto con la estacionalidad (Daniel *et al.*, 2019). Así, la importancia de los mecanismos del filtrado ambiental y la dispersión pueden cambiar abrupta o gradualmente con la temporalidad en ecosistemas que son altamente dinámicos (como el semiárido), lo que hace que la estructura de la comunidad local varíe constantemente (Datry *et al.*, 2016).

En primera instancia, a pesar de las limitaciones al no considerar otras características ambientales importantes (*v.gr.*, recursos del suelo y su disponibilidad), los resultados de este trabajo sugieren que durante la época seca el recambio de especies de plantas protegidas entre microcosmos de *P. laevigata* estaría ligeramente más relacionado con las características de la arquitectura de los árboles (*i.e.*, factores ambientales). Acorde a esto, en un sistema similar del efecto de la cobertura de *Prosopis flexuosa* DC. (Leguminosae) sobre la distribución de las especies protegidas, Rossi y Villagra (2003) y Larrea-Alcázar *et al.* (2005), sugieren que las diferencias en el reemplazo de especies podrían estar determinadas por la capacidad de adaptación a las condiciones microambientales debidas a los distintos requerimientos de luz, humedad, nutrientes y a las formas de vida de cada una de las especies protegidas. Ante ello, se reconoce que la heterogeneidad espacial generada por leguminosas leñosas en ambientes xéricos favorece la formación de microhábitats con condiciones que facilitan el establecimiento de especies bajo su dosel (Moro *et al.*, 1997). Por tanto, cuando el ambiente semiárido se torna limitante en el período seco (*v.gr.*, poca disponibilidad de agua, mayor radiación solar), el microambiente de *P. laevigata* sería un factor que influye en la estructura de la comunidad vegetal protegida, al menos en términos de riqueza y diversidad de especies protegidas (Bernal-Ramírez *et al.*, 2019), al mejorar una variedad de condiciones físicas debajo de su cobertura (Tielbörger y Kadmon, 2000). Es decir, esta estructura comunitaria durante la estación seca se ajusta a una perspectiva de selección de especies, en la que el gradiente de recursos entre microcosmos causa diferencias en la demografía de las especies protegidas (Leibold *et al.*, 2004; Leibold y Geddes, 2005).

Mientras que la cobertura del dosel suele ser un rasgo de las plantas nodriza que influye en el proceso de facilitación y es ampliamente conocido (Tewksbury y Lloyd, 2001; Díaz-Castellanos, 2017; Bernal-Ramírez *et al.*, 2019), existen otros atributos como la altura máxima y la distancia a la primera ramificación que también son importantes en el nodricismo (Soliveres *et al.*, 2014; Díaz-Castellanos, 2017), ya que afectan el ángulo de incidencia solar y esto influye en el microclima bajo la cobertura de la nodriza (Funk *et al.*, 2008). Asimismo, características como la apertura de la cobertura (ACV) y los factores de sitio (FDS, FIS y FGS) influyen en la proporción de radiación recibida bajo el dosel de los árboles (Rich, 1990). Es decir, la combinación de éstos y otros rasgos funcionales de la arquitectura arbórea permiten la existencia de microambientes específicos, que pueden ser más propicios para el establecimiento y/o permanencia de determinadas especies, por tanto, corresponderían a factores determinísticos que intervienen en procesos como el filtrado ambiental (Chase, 2007, Chase y Myers, 2011). Esto destaca la necesidad de lograr una integración más detallada de la caracterización de la heterogeneidad microambiental presente en las asociaciones nodriza-protégidas, en la que deben ser incluidos rasgos de arquitectura de la especie nodriza y las propiedades físicas y químicas del suelo. Lo anterior, debido a que existen diferentes características del suelo y de la fisonomía de las especies leñosas que contribuyen a producir microambientes con diferentes niveles de radiación, temperatura, humedad y disponibilidad de nutrientes que, a su vez, influirían en la composición florística del sotobosque (Pugnaire *et al.*, 1996; Tewksbury y Lloyd, 2001; Rossi y Villagra, 2003; Perroni-Ventura, 2007; Pallardy, 2008).

Segundo, en la estación de lluvias la diversidad beta muestra una mayor correlación con el espacio geográfico entre microcosmos. Este patrón suele ser frecuente en una gran variedad de taxones (Nekola y White, 1999), y particularmente ha sido encontrado también en otros sistemas, en los que se presenta un decaimiento de la similitud por la distancia entre comunidades (Espinosa-Asuar *et al.*, 2015). Por lo tanto, se infiere que uno de los determinantes de los ensambles comunitarios dentro de los microcosmos de *P. laevigata* podría ser la dispersión, ya que la distancia geográfica es un factor que influye en la vagilidad de los organismos (Nekola y White, 1999; Nathan, 2006; Moritz *et al.*, 2013). Además, la dispersión juega un papel importante en la estructura de las comunidades locales al mantenerlas interconectadas en un escenario metacomunitario (Wilson, 1992; Leibold *et al.*, 2004; Grönroos *et al.*, 2013; Moritz *et al.*, 2013). Entonces, cada microcosmos debe tener una estructura comunitaria idiosincrática a partir de un lote limitado de especies en la región (Zobel, 2016), donde la distancia de dispersión es un proceso importante (Moritz *et al.*, 2013).



En el valle de Zapotitlán, Jiménez (2009) reporta una caracterización de la capacidad de dispersión (como componente de invasividad) de 62 especies vegetales. Dentro de este listado, la capacidad dispersora media-alta de *Mammillaria carnea* concuerda con el patrón de la mayor frecuencia (97 %) y riqueza de individuos (39 %) de esta especie protegida dentro de los microcosmos de *P. laevigata* (Bernal-Ramírez *et al.*, 2019). Sin embargo, este patrón es inconsistente con especies con una capacidad dispersora baja y alta (*i.e.*, *Ferocactus recurvus* (Mill.) Borg (Cactaceae) y *Viguiera dentata* (Cav.) Spreng. (Asteraceae), respectivamente), lo que posiblemente estaría reflejando ensambles comunitarios resultado de procesos de colonización estocásticos y no necesariamente a través de los rasgos funcionales de las diásporas (Chase, 2007). En este sentido, la alta frecuencia de *F. recurvus* bajo las copas de los mezquites se debería a la acumulación de sus semillas (Muro-Pérez *et al.*, 2014; Zobel, 2016), dispersadas principalmente por endozoocoria (Flores y Jurado 2003; Jiménez, 2009). Esto puede sugerir un posible ajuste al paradigma neutral, en el que las especies no difieren significativamente entre sí con respecto a sus capacidades de dispersión y su ordenamiento es a través del azar (Leibold *et al.*, 2004; Hubbell, 2005, 2006), como ocurre con la dispersión por animales (zoocoria). Así, estas plantas nodrizas pueden estar contribuyendo a los patrones de distribución de *F. recurvus*, ya que son potenciales refugios temporales para aves, murciélagos, pequeños vertebrados e incluso insectos, que fungen como principales agentes dispersores naturales de las cactáceas (Flores y Jurado 2003; Larrea-Alcázar y Soriano, 2006), además de la dispersión por los ungulados domésticos que visitan los mezquites para el forrajeo (Paredes-Flores *et al.*, 2007; Baraza y Valiente-Banuet, 2008).

En cuanto a *V. dentata*, sus poblaciones locales podrían generar un flujo masivo de semillas hacia otros microcosmos con menor abundancia de esta especie, probablemente debido a su alta capacidad de dispersión (*i.e.*, anemocoria y epizoocoria; Jiménez, 2009). Así, la dispersión es tan alta que, a pesar de su baja abundancia relativa en la metacomunidad, probablemente las poblaciones locales persisten como fuente de propágulos en una dinámica del efecto de masa (Leibold *et al.*, 2004; Leibold y Geddes, 2005). En contraste, dentro de un ecosistema similar en un valle seco de Bolivia, Larrea-Alcázar *et al.* (2005) encontraron una mayor abundancia de *V. australis* S.F. Blake (con rasgos de dispersión similares a *V. dentata*) bajo el dosel de *P. flexuosa*, aunque es probable que esto sea debido a la acumulación de semillas dispersadas por el viento, en vez de que ocurra por animales como en el valle de Zapotitlán. Todos estos datos sugieren que los filtros relacionados con la dispersión, que son esencialmente de naturaleza estocástica y no filtros de selección de hábitat (Booth y Swanton, 2002; Lortie *et al.*, 2004; Zobel, 2016), determinarían principalmente los ensambles florísticos de especies protegidas en estos sistemas (microcosmos) durante la época de lluvias.

Finalmente, Castellanos-Castro y Bonilla (2011) señalan que las especies con propágulos pequeños (*v.gr.*, aquenios, carióspsides, esquizocarpos) pueden ser dispersadas por el viento en época seca y por agua durante las lluvias. De este modo, la metacomunidad podría enfrentarse a frecuentes cambios en su estructura y composición en respuesta a la variabilidad temporal en el filtrado ambiental y la dispersión (Datry *et al.*, 2016). Adicionalmente, Díaz-Castellanos (2017) reporta que los patrones de riqueza y abundancia de especies vegetales protegidas difieren dependiendo de la identidad de las especies nodrizas en el valle de Zapotitlán (*i.e.*, al menos 15 diferentes), debido primordialmente a la variación entre los rasgos funcionales de las diferentes especies leñosas que facilitan el crecimiento de otras plantas bajo su dosel. Asimismo, también existen evidencias de variación en la concentración y disponibilidad de nutrientes en el suelo en relación con la identidad específica de la nodriza o especie formadora de isla de recursos (Perroni-Ventura, 2007; García-Sánchez *et al.*, 2012).

Por un lado, son importantes las diferencias interespecíficas para la estructura de las comunidades protegidas en los microcosmos, pero también resulta indispensable contemplar la variación intraespecífica de las nodrizas y su ubicación geográfica, ya que los resultados encontrados en este trabajo sugieren que es probable que dentro del valle de Zapotitlán estén actuando tanto procesos determinísticos y estocásticos como parte de las dinámicas de las comunidades vegetales protegidas. En este sentido, si bien las pruebas de Mantel han sido usadas para probar la relación entre dos matrices de distancia (Castellano y Balletto, 2002; Anderson y Walsh, 2013), presentan limitaciones debido a que se podría estar subestimando la proporción de variación de los datos originales explicada por las estructuras espaciales (Legendre *et al.*, 2005; Legendre y Fortin, 2010; Legendre *et al.*, 2015). Por ello, es preciso tomar con reserva los resultados obtenidos en este trabajo únicamente a través de las pruebas de Mantel y resulta importante considerar complementarlos con análisis de ordenación canónica (Borcard *et al.*, 1992), que han probado ser más robustos como prueba estadística en la comparación de la diversidad beta entre sitios (Borcard y Legendre, 2002; Legendre *et al.*, 2005). La división canónica, como los análisis canónicos parciales (*i.e.*, análisis de redundancia y análisis de correspondencia canónica), serían recomendables para mejorar la comprensión de la distribución de especies y su asociación con predictores ambientales y espaciales (Legendre *et al.*, 2005; Peres-Neto *et al.*, 2006).

Por otra parte, las interacciones dentro de las comunidades de plantas protegidas forman redes complejas de interacciones con herbívoros, dispersores, polinizadores y organismos del suelo. Entonces, una propuesta integral que contemple la estacionalidad climática, la ubicación geográfica y aspectos inter e intraespecíficos de las nodrizas, además de las características ecológicas de las

especies protegidas (*v.gr.*, síndromes de dispersión, formas de vida, etc.), sería ideal para evaluar la contribución del filtrado ambiental versus los procesos estocásticos en la estructuración de comunidades en los microcosmos y a través de la variación espacio-temporal en el ecosistema semiárido del valle de Zapotitlán, Puebla, México.

