



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

Variación morfológica de *Cosmos bipinnatus*
Cav. (Asteraceae) en el Eje Neovolcánico
Transversal

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

PANIAGUA IBÁÑEZ MARIBEL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ

COMITÉ TUTOR: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA, DRA.
SUSANA VALENCIA ÁVALOS, DR. ZENÓN CANO SANTANA Y
DRA. AURORA ZLOTNIK ESPINOSA.

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2010



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
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/472/10

ASUNTO: Oficio de Jurado

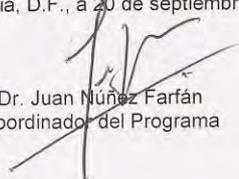
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de agosto de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **PANIAGUA IBAÑEZ MARIBEL** con número de cuenta **94313873** con la tesis titulada "**Variación morfológica de *Cosmos bipinnatus* Cav. (Asteraceae) en el Eje Neovolcánico Transversal**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. EFRAIN TOVAR SANCHEZ**:

Presidente: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA
Vocal: DRA. SUSANA VALENCIA AVALOS
Secretario: DR. EFRAIN TOVAR SANCHEZ
Suplente: DRA. AURORA ZLOTNIK ESPINOSA
Suplente: DR. ZENON CANO SANTANA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 20 de septiembre de 2010.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

JNF/DCRV/ASR/grf*

RECONOCIMIENTOS

A la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico otorgado a través de sus programas de becas para estudios de Maestría.

Al comité tutorial integrado por:

Dr. Efraín Tovar Sánchez

Dra. Ana Mendoza Ochoa

Dr. Zenón Cano Santana

Al jurado de examen integrado por:

Dr. Efraín Tovar Sánchez

Dra. Ana Mendoza Ochoa

Dra. Susana Valencia Ávalos

Dr. Zenón Cano Santana

Dra. Aurora Zlotnik Espinosa

A la Máxima Casa de Estudios, UNAM, por permitir de nueva cuenta que formara parte de su matrícula estudiantil y aportar los servicios necesarios para llevar a cabo mi formación académica.

AGRADECIMIENTOS

Mi más profundo agradecimiento a mi asesor de tesis: Dr. Efraín Tovar Sánchez por el apoyo y confianza al dirigir este trabajo. Por las revisiones, comentarios y discusiones en las diferentes etapas del mismo y por su amistad.

A la Dra. Ana Mendoza Ochoa y al Dr. Zenón Cano Santana por formar parte de mi comité tutorial. Por sus valiosas correcciones y observaciones realizadas durante el desarrollo de la tesis, por impulsar mi formación y aligerar con su sentido del humor los tutorales.

A la Dra. Aurora Zlotnik Espinosa y a la Dra. Susana Valencia Ávalos por las facilidades, tiempo, aportaciones, comentarios y sugerencias que me otorgaron para la revisión del escrito que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al Biólogo Enrique Ortiz Bermudez del Instituto de Biología, UNAM, por su enorme disposición y apoyo en la realización de los mapas que ayudaron a ilustrar este trabajo.

A la Bióloga y Maestra en fotografía Ana Isabel Bieler Antolín del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, UNAM, por las facilidades, apoyo y su enorme paciencia que siempre me otorgo en la revisión de cada una de las preparaciones microscópicas y obtención de fotomicrografías que ilustran parte de este trabajo.

Al Biólogo Armando Zepeda Rodríguez y al Técnico Francisco Pasos del Laboratorio de Microscopía Electrónica del Departamento de Biología Celular y Tisular de la Facultad de Medicina, UNAM, por su amistad apoyo y enorme disposición en la observación y obtención de fotomicrografías en Microscopía Electrónica de Barrido que ilustran parte de este trabajo.

Al M. en C. Enrique Solís del laboratorio de Biogeoquímica terrestre y clima del Instituto de Ecología, UNAM, por su apoyo en el análisis de las muestras edafológicas.

A mis Profesores y amigos que no sólo fueron de academia sino también de vida, gracias por todos sus consejos, recomendaciones, apoyo moral, ético y sobre todo por su gran ejemplo de lucha: M. en C. Verónica Juárez Jaimes, Biól. Enrique Ortiz Bermudez, Biól. Guadalupe Segura, Dr. José Luis Villaseñor Ríos, Biól. María del Rosario Redonda Martínez, M.F.P. Ana Isabel Bieler Antolín, Biól. Armando Zepeda Rodríguez, Tec. Francisco Pasos, M. en C. Patricia Mussali Galante Dr. Efraín Tovar Sánchez, Dra. Ana Mendoza Ochoa, Dra. Susana Valencia Ávalos, Dr. Zenón Cano Santana, Dra. Aurora Zlotnik Espinosa. M. en C. Daniel Navarro Santillán, M. en C. Beatriz Hidalgo, M. en C. Othón Alcántara Ayala, Biól. Nadya Rodríguez y M. en C. Ramiro Cruz Durán.

A mis amigos de la prepa: Martha, Fabiola, César, Alberto y Lidia por estos años de gran amistad y por seguir de una forma u otra en comunicación.

A mis amigas las Víboras: Iliana Herrera, Elisa Cabrera y Maricela Maldonado por estar siempre dispuestas en cualquier momento aun cuando por razones externas hemos tenido que separarnos.

A mis amigos del CIByC-UAEM: Verónica, Fabiola, Alfredo, Guillermo, Tatiana y César por el apoyo en campo. Almendra, Leticia, Luz, Rolando, Polette, y servicios sociales que de manera directa o indirecta me apoyaron en este trabajo.

A mis sobrinos: Daniela Jasmin, Erik Daniel, Natali Rocio, Antonio de Jesús y Bibi 2 “PULGUITAS” por ser los grandes amores de toda mi vida, por darme la alegría de su existencia y compañía, por el cariño más inocente que recibo, por ser el motivo principal de mi existencia y lucha diaria. LOS QUIERO MUCHO Y AMARÉ POR SIEMPRE.

A mis abues: María Luisa Sánchez López por las pláticas tan amenas, por sus palabras tan acertadas de aliento “Arriba y Adelante”, por su gran amor que siempre me da y por seguir al pendiente de mí. Aurelio Ibáñez Duran que aún cuando ya no está entre nosotros, fue el primero en mostrarme la belleza de *Cosmos bipinnatus* en aquellos recorridos tan agradables.

A mis padres: Lucila Ibáñez Sánchez y José Antonio Paniagua Parrales por compartir este nuevo logro conmigo y por su lucha constante. Así como a mis hermanas Miriam, Rocio y Brenda Yazmín por ser mi apoyo en diferentes etapas, por seguir unidas y sobre todo por las lecciones de vida y fortaleza que cada una de ustedes me ofrece.

A mis tíos: Raymundo por la lección más grande que me diste de lucha y ganas de vivir, Aurelio por los momentos alegres brindados y Leticia por escucharme y confiar tanto en mí. Así como a mis primos: Fernando de Jesús, Héctor Aurelio y Mildret Alejandra por los momentos gratos, por sus abrazos, por su cariño y confianza.

A la Familia Mora Jarvio por brindarme su hospitalidad, compañía, confianza, ayuda, amistad y todos los detalles que hacen especial y agradable el formar ahora parte de su familia.

A Patty Mussali que desde siempre y hasta el último momento de este trabajo me dio su ayuda y Efraín Tovar por todo su apoyo durante la realización de este trabajo. Principalmente gracias por la amistad recibida durante estos años de conocernos, por confiar siempre en mí, por su apoyo moral, académico, ético y por permitirme estar tan cerca de sus más grandes tesoros que son Hannah e Ilana.

A Mauricio Mora que además de ser el gran amor de mi vida es el mejor amigo y crítico que pude tener durante la realización de este trabajo. Gracias por cada uno de los momentos, sentimientos y emociones que hemos compartido, por los caminos y experiencias que nos quedan por recorrer junto a nuestro bebé “A JO LO TI TO” que llega a darle un giro de 180° a nuestra vida pero que nos impulsará con más fuerza a dar lo mejor de nosotros.

ÍNDICE

RESUMEN	1
I INTRODUCCIÓN	3
1.1. Ambiente y plasticidad fenotípica vegetal.....	3
1.2. Factores que modifican los caracteres morfológicos foliares, florales y frutales.....	9
1.2.1. <i>Altitud</i>	10
1.2.2. <i>Latitud</i>	10
1.2.3. <i>Precipitación</i>	11
1.2.4. <i>Temperatura</i>	11
1.2.5. <i>Condiciones edáficas</i>	12
1.2.6. <i>Luz</i>	12
1.3. Influencia de la altitud sobre las variables edafológicas.....	12
1.4. Importancia de los estudios morfológicos.....	13
1.5. La familia Asteraceae.....	13
1.6. El género <i>Cosmos</i>	14
II JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS	17
III MATERIALES Y MÉTODOS	19
3.1. Distribución espacial de <i>Cosmos bipinnatus</i>	19
3.2. Sitios de estudio.....	20
3.3. Material botánico.....	22
3.4. Macromorfología.....	24
3.4.1. <i>Hojas</i>	24
3.4.2. <i>Flores</i>	24
3.4.3. <i>Frutos</i>	25
3.5. Micromorfología.....	26
3.5.1. <i>Estomas y tricomas</i>	26
3.6. Análisis edafológicos.....	29

IV. ANÁLISIS DE DATOS	30
V. RESULTADOS	31
5.1. Caracterización de estomas, tricomas y papilas de <i>Cosmos bipinnatus</i>	31
5.2. Caracterización edafológica de los sitios de estudio.....	36
5.3. Variación morfológica foliar, floral y frutal de <i>Cosmos bipinnatus</i>	36
5.4. Relación entre las variables edafológicas, altitud y los caracteres morfológicos de <i>Cosmos bipinnatus</i>	39
5.5. Variación morfológica en individuos con lígulas lilas e individuos con lígulas blancas de <i>Cosmos bipinnatus</i>	43
5.6. Análisis de ordenación de componentes principales (CP).....	47
VI. DISCUSIÓN	48
6.1. Relación entre la Altitud, variables edafológicas y morfología de <i>Cosmos bipinnatus</i>	48
6.2. El papel del pH.....	50
6.3. El papel del fosfato y del nitrato.....	51
6.4. Variación morfológica entre sitios.....	53
6.5. <i>Cosmos bipinnatus</i> var. <i>albiflorus</i> una unidad taxonómica.....	55
6.6. Los tricomas y las papilas foliares de <i>C. bipinnatus</i>	56
6.7. Perspectivas de estudio.....	57
VII. CONCLUSIONES	58
APÉNDICE	59
LITERATURA	61

RESUMEN

La plasticidad fenotípica es uno de los medios por los cuales las plantas pueden ajustar su morfología y fisiología, permitiéndoles enfrentar la heterogeneidad ambiental bajo condiciones naturales. En México, la familia Asteraceae se caracteriza por presentar una amplia distribución geográfica, estar asociada a una extensa variedad de tipos de vegetación y presentar 2700 especies contenidas en 323 géneros. México y principalmente el Eje Neovolcánico Transversal (EVT) es considerado como un importante centro de diversificación de este grupo. Dentro de la familia Asteraceae el género *Cosmos* contiene 34 especies, de las cuales el 82% son consideradas endémicas. *C. bipinnatus* Cav. está asociada a varios tipos de vegetación a través del Eje Neovolcánico Transversal y es una especie que se ve favorecida por disturbios, lo que muestra una enorme plasticidad fenotípica en sus poblaciones.

En este estudio se evaluó la variación morfológica foliar, floral, frutal y de talla corporal de *C. bipinnatus* en ocho localidades del EVT. Asimismo, se determinó la relación entre los factores ambientales (variables edafológicas y altitud) y los caracteres morfológicos. Por último, se determinó si los individuos con morfología atípica (morfo blanco) son el resultado de la plasticidad fenotípica de *C. bipinnatus*.

En total, se evaluaron 43 caracteres morfológicos en ocho poblaciones de *C. bipinnatus* distribuidas en el centro del EVT. En cada población se realizaron tres transectos y en cada uno de ellos se eligieron 10 individuos de forma aleatoria. En total, se midieron 240 individuos, 1440 hojas, 1440 cabezuelas y 1440 frutos. Además, se analizaron 32 muestras edafológicas para caracterizar los sitios de estudio (pH, MO, NH₄, NO₃, PO₄, N_t y P_t).

Se detectó un efecto significativo del sitio sobre el 100% de las variables edafológicas. Por otro lado, los resultados indican que existe un efecto significativo del sitio, transecto e individuo sobre 100% de los caracteres frutales; 85% sobre los caracteres foliares y 89% sobre los florales.

En general, no se detectó una relación significativa entre la altitud y las variables edafológicas, exceptuando la relación negativa y significativa registrada entre la altitud y el amonio. Asimismo, cinco de los caracteres foliares (38%), seis florales (24%) y dos frutales (100%) no se relacionaron significativamente con la altitud y variables edafológicas.

Finalmente, los resultados de ANDeVA y de Componentes Principales muestran que los individuos con morfología atípica (caracterizados por lígulas blancas) difieren morfológicamente de los individuos de *C. bipinnatus*, por lo que, se sugiere que se le regrese a la denominación taxonómica de *C. bipinnatus* var. *albiflorus*.

El realizar un muestreo representativo de la especie *C. bipinnatus* permitió caracterizar de forma detallada su plasticidad fenotípica. Asimismo, la importancia de reconocer la influencia que tienen las variables ambientales sobre la expresión morfológicas de las especies, permitió resolver el estatus taxonómico de *C. bipinnatus* var. *albiflorus*. Por lo que, este trabajo ofrece una herramienta para estudios taxonómicos.

ABSTRACT

Phenotypic plasticity is one of the means by which plants adjust their morphology and physiology to cope with environmental heterogeneity under natural conditions. In Mexico, the Asteraceae family has a wide range of geographical distribution, it is associated to diverse types of vegetation and it is represented by 2700 species contained in 323 genera. Mexico and in particular, the Eje Neovolcánico Transversal (EVT) are considered as important centers of biodiversity for this group. Within the Asteraceae family, the genus *Cosmos* contains 34 species, from which 82% are considered endemic. *C. bipinnatus* Cav. is associated to various types of vegetation along the Eje Neovolcánico Transversal, which is favored by disturbances, resulting in populations with great phenotypic plasticity.

In this study, we evaluated the foliar, floral and frutal morphology as well as, body size of *C. bipinnatus* in eight localities along the EVT. Also, we determined if there was a relationship between environmental factors (edaphic variables and altitude) and morphological characters. Finally, we determined if individuals with atypical morphology (white morpho) are the result of phenotypic plasticity of *C. bipinnatus*.

In total, 43 morphological characters in eight localities of *C. bipinnatus* in the center of the EVT were evaluated. For each locality three transects were done in which ten individuals were randomly sampled. A total of 240 individuals, 1440 leaves, 1440 flower heads and 1440 fruits were sampled. Additionally, 32 edaphic samples were analyzed in order to characterize the study sites (pH, MO, NH₄, NO₃, PO₄, N_t and P_t).

A statistically significant effect of the locality on the 100% of the edaphic variables was registered. Also, a statistically significant effect of the locality, of the transect and of the individual on 100% of the fruit; 85% of the foliar and 89% of the floral characters was registered.

In general, there was no relationship between the altitude and the edaphic variables. Except from the negative and significant relationship registered between the altitude and the ammonium concentration. Moreover, there was not a relationship between five foliar (38%), six floral (24%) and two fruit characters (100%) with the altitude and the edaphic variables.

Finally, ANOVA and principal component analyses showed that individuals with atypical morphology (white morpho) differed in morphological terms from *C. bipinnatus* individuals. Therefore, we suggest that it should be returned to its original taxonomical status as *C. bipinnatus* var. *albiflorus*.

Our representative sampling method of *C. bipinnatus* allowed us to characterize in detail its phenotypic plasticity. Furthermore, recognizing the importance that environmental variables have on the morphological traits of the species, permitted us to resolve the taxonomic status of *C. bipinnatus* var. *albiflorus*. Therefore, this work offers a tool for future taxonomical studies.

I INTRODUCCIÓN

1.1. Ambiente y plasticidad fenotípica vegetal

La plasticidad fenotípica (PF) se puede definir como la habilidad que posee un mismo genotipo para originar diferentes fenotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales y es uno de los medios por los cuales las plantas pueden ajustar su morfología y fisiología permitiéndoles enfrentarse a la heterogeneidad de su ambiente natural (Smekens y Van Tienderen, 2001; González y Gianoli, 2004).

Se ha sugerido que las especies especialistas (e.g., con distribución restringida) presentan menor tolerancia a la variación ambiental, mientras que especies generalistas (e.g., con amplia distribución ecológica) posiblemente soportarían grandes cambios ambientales (González y Gianoli, 2004). Estudios acerca de la relación entre la PF y la amplitud ecológica de las especies han evidenciado que especies generalistas presentan mayor magnitud de PF que especies con una estrategia especialista (Geng *et al.*, 2006). Sin embargo, el intervalo de distribución ecológica de una especie generalista, a su vez, puede surgir por la adaptación de poblaciones a condiciones locales; es decir, la amplia distribución surge del agregado de ecotipos localmente adaptados. De ese modo, un ecotipo estaría en el extremo opuesto del espectro de un genotipo plástico adaptativo (Pigliucci, 2001).

Dependiendo de la carga genética con que cuenten los organismos, la PF puede darse de tipo continuo o discontinuo; Esta última está frecuentemente establecida por uno o pocos loci y se expresa en el fenotipo de manera discreta en cualquier atributo “morfo”; asimismo, una población que posee más de un morfo para un carácter, se designa “polimórfica” (Griffiths *et al.*, 2000).

En condiciones naturales, los factores abióticos en los diferentes ambientes modifican la distribución espacial de las plantas (Sultan y Bazzaz, 1993) y las variaciones en la disponibilidad

de recursos pueden ocasionar cambios en la PF de las especies vegetales (Valladares *et al.*, 2002).

Existen diversos estudios que han documentado la PF de las especies vegetales, en particular su variación morfológica foliar, floral y frutal en diversas familias, algunas de ellas son: Asteraceae (Rojas, 2001), Caricaceae (Aguirre *et al.*, 2008), Chenopodiaceae (Bhargava *et al.*, 2009), Daphniphyllaceae (Tang *et al.*, 2009), Fagaceae (Zúñiga *et al.*, 2009), Hydrophyllaceae (Cavieres, 2000), Pinaceae (Reyes *et al.*, 2005), Poaceae (Morales-Nieto *et al.*, 2008), Pteridaceae (Chuang y Liu, 2003) y Rosaceae (Colmenares-Arteaga, 2005). Sin embargo, esto no significa que sólo se presente en estas familias sino que depende del grado de interés propio que se tiene sobre alguna especie en particular.

En las angiospermas, los caracteres morfológicos externos y los caracteres epidérmicos además de poseer un valor diagnóstico de importancia taxonómica (Youngken, 1951; Patil y Patil, 1986) también han sido utilizados de forma tradicional en estudios de PF. Estos caracteres han resultado ser una importante herramienta en la detección de la PF que registran las especies vegetales ante los factores ambientales (Cutter, 1978); inclusive, han sido útiles en estudios taxonómicos, ya que aportan caracteres específicos para la determinación de géneros y especies (Stace, 1980).

A nivel morfológico y anatómico, los estomas y los tricomas son estructuras que registran una amplia plasticidad. Por ejemplo, se han documentado diferencias entre hojas de especies del mismo género e incluso entre individuos de la misma especie (Cañizares, 2003; Ely y Torres, 2003; Paniagua-Ibáñez, 2005; Jerez-Jaimes y Bernal-Pérez, 2007; Parés *et al.*, 2008).

La epidermis foliar está conformada por células de distintos tipos. Entre ellos, células guarda y células acompañantes que forman parte de los estomas (Fahn, 1990). En general, una de las clasificaciones más utilizadas para determinar el tipo de estoma de acuerdo con su morfología es la de Metcalfe y Chalk (1979), la cual se usará en este estudio (Cuadro 1).

Cuadro 1. Clasificación estomática basada en caracteres morfológicos. Tomada de Metcalfe y Chalk, 1979.

Tipo de estoma	Descripción
Anisocítico	Estoma rodeado por tres células acompañantes de las cuales una se distingue de las otras dos por ser más pequeña.
Anomocítico	Estoma rodeado por un número limitado de células que no difieren en tamaño y forma del resto de las células que se encuentra en la epidermis.
Diacítico	Estoma rodeado por un par de células acompañantes, en ángulo recto respecto al eje de la abertura estomática.
Paracítico	Estoma acompañado a cada lado por una o más células acompañantes paralelas al eje de la abertura estomática y células guarda.

Así mismo, la presencia de los estomas en las caras de la lámina foliar a llevado a clasificarlas como: *hojas epistomáticas*, cuando los estomas se encuentran en la cara superior o adaxial de la hoja; *hojas hipostomáticas*, cuando los estomas se encuentran en la cara inferior o abaxial de la hoja, y *hojas anfistomáticas*, cuando los estomas se encuentran en ambas caras (Esau, 1985).

El índice estomático es la proporción que existe entre el número de células estomáticas y células epidérmicas (Salisbury, 1968) y puede presentar una amplia variación. Se ha documentado que el índice estomático puede variar entre diferentes regiones de la lámina foliar o entre hojas que ocupan distinta posición en la planta, e incluso entre individuos de la misma especie cuando se desarrollan en ambientes contrastantes. El valor del índice estomático también permite comparar a las plantas que crecen en suelos muy secos de aquéllos que crecen en suelos muy húmedos, pues se considera un indicativo de la fisonomía de la planta en lo que a economía de agua se refiere (Weyers y Meidner, 1990). Además, estas estructuras intervienen en procesos fisiológicos importantes como es la transpiración, la entrada de bióxido de carbono y la salida del oxígeno (Salisbury, 1994).

