



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZALEZ  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias

PATRONES DE MORFOLOGIA FOLIAR Y FORMAS DE  
CRECIMIENTO DE LAS FABACEAE EN LA REGION DE  
NIZANDA (OAXACA), MEXICO

Comisionados a leer que hemos revisado el trabajo escrito:  
"Patrones de morfología foliar y formas de crecimiento de  
las Fabaceae en la región de Nizanda (Oaxaca), México"  
realizado por Irma Ixchel López Olvera

destinero de cuenta 09717810-0, quien cubrió los créditos de la carrera de:  
Biología

Dicho trabajo cumple con los requisitos

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**B I O L O G A**

P R E S E N T A :

**IRMA IXCHEL LOPEZ OLVERA**

Director de Tesis: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Proprietario: Dra. Teresa Torresan Salgado

Proprietario: Dr. Alfonso Octavio Delgado Salinas

M. en C. en Biología: Eusebio Alberto Pérez García

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

M. en C. en Biología: José Antonio Pérez

Centro Departamental de  
Biología

SECRETARÍA DE



SECRETARÍA DE



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

2005



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:  
"Patrones de morfología foliar y formas de crecimiento de  
las Fabaceae en la región de Nizanda (Oaxaca), México."

realizado por Irma Ixchel López Olvera

con número de cuenta 09713510-8 , quien cubrió los créditos de la carrera de:  
Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

**Atentamente**

Director de Tesis Propietario Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Propietario Dra. Teresa Terrazas Salgado

Propietario Dr. Alfonso Octavio Delgado Salinas

Suplente M. en Ecol. Bas. Eduardo Alberto Pérez García

Suplente M. en C. Noé Velázquez Rosas

*[Handwritten signatures: Teresa Terrazas Salgado, Alfonso Octavio Delgado Salinas, Eduardo Alberto Pérez García, Noé Velázquez Rosas]*

**Consejo Departamental de  
BIOLOGIA**

M. en C. ~~Juan Manuel Rodríguez Chávez~~

*[Handwritten signature of Juan Manuel Rodríguez Chávez]*

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGIA

A mis abuelitos: Pe, Elenita, Ernes y Mario,

a mis papás

y a todas las personas que quiero.

*“Ya pueden hablar de la fama, el honor, el placer, la riqueza, todo es basura si se  
compara con el afecto.”*  
Charles Darwin

## Agradecimientos

Un agradecimiento especial al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por todo su tiempo dedicado a este trabajo, por su amistad y por todas sus enseñanzas. También, por ser una maestro que disfruta enseñar y que transmite su amor por la biología.

Al M. en Ecol. Bás. Eduardo Alberto Pérez García por todas las críticas y comentarios sobre este trabajo, pero además por su amistad, su atención, su enorme ayuda y sus ánimos.

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado, al Dr. Alfonso O. Delgado Salinas y al M. en C. Noé Velázquez Rosas por su tiempo, sus comentarios y sugerencias que enriquecieron este trabajo.

A mi mamá, Irma Olvera Rosas, la mejor mamá del mundo y la mujer que más admiro; por toda su comprensión, su confianza, por enseñarme a ser una persona fuerte y sobretodo por todo su amor. A mi papá, Arturo López Ramírez por todo su apoyo y cariño. Los quiero mucho.

A mi hermano, César A. López Olvera, por compartir conmigo tantos años agradables y por ser un apoyo en mi vida.

A toda mi familia que siempre me ha apoyado, en especial a Esperanza Rosas, Elena Ramírez, Ernesto Olvera y Mario López, por todos sus cuidados, por su amor incondicional y por la fortuna de tenerlos conmigo. A Olga, Alicia y Luis Ernesto Olvera Rosas, y a Lourdes López Ramírez por su cariño y por todo lo que he aprendido de ellos.

A Orlando Suárez López por su amor, por darme muchos ánimos, por toda su comprensión y por estar siempre que lo necesito.

A todos mis amigos Zahie, Mariana, Miriam, Alejandra, Carlos, Melissa, Loana Diana, Fernando García, Riyad, Rami, Fernando Reyes, Aramis, Iván y Andrés por su amistad, por escucharme y por todos los momentos bonitos que he vivido con cada uno de ellos. Y también a Priscila, Mariel, Lefteris, Camacho, Germán, Bety, Rodrigo, Brian, Edgardo, Ana, Jack, Marco, Fausto, Ileri, Juan, Marín y todos los que me faltan, que de alguna u otra manera han sido parte de mi vida.

A Adina Chain, José Antonio Sierra y Hugo Tovar por su apoyo, por su ayuda en este trabajo, por ser unos excelentes hermanos académicos y por su amistad.

Al grupo de Ecología y Diversidad Vegetal, en especial a todos los involucrados en el proyecto de Nizanda, por compartir conmigo este tiempo de trabajo. A todas las personas del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, a Marco Antonio Romero, Oswaldo Núñez e Irene Sánchez por su ayuda técnica y por todo el apoyo que me han brindado. De igual forma quiero agradecer a Paty, Yuriana, Iván, Carlos, Nancy, Beto y Edwin quienes de alguna manera han sido parte importante de este trabajo. A toda la gente que me ayudó en el trabajo de campo: Lalo, Jorge, Toño, Hugo, Liliana, Mari, Edwin, Erick y Dino.

A la gente de Nizanda, en especial a la familia Reyes Manuel por permitirme trabajar con todas sus atenciones en ese lugar tan hermoso.

A todos los maestros del taller de Ecología, Restauración y Regeneración Natural: los Doctores Zenón Cano, Silvia Castillo, Teresa Valverde, Consuelo Bonfil, Irma Trejo y la M. en C. Irene Pisanty por sus comentarios a lo largo de la realización de esta tesis, pero también por enseñarme lo hermoso de la Ecología. Agradezco a todos los buenos maestros que he tenido a lo largo de la carrera.

Al fondo sectorial CONACyT–SEMARNAT (Proyecto C01-0267) por la financiación de este trabajo y por la beca de estudios que me otorgó. Asimismo, a la Dirección General del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México que me permitió obtener una beca a través del proyecto PAPIIT- IN221503.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, para mi la mejor Universidad, que ha sido mi casa por muchos años, y donde he crecido académica y profesionalmente.

# Índice

<b>Agradecimientos</b>	<b>iii</b>
<b>Resumen</b>	<b>v</b>
<b>Abstract</b>	<b>vi</b>
<b>Capítulo I. Introducción</b>	<b>1</b>
1.1 Presentación	1
1.2. Importancia ecológica de las hojas	2
1.2.1 Niveles de análisis de la morfología foliar	2
1.2.2 Efecto de los factores ambientales sobre la morfología foliar	4
1.3. Formas de crecimiento y su relación con el ambiente	7
1.4. Efectos filogenéticos en el análisis de la morfología foliar	8
1.5. Influencia de la heterogeneidad ambiental sobre la vegetación	10
1.6. Planteamiento del problema y objetivos	11
<b>Capítulo II. Métodos</b>	<b>13</b>
2.1 Sitio de Estudio	13
2.1.1. Selva baja caducifolia (SBC)	15
2.1.2. Sabana (Sab)	16
2.1.3. Selva mediana (SM)	17
2.2. Grupo de estudio	17
2.3. Método	18
2.3.1. Formas de crecimiento	18
2.3.2. Características foliares	18
2.3.3. Análisis estadístico	22
<b>Capítulo III. Resultados</b>	<b>24</b>
3.1. Formas de crecimiento	24
3.2. Características foliares y tipo de vegetación	25
3.2.1. Características morfométricas	25
3.2.2. Características morfológicas	29
3.3. Características foliares y formas de crecimiento	32

3.3.1. Hojas	32
3.3.2. Foliolos	35
3.4. Análisis de clasificación	36
<b>Capítulo IV. Discusión y Conclusiones</b>	<b>39</b>
4.1. Formas de crecimiento y su relación con la vegetación	39
4.2. Características foliares y su relación con la vegetación	41
4.3. Relación entre los atributos foliares y las formas de crecimiento	45
4.4. Características foliares y filogenia	46
4.5. Hoja vs. Foliolo ¿cuál medir?	50
4.6. Conclusiones	51
<b>Literatura citada</b>	<b>53</b>
<b>Apéndice I</b>	<b>61</b>
<b>Apéndice IIa</b>	<b>63</b>
<b>Apéndice IIb</b>	<b>64</b>

## Resumen

En una región tropical estacionalmente seca del sur de México se analizaron los espectros de formas de crecimiento de las Fabaceae en tres tipos de vegetación (selva mediana [SM], selva baja caducifolia [SBC] y sabana), y se estudiaron los patrones foliares para esta familia en la sabana y la SBC, con el fin de analizar diferencias en morfología adaptativa entre estos tipos de vegetación. Los patrones foliares se analizaron en dos niveles (hoja completa y foliolo). Una alta frecuencia de incendios y el carácter somero y oligotrófico del suelo de la sabana hacen que en esta comunidad el nivel de estrés para las plantas sea mayor que en la SBC, la cual se establece sobre suelos más desarrollados. Los espectros de formas de crecimiento difirieron entre las tres comunidades. En la sabana predominaron especies de porte pequeño, tanto herbáceas (42%) como arbustivas (31%); en contraste, en la SBC dominaron los árboles (56%) y las trepadoras (19%), y en la SM los árboles (67%) y los arbustos (20%). La morfología foliar también estuvo relacionada con el tipo de vegetación: en la sabana las hojas y los foliolos tuvieron tamaños más pequeños y una masa foliar específica (MFE) mayor que en la SBC. El índice de forma de la lámina (longitud / ancho de la lámina) fue mayor en las hojas de la SBC, pero menor en los foliolos de esta comunidad, que en las hojas de la sabana. Algunas características (forma general, del ápice y de la base del foliolo) no difirieron entre comunidades. Se encontró una marcada heteromorfia (área del foliolo mayor / área del foliolo más pequeño), más acentuada en la SBC, que indica un cierto grado de especialización de los foliolos. Las características foliares también estuvieron relacionadas con las formas de crecimiento. En general, los resultados muestran una relación entre los caracteres estudiados y el tipo de comunidad, a pesar de que las condiciones climáticas en las que se desarrollan son exactamente iguales para ambas comunidades, y permiten concluir que en el ambiente más estresante las plantas exhiben una marcada reducción en su tamaño vegetativo.

## Abstract

In order to compare the adaptive morphology of Fabaceae between vegetation types, growth form patterns were analyzed for three contrasting communities (tropical semi-evergreen forest [TSF], tropical dry forest [TDF] and savanna), and leaf trait patterns were examined for this family in two communities (savanna and TDF), in a seasonally dry tropical region of southern Mexico. Foliar patterns were analyzed at two levels (whole leaf and leaflet). A high fire frequency and the shallow and oligotrophic soils of the savanna make of this community a more stressing system for plants than the TDF, which develops on deeper soils. Growth form spectra differed between communities. In the savanna small-sized plant prevailed, both herbaceous (42%) and shrubby (31%); in contrast, in the TDF trees (56%) and climbers (19%) dominated, whereas in the TSF trees (67%) and shrubs (20%) prevailed. Leaf morphology was also related to vegetation type: in the savanna leaves and leaflets were smaller and had a larger specific leaf mass than in the TDF. Blade-form index (blade length / width) was larger in TDF leaves, but smaller in TDF leaflets, than in the savanna. Some traits (leaflet shape, apex and base) did not differ between communities. The degree of heteromorphy (largest leaflet's area / smallest leaflet's area) was large, even more in the TDF, indicating a considerable degree of specialization among leaflets. Leaf traits were also related to growth forms. Overall, the results show a clear relationship between the studied traits and community type, although both communities develop under identical climatic conditions, and lead to the conclusion that the most stressful environment for plants exhibit a marked reduction in the vegetative size.

# Capítulo I. Introducción

## 1.1 Presentación

La fisonomía y la estructura de la vegetación reflejan la suma de todos los factores del hábitat (Webb, 1968). Esto se debe a que las plantas mantienen una relación muy estrecha con el ambiente en el que viven, de modo que sus características morfológicas y funcionales constituyen adaptaciones a su medio, permitiéndoles tolerar condiciones adversas y asegurando la permanencia de sus poblaciones (Bannister, 1976; Orians y Solbrig, 1977; Gurevitch, 1992; Ricklefs y Miller, 2000). Entre las adaptaciones morfológicas más trascendentes de las plantas se encuentran las formas de crecimiento y la morfología foliar.

La enorme importancia que tienen las hojas para las plantas radica en que en ellas se llevan a cabo dos procesos fundamentales para la vida vegetal: la fotosíntesis y la transpiración. Por ello, las hojas están sometidas a numerosas y fuertes presiones de selección, lo cual se refleja en la existencia de una enorme variedad de formas, tamaños y características anatómicas (Givnish, 1984). Los estudios de la relación entre el ambiente y las características foliares han demostrado la existencia de patrones morfológicos y estructurales para muchos hábitats (Bongers y Popma, 1990; Reich *et al.*, 1999; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002). Dichos patrones están influenciados por diversos factores como el régimen lumínico, la disponibilidad de agua, la intensidad del viento, la elevación y la herbivoría (Givnish, 1984; Pianka, 1994).

Además de la variación de las características foliares, en la naturaleza se pueden reconocer otras estrategias que participan en la relación de las plantas con su hábitat. En particular, una muy importante es la que se manifiesta en la variedad de formas de crecimiento, ya que ésta también refleja, en gran medida, el ambiente en el que se desarrollan las plantas (Bannister, 1976; Barbour *et al.*, 1999; Terradas, 2001).

El estudio de los patrones de morfología foliar y de formas de crecimiento es particularmente importante en hábitats caracterizados por una gran heterogeneidad ambiental, porque con esta información es posible entender mejor las adaptaciones de las plantas a las condiciones representadas en dichos hábitats (Klich, 2000). Sin embargo, en este tipo de análisis es necesario considerar el papel de la filogenia, ya

que muchos atributos de los seres vivos no son necesariamente adaptaciones a su ambiente actual, sino resultado de su historia evolutiva (Daubenmire, 1979).

El estudio que aquí se presenta constituye un intento por entender la correspondencia entre las características foliares y de formas de crecimiento, y la heterogeneidad ambiental. Para ello, se analizan los patrones observados en estos dos conjuntos de atributos en un paisaje climáticamente homogéneo, pero caracterizado por una amplia heterogeneidad edáfica y de disponibilidad de agua, en el que se desarrollan varios tipos de vegetación. Con el fin de proporcionar un control del posible efecto de la filogenia en el análisis, este estudio se restringió a especies de la familia Fabaceae (Cronquist, 1981), que es una de las más abundantes y mejor representada en la región de estudio.

## **1.2. Importancia ecológica de las hojas**

### *1.2.1 Niveles de análisis de la morfología foliar*

Las hojas son órganos cruciales en las plantas; en ellas se convierte la energía lumínica en energía química —proceso que sustenta la mayor parte de la vida en la tierra—, y se lleva a cabo la transpiración. Estos procesos determinan el crecimiento de las plantas (Zotz *et al.*, 2002) y por ello las hojas son su parte más productiva. El metabolismo de estos órganos, que son los expuestos a las condiciones aéreas, es muy activo (Klich, 2000; Terradas, 2001). A pesar de que las características foliares están determinadas sin duda por una base genética, las intensas presiones de selección a las que están sometidas resultan en distintos fenotipos según el ambiente en el que viven (Hickey, 1973; Bongers y Popma, 1990; Gurevitch, 1992; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002). Así, en la naturaleza se encuentra una gran variedad de formas de las láminas foliares que van desde lineales hasta redondeadas, una amplísima gama de tamaños y una multitud de diferencias relacionadas con otros aspectos; por ejemplo, la presencia o ausencia de recubrimientos y la configuración de la lámina, presentándose ya bien como hojas simples o como compuestas, por mencionar algunos (Givnish, 1984; Terradas, 2001).

En el siglo IV a.C., Teofrasto escribió el primer recuento conocido acerca de la variación de las hojas en diferentes climas (Krebs, 1985). Sin embargo, sólo en fechas mucho más recientes se comenzó a comprender cómo actúa la selección natural para

producir un tamaño óptimo de las hojas, de acuerdo con el ambiente en el que se encuentran. Numerosos estudios han analizado las relaciones entre el ambiente y las características foliares (Gentry, 1969; Givnish, 1984; Popma *et al.*, 1992; Velázquez-Rosas, 1997; Gregory-Wodzicki, 2000; Klich, 2000; Mendes *et al.*, 2001; Bosabalidis y Kofidis, 2002). En general, estos estudios han permitido reconocer patrones de características foliares influenciados por distintos factores ambientales, por ejemplo el clima, las características edáficas y los herbívoros. Los patrones de morfología foliar observados en la naturaleza pueden estudiarse a tres niveles: (1) dentro de una planta individual, (2) dentro de un taxón (especie, género, familia) que se presenta bajo distintas condiciones ambientales, o (3) entre los distintos taxones que forman una comunidad vegetal (Ricklefs y Miller, 2000).

La posición de la hoja en una planta determina, en gran medida, la diferenciación en la morfología foliar. Existen dos fuentes de variación importantes relacionadas con la exposición al sol: la posición de la rama en el árbol y la posición de la hoja en la rama (Bruschi *et al.*, 2003). En general, las hojas que crecen en la sombra presentan una mayor área foliar, un menor grosor de la lámina y son menos lobadas que las que están expuestas al sol (Talbert y Holch, 1957; Bruschi *et al.* 2003). Las hojas localizadas en las partes interiores de la copa del árbol sufren menor estrés ambiental que las situadas en una posición exterior, ya que estas últimas están sujetas a cambios bruscos de temperatura y a niveles mayores de radiación fotosintética, estrés hídrico y daño por herbívoros.

La diferenciación en las características foliares también ha sido observada entre individuos de un mismo taxón. Las características de un individuo de cierta especie corresponden al hábitat en el que se desarrolla, lo cual se interpreta como una adaptación a ese ambiente. Un ejemplo de esto es la reducción en el tamaño foliar en *Metrosideros polymorpha* Gaudich. (Geeske *et al.*, 1994) y en *Achillea lanulosa* Nutt. (Gurevitch, 1992) conforme disminuye la altitud. Esta última variable está relacionada con la temperatura y la humedad, las que a su vez afectan la morfología foliar, como se demostró en *Encelia farinosa* A. Gray, cuyas hojas son más pequeñas en sitios calientes y secos. Además, se ha demostrado con experimentos de jardín común que las características foliares son heredables en esta especie (Housman *et al.*, 2002).

Por último, en comunidades vegetales similares las características foliares pueden convergir, independientemente del taxón al que pertenezcan sus especies (Givnish, 1984; Reich *et al.*, 1999). En una comparación de las hojas del bosque tropical lluvioso de Los Tuxtlas (Veracruz, México) con otros bosques similares en distintas partes del mundo, Bongers y Popma (1990) encontraron características compartidas como un tamaño foliar mediano, un bajo peso foliar específico, una alta densidad estomática y la presencia de láminas delgadas. Asimismo, Velázquez-Rosas *et al.* (2002) reportan la prevalencia de hojas simples y elípticas con bordes enteros en varias comunidades de bosque mesófilo de montaña ubicadas a lo largo de un gradiente altitudinal, si bien observaron una variación importante en otras características.

### *1.2.2 Efecto de los factores ambientales sobre la morfología foliar*

La disponibilidad de agua es uno de los factores ambientales más importantes que intervienen en el crecimiento, desarrollo y productividad de las plantas, por lo que también influye sobre las características foliares (Navea *et al.*, 2002). Un ejemplo claro son las plantas del desierto, cuya supervivencia depende de su capacidad para mantener un balance hídrico adecuado (Fahmy, 1997). La poca disponibilidad de agua en estos sistemas, sumada a la fuerte radiación solar, da como resultado distintas formas y características superficiales de las hojas (Terradas, 2001).

La precipitación interactúa con la temperatura en su efecto sobre los atributos foliares y de hecho, se discute cuál de estos dos factores afecta más a las hojas. Wiemann *et al.* (1998) proponen que el tamaño foliar es el mejor predictor de la precipitación, mientras que Leigh (1975) y Dolph y Dilcher (1979) opinan que lo es de la temperatura. Dolph y Dilcher (1980) distinguieron zonas de distinta temperatura a partir del tamaño foliar. Como resultado de la estrecha relación entre los atributos foliares y estos dos factores ambientales, el margen de las hojas se ha utilizado para estimarlos en reconstrucciones paleoclimáticas. Por ejemplo, las dicotiledóneas con márgenes enteros dominan en ambientes tropicales y subtropicales, mientras que las especies con márgenes dentados lo hacen en ambientes templados (Bailey y Sinnott, 1916). Esta relación es menos fuerte en hierbas que en árboles, ya que el menor tamaño de las hierbas les confiere ventajas para resistir las variaciones ambientales.

La temperatura influye sobre el área foliar, aunque medir este efecto es difícil porque este atributo también es afectado por otros factores como la evaporación de agua y el intercambio de carbono (Parkhurst y Loucks, 1972). La interacción de estos factores ha sido explicada como el resultado de una disyuntiva entre hojas grandes y pequeñas, ya que la producción de las primeras es más costosa que la de las últimas. Las hojas grandes pueden estar en desventaja en ambientes calientes con radiación muy elevada; cuando la temperatura es muy alta se puede inhibir la fotosíntesis, ya que se acelera la transpiración, causando un mayor estrés hídrico en ellas (Chabot y Hicks, 1982). Por su parte, las hojas pequeñas tienen una superficie fotosintética reducida, de modo que pierden menos agua pero obtienen menores ganancias fotosintéticas. Parkhurst y Loucks (1972) realizaron un modelo para conocer el tamaño óptimo de estos órganos, para lo cual propusieron que el ambiente selecciona sus atributos de modo que se maximiza la eficiencia de la utilización del agua. Posteriormente, Givnish (1984) propuso un modelo sobre el tamaño óptimo de las hojas, basado en los beneficios (fotosíntesis) y costos (transpiración) para la planta; en él, el tamaño foliar óptimo es aquel que produce un mayor beneficio al menor costo. En congruencia con este modelo, en sitios áridos dominan hojas pequeñas cuya superficie de transpiración es reducida, mientras que en sitios con mucha humedad éstas son grandes.