#### **6.4. Comunidades de artrópodos asociadas a los microcosmos**

Los resultados de este trabajo arrojaron una riqueza total de 82 morfoespecies de artrópodos asociados a los microcosmos. Particularmente, las 22 morfoespecies de Formicidae (Hymenoptera) debajo de *P. laevigata*, representan un dato muy cercano a los 28 taxones reportados por Ríos-Casanova *et al.* (2004) para San Rafael Coxcatlán y las 27 encontradas por Guzmán-Mendoza *et al.* (2010) en el Jardín Botánico de Zapotitlán. Si bien se puede inferir una riqueza alta de hormigas, también es destacable el hecho de que la recolecta se realizó únicamente bajo la cobertura de diez plantas nodrizas en un área muy pequeña (*i.e.*, cobertura media de  $10.71 \text{ m} \pm 0.23$ ), en comparación con los 200 m lineales en Zapotitlán Salinas (Guzmán-Mendoza *et al.*, 2010) y los 5 Km<sup>2</sup> muestreados en San Rafael Coxcatlán (Ríos-Casanova *et al.*, 2004). Asimismo, el esfuerzo de muestreo de 40 trampas fue el mismo que el realizado por Guzmán-Mendoza *et al.* (2010), pero diez veces menor a las trampas colocadas por Ríos-Casanova *et al.* (2004). Una posible explicación a esto es que, debido a la estación seca, la disminución de la cobertura vegetal puede favorecer la presencia de las hormigas (Graham *et al.*, 2004), ya que las comunidades vegetales y la artropofauna responden de manera diferencial a los factores ambientales como la estacionalidad (Juárez-Sotelo *et al.*, 2018). Además, *P. laevigata* y algunos de sus taxones protegidos (*v.gr.*, *Ferocactus* y *Coryphanta*) poseen nectarios extraflorales que podrían influir en la atracción de diferentes especies de hormigas (Dáttilo *et al.*, 2015; Mauseth *et al.*, 2016). Por otro lado, si bien el muestreo se realizó al nivel del suelo, se hallaron individuos característicos de otros estratos. Así, por ejemplo, los individuos de la familia Cecidomyiidae (Diptera) suelen tener una abundancia alta en dosel (Medianero *et al.*, 2017), por lo que probablemente la abundancia observada aquí también se relaciona con la estación seca y el consecuente desplazamiento de los miembros de este taxón al estrato bajo para el forrajeo. Asimismo, el aumento en la diversidad de plantas conduce a una mayor abundancia de artrópodos descomponedores (Ebeling *et al.*, 2014), lo que explicaría la mayor abundancia de colémbolos de la familia Entomobryidae (Entomobryomorpha), ya que los microcosmos albergan una alta diversidad florística protegida (Bernal-Ramírez *et al.*, 2019).

En sistemas similares conformados por matorrales dentro de ambientes xéricos, la riqueza de familias encontradas oscila entre 54 en la provincia de Chubut, Argentina (Martínez *et al.*, 2021), 51 en el desierto de Néguev, Israel (Liu y Steinberger, 2018), 34 en Yanchi, China (Liu *et al.*,

2017), 15 en el desierto del Gobi, China (Li *et al.*, 2013), siete en Nueva Gales del Sur, Australia (Kwok y Eldridge, 2016) y seis en el desierto de Shapotou, China (Zhang *et al.*, 2020). Por lo tanto, aunque el patrón es más variable, las 39 familias encontradas en el Jardín Botánico de Zapotitlán se ubican en niveles de riqueza intermedios. Adicionalmente, los 13 órdenes taxonómicos de artrópodos asociados a los microcosmos de *P. laevigata* representan una cifra mayor a los diez encontrados bajo arbustos forestados en un ecosistema desértico en el condado de Yanchi, Ningxia, China (Liu *et al.*, 2017).

Los resultados de los gremios tróficos indican que las comunidades de artrópodos asociadas a los microcosmos están constituidas por una gran abundancia de organismos detritófagos. Esto es consistente con datos obtenidos en otras regiones áridas o semiáridas del continente americano (Palacios-Vargas *et al.*, 2007; Martínez *et al.*, 2021), pero inconsistente con los patrones hallados en Asia, en donde existe una alternancia mayoritaria entre los gremios de depredadores, fitófagos y polífagos (Li *et al.*, 2013; Liu *et al.*, 2017; Liu y Steinberger, 2018; Zhang *et al.*, 2020). Es probable que la deposición de hojarasca y la acumulación de residuos orgánicos acarreados por el viento, provean de recursos alimenticios a los artrópodos detritófagos (Li *et al.*, 2013), esta disponibilidad de recursos debajo de los mezquites al ser una isla de fertilidad (Perroni-Ventura, 2007), podría explicar su mayor abundancia en los microcosmos dentro del Jardín Botánico de Zapotitlán.

Aunque la diversidad de artrópodos suele estar correlacionada con las características ambientales como la estructura de la vegetación y la talla de la nodriza (Kwok y Eldridge, 2016; Forbes *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2020), en este trabajo no se encontraron asociaciones concluyentes. Es probable que uno de los factores que influye en estos resultados sea el tipo de muestreo, por lo que sería recomendable y necesario combinar distintas técnicas de muestreo para aumentar la recolecta de artrópodos (Guzmán-Mendoza *et al.*, 2010). Además, debería incrementarse el esfuerzo de muestreo en un número mayor de microcosmos y también tomarse en cuenta la estacionalidad, debido a las diferencias halladas en la composición de la vegetación protegida del valle de Zapotitlán (*v.gr.*, Bernal-Ramírez *et al.*, 2019) y la variación en la estructura trófica y taxonómica de los artrópodos dentro de los ecosistemas xéricos entre las temporadas de lluvias y secas (*v.gr.*, Guzmán-Mendoza *et al.*, 2010; Miguel, 2013; Liu y Steinberger, 2018).

Por otra parte, la relación negativa entre la abundancia absoluta de fitófagos con la de las plantas encontradas dentro de los microcosmos, ya ha sido reportada previamente por Zhang *et al.* (2020). Sin embargo, el análisis de la abundancia relativa de los fitófagos con la identidad de especies protegidas mostró al menos tres relaciones positivas con *Lantana camara* ( $r = 0.647$ ,  $p = 0.042$ ), *Mammillaria haageana* ( $r = 0.711$ ,  $p = 0.021$ ) y *Sidneya pinnatilobata* ( $r = 0.647$ ,  $p =$

0.042). Al respecto, los rasgos vegetales como la arquitectura de las hojas, la morfología foliar y la producción de compuestos volátiles, influyen en la apariencia de las plantas y la disponibilidad de microhábitats (Forbes *et al.*, 2017). De este modo, ya que las comunidades de artrópodos son altamente sensibles a la disponibilidad de recursos alimenticios y microclimas favorables (Zhang *et al.*, 2020), las características estructurales de los mezquites, la identidad taxonómica y las abundancias relativas de las plantas protegidas podrían estar influyendo en la presencia y abundancia de los distintos gremios tróficos en los microcosmos del valle de Zapotitlán.

Finalmente, el análisis de agrupación de los microcosmos con base en las abundancias tanto desde el nivel taxonómico de órdenes como de familias mostraron dos grupos con la misma composición de microcosmos (FIGURA 17A y C). Este patrón se ajusta a la tendencia que determina la suficiencia del uso de categorías taxonómicas superiores a las de género y especie para el análisis y evaluación de las comunidades de artrópodos (Báldi, 2003; Timms *et al.*, 2013). Entonces, estos resultados validan los análisis realizados en este trabajo para el estudio de los patrones comunitarios de la artropofauna dentro de los microcosmos. No obstante, aunque el análisis desde la perspectiva de gremios tróficos mostró el mismo patrón que las agrupaciones a nivel de órdenes y familias, sería necesaria una evaluación más fina con gremios tróficos más específicos (*v.gr.*, fitófagos: folívoros, granívoros, succionadores, etc.) para establecer una analogía con los patrones de la agrupación a nivel taxonómico.

En síntesis, los resultados de este trabajo permiten una descripción general de las comunidades de artrópodos asociadas a los microcosmos, pero sería importante incrementar el esfuerzo de muestreo y realizar nuevos estudios de la estructura de las comunidades de artrópodos dentro de los microcosmos. Así, esto podría permitir detectar patrones más claros y concluyentes, ya que profundizar en el conocimiento de las interacciones entre las plantas y sus artrópodos asociados permite entender el papel de la vegetación como proveedora de microhábitats (González-Ramírez y Cano-Santana, 2019). Asimismo, esto ayudaría a extender el registro y documentación de los procesos comunitarios de los organismos protegidos y su relación con factores ambientales y espaciales. Todo esto con las ventajas propias de los microcosmos: entidades con límites físicos relativamente claros y conectadas por la dispersión de los organismos que las componen, lo que permite el análisis de un número elevado de réplicas con movimiento restringido y dinámicas temporales rápidas (Srivastava *et al.*, 2004).

## CONCLUSIONES

- I. Se observó que la diversidad de las comunidades de plantas protegidas en los microcosmos fue mayor durante la temporada de lluvias respecto a secas, debido principalmente a la flora anual. La riqueza de especies en la estación seca fue de 62 especies en 26 familias, mientras que en lluvias se registraron 76 especies en 29 familias. Asimismo, se provee evidencias de una influencia positiva del tamaño de esta planta nodriza (*i.e.*, cobertura y altura) sobre la riqueza, diversidad y abundancia de plantas protegidas. Esto explicaría, al menos en parte, la concentración de las plantas en parches dentro del ecosistema semiárido y refuerza la hipótesis que postula a las leguminosas como importantes plantas facilitadoras, las cuales contribuyen sustancialmente en la conservación de los recursos vegetales en las zonas xéricas. Además, este trabajo contribuyó con el registro de 48 especies vegetales que no habían sido reportadas anteriormente bajo la cobertura de *P. laevigata* en el valle de Zapotitlán, Puebla.
- II. Fue posible aproximarse a la diversidad funcional de forma discontinua a través del reconocimiento de siete grupos funcionales de la vegetación protegida mediante rasgos funcionales suaves (*v.gr.*, morfología, tipo de metabolismo). El número de grupos funcionales hallados permite inferir que existe una medida alta de riqueza funcional en los microcosmos formados por *P. laevigata* del Jardín Botánico de Zapotitlán. Esta riqueza funcional comprende grupos funcionales polifiléticos, conformados por especies de rasgos funcionales similares (*v.gr.*, rasgos convergentes) en respuesta al ambiente semiárido. Además, se encontraron grupos funcionales más conspicuos, integrados por especies con relaciones filogenéticas estrechas que presentan múltiples estrategias interespecíficas y les permiten utilizar de manera diferenciada los recursos. Así, la diversidad funcional estimada permite concluir que podría haber compensación entre especies funcionalmente equivalentes a partir de otras residentes del mismo tipo funcional, lo que permitiría un aumento en la resiliencia de la metacomunidad.
- III. Los resultados sugieren que los patrones de similitud en la composición de especies varían estacionalmente. Durante la estación seca existe una mayor similitud en la composición y abundancia de especies vegetales protegidas, probablemente como resultado del filtrado ambiental. Mientras que, en la estación de lluvias, existe una mayor variabilidad entre microcosmos debido a procesos de dispersión en el ensamble comunitario. Asimismo, el recambio de especies vegetales protegidas entre microcosmos está relacionado tanto con su ubicación geográfica, como con las características microambientales en ambas estaciones. Estos patrones permiten inferir que se estarían produciendo simultáneamente procesos determinísticos y estocásticos a nivel metacomunitario, pero la importancia relativa de cada

uno varía junto con la estacionalidad. Sin embargo, debido a limitaciones en el poder de significancia de las pruebas de Mantel, sería recomendable complementar los resultados obtenidos en este trabajo con análisis de ordenación canónica para incrementar la certeza estadística de los resultados encontrados en la comparación de la diversidad beta de plantas protegidas entre microcosmos de *P. laevigata*.

- IV. Se detectaron seis gremios tróficos de artrópodos y se halló una riqueza de 39 familias, que representa niveles intermedios con respecto a estudios previos dentro de ambientes áridos y semiáridos. Se recolectaron 22 morfoespecies de la familia Formicidae, es decir, 81.5 % del total reportadas para el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla, México. Sin embargo, no se hallaron relaciones estrechas entre los gremios tróficos y los factores ambientales considerados, ni en particular con la estructura de la vegetación protegida. Dada la compleja dinámica comunitaria de los artrópodos al tratarse de organismos de movimientos libres (*i.e.*, vágiles), podrían detectarse más correlaciones si se amplía el muestreo dentro de un mayor número de microcosmos. Además, se debe considerar la variación en la estructura comunitaria de estos animales entre la época seca y de lluvias para hallar patrones más claros y concluyentes en la dinámica comunitaria de la artropofauna dentro de los microcosmos de *P. laevigata*.