Los apéndices epidérmicos están constituidos por los tricomas y un grupo intermedio entre papila y emergencia, los tricomas son definidos como apéndices unicelulares o pluricelulares que se originan sólo de células epidérmicas y que se desarrollan sobre la superficie

de varios órganos de las plantas y su función puede variar en relación al órgano de la planta en que esté (Werker, 2000).

Las características morfológicas de hojas, flores y frutos se encuentran sometidas a continuos procesos de selección dada la estrecha relación que mantienen con el ambiente en el que se desarrollan las plantas (Givnish, 1987). Uno de estos procesos de selección se da a través de las condiciones del suelo que permiten o no el establecimiento y crecimiento de las plantas. Entre las condiciones del suelo mejor documentadas están: la aireación, el contenido de agua y nutrientes esenciales, la profundidad del suelo, los niveles tóxicos de algunos elementos, las enfermedades, los herbívoros, la temperatura y la luz solar (Donahue *et al.*, 1977).

Las características edafológicas modifican la morfología de las plantas, ya que el suelo provee de los compuestos químicos inorgánicos esenciales para su nutrición y crecimiento (Bohn *et al.*, 1993). Los elementos esenciales para las plantas pueden ser subdivididos en los que se requieren en grandes cantidades (macronutrientes: hidrógeno, carbono, nitrógeno, oxígeno, magnesio, fósforo, azufre, potasio y calcio) y los que se requieren en pequeñas cantidades (micronutrientes: hierro, boro, cloro del suelo, vanadio, manganeso, fierro cobre, cinc y molibdeno). A excepción del N, todos los elementos esenciales se encuentran en el suelo (Donahue *et al.*, 1977; Bidwell, 1990; Bohn *et al.*, 1993). Los principales elementos esenciales que se encuentran en el suelo se describen a continuación.

La concentración de iones de hidrógeno se ve reflejada en el valor de pH (potencial de hidrógeno), el efecto que tiene el pH en el suelo puede verse en la solubilidad de los minerales, ya que la mayoría de éstos son más solubles en suelos ácidos que en soluciones neutras o ligeramente alcalinas. Además, el pH puede influir en el crecimiento de las plantas debido al efecto que ejerce en la actividad de los microorganismos, puesto que la mayoría de las bacterias fijadoras de nitrógeno no son muy activas en suelos ácidos; asimismo, son obstaculizadas aquellas bacterias que descomponen la materia orgánica y que desprenden nitrógeno y otros

nutrientes para la planta. Por lo tanto, la alcalinidad del suelo, además de reducir la solubilidad de todos los nutrientes, también es indeseable para las plantas ya que en suelos con un pH mayor a 9 presentan crecimiento reducido e inclusive pueden morir (Bidwell, 1990).

Por otro lado, la materia orgánica del suelo (MO) es el almacén principal de grandes cantidades de nutrientes aniónicos, además de ser responsable de su estructura, aumentar la porosidad, mejorar las relaciones agua-aire y reducir la erosión y lixiviación. La descomposición de la MO es por medio de microorganismos (bacterias, hongos y actinomicetos) que hacen que los nutrientes aniónicos estén disponibles cuando se da la absorción por la planta. Los iones que son removidos por absorción de las plantas, pueden ser renovados al suelo por las hierbas que al cumplir su ciclo de vida añaden materia orgánica en lugar de agotarla (Donahue *et al.*, 1977; Bidwell, 1990).

El nitrógeno (N) en el suelo está sujeto a un complejo sistema de ganancias, pérdidas y reacciones interrelacionadas. Éste es el elemento más importante en el crecimiento de las plantas y es un componente de la clorofila, los ácidos nucleicos, las proteínas y otras sustancias de la planta. El suministro adecuado de nitrógeno genera paredes celulares más delgadas que originan plantas más delicadas, grandes y suculentas (Donahue *et al.*, 1977). Se ha sugerido que cuando hay una baja producción foliar, ésta no se debe a la falta de nitrógeno como tal, sino a la falta de su disponibilidad para la planta, por lo que el nitrógeno es considerado como un nutriente importante que es utilizado por las plantas en forma de catión amonio o en forma de anión nitrato (sólo una pequeña parte del nitrógeno del suelo está presente en estas formas). Una de las mayores fuentes de nitrógeno del suelo es la fijación de nitrógeno, por acción microbiana en la cual el nitrógeno es tomado del aire del suelo y cambiado a las formas utilizables por las plantas; pero la mayor fuente de nitrógeno en el suelo es cuando la materia orgánica se descompone y el nitrógeno es liberado con un ión utilizable (mineralización) pero que tiene un corto periodo de vida, es decir amonio (NH_4) que algunas veces es temporalmente adsorbido a la superficie de las partículas orgánicas o es usado directamente por las plantas (Bidwell, 1990).

Eventualmente, la mayoría de los iones de amonio son oxidados por bacterias selectivas (*nitrosomas* y *nitrobacterias*) a la forma de nitrato (NO_3) a lo que se conoce como nitrificación. La forma de perder más nitrógeno es en nitrato. Los iones de amonio y nitrato son muy solubles en agua pero el amonio es quien resiste más ante el lavado y la infiltración. Asimismo, el nitrógeno puede perderse a través de dos mecanismos que producen gas que se escapa a la atmósfera: la desnitrificación (que constituye la pérdida más grande) y la volatilización de amonio, además de estar implicado en otras reacciones como la inmovilización y la fijación de amonio (Donahue *et al.*, 1977).

El fósforo (P) es el segundo nutriente vegetal más importante; no es muy móvil en las soluciones del suelo y su pérdida por lavado es baja. Las cantidades adecuadas de P influyen en la división y crecimiento celular, y como nutriente es doblemente crítico ya que el suministro total en la mayoría de los suelos es bajo y no está realmente disponible para las plantas, y el que llega a ser utilizado por las plantas es derivado principalmente de los fosfatos liberados durante la descomposición de la materia orgánica (Bidwell, 1990). El fosfato (PO_4) algunas veces está disponible para las plantas por precipitación en la solución del suelo (Donahue *et al.*, 1977; Bidwell, 1990).

Los estudios de las características morfológicas de las plantas que se encuentran bajo continuos procesos de selección han permitido observar patrones morfológicos debido a la capacidad de estos caracteres de ajustarse a las condiciones ambientales a través de plasticidad o diferenciación adaptativa (Givnish, 1987; Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996). Los patrones mejor documentados están relacionados con la variación morfológica foliar de acuerdo a gradientes de altitud, latitud y condiciones edáficas (Tang y Ohsawa, 1999; Schoettle y Rochelle, 2000; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002). Además, los patrones de variación morfológica pueden estar afectados por la disponibilidad de agua; sólo un ejemplo de los muchos que hay es el estudio realizado por Roma y Peñuelas (2007), en el que se describe la relación que existe entre la masa y el área foliar en una especie de encino (*Quercus ilex* L.) que depende de las diversas

condiciones climáticas como: la disponibilidad de agua, la intensidad del viento, el régimen lumínico y sus interacciones, pero principalmente por las bajas temperaturas. Se sugiere que la disponibilidad de agua es considerada el factor más limitante para que se dé el desarrollo de plantas en ambientes secos (Pianka, 1994).

Los estudios que abordan los patrones de variación morfológica son particularmente importantes en especies que presentan una amplia PF, así como una amplia distribución geográfica, debido a que con esta información se pueden conocer las adaptaciones que han sufrido las plantas cuando están presentes en diferentes hábitats.

Si bien la morfología está determinada por una base genética, las intensas presiones de selección a las cuales están sometidas las especies generan diferentes fenotipos dependientes del ambiente en el que se desarrollan (Bongers y Pompa, 1990; Velázquez-Rosas et al., 2002), observándose en la naturaleza un amplio intervalo de formas y tamaños en las especies y estructuras (Terradas, 2001).

En general, la relación que existe entre los caracteres morfológicos de las plantas y las condiciones ambientales puede ser analizada de tres maneras: (1) estudiando individualmente a la planta, (2) analizando la variación dentro de un taxón (especie, género o familia) que se distribuye en diferentes ambientes, y (3) entre distintos taxa que se desarrollan al interior de una comunidad (Ricklefs y Millar, 2000).

1.2. Factores que modifican los caracteres morfológicos foliares, florales y frutales

En general, dentro de los principales factores ambientales que modifican la morfología de las especies vegetales se encuentran: la altitud (e.g., Hansen-Bristow, 1986; Grace y Norton, 1990; Schoettle, 1990; Gurevitch, 1992; Schoettle y Rochelle, 2000), la latitud (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996; King y Maindonald, 1999), la precipitación (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996;

Wiemann *et al.*, 1998; McDonald *et al.*, 2003), la temperatura (Dolph y Dilcher, 1979), las condiciones edáficas (Chapin, 1980; Givnish, 1987; Turner, 1994; Rodríguez *et al.*, 1998; McDonald *et al.*, 2003), la intensidad de luz (Niinemets *et al.*, 1998; Terradas, 2001), y la disponibilidad de agua (Terradas, 2001; Navea *et al.*, 2002).

La variación de los caracteres morfológicos y en especial los de la lámina foliar a través de gradientes ambientales ha sido frecuentemente documentada (Domínguez *et al.*, 1998; Jonas y Geber, 1999; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003), principalmente por la capacidad que tienen estas estructuras para ajustarse a las condiciones ambientales a través de su plasticidad o diferencias adaptativas (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996). A continuación, se exponen algunos ejemplos de cómo los factores ambientales afectan la morfología foliar, floral, frutal y la talla del individuo.

1.2.1. Altitud. Se ha documentado que existe una reducción en el número y producción de hojas con el incremento de la altitud, ejemplo de ello son los estudios realizados en poblaciones de *Abies lisocarpa* (Hansen-Bristow, 1986), *Pinus sylvestris* (Grace y Norton, 1990), *P. contorta* (Schoettle, 1990) y *P. pumila* (Kajimoto, 1993). Por su parte, Mora-Jarvio (2006) documenta una relación positiva y significativa entre la altitud y el número de aristas foliares de *Quercus crassifolia*. Asimismo, se documentó un relación negativa y significativa entre la altitud y el tamaño de los individuos del arbusto *Chaetolepis lindeniana* Tirado (1997) y de árboles de *Abies religiosa* (López, 2003).

1.2.2. Latitud. En México se ha observado una reducción en el área foliar conforme se incrementa la latitud. Por ejemplo, la variación de *Rhizophora mangle* es el resultado de la latitud debido a que el área foliar disminuye de sur a norte (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996). Además, se ha reportado una relación positiva y significativa entre la latitud y el número de hojas dentadas y lobadas en especies de ambientes templados y con una estacionalidad marcada (Baker-Brosh y Peet, 1997). Asimismo, King y Maindonald (1999) documentan una relación

negativa entre la latitud y la longitud del pecíolo, encontrando en las regiones tropicales especies con pecíolos más grandes en relación con las zonas templadas.

Por otro lado, en Argentina y Uruguay se ha documentado una relación de la latitud y longitud con el tamaño de la corola y con el color de las flores de *Turnera sidoides*, los cuales varían clinalmente en dirección NO-SE (Solís, 2000, 2003; Panseri *et al.*, 2004). Por su parte, en México, Mora-Jarvio (2006) describe una relación positiva y significativa entre la longitud geográfica y el número de aristas foliares de *Quercus crassifolia*.

1.2.3. Precipitación. La disponibilidad de agua modifica los caracteres morfológicos foliares y tiene efecto sobre el establecimiento, crecimiento, desarrollo y productividad de las plantas (Navaea *et al.*, 2002). Por ejemplo, se ha observado que el área, ancho y longitud de la hoja se incrementan significativamente con el aumento de la precipitación (Castro-Díez *et al.*, 1997; Tang y Ohsawa, 1999; McDonald *et al.*, 2003). Asimismo, se ha observado que en ambientes más húmedos dominan las hojas con márgenes enteros en formas de crecimiento arbóreo, y ocurre lo contrario en climas templados donde dominan las hojas con bordes dentados (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002). Por su parte, Dolph y Dilcher (1979) realizaron un estudio en plantas tropicales y encuentran que la humedad está relacionada negativamente con el largo de la hoja.

1.2.4. Temperatura. Parkhurst y Loucks (1972) aseguran que este factor modifica el área foliar, pero sin embargo, su medición no puede ser muy evidente ya que también influye directamente la evapotranspiración. Por lo anterior, Givnish (1984) propone un modelo para determinar el tamaño foliar óptimo mediante el análisis de costos (transpiración) y beneficios (fotosíntesis) para las especies vegetales. Con dicho estudio llega a la conclusión de que el tamaño foliar óptimo es aquél que da un mayor beneficio al menor costo, es decir, en sitios de clima árido o seco dominarán hojas pequeñas con poca superficie de transpiración, y por el contrario en sitios húmedos habrá hojas con elevada superficie. Por su parte Dolph y Dilcher (1979) encuentran que

la temperatura está correlacionada con la variación en el tamaño de la hoja pues el largo disminuye conforme decrece la temperatura.

1.2.5. Condiciones edáficas. Se ha observado una reducción en el área foliar de plantas desarrolladas en suelos pobres en nutrientes (McDonald *et al.*, 2003), incluso la floración puede estar determinada por las condiciones edáficas, tal como lo registran Rajakaruna y Bohm (1999) en su estudio con *Lasthenia californica*. Las condiciones edáficas también pueden limitar la germinación de las semillas (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2002).

1.2.6. Luz. Se ha documentado una reducción del área foliar conforme se reduce la incidencia de luz (Terradas, 2001), pero en otros estudios, como el de Crawey (1997), se encuentra que hay aumento en el área foliar a bajas intensidades de luz ya que incrementa la captura de fotones al maximizar la superficie fotosintética (Gianoli, 2004).

1.3. Influencia de la altitud sobre las variables edafológicas

Marrs y colaboradores (1988) documentan en una selva tropical lluviosa una relación positiva y significativa entre la altitud y el contenido de nitrógeno, carbono, potasio, calcio, magnesio y amonio. Asimismo, se ha descrito que la cantidad de nitrógeno, fósforo y carbono orgánico es mayor en zonas alpinas. Por su parte, Grieve *et al.* (1990) y Dai y Huang (2006) describen que en ambientes templados, subtropicales y tropicales existe una relación positiva y significativa entre la altitud y cantidad de materia orgánica. Por otro lado, Dahlgren *et al.* (1997), Smith *et al.* (2002), Schawe *et al.* (2007) y Rodríguez-Domínguez (2010) registran una relación positiva y significativa entre la altitud y la concentración del N y en la relación C/N a través de un gradiente altitudinal en bosques templados y selvas tropicales. Por su parte, Sevgi y Baris-Tecomen (2009) documentan una relación negativa y significativa entre la altitud y la concentración del N en pastizales de montaña.

1.4. Importancia de los estudios morfológicos

Los estudios de los caracteres morfológicos han constituido el sistema básico de clasificación de las especies (González, 1997; Zúñiga *et al.*, 2009). Algunos de los principales caracteres morfológicos utilizados por los taxónomos son los de estructura y forma, donde se incluyen la ultraestructura, histología, anatomía y citología vegetal (Bold, 1980). Además, los estudios morfológicos han sido útiles en resolver problemas taxonómicos como el de hibridación natural (Spellenberg, 1992; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004), así como reconocer los altos niveles de PF que presentan las especies, tal como es el claro ejemplo de los encinos (Valencia, 2005; Mora-Jarvio, 2006). Más aún, los estudios morfológicos han permitido determinar patrones de variación asociados a factores ambientales y edáficos. Además, es una herramienta útil para caracterizar la estructura de las comunidades vegetales (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002).

1.5. La familia Asteraceae

México es considerado el cuarto país con mayor diversidad en términos florísticos (Mittermeier, 1988; Mittermeier y Goetsch, 1992); se estima que su flora cuenta con unas 22,000 a 30,000 especies (Rzedowski, 1991a; Villaseñor, 2003; Villaseñor *et al.*, 2004), del total de sus géneros el 8-15% y el 52-65% de sus especies son considerados endémicos (Ramamoorthy y Lorence, 1987; Rzedowski, 1991a, b; Mittermeier y Goetsch, 1992).

La familia Asteraceae (anteriormente Compositae) es una familia monofilética (Funk *et al.*, 2005) que dado al número de sus especies que la componen, aproximadamente 23,000 es considerada como una de las familias más diversas de plantas con flores (Magnoliophyta) y con mayor amplitud de distribución geográfica, ya que es prácticamente cosmopolita (Ortiz *et al.*, 1998; Funk *et al.*, 2005; Santamarina, 2006). Generalmente, las especies de esta familia se ven favorecidas por disturbios y son elementos abundantes en las primeras etapas sucesionales de

comunidades vegetales secundarias y es común verlas dominando los medios arvenses y ruderales donde algunos de sus miembros tienen relativa importancia económica, comestible y ornamental (Villegas y de Gante, 1979; Rzedowski *et al.*, 2001).

En México, la familia Asteraceae es de amplia distribución geográfica que forma parte de una extensa variedad de tipos de vegetación y está representada por 323 géneros y 2,700 especies (Turner y Nesom, 1998). México y principalmente el Eje Neovolcánico Transversal es el sitio donde esta familia alcanza su mayor representatividad (Rzedowski, 1991a; Turner y Nesom, 1998), considerándose como un importante centro de diversificación de este grupo (Villaseñor, 1993; Villaseñor *et al.*, 2004).

De acuerdo con la clasificación de tribus de la familia Asteraceae propuesta por Cassini (1818), son 19 tribus las que conforman a la familia Asteraceae, siendo la tribu Heliantheae la más primitiva y la tercera más grande en términos de riqueza de especies (Funk *et al.*, 2005). Estimaciones indican que contiene 190-300 géneros y 2,500 especies (Karis, 1993; Funk *et al.*, 2005). México es el principal centro de diversificación de la tribu Heliantheae ya que 1,150 de sus especies están presentes en el país, de las cuales 32 géneros y 740 especies son endémicas (Villaseñor, 1991). Esta tribu posee plantas herbáceas y arbustos leñosos (Stuessy, 1977; Rzedowski, 1991a).

1.6. El género *Cosmos*

El género *Cosmos* (de la palabra griega Kósmos que significa orden y por extensión hermoso o algo bello) hasta hace poco se había considerado como parte de la tribu Heliantheae, sin embargo, actualmente mediante estudios moleculares está ubicado dentro de la tribu Coreopsideae (Funk *et al.*, 2009). El género *Cosmos* es considerado principalmente americano y la mayoría de sus especies son de origen mexicano (Cabrera, 1985; Rodríguez *et al.*, 2006;

Santamarina, 2006), consta de 26 a 34 especies y su distribución geográfica se extiende desde los Estados Unidos de Norteamérica hasta Perú y Bolivia (Rodríguez *et al.*, 2006). México contiene 32 especies (incluidas 11 subespecies), de las cuales el 82% son consideradas endémicas (Villaseñor, 1991).

Cosmos bipinnatus Cav.

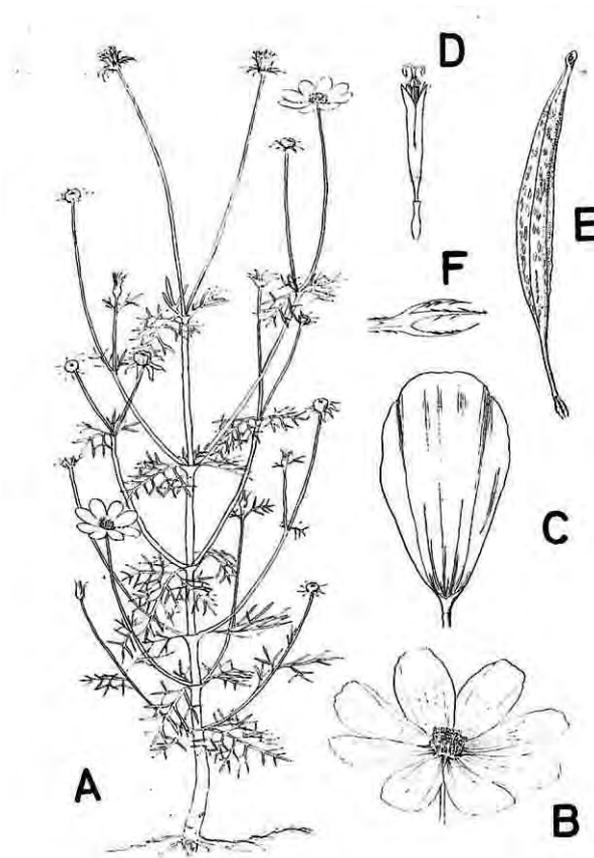


Figura 1. a) Individuo completo, b) cabezuela, c) lígula, d) flor del disco, e) fruto y f) aristas de uno de los extremos del fruto (Tomado de M. Villegas y de Gante, 1979).