La luz también ejerce una enorme influencia sobre el tamaño de las hojas (Niinemets *et al.*, 1999; Terradas, 2001). La masa foliar específica (MFE), una de las variables foliares funcionales más importantes, está relacionada con la luz, pues indica cuánta masa seca invierte una hoja para aumentar el área de captura de luz. Una especie con mayor MFE tiene una lámina ancha, venas más sobresalientes y un tejido más denso; se ha propuesto que estas características están presentes sobre todo en ambientes secos (Niinemets, 2001; Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004). Asimismo, la MFE está más relacionada con el potencial de evapotranspiración, la radiación solar y el déficit de presión de vapor que con la temperatura y la precipitación (Wright *et al.*, 2004). Una menor MFE está relacionada con una alta capacidad fotosintética por unidad de masa, y generalmente con altas concentraciones de N. Por esto, este tipo de hojas permiten respuestas más flexibles en los parches espaciales de luz y suelo (Westoby *et al.*, 2002). *Myrtus communis* constituye un ejemplo de esto, ya que exhibe

cierta plasticidad morfológica y fisiológica a diferentes niveles de luz ambiental (Mendes *et al.*, 2001). Al aumentar la densidad de la hoja, disminuye tanto la asimilación de compuestos por ésta, como la resistencia de la transferencia de CO<sub>2</sub>, ya que la hoja sufre muchas modificaciones anatómicas (Niinemets, 1999). La luz también influye sobre el tamaño de la hoja; en sitios en donde hay muy poca, el tamaño de la hoja aumenta. En contraparte, la luz excesiva puede dañar a los sistemas fotosintéticos de algunas plantas o causar un incremento en la transpiración (Terradas, 2001), por lo que en sitios con mucha radiación solar el tamaño de las hojas disminuye.

La variación en el tamaño de la hoja también está relacionada con variables geográficas como la altitud y la latitud, y climáticas como la precipitación. En relación con este último factor, el área foliar disminuye cuando sus valores son bajos (Dolph y Dilcher, 1980; Tang y Ohsawa, 1999). Otras características foliares cambian igualmente a lo largo de gradientes altitudinales (Gurevitch, 1992; Geeske *et al.*, 1994; Tang y Ohsawa, 1999; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002). Las diferencias de tamaño y forma de las hojas en altitudes contrastantes resultan de divergencias genéticas o de respuestas plásticas que constituyen una aclimatación a la temperatura (Gurevitch, 1992). Este atributo foliar es importante debido a que influye sobre su acomodo en las ramas del árbol, de tal forma que las hojas muy anchas de la base pueden encimarse provocando un autosombreado (Givnish, 1984). En sitios xerófitos las hojas tienen una base más ancha que en sitios méxicos, en donde la base suele ser más pequeña y puntiaguda.

A pesar de que la influencia del suelo sobre el área foliar parece ser mucho menor (Webb, 1968), la disponibilidad de nutrientes del suelo también juega un papel importante en el desarrollo de la hoja, puesto que las funciones del organismo dependen de ellos. Por tal razón, se ha propuesto que las adaptaciones a nivel anatómico están asociadas a los nutrientes en el suelo (Givnish, 1984; Turner, 1994).

Todos estos estudios demuestran la estrecha relación entre el ambiente y la morfología foliar (Givnish y Vermeij, 1976). Dada esta relación, su estudio es útil para delimitar comunidades (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002), diferenciar ecotipos (Krebs, 1985) y reconstruir paleoclimas (Bailey y Sinnott, 1916; Wiemann *et al.*, 1998; Gregory-Wodzicki, 2000), bajo el supuesto de que las especies encontradas en un determinado tipo de vegetación presentan similitudes morfológicas y anatómicas.

### **1.3. Formas de crecimiento y su relación con el ambiente**

Las formas de crecimiento de las plantas son la consecuencia de numerosas presiones de selección abióticas y bióticas (Orians y Solbrig, 1977; Housman *et al.*, 2002). Estos atributos permiten a las plantas mantener un compromiso estructural y funcional que a su vez minimiza costos contra beneficios (Ramsay y Oxley, 1997). Además, la forma de crecimiento determina en gran medida la capacidad de retención y captación de agua en una planta (Arias *et al.*, 2001).

En la naturaleza se han encontrado diferentes patrones de formas de crecimiento dependiendo del tipo de vegetación. Un ejemplo de ello son las selvas bajas caducifolias, en las que predominan árboles y enredaderas, aunque también se encuentran arbustos, hierbas y epífitas (Medina, 1995). Sin embargo, en comunidades del mismo tipo, la diversidad de formas de crecimiento puede variar en función de la precipitación. Por ejemplo, la diversidad de estas formas en un bosque lluvioso se reduce conforme disminuye la precipitación (Webb, 1968). Existe también variación a lo largo de gradientes altitudinales, lo cual está relacionado con la temperatura, la disponibilidad de agua y de otros nutrientes (Wang *et al.*, 2002).

Se esperaría que las plantas que tienen la misma forma de crecimiento presenten respuestas parecidas a las variaciones ambientales cuyos efectos sobre los procesos ecosistémicos dominantes sean similares. Por ello, es importante conocer las distintas formas de crecimiento presentes en una comunidad, pues esto permite valorar la función ecosistémica y comprender mejor los patrones de diversidad de especies en gradientes ambientales (Wang *et al.*, 2002). Las plantas arbóreas, con su gran porte y sus meristemos aéreos persistentes, están más expuestas a las influencias climáticas que las hierbas. La eficiencia de la utilización de agua ha sido más importante en la evolución de las hierbas que de las plantas leñosas (Parkhurst y Loucks, 1972), ya que su tamaño pequeño les confiere ventajas ante variaciones locales del ambiente en ciertos hábitats (Bailey y Sinnott, 1916). Al igual que en el caso de la morfología foliar, la variación en la formas de crecimiento puede presentarse incluso dentro de una especie, según el sitio donde se desarrolle. Por ejemplo, *Encelia farinosa* ilustra este punto, ya que presenta distintas formas de crecimiento dependiendo de su hábitat, ya sea un desierto o un ambiente costero (Housman *et al.*, 2002).

#### **1.4. Efectos filogenéticos en el análisis de la morfología foliar**

Además de las distintas formas y características moldeadas por el ambiente que presentan los organismos, existen otras que son resultado de la historia evolutiva de las especies, y que por lo tanto no están relacionadas con las particularidades de su ambiente inmediato.

No todos los caracteres son adaptativos, es decir, existen algunos que surgen únicamente por cambios en la estructura de los genes y que son heredados y conservados a lo largo de las generaciones (Daubenmire, 1979; Harvey y Pagel, 1991; Ackerly, 2004). Entre ellos, encontramos ciertas características que no difieren dentro y entre los linajes de las angiospermas, por ejemplo, el número de pétalos, la distinción de hojas simples o compuestas, o la simetría radial o bilateral. También existen caracteres que si bien pudieron haber surgido debido a presiones de selección, ahora se conservan por medio de la filogenia. Por ejemplo, los atributos foliares (tamaño foliar y masa foliar específica) de algunas especies de los chaparrales de California están más correlacionados con el linaje que con el tipo de vegetación (Ackerly, 2004).

A pesar de estas restricciones filogenéticas, se han reconocido numerosas características que presentan variaciones entre los distintos linajes y que están relacionadas con la plasticidad. La plasticidad fenotípica confiere a las especies éxito competitivo localmente, mientras que la variación genética hace posible que distintos organismos se establezcan y sobrevivan en diferentes condiciones. La plasticidad puede ser considerada en distintos niveles: a corto plazo, en un tiempo intermedio o a largo plazo. A mediano plazo pueden presentarse cambios en la morfología y fisiología como resultado de la aclimatación (Givnish, 2002), y por lo tanto, al hablar de la variación en las características morfológicas foliares y de las formas de crecimiento se hace referencia al concepto de plasticidad. Las distintas modificaciones que puede presentar un organismo traen consigo un gasto energético diferencial, por lo que es más fácil realizar algunas modificaciones sencillas como la apertura de estomas, que otras más complejas como modificar el ancho de una hoja (Givnish, 2002).

A veces las características foliares son utilizadas para realizar clasificaciones taxonómicas (Martínez-Cabrera *et al.*, 2003). Sin embargo, a pesar de que existen casos de familias de plantas con características foliares específicas (Hickey, 1973),

muchas veces las variaciones que presentan las especies están en función de sus hábitats. Aunque uno esperaría que en un cierto ambiente las hojas de las especies de una misma familia fueran las más parecidas (Popma *et al.*, 1992), en la naturaleza se observan hojas parecidas en plantas de linajes diferentes (sobre todo árboles), siempre y cuando estén sujetas a condiciones similares en diferentes regiones geográficas (Pianka, 1994). Por otra parte, se debe considerar que no todas las especies han sido afectadas por condiciones climáticas prevalecientes durante el mismo tiempo y que no todas las plantas responden de la misma forma y con la misma rapidez (Bailey y Sinnott, 1916).

Debido a que la mayoría de los estudios sobre características morfológicas se realizan con plantas de diferentes taxones, es difícil separar las fuentes de variación genética y de plasticidad (Gurevitch, 1992; Ackerly y Donoghue, 1998). De hecho, la plasticidad de las especies tiene límites genéticos (Terradas, 2001; Givnish, 2002). Al estudiar una sola familia de plantas, se tiene un cierto control de la historia evolutiva de las especies. Los estudios realizados en una sola especie o con plantas pertenecientes a un mismo taxón superior (*e.g.* género o familia) en distintas condiciones y bajo diferentes factores, permiten observar su plasticidad ante el ambiente, y así saber cuáles características están relacionadas con éste. Los estudios de especies y comunidades entre grupos taxonómicos, ya sea estrecha o lejanamente relacionados, han reportado patrones similares de características foliares (Reich *et al.*, 1999). Un ejemplo son las especies de la familia Fabaceae cuyas hojas son, en su gran mayoría, pinadas y presentan pulvínulos, estructuras capaces de conferir una extraordinaria movilidad a los folíolos y a las hojas completas. A pesar de estos rasgos compartidos, cada especie tiene hojas y folíolos con distintas características morfológicas y anatómicas, y esta variación suele estar claramente relacionada con el ambiente.

En el caso particular de las hojas compuestas, se ha considerado que este carácter tiene una base genética común en la familia, más que ser una función del ambiente (Gentry, 1969). No obstante, en su origen este rasgo sí puede representar una adaptación ambiental, ya que una planta de hojas grandes puede responder evolutivamente a una presión ambiental que favorece hojas menores, dando como resultado una hoja compuesta (Terradas, 2001). De hecho, esto puede explicar porqué

esta característica ha aparecido más de una vez en el linaje de las angiospermas (Sinha, 1997).

Los folíolos de las hojas compuestas pueden representar las unidades fisiológicas (Parkhurst y Loucks, 1972) y pueden ser más pequeños que las hojas simples, sin que una reducción del área de la hoja completa sea necesaria (Gentry, 1969). Con base en esto, se esperaría que el tamaño del folíolo determinado por el ambiente fuera menor que el tamaño de una hoja simple sometida a la misma influencia. Asimismo, las hojas compuestas no requieren una gran inversión en estructuras leñosas, lo que es ventajoso en sitios donde hay un rápido crecimiento vertical (Givnish, 1984). Además, estas hojas permiten reducir el daño por herbívoros o pueden mejorar la eficiencia de la transferencia de calor (Sinha, 1997). Esta parece ser la razón de que la proporción de especies con hojas compuestas aumente conforme disminuye la precipitación, haciendo que este carácter sea muy frecuente en zonas áridas.

### ***1.5. Influencia de la heterogeneidad ambiental sobre la vegetación***

Las distintas combinaciones de condiciones y recursos dan lugar a los diversos hábitats en los que viven las plantas, y cambian considerablemente de un lugar a otro (Daubenmire, 1979). La interacción del clima y la topografía genera variación en las condiciones físicas locales (Ricklefs y Miller, 2000). A esta interacción hay que añadir los cambios ambientales generados por los propios organismos, al modificar éstos algunas condiciones físicas; es decir, la heterogeneidad biótica también puede traer como consecuencia la heterogeneidad ambiental. Los factores ambientales se encuentran recíprocamente relacionados y son dinámicos, por lo que generalmente son impredecibles (Daubenmire, 1979).

La heterogeneidad ambiental se refleja de cierta forma en la vegetación, es decir, las plantas presentan diversas adaptaciones de acuerdo con las condiciones y recursos disponibles, los cuales se ven afectados por la combinación de los factores ambientales (Robert y Moravie, 2003). La diferenciación de la morfología foliar ocurre en gradientes microambientales y principalmente como resultado del estrés hídrico (Tang y Ohsawa, 1999). Las respuestas de desarrollo a la heterogeneidad ambiental, por ejemplo la gran

variación de características foliares, son importantes para la adaptación de la planta (Novoplansky, 1996), tanto a escala regional o mundial (Reich *et al.*, 1999). El estudio de Klich (2000) sobre la variación foliar en *Elaeagnus angustifolia* L. mostró que ésta constituye una respuesta a la heterogeneidad ambiental, que a su vez está relacionada con las estrategias ecológicas de esta especie.

### **1.6. Planteamiento del problema y objetivos**

Los espectros biológicos constituyen una forma útil de apreciar similitudes y diferencias entre comunidades bióticas (Rzedowski, 1978), y contribuyen a entender la diferenciación biológica en paisajes complejos (Pérez-García *et al.*, en prensa). Debido a que las características foliares y las formas de crecimiento reflejan la adaptación de las plantas a su ambiente, cabe preguntarse si existen patrones diferentes para cada unidad de vegetación en mosaicos ambientales de este tipo. Los estudios realizados hasta ahora en la región de Nizanda (Oaxaca) muestran que allí existe una gran heterogeneidad vegetacional asociada a variaciones edáficas e hídricas, a pesar de ser un sistema climáticamente homogéneo (Pérez-García *et al.*, 2001; Pérez-García y Meave, 2004). Por ello, constituye un sistema ideal para examinar de manera más fina las relaciones entre los atributos foliares y de formas de crecimiento, por un lado, y la heterogeneidad ambiental, por el otro. La pregunta central de este estudio es: ¿existe una relación entre el ambiente y las adaptaciones morfológicas de la familia Fabaceae?

Los objetivos de este estudio fueron: (1) describir los espectros de formas de crecimiento de las Fabaceae para las distintas unidades de vegetación presentes en la región, (2) describir el espectro de algunas de las características morfológicas y morfométricas de las Fabaceae en los dos tipos de vegetación mejor representados en la región: la sabana y la selva baja caducifolia, (3) determinar si difieren las características morfológicas y morfométricas de la hoja y los folíolos entre estas dos comunidades, y (4) determinar si existe alguna relación entre las formas de crecimiento y las características foliares de las Fabaceae.

Dado que el ambiente es un determinante fundamental de las características morfológicas de las plantas, como se demostró en la revisión de literatura presentada en esta sección, se planteó la hipótesis de que debería existir una reducción del tamaño

vegetativo en los hábitats con mayor estrés ambiental (hídrico), y que esta reducción debería manifestarse tanto en la forma de crecimiento como en los atributos foliares. Por otra parte, si las respuestas de estos dos atributos están correlacionadas, entonces era esperable que ciertos atributos foliares estuvieran significativamente asociados con algunos grupos de forma de crecimiento.

## Capítulo II. Métodos

### 2.1. Sitio de estudio

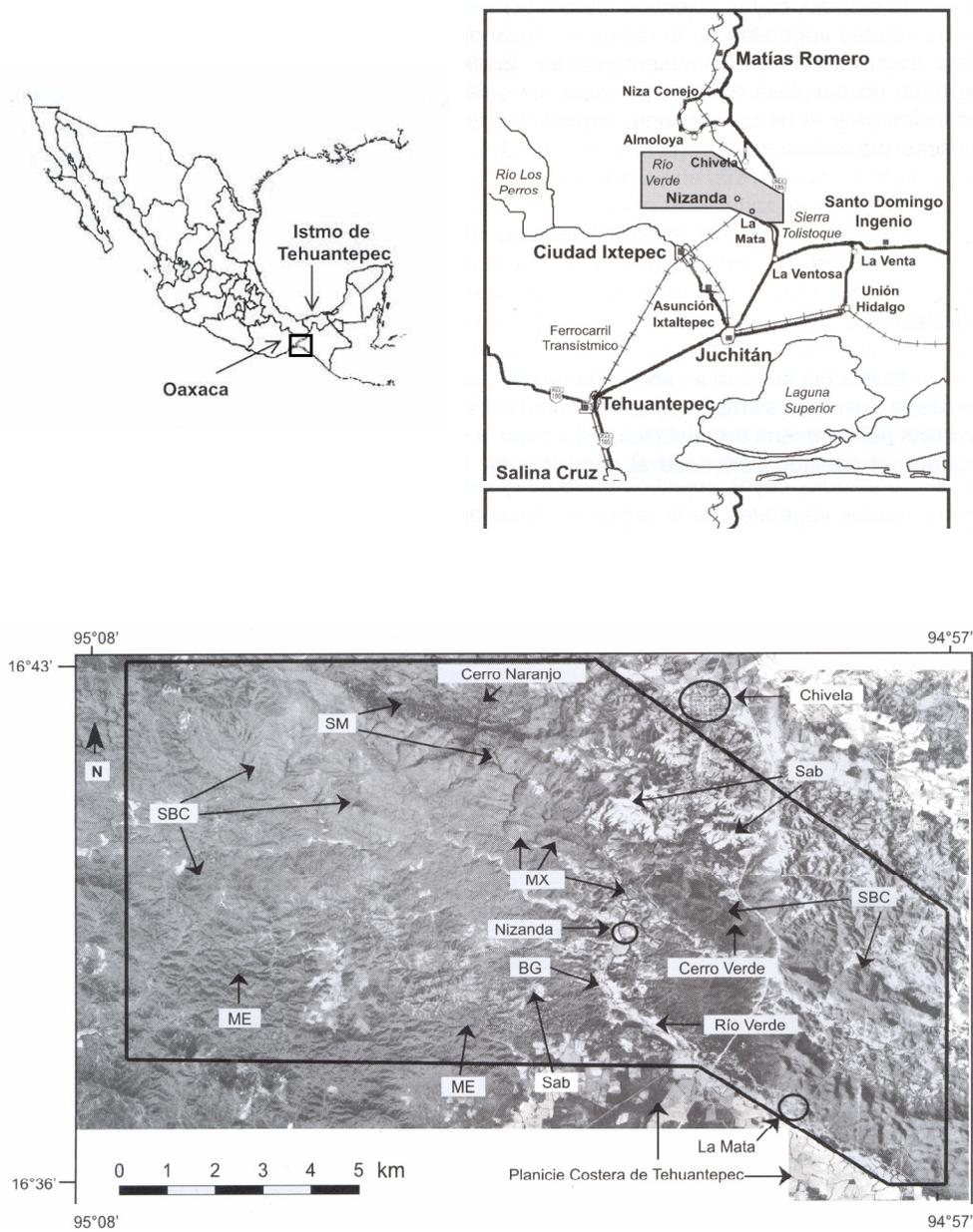
El estudio se realizó en la región aledaña al poblado de Nizanda (cuyo nombre oficial es Mena), ubicada en la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec, en el Distrito de Juchitán, Oaxaca (16° 39' 20" N, 95° 00' 40"). La región se ubica justo en la zona donde hacen contacto la Planicie Costera del Pacífico y las serranías transísmicas.

El clima de Nizanda es el menos lluvioso de los cálidos subhúmedos [Aw<sub>0</sub>(w)igw"], con dos máximos de precipitación pluvial en verano interrumpidos por un breve periodo de secas y con sequía prolongada durante la mitad fría del año (Pérez-García, 2002). De acuerdo con la información proveniente de estaciones meteorológicas cercanas, se estima que la precipitación total media anual es de 1000 mm, 90% de la cual se concentra entre mayo y octubre; la temperatura media anual es de 25°C. De noviembre a abril se presenta la época de secas. Según la carta de efectos climáticos regionales de la época de lluvias (Anónimo, 1985a), Nizanda se localiza entre las isoyetas de 800 y 1200 mm; la precipitación mayor se ubica en las partes altas como en los cerros Naranja, Cieneguilla y Mojón. En la época de secas se encuentra entre las isoyetas de 50 a 150 mm (Anónimo, 1985b).

Esta región recibe el impacto de vientos de gran velocidad, sobre todo entre septiembre y mayo, debido a que el Istmo de Tehuantepec es el único paso interoceánico de baja altitud en nuestro país (Chelton *et al.*, 2000), además de los que existen en América Central (Nicaragua y Panamá). Estos vientos influyen en el desarrollo vegetal, en particular en las crestas de los lomeríos, donde se ubican las sabanas (López-Olmedo, 2001), donde también tiene un efecto el tipo de suelo.

Por la región fluyen los arroyos Agua Tibia, Chilona, Mazahua y el "Río del Zapote", que drenan el agua de los manantiales y la proveniente de escurrimientos de los cerros y lomeríos. Su unión origina al único río dentro del área de estudio, conocido como Río Verde, el cual en su porción del arroyo del Agua Tibia es perenne e influente (Lebrija-Trejos, 2001).

En Nizanda predominan rocas del Mesozoico, específicamente complejos metamórficos (derivados de lutitas) y rocas calizas del Cretácico Inferior (Pérez-García,



**Figura 2.1.** Ubicación de la región de Nizanda, Oaxaca, México. Tomado de Pérez-García *et al.* (2001).

2002; Lebrija-Trejos, 2001). El tipo de suelo más común es Litosol, aunque también se presentan otros suelos como Feozem háplico, Regosol éutrico, Cambisol éutrico y Cambisol crómico. El paisaje de la zona está caracterizado por la presencia de lomeríos de esquistos junto con una serie de afloramientos de roca caliza. En general, el suelo de Nizanda es muy variable, ya que hay desde áreas con suelo poco profundo y con gravas superficiales, sobre todo en las cimas de los lomeríos, hasta suelos profundos y arenosos en las planicies aluviales, además del gradiente edáfico en las laderas de los cerros calizos (Pérez-García y Meave, 2004).