## REFERENCIAS

- Acevedo C.J. y González-Torres L.R. 2015. Diversidad de grupos funcionales en la vegetación de la costa arenosa de los cayos Grande, Anclitas y Caguamas (archipiélago de los Jardines de la Reina, Cuba). *Botanica Complutensis*, 39: 97-104. DOI: [https://doi.org/10.5209/rev\\_BOCM.2015.V39.49138](https://doi.org/10.5209/rev_BOCM.2015.V39.49138)
- Adler P.B., Salguero-Gómez R., Compagnoni A., Hsu J.S., Ray-Mukherjee J., Mbeau-Ache C. y Franco M. 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *PNAS*, 11(2): 740-745. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111>
- Agarwal S., Wills J., Cayton L., Lanckriet G., Kriegman D. y Belongie S. 2007. Generalized Non-metric Multidimensional Scaling. *Proceedings of Machine Learning Research*, 2: 11-18. Disponible en: <http://proceedings.mlr.press/v2/agarwal07a>
- Aguiar M.R. y Sala O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 273-277. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01612-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01612-2)
- Allan E., Jenkins T., Fergus A.J.F., Roscher C., Fischer M., Petermann J., Weisser W.W. y Schmid B. 2013. Experimental plant communities develop phylogenetically overdispersed abundance distributions during assembly. *Ecology*, 94(12): 465-477. DOI: <https://doi.org/10.1890/11-2279.1>
- Altesor A. y Ezcurra E. 2003. Functional morphology and evolution of stem succulence in cacti. *Journal of Arid Environments*, 53: 557-567. DOI: <https://doi.org/10.1006/jare.2002.1059>
- Anderson M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26: 32-46. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Anderson M.J., Walsh D.C.I. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*, 83(4): 557-574. DOI: <https://doi.org/10.1890/12-2010.1>
- Arrhenius O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology*, 9: 95-99. DOI: <https://doi.org/10.2307/2255763>
- Ausden M. y Drake M. 2006. *Invertebrates*. En Sutherland W.J. (Ed.), *Ecological Census Techniques a handbook*. New York, USA: Cambridge University Press.
- Báldi A. 2003. Using higher taxa as surrogates of species richness: a study based on 3700 Coleoptera, Diptera, and Acari species in Central-Hungarian reserves. *Basic Applied Ecology*, 4: 589-593. DOI: <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00193>
- Baraza E. y Valiente-Banuet A. 2008. Seed dispersal by domestic goats in a semiarid thornscrub of Mexico. *Journal of Arid Environments*, 72: 1973-1976. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.04.004>
- Barnes P.W. y Archer S. 1999. Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? *Journal of Arid Environments*, 10: 525-536. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237187>
- Bazzaz F.A. y Morse S.R. 1991. *Annual plants: potential responses to multiple stresses*. En: Moorey H.A., Winner W.E. y Pell E.J. (Eds.), *Response of plants to multiple stresses*. San Diego, California: Academic Press Inc.



- Begon M., Townsend C.R. y Harper J.L. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. Malden, Massachusetts: Blackwell Publishing.
- Bernal-Ramírez L.A., Zavala-Hurtado J.A., Jiménez M., Cano-Santana Z. y Fornoni J. 2019. Los microcosmos de *Prosopis laevigata* albergan una alta diversidad florística en el Valle de Zapotitlán, Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: e902662. DOI: <https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2662>
- Bolnick D.I., Amarasekare P., Araújo M.S., Bürger R., Levine J.M., Novak M., Rudolf V.H.W., Schreiber S.J., Urban M.C. y Vasseur D.A. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(4): 183-192. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Bond E.M. y Chase J.M. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters*, 5: 467-470. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00350.x>
- Booth B.D. y Swanton C.J. 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science*, 50: 2-13. DOI: [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0002:AIATAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0002:AIATAT]2.0.CO;2)
- Borcard D. y Legendre P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153: 51-68. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00501-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00501-4)
- Borcard D., Legendre P. y Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3): 1045-1055. DOI: <https://doi.org/10.2307/1940179>
- Boutin C. y Keddy P.A. 1993. Afunctional classification of wetland plants. *Journal of Vegetation Science*, 4: 591-600. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236124>
- Brooker R.W., Maestre F.T., Callaway R.M., Lortie C.L., Cavieres L.A., Kunstler G., Liancourt P., Tielbörger K., Travis J.M.J., Anthelme F., Armas C., Coll., Corcket E., Delzon S., Forey E., Kikvidze A., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz C.L., Saccone P., Schifffers K., Seifan M., Touzard B. y Michalet R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96: 18-34. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x>
- Brower J.E., y Zar J.H. 1984. *Field laboratory methods for general ecology*. Dubuque, Iowa: Wm. C. Brown Co.
- Cadotte M.W., Dinnage R. y Tilman D. 2012. Phylogenetic promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93(8): S223-S233. DOI: <https://doi.org/10.1890/11-0426.1>
- Camargo-Ricalde S.L., Reyes-Jaramillo I. y Montaña N.M. 2010. Forestry insularity effect of four *Mimosa* L. species (Leguminosae-Mimosoideae) on soil nutrients of a Mexican semiarid ecosystem. *Agroforestry Systems*, 80: 385-397. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9330-y>
- Casanoves F., Pla L. y Di Rienzo J.A. (eds.). 2011. *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Casanoves F., Pla L., Di Rienzo J.A. y Díaz S. 2010. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 233-237. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x>



[cion-de-tres-modelos-de-la-Teoria-de-Metacomunidades-Un-estudio-de-caso-con-las-comunidades-de-aves-de-la-Sierra-de-Guasayan-Santiago-del-Estero-Argentina.pdf](#)

- Crewson P. 2006. *Applied statistics handbook*. Winter Garden, Florida: AcaStat Software.
- Crist T.O. y Veech J.A. 2006. Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying  $\alpha$ -,  $\beta$ - and  $\gamma$ -diversity with simple size and habitat area. *Ecology Letters*, 9: 923-932. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00941.x>
- Cruz-Rodríguez J.A., García-Moya E., Frías-Hernández J.T., Montesinos-Silva G. y Flores-Flores J.L. 1997. Influencia de los mezquites en la composición y cobertura de la vegetación herbácea de un agostadero semiárido del norte de Guanajuato. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 61: 21-30. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1536>
- Daniel J., Gleason J.E., Cottenie K. y Rooney R.C. 2019. Stochastic and deterministic processes drive wetland community assembly across a gradient of environmental filtering. *Oikos*, 128: 1158-1169. DOI: <https://doi.org/10.1111/oik.05987>
- Datry T., Bonada N. y Heino J. 2016. Towards understanding the organization of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, 125: 149-159. DOI: <https://doi.org/10.1111/oik.02922>
- Dáttilo W., Aguirre A., Flores-Flores R.V., Fagundes R., Lange D., García-Chávez J., Del-Claro K. y Rico-Garay V. 2015. Secretary activity of extrafloral nectaries shaping multitrophic ant-plant-herbivore interactions in an arid environment. *Journal of Arid Environments*, 114: 104-109. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.12.001>
- Dávila P., del Coro A.M., Valiente-Banuet A., Villaseñor J.L., Casas A. y Lira R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 11: 421-442. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1014888822920>
- Dávila P., Villaseñor J.L., Medina-Lemos R. y Téllez-Valdés O. 1993. *Flora del valle Tehuacán-Cuicatlán*. México, Distrito Federal: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- DeMars C.A., Rosenberg D.K. y Fontaine J.B. 2010. Multi-scale factors affecting bird use of isolated remnant oak trees in agroecosystems. *Biological Conservation*, 143(6): 1485-1492. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.029>
- Dengler J. 2009. Which function describes the species–area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography*, 36: 728-744. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02038.x>
- Díaz S. y Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matter to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11): 646-655. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Díaz S., Gurvich D.E., Pérez-Harguindeguy N., y Cabido M. 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 37(1-2): 135-140. Disponible en: <https://botanicaargentina.org.ar/quien-necesita-tipos-funcionales-de-plantas/>
- Díaz S., Lavorel S., de Bello F., Quétier F., Grigulis K. y Robson M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *PNAS*, 104(52): 20684-20689. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>

- Díaz-Castellanos A.R. 2017. *Evaluación de atributos funcionales de especies nodrizas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Tesis de maestría)*. Ciudad de México, México: Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Disponible en: <http://132.248.9.195/ptd2017/octubre/0766601/0766601.pdf>
- Ebeling A., Meyer S.T., Abbas M., Eisenhauer N., Hillebrand H., Lange M., Scherber C., Vogel A., Weigelt A. y Weisser W.W. 2014. Plant diversity impacts decomposition and herbivory via changes in aboveground arthropods. *PloS ONE*, 9(9): e106529. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106529>
- Ejrnæs R., Bruun H.H. y Graae B.J. 2006. Community assembly in experimental grasslands: suitable environment or timely arrival? *Ecology*, 87(5): 1225-1233. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1225:CAIEGS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1225:CAIEGS]2.0.CO;2)
- Escudero A. y Valladares F. 2016. Trait-based plant ecology: moving towards a unifying species coexistence theory. *Oecologia*, 180: 919-922. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s00442-016-3578-5>
- Espinosa-Asuar L., Escalante A.E., Gasca-Pineda J., Blaz J., Peña L., Eguiarte L.E. y Souza V. 2015. Aquatic bacterial assemblage structure in Pozas Azules, Cuatro Ciénegas Basin, Mexico: Deterministic vs. Stochastic processes. *International Microbiology*, 18: 105-115. DOI: <https://doi.org/10.2436/20.1501.01.240>
- Everitt B.S. y Dunn G. 1991. *Applied multivariate data analysis*. London: Edward Arnold Publishers Ltd. DOI: <https://doi.org/10.1177/096228029300200109>
- Farnon Ellwood M.D., Manica A. y Foster W.A. 2009. Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. *Ecology Letters*, 12: 277-284. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01284.x>
- Fattorini S., Borges P.A.V., Dapporto L. y Strona G. 2017. What can the parameters of the species-area relationship (SAR) tell us? Insights from Mediterranean islands. *Journal of Biogeography*, 44: 1018-1028. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12874>
- Filazzola A. y Lortie C.J. 2014. A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 1335-1345. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12202>
- Flores J. y Jurado E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, 14: 911-916. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02225.x>
- Flynn D.F.B., Mirotchnick N., Jain M., Palmer M.I. y Naeem S. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92(8): 1573-1581. DOI: <https://doi.org/10.1890/10-1245.1>
- Forbes R.J., Watson S.J. y Steinbauer M.J. 2017. Multiple plant traits influence community composition of insect herbivores: a comparison of two understorey shrubs. *Arthropod-Plant Interactions*, 11: 889-899. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9545-1>
- Franzén M., Schweiger O. y Betzholtz P.-E. 2012. Species-area relationships are controlled by species traits. *PLoS ONE*, 7(5): e37359. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037359>

- Frías-Hernández J.T., Aguilar-Ledezma A.L., Olalde-Portugal V., Balderas-López J.A., Gutiérrez-Juárez G., Alvarado-Gil J.J., Castro J.J., Vargas H., Albores A. y Dendooven L. 1999. Soil characteristics in semiarid highlands of Central Mexico as affected by mesquite trees (*Prosopis laevigata*). *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 13: 305-312. Disponible en: [https://www.researchgate.net/profile/Arnulfo\\_Albores/publication/43654881\\_Research\\_Note\\_Soil\\_Characteristics\\_in\\_Semiarid\\_Highlands\\_of\\_Central\\_Mexico\\_as\\_Affected\\_by\\_Mesquite\\_Trees\\_Pro\\_sopis\\_laevigata/links/54eb41670cf2082851bd66e8/Research-Note-Soil-Characteristics-in-Semiarid-Highlands-of-Central-Mexico-as-Affected-by-Mesquite-Trees-Prosopis-laevigata.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Arnulfo_Albores/publication/43654881_Research_Note_Soil_Characteristics_in_Semiarid_Highlands_of_Central_Mexico_as_Affected_by_Mesquite_Trees_Pro_sopis_laevigata/links/54eb41670cf2082851bd66e8/Research-Note-Soil-Characteristics-in-Semiarid-Highlands-of-Central-Mexico-as-Affected-by-Mesquite-Trees-Prosopis-laevigata.pdf)
- Fukami T. 2010. Community assembly dynamics in space. *En: Verhoef H.A. y Morin P.J. (Eds). Community Ecology: processes, models, and applications*. Oxford, UK: Oxford University Press. Disponible en: <https://web.stanford.edu/~fukamit/fukami-2010.pdf>
- Fukami T. 2015. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46: 1-23. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340>
- Fukami T. y Morin P.J. 2003. Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature*, 424: 423-426. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature01785>
- Funk J.L., Cleland E.E., Suding K.N. y Zavaleta E.S. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(12): 695-703. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.07.013>
- Funk J.L., Larson J.E., Ames G.M., Butterfield B.J., Cavender-Bares J., Firm J., Laughlin D.C., Sutton-Grier A.E., Williams L. y Wright J. 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92: 1156-1173. <https://dx.doi.org/10.1111/brv.12275>
- García E. 2004. *Modificaciones al sistema climático de Köppen*. México Distrito Federal, México: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. Disponible en: <http://www.publicaciones.igg.unam.mx/index.php/ig/catalog/book/83>
- García-Sánchez R., Camargo-Ricalde S.L., García-Moya E., Luna-Cavazos M., Romero-Manzanares A. y Montaña N.M. 2012. *Prosopis laevigata* and *Mimosa biuncifera* (Leguminosae), jointly influence plant and soil fertility of a Mexican semiarid ecosystem. *Revista de Biología Tropical*, 60: 87-103. Disponible en: <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/2365>
- Garnier E., Vile D., Roumet C., Lavorel A., Grigulis K., Navas M-L. y Lloret F. 2019. Inter- and intra-specific trait shifts among sites differing in drought conditions at the north western edge of the Mediterranean Region. *Flora*, 254: 147-160. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.07.009>
- Golubov J., Martínez-Valenzuela P.A., Durán C.E.J. y Martínez C.Y. 2010. Distribución espacial y nodricismo en *Mammillaria carnea* en el municipio de Valerio Trujano, Cuicatlán, Oaxaca. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 55: 56-64. Disponible en: <https://biblat.unam.mx/hevila/Cactaceasysuculentasmexicanas/2010/vol55/no2/2.pdf>
- Gómez-Aparicio L., Zamora R., Gómez J.M., Hódar J.A., Castro J. y Baraza E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14(4): 1128-1138. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-5084>