Cosmos bipinnatus Cav. Es una planta que presenta forma de vida herbácea, anual, ruderal y arvense; es una planta poco ramificada y escasamente pubescente que tiene entre 20 cm y 2 m de altura; sus hojas son sésiles o con pecíolos alados, y son bipinnadas con segmentos lineares, su inflorescencia es paniculada e indeterminada y presenta flores pentámeras y tubulares, sus aquenios son más o menos lineares de forma tetragonal y con 2 ó 3 aristas; las

flores del disco presentan lígulas de color rosado, lila, violeta o blanco (Rzedowski *et al.* 2001; Fig. 1). Los individuos que presentan lígulas blancas son reconocidos por los horticultores como *C. bipinnatus* var. *albiflorus* (Montesinos, 2001); sin embargo, actualmente no ha recibido un estatus taxonómico formal. La fenología floral es desde primavera hasta principios de otoño, manteniéndose durante todo el verano en flor bajo condiciones de alta temperatura y humedad. *C. bipinnatus* es conocida comúnmente como: mirasol, girasol, girasol morado, amapola y linda (dependiendo del estado de la república en que se encuentre) y es de uso ornamental, forrajero, medicinal, ceremonial y religioso (Santamarina, 2006). *Cosmos* es una especie que tiene una amplia distribución geográfica y es abundante en zonas de mediana altitud dentro del Eje Neovolcánico Transversal (EVT, 2250 a 2750 m) (Cabrera, 1985). Su establecimiento se ve favorecido por disturbios, y por su amplia plasticidad se le puede encontrar asociada a vegetación de tipo pastizal, matorral xerófilo, bosque de *Quercus* y bosque de *Pinus* (Rzedowski, 1988; Funk *et al.*, 2005). El EVT se ubica en el centro de México y es considerado como centro de biodiversidad de la familia Asteraceae (Turner y Nesom, 1998). Varios autores sugieren que esta alta diversidad de especies está dada por la posición geográfica que ocupa el EVT, así como por su historia geológica, diversidad climática y topografía (Ramamoorthy *et al.*, 1993). Es frecuente encontrar en el campo individuos que reflejan una alta variación fenotípica dentro del EVT (Obs. Pers.)

II JUSTIFICACIÓN, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Aún cuando la familia Asteraceae contiene la mayor riqueza de plantas con flores, que México es considerado su principal centro de diversificación (en particular el Eje Neovolcánico Transversal), de su alto grado de endemismo y que *Cosmos bipinnatus* tiene una amplia abundancia y distribución geográfica, así como la amplia gama de asociaciones vegetales en las que se desarrolla, hasta ahora no se han realizado estudios que describan la variación morfológica de *C. bipinnatus* cuando ésta crece asociada a diferentes tipos de vegetación.

Por tales razones en el presente estudio se planteó como objetivo general de este trabajo determinar la variación morfológica foliar, floral y frutal de *Cosmos bipinnatus* en diferentes tipos de vegetación.

En particular se tuvo como meta responder los siguientes objetivos:

1. Evaluar si las características del suelo (pH, materia orgánica del suelo, amonio, nitrato, fosfato, nitrógeno total y fósforo total) y altitud tienen alguna influencia sobre la variación morfológica de *C. bipinnatus*.
2. Evaluar la variación morfológica intra e inter poblacional de *C. bipinnatus*.
3. Evaluar los caracteres macro y micromorfológicos (foliar, floral y frutal) de *C. bipinnatus*.
4. Determinar si los individuos con morfología atípica (morfo blanco) son el resultado de la plasticidad fenotípica de *C. bipinnatus*.

Las hipótesis involucradas en este trabajo fueron las siguientes:

1. Si la variación morfológica de *C. bipinnatus* es el reflejo de su variabilidad genética y su interacción con el ambiente, se espera que las características particulares de cada tipo de vegetación, en términos de altitud y características del suelo, modifiquen la morfología de *C. bipinnatus*.
2. Si los tipos de vegetación difieren en altitud y características del suelo, se espera que los individuos de *C. bipinnatus*, que se desarrollan dentro de un mismo tipo de vegetación presenten una mayor semejanza morfológica en comparación con los que crecen en otro tipo de vegetación.
3. Se espera que exista una diferencia en el índice estomático de *C. bipinnatus* en relación con el tipo de vegetación en que se desarrolla, lo cual estará marcando la estrecha relación entre el índice estomático y las condiciones ambientales donde se establece cada tipo de vegetación.
4. Si existe un efecto significativo del sitio (cambios en los recursos y condiciones) sobre la variación morfológica de *C. bipinnatus*, entonces los individuos que se desarrollan en el mismo sitio serán más similares morfológicamente entre sí.

III MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Distribución espacial de *Cosmos bipinnatus*

Para establecer la distribución geográfica de *C. bipinnatus* dentro del territorio mexicano, se realizó una revisión de los ejemplares de herbario de individuos de esta especie en cinco herbarios nacionales: 1. Herbario Nacional de México (MEXU) UNAM; 2. Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME) UNAM; 3. Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB) IPN; 4. Herbario de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (UAMIZ) UAM y 5. Herbario de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (HUMO) (figura 2). Dos herbarios mas como son: 1. Herbario del Instituto de Ecología, A.C. Xalapa (XAL) Veracruz y 2. Herbario del Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío (IBUG) Pátzcuaro fueron consultados mediante sus bases de datos disponibles en línea (Figura 2).



Figura 2. Ejemplar de herbario de *Cosmos bipinnatus* consultado en el Herbario Nacional de México (MEXU).

En total, se revisaron 1,150 ejemplares de herbario y con los datos geográficos obtenidos de las etiquetas de herbario (localidad, estado, municipio y coordenadas geográficas), se elaboró un mapa con la distribución geográfica de *C. bipinnatus* en el EVT, utilizando el programa ArcView (Figura 3). En el caso de los ejemplares que no contaban con las coordenadas geográficas de recolecta se recurrió a programas de mapeo y cartas geográficas para georreferenciarlos.

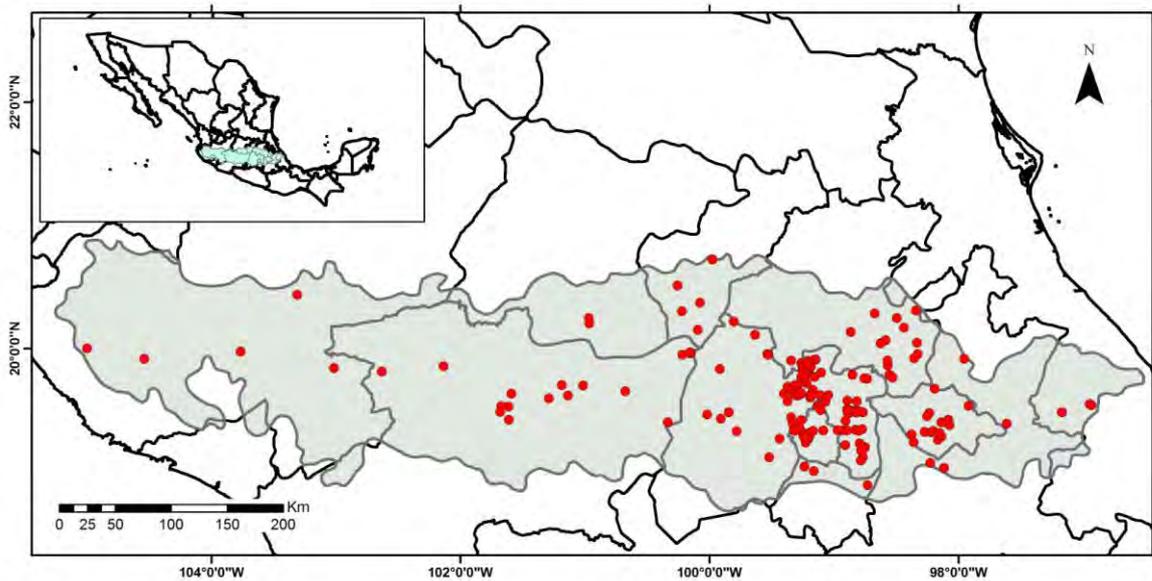


Figura 3. Distribución geográfica de *Cosmos bipinnatus* en el Eje Neovolcánico Transversal, de acuerdo a los datos obtenidos de etiquetas de herbario y trabajo de campo.

3.2. Sitios de estudio

Con base a la revisión de los ejemplares de herbario fue posible conocer los diferentes tipos de vegetación a los cuales se asocia la especie de estudio, permitiendo elegir ocho sitios de estudio ubicados en la región centro del EVT y donde las poblaciones de *C. bipinnatus* están asociadas a cuatro diferentes tipos de vegetación (pastizal, matorral xerófilo, bosque de *Quercus* y bosque de *Pinus*). Los sitios de estudio fueron mapeados (Cuadro 2 y Figura 4).

Cuadro 2. Sitios de estudio de *Cosmos bipinnatus* asociados con pastizal, matorral xerófilo, bosque de *Quercus* y bosque de *Pinus* en la región centro del Eje Neovolcánico Transversal.

Sitio	Entidad federativa	Delegación o Municipio	Coordenadas UTM	Altitud (m)	Tipo de Vegetación
1. Huehuetoca	México	Huehuetoca	0470736 2193770	2277	Pastizal
2. Santa Martha	México	Ocuilan	0459458 2108525	2840	Pastizal
3. Jardín Botánico UNAM	Distrito Federal	Coyoacán	0479893 2135838	2324	Matorral xerófilo
4. La Concordia	México	Naucalpan de Juárez	0471449 2158680	2406	Matorral xerófilo
5. Cerro de La Estrella	Distrito Federal	Iztapalapa	0490294 2137729	2315	Bosque de <i>Quercus</i>
6. Parque Ecológico de la Ciudad de México	Distrito Federal	Tlalpan	0479145 2129959	2573	Bosque de <i>Quercus</i>
7. Tres Marías	Morelos	Huitzilac	0474982 2108707	2882	Bosque de <i>Pinus</i>
8. San Salvador	Distrito Federal	Xochimilco	0489057 2122730	2667	Bosque de <i>Pinus</i>

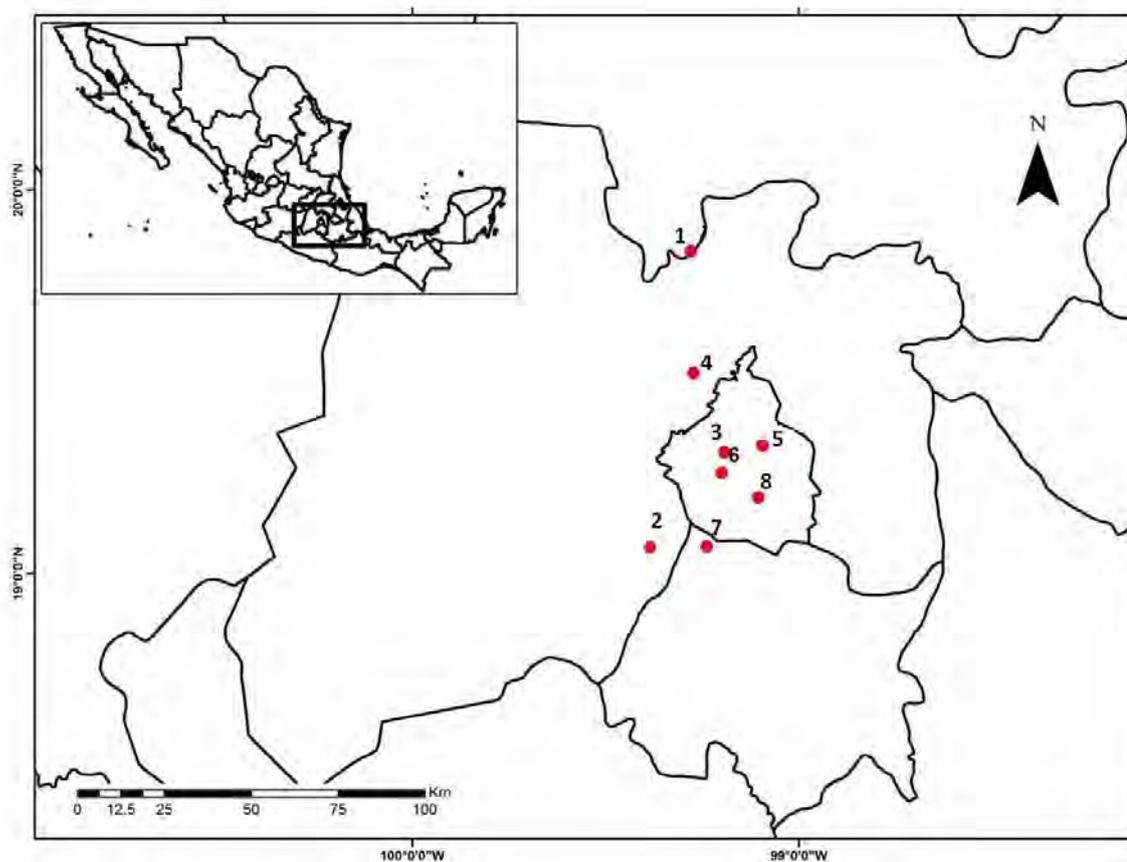


Figura 4. Ubicación geográfica de los ocho sitios de estudio de *Cosmos bipinnatus* en la región centro del Eje Neovolcánico Transversal (1,2 pastizal; 3,4 matorral xerófilo; 5,6 bosque de *Quercus* y 7,8 bosque de *Pinus*).

3.3. Material botánico

Para determinar la altura promedio de *C. bipinnatus* en cada sitio de estudio, se trazaron tres transectos, cada uno de 50×1 m. Se marcaron 10 cuadros de 1 m^2 cada cinco metros, alternando a cada lado del transecto y se evaluó la altura promedio de los individuos dentro de cada cuadro.

Para caracterizar la morfología floral, frutal y foliar de la especie, en cada cuadro previamente marcado de 1 m^2 , se eligió de forma aleatoria un individuo maduro que contara por lo menos con tres cabezuelas maduras y hojas sin daño físico aparente. En total se muestrearon 60 individuos por cada tipo de vegetación, de cada individuo se recolectaron tres de sus cabezuelas. Las estructuras florales de cada cabezuela se montaron en tarjetas de cartulina, cada una de sus lígulas, seis brácteas involucrales (brácteas internas), seis brácteas caliculares (brácteas externas) y seis de sus flores con su respectiva palea. Lo anterior, se realizó en campo debido al alto grado de deshidratación que registra esta especie (Figura 5a). Aquellos individuos que aún no tenían frutos fueron marcados con cintas de color vistoso y posteriormente se regresó a colectarlos. Seguido a esto, se montaron seis frutos de cada cabezuela en tarjetas de cartulina. A cada una de las estructuras montadas se les realizaron diversas mediciones con un vernier digital, las cuales se utilizaron para realizar los análisis estadísticos.

A la par, se recolectaron seis hojas maduras (sin daño) de cada uno de los individuos que fueron elegidos aleatoriamente. La superficie foliar fue medida con un medidor de área foliar y se utilizó un vernier digital para tomar las medidas lineales (Figura 5b). Para el análisis estomático, dos de las seis hojas recolectadas por individuo fueron puestas en alcohol al 70% y con ellas se elaboraron tres laminillas semipermanentes (por individuo) aplicando la técnica de réplica, para poder obtener las fotomicrografías (campo claro [CC] y contraste diferencial de interferencia [CDI]) necesarias e ilustrar los caracteres epidérmicos, realizar mediciones morfológicas e índice estomático. El resto de las hojas (cuatro de seis) fueron herborizadas y tratadas para realizar una serie de observaciones que permitieron obtener fotomicrografías en

microscopía electrónica de barrido (MEB), las cuales sirvieran de apoyo para la caracterización e ilustración de los caracteres epidérmicos de *C. bipinnatus*.

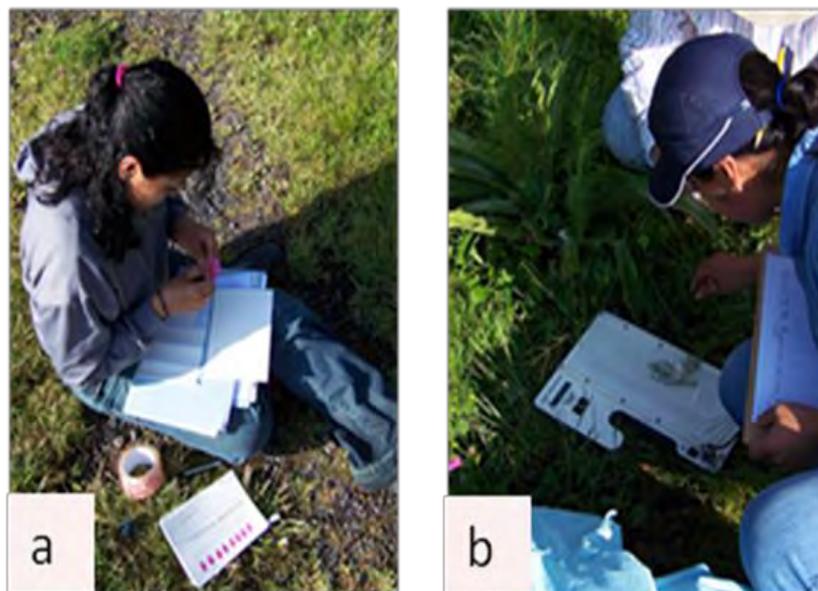


Figura 5. a) Montaje de estructuras de la cabezuela y b medición de área foliar de *Cosmos bipinnatus* en campo.

En total, en los ocho sitios de estudio distribuidos en la región centro del EVT (pastizal, matorral xerófilo, bosque de *Quercus* y bosque de *Pinus*) se recolectaron 1,440 hojas maduras sin daño (180 hojas por sitio), se recolectaron 720 cabezuelas (90 cabezuelas por cada sitio) y de éstas se montaron 540 lígulas, 180 flores e igual número de paleas, brácteas caliculares y brácteas involucrales. Se hicieron 90 preparaciones semipermanentes para la observación de estomas y tricomas, y la obtención de fotomicrografías. Los 43 caracteres morfológicos evaluados a éstos 240 individuos (30 individuos por sitio) se distribuyen de la siguiente manera: 13 foliares, 25 florales y dos frutales (Cuadro 2 y 3).

Debido a que observaciones de campo muestran que los individuos de *Cosmos* que tienen lígulas de color blanco a marfil mostraron una morfología atípica de *C. bipinnatus*, se procedió a evaluar morfológicamente si estos individuos pertenecen al mismo taxa. Por ello, en el sitio Cerro de la Estrella (bosque de *Quercus*), se colectaron de forma aleatoria diez individuos adultos del morfo con lígulas blancas (los cuales, para este estudio, se denominarán subsecuentemente, de acuerdo a la nominación de Montesinos (1985), “*C. bipinnatus* var.

albiflorus”). Asimismo, a estos individuos se aplicó el mismo procedimiento macro y micromorfológico que se mencionó anteriormente para cada individuos de *C. bipinnatus*.

De cada uno de los sitios de estudio se tomaron individuos completos para ser procesados (herborizados) y posteriormente depositados en el Herbario Nacional del Instituto de Biología (MEXU) y Herbario de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (HUMO). Los duplicados de cada uno de los ejemplares están en proceso de obsequio para el resto de los herbarios consultados.

3.4. Macromorfología

3.4.1. Hojas. De cada uno de los 30 individuos que se muestrearon por sitio, se tomaron seis hojas maduras (de la base al ápice del individuo) y sin daño, y a cada una, se les registró el área foliar, el largo total de la lámina foliar (pecíolo + lámina foliar), el largo y ancho de la lámina foliar, el largo y ancho del pecíolo, el ancho de la vena media y el número de segmentos (Cuadro 3).

3.4.2. Flores. A cada uno de los 30 individuos que se muestrearon en cada sitio se les registró la altura total del individuo, la altura al primer pedúnculo en floración. Además, de cada individuo se eligieron tres cabezuelas, a las cuales antes de ser colectadas se les midió el ancho del pedúnculo, el ancho del disco, el ancho y largo de la cabezuela y el número de lígulas, de brácteas caliculares y de brácteas involucrales. En campo, se realizó el montaje de cada estructura floral. La técnica de montaje consistió en lo siguiente. En tiras de diurex cristal, de cada una de las cabezuelas, se pegaron las lígulas, las brácteas caliculares, las brácteas involucrales y seis de las primeras flores no ligulares del disco, a estas últimas también se les despojó de la pálea que las cubre, para que también fueran montadas en tarjetas de cartulina de 20 × 14 cm. Posteriormente, se midieron cada una de estas estructuras y para obtener los valores

de tonalidad, cada una de las l gulas de cada individuo fue escaneada y evaluada de forma objetiva la cantidad de coloraci n (Rojo, Verde, Azul, Cian, Magenta y Amarillo) mediante el programa Adobe Photoshop CS4, versi n 11.0 (Cuadro 3 y Figura 6).

3.4.3. Frutos. De cada uno de los 30 individuos que se muestrearon en cada sitio, se recolectaron tres cabezuelas en fructificaci n y de cada una se escogieron seis frutos al azar, los cuales fueron montados en tarjetas de cartulina de 10 × 6 cm y se midi  el largo y ancho de los mismos (Cuadro 3 y Figura 6).



Figura 6. Montaje en cartulina de las estructuras de la cabezuela y los frutos de *Cosmos bipinnatus*.

3.5. Micromorfología

3.5.1. Estomas y tricomas. La caracterización y medición de estomas y tricomas, se realizó mediante la técnica de réplica con pegamento de cianoacrilato (ver Apéndice 1). Por cada individuo se elaboraron tres laminillas con impresiones epidérmicas tanto de la parte abaxial como de la parte adaxial de la lámina foliar. Sin embargo, por cuestiones prácticas para el análisis únicamente fue tomada en cuenta la parte adaxial. Con la ayuda de la M.F.P. Ana Isabel Bieler Antolín del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias UNAM, las laminillas fueron observadas con un fotomicroscopio fotónico Marca Olympus Modelo Provis AX70 con iluminación de campo claro (CC) y contraste diferencial de interferencia (CDI). De cada laminilla, de la parte adaxial, se tomó aleatoriamente un campo para tomar cada una de las fotomicrografías que fueron utilizadas para realizar las mediciones e ilustrar los caracteres epidérmicos (estomas, tricomas y papila) (Cuadro 3). El índice estomático se calculó de acuerdo a Salisbury (1968; ver Apéndice 2).