La heterogeneidad litológica está asociada con un mosaico vegetacional que se describe más adelante. Esto es particularmente evidente en dos de las comunidades en las que se centra el estudio: la selva baja caducifolia se desarrolla sobre suelo derivado de filitas y sobre roca caliza, mientras que la sabana se desarrolla sobre las partes altas de los lomeríos de filitas, donde las laderas son pronunciadas (hasta 40° de inclinación) y están moldeadas por erosión hídrica (López-Olmedo, 2001; Pérez-García *et al.*, 2001).

La región de Nizanda presenta una gran heterogeneidad de la cubierta vegetal (Pérez-García, 2002). En ella se distinguen distintos tipos de vegetación primaria, además de la vegetación secundaria y los sistemas agropecuarios, los cuales ocupan una porción considerable de la región. Pérez-García *et al.* (2001) delimitaron los siguientes tipos de vegetación utilizando criterios combinados de las clasificaciones de Miranda y Hernández-X. (1963) y de Rzedowski (1978): bosque de galería, matorral espinoso, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, vegetación acuática y subacuática, sabana, y selva baja caducifolia, aunque sólo las dos últimas cubren extensiones considerables. A continuación se ofrece una descripción más detallada de las tres comunidades en las que se llevó a cabo el estudio.

### *2.1.1. Selva baja caducifolia (SBC)*

En México este tipo de vegetación se localiza en regiones de baja altitud y con temperaturas cálidas (20–29°C; Rzedowski, 1978). En la región es el tipo de vegetación predominante, además de ser el más heterogéneo de la región, ya que se pueden observar dos variantes de acuerdo con el tipo de roca sobre la que se desarrolla: SBC

en roca caliza expuesta y SBC en suelo. A nivel general, su dosel se ubica a una altura de 7 m, pero ocasionalmente algunos árboles alcanzan 15 m. La cobertura supera 350%. Es común la presencia de plantas trepadoras, tanto herbáceas como leñosas. Cuando esta comunidad crece sobre lutitas, en ella dominan especies de Fabaceae y Mimosaceae, mientras que cuando se establece sobre roca caliza se encuentran especies capaces de desarrollarse en suelos escasos como *Bursera excelsa* (Kunth) Engl., *Jacaratia mexicana* A. DC. y *Pseudobombax ellipticum* (Kunth) Dugand, así como especies arbóreas rupícolas y otras plantas arborescentes (Pérez-García *et al.*, 2001).

### 2.1.2. Sabana (Sab)

A pesar de que se ha propuesto que las sabanas mexicanas son comunidades de origen antrópico, existen elementos que sugieren que la sabana de Nizanda es natural. Ésta presenta elementos florísticos exclusivos de este tipo de vegetación (López-Olmedo, 2001), se enfrenta a las limitaciones edáficas típicas de las sabanas naturales de otras regiones, y su área de distribución se ha mantenido constante desde hace al menos 30 años (Pérez-García *et al.*, 2001), a pesar de que actualmente allí se llevan a cabo actividades ganaderas muy intensamente. La sabana se presenta a manera de grandes manchones, pero en general se desarrolla en las partes más altas de los lomeríos de filitas, en donde el suelo está poco desarrollado y es oligotrófico. Observaciones de campo muestran que esta comunidad es afectada periódicamente por fuego. Al igual que en muchas otras sabanas, en ésta los árboles son raros y sólo se presentan en sitios aislados, mientras que arbustos como *Tephrosia nitens* Benth. son más comunes. La sabana está dominada por plantas de la familia Poaceae (26 especies), las cuales son por lo general amacolladas, aunque también abundan elementos de Fabaceae (25 especies), entre las que *Tephrosia nitens*, *Zornia reticulata* Sm. y *Z. megistocarpa* Mohlenbr. son exclusivas de la sabana; esta última especie presenta una distribución muy amplia en esta comunidad (López-Olmedo, 2001). Las formas de vida predominantes son las camefitas, aunque también se encuentran terofitas, geofitas y hemicriptofitas, lo cual indica que se trata de un ambiente restrictivo, especialmente por la falta de agua.

### 2.1.3. Selva mediana (SM)

La selva mediana se localiza principalmente a lo largo de los ríos y en general conforma franjas estrechas de vegetación. Su fenología foliar está ligada a la heterogeneidad de la humedad del suelo. Se distinguen dos tipos: selva mediana subcaducifolia, localizada en la orilla de los ríos estacionales y en el Cerro Naranjo, y selva mediana subperennifolia, localizada en la orilla de los ríos permanentes. Entre las especies dominantes de la SM subperennifolia hay especies asociadas con la vegetación ribereña, como *Andira inermis* (W. Wright) Kunth ex DC. (Fabaceae; Pérez-García *et al.*, 2001). En la SM subcaducifolia hay elementos típicos de selvas más húmedas.

## 2.2. Grupo de estudio

El grupo de estudio estuvo conformado por 33 especies de la familia Fabaceae. Esta familia es una de las más grandes entre las angiospermas y presenta una amplia distribución en el mundo, tanto en las regiones templadas, como en las tropicales y subtropicales. Si bien Cronquist (1981) considera a las Fabaceae como una familia, otros autores reconocen a este grupo como una subfamilia (Papilionoideae, Faboideae o Fabaceae *sensu stricto*; McVaugh, 1987; Chant, 1993; Zomlefer, 1994), perteneciente a la familia Leguminosae o Fabaceae *sensu lato*. Las Fabaceae abarcan dos tercios del total de especies de leguminosas. Se reconocen al menos 476 géneros y 14,000 especies (Doyle y Luckow, 2003); de ellos, en Nizanda se presentan 30 géneros y 57 especies (Pérez-García *et al.*, 2001). Esta riqueza hace de ella la segunda familia más diversa de la región y prácticamente se encuentran en todos los tipos de vegetación (excepto en vegetación acuática y matorral xerófito) y en sus variaciones.

Aunque la mayoría de las Fabaceae son hierbas, también encontramos arbustos y árboles (Chant, 1993). Según Cronquist (1981), las hojas de las Fabaceae son generalmente compuestas, alternas, y siempre una vez pinadas (McVaugh, 1987; Cronquist, 1981). Están provistas de estípulas y el peciolo tiene por lo regular una anatomía vascular compleja.

Las Fabaceae se subdividen en diez u once tribus, dependiendo del autor, y sus géneros se agrupan principalmente de acuerdo con el hábitat, la forma de las hojas y el grado de fusión de los estambres (Chant, 1993).

Muchas especies de Fabaceae son importantes para la fertilidad del suelo (Sousa *et al.*, 2001), debido a su capacidad de fijar nitrógeno atmosférico como resultado de su asociación con bacterias formadoras de nodos (Ritchie y Tilman, 1995). Por lo general, son especies pioneras y tienen un rápido crecimiento. Además, las Fabaceae tienen gran importancia económica, pues muchas de sus semillas y vainas son fuentes de alimentación de los humanos y los animales, y son ricas en proteínas y en minerales (Chant, 1993).

### **2.3. Método**

El muestreo se realizó en los dos tipos de vegetación predominantes de la región de Nizanda: la selva baja caducifolia y la sabana. Sin embargo, para el análisis de formas de crecimiento se incluyó a la selva mediana y la vegetación ribereña, considerándolas como un solo grupo (SM/VR). Aunque la intención inicial era trabajar con todas las especies de Fabaceae reportadas en Pérez-García *et al.* (2001), esto no se llevó a cabo debido a que no fue posible encontrar individuos de todas las especies durante la realización de este estudio.

#### **2.3.1. Formas de crecimiento**

Las especies fueron clasificadas en las siguientes categorías de forma de crecimiento: árboles, arbustos, hierbas, trepadoras leñosas, trepadoras herbáceas y rastreras herbáceas. La información en la que se basó dicha clasificación se obtuvo mediante observaciones de campo, ejemplares de herbario y consulta de la Flora de Guatemala (Standley y Steyermark, 1946) y en la Flora Novo-Galiciana (McVaugh, 1987).

#### **2.3.2. Características foliares**

##### **a) Selección de individuos y de hojas**

Los individuos se eligieron sobre recorridos a través de las distintas comunidades vegetales de la región. El número de individuos seleccionados dependió de la abundancia de cada especie, pero en general se utilizaron como mínimo cinco individuos por taxón.

Para la selección de hojas se cuidó que éstas fueran maduras, que no

presentaran daños por herbívoros o patógenos y que estuvieran expuestas al sol. Se obtuvieron 30 hojas por especie en cada tipo de vegetación. La forma de obtención del material foliar dependió del tamaño de la planta. Las hojas de hierbas, enredaderas, arbustos y árboles pequeños fueron cortadas a mano directamente de la planta, mientras que para las hojas de los árboles altos se utilizó una garrocha de colecta para bajar las ramas. Después de cortarlas se colocaron en la prensa, anotando la fecha de colecta y el tipo de vegetación. Finalmente, se secaron y se transportaron a la Facultad de Ciencias (Universidad Nacional Autónoma de México) para realizar las mediciones.

*b) Procesamientos de las hojas en laboratorio*

Debido a que las hojas de las Fabaceae son compuestas, la obtención de datos se realizó en dos niveles: hoja y folíolos.

*Características morfológicas.* Se obtuvieron imágenes digitales de las hojas por medio de un escáner (HP Scanjet, Ser. 3570c), con una referencia de tamaño conocido para después ser medidas por medio del programa *Image Tool Ver. 3.0.* (Wilcox *et al.* 2002). En este programa se realizaron las siguientes mediciones: largo y ancho de las hojas, así como largo y ancho de la lámina de los folíolos. Debido al tamaño tan pequeño de sus folíolos, en el caso de las hojas de *Aeschynomene compacta* y *A. pinetorum* se tomaron medidas de largo y ancho de la hoja directamente en el campo. El área foliar de las hojas y de los folíolos fue tomada por medio del medidor de área foliar Delta-T Image Analysis System (DIAS). Como en algunas ocasiones fue imposible encontrar hojas sin daños por herbivoría, el área dañada fue reconstruida. Posteriormente, las hojas fueron secadas nuevamente para pesarlas en con una balanza analítica. El área foliar se clasificó siguiendo las categorías de Raunkiaer modificadas por Webb (Givnish, 1984; Cuadro 2.1). Con estos datos, se calcularon los siguientes atributos:

- Índice de forma de la lámina (hojas y folíolos):

$$\text{IFL} = \text{largo} / \text{ancho}$$

- Masa foliar específica (hojas):

$$\text{MFE} = \text{peso seco foliar} / \text{área foliar}$$

Adicionalmente, en este trabajo se propuso el siguiente índice, con el objeto de tener una medida simple del grado de diferenciación en el tamaño de los folíolos dentro de una misma hoja:

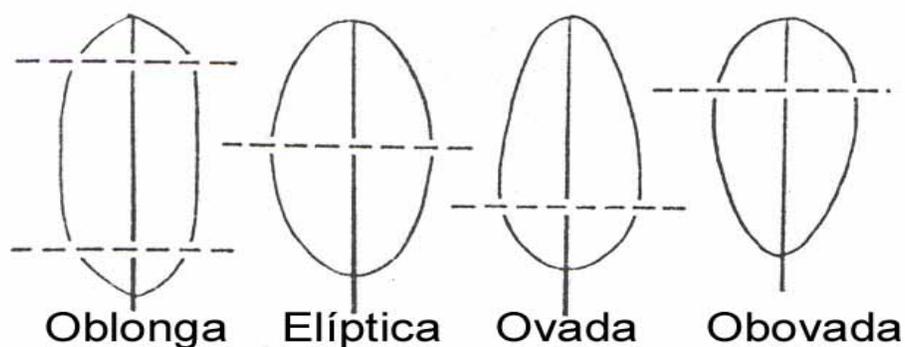
- Índice de heteromorfia (hojas):

$$IH = \text{área del foliolo mayor} / \text{área del foliolo menor}$$

*Características morfológicas.* Los folíolos fueron clasificados según su forma de acuerdo con la clasificación de Hickey (1973), en la que se reconocen cuatro formas generales según la posición del ancho máximo de la hoja (Fig. 2.2). En esta clasificación una hoja obovada es más ancha en la parte distal de la lámina, una hoja ovada es más ancha en la parte basal de la lámina, una hoja elíptica es más ancha en el centro de la lámina y en una hoja oblonga el ancho es más o menos homogéneo a lo largo de la lámina. Los datos se obtuvieron con la frecuencia de individuos que presentó cada forma. Para obtener información más detallada sobre este atributo, cada categoría fue subdividida, lo que resultó en las subcategorías mostradas en el cuadro 2.2. Además, se hizo una clasificación de acuerdo con la forma de la base y del ápice de los folíolos (Fig 2.3a, b), utilizando la clasificación de Hickey (1973).

**Cuadro 2.1.** Categorías de tamaño según Raunkiaer-Webb.

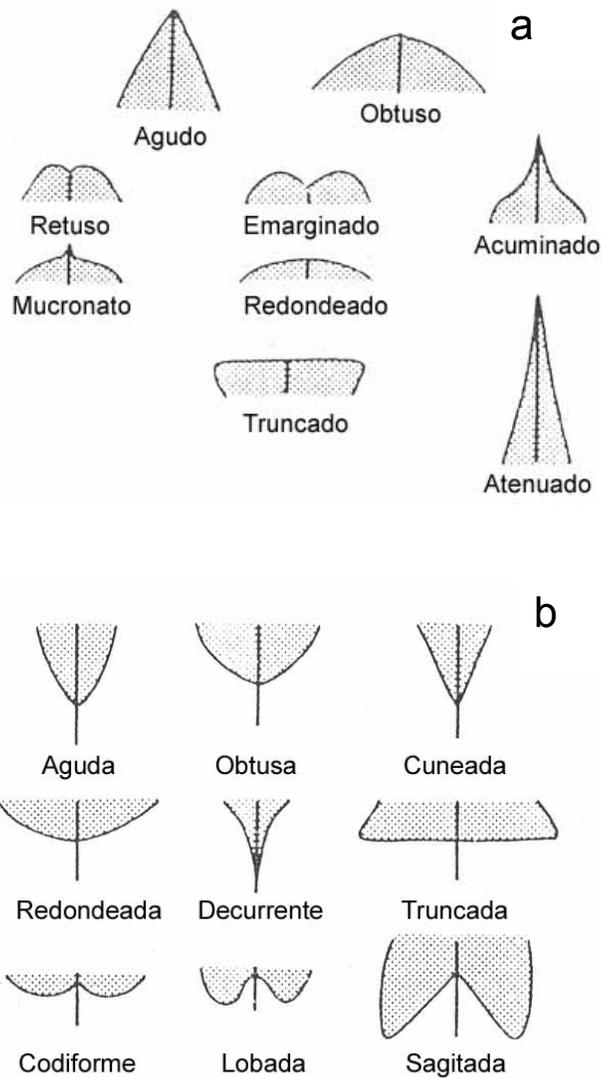
<b>Categoría</b>	<b>Área foliar (cm<sup>2</sup>)</b>
Leptófila	0-0.25
Nanófila	0.25-2.25
Micrófila	2.25-20.25
Notófila	20.25-45.00
Mesófila	45.00-182.25
Macrófila	182.25-1,640.25
Megáfila	>1,640.25



**Figura 2.2.** Clasificación de la forma de las hojas según Hickey (1973).

**Cuadro 2.2.** Sub-clasificación de las categorías de la forma de las hojas según Hickey (1973). La proporción mostrada es el cociente largo/ancho.

Sub-clasificación	Proporción
	Oblonga
Linear	10:1 ó más
Loriforme	10:1 – 6:1
Oblonga muy estrecha	6:1 – 3:1
Oblonga	2:1 – 1.5:1
Oblonga ancha	1.5:1 – 1.2:1
Oblonga muy ancha	1.2:1 ó menos
	Elíptica
Elíptica muy estrecha	6:1 ó más
Elíptica estrecha	3:1 – 6:1
Elíptica	2:1 – 3:1
Elíptica ancha	1.5:1 – 2:1
Subcircular	1.2:1 – 1.5:1
Circular	1:1 – 1.2:1
Oblata	0.75:1 ó menos
	Ovada
Lanceolada	3:1 ó más
Ovada estrecha	2:1 – 3:1
Ovada	1.5:1 – 2:1
Ovada ancha	1.2:1 – 1.5:1
Ovada muy ancha	1:1 ó menos
	Obovada
Oblanceolada estrecha	6:1 ó más
Oblanceolada	3:1 – 6:1
Obovada estrecha	2:1 – 3:1
Obovada ancha	1.2:1 – 2:1
Obovada muy ancha	1:1 ó menos



**Figura 2.3** Clasificación de Hickey del ápice de las hojas (a) y la base de las hojas (b).

### 2.3.3. Análisis estadístico

Los análisis estadísticos efectuados se pueden agrupar en cuatro grupos, como se describe a continuación.

(1) Los espectros de formas de crecimiento de los diferentes tipos de vegetación se compararon por medio de una prueba de  $\chi^2$  (Zar, 1999). La comparación se realizó

de dos formas, primero considerando los tres tipos de vegetación (SBC, sabana y SM/VR), y posteriormente incluyendo únicamente a la sabana y a la SBC.

(2) Las características morfométricas y morfológicas foliares se compararon entre dos tipos de vegetación, la SBC y la sabana. Los atributos morfométricos fueron comparados entre estas comunidades con pruebas de  $U$  de Mann-Whitney, utilizando el programa SPSS Ver. 12 (ASF, 2003). Por otra parte, los atributos morfológicos y las categorías de Raunkiaer (área foliar) se compararon con pruebas de  $G$  (Zar, 1999). El promedio del índice de heteromorfia se contrastó con el valor esperado de 1 (obtenido al no haber heteromorfia) con una prueba de  $U$  de Mann-Whitney. Además, se calculó el coeficiente de variación (CV), que nos indica qué tanto varía cada característica dentro y entre comunidades. Este coeficiente se calculó para las especies de cada una de las dos comunidades y para el total de las especies.

(3) Para comparar las características morfométricas foliares entre formas de crecimiento, se realizaron análisis de varianza no paramétricos de Kruskal-Wallis, y comparaciones pareadas con pruebas de  $U$  de Mann-Whitney, mediante el programa SPSS 12.0 (ASF, 2003). Las distribuciones de frecuencias de las características morfológicas y de las categorías de Raunkiaer se compararon con pruebas de  $G$  (Zar, 1999).

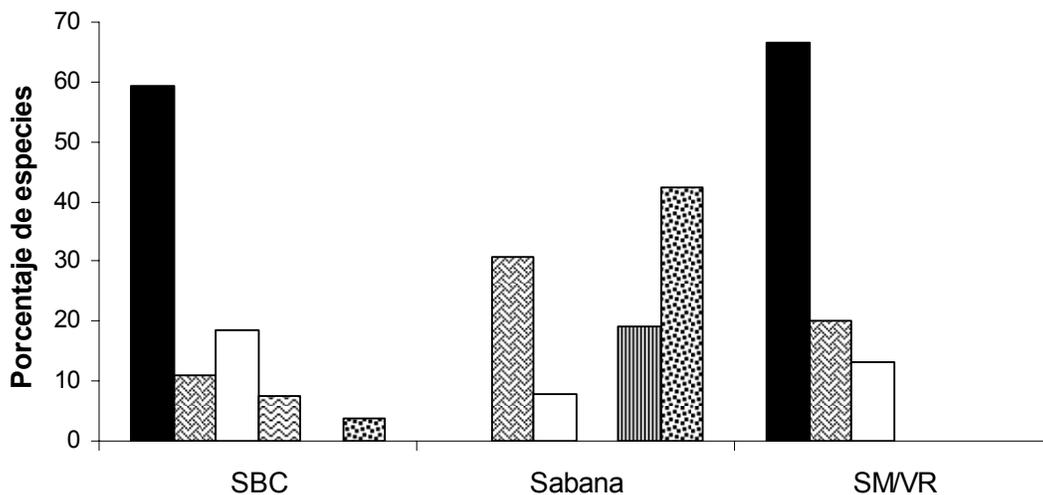
(4) Finalmente, se hizo un análisis de clasificación por medio del método de unión promedio de los grupos (UPGMA) y utilizando distancias euclidianas como medidas de disimilitud, en el programa PC-ORD Ver. 4.0 (McCune y Mefford, 1999). Para este análisis se construyó una matriz considerando únicamente a las especies de la sabana y la SBC con las siguientes características: MFE (hoja), IFL (hoja y foliolo), área foliar (hoja y foliolo), IH (hoja), número de foliolos (hoja), forma del foliolo, y forma de la base y el ápice del foliolo.

## Capítulo III. Resultados

### 3.1. Formas de crecimiento

En el Apéndice I se muestran las especies analizadas para este estudio con sus formas de crecimiento. Entre las Fabaceae de Nizanda están representadas seis formas de crecimiento: árbol, arbusto, hierba, trepadora leñosa, trepadora herbácea y rastrera. Sólo los grupos de los arbustos y las trepadoras herbáceas aparecieron en los cinco tipos de vegetación, aunque este último se encontró en muy baja proporción en la sabana. Por otra parte, la sabana fue el único tipo de vegetación en el que se encontraron plantas rastreras, mientras que las trepadoras herbáceas sólo estuvieron presentes en la SBC.

Las distribuciones de las especies en los grupos de formas de crecimiento estuvieron asociadas a los tres tipos de vegetación ( $\chi^2 = 41.93$ ,  $P < 0.01$ ; Fig. 3.1). Las Fabaceae de la sabana fueron principalmente hierbas (42%) y arbustos (31%). Por otra parte, en la SBC predominaron especies arbóreas (56%), seguidas de trepadoras herbáceas (19%), mientras que en la SM/VR también se encontró un alto porcentaje de árboles (67%) y el segundo elemento más abundante fue el de los arbustos (20%).



**Figura 3.1.** Espectro de formas de crecimiento de cinco tipos de vegetación presentes en la región de Nizanda: selva baja caducifolia (SBC), sabana, y selva mediana y vegetación ribereña (SM/VR). Árbol ■; arbusto▨; trepadora herbácea□; trepadora leñosa▩; rastrera herbácea▮; hierbas▩.

## 3.2. Características foliares y tipo de vegetación

### 3.2.1. Características morfométricas

Las características foliares principales de las especies analizadas en este estudio se muestran en el Apéndice II (a, b). En el cuadro 3.1 se muestran los promedios de las características morfométricas para la selva baja caducifolia y la sabana.