- González-Medrano F. 2003. *Las comunidades vegetales de México*. México, Distrito Federal: INE-SEMARNAT. Disponible en: <http://files.bajateraignota.webnode.mx/200000062-e6ba2e7b42/Las%20comunidades%20vegetales%20de%20México,%20Francisco%20Medrano.pdf>
- González-Medrano F. 2012. *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. México, Distrito Federal: INE-SEMARNAT. Disponible en: [http://cambioclimatico.gob.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/publicaciones/218/668\\_2012\\_Zonas\\_a\\_ridas\\_semiaridas\\_Mexico.pdf?sequence=1&isAllowed=y](http://cambioclimatico.gob.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/publicaciones/218/668_2012_Zonas_a_ridas_semiaridas_Mexico.pdf?sequence=1&isAllowed=y)
- González-Ramírez I. y Cano-Santana Z. 2019. Estudio preliminar de las comunidades de artrópodos asociadas a dos plantas parásitas y su hospedero en la Sierra Nevada, México. *Revista Xilema*, 29(1): 47-53. Disponible en: <https://190.119.243.75/index.php/xiu/article/view/1349>
- Graham J.H., Hughie H.H., Jones S., Wrinn K., Krzysik A.J. Duda J.J., Freeman D.C., Emlen J.M., Zak J.C., Kovacic D.A., Chamberlin-Graham C. y Balbach H. 2004. Habitat disturbance and the diversity abundance of ants (Formicidae) in the Southeastern Fall-Line Sandhills. *Journal of Insect Science*, 4(30): 1-15. DOI: <https://dx.doi.org/10.1673/031.004.3001>
- Granados S.D., Hernández G.M. y López R.G. 2012. *Ecología de los desiertos del mundo*. Estado de México: Universidad Autónoma Chapingo.
- Grether R., Martínez-Bernal A., Luckow M. y Zárate S. 2006. *Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 44. Mimosaceae R.Br. Tribu Mimoseae Bronn*. México, Distrito Federal: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Disponible en: [http://www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/floras\\_tehuacan/F44.pdf](http://www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/floras_tehuacan/F44.pdf)
- Grönroos M., Heino J., Siqueira T., Landeiro V.L., Kotanen J. y Bini L.M. 2013. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution*, 3: 4473-4487. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.843>
- Guttal V. y Jayaprakash C. 2007. Self-organization and productivity in semi-arid ecosystems: Implications of seasonality in rainfall. *Journal of Theoretical Biology*, 248: 490-500. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.05.020>
- Guzmán-Mendoza R., Castaño-Meneses G. y Herrera-Fuentes M.C. 2010. Variación espacial y temporal de la diversidad de hormigas en el Jardín Botánico del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(2): 427-435. DOI: <https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2010.002.233>
- Haddad N.M., Crutsinger G.M., Gross K., Haarstad J. y Tilman D. 2011. Plant diversity and stability of foodwebs. *Ecology Letters*, 14: 42-46. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01548.x>
- Hair J.F. y Anderson R.E. 1999. *Análisis multivariante*. Madrid, España: Pearson Prentice Hall,
- Hammer Ø., Harper D.A.T. y Ryan P.D. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4: 1-9. Disponible en: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Hanski I. 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(4): 131-135. DOI: [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90177-5](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90177-5)
- He F., Zhang D-Y. and Lin K. 2012. Coexistence of nearly neutral species. *Journal of Plant Ecology*. 5(1): 72-81. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr040>

- Hejda M. y de Bello F. 2013. Impact of plant invasions on functional diversity in the vegetation of Central Europe. *Journal of Vegetation Science*, 24: 890-897. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12026>
- Hernández-Cruz M.J., Koch-Olt S.D., Pulido-Salas M.T.P., Luna-Cavazos M. y García-Villanueva E. 2016. Estudio florístico del cerro Metecat, del complejo montañoso Tetzcutzingo, Texcoco, Estado de México. *Botanical Sciences*, 94: 377-392. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.240>
- Hernández-Rosas J.I. 1999. Diversidad de grupos funcionales de plantas del dosel de un bosque húmedo tropical del alto Orinoco, Estado Amazonas, Venezuela. *Ecotropicos*, 12(1): 33-48. Disponible en: <http://erevistas.saber.ula.ve/index.php/ecotropicos/article/view/10262>
- Herrera-Valdivia E., López-Martínez J., Castillo S. y García-Juárez R. 2016. Diversidad taxonómica y funcional en la comunidad de peces de la pesca de arrastre de camarón en el norte del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical*, 64(2): 587-602. DOI: <https://doi.org/10.15517/RBT.V63I3.15852>
- Hubbell S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19: 166-172. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00965.x>
- Hubbell S.P. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87: 1387-1398. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1387:NTATEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1387:NTATEO]2.0.CO;2)
- Hutcheson K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29(1): 151-154. DOI: [http://doi.org/10.1016/0022-5193\(70\)90124-4](http://doi.org/10.1016/0022-5193(70)90124-4)
- Jiménez M. 2009. *Invasividad de comunidades vegetales en una zona árida del trópico mexicano (Tesis de maestría)*. México Distrito Federal, México: Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Disponible en: <http://tesiuami.izt.uam.mx/uam/asp/am/presentatesis.php?recno=15480&docs=UAMI15480.pdf>
- Jiménez M., Zavala-Hurtado J.A., Martorell C., Vega E., Sandoval-Palacios E., Hernández-Cárdenas G. y Rendón-Aguilar B. 2020. Despite dramatic local changes, the metacommunity structure of a semiarid scrub remains unaffected after 23 years. *Botanical Sciences*, 98(2): 264-277. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.2437>
- Johnson M.T.J. y Agrawal A.A. 2005. Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology*, 86(4): 874-885. DOI: <https://doi.org/10.1890/04-1068>
- Johnson M.T.J., Lajeunesse M.J. y Agrawal A.A. 2006. Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters*, 9:24-34. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00833.x>
- Juárez-Sotelo L.E., Olalde-Estrada I., Castellanos-Vargas I. y Cano-Santana Z. 2018. Comunidades de artrópodos terrestres en sitios perturbados de selva baja caducifolia del ejido San José Tilapa, Coxcatlán, Puebla, México. *Entomología Mexicana*, 5: 294-300. Disponible en: <http://www.entomologia.socmexent.org/revista/2018/EC/EC%20294-300.pdf>
- Kattge J., Díaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P., Bensch G., Garnier E., Westoby M., Reich P.B., Wright I.J., et al. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17: 2905-2935. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>

- Kuppler J., Höfers M.K., Wiesmann L. y Junker R.R. 2016. Time-invariant differences between plant individuals in interactions with arthropods correlate with intraspecific variation in plant phenology, morphology and floral scent. *New Phytologist*, 210: 1357-1368. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13858>
- Kwok A.B.C. y Eldridge D.J. 2016. The influence of shrub species and fine-scale plant density on arthropods in a semiarid shrubland. *The Rangeland Journal*, 38: 381-389. DOI: <https://dx.doi.org/10.1071/RJ15019>
- Laliberté E. y Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1): 299-305. DOI: <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Larrea-Alcázar D.M. y Soriano P.J. 2006. Spatial associations, size-distance relationships and population structure of two dominant life forms in a semiarid enclave of the Venezuelan Andes. *Plant Ecology*, 186: 137-149. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9118-3>
- Larrea-Alcázar D.M., López R.P. y Barrientos D. 2005. The nurse-plant effect of *Prosopis flexuosa* D.C. (Leg-Mim) in a dry valley of the Bolivian Andes. *Ecotropicos*, 18: 89-95. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9118-3>
- Lebrija-Trejos E., Pérez-García E.A., Meave J.A., Bongers F. y Poorter L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 9(2): 386-398. DOI: <https://doi.org/10.1890/08-1449.1>
- Legendre P. y Fortin M.-J. 2010. Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources*, 10: 831-844. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02866.x>
- Legendre P. y Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science.
- Legendre P., Borcard D. y Peres-Neto P.R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75(4): 435-450. DOI: <https://doi.org/10.1890/05-0549>
- Legendre P., Fortin M.-J. y Borcard D. 2015. Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*, 6: 1239-1247. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12425>
- Leibold M.A. y Geddes P. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral*, 15: 117-129. Disponible en: [http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia\\_Austral/article/view/1460](http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia_Austral/article/view/1460)
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. y Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601-613. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Levine J.M. y Rees M. 2002. Coexistence and relative abundance in annual plant assemblages: the roles of competition and colonization. *The American Naturalist*, 160(4): 452-467. DOI: <https://doi.org/10.1086/342073>
- Li F.-R., Liu J.-L., Liu C.-A., Liu Q.-J. y Niu R.-X. 2013. Shrubs and species identity effects on the distribution and diversity of ground-dwelling arthropods in a Gobi desert. *Journal of Insect Conservation*, 17: 319-331. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9512-1>



- Liu JS., Xu X., Zhang Y., Tian YQ. y Gao Q. 2010. Effect of rainfall interannual variability on the biomass and soil water distribution in a semiarid shrub community. *Science China Life Sciences*, 53(6): 729-737. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11427-010-4014-4>
- Liu R. y Steinberger Y. 2018. Seasonal distribution and diversity of ground-active arthropods between shrub microhabitats in the Negev Desert, Israel. *Arid Land Research and Management*, 32(1): 91-110. DOI: <https://doi.org/10.1080/15324982.2017.1389774>
- Liu R., Liu J., Zhao J., Xi W. y Yang Z. 2017. Ground-active arthropod recovery in response to size of shrub plantations in a desertified grassland ecosystem. *Polish Journal of Ecology*, 65(3): 410-422. DOI: <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2017.65.3.008>
- Liu R., Pen-Mouratov S. y Steinberger Y. 2016. Shrub cover expressed as an ‘arthropod island’ in xeric environments. *Arthropod-Plant Interactions*, 10: 393-402. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9450-z>
- Lomolino M.V. 2001. The species-area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography*, 25(1): 1-25. DOI: <https://doi.org/10.1177/030913330102500101>
- Long Z.T. y Karel I. 2002. Resource specialization determines whether history influences community structure. *Oikos*, 96: 62-69. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960107.x>
- López R.P. y Ortuño T. 2008. La influencia de los arbustos sobre la diversidad y abundancia de las herbáceas de la Prepuna a diferentes escalas espaciales. *Ecología Austral*, 18(1): 119-131. Disponible en: [http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia\\_Austral/article/view/1401](http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia_Austral/article/view/1401)
- López-Galindo F., Muñoz-Iniestra D., Hernández-Moreno M., Soler-Aburto A., Castillo-López M.C. y Hernández-Arzate I. 2003. Análisis de la toposecuencia en la distribución de la vegetación y la degradación del suelo en la Subcuenca de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 56(1): 19-41. DOI: <https://dx.doi.org/10.18268/BSGM2003v56n1a3>
- López-Gómez V. y Cano-Santana Z. 2010. Best host-plant attribute for species-area relationship, and effects of shade, conspecific distance and plant phenophase in an arthropod community within the grass *Muhlenbergia robusta*. *Entomological Science*, 13: 174-182. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2010.00381.x>
- López-Sandoval J.A., Koch S.D., Vázquez-García L.M., Munguía-Lino G. y Morales-Rosales J. 2010. Estudio florístico de la parte central de la Barranca Nenetzingo, Municipio de Ixtapan de la Sal, Estado de México. *Polibotánica*, 30: 9-33. Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=62114250002>
- Lortie J.C., Brooker W.R., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire I.F. y Callaway R.M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107: 433-438. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Lowe W.H. y McPeck M.A. 2014. Is dispersal neutral? *Trends in Ecology & Evolution*, 29(8): 444-450. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.05.009>
- Maestre F.T. y Cortina J. 2005. Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica*, 27: 161-169. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2004.11.003>