Asimismo, mediante la técnica de microscopía electrónica de barrido (MEB) y con la ayuda del Biól. Armando Zepeda Rodríguez del Laboratorio de Microscopía Electrónica del Departamento de Biología Celular y Tisular de la Facultad de Medicina UNAM, se caracterizaron los estomas, los tricomas y las papilas epidérmicas. Lo anterior se realizó en el Laboratorio de Microscopía Electrónica del Departamento de Biología Celular y Tisular de la Facultad de Medicina, UNAM (Figura 7).

Cuadro 3. Caracteres morfológicos y de talla de individuos de *Cosmos bipinnatus* analizados en los ocho sitios de estudio en la región centro del Eje Neovolcánico Transversal.

Caracter	Descripción	Unidad
<i>Talla del individuo</i>		
AxI	Altura promedio de los individuos	mm
AtI	Altura total del individuo	mm
A1Pe	Altura primer pedúnculo	mm
<i>Foliares</i>		
LT	Longitud del tricoma	µm
IE	Índice estomático	#
LE	Longitud del estoma	µm
AE	Ancho del estoma	µm
AmL	Ancho mayor de la lámina	mm
LL	Longitud de la lámina	mm
LPE	Longitud del pecíolo	mm
LtL	Longitud total de la lámina (incluyendo el pecíolo)	mm
APE	Ancho del pecíolo	mm
DV	Diámetro de la vena media	mm
nS	Número de segmentos	#
aL	Área de la lámina	cm ²
aPE	Área del pecíolo	cm ²

Continuación cuadro 3.

Caracter	Descripción	Unidad
<i>Florales</i>		
LP	Longitud del pedúnculo	mm
AP	Ancho del pedúnculo	mm
AD	Ancho del disco	mm
AC	Ancho de la cabezuela	mm
LC	Longitud de la cabezuela	mm
nLi	Número de lígulas	#
nBc	Número de brácteas caliculares	#
nBi	Número de brácteas involucrales	#
LLi	Longitud de la lígula	mm
ALi	Ancho de la lígula	mm
LF	Longitud de la flor	mm
AF	Ancho de la flor	mm
LtF	Longitud total de la flor	mm
LPA	Longitud de la palea	mm
APA	Ancho de la palea	mm
ABc	Ancho de la bráctea calicular	mm
LBc	Longitud de la bráctea calicular	mm
ABi	Ancho de la bráctea involucral	mm
LBi	Longitud de la bráctea involucral	mm
<i>Coloración de las lígulas florales</i>		
C	Cian	#
M	Magenta	#
Am	Amarillo	#
R	Rojo	#
Vd	Verde	#
Az	Azul	#
<i>Frutales</i>		
AFr	Ancho del fruto	mm
LFr	Longitud del fruto	mm

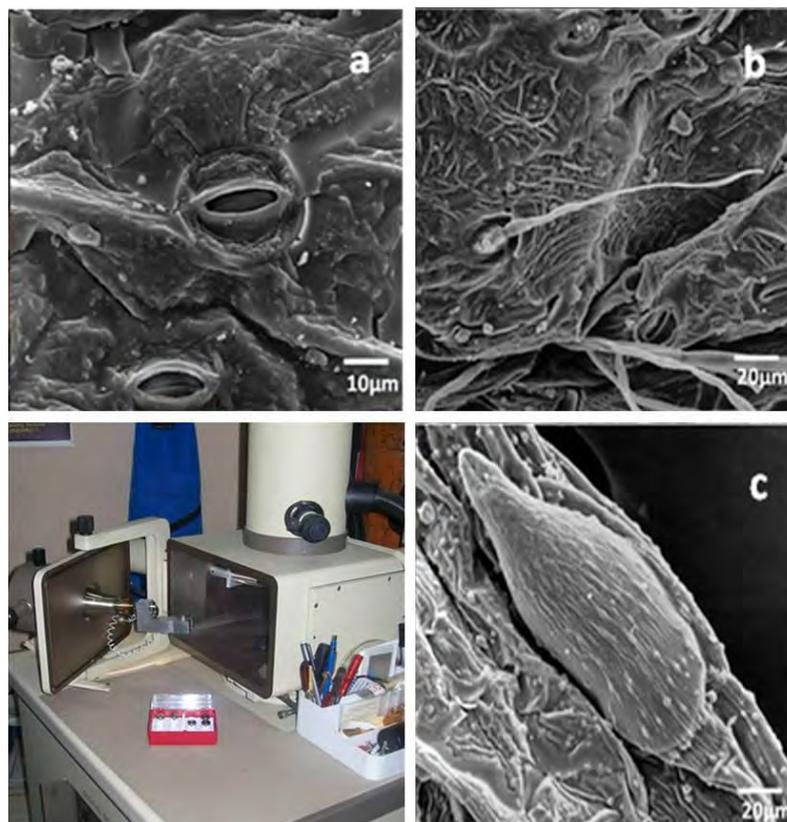


Figura 7. Fotomicrografías con microscopía electrónica de barrido, vista adaxial de la epidermis foliar de *Cosmos bipinnatus* donde se observa: a) estoma, b) tricoma y c) papila epidérmica.

Asimismo, se midieron 43 caracteres morfológicos (talla, foliares, florales y frutales) pertenecientes a 10 individuos de *C. bipinnatus* var. *albiflorus*, los cuales, fueron comparados con 30 individuos de *C. bipinnatus* pertenecientes al sitio de estudio Cerro de la Estrella (bosque de *Quercus*).

3.6. Análisis edafológicos

Para caracterizar el suelo de los sitios de estudio, se colectaron de forma sistemática cuatro muestras edafológicas sobre un transecto de 50 m de longitud, (12, 25, 32 y 50 m), a una profundidad de 0 a 15 cm dependiendo del grosor del suelo de cada sitio. Las muestras de suelo, fueron cernidas con un tamiz de poro #10, se pesaron 200 g de peso seco de cada una de las

muestras en una balanza granataria, se embolsaron y etiquetaron individualmente. Posteriormente, con la ayuda del M. en C. Enrique Solís del laboratorio de Biogeoquímica terrestre y clima del Instituto de Ecología UNAM, las muestras fueron procesadas para estimar el potencial de hidrógeno (pH), materia orgánica (MO), amonio (NH_4), nitrato (NO_3), fosfato (PO_4), nitrógeno total (N_t) y fósforo total (P_t).

IV. ANÁLISIS DE DATOS

Se hicieron análisis de varianza (ANDeVA) de dos vías para determinar el efecto que existe del sitio y transecto sobre los caracteres edafológicos (Zar, 1999).

Para determinar el efecto que existe del sitio, transecto e individuo sobre la variación morfológica foliar, floral y frutal de *C. bipinnatus*, a partir del paquete estadístico STATISTICA se realizaron análisis de varianza anidados (ANDeVA). Los individuos se anidaron en el transecto y este último en el sitio de estudio (Zar, 1999).

Para evaluar la relación entre la altitud y los elementos edafológicos (pH, MO, NH_4 , NO_3 , PO_4 , N_t , P_t) se hicieron análisis de regresión. Asimismo, se hicieron regresiones entre las variables morfológicas de *C. bipinnatus* y variables ambientales (altitud y variables edafológicas) (Zar, 1999).

Para determinar el efecto del taxa (*C. bipinnatus* vs. *C. bipinnatus* var. *albiflorus*) sobre los caracteres morfológicos foliares, florales, frutales y la talla; de las plantas se llevaron a cabo análisis de varianza (ANDeVA). Posteriormente, se hizo un análisis de componentes principales para determinar si los individuos de *C. bipinnatus* y *C. bipinnatus* var. *albiflorus* que se establecen en una misma localidad (bosque de *Quercus*) se separan en grupos, como indicador de que pertenecen a diferentes taxa (Zar, 1999).

V. RESULTADOS

5.1. Caracterización de estomas, tricomas y papilas de *Cosmos bipinnatus*

Con fotomicrografías fue posible reconocer los tipos de estomas presentes en la especie *C. bipinnatus*, siendo uno de éstos del tipo anomocítico (estoma rodeado por un número limitado de células, que no difieren en tamaño y forma del resto de las células que se encuentra en la epidermis) y el otro del tipo anisocítico (estoma rodeado por tres células acompañantes, de las cuales, una se distingue de las otras dos por ser más pequeña). Asimismo, se encontró que presenta tricomas del tipo simple pluricelular y uniseriado. También se registró la presencia de papilas en el borde y vena secundaria de la lámina foliar (Figura 7, 8, 9, 10, 11 y 12).

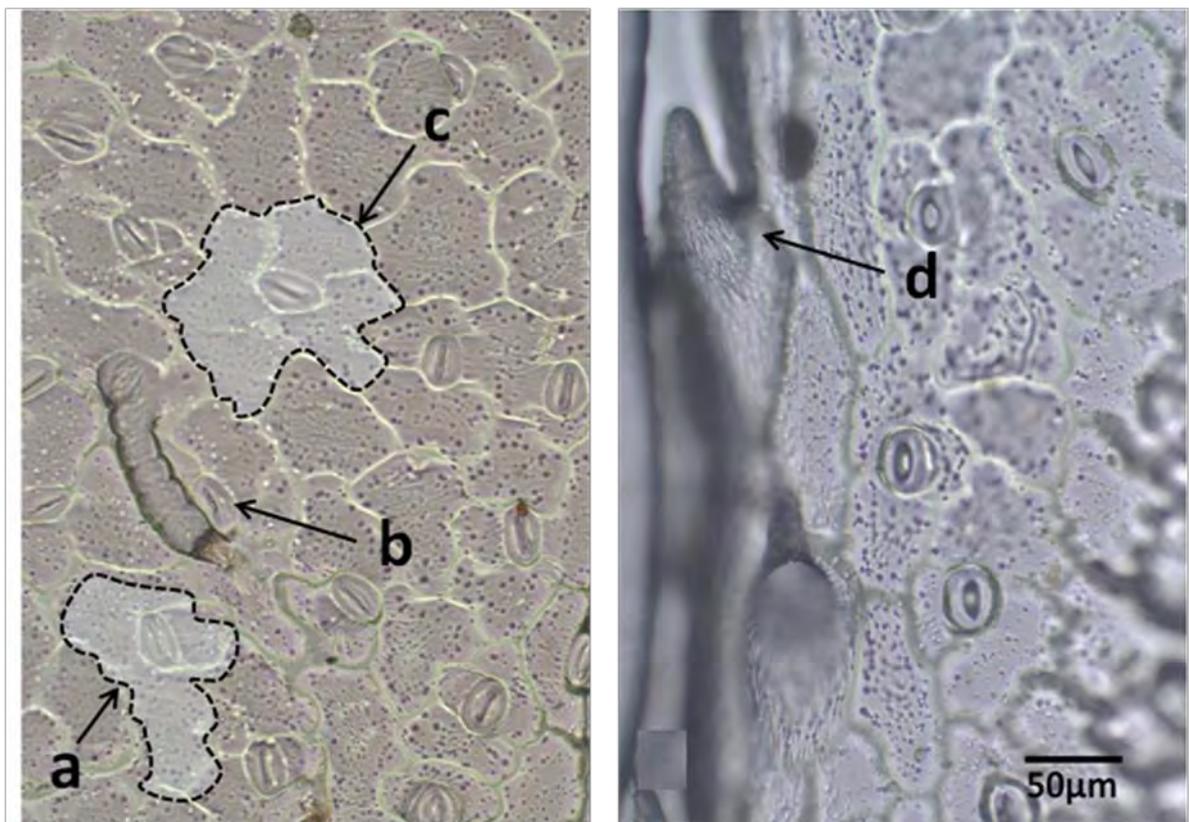


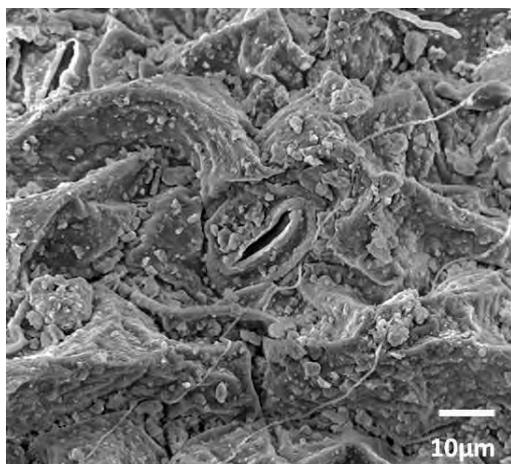
Figura 8. Fotomicrografías con microscopía de luz en campo claro, vista adaxial de la epidermis foliar de *Cosmos bipinnatus* donde se muestra: a) Tipo de estoma anisocítico, b) tricoma simple pluricelular y uniseriado, c) tipo de estoma anomocítico y d) papila.

Pastizal

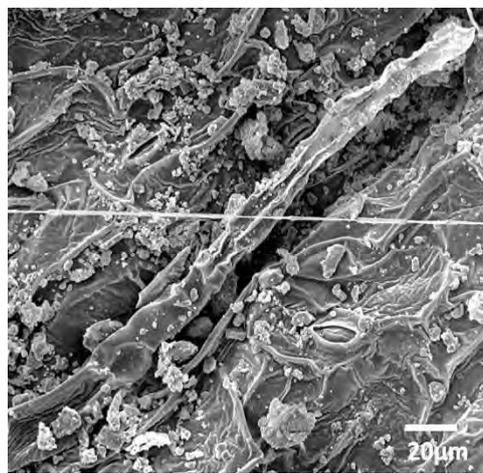
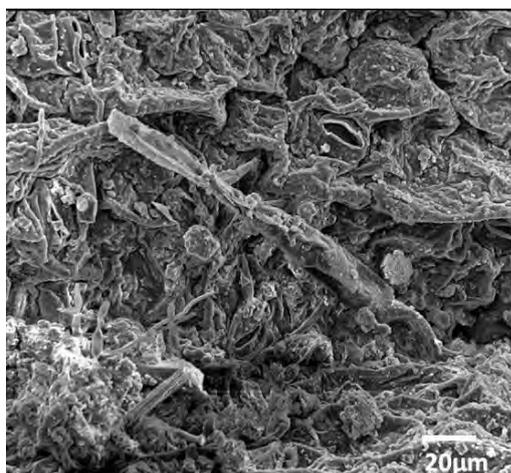
Huehuetoca

Santa Martha

Estoma



Tricoma



Papila

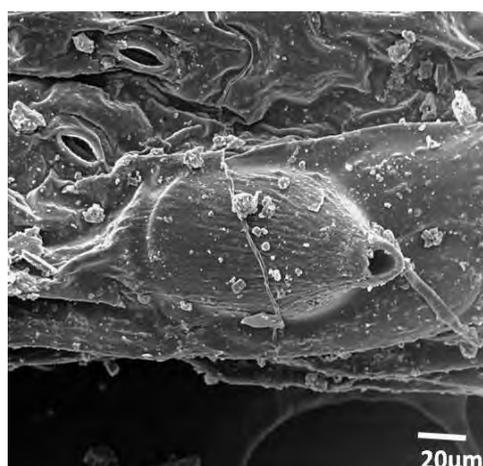
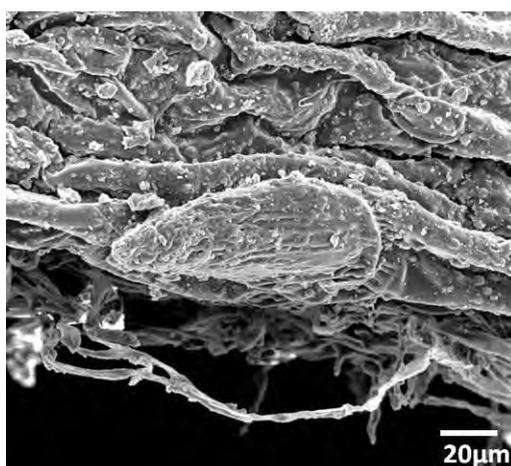


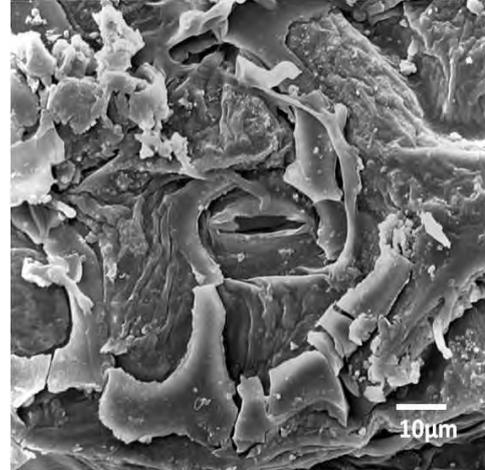
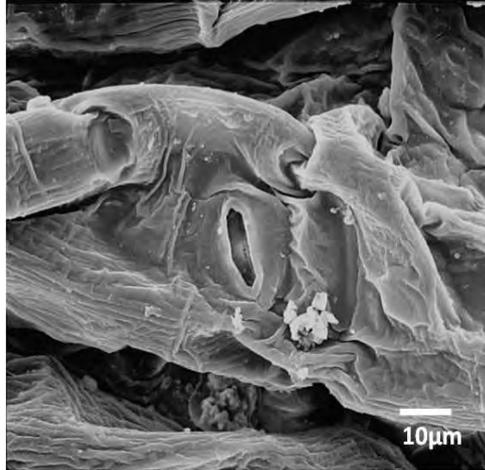
Figura 9. Caracterización micromorfológica de *Cosmos bipinnatus* con Microscopía Electrónica de Barrido, de los dos sitios de estudio con vegetación de Pastizal.

Matorral xerófilo

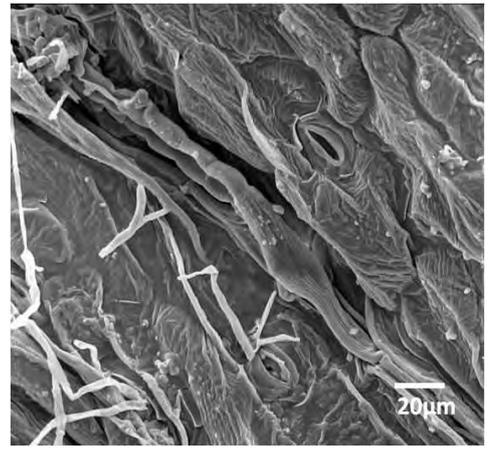
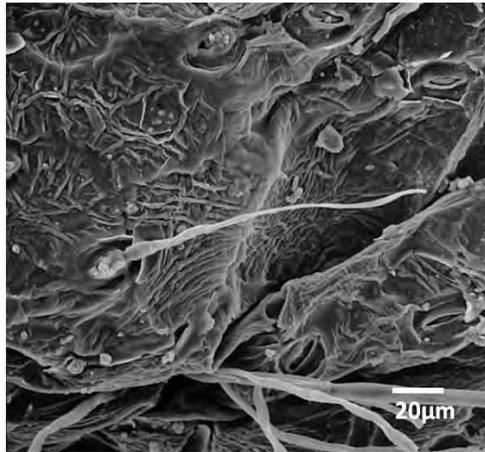
Jardín Botánico UNAM

La Concordia

Estoma



Tricoma



Papila

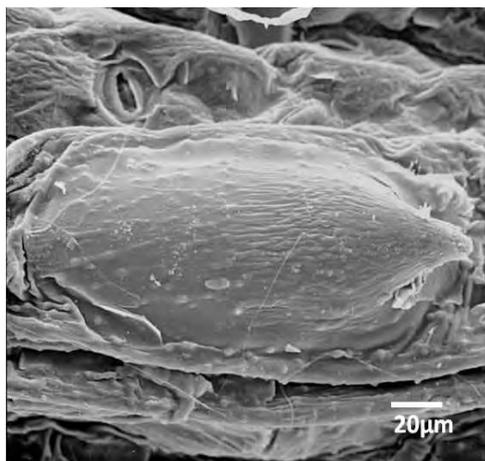


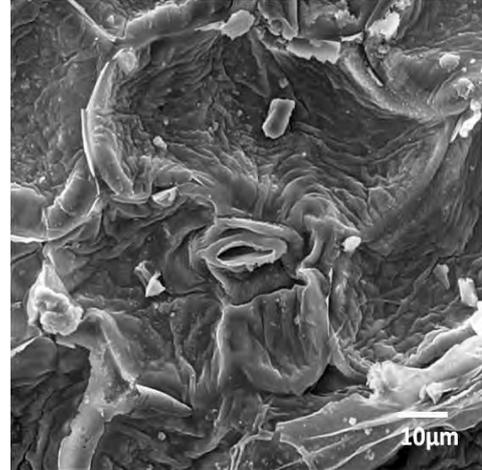
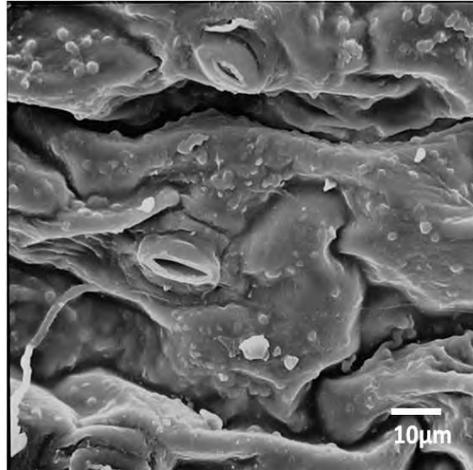
Figura 10. Caracterización micromorfológica de *Cosmos bipinnatus* con Microscopía Electrónica de Barrido, de los dos sitios de estudio con vegetación de Matorral xerófilo.