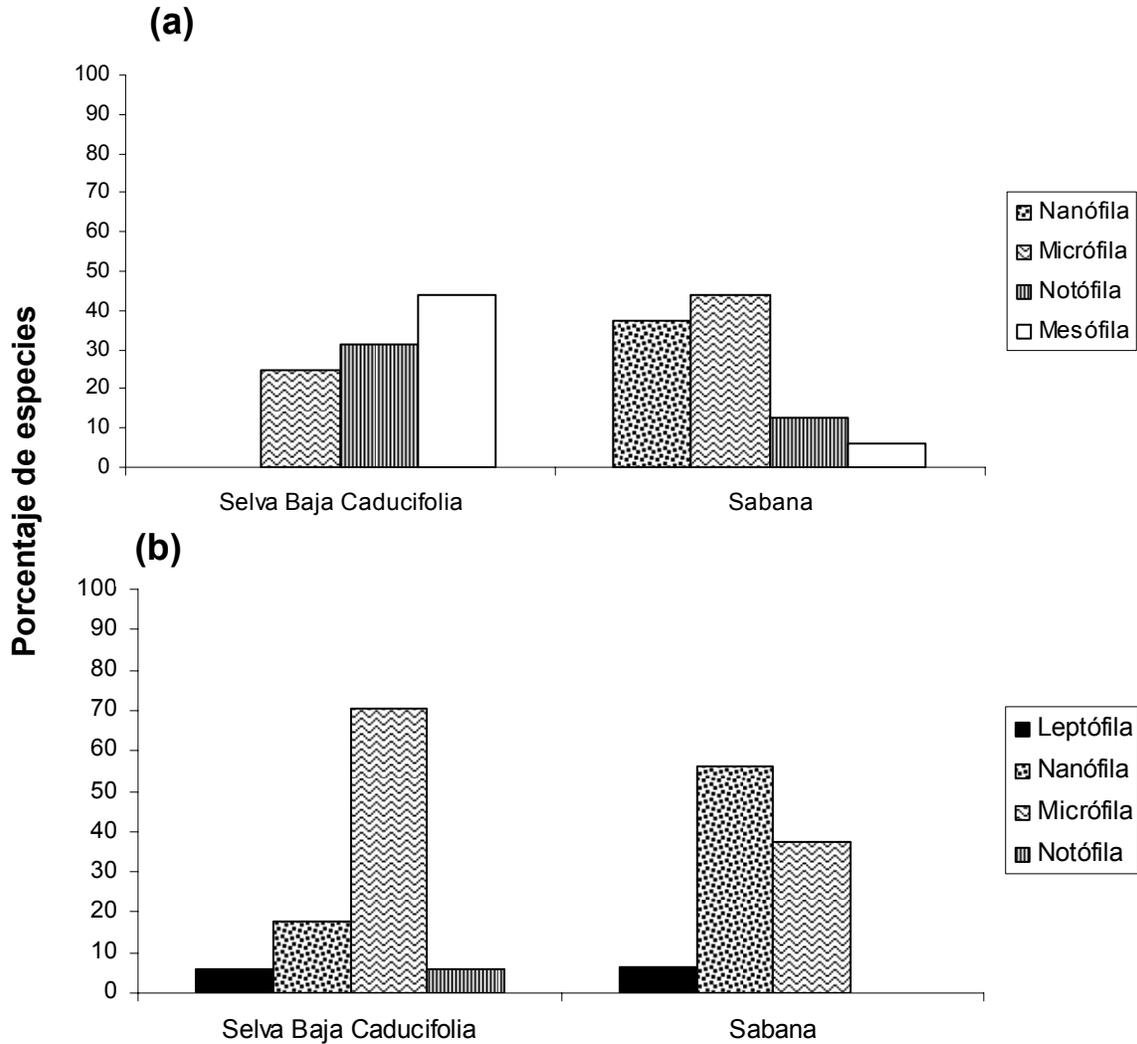
Tomando a la hoja completa como unidad de análisis, el área foliar fue significativamente mayor en la SBC que en la sabana ( $U_{457, 473} = 33,826.5$ ;  $P < 0.000$ ). El intervalo del área foliar de la sabana va de 0.07 a 80.89 cm<sup>2</sup>, con una media de 12.77 cm<sup>2</sup>, mientras que en la SBC existe un intervalo mayor, que va de 1.79 a 288.86 cm<sup>2</sup>, con una media de 57.38 cm<sup>2</sup>. Los espectros de área foliar, según la clasificación de Raunkiaer, estuvieron significativamente asociados con estos dos tipos de vegetación ( $G_3 = 10.64$ ;  $P < 0.025$ ). En la SBC se encontraron tres de las siete categorías de Raunkiaer (Fig. 3.2a), de las cuales las hojas mesófilas se encuentran en mayor proporción (43.8%), mientras que en la sabana hubo cuatro categorías, predominando las hojas micrófilas (43.8%) y las nanófilas (37.5%).

Cuando el análisis se realizó a nivel de los folíolos, el valor promedio obtenido para la SBC fue 8.94 cm<sup>2</sup> y para la sabana fue 2.26 cm<sup>2</sup>; la diferencia entre ambos promedios fue significativa ( $U_{444,429} = 48,073$ ;  $P < 0.000$ ). En la sabana el tamaño de los folíolos varió de 0.20 a 14.36 cm<sup>2</sup>, mientras que para la SBC el intervalo fue mucho más amplio (0.04 cm<sup>2</sup> – 71.13 cm<sup>2</sup>). Las especies con los valores más bajos de área foliar en ambas comunidades pertenecen al mismo género: *Aeschynomene pinetorum* en la sabana y *A. compacta* en la selva. Sorprendentemente, a pesar de las diferencias observadas entre las dos comunidades descritas arriba, el análisis de asociación entre las distribuciones de los tamaños de los folíolos en las categorías de Raunkiaer y los tipos de vegetación no mostró resultados significativos ( $G_3 = 4.80$ ;  $P = 0.25$ ; Fig. 3.2b)

Los valores de masa foliar específica (peso/área) fueron significativamente menores en la SBC que en la sabana ( $U_{421, 469} = 24,515$ ;  $P < 0.000$ ); en la SBC el valor promedio fue menor (0.01 g/cm<sup>2</sup>; intervalo de  $2.02 \times 10^{-3}$  a 0.02 g/cm<sup>2</sup>) que en la sabana (0.03 g/cm<sup>2</sup>; intervalo de  $1.02 \times 10^{-3}$  a 1.00).

**Cuadro 3.1.** Resumen de las características foliares de las Fabaceae medidas en dos tipos de vegetación. IFL = índice de forma de la lámina; IH = índice de heteromorfia.

Características	Sabana				Selva baja caducifolia			
	N	Mínimo	Máximo	Media ± E.E.	N	Mínimo	Máximo	Media ± E.E.
<b>Hojas</b>								
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	473	0.07	80.89	12.77 ± 0.79	449	1.79	288.86	57.38 ± 2.62
MFE (g/cm <sup>2</sup> )	469	1.02 x 10 <sup>-3</sup>	1.00	0.03 ± 0.00	421	2.02 x 10 <sup>-3</sup>	0.02	0.01 ± 0.00
Largo (cm)	457	1.44	14.60	5.69 ± 0.18	444	3.08	30.53	11.67 ± 0.24
Ancho (cm)	457	0.26	11.85	3.76 ± 0.12	444	0.74	23.33	7.64 ± 0.22
IFL	457	0.24	15.06	1.98 ± 0.10	444	0.16	9.37	2.68 ± 0.09
IH	462	0.69	14.34	1.96 ± 0.70	444	1.08	44.39	3.11 ± 0.15
<b>Foliolos</b>								
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	429	0.20	14.36	2.26 ± 0.10	444	0.04	71.13	8.94 ± 0.53
Largo (cm)	1742	0.05	8.56	3.18 ± 0.04	2324	0.04	15.14	4.22 ± 0.04
Ancho (cm)	1743	0.03	3.66	0.99 ± 0.01	2324	0.05	10.81	2.12 ± 0.03
IFL	1565	0.06	27.39	3.85 ± 0.05	2055	0.04	19.00	2.33 ± 0.03



**Figura 3.2.** Espectros del área foliar según las categorías de Raunkiaer en dos tipos de vegetación: (a) hojas; (b) folíolos.

Las hojas de las Fabaceae presentaron un alto grado de heteromorfia. En la SBC el foliolo más grande tuvo en promedio 3.11 veces el tamaño del más pequeño (intervalo: 1.08 – 44.39); a su vez, en la sabana el foliolo mayor fue 1.96 veces más grande que el más pequeño (intervalo 0.69 – 14.34). Los valores promedio de ambas comunidades difirieron significativamente del valor teórico de 1, el cual indica ausencia total de heteromorfia (SBC:  $U_{462,462} = 27,084$ ,  $P < 0.000$ ; sabana:  $U_{444,444} = 2,664$ ,

$P < 0.000$ ). Al comparar el grado de heteromorfia entre ambas comunidades, los valores fueron significativamente mayores en la SBC que en la sabana ( $U_{444,462} = 50,885$ ;  $P < 0.000$ ).

**Cuadro 3.2.** Coeficiente de variación de las características morfométricas para cada tipo de vegetación y para el total de las especies; SBC=selva baja caducifolia; IFL= índice de forma de la lámina; IH = índice de heteromorfia.

<b>Característica</b>	<b>SBC</b>	<b>Sabana</b>	<b>Total</b>
<i>Hoja</i>			
Área foliar	87.67	122.59	121.22
Peso	100.55	138.61	120.11
MFE	32.43	68.72	75.96
Largo	44.84	59.47	62.96
Ancho	53.38	57.57	68.82
IFL	66.01	96.16	81.22
IH	62.35	29.72	68.72
<i>Foliolo</i>			
Área foliar	115.72	89.23	143.76
Largo	54.21	56.77	61.16
Ancho	58.40	58.77	61.16
IFL	47.55	48.26	54.51

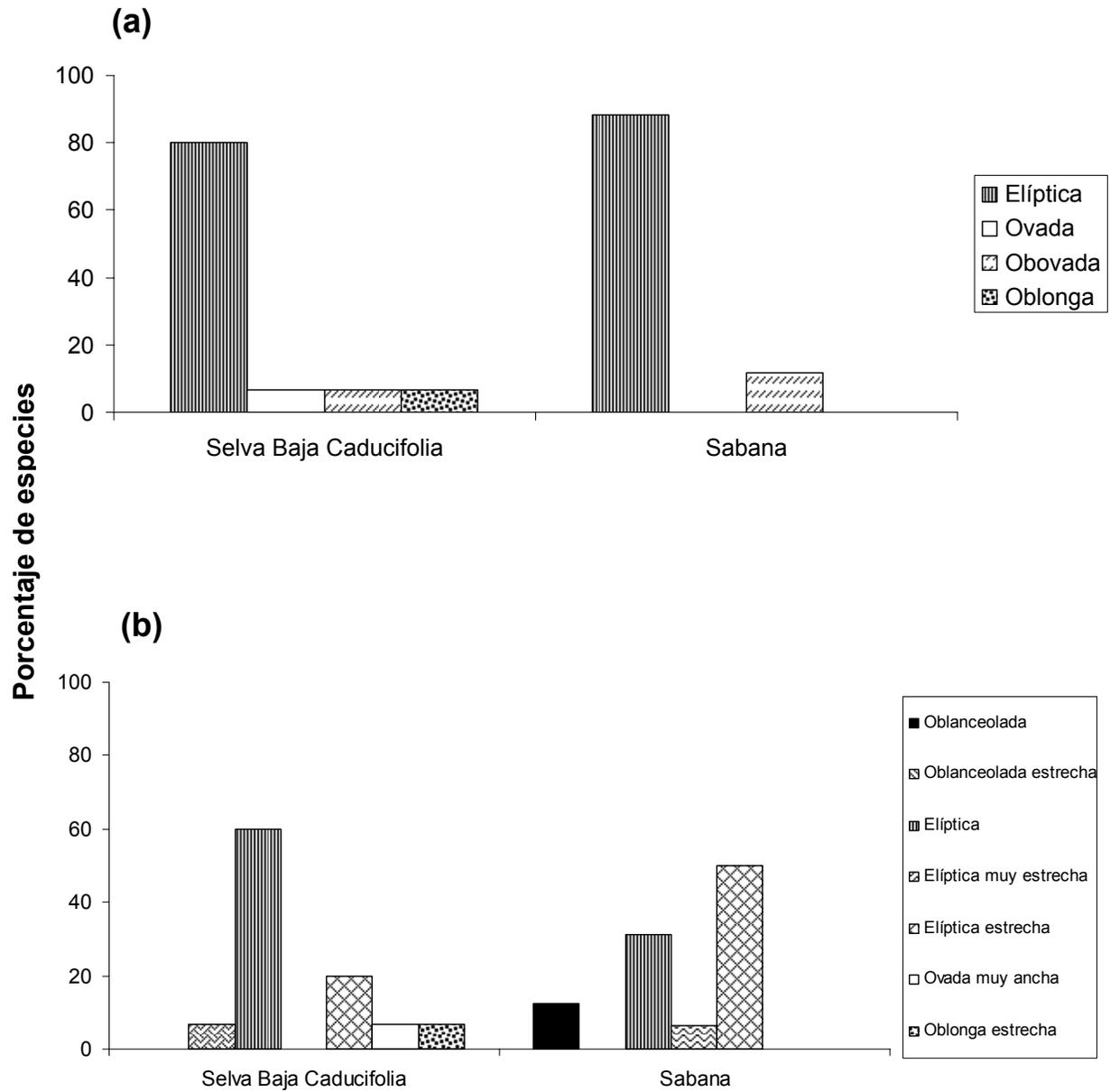
El promedio del índice de forma de la lámina (largo/ancho de la hoja completa) fue mayor para la SBC (2.68) que en la sabana (1.98) ( $U_{457,444} = 67,469.50$ ;  $P < 0.000$ ). Esto significa que las hojas de la SBC son más alargadas y las de la sabana tienden a ser más bien redondeadas. Para los folíolos sucedió lo contrario, ya que los valores calculados para la sabana fueron mayores que los de la SBC ( $U_{457,444} = 746,710.50$ ;  $P < 0.000$ ); en la sabana los folíolos tuvieron un IFL promedio de 3.85 y en la SBC de 2.33.

La mayoría de los atributos foliares presentan un coeficiente de variación mayor cuando se incluyen todas las especies. Sin embargo, hay atributos, particularmente de la hoja completa, para los que el coeficiente fue mayor en la sabana (Cuadro 3.2). Ejemplos de esta situación son el área, el peso y el IFL de las hojas completas. El coeficiente de variación tuvo sus valores más altos para el área foliar, tanto de las hojas como de los folíolos, y para el peso. El índice de heteromorfia y el área de los folíolos presentaron mayor variación en la SBC que en la sabana; en contraste, el resto de las características foliares mostraron mucha mayor variación en la sabana. Cabe destacar que los valores del índice de forma de la lámina de los folíolos tuvieron valores muy parecidos en ambas comunidades. Por otra parte, el valor del coeficiente de variación para el índice de heteromorfia fue mucho menor en la sabana que en la SBC.

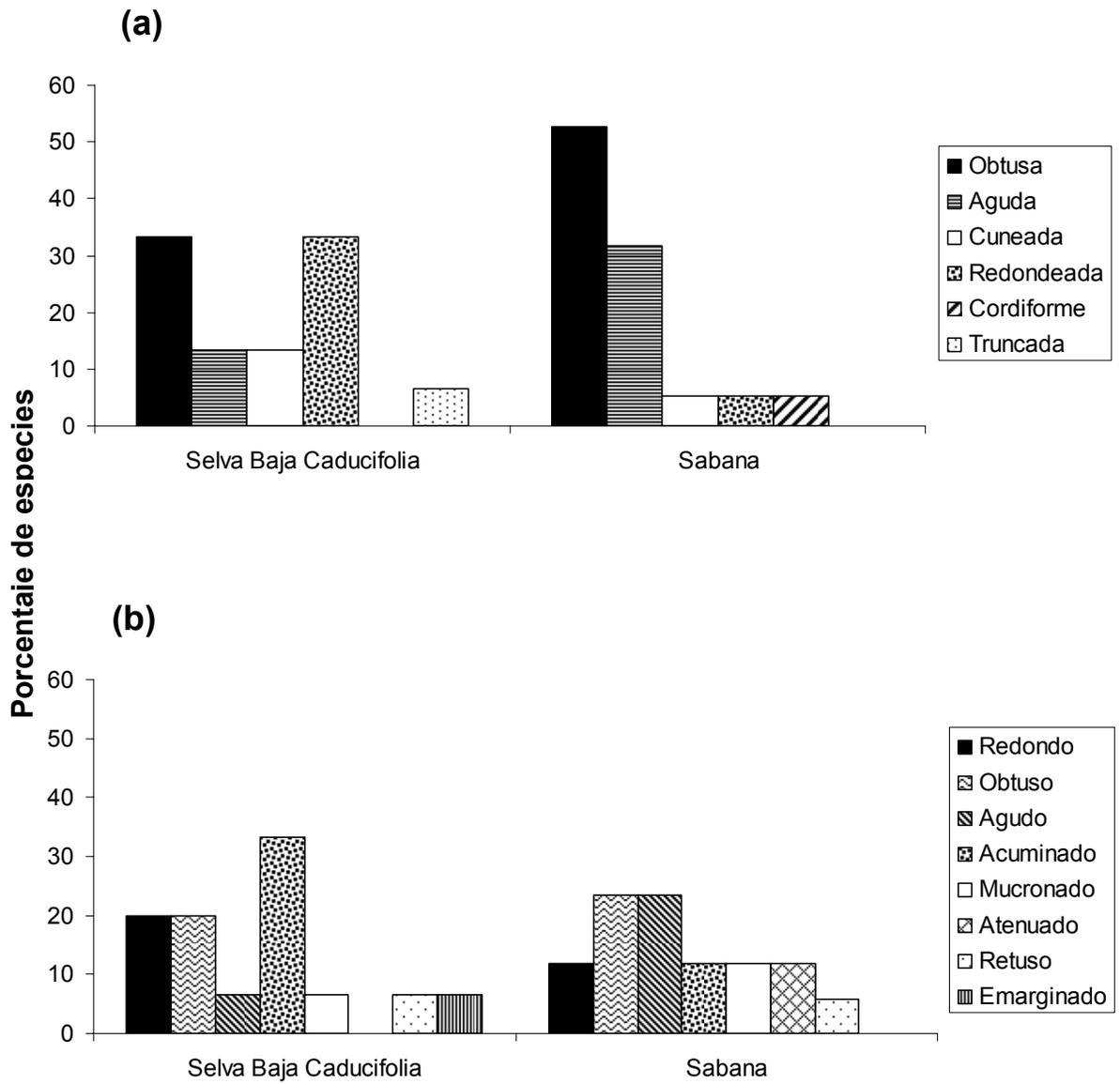
### 3.2.2. Características morfológicas

La mayoría de las Fabaceae analizadas presentaron folíolos elípticos (Fig. 3.3a), sin importar el tipo de vegetación donde se encuentran ( $G_3 = 1.08$ ;  $P = 0.90$ ). Las proporciones de especies con folíolos elípticos en ambas comunidades fueron muy grandes (sabana 88%; SBC 80%). Incluso si se toman las clases de morfología foliar más finamente definidas para los folíolos (Fig. 3.3b), no se encontraron asociaciones significativas ( $G_7 = 5.3686$ ;  $P = 0.75$ ). Más de la mitad (60%) de los folíolos de las especies de SBC son elípticos, mientras que en la sabana aprox. 50% de las especies tienen folíolos elípticos estrechos.

La forma de la base no difirió entre los dos tipos de vegetación (Fig. 3.4a;  $G_5 = 5.7939$ ;  $P = 0.5$ ). En la sabana predomina la base obtusa (52.63%) seguida de la aguda (31.58%), y en la SBC también predominan las bases obtusas, pero con el mismo valor que las redondeadas (33.3% para cada una). La forma del ápice tampoco estuvo asociada con el tipo de vegetación (Fig. 3.4b;  $G_7 = 4.1067$ ;  $P = 0.80$ ). Para la sabana se observó una gran variación en la forma del ápice, aunque se encontraron en mayor proporción los ápices obtusos (23.5%) y los agudos (23.5%); por su parte, en la SBC el ápice acuminado fue el más común (33.3%), y a éste le siguieron en igualdad el redondo y el obtuso (ambas con 20%).



**Figura 3.3.** (a) Forma de los folíolos de las Fabaceae en dos tipos de vegetación; (b) subclasificación de la forma de los folíolos.



**Figura 3.4.** Espectros de la forma de la base (a) y el ápice (b) de las Fabaceae en dos tipos de vegetación; SBC = selva baja caducifolia.