- Maily D., Turbis S. y Chazdon R.L. 2013. SOLARCALC 7.0: An enhanced version of a program for the analysis of hemispherical canopy photographs. *Computers and Electronics in Agriculture*, 97: 15-20. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.compag.2013.06.004>
- Mandujano M.C., Flores-Martínez A., Golubov J. y Ezcurra E. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist*, 47: 162-168. DOI: <https://doi.org/10.2307/3672902>
- Manning A.D., Fischer J., y Lindenmayer D.B. 2006. Scattered trees are keystone structures – Implications for conservation. *Biological Conservation*, 132(3): 311-321. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04023>
- Manson N.W.H. y 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.120997>
- Manson N.W.H., Mouillot D., Lee W.G. y Wilson J.B. 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>
- Måren I.E., Kapfer J., Aarrestad P.A., Grytnes J.-A. y Vandvik V. 2018. Changing contributions of stochastic and deterministic processes in community assembly over a successional gradient. *Ecology*, 99(1): 148-157. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.2052>
- Marteinsdóttir B. y Eriksson O. 2014. Plant community assembly in semi-natural grasslands and exarable fields: a trait-based approach. *Journal of Vegetation Science*, 25: 77-87. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12058>
- Martínez F.J., Dellapé P.M., Bisigato A.L. y Cheli G.H. 2021. Native shrubs and their importance for arthropod diversity in the southern Monte, Patagonia, Argentina. *Journal of Insect Conservation*. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00283-7>
- Martínez-Ramos M. 2016. *Implicaciones de la asociación de nodricismo sobre la biología reproductiva y establecimiento de nuevos individuos de Mammillaria carnea. (Tesis de maestría)*. Ciudad de México: Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Disponible en: <http://148.206.53.233/tesiuami/UAMI17439.pdf>
- Matthews T.J., Steinbauer M.J., Tzirkalli E., Triantis K.A. y Whittaker R.J. 2014. Thresholds and the species-area relationship: a synthetic analysis of habitat island datasets. *Journal of Biogeography*, 41: 1018-1028. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.12286>
- Mauseth J.D., Rebmann J.P. y Machado S.R. 2016. Extrafloral nectaries in cacti. *Cactus and Succulent Journal*, 88(4): 156-171. DOI: <https://doi.org/10.2985/015.088.0401>
- McGill B.J., Enquist B.J., Weither E. y Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4): 178-185. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Medianero E., Carrasco G., Pérez E., Araúz-Araúz B., Castaño-Meneses G. y Martínez-Torres A.O. 2017. Composición de la comunidad de artrópodos que habitan en el dosel en un bosque tropical de tierras bajas en Panamá. *Scientia*, 27(2): 51-67. Disponible en: <https://www.revistas.up.ac.pa/index.php/scientia/article/view/68>

- Miguel J. 2013. *Fauna de costras biológicas y suelo de islas de recursos formadas por Mimosa luisana, en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. (Tesis de Licenciatura)*. México, Distrito Federal: Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Disponible en: [https://repositorio.unam.mx/contenidos/fauna-de-costras-biologicas-y-suelo-de-islas-de-recursos-formadas-por-mimosa-luisana-en-el-valle-de-zapotitlan-salinas-p-356014?c=RvbaxD&d=false&q=\\*&i=2&v=1&t=search\\_1&as=0](https://repositorio.unam.mx/contenidos/fauna-de-costras-biologicas-y-suelo-de-islas-de-recursos-formadas-por-mimosa-luisana-en-el-valle-de-zapotitlan-salinas-p-356014?c=RvbaxD&d=false&q=*&i=2&v=1&t=search_1&as=0)
- Montaña C. 1992. The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology*, 80: 315-327. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261014>
- Montaño-Arias N.M., García-Sánchez R., Ochoa-de la Rosa G. y Monroy-Ata A. 2006. Relación entre la vegetación arbustiva, el mezquite y el suelo de un ecosistema semiárido en México. *Terra Latinoamericana*, 24(2): 193-205. Disponible en: <https://www.redalyc.org/pdf/573/57311108006.pdf>
- Moran V.C. y Southwood T.R.E. 1982. The guild composition of arthropod communities in trees. *Journal of Animal Ecology*, 51: 289-306. DOI: <https://doi.org/10.2307/4325>
- Moritz C., Meynard C.N., Devictor V., Guizien K., Labrune G., Guarini J.-M. y Mouquet N. 2013. Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. *Oikos*, 122: 1401-1410. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00377.x>
- Moro M.J., Pugnaire F.I., Haase P. y Puigdefábegas J. 1997. Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understory in a semiarid environment. *Functional Ecology*, 11: 425-431. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00106.x>
- Mouchet M., Guilhaumon F., Villéger S., Manson N.W.H., Tomasini J.-A. y Mouillot D. 2008. Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, 117: 794-800. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16594.x>
- Mouchet M.A., Villéger S., Manson N.W.H. y Mouillot D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24: 867-876. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Muro-Pérez G., Jurado E., Flores J. y Sánchez-Salas J. 2014. Effect of seed burial in different soils on the germination of three specially protected cactus species. *The Southwestern Naturalist*, 59: 344-348. DOI: <https://doi.org/10.1894/MLA-06.1>
- Muro-Pérez G., Jurado E., Flores J., Sánchez-Salas J., García-Pérez J. y Estrada E. 2012. Positive effects of native shrubs on three specially protected cacti species in Durango, México. *Plant Species Biology*, 27: 53-58. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00331.x>
- Nathan R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science*, 313(5788): 786-788. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1124975>
- Navarro-Cano J.A., Goberna M., Valiente-Banuet A. y Verdú M. 2016. Same nurse but different time: temporal divergence in the facilitation of plant lineages with contrasted functional syndromes. *Functional Ecology*, 30: 1854-1861. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12660>
- Nekola J.C. y White P.S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26: 867-878. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x>

- Nobel P.S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ollerton J. 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 741-758. Disponible en: [http://sea-entomologia.org/PDF/BOLETIN\\_26/B26-052-741.pdf](http://sea-entomologia.org/PDF/BOLETIN_26/B26-052-741.pdf)
- Osorio O., Valiente-Banuet A., Dávila P. y Medina R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad  $\beta$  en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 59: 35-58. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1504>
- Pakeman R.J. y Eastwood A. 2013. Shifts in functional traits and functional diversity between vegetation and seed bank. *Journal of Vegetation Science*, 24: 865-876. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01484.x>
- Palacios-Vargas J.G., Castaño-Meneses G., Gómez-Anaya J.A., Martínez-Yrizar A., Mejía-Recamier B.E. y Martínez-Sánchez J. 2007. Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3703-3717. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9109-7>
- Pallardy S.G. 2008. *Physiology of woody plants*. San Diego, California: Academic Press Elsevier.
- Pavoine S., Gasc A., Bonsall M. B. y Manson N.W.H. 2013. Correlations between phylogenetic and functional diversity: mathematical artefacts or true ecological and evolutionary process? *Journal of Vegetation Science*, 24: 781-793. <https://doi.org/10.1111/jvs.12051>
- Peres-Neto P.R., Legendre P., Dray S. y Borcard D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87(10): 2614-2625. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[2614:VPOSDM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2614:VPOSDM]2.0.CO;2)
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W.K., Craine J.M., Gurvich D.E., Urcelay C., Veneklaas E.J., Reich P.B., Poorter L., Wright I.J., Ray P., Enrico L., Pausas J.G., de Vos A.C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J.G., Thompson K., Morgan H.D., ter Steege H., van der Heijden M.G.A., Sack L., Blonder B., Poschold P., Vaieretti M.V., Conti G., Staver A.C., Aquino S. y Cornelissen J.H.C. 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61: 167-234. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Perroni-Ventura Y. 2007. *Islas de fertilidad en un ecosistema semiárido: nutrientes en el suelo y su relación con la diversidad vegetal (Tesis doctoral)*. Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología, A.C.
- Perroni-Ventura Y., Montaña C. y García-Oliva F. 2006. Relationship between soil nutrient availability and plant species richness in a tropical semi-arid environment. *Journal of Vegetation Science*, 17: 719-728. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02495.x>
- Petchey O.L. y Gaston K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5: 402-411. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
- Petchey O.L. y Gaston K.J. 2009. Effects on ecosystem resilience of biodiversity, extinctions, and the structure of regional species. *Theoretical Ecology*, 2: 177-187. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12080-009-0041-9>

- Piechnik D.A., Lawler S.P. y Martínez N.D. 2008. Food-web assembly during a classic biogeographic study: species' "trophic breadth" corresponds to colonization order. *Oikos*, 117: 665-674. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.15915.x>
- Pillar V.D., Blanco C.C., Müller S.C., Sosinski E.E., Joner F. y Duarte L.D.S. 2013. Functional redundancy and stability in plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 24: 963-974. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12047>
- PoWo. 2019. Plants of the World online. Royal Botanic Gardens, Kew. Disponible en: <https://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Pu Z., Daya P., Tan J. y Jiang L. 2014. Phylogenetic diversity stabilizes community biomass. *Journal of Plant Ecology*, 7(2): 176-187. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt071>
- Pugnaire F.I., Haase P., Puigdefábegas J., Cueto M., Clark S.C. y Incoll L.D. 1996. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos*, 76: 455-464. DOI: <https://doi.org/10.2307/3546339>
- Qian H. y Jiang L. 2014. Phylogenetic community ecology: integrating community ecology and evolutionary biology. *Journal of Plant Ecology*, 7(2): 97-100. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt077>
- Rahel F.J. 1990. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *The American Naturalist*, 136(3): 328-344. DOI: <https://doi.org/10.1086/285101>
- Ramírez-Amezcuca Y., Steinmann V.W., Arredondo-Amezcuca L. y Hernández-Cárdenas R.A. 2019. *Diversidad de formas de crecimiento en el ecosistema alpino de la Faja Volcánica Transmexicana* (ID: 193). Aguascalientes, México: Memorias del XXI Congreso Mexicano de Botánica.
- Ramírez-Arriaga E., Prámparo M.B., Nieto-Samaniego A.F. y Valiente-Banuet A. 2017. Eocene Mequitongo Formation palynoflora from the intertropical Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 246: 14-31. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2017.06.001>
- Ramírez-Arriaga E., Prámparo M.B., Nieto-Samaniego A.F., Martínez-Hernández E., Valiente-Banuet A., Macías-Romo C. y Dávalos-Álvarez O.G. 2014. Palynological evidence for Middle Miocene vegetation in the Tehuacán Formation of Puebla, Mexico. *Palynology*, 38: 1-27. DOI: <https://doi.org/10.1080/01916122.2013.802750>
- Raunkjær C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. London, UK: Oxford University Press.
- Rich P.M. 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews*, 5: 13-29. DOI: <https://doi.org/10.1080/02757259009532119>
- Ricotta C. 2005. A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 6: 479-486. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.baaec.2005.02.008>
- Ríos-Casanova L., Valiente-Banuet A. y Rico-Garay V. 2004. Las hormigas del valle de Tehuacán (Hymenoptera: Formicidae): una comparación con otras zonas áridas de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 20(1): 37-54. Disponible en: <https://www.redalyc.org/pdf/575/57520104.pdf>

- Rivas-Arancibia S.P. 2006. *Dinámica de comunidades de plantas anuales en una zona semiárida del trópico mexicano. Factores que moldean la estructura de estas comunidades (Tesis doctoral)*. México, Distrito Federal: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Disponible en: [https://repositorio.unam.mx/contenidos/dinamica-de-comunidades-de-plantas-anuales-en-una-zona-semiarida-del-tropico-mexicano-factores-que-modelan-la-estruct-76208?c=r68VYD&d=false&q=\\*&i=2&v=0&t=search\\_0&as=0](https://repositorio.unam.mx/contenidos/dinamica-de-comunidades-de-plantas-anuales-en-una-zona-semiarida-del-tropico-mexicano-factores-que-modelan-la-estruct-76208?c=r68VYD&d=false&q=*&i=2&v=0&t=search_0&as=0)
- Rivas-Arancibia S.P., Montaña C., Velasco J.X. y Zavala-Hurtado J.A. 2006. Germination responses of annual plants to substrate type, rainfall, and temperature in a semi-arid inter-tropical region in Mexico. *Journal of Arid Environments*, 67: 416-427. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2017.06.001>
- Rodríguez O.C.E. y Ezcurra E. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 45: 4-14.
- Root R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37(4): 317-350. DOI: <https://doi.org/10.2307/1942327>
- Rossi B.E. y Villagra P.E. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 14: 543-550. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02181.x>
- Ruiz T.G., Zaragoza S.R. y Cerrato R.F. 2008. Fertility islands around *Prosopis laevigata* and *Pachycereus hollianus* in the drylands of Zapotitlán Salinas, México. *Journal of Arid Environments*, 72: 1202-1212. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.12.008>
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. México Distrito Federal, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Disponible en: [https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx\\_Cont.pdf](https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf)
- Salgado-Negret B. (Ed.). 2016. *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Salmerón A., González A. y Geada G. 2016. Tipos funcionales de plantas según su respuesta a las perturbaciones en un bosque semidecídulo micrófilo costero de Cuba Oriental. *Bosque*, 37(1): 135-145. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002016000100013>
- Sandoval-Pérez A.L., Camargo-Ricalde S.L., Montaña N.M., García-Oliva F., Alarcón A., Montaña-Arias S.A. y Esperón-Rodríguez M. 2016. Biocrusts, inside and outside resource islands of *Mimosa luisana* (Leguminosae), improve soil carbon and nitrogen dynamics in a tropical semiarid ecosystem. *European Journal of Soil Biology*, 74: 93-103. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2016.03.006>
- Santiago-García R.J., Molina S., Sollins P. y Van Bloem S.J. 2008. The role of nurse trees in mitigating fire effects on tropical dry forest restoration: a case study. *Journal of the Swedish Academy of Sciences*, 37(7): 604-608. DOI: <https://doi.org/10.1579/0044-7447-37.7.604>
- SAS. 2010. JMP® Version 9.0.1. SAS Institute Inc. USA