Bosque de *Quercus*

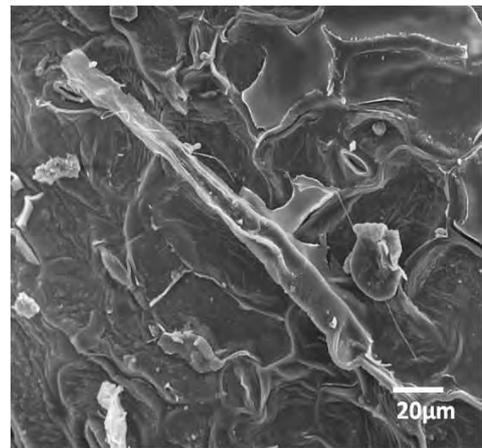
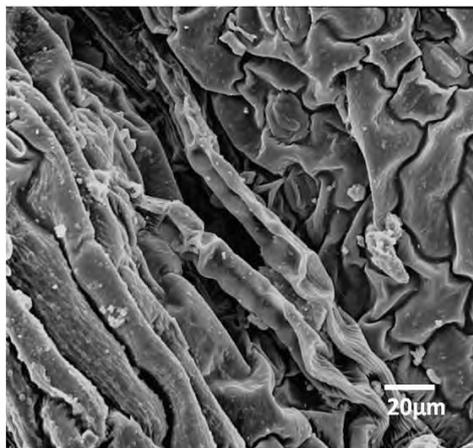
Cerro de la Estrella

*Parque Ecológico de la
Ciudad de México*

Estoma



Tricoma



Papila

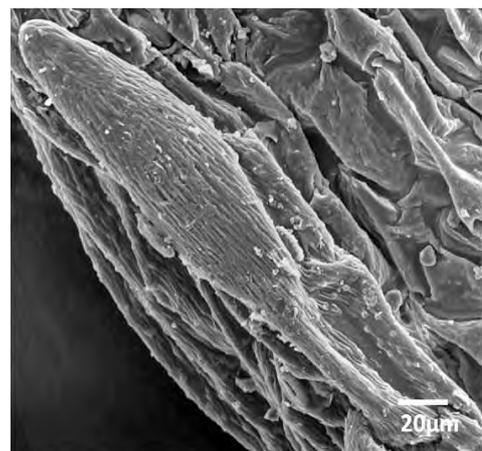
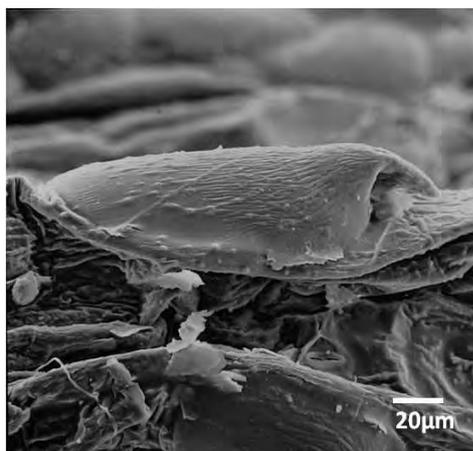


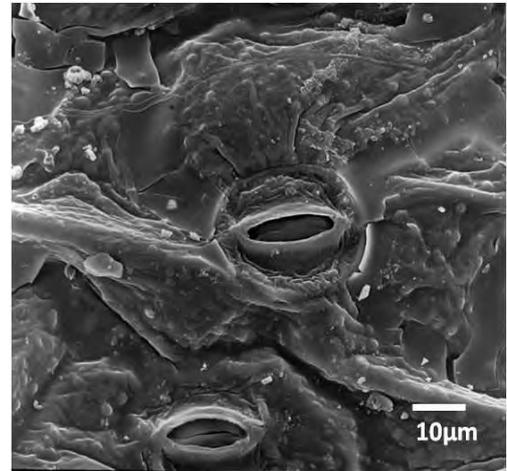
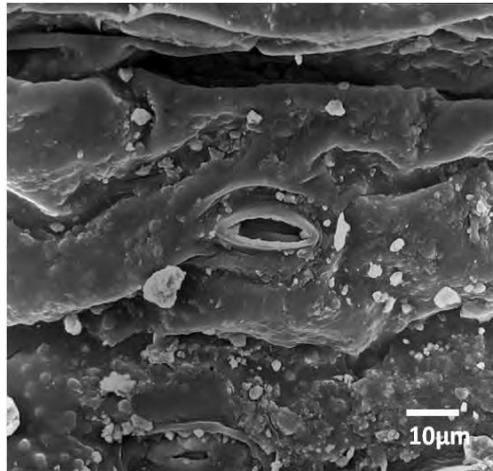
Figura 11. Caracterización micromorfológica de *Cosmos bipinnatus* con Microscopía Electrónica de Barrido, de los dos sitios de estudio con vegetación de bosque de *Quercus*.

Bosque de *Pinus*

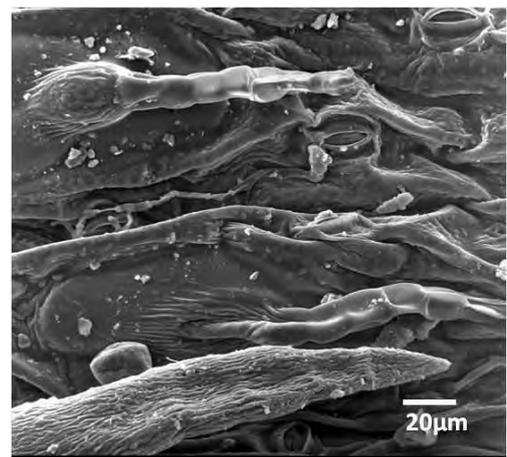
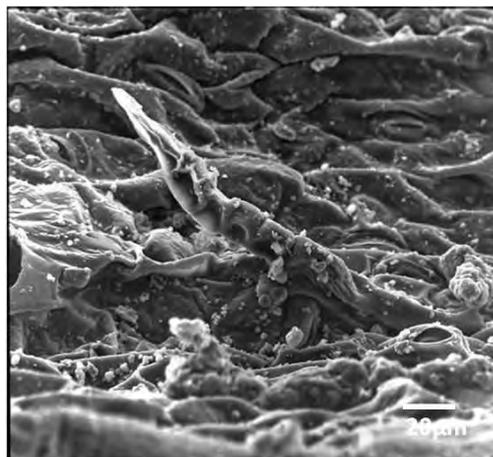
Tres Mariás

San Salvador

Estoma



Tricoma



Papila

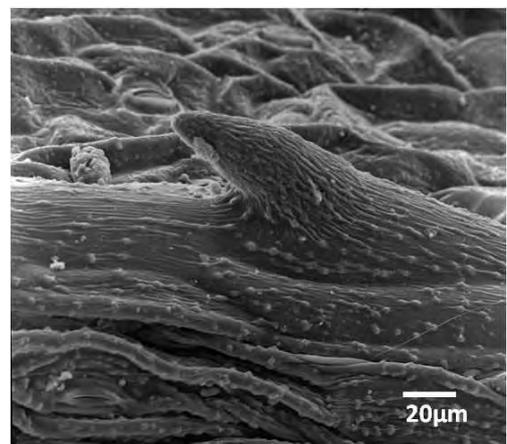
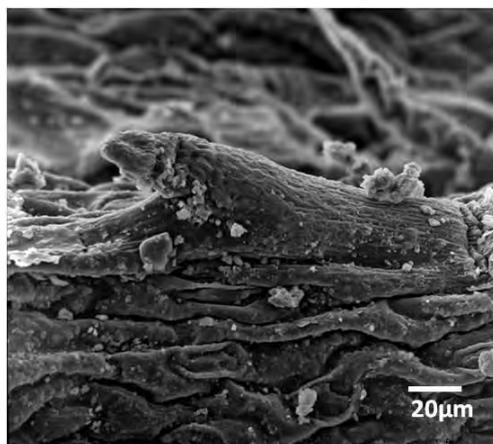


Figura 12. Caracterización micromorfológica de *Cosmos bipinnatus* con Microscopía Electrónica de Barrido, de los dos sitios de estudio con vegetación de bosque de *Pinus*.

5.2. Caracterización edafológica de los sitios de estudio

En general, se detectó un efecto significativo del sitio sobre 100% de las variables edafológicas y 57% del transecto (exceptuando MO, N_t y P_t; Cuadro 4).

Cuadro 4. Efecto del sitio (g.l.=7) y transecto (g.l.= 16) sobre los valores de siete variables edafológicas. Se presentan también los valores promedio (\pm e.e.) ns=diferencias no significativas, *=P<0.05, **=P<0.01, ***=P<0.001

variable edafológica	F				$\bar{X} \pm e.e$	Unidad
	Sitio	P	Transecto	P		
pH	10.60	***	2.21	**	6.65 \pm 0.05	
MO	17.96	***	1.65	ns	6.02 \pm 0.37	%
NH ₄	5.68	***	1.91	**	15.32 \pm 0.74	ppm
NO ₃	3.09	***	2.13	**	9.92 \pm 0.28	ppm
PO ₄	26.77	***	2.32	***	2.89 \pm 0.18	ppm
N _t	11.82	***	1.65	ns	0.41 \pm 0.02	%
P _t	14.13	***	1.71	ns	0.07 \pm 0.01	%

5.3. Variación morfológica foliar, floral y frutal de *Cosmos bipinnatus*

En general, se detectó un efecto significativo del sitio, transecto e individuo sobre 100% de los caracteres frutales y 85% de los caracteres foliares, exceptuando LT y aPE, que no registraron un efecto significativo del sitio, transecto e individuo. El IE no mostró un efecto significativo del transecto e individuo. Por último, se mostró un efecto significativo del sitio, transecto e individuo sobre 89% de los caracteres florales. Exceptuando el AD donde no hay un efecto del sitio, transecto e individuo; la LBi no registró un efecto del transecto e individuo; el nBc no tienen un efecto del sitio y transecto, y finalmente, el nBi no mostró un efecto del individuo (Cuadro 5).

Cuadro 5. Análisis de varianza anidados (ANdeVA) para evaluar el efecto del sitio (g.l.=7), transecto (g.l.=16) e individuo (g.l.=172) sobre los caracteres morfológicos foliares, florales y frutales de *Cosmos bipinnatus* en ocho sitios de estudio en la región centro del EVT. ns=diferencias no significativas, *=P<0.05, **=P<0.01, ***=P<0.001.

Caracter	Unidad	F						$\bar{X} \pm e.e$
		Sitio	P	Transecto	P	Individuo	P	
LT	μm	1.61	ns	2.27	ns	1.05	ns	111.72 \pm 2.01
IE	#	7.60	***	0.07	ns	2.25	ns	76.85 \pm 1.17
LE	μm	13.92	***	3.71	***	3.28	*	30.16 \pm 0.25
AE	μm	12.71	***	6.27	***	4.43	**	20.64 \pm 0.22
AmL	mm	119.42	***	39.29	***	7.07	***	66.19 \pm 0.66
LL	mm	162.35	***	31.40	***	6.45	***	83.86 \pm 0.61
LPE	mm	32.76	***	25.16	***	6.06	***	6.43 \pm 0.07
LtL	mm	182.29	***	39.56	***	8.02	***	90.67 \pm 0.64
APE	mm	64.59	***	35.75	***	6.97	***	3.12 \pm 0.03
DV	mm	71.99	***	18.85	***	3.64	***	1.41 \pm 0.02
nS	#	132.98	***	30.94	***	6.25	***	9.41 \pm 0.04
aL	cm^2	177.83	***	73.75	***	15.41	***	9.77 \pm 0.18
aPE	cm^2	1.84	ns	1.51	ns	1.34	ns	0.14 \pm 0.01

Continuación cuadro 5.

Caracter	Unidad	<i>F</i>						$\bar{X} \pm e.e$
		Sitio	<i>P</i>	Transecto	<i>P</i>	Individuo	<i>P</i>	
<i>Florales</i>								
LP	mm	48.82	***	3.43	***	2.33	***	152.81 ± 2.33
AP	mm	77.21	***	9.03	***	1.86	**	1.31 ± 0.01
AD	mm	1.01	ns	1.00	ns	1.00	ns	19.56 ± 9.79
AC	mm	230.20	***	3.47	***	1.83	**	51.68 ± 0.50
LC	mm	71.78	***	12.41	***	1.47	ns	10.84 ± 0.12
nLi	#	10.99	***	8.98	***	10.28	***	8.07 ± 0.03
nBc	#	1.17	ns	1.63	ns	2.18	***	8.01 ± 0.01
nBi	#	2.55	*	2.95	***	1.50	ns	8.01 ± 0.01
LLi	mm	1741.35	***	18.78	***	11.36	***	28.53 ± 0.11
ALi	mm	2857.95	***	67.06	***	21.23	***	14.85 ± 0.07
LF	mm	114.91	***	72.34	***	10.06	***	5.34 ± 0.02
AF	mm	25.21	***	17.28	***	1.52	**	1.43 ± 0.02
LtF	mm	169.80	***	17.88	***	9.32	***	7.04 ± 0.03
LPA	mm	172.36	***	10.88	***	3.19	***	8.07 ± 0.03
APA	mm	204.28	***	27.60	***	6.16	***	1.48 ± 0.01
ABc	mm	813.39	***	35.56	***	7.66	***	2.72 ± 0.10
LBc	mm	2147.51	***	65.10	***	23.72	***	7.95 ± 0.03
ABi	mm	1615.34	***	66.48	***	13.58	***	4.02 ± 0.02
LBi	mm	5.94	***	1.27	ns	0.94	ns	10.31 ± 0.25
<i>Frutales</i>								
AFr	mm	25.21	***	17.28	***	1.52	**	1.43 ± 0.02
LFr	mm	169.80	***	17.88	***	9.32	***	7.04 ± 0.03

5.4. Relación entre las variables edafológicas, altitud y los caracteres morfológicos de *Cosmos bipinnatus*

En general, no se detectó una correlación entre la altitud y las variables edafológicas, excepto con el contenido de NH_4 . El coeficiente de determinación (r^2) obtenido, muestra que la altitud explica 29% de la variación de esta variable (Cuadro 6).

Cuadro 6. Regresiones entre las variables edafológicas y la altitud en los ocho sitios de estudio de *Cosmos bipinnatus* en la región centro del Eje Neovolcánico Transversal. ns=diferencias no significativas, *= $P < 0.05$, **= $P < 0.01$, ***= $P < 0.001$.

Variable edafológica	Altitud		
	r	r^2	P
pH	-0.40	0.16	ns
MO	-0.04	0.00	ns
NH_4	-0.54	0.29	*
NO_3	-0.25	0.06	ns
PO_4	-0.30	0.09	ns
N_t	0.32	0.10	ns
P_t	-0.08	0.01	ns

Cinco de los caracteres foliares (LPE, nS, aL, LT, AE), seis florales (nLi, nBc, nBi, LF, AF, Am) y los dos caracteres frutales evaluados no se ven correlacionados por la altitud y las variables edafológicas (Cuadro 7). Contrario a lo anterior, se observó que la altitud, el contenido de NH_4 y de PO_4 tienen una relación significativa con 14 de los caracteres morfológicos evaluados.

La altitud se correlacionó negativamente con 20% de los caracteres morfológicos evaluados (cuatro florales, dos de talla y dos foliares). Asimismo, 12% de los caracteres estuvieron relacionados positivamente (tres florales y dos foliares).

El NH_4 se correlacionó negativamente con 7% de los caracteres (dos foliares y uno floral) y 26% de los caracteres estuvieron relacionados positivamente (siete florales, tres foliares y uno de talla del individuo).

Por su parte, el PO_4 se correlacionó negativamente únicamente con el color cian de las lígulas, y el 30% de los caracteres mostraron una relación positiva (12 florales y uno foliar).

El P_t se correlacionó negativamente con 5% de los caracteres (dos foliares) y positivamente con 14% (seis florales).

Asimismo, se observó que el pH y la MO tienen correlación significativa con 14% de los caracteres morfológicos evaluados.

El pH se correlacionó negativamente con 5% de los caracteres (dos florales) y positivamente con 9% (cuatro florales).

Por su parte, la MO se correlacionó negativamente con 5% de los caracteres (dos foliares) y positivamente con 9% (cuatro florales).

El N_t se correlacionó negativamente con 5% de los caracteres (uno foliar y uno floral). Un carácter floral estuvo relacionado positivamente (2%).

Por último, el NO_3 fue la única variable edafológica que se correlacionó negativamente con un carácter floral (2%).

Cuadro 7. Análisis de regresión para evaluar la relación entre la altitud y variables edafológicas (**NH₄, PO₄, P_t, pH, MO, N_t y NO₃**) sobre la talla del individuo y los caracteres morfológicos foliares, florales y frutales de *Cosmos bipinnatus* en la región centro del Eje Neovolcánico Transversal. ns=diferencias no significativas, *=P<0.05, **=P<0.01, ***=P<0.001

Variable	Altitud			NH ₄			PO ₄			P _t			pH			MO			N _t			NO ₃		
	Caracter	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²
Talla del individuo																								
AxI	-0.520	0.274	*	0.354	0.125	ns	0.123	0.015	ns	0.136	0.018	ns	-0.220	0.047	ns	0.132	0.017	ns	-0.100	0.009	ns	0.265	0.070	ns
AtI	-0.450	0.202	*	0.256	0.065	ns	0.021	0.000	ns	0.231	0.053	ns	-0.210	0.042	ns	0.280	0.078	ns	0.135	0.018	ns	0.145	0.020	ns
A1Pe	-0.670	0.446	*	0.446	0.198	*	0.344	0.118	ns	0.363	0.132	ns	0.396	0.157	ns	0.382	0.146	ns	0.124	0.015	ns	-0.120	0.013	ns
Foliar																								
AmL	-0.330	0.108	ns	0.458	0.209	*	0.431	0.185	*	0.192	0.036	ns	-0.180	0.032	ns	0.157	0.024	ns	-0.140	0.020	ns	0.183	0.033	ns
LL	-0.460	0.212	*	0.431	0.185	*	0.268	0.072	ns	0.213	0.045	ns	-0.230	0.053	ns	0.194	0.037	ns	-0.090	0.007	ns	0.287	0.082	ns
LPE	-0.110	0.012	ns	0.086	0.007	ns	-0.030	0.000	ns	0.060	0.003	ns	0.003	0.000	ns	-0.070	0.005	ns	-0.120	0.005	ns	-0.090	0.007	ns
LtL	-0.460	0.212	*	0.428	0.182	*	0.270	0.073	ns	0.213	0.045	ns	-0.220	0.040	ns	0.197	0.038	ns	-0.080	0.006	ns	0.251	0.063	ns
APE	0.451	0.203	*	-0.240	0.056	ns	0.137	0.018	ns	-0.300	0.092	ns	-0.010	0.000	ns	-0.310	0.093	ns	-0.180	0.032	ns	-0.300	0.089	ns
DV	0.261	0.067	ns	-0.290	0.083	ns	-0.040	0.001	ns	-0.520	0.267	*	-0.090	0.008	ns	-0.540	0.287	*	-0.420	0.178	*	0.071	0.005	ns
nS	-0.250	0.060	ns	-0.050	0.002	ns	0.314	0.098	ns	-0.330	0.107	ns	-0.070	0.004	ns	-0.330	0.107	ns	-0.390	0.150	ns	0.122	0.014	ns
aL	0.092	0.008	ns	-0.040	0.001	ns	0.301	0.090	ns	-0.210	0.044	ns	-0.120	0.013	ns	-0.230	0.050	ns	-0.250	0.061	ns	-0.030	0.000	ns
aPE	0.334	0.111	ns	-0.410	0.168	*	-0.260	0.068	ns	-0.330	0.112	ns	0.029	0.000	ns	-0.330	0.107	ns	-0.090	0.007	ns	-0.030	0.000	ns
LT	0.154	0.023	ns	-0.020	0.000	ns	0.137	0.018	ns	-0.100	0.009	ns	0.146	0.021	ns	-0.140	0.020	ns	-0.140	0.018	ns	0.113	0.012	ns
IE	0.282	0.079	ns	-0.420	0.175	*	-0.080	0.005	ns	-0.470	0.218	*	0.308	0.094	ns	-0.460	0.211	*	-0.250	0.061	ns	-0.250	0.060	ns
LE	0.551	0.303	*	-0.400	0.161	ns	-0.020	0.000	ns	-0.130	0.017	ns	-0.050	0.002	ns	-0.100	0.009	ns	0.152	0.023	ns	-0.340	0.118	ns
AE	0.180	0.032	ns	0.220	0.048	ns	0.120	0.014	ns	0.204	0.041	ns	-0.110	0.012	ns	0.150	0.022	ns	0.052	0.002	ns	-0.120	0.015	ns

Continuación cuadro 7.