### **3.3. Características foliares y formas de crecimiento**

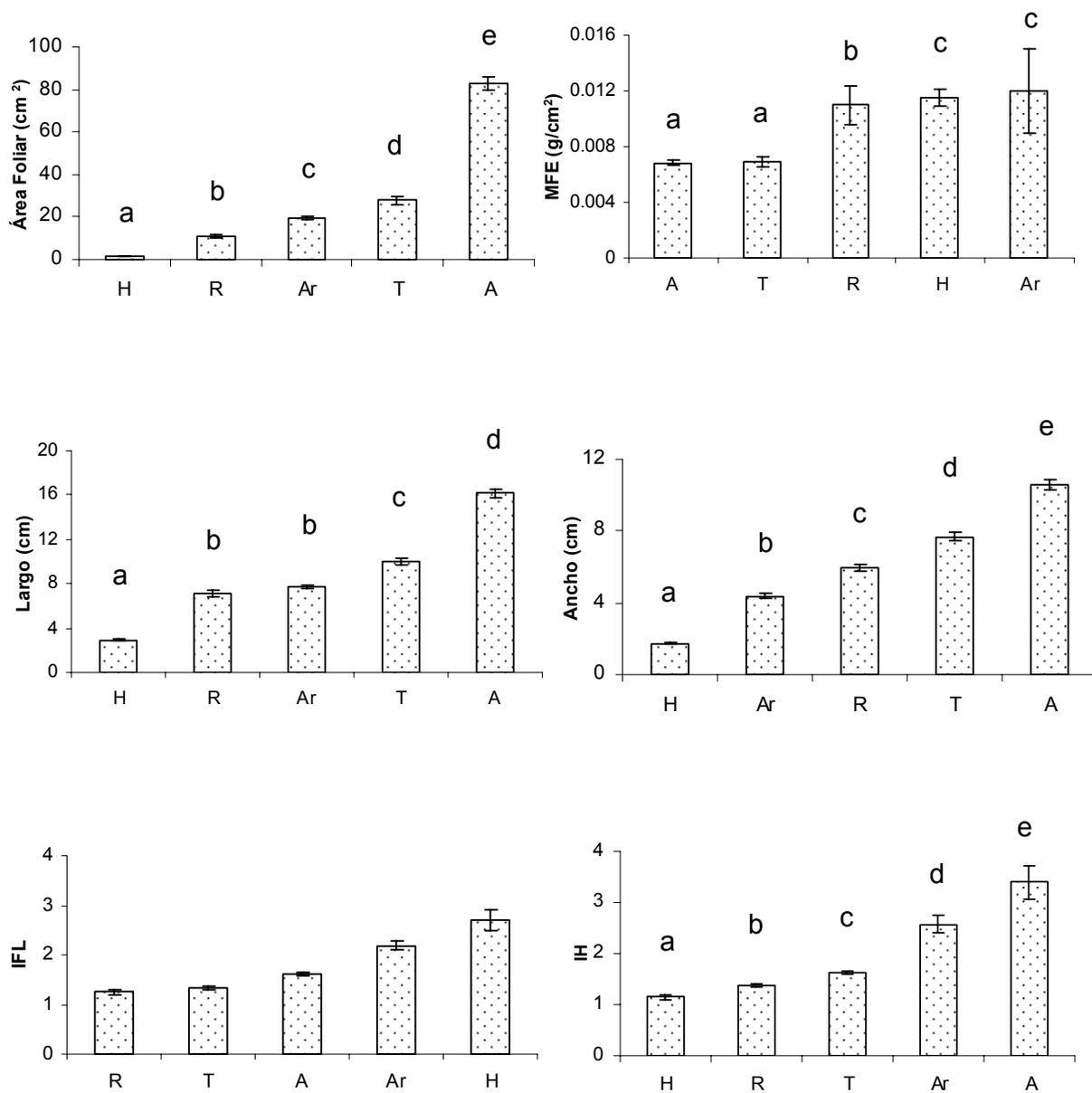
#### **3.3.1. Hojas**

En la figura 3.5 se muestran los promedios de las características de las hojas para cada forma de crecimiento por separado. El área de las hojas completas difirió entre todos estos grupos ( $H_{4,1007} = 734.69$ ;  $P < 0.0000$ ). Las áreas foliares promedio de las hojas completas presentaron sus valores más grandes para los árboles (intervalo 14.74 – 288.86 cm<sup>2</sup>) que en todas las otras formas de crecimiento. Las hojas promedio más pequeñas correspondieron a las hierbas (intervalo 0.07 – 3.55 cm<sup>2</sup>).

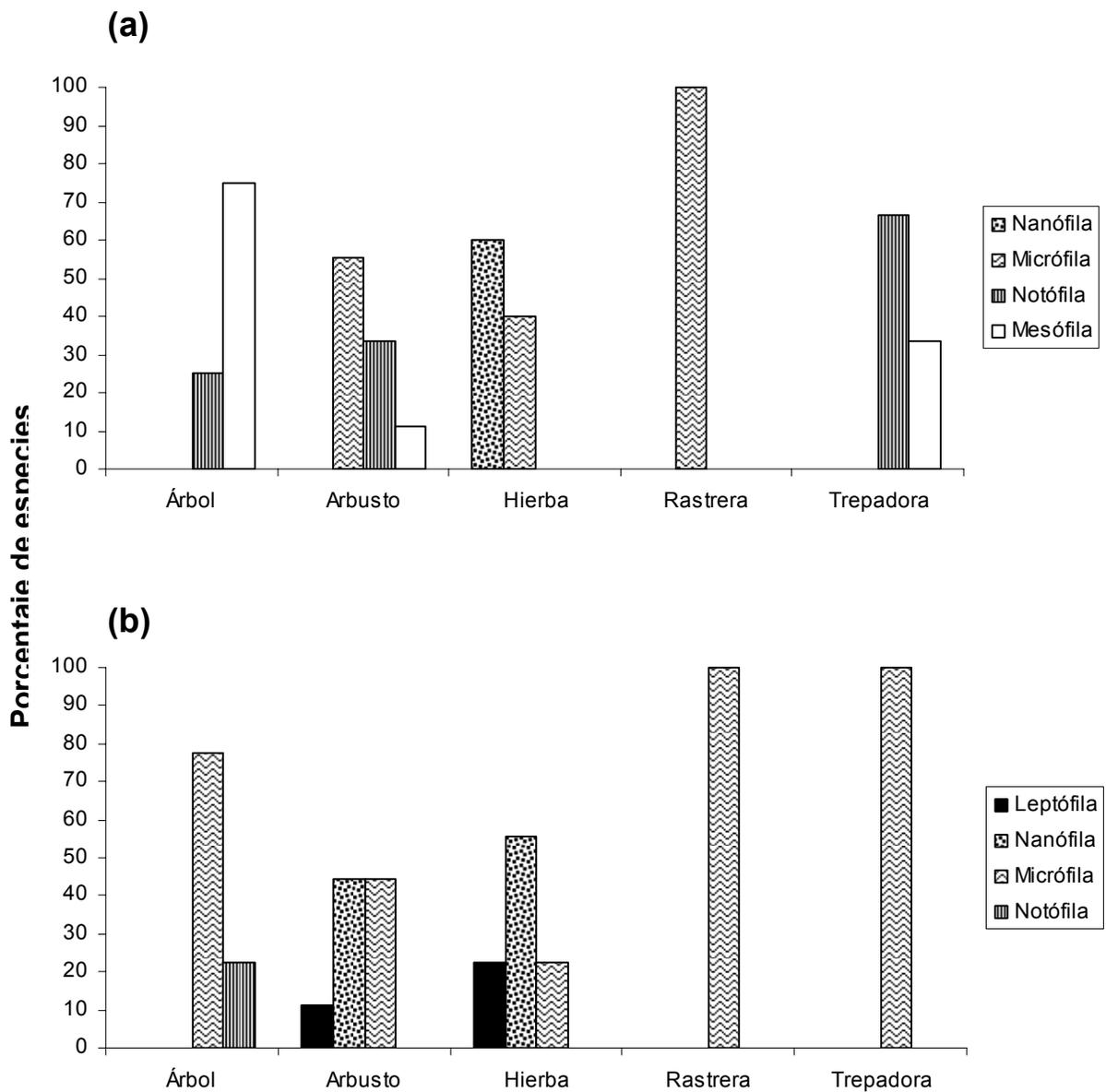
Al analizar el área foliar de acuerdo con la categorización de Raunkier, también se encontraron diferencias significativas (Fig. 3.6a;  $G_{12} = 22.45$ ;  $P = 0.05$ ). Los árboles tuvieron en su mayoría hojas mesófilas, aunque también las trepadoras y arbustos las presentaron. La mayoría de las hojas de los arbustos y las rastreras fueron micrófilas, las trepadoras tuvieron en mayor proporción hojas notófilas, mientras que a las hierbas correspondieron las hojas más pequeñas (nanófilas).

Con respecto a la masa foliar específica, se encontraron diferencias significativas entre las formas de crecimiento ( $H_{4,987} = 157.46$ ;  $P < 0.0000$ ). Sin embargo, las comparaciones pareadas indicaron que entre las plantas arbustivas y herbáceas, y entre las trepadoras y los árboles, no hubo diferencias. De hecho, la MFE de estos últimos dos grupos alcanzaron los valores más bajos, mientras que a las especies arbustivas y herbáceas correspondieron los valores más altos.

En el caso del ancho de las hojas, todas las formas de crecimiento difirieron entre sí ( $H_{4,859} = 551.28$ ,  $P < 0.0000$ ). Para el largo también se encontraron diferencias significativas ( $H_{4,859} = 583.70$ ,  $P < 0.0000$ ), aunque las especies rastreras no difirieron de los arbustos. Para estas dos variables los árboles presentaron los valores más grandes y las hierbas los menores. El IFL difirió entre formas de crecimiento ( $H_{4,859} = 91.74$ ,  $P < 0.0000$ ). Las hojas más redondas según este índice son las de las especies rastreras, mientras que las hojas más alargadas corresponden a las hierbas. Extrañamente, no se encontraron diferencias significativas entre las hierbas y los árboles a pesar de que sus valores no fueron tan parecidos.



**Figura 3.5.** Promedio ( $\pm 1$  E.E.) de los atributos de las hojas para las distintas formas de crecimiento: árbol (A), arbusto (Ar), hierba (H), rastrera (R) y trepadora (T). Letras diferentes indican diferencias significativas entre esas formas de crecimiento (prueba de Kruskal Wallis; post-hoc U de Mann-Whitney). MFE = masa foliar específica; IFL = índice de forma de la lámina; IH = índice de heteromorfia.

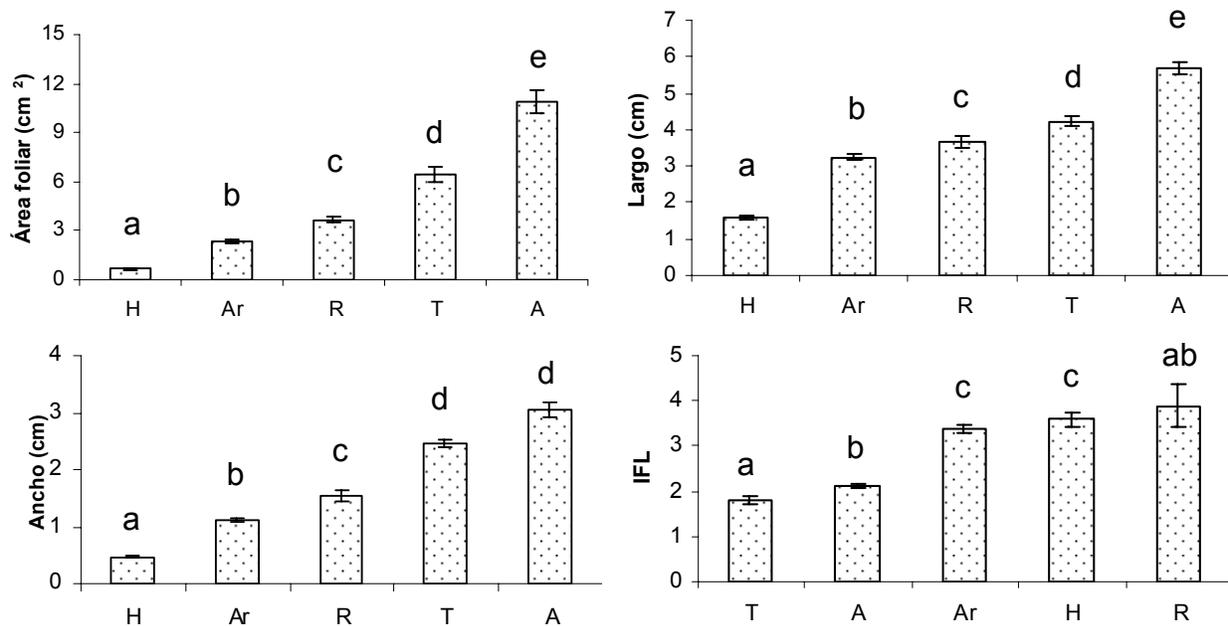


**Figura 3.6.** Espectros del área foliar según las categorías de Raunkiaer en cinco formas de crecimiento: (a) hojas; (b) folíolos.

Finalmente, los valores del índice de heteromorfia también difirieron significativamente entre todas las formas de crecimiento ( $H_{4,1007} = 200.35$ ,  $P < 0.0000$ ). La forma de crecimiento con mayor IH fue la arbórea (promedio = 3.39), mientras que las hierbas tuvieron las hojas menos heteromorfas (promedio = 1.14).

### 3.3.2. Foliolos

La figura 3.7 muestra los promedios de las características evaluadas para los foliolos en las distintas formas de crecimiento. Todos los atributos foliares difirieron entre los grupos de forma de crecimiento (área:  $H_{4,1007} = 562.97$ ,  $P < 0.0000$ ; largo:  $H_{4,826} = 389.94$ ,  $P < 0.0000$ ; ancho:  $H_{4,826} = 505.78$ ,  $P < 0.0000$ ; IFL:  $H_{4,826} = 215.78$ ,  $P < 0.0000$ ). El área foliar de los árboles fue mayor que para el resto de las formas de crecimiento; por el contrario, las hierbas tuvieron los foliolos con menor área.



**Figura 3.7.** Comparación de los atributos de los foliolos para las distintas formas de crecimiento (media  $\pm$  1 E.E.): árbol (A), arbusto (Ar), hierba (H), rastrera (R) y trepadora (T). Letras diferentes indican diferencias significativas entre esas formas de crecimiento (prueba de Kruskal Wallis; post-hoc U de Mann-Whitney). IFL = índice de forma de la lámina.

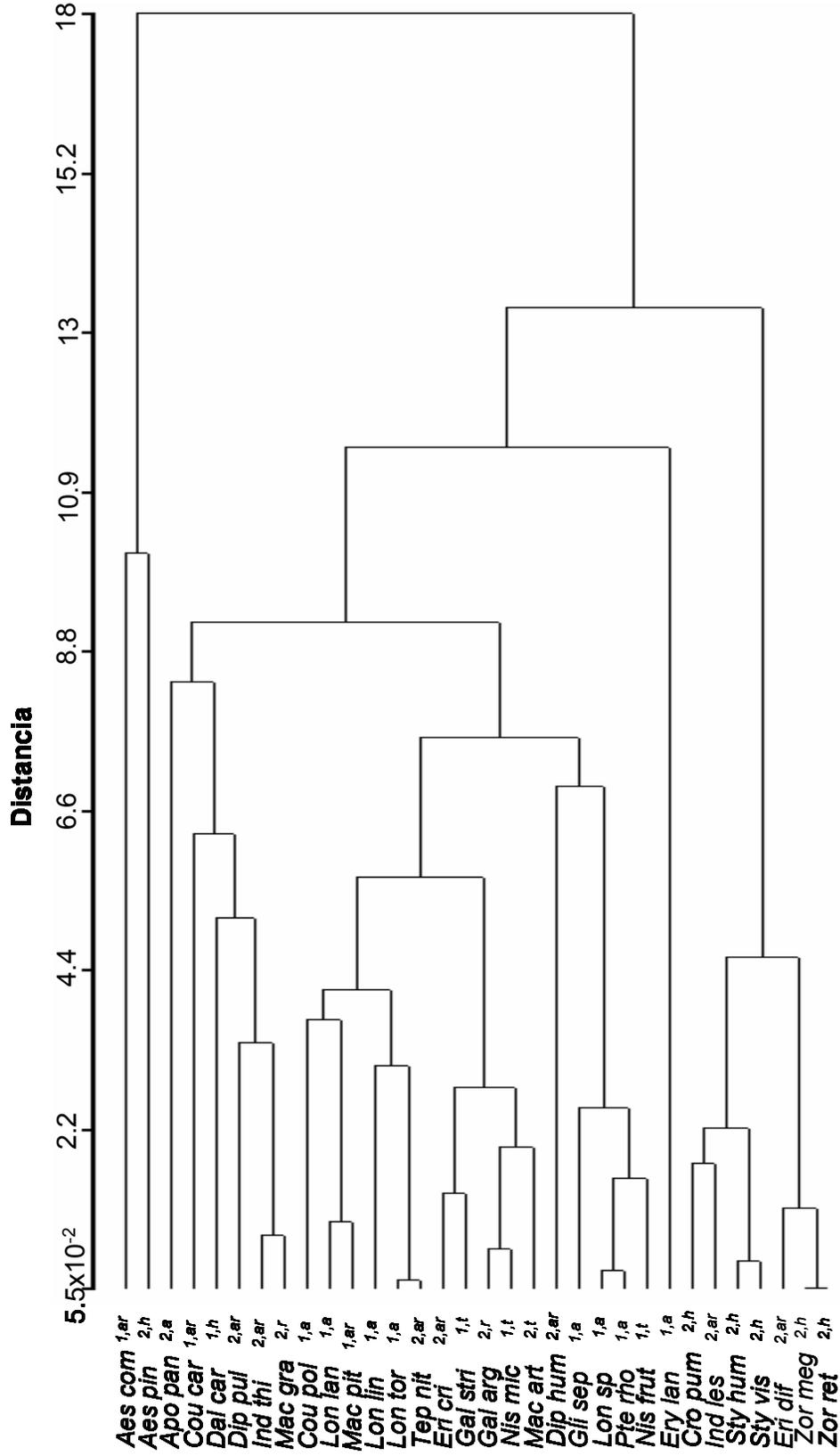
La categorización de las áreas de foliolos, de acuerdo con la clasificación de Raunkiaer (Fig. 3.6b), mostró una asociación significativa entre la forma de crecimiento y el tamaño de los foliolos ( $G_{12} = 77.36$ ;  $p < 0.001$ ). Todas las especies rastreras y trepadoras tuvieron láminas micrófilas, y aunque los árboles presentaron en su mayoría este tipo de foliolos, también presentaron foliolos notófilos, que son las más grandes a este nivel. Casi la mitad de las especies de arbustos presentaron foliolos nanófilos, mientras que la otra mitad fueron micrófilos.

De acuerdo con el índice de forma de la lámina, los foliolos más alargados fueron de las plantas rastreras, mientras que los más redondeados se encontraron en las trepadoras (Fig. 3.7). El largo de los foliolos difirió entre todas las formas de crecimiento. En cuanto al ancho de los foliolos, las especies trepadoras y arbóreas no difirieron aunque el resto sí presentó diferencias significativas. Una vez más, para ambas variables los árboles presentan los valores mayores y las hierbas los menores. Al igual que en el análisis de las hojas completas, las pruebas del IFL mostraron resultados inesperados para los foliolos, ya que no mostraron diferencias significativas entre las especies rastreras y las trepadoras, ni entre las rastreras y los árboles, a pesar de que los valores correspondientes no eran tan parecidos. Finalmente, los arbustos y las hierbas no difirieron en este atributo.

### **3.4. Análisis de clasificación**

El análisis de clasificación mostró cuatro grupos al establecer un umbral de corte en el dendograma a una distancia de unión de 10.9 (Fig. 3.8). En el primer grupo quedaron incluidas la mayoría de las especies, y en él se encuentran especies representantes de las dos comunidades y de todas las formas de crecimiento. A su vez, en este grupo se distinguen dos subgrupos a una distancia de unión de 8.8; en uno predominan los arbustos y en el otro la mayoría de las especies son de la SBC, y en él hay representantes de todas las formas de crecimiento con excepción de las hierbas. En este último subgrupo quedaron incluidas todas las especies de *Lonchocarpus*, así como otras especies de árboles con hojas y foliolos de gran tamaño. *Erythrina lanata* quedó aislada de todas las demás especies, formando un grupo por sí sola. El tercer grupo está conformado exclusivamente por especies de la sabana, las cuales son

principalmente hierbas, aunque también hay dos especies arbustivas: *Eriosema diffusum* e *Indigofera lespedezioides*. Las dos especies del género *Zornia* se encuentran unidas con el valor máximo de similitud, lo cual sucede también con las dos del género *Stylosanthes*. Por último, se distingue un grupo correspondiente al género *Aeschynomene*, que en Nizanda está representada por dos especies muy distintas del resto de las especies estudiadas, sobre todo por su área foliar muy reducida y el gran número de foliolos que presentan sus hojas.



**Figura 3.8.** Dendrograma de las especies de las Fabaceae de acuerdo a sus atributos foliares obtenido con el método UPGMA y usando distancias euclidianas. (1)Selva baja caducifolia; (2)sabana; (a)árbol; (ar)arbolito; (h)hierba; (t) trepadora; (r) rastrera.

## Capítulo IV. Discusión y conclusiones

A pesar del gran número de estudios publicados sobre las características foliares y sus relaciones con el ambiente, así como de los patrones de formas de crecimiento, son muy pocos los que han sido realizados en comunidades tropicales secas estacionales (Niinemets, 2001; Prior *et al.*, 2003). Por ello, este trabajo representa una de las primeras contribuciones en este ámbito.

En este sentido, el presente estudio permitió identificar patrones de características foliares y de formas de crecimiento de acuerdo con el hábitat donde se desarrollan las plantas. Sin embargo, en la discusión de los resultados obtenidos se debe considerar que la vegetación de la región de estudio es muy compleja y que aquí sólo se trabajó con una pequeña fracción de ella, específicamente la representada por las Fabaceae de la región. Aun así, cabe resaltar que de todo el espectro de estrategias morfológicas definidas en términos de formas de crecimiento y características foliares que se observa en Nizanda, en esta familia está representada una porción considerable de este espectro.

### **4.1. Formas de crecimiento y su relación con la vegetación**

En general, existen espectros de formas de crecimiento distintivos para cada tipo de vegetación (Medina, 1995; Wang *et al.*, 2002). Los resultados aquí obtenidos muestran que las Fabaceae representan espectros característicos en cada tipo de vegetación, lo cual es indicativo de la gran variedad de formas de crecimiento en esta familia, pero además de su capacidad adaptativa. Estos espectros están asociados principalmente con un fuerte gradiente edáfico e hídrico que existe en la región de estudio. Así, se encontró una asociación entre los sitios con mayor humedad y suelos más desarrollados con una mayor riqueza de especies arbóreas, no encontrándose estos elementos en el sitio donde el suelo es escaso y el estrés hídrico es mayor, es decir, en la sabana.