- Schwinning S., Sala O.E., Loik M.E. y Ehleringer J.R. 2004. Thresholds, memory, and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141: 191-193. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1683-3>
- Serremejane R., Cañedo-Argüelles M., Prat N., Mykrä H., Muotka T. y Bonada N. 2017. Do metacommunities vary through time? Intermittent rivers as model systems. *Journal of Biogeography*, 44: 2752-2763. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13077>
- Shipley B., De Bello F., Cornelissen J.H.C., Laliberté E., Laughlin D.C. y Reich P.B. 2016. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180: 923-931. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3549-x>
- Siefert A., Violle C., Chalmandrier L., Albert A.H., Taudiere A., Fajardo A., Aarssen L.W., Baraloto C., Carlucci M.B., Cianciaruso M.V., *et al.* 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18: 1406-1419. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12508>
- Snyder K.A. y Tartowski S.L. 2006. Multi-scale temporal variation in water availability: implications for vegetation dynamics in arid and semi-arid ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 65: 219-234. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.06.023>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* New York, NY: W.H. Freeman and Company.
- Soliveres S., Maestre F.T., Berdugo M. y Allan E. 2015. A missing link between facilitation and plant species coexistence: nurses benefit generally rare species more than common ones. *Journal of Ecology*, 103(5): 1183-1189. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12447>
- Soliveres S., Maestre F.T., Bowker M.A., Torices R., Quero J.L., García-Gómez M., Cabrera O., Cea A.P., Coaguila D., Eldridge D.J., Espinosa C.I., Hemmings F., Monerris J.J., Tighe M., Delgado-Baquerizo M., Escolar C., García-Palacios P., Gozalo B., Ochoa V., Blones J., Derak M., Ghiloufi W., Gutiérrez J.R., Hernández R.M. y Noumi Z. 2014. Functional traits determine plant-plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(4): 164-173. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.05.001>
- Sosa V. y Dávila, P. 1994. Una evaluación del conocimiento florístico de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 81: 749-757. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399919>
- Sosa V. y Vásquez-Cruz M. 2019. *Las geofitas mexicanas: endemismo y diversidad filogenética.* Aguascalientes, México: Memorias del XXI Congreso Mexicano de Botánica.
- Srivastava D.S., Cadotte M.W., MacDonald A.A.M., Marushia R.G. y Mirotnick N. 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15: 637-648. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x>
- Srivastava D.S., Kolasa J., Bengtsson J., Gonzalez A., Lawler S.P., Miller T.E., Munguia P., Romanuk T., Schneider D.C. y Trzcinski M.K. 2004. Are natural microcosm useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 379-384. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.010>

- Suzán H., Nabhan G.P. y Patten D.T. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science*, 7: 635-644. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236375>
- Tautenhahn S., Migliavacca M. y Kattge J. 2020. News on intra-specific trait variation, species sorting, and optimality theory for functional biogeography and beyond. *New Phytologist*, 228: 6-10. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16846>
- Ter Braak C.J.F. y Verdonschot P.F.M. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences*, 57(3): 255-289. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00877430>
- Tessel S.M., Palmquist K.A., Peet R.K. 2016. Species-area relationships. En: Gibson D. (Ed.). *Oxford Bibliographies in Ecology*. New York: Oxford University Press. DOI: <https://doi.org/10.1093/OBO/9780199830060-0147>
- Tewksbury J.J. y Lloyd J.D. 2001. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia*, 127: 425-434. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420000614>
- The Plant List. 2013. Versión 1.1 [consultado Ene 2018]. Disponible en: <http://www.theplantlist.org/>
- Tielbörger K. y Kadmon R. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81(6): 1544-1553. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1544:TEVTTB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1544:TEVTTB]2.0.CO;2)
- Timms L.L., Bowden J.J., Summerville K.S. y Buddle C.M. 2013. Does species-level resolution matter? Taxonomic sufficiency in terrestrial arthropod biodiversity studies. *Insect Conservation and Diversity*, 6: 453-462. DOI: <https://doi.org/10.1111/icad.12004>
- Tongway D.J., Cortina J. y Maestre F.T. 2004. Heterogeneidad espacial y gestión de medios semiáridos. *Ecosistemas*, 13: 2-15. Disponible en: <https://revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/218>
- Tonkin J.D., Bogan M.T., Bonada N., Rios-Touma B. y Lytle D.A. 2017. Seasonality and predictability shape temporal species diversity. *Ecology*, 98(5): 1201-1216. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.1761>
- Tropicos.org. 2018. Missouri Botanical Garden [consultado Ene 2018]. Disponible en: <http://www.tropicos.org>
- Uludag A., Aksoy N., Yazlik A., Arslan Z.F., Yazmis E., Üremis I., Cossu T.A., Groom Q., Pergl J., Pysek P. y Brundu G. 2017. Alien flora of Turkey: checklist, taxonomic composition and ecological attributes. *Neobiota*, 53: 61-85. DOI: <https://doi.org/10.3897/neobiota.35.12460>
- Utsumi S. 2013. Evolutionary community ecology of plant-associated arthropods in terrestrial ecosystems. *Ecological Research*, 28(3): 359-371. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11284-013-1042-0>
- Valiente-Banuet A. y Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology*, 79: 961-971. DOI: <https://doi.org/10.2307/2261091>
- Valiente-Banuet A. y Verdú M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10: 1029-1036. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01100.x>



- Valiente-Banuet A., Bolongaro-Crevenna A., Briones O., Ezcurra E., Rosas M., Nuñez H., Barnard G. y Vazquez E. 1991a. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 2: 15-20. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235893>
- Valiente-Banuet A., Vite F. y Zavala-Hurtado J.A. 1991b. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2: 11-14. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235892>
- Vandermeer J., Granzow de la Cerda I., Perfecto I., Boucher D., Ruiz J. y Kaufmann A. 2004. Multiple basins of attraction in a tropical forest: evidence for nonequilibrium community structure. *Ecology*, 85: 575-579. DOI: <https://doi.org/10.1890/02-3140>
- Vásquez-Valderrama M. y Solorza-Bejarano J. 2018. Agrupación funcional de especies vegetales para la restauración ecológica de ecosistemas de montaña, Bogotá, Colombia. *Colombia Forestal*, 21(1): 5-17. DOI: <https://doi.org/10.14483/2256201X.11730>
- Villéger S., Mason N. y Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8): 2290-2301. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Violle C., Enquist B.J., McGill B.J., Jiang L., Albert C.H., Hulshof C., Jung V. y Messier J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(4): 244-252. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.11.014>
- Violle C., Navas M-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. y Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Volf M., Hrcek J., Julkunen-Tiitto R. y Novotny V. 2015. To each its own: differential response of specialist and generalist herbivores to plant defense in willows. *Journal of Animal Ecology*, 84: 1123-1132. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12349>
- Volf M., Redmond C., Albert A.J., Bogousse-Pinguet Y.L., Biella P., Götzenberger L., Hrázský Z., Janeček S., Klimesová J., Leps J., Sebelíková L., Vlasatá T. y de Bello F. 2016. Effects of long- and short-term management on the functional structure of meadows through species turnover and intraspecific trait variability. *Oecologia*, 180: 941-950. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3548-y>
- Wang J., Shen J., Wu Y., Tu C., Soininen J., Stegen J.C., He J., Liu X., Zhang L. y Zhang E. 2013. Phylogenetic beta diversity in bacterial assemblages across ecosystems: deterministic versus stochastic processes. *International Society for Microbial Ecology*, 7: 1310-1321. DOI: <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.30>
- Ward J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, 58: 236-244. DOI: <https://doi.org/10.1080/01621459.1963.10500845>
- Weller S. 2010a. *Plantas de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, vol. I. Especies de Puebla*. México, Distrito Federal: Peace Corps México-USAID.
- Weller S. 2010b. *Plantas de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, vol. II. Oaxaca y otras especies de Puebla*. México, Distrito Federal: Peace Corps México-USAID.
- Westoby M. y Wright I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(5): 261-268. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.004>

- Wilson D.S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, 73(6): 1984-2000. DOI: <https://doi.org/10.2307/1941449>
- Wilson J.B. 2011. The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science*, 22: 184-195. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01226.x>
- Wimp G. M., Martinsen G.D., Floate K.D., Bangert R.K. y Whitham T.G. 2005. Plant genetic determinants of arthropod community structure and diversity. *Evolution*, 59(1): 61-69. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00894.x>
- Winter M., Devictor V. y Schweiger O. 2013. Phylogenetic diversity and nature conservation: were are we? *Trends in Ecology and Evolution*, 28(4): 199-204. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.015>
- Wootton J.T. 2010. Experimental species removal alters ecological dynamics in a natural ecosystem. *Ecology*, 91(1): 42-48. DOI: <https://doi.org/10.1890/08-1868.1>
- Yang Z., Guo H., Zhang J. y Du G. 2013. Stochastic and deterministic processes together determine alpine meadow plant community composition on the Tibetan Plateau. *Oecologia*, 171: 495-504. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2433-6>
- Yang Z.P., Zhang Q., Wang Y.L., Zhang J.J. y Chen M.C. 2011. Spatial and temporal variability of soil properties under *Caragana microphylla* shrubs in the northwestern Shanxi Loess Plateau, China. *Journal of Arid Environments*, 75(6): 538-544. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.01.007>
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall.
- Zavala-Hurtado J.A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica*, 7: 99-120.
- Zavala-Hurtado J.A., Valverde P.L., Díaz-Solís A., Vite F. y Portilla E. 1996. Vegetation-environment relationships based on a life forms classification in a semiarid region of Tropical Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 44(2): 561-570. Disponible en: <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/21648>
- Zhang A., Liu R. y Huang L. 2020. Effects of shrub revegetation on ground-active arthropod diversity and trophic structure in the Tengger desert. *European Journal of Soil Biology*, 101: 103246. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2020.103246>
- Zhao H.-L. y Liu R.-T. 2013. The “bug island” effect of shrubs and its formation mechanism in Horqin Sand Land, Inner Mongolia. *Catena*, 105: 69-75. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2013.01.009>
- Zobel M. 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science*, 27: 8-18. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>

## APÉNDICES

**APÉNDICE 1.** Lista florística de las especies protegidas bajo el dosel de *Prosopis laevigata* en el Jardín Botánico Helia Bravo Hollis, Zapotitlán Salinas, Puebla. Distribución: EM= endémica a México; EV= endémica al valle de Tehuacán-Cuicatlán. Ciclo o historia de vida: A= anual, B= bianual y P= perenne. Hábito: A= árbol; Ar= arbusto; C=cespitoso; E= enredadera; H= hierba; R= rastrero y S= suculento. Se señalan las abundancias de las especies para cada estación, los valores representan el número de individuos. Los valores entre paréntesis señalan la abundancia relativa (%). Los valores entre corchetes señalan las sinonimias taxonómicas [sinónimo]. El asterisco denota a las especies sin registro previo bajo mezquites\*.

ESPECIES PROTEGIDAS	DISTRIBUCIÓN	CICLO	HÁBITO	ABUNDANCIA	
				SECAS	LLUVIAS
ACANTHACEAE					
<i>Justicia ramosa</i> (Oerst.) V. A. W. Graham [ <i>Siphonoglossa ramosa</i> Oerst.]		P	H	37 (1.13)	37 (0.49)
<i>Ruellia hirsutoglandulosa</i> (Oerst.) Hemsl.	EM	P	Ar	7 (0.21)	7 (0.1)
AMARANTHACEAE					
cf. <i>Guilleminea densa</i> (Willd. ex Schult.) Moq.*		P	R	235 (7.19)	290 (3.95)
<i>Gomphrena</i> cf. <i>serrata</i> L. [ <i>G.</i> cf. <i>decumbens</i> Jacq.]		A	H	-	8 (0.11)
<i>Iresine</i> aff. <i>latifolia</i> (M. Martens & Galeotti) Benth. & Hook.f.* [ <i>I.</i> aff. <i>calea</i> (Ibantz) Standl.]		P	Ar	2 (0.06)	5 (0.07)
ANACAMPSEROTACEAE					
<i>Talinopsis frutescens</i> A. Gray*		P	Ar	21 (0.64)	29 (0.39)
ASPARAGACEAE					
<i>Agave kerchovei</i> Lem.*	EM	P	S	3 (0.09)	5 (0.07)
<i>Agave macroacantha</i> Zucc.*	EV	P	S	2 (0.06)	13 (0.17)
<i>Agave marmorata</i> Roezl*	EM	P	S	107 (3.27)	117 (1.59)
<i>Agave peacockii</i> Croucher*	EV	P	S	3 (0.09)	5 (0.07)
ASTERACEAE					
<i>Flaveria ramosissima</i> Klatt*	EV	A	H	-	3073 (41.87)
<i>Gymnolaena oaxacana</i> (Greenm.) Rydb.*	EV	P	Ar	1 (0.03)	1 (0.01)

APÉNDICE 1. (Continúa).