Variable Caracter	Altitud			NH ₄			PO ₄			P _t			pH			MO			N _t			NO ₃		
	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P	r	r ²	P
<i>Floral</i>																								
LP	-0.120	0.014	ns	0.514	0.263	*	0.243	0.058	ns	0.691	0.478	*	-0.250	0.061	ns	0.676	0.457	*	0.444	0.197	*	-0.060	0.003	ns
AP	0.743	0.552	*	-0.410	0.169	*	-0.120	0.013	ns	-0.110	0.011	ns	-0.260	0.065	ns	-0.090	0.007	ns	0.200	0.040	ns	-0.330	0.110	ns
AD	0.305	0.093	ns	0.236	0.055	ns	0.318	0.100	ns	0.410	0.167	*	-0.050	0.002	ns	0.395	0.156	ns	0.304	0.092	ns	-0.290	0.083	ns
AC	0.211	0.044	ns	0.345	0.118	ns	0.529	0.280	*	0.332	0.110	ns	-0.130	0.016	ns	0.300	0.089	ns	0.102	0.010	ns	-0.090	0.008	ns
LC	-0.240	0.056	ns	0.426	0.181	*	0.459	0.210	*	0.300	0.089	ns	0.249	0.061	ns	0.285	0.081	ns	0.053	0.002	ns	-0.560	0.316	*
nLi	0.016	0.000	ns	0.019	0.000	ns	0.391	0.152	ns	-0.280	0.080	ns	0.248	0.061	ns	-0.300	0.090	ns	-0.380	0.142	ns	-0.070	0.005	ns
nBc	0.000	0.000	ns	0.110	0.012	ns	0.141	0.019	ns	0.128	0.016	ns	0.038	0.001	ns	0.131	0.017	ns	0.075	0.005	ns	-0.150	0.022	ns
nBi	-0.050	0.002	ns	0.214	0.045	ns	0.288	0.082	ns	0.113	0.012	ns	0.249	0.061	ns	0.140	0.010	ns	-0.040	0.001	ns	-0.050	0.002	ns
LLi	0.082	0.006	ns	0.412	0.170	*	0.536	0.286	*	0.380	0.144	ns	-0.070	0.004	ns	0.350	0.122	ns	0.117	0.013	ns	-0.110	0.012	ns
ALi	0.071	0.005	ns	0.464	0.215	*	0.500	0.250	*	0.436	0.190	*	-0.130	0.017	ns	0.450	0.163	*	0.145	0.020	ns	-0.010	0.000	ns
LF	0.196	0.038	ns	-0.020	0.000	ns	0.306	0.093	ns	0.099	0.009	ns	0.124	0.015	ns	0.128	0.016	ns	0.140	0.019	ns	0.051	0.002	ns
AF	0.147	0.021	ns	0.199	0.394	ns	0.176	0.030	ns	0.266	0.070	ns	0.218	0.047	ns	0.266	0.070	ns	0.189	0.035	ns	-0.160	0.026	ns
LtF	0.133	0.017	ns	0.131	0.017	ns	0.628	0.394	*	0.036	0.001	ns	0.146	0.021	ns	0.033	0.001	ns	-0.080	0.005	ns	-0.140	0.019	ns
LPA	-0.560	0.310	*	0.402	0.161	ns	0.682	0.465	*	-0.170	0.028	ns	0.425	0.180	*	-0.230	0.052	ns	-0.550	0.303	*	-0.010	0.000	ns
APA	-0.570	0.323	*	0.590	0.348	*	0.521	0.271	*	0.154	0.023	ns	0.100	0.010	ns	0.065	0.004	ns	-0.330	0.106	ns	0.286	0.081	ns
ABc	0.073	0.005	ns	0.366	0.133	ns	0.419	0.175	*	0.494	0.244	*	-0.130	0.016	ns	0.496	0.245	*	0.320	0.102	ns	-0.190	0.037	ns
LBc	-0.180	0.033	ns	0.538	0.289	*	0.498	0.248	*	0.590	0.348	*	-0.010	0.000	ns	0.564	0.317	*	0.294	0.086	ns	-0.220	0.048	ns
ABi	0.022	0.000	ns	0.463	0.214	*	0.477	0.227	*	0.412	0.169	*	-0.090	0.008	ns	0.365	0.133	ns	0.122	0.014	ns	-0.210	0.044	ns
LBi	-0.230	0.051	ns	0.361	0.130	ns	0.732	0.536	*	0.077	0.005	ns	0.142	0.020	ns	0.023	0.000	ns	-0.230	0.053	ns	-0.200	0.038	ns
<i>Coloración de las lígulas florales</i>																								
C	0.493	0.243	*	-0.320	0.104	ns	-0.480	0.230	*	-0.160	0.026	ns	-0.510	0.263	*	-0.150	0.002	ns	0.073	0.005	ns	0.072	0.005	ns
M	0.420	0.176	*	0.035	0.001	ns	-0.170	0.027	ns	0.216	0.068	ns	-0.460	0.211	*	0.270	0.073	ns	0.316	0.099	ns	-0.050	0.002	ns
Am	-0.280	0.079	ns	0.152	0.023	ns	-0.260	0.068	ns	0.221	0.049	ns	-0.250	0.063	ns	0.224	0.050	ns	0.150	0.022	ns	0.352	0.123	ns
R	-0.520	0.271	*	0.301	0.090	ns	0.483	0.233	*	0.108	0.011	ns	0.567	0.321	*	0.091	0.008	ns	-0.130	0.015	ns	-0.090	0.007	ns
Vd	-0.490	0.237	*	0.030	0.000	ns	0.292	0.085	ns	-0.240	0.055	ns	0.564	0.318	*	-0.250	0.062	ns	-0.340	0.116	ns	-0.010	0.000	ns
Az	-0.320	0.105	ns	-0.080	0.007	ns	0.313	0.098	ns	-0.340	0.119	ns	0.589	0.347	*	-0.350	0.125	ns	-0.380	0.143	ns	-0.160	0.025	ns
<i>Frutal</i>																								
AFr	0.042	0.001	ns	-0.190	0.037	ns	-0.030	0.000	ns	-0.210	0.044	ns	0.352	0.123	ns	-0.180	0.033	ns	-0.070	0.004	ns	-0.230	0.054	ns
LFr	-0.250	0.060	ns	-0.010	0.000	ns	0.033	0.001	ns	0.003	0.000	ns	0.131	0.017	ns	0.027	0.000	ns	0.038	0.001	ns	-0.170	0.030	ns

5.5. Variación morfológica en individuos con lígulas lilas e individuos con lígulas blancas de *Cosmos bipinnatus*.

Después de haber medido los 43 caracteres morfológicos (talla, foliares, florales y frutales) pertenecientes a 10 individuos de *C. bipinnatus* var. *albiflorus*, los cuales, fueron comparados con 30 individuos de *C. bipinnatus* pertenecientes al sitio de estudio Cerro de la Estrella (bosque de *Quercus*). Sólo se compararon entre morfos asociados al mismo sitio de estudio, debido a que se detectó previamente un efecto significativo del sitio sobre 91% de los caracteres morfológicos en *C. bipinnatus*. Sólo se realizó la comparación entre morfos asociados al mismo sitio de estudio, debido a que se detectó previamente un efecto significativo del sitio sobre 91% de los caracteres morfológicos en *C. bipinnatus* (Cuadro 5) y en general, se detectó un efecto significativo del morfo sobre 74.4% de los caracteres morfológicos siendo el AxI, AtI, A1Pe, LT, IE, LP, nLi, nBc, nBi, Am, AFr los únicos caracteres (25.6%) que no difieren entre morfos (Cuadro 8 y Figura 13).

Cuadro 8. Análisis de varianza (ANDeVA) para evaluar el efecto del morfo (g.l.=2) sobre los caracteres morfológicos de talla, foliares, florales y frutales en el sitio Cerro de la estrella, bosque de *Quercus*. ns=diferencias no significativas, *=P<0.05, **=P<0.01, ***=P<0.001.

Caracter	Unidad	F		<i>C. bipinnatus</i>	<i>C. bipinnatus</i> var. <i>albiflorus</i>
				$\bar{X} \pm e.e$	$\bar{X} \pm e.e$
Talla del individuo					
AxI	mm	0.85	ns	1213 ± 87.32	1374.00 ± 0.00
AtI	mm	2.74	ns	1213 ± 53.62	1374.00 ± 47.03
A1Pe	mm	2.80	ns	791 ± 48.94	612.00 ± 114.16
Foliares					
LT	µm	0.02	ns	106.20 ± 5.37	104.66 ± 11.78
IE	#	3.04	ns	70.70 ± 2.61	78.42 ± 2.36
LE	µm	26.44	***	28.45 ± 0.58	35.48 ± 1.63
AE	µm	54.14	***	19.25 ± 0.39	26.26 ± 1.17
AmL	mm	63.74	***	79.76 ± 2.07	111.65 ± 3.06
LL	mm	25.53	***	99.21 ± 1.78	116.68 ± 2.68
LPE	mm	44.91	***	6.45 ± 0.21	9.11 ± 0.26
LtL	mm	25.02	***	108.49 ± 1.77	125.79 ± 2.76
APE	mm	98.49	***	2.84 ± 0.09	4.57 ± 0.15
DV	mm	185.77	***	1.06 ± 0.03	1.78 ± 0.04
nS	#	7.81	**	10.02 ± 0.10	9.50 ± 0.13
aL	cm ²	196.64	***	9.94 ± 0.50	24.54 ± 1.01
aPE	cm ²	114.06	***	0.06 ± 0.08	0.22 ± 0.02

Continuación cuadro 8.

Caracter	Unidad	Taxa <i>F</i>		<i>C. bipinnatus</i>	<i>C. bipinnatus</i> var. <i>albiflorus</i>
		g.l. 2		$\bar{X} \pm e.e$	$\bar{X} \pm e.e$
Florales					
LP	mm	1.04	ns	188.28 ± 5.60	186.00 ± 9.24
AP	mm	113.18	***	1.12 ± 0.03	1.83 ± 0.07
AD	mm	6.34	*	10.63 ± 0.18	11.49 ± 0.27
AC	mm	9.96	**	60.80 ± 1.15	68.06 ± 1.96
LC	mm	13.60	***	14.32 ± 0.42	11.56 ± 0.34
nLi	#	3.10	ns	8.07 ± 0.03	7.97 ± 0.03
nBc	#	0.94	ns	8.05 ± 0.03	8.00 ± 0.00
nBi	#	1.55	ns	8.07 ± 0.03	8.00 ± 0.00
LLi	mm	6.72	**	34.79 ± 0.27	36.17 ± 0.43
ALi	mm	20.38	***	18.73 ± 0.13	14.86 ± 0.16
LF	mm	6.72	**	5.69 ± 0.07	6.18 ± 0.08
AF	mm	45.89	***	1.52 ± 0.02	1.24 ± 0.02
LtF	mm	30.46	***	7.46 ± 0.08	8.33 ± 0.14
LPA	mm	8.73	**	8.80 ± 0.08	9.31 ± 0.16
APA	mm	28.60	***	1.85 ± 0.02	1.60 ± 0.03
ABc	mm	11.85	***	3.45 ± 0.02	3.60 ± 0.04
LBc	mm	12.17	***	10.62 ± 0.09	11.27 ± 0.16
ABi	mm	46.96	***	4.84 ± 0.04	5.30 ± 0.05
LBi	mm	117.09	***	11.76 ± 0.05	12.98 ± 0.11
Coloración de las lígulas florales					
C	#	300.14	***	15.45 ± 0.37	4.42 ± 0.10
M	#	524.47	***	47.56 ± 0.97	8.85 ± 0.20
Am	#	0.97	ns	21.49 ± 0.34	22.90 ± 2.27
R	#	394.18	***	215.63 ± 0.88	246.00 ± 0.20
Vd	#	518.87	***	153.50 ± 2.02	233.40 ± 0.37
Az	#	652.51	***	164.88 ± 0.98	209.43 ± 0.66
Frutales					
AFr	mm	1.74	ns	1.37 ± 0.02	1.34 ± 0.02
LFr	mm	14.61	***	10.82 ± 0.13	9.83 ± 0.19

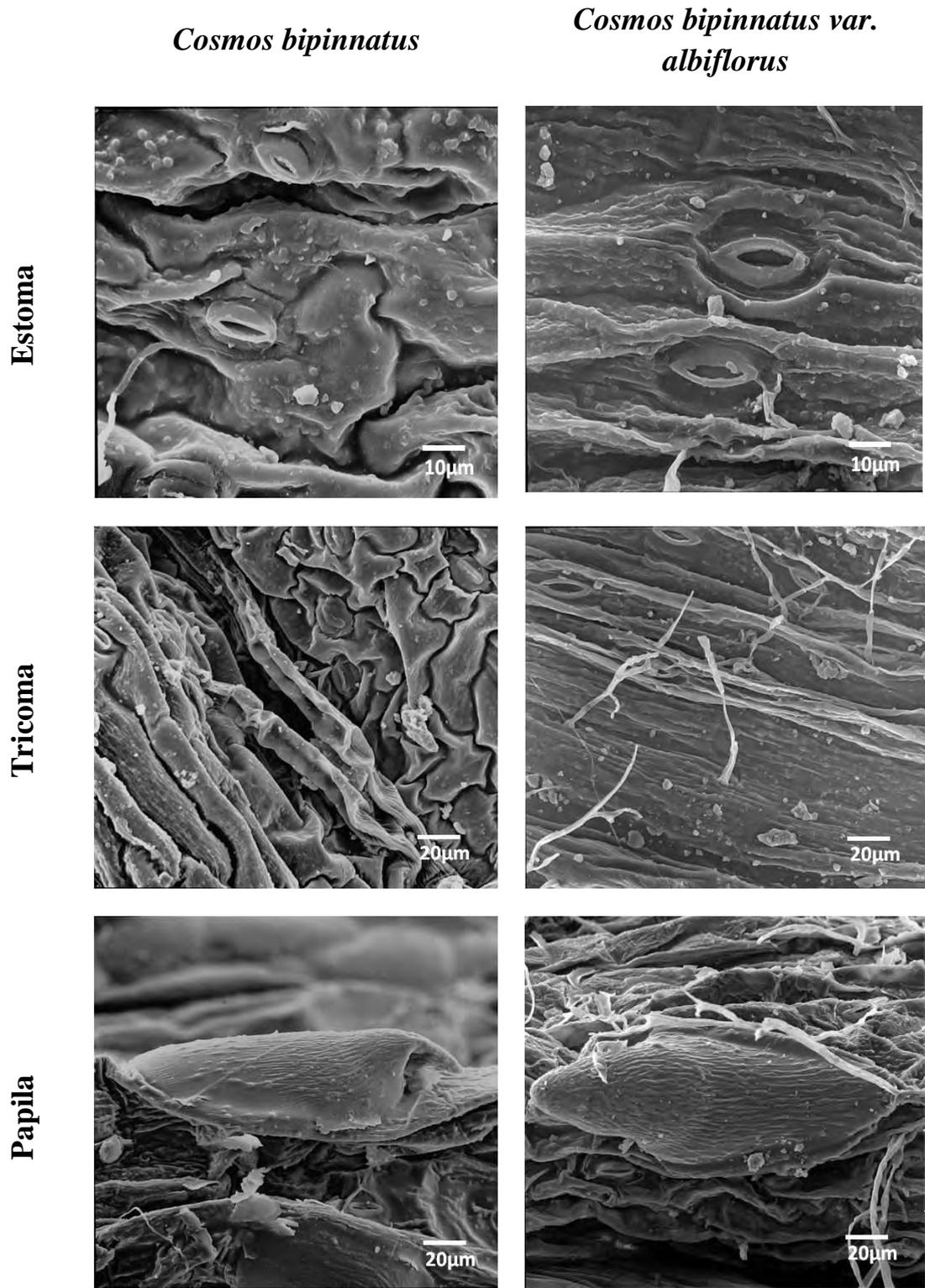


Figura 13. Caracterización y comparación micromorfológica de *Cosmos bipinnatus* vs. *Cosmos bipinnatus* var, *albiflorus* con Microscopía Electrónica de Barrido, del sitio Cerro de la Estrella con vegetación de bosque de *Quercus*.

5.6. Análisis de ordenación de componentes principales (CP)

El análisis de ordenación mostró que existen diferencias significativas entre los individuos de *C. bipinnatus* var. *albiflorus* y los individuos de *C. bipinnatus*, asociados a la localidad Cerro de la Estrella. El CP1 explica el 97.7% de la variación entre taxa y el CP2 explica el 1.5% de la variación (Figura 14). Las variables morfológicas mejor correlacionadas negativa y significativamente con el CP1 son las siguientes: coloración de la lígula rojo ($r = -0.83$), azul ($r = -0.83$) y verde ($r = -0.82$), área pecíolo ($r = -0.72$), y ancho pedúnculo ($r = -0.61$), mientras que las mejor correlacionadas positivamente son la coloración magenta ($r = 0.88$) y cian ($r = 0.87$) de la lígula.

Finalmente, la coloración de las lígulas florales mejor correlacionadas negativa y significativamente con el CP2 son las siguientes: colores cian ($r = -0.97$) y magenta ($r = -0.97$) de la lígula, y las mejor correlacionadas positivamente son el área de la lámina ($r = 0.86$), área del pecíolo ($r = 0.85$), diámetro de la vena media ($r = 0.81$), ancho del pecíolo ($r = 0.76$), ancho mayor de la lámina ($r = 0.70$), ancho del pedúnculo ($r = 0.70$), los colores rojo ($r = 0.96$), azul ($r = 0.96$) y verde ($r = 0.95$) de la lígula.

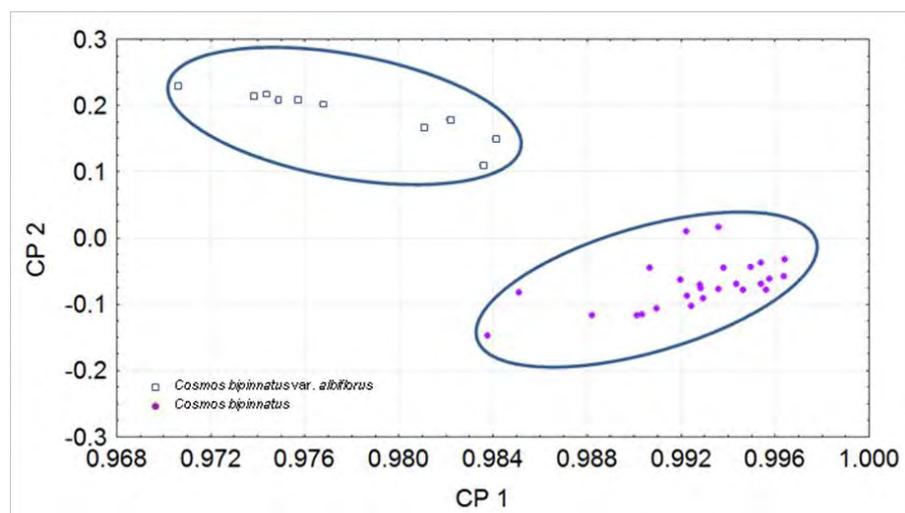


Figura 14. Análisis de ordenación de componentes principales (variación macro y micromorfológica) de individuos de *Cosmos bipinnatus* y *C. bipinnatus* var. *albiflorus* del sitio Cerro de la Estrella en la región centro del Eje Neovocánico Transversal.

VI. DISCUSIÓN

Si bien existen algunos trabajos que describen la variación de los caracteres morfológicos foliares y su relación con el ambiente, son escasos los relacionados con especies de la familia Asteraceae y menos son los que se han efectuado en herbáceas de amplia distribución geográfica. Por ello este estudio representa una de las primeras aportaciones sobre la variación morfológica foliar, floral y frutal (macro y micromorfológica) en relación con variables ambientales y edafológicas además de permitir reconocer la influencia de variables ambientales y edafológicas sobre la variación morfológica de *C. bipinnatus*. Sin embargo, en la discusión de los resultados obtenidos se debe de considerar que las variaciones ambientales y edafológicas de los sitios de estudio son muy complejas y que aquí se resaltan los factores más dominantes.

6.1. Relación entre la Altitud, variables edafológicas y morfología de *Cosmos bipinnatus*

Los factores ambientales analizados en este estudio (variables edafológicas y altitud) son ocho de las principales variables que facilitan el establecimiento, crecimiento y desarrollo de las especies vegetales (Bidwell, 1990). Los resultados muestran que la altitud solamente estuvo relacionada negativa y significativamente con el amonio. Lo anterior se puede explicar ya que con el incremento de la altitud disminuye el movimiento de la materia orgánica (Wang *et al.*, 2009), dado que existe un decremento de la temperatura (Rodríguez, 2010), lo que promueve una reducción en la actividad metabólica de los organismos detritívoros y descomponedores (Brühl *et al.*, 1999), ello conlleva a una baja tasa de mineralización (Schawe *et al.*, 2007) y liberación de los nutrientes, como es el caso del amonio.

En general, el amonio es formado después de que el nitrógeno es transferido en su ciclo por la materia orgánica y de acuerdo con Taiz y Zeiger (2002), es considerada una de las

variables más importantes, debido a que se une a los aminoácidos y se acumula en el follaje como mecanismo de almacenamiento de nutrientes. Además, el amonio participa en el crecimiento y desarrollo de la vegetación, llegando a ser un factor limitante para el crecimiento. Lo anterior, coincide con lo encontrado en este estudio, ya que el amonio es uno de las tres variables que están más relacionadas con los caracteres morfológicos de *C. bipinnatus*. Por ejemplo, se encontró que la talla de los individuos decrece significativamente con la altitud, de igual manera el amonio disminuye significativamente con la altitud, generando plantas más pequeñas por la falta de nutrientes (e.g., nitrógeno) (Wang *et al.*, 2009).

La altitud es una de las variables que mejor han sido estudiadas y a la cual, se le atribuyen la mayoría de las variaciones morfológicas (Valencia, 2004; Mora-Jarvio, 2006). Este estudio registra un efecto negativo y significativo de la altitud sobre la altura de los individuos de *C. bipinnatus*, es decir, las plantas son de tallas más pequeñas al aumentar la altitud. Estos resultados concuerdan con lo obtenido por Tirado (1997), con los individuos del arbusto *Chaetolepis lindeniana*, y los de López (2003) y Rodríguez-Domínguez (2010), quienes registraron una disminución en la altura de los árboles de *Abies religiosa* conforme se incrementa la altitud.