Las plantas leñosas como los árboles y los arbustos requieren de grandes cantidades de energía para su crecimiento en comparación con las hierbas, las rastreras y las trepadoras, y dentro del grupo de las especies leñosas, la forma de

crecimiento con mayor gasto energético es la arbórea. Por esto, no sorprende que las Fabaceae de selva baja caducifolia y la selva mediana/vegetación ribereña sean principalmente árboles, en contraste con lo que sucede en la sabana. Además, una planta de porte arbóreo está más expuesta a las influencias climáticas por la posición alta de sus meristemas, de modo su tolerancia a las condiciones ambientales adversas es reducida. En contraste, las hierbas son más eficientes en la utilización del agua debido a su tamaño pequeño (Bailey y Sinnott, 1916; Parkhurst y Loucks, 1972). Esto podría explicar porqué la sabana, que representa un hábitat con mayor estrés hídrico y de disponibilidad de nutrientes, debido principalmente a las limitaciones edáficas, está dominada por plantas herbáceas, aunque en ella también se encuentra una proporción considerable de arbustos. Estos últimos fueron las únicas formas de crecimiento representados en los tres hábitats, de modo que se puede pensar que las plantas con esta forma de crecimiento tienen mayor capacidad adaptativa a diferentes condiciones ambientales en comparación con otras, ya que pueden soportar condiciones como estrés hídrico, poca disponibilidad de nutrientes y mayor intensidad del viento.

Las selvas bajas caducifolias están constituidas principalmente por árboles, pero las enredaderas son también un elemento importante en ellas (Medina, 1995). Esto concuerda con los resultados obtenidos en este trabajo, ya que entre las Fabaceae de esta comunidad los árboles fueron la forma de crecimiento dominante y las enredaderas herbáceas representaron el segundo lugar. En sitios con predominancia de especies de tallas grandes, la competencia por luz representa un factor de selección muy fuerte que conduce a una gran variedad de respuestas en las plantas (Chazdon, 1985; Bongers y Sterck, 1998). El tipo de desarrollo de las enredaderas les permite competir con especies arbóreas y arbustivas por este recurso; esta forma de crecimiento se encontró principalmente en la SBC y en la SM/VR, aunque algunas especies fueron reportadas en la sabana. Cabe destacar, que de acuerdo con observaciones hechas en el campo, éstas se comportaban más como rastreras.

En contraste, las especies rastreras de Fabaceae se encontraron únicamente en las sabanas. Por las características de este tipo de especies, es probable que sean incapaces de competir por la captura de luz en un sitio con especies de tallas grandes, por lo que no podrían sobrevivir en las selvas. Sin embargo, no hay duda de que esta

forma de crecimiento se ve beneficiada en la sabana; las características edáficas no permiten el establecimiento de plantas grandes por lo que hay una mayor intensidad de luz a nivel de suelo, y las plantas rastreras pueden desarrollarse exitosamente.

#### **4.2. Características foliares y su relación con la vegetación**

En los bosques tropicales, las características foliares cambian a lo largo de gradientes ambientales (Kappelle y Leal, 1996), tal como se observó en este trabajo, ya que se encontró una relación clara entre éstas y las distintas comunidades diferenciadas por distintos gradientes. La relación características foliares-ambiente es bien conocida (Givnish, 1984; Bongers y Popma, 1990; Pianka, 1994; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002). Sin embargo, en este estudio no todos los atributos foliares respondieron de la misma forma y con la misma intensidad, sino que fue posible identificar algunos que parecen ser resultado de otros factores, como la historia evolutiva de las especies.

Los modelos de Parkhurst y Loucks (1972) y Givnish (1984) predicen un tamaño menor de las hojas en ambientes con mayor estrés hídrico, como la sabana, que en ambientes donde la disponibilidad de agua es mayor, como la selva baja caducifolia. Estas predicciones coinciden con los resultados de este estudio, ya que en la selva baja caducifolia el área foliar fue mayor que en la sabana para los dos niveles de análisis, es decir, la hoja completa y el foliolo. Gracias a la reducción del tamaño foliar en el último ambiente, la pérdida de agua debe ser menor que en la selva, debido a la reducción en el área de transpiración, lo cual confiere ventajas a las plantas propias de este tipo de vegetación, y además esta reducción evita que las hojas se vean afectadas por el exceso de incidencia de luz, lo que podría conducir a procesos como la fotorespiración (Fitter y Hay, 2002). También se ha relacionado la presencia de hojas pequeñas con sitios donde hay limitación de nutrientes, como es el caso de la sabana. Además, los ambientes con mucha luz favorecen un tamaño pequeño de las hojas (Ackerly y Donoghue, 1998). Sin embargo, en el caso de las hojas de la selva baja caducifolia, la mayor superficie fotosintética beneficia a las plantas en este ambiente.

Una implicación interesante de los resultados de este estudio es que, si bien Dolph y Dilcher (1980) propusieron que a partir del tamaño de la hoja se pueden distinguir zonas de distinta temperatura, y Wiemann *et al.* (1998) afirmaron que este

atributo es uno de los predictores más importantes de la precipitación, aquí se encontró una considerable variación de este rasgo aun en un sitio donde el régimen climático es el mismo. Por lo tanto, se debe considerar que hay otros factores que también influyen sobre la morfología de las plantas a una escala menor, como el estrés hídrico o la limitación de nutrientes dados por las características del suelo. Por esta razón, es necesario conocer de manera más precisa como es la relación de las hojas con el clima (Gregory-Wodzicki, 2000).

A pesar de la diferenciación del área foliar observada a nivel de hojas y folíolos, la categorización de las hojas con los criterios de Raunkiaer no permitió encontrar alguna asociación entre el área de los folíolos y el tipo de vegetación. Una posible explicación de este resultado es el intervalo de tamaños tan amplio que abarca cada categoría de dicha clasificación, de modo que las hojas de la selva baja caducifolia y la sabana, a pesar de diferentes tamaños, caen en las mismas categorías de tamaños foliares. Por tal razón, quizá valdría la pena pensar en hacer subdivisiones más pequeñas, lo cual posibilitaría hacer comparaciones más finas a escalas espaciales menores, o simplemente utilizar el promedio. Sin embargo, también se debe considerar la capacidad de movimiento de las hojas y folíolos de las Fabaceae que les permite evitar de la fuerte intensidad de la luz solar (Herbert, 1989), por lo que no es necesario que se dé una reducción tan marcada de su lámina.

Las hojas de la selva baja caducifolia presentaron un menor masa foliar específica. Las hojas con mayor masa foliar específica se encuentran principalmente en sitios secos, ya que tienen ciertas adaptaciones que les permiten sobrevivir en un ambiente donde el agua no es abundante (Westoby *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004). No obstante, esta característica también está asociada a una baja disponibilidad de nutrientes, en especial de fósforo y nitrógeno (Medina, *et al.*, 1990; Turner, 1994; Salleo y Nardini, 2000). Esto sucede en las especies de Fabaceae que crecen en la sabana, donde el suelo es muy somero y de hecho hay sitios donde la roca madre está expuesta. Los análisis preliminares de suelo realizados en esta comunidad indican claramente que hay fuertes deficiencias en su fertilidad (López-Olmedo, 2005).

Las hojas de la sabana pueden ser consideradas como esclerófilas debido a su grosor y su pequeño tamaño; sin embargo, se requieren análisis anatómicos para

comprobar este hecho. Este tipo de hojas se encuentran en sitios con muy poca disponibilidad de nutrientes y una marcada estacionalidad, lo que conduce a un fuerte estrés hídrico (Turner, 1994; Salleo y Nardini, 2000). Por otro lado, una masa foliar específica menor confiere a las hojas una mayor capacidad fotosintética, por lo que es un rasgo importante para las plantas que crecen en sitios donde hay competencia por la luz. Hay que tomar en cuenta que la competencia por luz en una selva baja caducifolia no es tan intensa como lo es en una selva alta perennifolia, lo que se refleja en los valores de masa foliar específica reportados para dicha comunidad. Por ejemplo, Bongers y Popma (1990) encontraron un promedio de  $0.008 \text{ g/cm}^2$ , y aunque este valor no es tan diferente del obtenido aquí para la selva baja caducifolia ( $0.01 \text{ g/cm}^2$ ), sí lo es para la sabana ( $0.02 \text{ g/cm}^2$ ).

La heteromorfia observada en las hojas de las Fabaceae de Nizanda es un rasgo importante que podría interpretarse como un indicio de un alto grado de especialización entre los folíolos. En general, el tamaño de los folíolos tendió a decrecer del ápice hacia la base, lo cual hace suponer que los folíolos pequeños de la base evitan en cierto grado el autosombreado, mientras que los folíolos más grandes de la punta de la hoja pueden capturar más luz. Esta posibilidad se apoya en el menor grado de heteromorfia registrado en la sabana, donde no sólo no hay limitaciones lumínicas, sino que la alta intensidad de la luz puede llegar a tener efectos negativos.

En términos del nivel de autosombreado en el interior de una planta la forma de las hojas juega un papel muy importante, aunque ésta no es la única característica de la cual depende este factor (Givnish, 1984). Aunque hubiera sido esperable encontrar hojas que eviten el autosombreado (como las alargadas) en selva, para el caso de los folíolos esto no se cumplió: los folíolos más alargados (de acuerdo con el índice de tamaño foliar) se encontraron en la sabana. Sin embargo, en el caso de las hojas completas sucedió lo contrario. Estos resultados sugieren que puede haber respuestas diferentes ante condiciones iguales en los distintos niveles de análisis de la morfología foliar. Es decir, mientras que la forma de las hojas completas parece estar estrechamente relacionada con el autosombreado, la forma de los folíolos podría estar determinada por otras características, como la capacidad de movimiento de los folíolos, el tamaño del peciolo o los peciólulos y la filotaxia. En la literatura especializada en

morfología foliar prácticamente no se toca este tema, de modo que para resolverlo adecuadamente hace falta realizar más estudios.

La forma del ápice y de la base de las hojas también influyen en el autosombreado. Aunque en este estudio no se encontró una asociación significativa entre el tipo de vegetación y la forma de la base y del ápice del foliolo, sí fue posible reconocer ciertas diferencias entre los espectros de dichas comunidades. Por ejemplo, en la selva baja caducifolia el ápice de los foliolos fue en su mayoría acuminado, un tipo de ápice que evita el autosombreado, mientras que en la sabana fueron más frecuentes los ápices obtusos y agudos (Givnish, 1984). Estos últimos son completamente diferentes, ya que el agudo también evitaría el autosombreado pero el obtuso no (Givnish, 1984).

A pesar de la importancia ecológica de la forma de las hojas, en el análisis realizado para éstas de acuerdo con la clasificación de Hickey, se muestra que la forma de los foliolos es elíptica, sin importar el tipo de vegetación. Es probable que este resultado tenga su explicación en la historia evolutiva de este grupo de especies, más que en la relación entre estas características y los ambientes donde viven las plantas. Además de los atributos afectados por el ambiente, existen otros que son resultado de la historia evolutiva de cierto grupo taxonómico (Harvey y Pagel, 1991; Ackerly, 2004). Prior *et al.* (2003) encontraron resultados similares, donde las diferencias de las características foliares entre comunidades estuvieron relacionadas con la filogenia de las especies. Aquí reside la importancia de trabajar con un solo grupo taxonómico, ya que al controlar aunque sea parcialmente la filogenia, es posible discernir más fácilmente la causa de las variaciones. Por otra parte, aunque otros estudios han mostrado que los patrones de morfología foliar están relacionados con la precipitación (Givnish, 1984), esta posibilidad no existe en Nizanda, donde todas las comunidades estudiadas están sometidas a exactamente el mismo régimen de lluvia (aunque la disponibilidad de agua en el suelo sí es distinta).

Los altos coeficientes de variación obtenidos tanto para el área de la hoja completa y de los foliolos, como para el peso foliar, indican que se trata de características muy variables. Esto podría significar que existe una mayor plasticidad en estas características como respuesta a las distintas condiciones en las que se

desarrolla una planta. En contraste, el resto de las características presentaron coeficientes de variación más pequeños. El hábitat donde se encontró una mayor variación en la mayoría de los atributos foliares fue la sabana. Como se ha mencionado a lo largo de este trabajo, éste es un sistema donde las condiciones son poco favorables para una planta, por lo que su supervivencia depende de su capacidad para adaptarse al ambiente. Sin embargo, tampoco es un sistema tan restrictivo como para conducir a una convergencia muy fuerte, como los desiertos. Por lo tanto, las plantas exhiben diferentes posibilidades en cada atributo. No obstante, no se debe olvidar que existen características foliares más variables en la selva baja caducifolia, como el índice de heteromorfia y el área de los folíolos.

#### ***4.3. Relación entre los atributos foliares y las formas de crecimiento***

Existen ciertos atributos foliares particulares para cada forma de crecimiento, por lo que se piensa que existe una relación estrecha entre las hojas y las formas de crecimiento (Krebs, 1985). Esta relación se encontró en este estudio, aunque no en todas las características. Así, el área foliar, el largo y el ancho de las hojas son mayores para los árboles, tanto a nivel de hoja completa como a nivel de folíolo, mientras que los valores más pequeños corresponden a plantas pequeñas como las hierbas, lo cual no es un resultado sorprendente. Por otro parte, cabe recordar que las Fabaceae de la sabana fueron principalmente hierbas, mientras que las de la SBC fueron árboles. Entonces, se observa una relación entre estos tres componentes: tipo de vegetación, características foliares y formas de crecimiento.

El índice de forma de la lámina a nivel de hoja completa mostró resultados inesperados, ya que las hierbas no difirieron significativamente de los árboles respecto a este atributo, a pesar de tener valores diferentes. En el caso de los folíolos ocurrió algo similar, ya que las especies rastreras no difirieron de las trepadoras y de los árboles, ni los arbustos de las hierbas. La falta de significancia puede deberse a la gran variación en el valor de este atributo. El índice de forma de la lámina es una forma cualitativa de conocer la forma de las hojas, por lo que los resultados muestran que el tamaño aumenta sin cambiar la forma de las hojas. Cabe destacar que incluso los grupos de formas de crecimiento encontrados en un mismo tipo de vegetación fueron

distintos, lo que indica que a pesar de compartir características foliares en una misma comunidad, estos atributos se ven afectados por la forma de crecimiento de las plantas de manera independiente. Finalmente, en la zona de estudio se observó que las hojas de algunas especies de la sabana, además de ser más gruesas, presentan pubescencia más densa, p.ej. *Galactia argentea*, *Eriosema crinitum* y *Zornia megistocarpa*.

#### **4.4. Características foliares y filogenia**

El análisis de clasificación produjo un dendograma en el que se distinguieron cuatro grupos. Uno de ellos incluyó sólo especies de la sabana, las cuales presentan hojas reducidas y con gran masa foliar específica, y se trata principalmente de especies herbáceas, aunque también hay algunas especies arbustivas. Dentro de este grupo, las especies del género *Zornia*, por un lado, y las de *Stylosanthes*, por otro, son muy parecidas entre sí en cuanto a área de la hoja y del foliolo, MFE, IH, número de foliolos, y forma de la base y el ápice, por lo que en el dendograma estos dos géneros están bien diferenciados como grupos distintos desde umbrales de unión muy bajos.

El caso de *Erythrina lanata* llama la atención porque esta especie se separó de todas las especies debido a que sus características foliares son muy distintas del resto de las especies. En particular, se trata de una especie trifoliada con los foliolos y hojas más grandes que el resto de las especies y con una masa foliar específica muy baja, y por otra parte, sus foliolos son ovados.

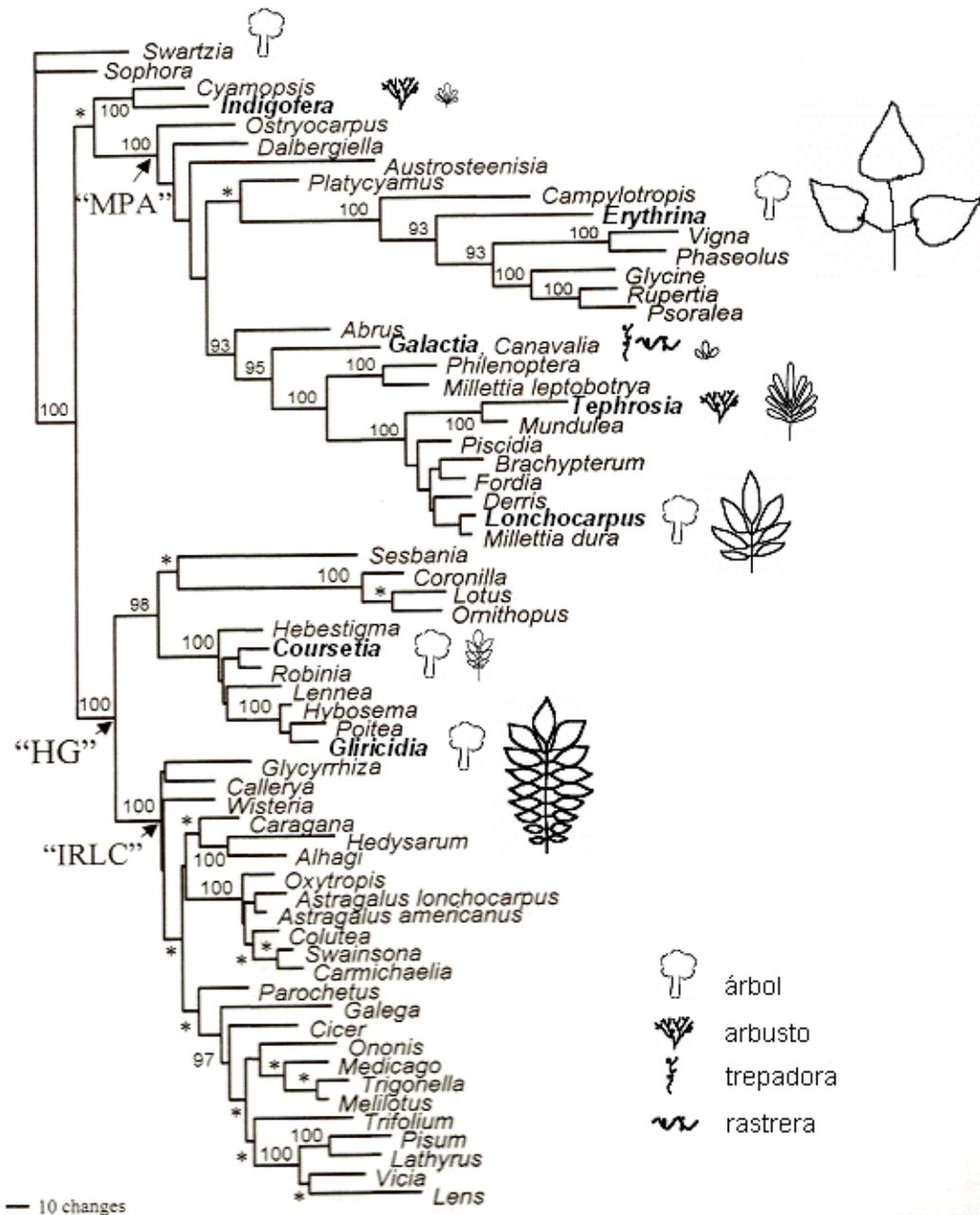
En la clasificación se formó un gran grupo que incluye a la mayoría de las especies y representantes de todas las formas de crecimiento (excepto las hierbas), el cual está subdividido en un subgrupo con especies arbustivas principalmente, cuyos foliolos tienen áreas parecidas y masa foliar específica reducida. El segundo subgrupo se forma a conforma con especies de la selva baja caducifolia donde las hojas son de mayor tamaño, masa foliar específica reducida e índices de heteromorfia grandes. Este gran conjunto es muy diverso en cuanto a características foliares y formas de crecimiento aunque la mayoría de sus elementos pertenecen a la selva baja caducifolia, y esto habla de una gran diversidad de estas características en este tipo de vegetación.

Finalmente, no es extraño encontrar que las especies pertenecientes al género

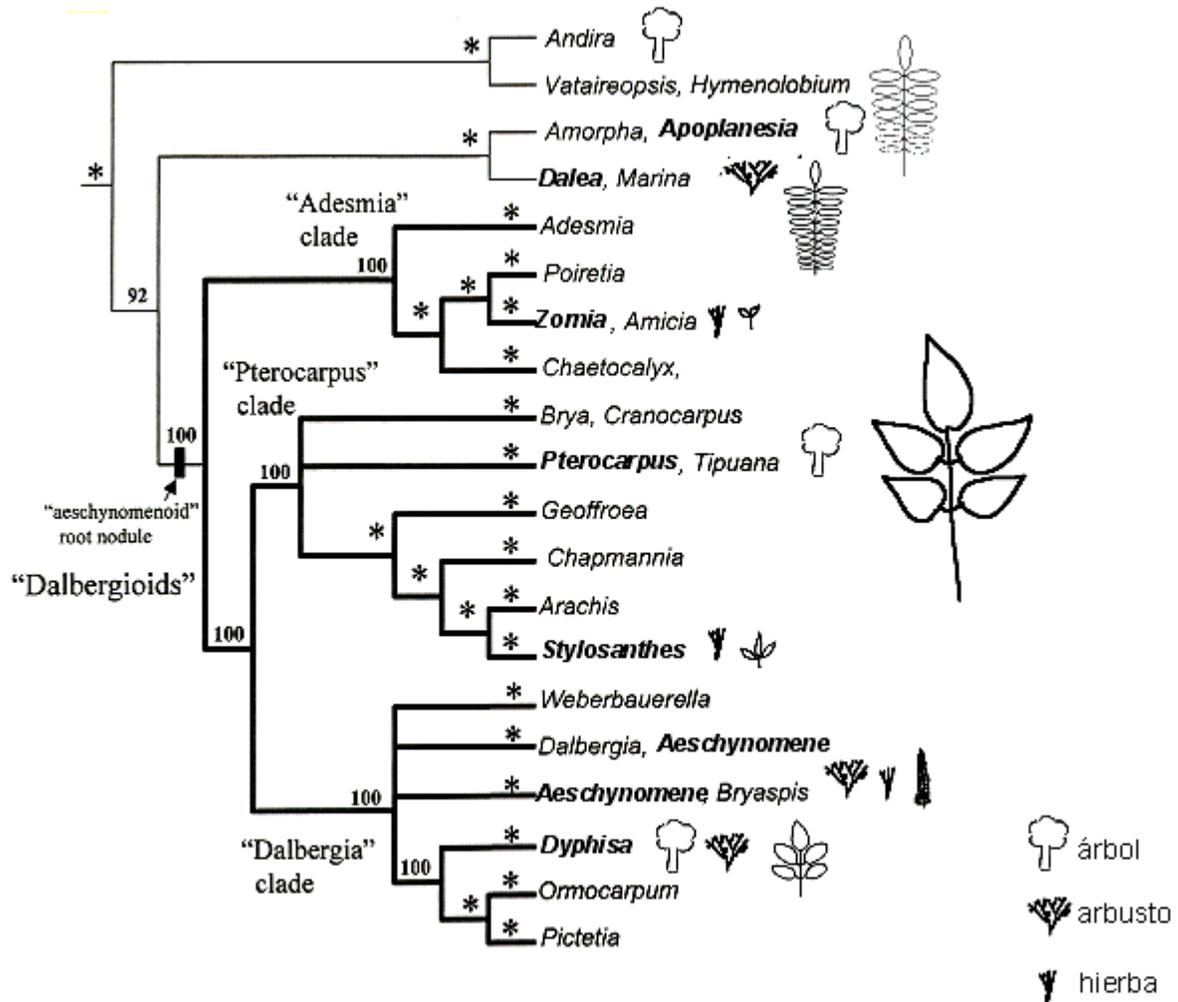
*Aeschynomene* se separen por completo del resto de las especies, ya que sus características son completamente distintas del resto de las Fabaceae analizadas en este estudio. La relación tan marcada que existe entre estas dos especies se debe claramente a aspectos filogenéticos más que a aspectos ecológicos. Estas especies son muy parecidas entre sí a nivel foliar, con sus hojas pequeñas y folíolos muy pequeños y numerosos.