ESPECIES PROTEGIDAS	DISTRIBUCIÓN	CICLO	HÁBITO	ABUNDANCIA	
				SECAS	LLUVIAS
ASTERACEAE					
<i>Jefea</i> aff. <i>pringlei</i> (Greenm.) Strother*	EV	P	Ar	5 (0.15)	11 (0.15)
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.*		P	H	1 (0.03)	3 (0.04)
<i>Sanvitalia fruticosa</i> Hemsl.	EV	P	H	94 (2.87)	125 (1.70)
<i>Sidneya</i> aff. <i>pinnatilobata</i> (Sch. Bip.) E.E. Schill. & Panero [ <i>Viguiera</i> aff. <i>pinnatilobata</i> (Sch. Bip.) S. F. Blake]	EV	P	Ar	8 (0.24)	28 (0.38)
<i>Trixis pringlei</i> B. L. Rob. & Greenm.*	EM	P	Ar	3 (0.09)	2 (0.03)
<i>Verbesina</i> aff. <i>neotenoriensis</i> B. L. Turner*	EV	P	Ar	-	3 (0.04)
<i>Viguiera dentata</i> (Cav.) Spreng.		P	Ar	107 (3.27)	134 (1.82)
BORAGINACEAE					
<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray*		A	H	6 (0.18)	10 (0.14)
<i>Varronia curassavica</i> Jacq.* [ <i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. & Schult.]		P	Ar	4 (0.12)	8 (0.11)
BROMELIACEAE					
<i>Hechtia</i> aff. <i>podantha</i> Mez		P	S	9 (0.27)	15 (0.20)
BURSERACEAE					
<i>Bursera</i> cf. <i>schlechtendalii</i> Engl.*		P	Ar	-	1 (0.01)
CACTACEAE					
<i>Cephalocereus tetetzo</i> (F.A.C. Weber ex J.M. Coult.) Diguet [ <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (F. A. C. Weber ex K. Schum.) Backeb.]	EV	P	S	63 (1.92)	63 (0.86)
<i>Coryphantha pallida</i> Britton & Rose	EM	P	S	132 (4.04)	147 (2)
<i>Cylindropuntia tunicata</i> (Lehm.) F. M. Knuth		P	S	2 (0.06)	12 (0.16)
<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link & Otto	EM	P	S	1 (0.03)	1 (0.01)
<i>Ferocactus flavovirens</i> (Scheidw.) Britton & Rose*	EV	P	S	4 (0.12)	5 (0.07)
<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton & Rose [ <i>Ferocactus recurvus</i> (Mill.) Borg]	EM	P	S	62 (1.89)	62 (1.06)

APÉNDICE 1. (Continúa).

ESPECIES PROTEGIDAS	DISTRIBUCIÓN	CICLO	HÁBITO	ABUNDANCIA	
				SECAS	LLUVIAS
CACTACEAE					
<i>Lemaireocereus hollianus</i> (F. A. C. Weber) Britton & Rose [ <i>Pachycereus hollianus</i> (F.A.C. Weber ex J.M. Coult.) Buxb.]	EV	P	S	-	1 (0.01)
<i>Mammillaria carnea</i> Zucc. ex Pfeiff.	EM	P	S	1288 (39.42)	1587 (21.62)
<i>Mammillaria haageana</i> Pfeiff.	EM	P	S	158 (4.84)	189 (2.57)
<i>Mammillaria sphaelata</i> Mart.	EV	P	S	10 (0.31)	17 (0.23)
<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart. ex Pfeiff.) Console	EM	P	S	73 (2.23)	81 (1.10)
<i>Opuntia</i> aff. <i>pilifera</i> F. A. C. Weber*	EM	P	S	12 (0.37)	21 (0.29)
<i>Opuntia pubescens</i> H. L. Wendl. ex Pfeiff.*		P	S	25 (0.76)	3 (0.04)
<i>Peniocereus viperinus</i> (F. A. C. Weber) Buxb.	EV	P	S	1 (0.03)	2 (0.03)
CANNABACEAE					
<i>Celtis pallida</i> Torr.*		P	A	9 (0.27)	8 (0.11)
CRASSULACEAE					
<i>Thompsonella minutiflora</i> (Rose) Britton & Rose*	EM	P	S	14 (0.43)	7 (0.09)
CONVOLVULACEAE					
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.*		P	Ar	8 (0.24)	8 (0.11)
<i>Ipomoea arborescens</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) G. Don*		P	A	-	1 (0.01)
<i>Jacquemontia</i> aff. <i>smithii</i> B. L. Rob. & Greenm.*		P	E	3 (0.09)	8 (0.11)
CUCURBITACEAE					
cf. <i>Doyerea emetocathartica</i> Grosourdy ex Bello*		P	E	3 (0.09)	3 (0.04)
EUPHORBIACEAE					
<i>Acalypha monostachya</i> Cav.*		P	H	1 (0.03)	5 (0.07)
<i>Euphorbia</i> aff. <i>cumbrae</i> Boiss.*		A	H	-	117 (1.59)
<i>Euphorbia jaliscensis</i> B. L. Rob. & Greenm.*		P	H	-	1 (0.01)

APÉNDICE 1. (Continúa).

ESPECIES PROTEGIDAS	DISTRIBUCIÓN	CICLO	HÁBITO	ABUNDANCIA	
				SECAS	LLUVIAS
LEGUMINOSAE					
<i>Dalea carthagenensis</i> (Jacq.) J. F. Macbr.*		P	Ar	11 (0.33)	19 (0.26)
<i>Erythrostemon melanadenius</i> (Rose) Gagnon & G.P. Lewis* [ <i>Caesalpinia melanadenia</i> (Rose) Standl.]	EV	P	Ar	5 (0.15)	5 (0.07)
<i>Mimosa luisana</i> Brandegee	EV	P	Ar	1 (0.03)	4 (0.05)
<i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz & Pav.) Hawkins		P	A	35 (1.07)	25 (0.34)
<i>Prosopis laevigata</i> (Willd.) M. C. Johnst.		P	A	4 (0.12)	52 (0.71)
<i>Vachellia constricta</i> (Benth.) Seigler & Ebinger* [ <i>Acacia constricta</i> A. Gray]		P	Ar	3 (0.09)	1 (0.01)
cf. <i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H. M. Hern.*		P	Ar	2 (0.06)	16 (0.22)
LOASACEAE					
<i>Mentzelia hispida</i> Willd.	EM	P	E	1 (0.03)	7 (0.09)
MALPIGHIACEAE					
<i>Echinopterys eglandulosa</i> (A. Juss.) Small*	EM	P	Ar	7 (0.21)	28 (0.38)
MALVACEAE					
<i>Herissantia crispa</i> (L.) Brizicky*		P	H	18 (0.55)	26 (0.35)
<i>Hibiscus phoeniceus</i> Jacq.*		P	Ar	1 (0.03)	2 (0.03)
<i>Sida</i> cf. <i>cordifolia</i> L.*		A	H	-	1 (0.01)
NYCTAGINACEAE					
<i>Allionia choisyi</i> Standl.*		P	R	21 (0.64)	18 (0.24)
<i>Mirabilis viscosa</i> Cav.*		P	Ar	2 (0.06)	1 (0.01)
OROBANCHACEAE					
<i>Orobanche ludoviciana</i> Nutt.* [ <i>Aphyllon ludovicianum</i> (Nutt.) A. Gray]		P	S	-	1 (0.01)

APÉNDICE 1. (Continúa).

ESPECIES PROTEGIDAS	DISTRIBUCIÓN	CICLO	HÁBITO	ABUNDANCIA	
				SECAS	LLUVIAS
POACEAE					
<i>Heteropogon contortus</i> (L.) P. Beauv. ex Roem. & Schult.*		P	C	-	14 (0.19)
<i>Muhlenbergia cenchroides</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) P. M. Peterson* [ <i>Aegopogon cenchroides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.]		A	C	25 (0.77)	35 (0.48)
cf. <i>Muhlenbergia versicolor</i> Swallen*		P	C	83 (2.54)	68 (0.92)
<i>Sporobolus</i> aff. <i>pyramidatus</i> (Lam.) C. L. Hitchc.		A	C	403 (12.34)	463 (6.31)
POLEMONIACEAE					
<i>Loeselia coerulea</i> (Cav.) G. Don	EM	B	H	2 (0.06)	15 (0.20)
PORTULACACEAE					
<i>Portulaca pilosa</i> L.*		P	H	21 (0.64)	56 (0.76)
SAPINDACEAE					
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.*		P	E	3 (0.09)	5 (0.07)
SIMAROUBACEAE					
<i>Castela tortuosa</i> Liebm.		P	Ar	81 (2.48)	140 (1.91)
SOLANACEAE					
<i>Lycium</i> cf. <i>americanum</i> Jacq.* [ <i>L.</i> cf. <i>nodosum</i> Miers]		P	Ar	-	9 (0.12)
<i>Lycium geniculatum</i> Fernald* [ <i>Grabowskia geniculata</i> (Fernald) C. L. Hitchc.]	EV	P	Ar	2 (0.06)	5 (0.07)
<i>Solanum houstonii</i> Martyn* [ <i>S. tridynamum</i> Dunal]	EM	P	Ar	-	4 (0.05)
TALINACEAE					
<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn.*		A	H	4 (0.12)	5 (0.07)
VERBENACEAE					
<i>Lantana camara</i> L.		P	Ar	5 (0.15)	8 (0.11)
<i>Lippia organoides</i> Kunth [ <i>L. graveolens</i> Kunth]		P	Ar	3 (0.09)	7 (0.09)

APÉNDICE 1. (Continúa).

ESPECIES PROTEGIDAS	DISTRIBUCIÓN	CICLO	HÁBITO	ABUNDANCIA	
				SECAS	LLUVIAS
VITACEAE					
<i>Cissus</i> sp.		P	E	-	4 (0.05)
<b>Total</b>				3267	7338



**APÉNDICE 2.** Lista de la artropofauna registrada bajo el dosel de *Prosopis laevigata* durante la estación seca en el Jardín Botánico de Zapotitlán, Puebla. Se señalan las abundancias de las morfoespecies (Msp.), los valores representan el número de individuos y entre paréntesis señalan la abundancia relativa (%). ND = no determinado.

CLASE	ORDEN	FAMILIA	ESPECIE/MORFOESPECIE	ID	GREMIO TRÓFICO	ABUNDANCIA
Arachnida	Araneae	Araneidae	Araneae–Araneidae sp. 1	Msp.–01	depredadores	3 (0.191)
Arachnida	Araneae	ND	Araneae sp. 1	Msp.–03	depredadores	6 (0.382)
Arachnida	Araneae	ND	Araneae sp. 2	Msp.–04	depredadores	1 (0.064)
Arachnida	Araneae	Salticidae	Araneae–Salticidae sp. 1	Msp.–02	depredadores	2 (0.127)
Arachnida	Trombidiformes	Cunaxidae	Trombidiformes–Cunaxidae sp. 1	Msp.–05	depredadores	1 (0.064)
Arachnida	Trombidiformes	Eupodidae	Trombidiformes–Eupodidae sp. 1	Msp.–06	depredadores	3 (0.191)
Arachnida	Trombidiformes	Nanorchestidae	Trombidiformes–Nanorchestidae sp. 1	Msp.–07	depredadores	1 (0.064)
Arachnida	Trombidiformes	Trombidiidae	Trombidiformes–Trombidiidae sp. 1	Msp.–08	depredadores	5 (0.318)
Collembola	Entomobryomorpha	Entomobryidae	<i>Seira bipunctata</i> (Packard, 1873)	Msp.–09	detritófagos	709 (45.130)
Collembola	Entomobryomorpha	Entomobryidae	<i>Seira</i> sp.	Msp.–10	detritófagos	157 (9.994)
Collembola	Entomobryomorpha	Entomobryidae	Entomobryomorpha–Entomobryidae sp 1	Msp.–11	detritófagos	1 (0.064)
Collembola	Symphyleona	Dicyrtomidae	<i>Ptenothrix</i> sp.	Msp.–12	detritófagos	1 (0.064)
Insecta	Coleoptera	Anthicidae	Coleoptera–Anthicidae sp. 1	Msp.–13	polífagos	2 (0.127)
Insecta	Coleoptera	Carabidae	Coleoptera–Carabidae sp. 1	Msp.–14	depredadores	1 (0.064)
Insecta	Coleoptera	Elateridae	Coleoptera–Elateridae sp. 1	Msp.–15	polífagos	1 (0.064)
Insecta	Coleoptera	Scolytidae	<i>Ocyota</i> sp.	Msp.–16	polífagos	1 (0.064)
Insecta	Coleoptera	Scolytidae	Scolytidae–Scolytinae sp. 1	Msp.–17	polífagos	2 (0.127)
Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	<i>Oligota</i> sp.	Msp.–18	depredadores	1 (0.064)
Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	<i>Ptalandria</i> sp.	Msp.–19	polífagos	1 (0.064)
Insecta	Coleoptera	Staphylinidae	Coleoptera–Staphylinidae sp. 1	Msp.–20	polífagos	1 (0.064)
Insecta	Diptera	Cecidomyiidae	Diptera–Cecidomyiidae sp. 1	Msp.–21	fitófagos	147 (9.357)
Insecta	Diptera	Chironomidae	Diptera–Chironomidae sp. 1	Msp.–22	detritófagos	1 (0.064)
Insecta	Diptera	Culicidae	Diptera–Culicidae sp. 1	Msp.–23	depredadores	2 (0.127)

APÉNDICE 2. (Continúa).