Lo anterior, puede ser explicado por la influencia de la altitud en los recursos y condiciones del hábitat. El grosor de la capa de hojarasca se ve reducido con el incremento de la altitud a causa de una disminución en la altura, cobertura y densidad vegetal a través del gradiente altitudinal (e.g., López, 2003). Asimismo, la altitud tiene un efecto negativo y significativo sobre la temperatura y la precipitación (Dillon *et al.*, 2006; Rodríguez, 2010; Rodríguez-Domínguez, 2010).

En particular, las bajas temperaturas que se presentan en los mayores pisos altitudinales pueden afectar a los organismos detritívoros y descomponedores reduciendo sus procesos

metabólicos y retardando el desarrollo de su ciclo de vida (e.g., en artrópodos retardando sus estadios de desarrollo) (Olson, 1994; Brühl *et al.*, 1999).

Dado lo anterior, la riqueza y abundancia de la comunidad de detritívoros y descomponedores se ve afectada de manera negativa (Jing *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2009) presentando un decremento en la tasa de descomposición de la hojarasca así como una reducción en la disponibilidad de nutrientes en cada uno de los hábitats (e.g., nitrógeno) (Wang *et al.*, 2009) y como adaptación al aumento de la altitud la planta disminuye su tamaño y velocidad de crecimiento para utilizar los recursos de manera más eficiente en climas severos (Grime, 1979; Lawton *et al.*, 1987; Bennington y McGraw, 1995). En este estudio el amonio al igual que el fosfato son las únicas variables que estuvieron relacionadas significativamente con 32.5% (n=14) de los caracteres morfológicos de los individuos de *C. bipinnatus* esto podría ser explicado por los antecedentes que indican que tanto el nitrógeno como el fósforo son los nutrientes vegetales más importantes ya que están relacionados con el crecimiento de las plantas, en la división y crecimiento celular además de ser componentes de la clorofila y ácido nucleicos.

6.2. El papel del pH

Los resultados sugieren que el pH está relacionado negativa y significativamente con los colores cian y magenta (lígulas blancas) y positivamente con el color rojo, verde y azul, es decir a un pH más ácido del suelo, las lígulas de *C. bipinnatus* tenderán a presentar una coloración dominada por cian y magenta (lígulas blancas). Asimismo, a un pH más básico del suelo las tonalidades de las lígulas serán dominadas por los colores rojo, verde y azul, o su combinación (lígulas lilas). Lo cual puede ser explicado porque la coloración de las flores está determinada por las antocianinas, que son pigmentos hidrosolubles que otorgan la coloración azul, púrpura, violeta, malva, magenta, la mayoría de los rojos y los matices de amarillo pálidos al marfil. Estos

pigmentos se dividen en tres antocianidinas: roja en solución ácida, violeta en medio neutro y azul en solución alcalina. Cabe resaltar que la estructura química de las antocianinas se puede alterar de acuerdo con el pH del suelo. Asimismo apoya la coloración encontrada en las poblaciones de *C. bipinnatus*, ya que éstas están asociadas a suelos con pH neutro (7.0 ± 0.07), por lo que las coloraciones de las lígulas oscilan entre rosas, lilas y violetas.

De la misma forma, las poblaciones de *C. bipinnatus* var. *albiflorus* estuvieron asociadas a suelos con pH neutro en la localidad de Cerro la Estrella ($\text{pH}=7.0 \pm 0.23$), por lo que, debido a que ambas especies están desarrollándose a un pH neutro, la tonalidad de las lígulas en ambas especies está determinada por el genoma.

6.3. El papel del fosfato y del nitrato

En general, el P es un elemento que favorece el crecimiento poblacional de las especies detritívoras y descomponedoras asociadas a la hojarasca, facilitando los procesos de descomposición y mineralización del suelo además de que el P es considerado como uno de los elementos más importantes en los ecosistemas terrestres (Donahue *et al.*, 1977), ya que es considerado un recurso esencial para la vida de los organismos. Con lo anterior se promueve la formación de MO más rica en PO_4 y por lo tanto de mayor calidad para las plantas (Mulder y Elser, 2009), lo que explica el incremento en talla de los caracteres florales y foliares cuando las concentraciones de PO_4 son mayores como pudo constatarse en este estudio, donde el PO_4 estuvo correlacionado positiva y significativamente con los caracteres florales de *C. bipinnatus*.

Lo anterior es apoyado por Marschner (2002) y Agustí (2003) quienes describen que el aumento de PO_4 incrementa el número y tamaño de flores, y el tiempo fenológico de las mismas. Por ejemplo, los estudios de García *et al.* (2008), señalan que cuando el suelo es enriquecido con

PO₄, las flores del arbusto *Acca sellowiana* (Mirtaceae) incrementan significativamente en número con respecto al control. Lo anterior puede ser explicado porque al incrementar el PO₄ en el suelo, aumenta el metabolismo de las yemas florales, ya que el PO₄ promueve la absorción de magnesio, elemento que también es fundamental en la formación floral y promueve la síntesis de ácidos nucleicos (Feucht, 1982).

Asimismo, Bidwell (1990) describe que el efecto más acentuado de la falta de PO₄ es la reducción en el crecimiento y número de hojas, así como un efecto negativo en el crecimiento de la raíz, produciendo menor masa radicular para explorar el suelo por agua y nutrientes. Generalmente las concentraciones inadecuadas de PO₄ deprimen los procesos de utilización de carbohidratos, aun cuando continúa la producción de estos compuestos por medio de la fotosíntesis debido a que el PO₄ es fácilmente movilizado en la planta, cuando ocurren las deficiencias de este nutriente, el P se transloca de los tejidos viejos a tejidos meristemáticos activos y por esta razón los síntomas aparecen en las hojas senescentes de la planta.

La deficiencia de P y PO₄ en el suelo rara vez se observan en el campo y generalmente se evidencia por una pérdida apreciable de rendimiento, que incluyen el retraso de la madurez, mala calidad vegetal, así como una reducción de la resistencia de las plantas a las enfermedades, pérdidas de hojas, desarrollo de áreas necróticas e individuos con menor talla (Bidwell, 1990).

Finalmente, el NO₃ sólo se relacionó negativa y significativamente con LC. Probablemente, este bajo efecto del NO₃ en la variación morfológica de *C. bipinnatus* pueda ser explicado porque durante la estación de lluvias los iones de NH₄ que son oxidados a NO₃ por bacterias, son menos abundantes, y además el NO₃ es altamente soluble en agua, perdiéndose rápidamente por lixiviación (Donahue *et al.*, 1977).

6.4. Variación morfológica entre sitios

En general, se encontró que el sitio tiene un efecto significativo sobre 90.7% de las variables morfológicas evaluadas de *C. bipinnatus*. Estos resultados son soportados por los estudios de Gurevitch (1992), Ricklefs y Millar (2000) y Gianoli (2004), quienes documentan que las condiciones y recursos del hábitat modifican la variación morfológica de los organismos asociados.

Lo anterior sugiere que las diferencias en los factores ambientales e históricos de los sitios estudiados estén modificando la morfología de *C. bipinnatus*. Principalmente, los disturbios que se han presentado en cada sitio cambian las condiciones y recursos del hábitat, por lo que afectan directamente el establecimiento o no de los individuos de *C. bipinnatus*. Los disturbios observados con mayor frecuencia fueron: asentamientos humanos, áreas de cultivo, introducción de ganado, etc.

Observamos que *C. bipinnatus* se establece en sitios donde se han modificado las características del suelo, principalmente por la introducción de cascajo y aperturas de veredas en ambientes naturales. Por lo anterior, *C. bipinnatus* puede considerarse como una especie indicadora de ambientes alterados por actividades antropocéntricas. Por ejemplo, observamos a esta especie en el Jardín Botánico UNAM, pero sólo en las veredas de la Reserva.

En este estudio, se encontró que el sitio de estudio no tuvo un efecto significativo sobre los caracteres LT, aPE, AD y nBc, por lo que, pueden considerarse como caracteres conservados para la especie. Estos caracteres, pueden ser utilizados como herramienta de identificación taxonómica, dado su grado de constancia.

Por otro lado, las variaciones que sufren los caracteres morfológicos de esta especie entre transectos, sugieren la amplia heterogeneidad ambiental del sitio y la alta plasticidad fenotípica

de la especie. La variación que registra *C. bipinnatus* al interior de cada sitios de estudio (diferencias entre transectos), es útil para estimar la variación morfológica total de la especie, por lo que es importante considerar esto para estudios futuros. Además; la plasticidad que presenta *C. bipinnatus* en los caracteres evaluados indica que se trata de una especie que se adecua a las características ambientales en el cual se desarrollan.

En particular, el sitio tuvo un efecto significativo sobre la morfología de los frutos de *C. bipinnatus*, esto puede ser apoyado por lo propuesto por Grime (1989) y Neumann (2005), quienes sugieren que al concluir el ciclo de vida de especies de vida herbácea, éstas asignan la mayoría de sus recursos a la formación de unidades reproductivas para lograr una elevada producción de aquenios que permitan asegurar la continuidad de la población. Por lo anterior, se espera que exista una amplia variación del tamaño de los frutos, producto de una asignación diferencial de recursos por parte de los individuos asociados con los diferentes ambientes.

Asimismo, el sitio tuvo un efecto significativo sobre 85% de los caracteres foliares de *C. bipinnatus*. La alta plasticidad fenotípica que muestran estos caracteres ha sido registrada en los estudios de Bongers y Pompa (1990), Terradas (2001), Velázquez-Rosas *et al.* (2002), y Roma y Peñuelas (2007), quienes sugieren que los caracteres foliares son los que se ven más afectados ante las presiones ambientales del sitio donde se desarrollan. En específico, la variación de *C. bipinnatus* puede ser atribuida a la diferenciación de las variables edafológicas entre sitios (Cuadro 4), así como, a la temperatura que puede variar entre sitios, como lo sugiere Rodríguez-Domínguez (2010).

Por lo anterior, la variación morfológica foliar, floral y frutal entre poblaciones de *C. bipinnatus* sugiere que los recursos y condiciones presentes en cada sitio están determinando de manera relevante la plasticidad fenotípica de la especie. En particular, se ha documentado que *C. bipinnatus* presenta un efecto significativo del sitio sobre la producción de aquenios y número de

cabezuelas (Newmann, 2005). Los cambios de la adecuación entre sitios puede ser el resultado de la relación entre las plantas y el medio en el que vive, existiendo diferencias en la captación de recursos (Griffiths *et al.*, 2000).

Dentro de los caracteres micromorfológicos, se detectó un efecto del sitio sobre el índice estomático, lo cual es congruente con los estudios de Weyers y Meidner (1990), Espinosa-Osornio (2002), Cañizares (2003) y Parés *et al.* (2008), quienes describen que el índice y la frecuencia estomática varían dentro y entre poblaciones. Esta respuesta refleja el tipo de ambientes bajo el cual se establecen las poblaciones (por ejemplo en ambientes mésicos o xéricos).

6.5. *Cosmos bipinnatus* var. *albiflorus* una unidad taxonómica

En general, las ocho poblaciones estudiadas se encuentran dominadas por individuos con lígulas de color lila (*C. bipinnatus*). Sin embargo, se pudieron observar de manera escasa individuos con lígulas blancas (*C. bipinnatus* var. *albiflorus*) en el bosque de *Quercus* en la localidad de Cerro de la Estrella y en el pastizal localizado en Santa Martha. Cabe resaltar que en este último sólo se observaron dos individuos. Lo cual coincide con algunas de las localidades de estudio descritas por Alvarado (2002) y Neumann (2005), así como por los datos en las etiquetas de algunos ejemplares de herbario, donde se describe la poca abundancia de individuos con lígulas de color blanco. Sin embargo, algunos autores han documentado que en México, las poblaciones están compuestas en su mayoría por individuos con lígulas blancas (Ryu y Cho, 1996).

Debido a que se registró un efecto significativo del sitio sobre 85% de los caracteres morfológicos evaluados, se realizó la comparación morfológica entre morfos utilizando el mismo

sitio (bosque de *Quercus*), ya que ambos morfos estarían sujetos a las mismas presiones ambientales (altitud y variables edafológicas).

El análisis de componentes principales revela que los individuos de ambos taxa (*C. bipinnatus* vs. *C. bipinnatus* var. *albiflorus*), se ordenan en dos grupos morfológicamente distintos, fortaleciendo el argumento de que ambos taxa son diferentes morfológicamente. En general, seis caracteres florales (cian, magenta, rojo, azul, verde y ancho del pedúnculo) y cinco caracteres foliares (área del pecíolo, ancho del pecíolo, área de la lámina, diámetro de la vena media, y ancho mayor de la lámina), fueron los que estuvieron mejor correlacionados con ambos componentes. Por ello deben de ser utilizados para asignar a *C. bipinnatus* var. *albiflorus* con un nuevo estatus taxonómico. Asimismo, los caracteres del tamaño del estoma permiten diferenciar a ambos taxa, en particular, *C. bipinnatus* var. *albiflorus* presentan mayor tamaño en: LE, AE.

Es importante resaltar que aun cuando no se hubiera tomado en cuenta la tonalidad de las lígulas, los caracteres morfológicos por sí solos tienen mayor peso y separan a las poblaciones. Asimismo, observaciones en campo muestran que los individuos de *C. bipinnatus* var. *albiflorus* presentan tallos de mayor grosor con una tonalidad rojiza, lo que ayuda a inferir que se trata de dos taxa diferentes, como fue descrito por Sherff (1932).

Por lo anterior, los trabajos micro y macro morfológicos son de gran utilidad para resolver problemas taxonómicos. Por ello se sugiere que se reconozca y dé a los individuos *C. bipinnatus* var. *albiflorus* un estatus taxonómico diferente que *C. bipinnatus*.

6.6. Los tricomas y las papilas foliares de *C. bipinnatus*

En general, en este estudio se registró que en la lámina foliar de *C. bipinnatus* se presentan tricomas poco abundantes del tipo simple, pluricelular y uniseriado, así como papilas

epidérmicas en el margen y vena media de la hoja. Respecto a la mayor o menor presencia de los tricomas en la superficie foliar, Esau (1985) y Grassi y Minotta (2000) fundamentan que superficies foliares sin tricomas o poco abundantes son mucho más comunes en especies de hábitos húmedos (mésicos) y de sombra que en aquellos secos (xéricos). Lo cual apoya la baja densidad de tricomas foliares en las poblaciones de *C. bipinnatus*, ya que ésta se desarrolla en sitios con disturbio de ambientes mésicos.

Las dimensiones de los estomas, sugieren que *C. bipinnatus* no sufre de limitaciones hídricas (Roth, 1990; Dengler, 1994), por lo que puede mantener una elevada transpiración para regular la temperatura. Esto se apoya en la ausencia o baja abundancia de otras estructuras superficiales en la epidermis adaxial que intervienen en la regulación térmica, tales como tricomas (Roth, 1973; Ehrlinger *et al.*, 1976; Fahn, 1990; Torres, 1985) o papilas (Torres, 1996). Además, la cutícula delgada no ofrece resistencia a la transpiración estomática.

Además, la presencia de papilas en *C. bipinnatus*, podría facilitar el escurrimiento del agua de la superficie de las hojas, principalmente en poblaciones que se establecen en ambientes donde las precipitaciones son particularmente abundantes. A pesar de que las papilas han sido descritas como estructuras características de las plantas de sombra del bosque tropical húmedo (Rollet *et al.*, 1990), también se han observado en individuos que crecen en sitios abiertos donde su función de hidátodo es la de absorber la niebla condensada o el agua de rocío, como seguramente sucede en el caso de *C. bipinnatus*.

6.7. Perspectivas de estudio

1. Evaluar el actual estatus taxonómico a *C. bipinnatus* y asignarle al taxa de lígulas blancas uno nuevo.

2. Evaluar si la variación morfológica que presenta *C. bipinnatus* se trata de hibridación la cual tendría que ser evaluada molecularmente basándose en técnicas más precisas como la de microsatélites.

VII. CONCLUSIONES

1. Los sitios de estudio tienen un efecto significativo sobre 85% de los caracteres morfológicos foliares, florales y frutales de *C. bipinnatus*.

2. Los sitios de estudio tienen un efecto significativo sobre el 100% de las variables edafológicas.

3. La altitud se correlaciona negativa y significativamente la concentración de amonio en suelo.

4. La altitud tiene una relación significativa con el 100% de los caracteres de talla, 30% foliares y 28% florales de *C. bipinnatus*.

5. Los caracteres morfológicos foliares, florales y frutales sugieren que *Cosmos bipinnatus* var. *albiflorus* es una unidad taxonómica distinta a *C. bipinnatus*. Por tanto, se considera necesario ubicarla en una entidad taxonómica distinta.

6. Con ayuda de fotomicrografía se presenta una caracterización detallada de la variación micromorfológica de *C. bipinnatus* en la región centro del Eje Neovolcánico Transversal.

7. *Cosmos bipinnatus* var. *albiflorus* y *C. bipinnatus* presentan estomas del tipo anomocítico y anisocítico, así como tricomas simple pluricelular y uniseriado, y se evidenció la presencia de papilas.

APÉNDICE

Técnica de Réplica

Esta técnica se realizó con ayuda de material que previamente se había colocado en alcohol al 70% y al cual para ablandar el tejido de la lámina foliar fue puesto en agua hirviendo durante 2 a 4 minutos o hasta ablandarse y se retiró el exceso de agua a la lámina foliar.

Se colocó una capa de pegamento líquido transparente de secado rápido (cianoacrilato) en un portaobjetos. En seguida se colocó el segmento apical de la lámina foliar por el haz, ejerciendo presión y dejando secar por 1-2 horas; esto mismo se repitió con el envés con el segmento próximo al primero.

Transcurrido el tiempo de secado se prosiguió a separar el material botánico con sumo cuidado con pinzas de punta fina y se colocó un cubreobjetos sobre la réplica obtenida para finalmente ser fijada por los extremos con cinta de pegamento de doble vista.

Las laminillas se observaron en un microscopio óptico en aumentos de 25X y 40X, con iluminación CC (Campo Claro) y CDI (contraste diferencial de interferencia) para apreciar las características a detalle y poder establecer con precisión los tipos de estomas y tricomas presente.

La aplicación de esta técnica permitió obtener numerosas preparaciones que sirvieron para conocer los caracteres epidérmicos de la especie en estudio, además de permitir tomar fotomicrografías que permitieron medir los estomas y tricomas, así como también calcular el índice estomático e ilustrar el trabajo. Para realizar estas mediciones se utilizó un fotomicroscopio fotónico marca Olympus modelo Provis AX70 en el cual se obtuvo el aumento final de 50X.

Índice estomático

Sobre las fotomicrografías se contó el número de estomas y células de la epidermis con el fin de calcular el índice estomático. Considerando a la fotomicrografía como el campo, el número de estomas-campo se contó tomando en cuenta sólo aquellos estomas en los que las dos células guarda se observaban y el número de células epidérmicas tomando a aquéllas que tenían toda su área o al menos un 60% dentro del campo muestreado. Con los datos obtenidos se aplicó la fórmula de Salisbury (1928; citado en Willmer, 1983) para obtener el índice estomático.

$$\text{I.E.} = (\text{N.E.} / \text{N.E.} + \text{N.C.E.}) \times 100$$

Donde:

I.E.= índice estomático

N.E.= número de células estomáticas (células guarda) por unidad de área foliar

N.C.E.= número de células epidérmicas ordinarias por unidad de área foliar

LITERATURA

- Aguirre, A., M. Vallejo-Marín, E. M. Piedra-Malagón, R. Cruz-Ortega y R. Dirzo. 2008.** Morphological variation in the flowers of *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae), a subdioecious tree. *Plant Biology German Botanical Society and The Royal Botanical Society of the Netherlands*.
- Agustí, M. 2003.** *Citricultura*. Ediciones Mundi- Prensa, Madrid. 422 p.
- Alvarado, M. C. 2002.** Taxonomía del género *Cosmos* (Asteraceae, Heliantheae) en el Estado de México. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Baker-Brosh, K. F. y R. K. Peet. 1997.** The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology* **78**: 1250-1255.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1999.** *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Blackwell Science. Editorial Omega. Barcelona. 1148p.
- Bennington, C. C. y J. B. McGraw. 1995.** Natural selection and ecotypic differentiation in *Impatiens pallid*. *Ecological Monographs* **65**: 303-323
- Bhargava, A., S. Shukla, R. Kumar y D. Ohri. 2009.** Metroglyph analysis of morphological variation in *Chenopodium* spp. *World Journal of Agricultural Sciences* **5**: 117-120.
- Bidwell, R. G. S. 1990.** *Fisiología Vegetal*. A. G. T. Editor. México. 784 p.
- Bohn H. L., B. L. McNeal y G. A. O'Connor. 1993.** *Química del suelo*. Limusa, México.
- Bold, H. C. 1980.** *Morphology plants*. Harper and Row. Nueva York. EE. UU.
- Bongers, F. y J. Pompa. 1990.** Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of los Tuxtlas, México. *Bot. Gazette* **151**: 354-365.
- Bruhl, C. A., M. Mohamed y K. E. Linsenmair, 1999.** Altitudinal distribution of leaf litter ants along a transect in primary forests on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* **15**: 265-277.
- Cabrera, R. L. 1985.** El Género *Cosmos* (Compositae) en Veracruz. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Cañizares, A. M. A. Sanabria, D. A. Rodríguez y Y. Perozo. 2003.** Características de los estomas, índice y densidad estomática de las hojas de lima Tahití (*Citrus latifolia* Tanaka) injertada sobre ocho patrones cítricos. *Agrícola* **3**: 59-64.
- Castro-Diéz, P. V., C. Pérez, M. Maestro y G. Monserrat. 1997.** Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees* **11**: 127-134.
- Cavieres, L. A. 2000.** Morphological variation of *Phacelia secunda* J.F. Gmel. (Hydrophyllaceae) along an altitudinal gradient in central Chile. *Gayana Bot.* **57**: 89-96.
- Chapin, F. S. 1980.** The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 233-260.