El dendograma permitió observar además que muchas de las especies de un mismo género se encuentran separadas. Esto puede deberse a la gran variación en sus características foliares. Un ejemplo muy claro es el género *Lonchocarpus*, cuyas áreas foliares a nivel de hoja y folíolo, el índice de heteromorfia y el número de folíolos difieren notablemente entre especies, lo cual constituye un indicio de la gran variabilidad y versatilidad de este género, a pesar de ser especies encontradas en un mismo tipo de vegetación.

En las figuras 4.1 y 4.2 se ilustra una posible filogenia de las Fabaceae obtenida con distintas secuencias de genes, reportadas por Wojciechowski (2003). En ellas se representan algunos géneros estudiados en este trabajo, lo que permitió examinar si las características aquí analizadas han permanecido a lo largo de la filogenia o si han aparecido repetidamente. De acuerdo con esto, se puede observar que la mayoría de las especies mostradas en ambos cladogramas son especies leñosas, ya sean arbóreas o arbustivas, aunque también están presentes otras formas de crecimiento como las hierbas, trepadoras y rastreras, las cuales posiblemente surgieron varias veces a partir de ancestros leñosos, como nuevas adaptaciones y de forma independiente. En cuanto a las características foliares, aparentemente éstas han cambiado indistintamente a lo largo de la historia evolutiva de las especies, por lo que podemos pensar que se trata de adaptaciones al medio en el que se han desarrollado estas especies. Así, encontramos especies de muy diversos tamaños en cuanto a hoja completa y folíolo, con distinto número de folíolos y niveles variables de heteromorfia.



**Figura 4.1.** Árbol filogenético de las tribus de Fabaceae: Millettieae, Phaseoleae y emparentados (MPA) y el grupo Hologalegina, basado en un análisis de máxima parsimonia de las secuencias *matK*. Tomado de Wojciechowski (2003). En negrita se muestran los géneros analizados en este estudio y a un lado de los géneros analizados en este estudio se indica la forma de crecimiento, así como las hojas (las hojas están representadas a escalas relativas).



**Figura 4.2.** Árbol filogenético de las Dalbergiodes (Fabaceae) basado en un análisis de parsimonia combinada de las secuencias *trnK/matK*. Tomado de Wojciechowski (2003). En negrita se muestran los géneros analizados en este estudio y a un lado de los géneros analizados en este estudio se indica la forma de crecimiento, así como las hojas (las hojas están representadas a escalas relativas).

#### **4.5. Hoja vs. foliolo ¿cuál medir?**

Un resultado importante de este estudio es la respuesta diferencial de los atributos foliares dependiendo del nivel de estudio con el que se trabaje: hoja o foliolo. El análisis global de los resultados obtenidos mostró que existen atributos que responden de forma distinta cuando se analizan a cada uno de estos dos niveles. Por ello, es importante enfatizar el nivel de análisis adecuado para realizar un estudio de este tipo. En la mayoría de los trabajos publicados (e.g. Gentry, 1969; Dolph y Dilcher, 1980; Bongers y Popma, 1990; Kappelle y Leal, 1996; Prior *et al.*, 2003) se ha utilizado al foliolo como la unidad funcional, y por lo tanto, como la unidad de estudio. Sin embargo, estos estudios no han discutido a profundidad cuáles son las implicaciones de la elección de alguna de estas dos posibilidades como unidad de estudio, y cuál puede ser su relación con una hoja simple. En este trabajo se observó que los foliolos no siempre reflejan la relación con el ambiente; probablemente los atributos sin relación aparente con el ambiente sean resultado de la historia evolutiva de las especies.

La utilización de una u otra unidad de estudio puede producir resultados diferentes al hacer comparaciones entre comunidades. Un ejemplo de ello se tiene en el área de los foliolos de las especies de selva baja caducifolia, en donde se encontró la especie con los foliolos más pequeños de las dos comunidades, mientras que a nivel de hoja, la especie con el valor promedio más bajo de todas se encontró en la sabana. Por ejemplo, a nivel de foliolo, las especies con áreas foliares menores en ambos tipos de comunidad pertenecen al mismo género, *Aeschynomene compacta* en la selva baja y *A. pinetorum* en la sabana. Sin embargo, la primera fue la más pequeña a nivel de hoja completa en la selva baja, pero la segunda no lo fue. Es decir, pueden existir hojas muy pequeñas comparadas con un conjunto de especies a nivel de foliolo, pero la suma de todos los foliolos puede dar como resultado una hoja más grande en comparación con ese mismo conjunto. Es necesario que en futuros estudios se ponga más atención a la unidad de estudio seleccionada, y considerar tanto al número de foliolos, a su movilidad, así como a sus tamaños, ya que de esto depende tanto el tamaño de la hoja completa como su movilidad global.

Asimismo, hacen falta estudios que comparen las características de los foliolos y las hojas compuestas con las de las especies que tienen hojas simples, encontradas en

una misma comunidad, ya que estos datos podrían indicarnos cuál de las dos unidades tiene respuestas similares a las hojas simples. De esta manera se contaría con más elementos para decidir cuál es la unidad de estudio más adecuada para un análisis de este tipo. Mientras tanto, se debe tener presente en los trabajos las implicaciones de utilizar únicamente al foliolo.

#### **4.6. Conclusiones**

A pesar de haber restringido el estudio a una sola familia de plantas en un sitio climáticamente homogéneo pero edáficamente heterogéneo, en general los resultados obtenidos permitieron observar una relación entre el ambiente y los atributos foliares y de formas de crecimiento, en congruencia con la hipótesis planteada inicialmente.

Con respecto a las formas de crecimiento, se puede concluir que existe una clara asociación entre éstas y el hábitat donde crecen las plantas. La sabana, que es la comunidad que se desarrolla en el ambiente más limitante de todos los estudiados, está dominada por hierbas y arbustos, mientras que en la selva baja caducifolia dominan árboles y arbustos. Aunque el análisis de clasificación no mostró ninguna relación clara entre las características foliares y el tipo de vegetación o las formas de crecimiento, todas las otras pruebas permitieron comprobar que la mayoría de las características están relacionadas en gran medida con el ambiente. Sin embargo, en este estudio quedó claro que las condiciones ambientales no influyeron de igual manera sobre todos los atributos de las plantas. En particular, existen algunas características como la forma de la hoja, de la base y del ápice, que parecen estar asociadas más bien con la historia evolutiva de las especies.

De la misma manera, este estudio mostró que en general las características foliares constituyen un conjunto de atributos en el que se puede distinguir claramente una fuerte diferenciación entre comunidades. En este sentido, destaca de nuevo la sabana por contener a las plantas con hojas más pequeñas, con mayor masa foliar específica y con formas más redondeadas, y por tener los foliolos más pequeños. También se puede concluir que las características foliares están relacionadas no sólo con el ambiente, sino también con las formas de crecimiento. Sin embargo, hay que reconocer que a pesar de la relación generalizada entre la combinación pareada de

formas de crecimiento, ambiente y características foliares, no siempre se puede reconocer claramente una relación simultánea entre estos tres conjuntos.

En la mayoría de los estudios se ha utilizado a los folíolos como unidades funcionales de una hoja compuesta. Sin embargo, los resultados aquí presentados llevan a la conclusión de que los atributos foliares no responden de igual forma a nivel de folíolo que al de hoja, por lo que se deben considerar las limitaciones en cada unidad de estudio. Solamente a partir de la realización de más estudios será posible obtener evidencias que lleven a una propuesta más sólida acerca de cuál de las dos unidades deberá ser utilizada preferentemente.

Finalmente, a pesar de que se han realizado un gran número de estudios sobre morfología foliar, muchos de ellos anatómicos, en cierta medida estos han dejado a un lado el análisis de la relación entre la forma de la hoja y el ambiente de la planta. Por ello, es indudable que se requieren más investigaciones sobre esta relación, sobre todo en comunidades tropicales estacionalmente secas, ya que en estos sistemas el ajuste funcional fino de las plantas a su ambiente, mediado a través de sus hojas, es crítico para su supervivencia.

## Literatura citada

- Ackerly, D. (2004) Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *American Naturalist*, 163: 654-671.
- Ackerly, D. y M.J. Donoghue. (1998) Leaf size, sapling allometry, and Corner's rules: phylogeny and correlated evolution in maples (*Acer*). *American Naturalist*, 15: 767-791.
- Anónimo. (1985a) Juchitán E15-10 D15-1. Carta de Efectos Climáticos Regionales Mayo-Octubre 1:250,000. SPP-INEGI, Aguascalientes.
- Anónimo. (1985b) Juchitán E15-10 D15-1. Carta de Efectos Climáticos Regionales Noviembre-Abril 1:250,000. SPP-INEGI, Aguascalientes.
- Arias, A.A., M.T. Valverde-Valdés y J.R. Santiago. (2001) *Las plantas de las región de Zapotitlán Salinas, Puebla*. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F., 80 pp.
- ASF. (2003) *SPSS para Windows* versión 12.0. Apache Software Foundation E.U.A.
- Bailey, I.W. y E.W. Sinnott. (1916) The climatic distribution of certain types of Angiosperm leaves. *American Journal of Botany*, 3: 24-39.
- Bannister, P. (1976) *Introduction to Physiological Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 273 pp.
- Bongers, F. y J. Popma. (1990) Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of los Tuxtlas, México. *Botanical Gazette*, 151: 354-365.
- Bongers, F. y Sterck, F.J. (1998). Architecture and development of rainforest trees: responses to light variation. En: D.M. Newbery, H.H.T. Prins y N. Brown (eds.). *Dynamics of Tropical Communities*. Blackwell Science, Cornwall, pp. 125-162.
- Barbour, M.G., J.H. Burk, W.D. Pitts, F.S. Gilliam y M.W. Schwartz. (1999) *Terrestrial Plant Ecology*. 3<sup>a</sup> ed. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA., 649 pp.
- Bosabalidis, A.M. y G. Kofidis. (2002) Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science*, 163: 375-379.
- Bruschi, P., P. Grossoni y F. Bussotti. (2003) Within- and among-tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees*, 17: 164–172

- Chabot, B.F. y D.J. Hicks. (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 229-259.
- Chant, S.R. (1993) Fabales. En: Heywood, V.H (ed.). *Flowering Plants of the World*. Mayflower Books, Nueva York, pp. 149-152
- Chazdon, R.L. (1985) Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. *American Journal of Botany*, 72: 1493-1502.
- Chelton, D.B., M.H. Freilich y S.K. Esbensen. (2000) Satellite observations of the wind jets off Central America, Part I: Case studies and statistical characteristics. *Monthly Weather Review*, 128: 1993-2018.
- Cronquist, A. (1981) *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, Nueva York, pp. 598-601.
- Daubenmire, R.F. (1979) *Ecología Vegetal*. Limusa, México, D.F., 496 pp.
- Dolph, G.E. y D.L. Dilcher. (1979) Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Paleontographica*, 170: 151-172
- Dolph, G.E. y D.L. Dilcher. (1980) Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica. *Biotropica*, 12: 91-99.
- Doyle, J.J. y M.A. Luckow. (2003) The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. *Plant Physiology*, 131: 900-910.
- Fahmy, G.M. (1997) Leaf anatomy and its relation to ecophysiology of some non succulent desert plants from Egypt. *Journal of Arid Environments*, 36: 499-525.
- Fitter A.H. y Hay R.K.M. (2002) *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press Inc., San Diego, 367 pp.
- Geeske, J., G. Arlet y P.M. Vitousek. (1994) Leaf morphology along environmental gradients in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*. *Biotropica*, 26: 17-22.
- Gentry, A.H. (1969) A comparison of some leaf characteristics of tropical dry forest and tropical wet forest in Costa Rica. *Turrialba*, 19: 419-428.
- Givnish, T.J. (1984) Leaf and canopy adaptations in tropical forests. En: E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Junk. La Haya, pp. 51-84.
- Givnish, T.J. (2002) Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary Ecology*, 16: 213-242.

- Givnish, T.J. y G.J. Vermeij (1976) Sizes and shapes of liane leaves. *American Naturalist*, 110: 743-748.
- Gregory-Wodzicki, K.M. (2000) Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology*, 26: 668-688.
- Gurevitch, J. (1992) Sources of variation in leaf shape among two populations of *Achillea lanulosa*. *Genetics*, 130: 385-394.
- Harvey, P.H. y M.D. Pagel. (1991) *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, 239 pp.
- Herbert, T.J. (1989) A model of daily leaf movement in relation to the radiation regime. En: C.H. Stirton y J.L. Zarucchi (eds.) *Advances in Legume Biology Monographs of Systematic Botany*, Missouri Botanical Garden, 29: 629-643.
- Hickey, L.J. (1973) Classification of the architecture of Dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, 60: 17-33.
- Housman, D.C., M.V. Price y R.A. Redak. (2002) Architecture of coastal and desert *Encelia farinose* (Asteraceae): consequences of plastic and heritable variation in leaf characters. *American Journal of Botany*, 89: 1303-1310.
- Kappelle, M. y M.E. Leal. (1996) Changes in leaf morphology and foliar nutrient status along a successional gradient in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Biotropica*, 28: 331-344.
- Klich, M.G. (2000) Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany*, 44: 171-183.
- Krebs, C.J. (1985) *Ecology*. Harper and Row Publishers, Nueva York, 798 pp.
- Lebrija-Trejos, E.E. (2001) *Análisis estructural de la vegetación ribereña de la región de Nizanda, Oaxaca, México*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 133 pp.
- Leigh, E.G. (1975) Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6: 67-86.
- López-Olmedo, L.I. (2001) Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda y Chivela, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. Tesis de

- Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 74 pp.
- López Olmedo, L.I. (2005) Diferenciación ecológica entre las sabanas y los pastizales artificiales de la región de Nizanda (Oaxaca), México. Tesis de Maestría (Biología Ambiental) Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 106 pp.
- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas y F. Zavala-Chávez. (2003) Arquitectura foliar y anatomía de la corteza de *Quercus sartorii* y *Q. xalapensis* (Fagaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 73: 63-72.
- McCune, B. y M.J. Mefford. (1999) Multivariate Analysis of Ecological Data (PC-Ord) Version 4.25 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- McVaugh, R. (1987) Flora Novo-Galiciana, Vol. 5: Leguminosae. University of Michigan Herbarium, Ann Arb, Michigan, 786 pp.
- Medina, E. (1995) Diversity of life forms of higher plants in neotropical forest. En: S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 221-242.
- Medina, E., V. García y E. Cuevas. (1990) Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of the Upper Rio Negro Region. *Biotropica*, 22: 51-64.
- Mendes, M.M., L.C. Gazarini y M.L. Rodrigues. (2001) Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments – effects in structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany*, 45: 165-178.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. (1963) Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-179.
- Navea, C., T. Terrazas, A. Delgado-Salinas y P. Ramírez-Vallejo. (2002) Foliar response of wild and domesticated *Phaseolus vulgaris* L. to water stress. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 49: 125-132.
- Niinemets, Ü. (1999) Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144: 35-47.

- Niinemets, Ü. (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82: 453-469.
- Novoplansky, A. (1996) Developmental responses of individual *Onobrychis* plant to spatial heterogeneity. *Vegetatio*, 127: 31-39.
- Orians, G.H. y O.T. Solbrig. (1977) A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. *The American Naturalist*, 111: 677-689.
- Parkhurst, D. y O.L. Loucks. (1972) Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*, 60: 505-537.
- Pérez-García, E.A. (2002) *Enclaves de vegetación xerofítica en regiones mésicas; análisis de su diversidad florística e importancia en el mantenimiento de floras xerofíticas*. Tesis de Maestría (Ecología Básica) UACPyP - Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 154 pp.
- Pérez-García, E. y J. Meave. (2004) Heterogeneity of xerophitic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in Southern Mexico. *Plant Ecology*, 175:147-163
- Pérez-García, E., J. Meave y C. Gallardo. (2001) Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 56: 29-88.
- Pérez-García, E.A., J. A. Meave y J.A. Gallardo-Cruz. (en prensa) Diversidad  $\beta$  y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. En: Halffter, J. Soberón, A. Melic Blas y P. Koleff (eds.). *Diversidad Biológica: el Significado de  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$* . Sociedad Entomológica Aragonesa y CONABIO.
- Pianka, E. (1994) *Evolutionary Ecology*. Harper Collins College Publishers, Nueva York, 486 pp.
- Popma, J., F. Bongers y M.J.A. Werger. (1992) Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. *Oikos*, 63: 207-214.
- Prior, L.D., D. Easmus y D.M.J.S. Bowman. (2003) Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology*, 17: 504-515.

- Ramsay, P.M. y R.B. Oxley. (1997) The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian Paramos. *Plant Ecology*, 131: 173-192.
- Reich, P.B., D.S. Ellsworth, M.B. Walters, J.M. Vose, C. Gresham, J.C. Volin y W.D. Bowman. (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80: 1955-1969.
- Ricklefs, R. y G. Miller. (2000) *Ecology*. Freeman and Company, Nueva York, 822 pp.
- Ritchie, M.E. y D. Tilman. (1995) Response of legumes to herbivores and nutrient during succession on nitrogen poor soil. *Ecology*, 76: 8648-2655.
- Robert, A. y M-A. Moravie. (2003) Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 697-707.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F., 432 pp.
- Salleo, S. y Nardini, A. (2000) Sclerophylly: evolutionary advantage or mere epiphenomenon? *Plant Biosystems*, 134: 247-259.
- Sinha, N. (1997) Simple and compound leaves: reduction or multiplication? *Trends in Plant Science*, 2: 369-402
- Sousa, M., M., Ricker y H.M. Hernández. (2001) Tree Species of the family Leguminosae in Mexico. *Harvard Papers in Botany*, 6: 339-365.
- Standley, P.C. y J.A. Steyermark. (1946) *Flora de Guatemala*, Vol. 24, parte V. Fieldiana Botany. Chicago Natural History Museum, Chicago, pp. 1-368.
- Talbert, C.M. y A.E. Holch. (1957) A study of the lobing of sun and shade leaves. *Ecology*, 38: 655-658.
- Tang, C.Q. y M. Ohsawa. (1999) Altitudinal distribution of evergreen broad-leaved trees and their leaf size pattern on humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 145: 221-223.
- Terradas, J. (2001) *Ecología de la Vegetación*. Ed. Omega, Barcelona, 703 pp.
- Turner, I.M. (1994) Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*, 8: 669-675.
- Velázquez-Rosas, N. (1997) *Características foliares de los árboles de bosques húmedos de montaña en la región de La Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca*. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 91 pp.

- Velázquez-Rosas, N., J. Meave y S. Vázquez-Santana. (2002) Elevation variation of leaf traits in montane forest tree species at La Chinantla, Southern México. *Biotropica*, 34: 534-546.
- Wang, G., G. Zhou, L. Yang y Z. Li. (2002) Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology*, 165: 169–181
- Webb, L.J. (1968) Environmental relationships of the structural types of Australian rain forest vegetation. *Ecology*, 49: 296-311.
- Westoby, M., D.S. Falster, A.T. Moles, P.A. Vesk e I.J. Wright. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33:125-159.
- Wiemann, M.C., S.R. Manchester, D.L. Dilcher, L.F. Hinojosa y E.A. Wheeler. (1998) Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledoneous leaves. *American Journal of Botany*, 85: 1796-1803.
- Wilcox, D., B. Dove, D. McDavid y D. Greer. (2002) Image Tool for Windows, Ver. 3.0 UTHSCSA, San Antonio, Tx.
- Wojciechowski, M.F. (2003). Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): an early 21<sup>st</sup> century perspective. En: B.B. Klitgaard y A. Bruneau (eds.). *Advances in Legume Systematics, part 10 Higher Level Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 5-35.
- Wright, I.J., P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J.H. Cornelissen, M. Demer, J. Flexas, E. Garnier, P.K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B.B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J.J. Midgley, M.L. Navas, Ü. Niinements, J. Oleksyn, N. Osada, H. Pooter, P. Poot, L. Prior, V.I. Pyankov, C. Roumet, S.C. Thomas, M.G. Tjoelker, E.J. Veneklaas y R. Villar. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827.
- Zar, J.H. (1999) *Biostatistical Analysis*. 4° ed. Prentice Hall, Nueva Jersey, 663 pp.
- Zomlefer, W.B. (1994) *Flowering Plant Families*. The University of North California Press Chapel Hill, pp. 160-166.

Zotz, G., P. Reichling y F. Valladares. (2002) A simulation study on the importance of size related changes in leaf morphology and physiology for carbon gain in an epiphytic bromeliad. *Annals of Botany*, 90: 437-443.