CLASE	ORDEN	FAMILIA	ESPECIE/MORFOESPECIE	ID	GREMIO TRÓFICO	ABUNDANCIA
Insecta	Diptera	Drosophilidae	<i>Drosophila</i> sp.	Msp.-24	fitófagos	10 (0.637)
Insecta	Diptera	Muscidae	Diptera–Muscidae sp 1	Msp.-25	polífagos	41 (2.610)
Insecta	Diptera	ND	Diptera sp. 1	Msp.-28	ND	1 (0.064)
Insecta	Diptera	Tephritidae	Diptera–Tephritidae	Msp.-26	fitófagos	1 (0.064)
Insecta	Diptera	Tipulidae	Diptera–Tipulidae	Msp.-27	detritógafos	2 (0.127)
Insecta	Hemiptera	Aphididae	Hemiptera–Aphididae sp. 1	Msp.-29	fitófagos	81 (5.156)
Insecta	Hemiptera	Cicadellidae	Hemiptera–Cicadellidae sp. 1	Msp.-30	fitófagos	4 (0.255)
Insecta	Hemiptera	Pentatomidae	Hemiptera–Pentatomidae sp. 1	Msp.-31	fitófagos	2 (0.127)
Insecta	Hymenoptera	Aphelinidae	Hymenoptera–Aphelinidae sp. 1	Msp.-32	parasitoides	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Aphelinidae	Hymenoptera–Aphelinidae sp. 2	Msp.-33	parasitoides	6 (0.382)
Insecta	Hymenoptera	Aphelinidae	Hymenoptera–Aphelinidae sp. 3	Msp.-34	parasitoides	14 (0.891)
Insecta	Hymenoptera	Chalcididae	Hymenoptera–Chalcididae sp. 1	Msp.-35	parasitoides	2 (0.127)
Insecta	Hymenoptera	Cynipidae	Hymenoptera–Cynipidae sp. 1	Msp.-36	fitófagos	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Diapriidae	Hymenoptera–Diapriidae sp. 1	Msp.-37	parasitoides	6 (0.382)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Aphaenogaster punctaticeps</i> MacKay, 1989	Msp.-38	polífagos	5 (0.318)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Atta texana</i> (Buckley, 1860)	Msp.-39	micófagos	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Brachymyrmex musculus</i> Forel, 1899	Msp.-40	polífagos	40 (2.546)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus rubrithorax</i> Forel, 1899	Msp.-41	polífagos	128 (8.148)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus</i> sp. 1	Msp.-42	polífagos	3 (0.191)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus</i> sp. 2	Msp.-43	polífagos	5 (0.318)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Cephalotes</i> sp. 1	Msp.-44	micófagos	2 (0.127)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Dorymyrmex insanus</i> (Buckley, 1866)	Msp.-45	polífagos	25 (1.591)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Forelius keiferi</i> Wheeler, 1934	Msp.-46	polífagos	5 (0.318)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Leptothorax</i> sp. 1	Msp.-47	polífagos	2 (0.127)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Linepithema humile</i> (Mayr, 1868)	Msp.-48	polífagos	2 (0.127)

APÉNDICE 2. (Continúa).

CLASE	ORDEN	FAMILIA	ESPECIE/MORFOESPECIE	ID	GREMIO TRÓFICO	ABUNDANCIA
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Pheidole</i> sp. 1	Msp.-49	polífagos	4 (0.255)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Pheidole</i> sp. 2	Msp.-50	polífagos	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Pheidole</i> sp. 3	Msp.-51	polífagos	3 (0.191)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Pogonomyrmex barbatus</i> (Smith, 1858)	Msp.-52	fitófagos	56 (3.565)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	Msp.-53	depredadores	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius, 1804)	Msp.-54	depredadores	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis</i> sp. 1	Msp.-55	polífagos	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Temnothorax</i> sp. 1	Msp.-56	depredadores	14 (0.891)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Temnothorax</i> sp. 2	Msp.-57	depredadores	10 (0.637)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Temnothorax</i> sp. 3	Msp.-58	depredadores	2 (0.127)
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	<i>Tetramorium bicarinatum</i> (Nylander, 1846)	Msp.-59	depredadores	3 (0.191)
Insecta	Hymenoptera	Mutillidae	Hymenoptera–Mutillidae sp. 1	Msp.-60	fitófagos	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	ND	Hymenoptera–Apoidea sp. 1	Msp.-69	ND	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	ND	Hymenoptera–Chalcidoidea sp. 1	Msp.-70	ND	2 (0.127)
Insecta	Hymenoptera	ND	Hymenoptera–Vespoidea sp. 3	Msp.-71	ND	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Sapygidae	Hymenoptera–Sapygidae sp. 1	Msp.-61	parasitoides	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Signiphoridae	Hymenoptera–Sygniphoridae sp. 1	Msp.-62	parasitoides	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Signiphoridae	Hymenoptera–Sygniphoridae sp. 2	Msp.-63	parasitoides	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Tiphiidae	Hymenoptera–Tiphiidae sp. 1	Msp.-64	parasitoides	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Trichogrammatidae	Hymenoptera–Trichogrammatidae sp. 1	Msp.-65	parasitoides	2 (0.127)
Insecta	Hymenoptera	Vespidae	Hymenoptera–Vespidae sp. 1	Msp.-66	polífagos	2 (0.127)
Insecta	Hymenoptera	Vespidae	Hymenoptera–Vespidae sp. 2	Msp.-67	polífagos	1 (0.064)
Insecta	Hymenoptera	Vespidae	Hymenoptera–Vespidae sp. 4	Msp.-68	polífagos	1 (0.064)
Insecta	Isoptera	Termitidae	Isoptera–Termitidae sp. 1	Msp.-72	fitófagos	1 (0.064)
Insecta	Lepidoptera	Gelechiidae	Lepidoptera–Gelechiidae sp. 1	Msp.-73	fitófagos	1 (0.064)

APÉNDICE 2. (Continúa).

CLASE	ORDEN	FAMILIA	ESPECIE/MORFOESPECIE	ID	GREMIO TRÓFICO	ABUNDANCIA
Insecta	Lepidoptera	ND	Lepidoptera sp. 1	Msp.-74	ND	1 (0.064)
Insecta	Lepidoptera	ND	Lepidoptera sp. 2	Msp.-75	ND	1 (0.064)
Insecta	Lepidoptera	ND	Lepidoptera sp. 3	Msp.-76	ND	2 (0.127)
Insecta	Neuroptera	ND	Neuroptera sp. 1	Msp.-77	ND	1 (0.064)
Insecta	Orthoptera	Eumastacidae	Orthoptera–Eumastacidae sp. 1	Msp.-78	fitófagos	1 (0.064)
Insecta	Orthoptera	Gryllidae	Orthoptera–Gryllidae sp. 1	Msp.-79	polífagos	2 (0.127)
Insecta	Orthoptera	ND	Orthoptera sp. 1	Msp.-80	ND	1 (0.064)
Insecta	Thysanoptera	ND	Thysanoptera sp. 1	Msp.-82	ND	6 (0.382)
Insecta	Thysanoptera	Thripidae	<i>Frankliniella</i> sp.	Msp.-81	fitófagos	3 (0.191)
<b>Total</b>	13	39		82	6	1571 (100)



Ecología

## Los microcosmos de *Prosopis laevigata* albergan una alta diversidad florística en el valle de Zapotitlán, Puebla

### *Microcosmos of Prosopis laevigata harbor a high floristic diversity in the Zapotitlan Valley, Puebla*

Luis Alberto Bernal-Ramírez <sup>a, b</sup>, José Alejandro Zavala-Hurtado <sup>b, \*</sup>, Monserrat Jiménez <sup>a, b</sup>, Zenón Cano-Santana <sup>c</sup> y Juan Fornoni <sup>d</sup>

<sup>a</sup> Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apartado postal 55535, 09340 Ciudad de México, México

<sup>b</sup> Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apartado postal 55535, 09340 Ciudad de México, México

<sup>c</sup> Laboratorio de Interacciones y Procesos Ecológicos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, 04510 Ciudad de México, México

<sup>d</sup> Laboratorio de Interacción Planta-Animal, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-275, 04510 Ciudad de México, México

\*Autor para correspondencia: jazh@xanum.uam.mx (J.A. Zavala-Hurtado)

Recibido: 5 abril 2018; aceptado: 2 septiembre 2018

#### Resumen

En ambientes xéricos, la presencia de árboles o arbustos, generalmente leguminosas, promueve la existencia de parches con mayores concentraciones de recursos, como los nutrientes liberados por la descomposición de la hojarasca, y un microambiente particular que favorece el incremento de la diversidad vegetal. Este trabajo contribuye tanto al reconocimiento de la flora de los microcosmos del mezquite *Prosopis laevigata*, como a la relación existente entre la riqueza, diversidad y abundancia de estas plantas, con la estructura arbórea del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Se marcaron 70 árboles, se calculó el área de sus copas y se realizó un reconocimiento taxonómico de la flora presente bajo éstas durante las temporadas de lluvias y secas. Se encontraron 76 y 62 especies en lluvias y secas, respectivamente. En ambas estaciones, Asteraceae, Cactaceae y Leguminosae registraron la mayor riqueza específica. Mientras que el número de individuos difirió entre estaciones. La cobertura y altura de los mezquites tienen influencia directa sobre la riqueza y diversidad de especies protegidas, lo que concuerda con la idea generalizada de que la disminución de la incidencia solar es un factor importante en el proceso de facilitación. Estos resultados refuerzan la hipótesis de que las leguminosas son plantas facilitadoras, con un papel crucial en la conservación de los recursos vegetales.

*Palabras clave:* Facilitación; Riqueza de especies; Nodrizas; Arquitectura arbórea; Estacionalidad

ISSN versión electrónica: 2007-8706; Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (4.0) <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2662>

DOI: <https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2662>

APÉNDICE 4. Comprobante de aprobación del examen de grado doctoral.



Casa abierta al tiempo  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00117  
Matrícula: 2133801646

Estructura comunitaria de microcosmos en un ecosistema semiárido intertropical en México.



Con base en la Legislación de la Universidad Autónoma Metropolitana, en la Ciudad de México se presentaron a las 11:00 horas del día 9 del mes de septiembre del año 2021 POR VÍA REMOTA ELECTRÓNICA, los suscritos miembros del jurado designado por la Comisión del Posgrado:

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO  
DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI  
DR. ENRIQUE JURADO YBARRA  
DR. JOEL DAVID FLORES RIVAS  
DR. ZENON CANO SANTANA

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD  
DE: LUIS ALBERTO BERNAL RAMÍREZ

LUIS ALBERTO BERNAL RAMÍREZ  
ALUMNO

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

MTRA. ROSALÍA SERRANO DE LA PAZ  
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTE

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

VOCAL

DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI

VOCAL

DR. ENRIQUE JURADO YBARRA

VOCAL

DR. JOEL DAVID FLORES RIVAS

SECRETARIO

DR. ZENON CANO SANTANA

El presente documento cuenta con la firma -autógrafa, escaneada o digital, según corresponda- del funcionario universitario competente, que certifica que las firmas que aparecen en esta acta - Temporal, digital o dictamen- son auténticas y las mismas que usan los c.c. profesores mencionados en ella