- Chuang, Y. y H. Liu. 2003.** Leaf epidermal morphology and its systematic implications in Taiwan Pteridaceae. *Taiwania* 48: 60-70.
- Colmenares-Arteaga, M., F. Rada y R. Luque. 2005.** Anatomía foliar de *Polylepis sericea* Wedd. (Rosaceae) a dos altitudes en los altos andes venezolanos. *Plantula* 3: 141-148.
- Crawley, M. J. 1997.** *Plant Ecology*. Blackwell. Oxford. 131 p.
- Cutter, G. E. 1978.** *Plant Anatomy, Part I: Cells and Tissues*. Edward Arnold. Gran Bretaña.
- Dahlgren, R. A., J. L. Boettinger, G. L. Huntington y R. G. Amundson. 1997.** Soil development along an elevational transect in the western Sierra Nevada, California. *Geoderma* 78: 207-236.
- Dai, W. y Y. Huang. 2006.** Relation of soil organic matter concentration to climate and altitude in zonal soils of China. *Catena* 65: 87-94.
- Dengler, N. G. 1994.** The influence of light on leaf development. En: Iqbal, M. *Growth patterns in vascular plants*. Dioscorides Press, Portland. 136 p.
- Dillon, M. E., M. R. Frazier y R. Dudley. 2006.** Into thin air: Physiology and evolution of alpine insects. *Integrative and Comparative Biology* 46: 49-61.
- Dolph, G. E. y D. L. Dilcher. 1979.** Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Paleontographica* 170: 151-172.
- Domínguez, C. A., L. E. Eguiarte, J. Núñez-Farfán y R. Dirzo. 1998.** Flower morphometry of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): geographical variation in Mexican populations. *Am. J. Bot.* 85: 637-643.
- Donahue, R. L., R. W. Miller y J. C. Shickluna. 1977.** *Introducción a los suelos y al crecimiento de las plantas*. Prentice Hall Internacional. Colombia.
- Ehrlinger, J. R., O. Björkman y H. A. Mooney. 1976.** Leaf pubescence: effects on absorptance and photosynthesis in a desert shrub. *Science* 192: 376-377.
- Ely, F. y F. Torres. 2003.** Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plantula* 3: 101-115.
- Esau, K. 1985.** *Anatomía de las plantas con semillas*. Editorial Hemisferio Sur. Argentina. 1491 p.
- Espinosa-Osornio, G., G. Vargas-Simón y M. Engleman. 2002.** Contribución al estudio de la anatomía foliar del Icacó (*Chrysobalanus icaco* L.) *Biagro* 14: 29-36.
- Fahn, A. 1990.** *Plant Anatomy*. BPC. Wheatons. Gran Bretaña. 588 p.
- Feucht, W. 1982.** *Physiology of temperate zone fruit trees*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart. 256 p.
- Funk, V. A., R. J. Bayer, S. Keeley, L. Watson, B. Gemeinholzer, E. Schilling, J. L. Panero, B. G. Baldwin, N. García-Jacas, A. Susanna y R. K. Jansen. 2005.** Everywhere but Antarctica: using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae. *Boil. Skr.* 55: 343-374.

- Funk, V. A., A. Susanna, T. F. Stuessy y R. J. Baller. 2009.** *Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae*. International Association for Plant Taxonomy.
- García, O.J., E.Y. Dueñez, G. Fischer, B. Chaves y O.C. Quintero. 2008.** El fosfato de potasio y el ethephon fomentan la inducción floral en feijoa o goiabeira serrana (*Acca sellowiana* [O. Berg] Burret). *Revista Brasileira de Fruticultura* 30 (en imprenta).
- Geng, Y., X. Pan, C. Xu, W. Zhang, B. Li y J. Chan. 2006.** Phenotypic plasticity of invasive *lternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. *Acta Oecol.* 30: 380-385.
- Gianoli, E. 2004.** Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: Marino, C. H. (Ed). *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. Ediciones Universitarias de Valparaíso. Chile. 267 p.
- Givnish, T. J. 1984.** Leaf and canopy adaptations in tropical Forest. En: E. Medina, H. Mooney y C. Vázquez-Yañez (Eds). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Nueva York. EE.UU. 254 p.
- Givnish, T. J. 1987.** Comparative studies of leaf form: assessing the roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytol.* 106: 131-160.
- González, D. 1997.** El uso de secuencias génicas para estudios taxonómicos. *Bol. Soc. Mex. Hist. Nat.* 44: 125-142.
- González, A. y E. Gianoli. 2004.** Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breath. *Acta Oecol.* 26:184-190.
- Grace, J. y D. A. Norton. 1990.** Climate and grow of *Pinus sylvestris* at its upper altitudinal limit in Scotland: evidence from tree grow-rings. *J. Ecol.* 78: 601-610.
- Grassi, G. y G. Minotta. 2000.** Influence of nutrient supply on shade-sun acclimation of *Picea abies* seedlings: effects on foliar morphology, photosynthetic performance and growth. *Tree Phys.* 20: 645-652.
- Grieve, I. C., J. Proctor y S. A. Cousins. 1990.** Soil variation with altitude on Volcán Barva, Costa Rica. *Catena* 17: 525-534.
- Griffiths, A. J. F., J. H. Miller, D. T. Suzuki, R. C. Lewontin y W. M. Gelbart. 2000.** *An Introduction to Genetic Analysis*. W.H. Freeman. Nueva York.
- Grime, J. P. 1979.** Plant Strategies and Vegetation Processes. En: Wiley, J. y Sons. *Natural de selección y diferenciación ecotípicas de impatiens-pallida*. Nueva York. John Wiley and Sons. C. C. Bennington, JB McGraw. 323 p.
- Grime, J. P. 1989.** *Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*. Limusa. México. 291 p.
- Gurevitch, J. 1992.** Sources of variation in leaf shape among two populations of *Achillea lanulosa*. *Genetics* 130: 385-394.

- Hallahan, D. L. y J. C. Gray. 2000.** Advances in botanical research incorporating advances in plant pathology. Plant trichomes. Vol 31 Academic Press.
- Hansen-Bristow, K. 1986.** Influence of increasing elevation on growth characteristics at timberline. *Can. J. Bot.* 64: 2517-2523.
- Jerez-Jaimes, J. H. y M. C. Bernal-Pérez. 2007.** Estimación de CO₂ atmosférico de la Ciudad de Bogotá (Colombia), utilizando hojas de *Ginkgo biloba* L. (Ginkgoaceae). *Actual Biol.* 29: 79-85.
- Jing, S., T. Solhoy, W. Huifu, T. I. Vollan y X. Rumei. 2005.** Differences in soil arthropod communities along a high altitude gradient at Shergyla Mountain, Tibet, China. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* 37: 261-266.
- Jonas, C. y M. Geber. 1999.** Variation among populations of *Clarkia unguiculata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *Am. J. Bot.* 86: 333-343.
- Kajimoto, T. 1993.** Shoot dynamics of *Pinus pumila* in relation to altitudinal and wind exposure gradients on the Kiso mountain range, central Japan. *Tree Phys.* 13: 41-53.
- Karis, P.O. 1993.** Heliantheae sensu lato (Asteraceae), clades and classification. *Plant Syst. Evol.* 188: 139-195.
- King, D. y J. Maindonald. 1999.** Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. *J. Ecol.* 87: 1012-1024.
- Lawton, J. H., M. MacGarvin y P. A. Heads. 1987.** Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. *Journal of Animal Ecology* 56: 147-160.
- López-Gómez, V. 2003.** Estructura de la comunidad de invertebrados asociada a *Tillandsia violaceae* (Bromeliaceae) en un gradiente altitudinal de un bosque de Oyamel en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Marrs, R. H., J. Proctor, A. Heaney y M. D. Mountford. 1988.** Changes in soil nitrogen-mineralization and nitrification along an altitudinal transect in tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 76: 466-482.
- Marschner, H. 2002.** *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Press, Londres. 889 p.
- McDonald, P. G. M., C. R. Fonseca, McC. Overton y M. Westoby. 2003.** Leaf-size divergent along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades? *Fun. Ecol.* 13: 50-57.
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1979.** *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press. Oxford.
- Mittermeier, R. A. 1988.** Primate diversity and the tropical forest: case studies of Brazil and Madagascar and the importance of megadiversity countries. En: Wilson, E.O. (ed.). *Biodiversity*. National Academic Press, Washington.
- Mittermeier, R. A., y M. C. Goettsch. 1992.** La importancia de la diversidad biológica de México. En: Sarukhán, J. y R. Dirzo (Comp.) *México ante los retos de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

- Montesinos, R. M. D. 2001.** *Cosmos* Cav. En: Rzedowski, G. C. y J. Rzedowski (eds.). *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Mora-Jarvio, M. A. 2006.** Patrones morfológico foliares de *Quercus crassifolia* (Fagaceae) a través de México. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Morales-Nieto, C. R., A. Quero-Carillo, J. Pérez-Pérez, A. Hernández-Garay y O. Le-Blanc. 2008.** Morphological characterization of native populations of side oat grama [*Bouteloua curtipendula* (Michx.) Torr.] in México. *Agrociencia* 42: 767-775.
- Mulder, C y J. Elser. 2009.** Soil acidity, ecological stoichiometry and allometric scaling in grassland food webs. *Global Change Biology* 15: 2730–2738.
- Navea, C. T. Terrazas, A. Delgado-Salinas y P. Ramírez-Vallejo. 2002.** Foliar response of wild and domesticated *Phaseolus vulgaris* L. to water stress. *Gen. Res. Crop Evol.* 49: 125-132.
- Neumann, G. P. 2005.** Variación morfológica asociada al polimorfismo en el color floral en *Cosmos bipinnatus* (Cav.) (Asteraceae:Heliantheae). Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Niinemets, Ü., O. Kull y J. Tenhunen. 1998.** An analysis of light effects on foliar morphology physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Phys.* 18: 681-696.
- Olson, D. M. 1994.** The distribution of leaf litter invertebrates along a neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10: 129-150.
- Ortiz-Bermúdez, E., J. L. Villaseñor y O. Téllez. 1998.** La familia Asteraceae en el estado de Nayarit (México). *Acta Bot. Mexicana.* 44: 25-57.
- Paniagua-Ibáñez, M. 2005.** Caracteres epidérmicos de la lamina foliar de *Llavea coordifolia* Lag. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Parés J., M. Arisaleta, M. E. Sanabrias y G. García. 2008.** Efecto de los niveles de salinidad sobre la densidad estomática, índice estomático y el grosor foliar en plantas de *Carica papaya* L. *Acta Bot. Venez.* 31: 27-34.
- Parkhurst, D. F. y O. L. Loucks. 1972.** Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.* 60: 05-537.
- Patil, S. G. y P. Patil. 1986.** Stomatal studies in the genus *Chlorophytum* and their taxonomic significance. *Phytomorphology* 37: 155-158.
- Pianka, E. 1994.** *Evolutionary Ecology*. Harper Callins College Publishers, Nueva York. EE. UU. 468 p.
- Pigliucci, M. 2001.** *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. The John Hopkins University Press. Baltimor. 315 p.
- Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. 1993.** *Biological Diversity of Mexico. Origins and Distribution*. Oxford University Press. Nueva York.
- Ramamoorthy, T. P. y D. H. Lorence. 1987.** Species vicariance in the Mexican flora and description of a new species of *Salvia* (Lamiaceae). *B. Mus. Nat. Hist. Nat.* 9:167-175.

- Reyes V. M. H., G. A. P. Villanueva, G. M. Martínez, O. Martínez, F. H. Godínez y V. J. Quintanilla. 2005.** *Análisis morfológico y molecular de un cruzamiento amplio en girasoles.* Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Departamento de Fitomejoramiento, Buenavista, Coahuila. 37 p.
- Rajakaruna, N. y B. A. Bohm. 1999.** The edaphic factor and patterns of variation in *Lasthenia californica* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 86:1576-1596.
- Ricklefs, R. y G. Millar. 2000.** *Ecology.* Freeman and Company, New York. U.S.A.
- Rico-Gray, V. y M. Palacios-Ríos. 1996.** Leaf area variation in *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) along a latitudinal gradient in México. *Glo. Ecol. Biogeogr. L. 5:* 30-35.
- Rodríguez, C. F. 2010.** Hibridación introgresiva del complejo *Tithonia tubaeformis*×*Tithonia rotundifolia* (Asteraceae) en México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. México.
- Rodríguez, D., W. G. Keltjens y J. Goudriaan. 1998.** Plant leaf expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant and soil* 200: 227-240.
- Rodríguez-Domínguez, A. 2010.** Efecto de un gradiente altitudinal sobre la estructura de la comunidad de artrópodos asociados a hojarasca en el bosque de *Abies-Quercus* en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- Rojas, L. A. 2001.** Anatomía foliar comparada de *Senecio* sección *Mulgediifolli* (Asteraceae: Senecioneae) y especies relacionadas. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Vegetal). Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Roma, O. y J. Peñuelas. 2007.** Leaf mass per area ratio in *Quercus ilex* leaves under a wide range of climatic conditions. The importance of low temperatures. *Acta Ecológica* 31: 168-173.
- Roth, I. 1973.** Anatomía de las hojas de las plantas de los páramos venezolanos: 2 *Espeletia* (Compositae). *Acta Biol. Venez.* 8: 281-310.
- Roth, I. 1990.** Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate. *Encyclopedia of Plant Anatomy.* Gebrüder Borntraeger. Berlin.
- Ryu, J. B. y M. S. Cho. 1996.** Inheritance of red, pink and white color in *Cosmos bipinnatus*. *Jor. Kor. Soc. Hort. Sci.* 37: 588-592.
- Rzedowski, G. C. y J. Rzedowski. 2001.** *Flora fanerogámica del Valle de México.* Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán, México. 1406 p.
- Rzedowski, J. 1988.** *Vegetación de México.* Noriega Editores. Limusa. México. 432 p.
- Rzedowski, J. 1991a.** Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mexicana.* 14: 3-21.
- Rzedowski, J. 1991b.** El endemismo en la flora fanerogámica de México: una apreciación analítica preliminar. *Acta Bot. Mexicana.* 15: 47-64.

- Salisbury, F. T. 1994.** *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial Iberoamericano. México. 759 p.
- Salisbury, F. T. 1968.** *Las Plantas Vasculares: forma y función*. Herrero Hermanos Sucesores. México. 598 p.
- Sánchez-Rodríguez, F., R. Rodríguez-Soalleiro, E. Español, C. A. López y A. Merino. 2002.** Influence of edaphic factors and tree nutritive status on the reproductivity of *Pinus radiata* D. Don plantations in northwestern Spain. *Forest Ecology and Management* 171: 181-189.
- Santamarina, L. J. 2006.** Enraizamiento de esquejes de *Cosmos* (*Cosmos bipinnatus* Cav.) mediante el uso de auxinas. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Schawe, M., S. Glatzel y G. Gerold. 2007.** Soil development along an altitudinal transect in a Bolivian tropical montane rainforest: Podzolization vs. hydromorphy. *Catena*. 69: 83–90.
- Schoettle, A. W. 1990.** The interaction between leaf longevity and shoot structure and foliar biomass per shoot in *Pinus contorta* at two elevations. *Tree. Phys.* 7: 209-214.
- Schoettle, A. W. y S. G. Rochelle. 2000.** Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a bird dispersed Pine, across a range of elevations. *Am. J. Bot.* 87: 1797-1806.
- Silva-Montellano, A. y L. Eguiarte. 2003.** Geographic patterns in the reproductive ecology *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in Chihuahua desert. *Floral Char. Vis. Fec.* 90: 377-387.
- Smekens, M. y M. Van Tienderen. 2001.** Genetic variation and plasticity of *Plantago coronopus* under saline conditions. *Acta Oecol.* 22: 187-200.
- Smith, J. L., J. J. Halvorson y H. Bolton. 2002.** Soil properties and microbial activity across a 500 m elevation gradient in a semi-arid environment. *Soil Biology & Biochemistry.* 34: 1749–1757.
- Solís, N. V. G. 2000.** Estudios biosistemáticos en el complejo *Turnera sidoides* L. (Turneraceae, Leiocarpae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba. España.
- Solís, N. V. G. 2003.** Variación en el color de las flores en *Turnera sidoides* L. (Turneraceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 38: 247-247.
- Spellenberg, R. 1992.** A new species of black oak (*Quercus*, subg. *Erythrobalanus*, Fagaceae) from the Sierra Madre Occidental, México. *Am. J. Bot.* 79: 1200-1206.
- Sultan S. E. y F. A. Bazzaz. 1993.** Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution* 47: 1032-1049.
- Stace, C. A. 1980.** *Plant Taxonomy and Biosystematics*. Edward Arnold Publisher, LTD. London. 276 p.
- Stuessy, T. F. 1977.** En: Cabrera, R. L. 1985. El Género *Cosmos* (Compositae) en Veracruz. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Taiz, L. y E. Zeiger, E. 2002.** *Plant Physiology*. Benjamin/Cummings Pub. California. 1265 p.
- Tang, C. Q. y M. Ohsawa. 1999.** Altitudinal distributions of evergreen broad-leaved tree and their leaf-size patterns on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant. Ecol.* 145: 221-233.

- Tang M. S., Y. P. Yang y C. R. Sheue. 2009.** Comparative morphology on leaves of *Daphniphyllum* (Daphniphyllaceae). *Blumea* 54: 63-68.
- Terradas, J. 2001.** *Ecología de la Vegetación*. Ed. Omega, Barcelona. España. 703 p.
- Tirado, C. 1997.** Estudio florístico de una comunidad andina escandente. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Venezuela.
- Torres, F. 1985.** Modificación en la anatomía foliar de *Espeletia schultzii* Wedd. a lo largo de un gradiente altitudinal entre 2600 y 4200 m snm. Memorias VIII Congreso Venezolano de Botánica. Venezuela. 170 p.
- Torres, F. 1996.** Anatomía foliar en Proteaceae sudamericanas con énfasis en las esclereidas. *Plantula* 1: 1-43.
- Tovar-Sánchez , E. y K. Oyama. 2004.** Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae). In México morphological and molecular evidence. *Am. J. Bot.* 9: 1352-1363.
- Turner, B. L. y G. L. Nesom. 1998.** Biogeografía, diversidad y situación de peligro o amenaza de Asteraceae de México. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Turner, I. M. 1994.** Sclerophylly: primarily protective. *Func. Ecol.* 8: 669-675.
- Valencia, M. M. G. 2004.** Efectos de la fertilización sobre el contenido de N y P en la hojarasca de dos bosques tropicales secos secundarios en Yucatán. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Valencia, A. S. 2005.** Análisis filogenético de la serie Lanceolatae Trel. del género *Quercus*, Fagaceae. Tesis de Doctorado en Ciencias de Biología. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Valladares, F., J. Chico, I. Aranda, I. Balaguer, P. Dizengremel, E. Manrique y E. Dreyer. 2002.** The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to greater physiological plasticity. *Trees*. 16: 395-403.
- Velázquez-Rosas, N, J. Meave y S. Vázquez. 2002.** Elevational variation of leaf traits in Montane Rain Forest tree species at La Chinantla Southern México. *Biotropica* 34: 534-546.
- Villaseñor, J. L. 1991.** Las Helianthea endémicas a México: Una Guía hacia la conservación. *Acta Bot. Mexicana*. 15: 29-46.
- Villaseñor, J. L. 1993.** La familia Asteraceae en México. *Rev. Soc. Mexicana Hist. Nat.* 44: 117-124.
- Villaseñor, J. L. 2003.** Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28: 160-167.
- Villaseñor, J. L., E. Ortiz y V. Juárez. 2004.** Asteraceae. En: García-Mendoza, A. J., M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México. 605 p.

- Villegas y de Gante, M. 1979.** *Malezas de la Cuenca de México*. Instituto de Ecología, Museo Natural de la Ciudad de México. 305 p.
- Wang, S., H. Ruan y B. Wang. 2009.** Effects of soil microarthropods on plant litter decomposition across an elevation gradient in the Wuyi Mountains. *Soil Biology & Biochemistry* 41: 891–897.
- Werker, E. 2000.** Trichome Diversity and Development en: Hallahan, D. L. y J. C. Gray. 2000. Advances in botanical research incorporating advances in plant pathology. Plant trichomes. Vol 31 Academic Press.
- Weyers, J. D. B. y H. Meidner. 1990.** *Methods in stomatal research*. Longman Scientific y Technical. London. 573 p.
- 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 dycotyledoneous leaves. *Am J. Bot.* 85: 1796-1803.
- Youngken, H. W. 1951.** *Tratado de Farmacognosia*. Atlante. México. 973 p.
- Zar, J. H. 1999.** *Bioestadística*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 929 p.
- Zúñiga, E. Á., A. Sánchez-González y D. S. Granados. 2009.** Análisis de la variación morfológica foliar en *Quercus laeta* Liebm. en el Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 15: 87-93.

RECURSOS ELECTRÓNICOS

- Rodríguez, A., M. Harker, A. Quezada-Solis y S. Casillas-Gaeta. 2006.** *Avances en la Investigación Científica en el CUCBA. Diversidad y Potencial Ornamental del Género Cosmos Cav, (Asteraceae) en Jalisco.* [consulta en internet: <http://www.cucba.udg.mx/new/publicaciones/avances>]