**Apéndice I.** Lista de especies de las Fabaceae y sus formas de crecimiento.

<b>Especie</b>	<b>Forma de Crecimiento</b>
<b>Selva Baja Caducifolia</b>	
<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	Arbusto
<i>Apoplania paniculata</i> C.Presl	Árbol
<i>Canavalia villosa</i> Benth.	Trepadora herbácea
<i>Chaetocalyx scandens</i> (L.) Urb.	Trepadora herbácea
<i>Coursetia caribaea</i> (Jacq.) Lavin	Hierba
<i>Coursetia glandulosa</i> A.Gray	Árbol
<i>Coursetia oaxacensis</i> M.Sousa et Rudd	Árbol
<i>Coursetia polyphylla</i> Brandegee	Árbol
<i>Dalea carthagenensis</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	Árbol
<i>Diphysa americana</i> (Mill.) M.Sousa	Árbol
<i>Erythrina lanata</i> Rose	Árbol
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.	Árbol
<i>Indigofera lespedezioides</i> Kunth	Arbusto
<i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier	Árbol
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth.	Árbol
<i>Lonchocarpus lineatus</i> Pittier	Árbol
<i>Lonchocarpus longipedicellatus</i> Pittier	Árbol
<i>Lonchocarpus torresorum</i> M.Sousa (sp. nov. ined.)	Árbol
<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli	Árbol
<i>Machaerium pittieri</i> Macbr.	Arbusto
<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.	Árbol
<i>Nissolia fruticosa</i> Jacq.	Trepadora leñosa
<i>Nissolia microptera</i> Poir.	Trepadora leñosa
<i>Phaseolus lunatus</i> L.	Trepadora herbácea
<i>Phaseolus microcarpus</i> Mart.	Trepadora herbácea
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Árbol
<i>Rhynchosia minima</i> (L.) DC.	Trepadora herbácea
<b>Sabana</b>	
<i>Aeschynomene pinetorum</i> Brandegee	Hierba
<i>Crotalaria cajanifolia</i> Kunth	Hierba
<i>Crotalaria pumila</i> Ortega	Hierba
<i>Crotalaria sagittalis</i> L.	Hierba
<i>Dalea carthagenensis</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	Arbusto
<i>Dalea zimapanica</i> Schauer	Hierba
<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	Hierba
<i>Diphysa humilis</i> Oerst. ex Benth et Oerst.	Arbusto
<i>Diphysa macrophylla</i> Lundell.	Arbusto
<i>Diphysa pulberulenta</i> Rydb.	Arbusto
<i>Eriosema crinitum</i> (Kunth) G.Don	Arbusto
<i>Eriosema diffusum</i> (Kunth) G.Don	Arbusto
<i>Galactia argentea</i> Brandegee	Rastrera herbácea

<b>Especie</b>	<b>Forma de Crecimiento</b>
<i>Indigofera lespedezioides</i> Kunth	Arbusto
<i>Macroptilium atropurpureum</i> (Moc. et Sessé ex DC.) Urb.	Rastrera herbácea
<i>Macroptilium gracile</i> (Poepp. ex Benth.) Urb.	Rastrera herbácea
<i>Poiretia punctata</i> (Willd.) Desv.	Trepadora herbácea
<i>Rhynchosia edulis</i> Griseb.	Trepadora herbácea
<i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	Hierba
<i>Stylosanthes humilis</i> Kunth	Hierba
<i>Stylosanthes viscosa</i> (L.) Sw.	Hierba
<i>Tephrosia cinerea</i> (L.) Pers.	Rastrera herbácea
<i>Tephrosia nicaraguensis</i> Oerst.	Rastrera herbácea
<i>Tephrosia nitens</i> Benth.	Arbusto
<i>Zornia megistocarpa</i> Mohlenbr.	Hierba
<i>Zornia reticulata</i> Sm.	Hierba
<b>Selva Mediana y Vegetación Ribereña</b>	
<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	Arbusto
<i>Andira inermis</i> (W.Wright) Kunth ex DC.	Árbol
<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl	Árbol
<i>Canavalia brasiliensis</i> Mart. ex Benth.	Trepadora herbácea
<i>Crotalaria cajanifolia</i> Kunth	Arbusto
<i>Diphysa americana</i> (Mill.) M.Sousa	Árbol
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.	Árbol
<i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier	Árbol
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth.	Árbol
<i>Lonchocarpus lineatus</i> Pittier	Árbol
<i>Machaerium acuminatum</i> Kunth	Árbol
<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.	Árbol
<i>Phaseolus oligospermus</i> Piper	Trepadora herbácea
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Árbol
<i>Sesbania emerus</i> (Aubl.) Urb.	Arbusto

**Apéndice IIa.** Características foliares: Hoja. Los valores son promedios  $\pm$  E.E. MFE = masa foliar específica; IH = índice de heteromorfia; IFL = índice de forma de la lámina; No. Fol. = número de foliolos.

	Área (cm <sup>2</sup> )	Peso (g)	MFE (g/cm <sup>2</sup> )	IH	Largo (cm)	Ancho (cm)	IFL	No. Fol
<b>Selva Baja Caducifolia</b>								
<i>Aeschynomene compacta</i>	5.81 $\pm$ 0.22	0.03 $\pm$ 0.00	0.004 $\pm$ 0.000	4.56 $\pm$ 1.38	6.85 $\pm$ 0.18	1.06 $\pm$ 0.03	6.51 $\pm$ 0.03	82
<i>Apoplanesia paniculada</i>	49.72 $\pm$ 1.88	0.24 $\pm$ 0.01	0.005 $\pm$ 0.00	2.45 $\pm$ 0.11	13.12 $\pm$ 0.30	0.47 $\pm$ 0.32	8.72 $\pm$ 0.18	15
<i>Coursetia caribaea</i>	18.00 $\pm$ 3.57	0.08 $\pm$ 0.01	0.006 $\pm$ 0.00	9.57 $\pm$ 1.25	7.48 $\pm$ 0.60	5.78 $\pm$ 0.34	1.29 $\pm$ 0.03	9
<i>Coursetia polyphylla</i>	22.48 $\pm$ 1.34	0.10 $\pm$ 0.01	0.005 $\pm$ 0.00	3.60 $\pm$ 1.25	10.10 $\pm$ 0.20	5.25 $\pm$ 0.15	1.94 $\pm$ 0.05	9
<i>Dalea carthagenensis</i>	4.04 $\pm$ 0.34	0.02 $\pm$ 0.00	0.006 $\pm$ 0.00	2.02 $\pm$ 0.34	4.52 $\pm$ 0.21	1.93 $\pm$ 0.07	2.39 $\pm$ 0.04	21
<i>Erythrina lanata</i>	133.11 $\pm$ 6.24	0.53 $\pm$ 0.02	0.004 $\pm$ 0.00	1.64 $\pm$ 0.05	22.70 $\pm$ 0.58	6.33 $\pm$ 0.47	1.26 $\pm$ 0.11	3
<i>Galactia striata</i>	26.5 $\pm$ 3.83	0.10 $\pm$ 0.01	0.004 $\pm$ 0.00	1.53 $\pm$ 0.06	8.27 $\pm$ 0.35	7.92 $\pm$ 0.41	1.07 $\pm$ 0.03	3
<i>Gliricidia sepium</i>	146.29 $\pm$ 6.07	0.90 $\pm$ 0.05	0.006 $\pm$ 0.00	2.70 $\pm$ 0.16	25.07 $\pm$ 0.50	5.43 $\pm$ 0.55	0.95 $\pm$ 0.06	17
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	23.79 $\pm$ 1.20	0.32 $\pm$ 0.01	0.004 $\pm$ 0.00	2.76 $\pm$ 0.43	17.07 $\pm$ 0.27	7.89 $\pm$ 0.24	2.01 $\pm$ 0.07	7
<i>Lonchocarpus lineatus</i>	61.28 $\pm$ 3.42	0.23 $\pm$ 0.02	0.010 $\pm$ 0.00	4.19 $\pm$ 0.63	9.60 $\pm$ 0.46	11.51 $\pm$ 0.25	1.49 $\pm$ 0.04	7
<i>Lonchocarpus sp. nov. ined.</i>	81.00 $\pm$ 6.63	0.27 $\pm$ 0.03	0.004 $\pm$ 0.00	6.64 $\pm$ 0.24	16.44 $\pm$ 0.51	6.39 $\pm$ 0.43	1.56 $\pm$ 0.05	9
<i>Lonchocarpus torresiorum</i>	43.28 $\pm$ 2.14	0.28 $\pm$ 0.01	0.006 $\pm$ 0.00	2.64 $\pm$ 0.31	15.42 $\pm$ 0.74	10.00 $\pm$ 0.33	1.66 $\pm$ 0.08	11
<i>Machaerium pittieri</i>	18.01 $\pm$ 0.84	0.12 $\pm$ 0.00	0.007 $\pm$ 0.00	4.06 $\pm$ 0.99	8.63 $\pm$ 0.22	5.88 $\pm$ 0.24	1.52 $\pm$ 0.05	3
<i>Nissolia fruticosa</i>	53.41 $\pm$ 1.18	0.47 $\pm$ 0.01	0.009 $\pm$ 0.00	2.42 $\pm$ 0.04	14.14 $\pm$ 0.16	10.50 $\pm$ 0.34	1.35 $\pm$ 0.02	5
<i>Nissolia microptera</i>	25.96 $\pm$ 3.96	0.21 $\pm$ 0.03	0.008 $\pm$ 0.00	1.79 $\pm$ 0.32	9.78 $\pm$ 0.42	6.04 $\pm$ 0.12	1.63 $\pm$ 0.03	5
<i>Pterocarpus rohrii</i>	125.78 $\pm$ 4.54	1.18 $\pm$ 0.06	0.009 $\pm$ 0.00	2.59 $\pm$ 0.20	16.03 $\pm$ 0.33	12.72 $\pm$ 0.33	1.28 $\pm$ 0.03	5
<b>Sabana</b>								
<i>Aeschynomene pinetorum</i>	1.05 $\pm$ 0.09	0.01 $\pm$ 0.00	0.009 $\pm$ 0.00	1.00 $\pm$ 0.00	3.87 $\pm$ 0.15	6.74 $\pm$ 0.02	1.96 $\pm$ 0.47	48
<i>Crotalaria pumila</i>	1.70 $\pm$ 0.10	0.01 $\pm$ 0.00	0.005 $\pm$ 0.00	1.78 $\pm$ 0.06	3.83 $\pm$ 0.13	2.73 $\pm$ 0.11	1.48 $\pm$ 0.08	3
<i>Diphysa humilis</i>	42.94 $\pm$ 2.58	0.56 $\pm$ 0.03	0.046 $\pm$ 0.00	2.81 $\pm$ 0.24	12.49 $\pm$ 0.20	7.03 $\pm$ 0.25	1.82 $\pm$ 0.05	9
<i>Diphysa puberulenta</i>	22.27 $\pm$ 1.39	0.24 $\pm$ 0.02	0.011 $\pm$ 0.00	2.31 $\pm$ 0.10	10.34 $\pm$ 0.36	3.76 $\pm$ 0.12	2.82 $\pm$ 0.12	15
<i>Eriosema crinitum</i>	15.57 $\pm$ 0.79	0.16 $\pm$ 0.02	0.010 $\pm$ 0.00	1.64 $\pm$ 0.11	7.53 $\pm$ 0.23	3.15 $\pm$ 0.34	1.25 $\pm$ 0.06	3
<i>Eriosema diffusum</i>	4.69 $\pm$ 0.26	0.04 $\pm$ 0.00	0.010 $\pm$ 0.00	1.42 $\pm$ 0.04	3.41 $\pm$ 0.09	18.19 $\pm$ 0.12	1.11 $\pm$ 0.04	3
<i>Galactia argentea</i>	13.17 $\pm$ 0.68	0.03 $\pm$ 0.00	0.013 $\pm$ 0.00	1.34 $\pm$ 0.04	5.11 $\pm$ 0.14	13.44 $\pm$ 0.13	1.88 $\pm$ 0.03	3
<i>Indigofera lespedezioides</i>	2.82 $\pm$ 0.09	0.04 $\pm$ 0.00	0.014 $\pm$ 0.00	1.90 $\pm$ 0.04	2.79 $\pm$ 0.06	2.21 $\pm$ 0.15	1.28 $\pm$ 0.05	5
<i>Indigofera thibaudiana</i>	15.19 $\pm$ 0.85	0.13 $\pm$ 0.01	0.008 $\pm$ 0.00	1.78 $\pm$ 0.11	7.50 $\pm$ 0.26	5.25 $\pm$ 0.05	1.29 $\pm$ 0.04	9
<i>Macroptilium atropurpureum</i>	15.36 $\pm$ 2.14	0.13 $\pm$ 0.02	0.008 $\pm$ 0.00	1.37 $\pm$ 0.11	6.35 $\pm$ 0.50	5.68 $\pm$ 0.40	1.12 $\pm$ 0.03	3
<i>Macroptilium gracile</i>	7.80 $\pm$ 0.49	0.08 $\pm$ 0.00	0.010 $\pm$ 0.00	1.39 $\pm$ 0.05	9.29 $\pm$ 0.30	6.47 $\pm$ 0.39	1.59 $\pm$ 0.11	7
<i>Stylosanthes humilis</i>	0.79 $\pm$ 0.03	0.01 $\pm$ 0.00	0.010 $\pm$ 0.00	1.48 $\pm$ 0.06	1.82 $\pm$ 0.03	1.33 $\pm$ 0.05	1.42 $\pm$ 0.07	3
<i>Stylosanthes viscosa</i>	0.96 $\pm$ 0.04	0.01 $\pm$ 0.00	0.013 $\pm$ 0.00	1.38 $\pm$ 0.02	2.00 $\pm$ 0.03	1.52 $\pm$ 0.06	1.40 $\pm$ 0.06	3
<i>Tephrosia nitens</i>	51.62 $\pm$ 2.36	0.66 $\pm$ 0.03	0.0129 $\pm$ 0.00	2.01 $\pm$ 0.09	10.97 $\pm$ 0.34	7.39 $\pm$ 0.35	1.55 $\pm$ 0.07	13
<i>Zornia megistocarpa</i>	1.92 $\pm$ 0.12	0.13 $\pm$ 0.01	0.0142 $\pm$ 0.00	1.08 $\pm$ 0.01	2.75 $\pm$ 0.08	2.52 $\pm$ 0.12	1.19 $\pm$ 0.09	2
<i>Zornia reticulata</i>	1.62 $\pm$ 0.09	0.02 $\pm$ 0.00	0.0164 $\pm$ 0.00	1.09 $\pm$ 0.02	3.13 $\pm$ 0.08	1.76 $\pm$ 0.12	2.01 $\pm$ 0.14	2

**Apéndice II. Características foliares: Foliolo. Los valores son promedios  $\pm$  E.E. IFL = Índice de forma de la lámina.**

	Área (cm <sup>2</sup> )	Largo (cm)	Ancho (cm)	IFL	Forma	Forma del ápice	Forma de la Base
<b>Selva Baja Caducifolia</b>							
<i>Aeschynomene compacta</i>	0.06 $\pm$ 0.00	0.67 $\pm$ 0.05	0.11 $\pm$ 0.01	6.04 $\pm$ 0.32	Obovada	Acuminado	Obtusa
<i>Apoplanesia paniculada</i>	3.44 $\pm$ 0.12	3.12 $\pm$ 0.04	2.90 $\pm$ 0.04	2.08 $\pm$ 0.02	Elíptica	Redondo	Redondeada
<i>Coursetia caribaea</i>	2.14 $\pm$ 0.10	2.52 $\pm$ 0.14	2.39 $\pm$ 0.14	2.46 $\pm$ 0.21	Elíptica	Mucronato	Redondeada
<i>Coursetia polyphylla</i>	2.07 $\pm$ 0.10	2.49 $\pm$ 0.04	2.27 $\pm$ 0.04	1.95 $\pm$ 0.02	Elíptica	Retuso	Aguda
<i>Dalea carthagenensis</i>	2.89 $\pm$ 0.02	1.09 $\pm$ 0.04	1.00 $\pm$ 0.04	2.09 $\pm$ 0.06	Elíptica	Redondo	Redondeada
<i>Erythrina lanata</i>	43.49 $\pm$ 1.11	10.17 $\pm$ 0.14	9.54 $\pm$ 0.14	1.50 $\pm$ 0.16	Ovada	Acuminado	Truncada
<i>Galactia striata</i>	8.93 $\pm$ 1.11	4.40 $\pm$ 0.14	4.24 $\pm$ 0.14	2.00 $\pm$ 0.16	Elíptica	Obtuso	Cordiforme
<i>Gliricidia sepium</i>	9.04 $\pm$ 0.44	4.40 $\pm$ 0.17	4.24 $\pm$ 0.05	2.00 $\pm$ 0.05	Elíptica	Obtuso	Cordiforme
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	10.01 $\pm$ 0.12	6.30 $\pm$ 0.08	2.64 $\pm$ 0.08	2.38 $\pm$ 0.10	Elíptica	Acuminado	Obtusa
<i>Lonchocarpus lineatus</i>	14.70 $\pm$ 0.86	5.89 $\pm$ 0.20	5.52 $\pm$ 0.20	1.52 $\pm$ 0.04	Elíptica	Acuminado	Redondeada
<i>Lonchocarpus</i> sp. nov. ined.	9.00 $\pm$ 0.87	5.36 $\pm$ 0.09	5.09 $\pm$ 0.09	2.12 $\pm$ 0.07	Obovada	Acuminado	Cuneada
<i>Lonchocarpus torresiorum</i>	6.05 $\pm$ 0.27	4.87 $\pm$ 0.16	4.61 $\pm$ 0.16	3.64 $\pm$ 0.02	Elíptica	Obtuso	Cuneada
<i>Machaerium pittieri</i>	2.81 $\pm$ 0.19	3.29 $\pm$ 0.06	3.03 $\pm$ 0.05	2.58 $\pm$ 0.03	Ovada	Obtuso	Truncada
<i>Nissolia fruticosa</i>	10.84 $\pm$ 0.16	5.48 $\pm$ 0.05	5.1 $\pm$ 0.05	1.80 $\pm$ 0.02	Elíptica	Obtuso	Obtusa
<i>Nissolia microptera</i>	4.90 $\pm$ 0.66	3.45 $\pm$ 0.09	3.24 $\pm$ 0.09	1.59 $\pm$ 0.02	Elíptica	Obtuso	Redondeada
<i>Pterocarpus rohrii</i>	20.52 $\pm$ 0.54	6.19 $\pm$ 0.09	5.76 $\pm$ 0.08	1.61 $\pm$ 0.02	Elíptica	Acuminado	Redondeada
<b>Sabana</b>							
<i>Aeschynomene pinetorum</i>	0.02 $\pm$ 0.00	0.32 $\pm$ 0.03	0.11 $\pm$ 0.02	4.29 $\pm$ 0.51	Obovada	Redondo	Obtusa
<i>Crotalaria pumila</i>	0.57 $\pm$ 0.03	2.28 $\pm$ 0.06	2.17 $\pm$ 0.06	5.66 $\pm$ 0.19	Elíptica	Acuminado	Aguda
<i>Diphysa humilis</i>	5.38 $\pm$ 0.36	4.36 $\pm$ 0.07	4.08 $\pm$ 0.07	1.98 $\pm$ 0.02	Elíptica	Acuminado	Obtusa
<i>Diphysa puberulenta</i>	1.81 $\pm$ 0.08	2.13 $\pm$ 0.04	1.91 $\pm$ 0.03	1.97 $\pm$ 0.02	Elíptica	Redondo	Obtusa
<i>Eriosema crinitum</i>	5.16 $\pm$ 0.26	5.98 $\pm$ 0.11	5.74 $\pm$ 0.11	5.31 $\pm$ 0.07	Elíptica	Agudo	Obtusa
<i>Eriosema diffusum</i>	1.56 $\pm$ 0.09	2.85 $\pm$ 0.05	2.72 $\pm$ 0.05	3.94 $\pm$ 0.05	Elíptica	Agudo	Obtusa
<i>Galactia argentea</i>	4.49 $\pm$ 0.18	2.12 $\pm$ 0.04	2.04 $\pm$ 0.04	3.76 $\pm$ 0.40	Elíptica	Obtuso	Obtusa
<i>Indigofera lespedezioides</i>	0.53 $\pm$ 0.02	1.74 $\pm$ 0.02	1.60 $\pm$ 0.02	4.07 $\pm$ 0.04	Elíptica	Mucronado	Cuneada
<i>Indigofera thibaudiana</i>	1.90 $\pm$ 0.11	2.40 $\pm$ 0.06	2.09 $\pm$ 0.06	3.42 $\pm$ 0.28	Elíptica	Mucronado	Obtusa
<i>Macroptilium atropurpureum</i>	5.08 $\pm$ 0.74	3.07 $\pm$ 0.13	2.84 $\pm$ 0.12	1.371345447	Ovada	Atenuado	Redondeada
<i>Macroptilium gracile</i>	2.47 $\pm$ 0.16	5.02 $\pm$ 0.14	4.89 $\pm$ 0.16	8.88 $\pm$ 0.30	Elíptica	Acuminado	Aguda
<i>Stylosanthes humilis</i>	0.25 $\pm$ 0.00	1.33 $\pm$ 0.02	1.27 $\pm$ 0.02	4.70 $\pm$ 0.08	Elíptica	Atenuado	Aguda
<i>Stylosanthes viscosa</i>	0.31 $\pm$ 0.01	1.21 $\pm$ 0.01	1.14 $\pm$ 0.01	3.30 $\pm$ 0.05	Elíptica	Acuminado	Aguda
<i>Tephrosia nitens</i>	4.53 $\pm$ 0.18	5.38 $\pm$ 0.05	5.07 $\pm$ 0.05	4.43 $\pm$ 0.04	Obovada	Retuso	Aguda
<i>Zornia megistocarpa</i>	0.94 $\pm$ 0.06	1.88 $\pm$ 0.05	1.85 $\pm$ 0.05	2.80 $\pm$ 0.14	Elíptica	Agudo	Obtusa
<i>Zornia reticulata</i>	0.80 $\pm$ 0.04	3.01 $\pm$ 0.04	2.85 $\pm$ 0.03	1.64 $\pm$ 0.03	Elíptica	Agudo	Obtusa