

255852

169  
zej



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**CARACTERISTICAS FOLIARES DE LOS ARBOLES DE BOSQUES HUMEDOS DE MONTAÑA EN LA REGION DE LA CHINANTLA, SIERRA NORTE DE OAXACA**



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE FÍSIOLOGIA  
UNAM

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

**B I O L O G O**

P R E S E N T A :

**NOE VELAZQUEZ ROSAS**



DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE A. MEAVE DEL CASTILLO

1997  
FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR

**TESIS CON FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

ESTADO LIBRE  
ASOCIADO DE PUERTO RICO



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

" Características foliares de los árboles de bosques húmedos de montaña  
en la región de la Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca"

realizado por Noé Velázquez Rosas

con número de cuenta 8832421-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Propietario Dr. Zenón Cano Santana

Propietario Dra. Claudia Maria Ligia Collado Vides

Suplente Dra. Sonia Vazquez Santana

Suplente Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia

*[Handwritten signatures]*  
Ligia Collado Vides

FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

*[Handwritten signature]*  
M. ENZ. ALEJANDRO MARTINEZ MENA



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGIA

A la memoria de un gran amigo Gregorio Velázquez Linares

A mis padres María Elena Rosas Granados y Andrés Velázquez Rosas

A mis indispensables hermanos Javier, Israel, Bernabe y Andrés

A todos ellos por su gran voluntad de ser, antes que nada y antes que todo, mis amigos

*Los árboles*

*¿serán acaso solidarios?*

Mario Benedetti

# ÍNDICE

<b>Agradecimientos</b> .....	vii
<b>Resumen</b> .....	ix
<b>Capítulo 1. Introducción</b> .....	1
1.1 Presentación .....	1
1.2 Características foliares y su relación con el ambiente .....	2
1.3 Caracterización del bosque mesófilo .....	8
1.4 Gradientes estructurales y fisonómicos de los bosques montanos tropicales asociados con la altitud .....	10
1.5 Hipótesis y objetivos .....	15
<b>Capítulo 2. Descripción de la región de estudio</b> .....	17
2.1 Sierra Norte de Oaxaca .....	17
2.2 Región de La Chinantla .....	22
2.3 La comunidad de Santa Cruz Tepetotutla .....	21
<b>Capítulo 3. Material y métodos</b> .....	24
3.1 Selección de los sitios de estudio .....	24
3.2 Selección de las especies de estudio .....	26
3.3 Obtención del material foliar .....	27
3.4 Determinación de las características morfológicas y morfométricas .....	28
3.5 Determinación de las características anatómicas .....	31
3.6 Análisis de datos .....	32
<b>Capítulo 4. Resultados</b> .....	37
4.1 Patrones morfológicos .....	37
4.2 Patrones morfométricos .....	42
4.3 Patrones anatómicos .....	51
4.4 Correlación de variables morfométricas y anatómicas .....	58
4.5 Clasificación de las comunidades a partir de sus caracteres foliares .....	60
<b>Capítulo 5. Discusión</b> .....	66
<b>Literatura citada</b> .....	86
<b>Apéndice</b> .....	90

## Agradecimientos

En primer lugar y de manera muy especial quiero agradecer al Dr. Jorge Meave del Castillo toda la ayuda que me brindó al dirigir esta tesis. Sus críticos comentarios y su gran voluntad de enseñar fueron fundamentales para el desarrollo de este trabajo y también para mi formación académica.

Agradezco a los Doctores Alma Orozco, Ligia Collado, Sonia Vázquez y Zenón Cano la exhaustiva revisión que hicieron de este trabajo; sus observaciones y comentarios fueron muy valiosos para el mejoramiento del mismo.

Quiero agradecer a Claudia Gallardo todo el apoyo que me ha brindado durante el desarrollo de este trabajo. Su entusiasmo siempre me ha motivado a conocer y a disfrutar La Chinantla.

El trabajo de campo siempre fue agradable gracias a la participación de Claudia Gallardo, Jorge Meave, Armando Rincón, Marco Antonio Romero, Sergio Mendoza, Juan Gaxiola, Pedro Osorio, Armando Osorio y Bernardino Osorio.

Gracias a mis amigos del Laboratorio de Citología Sonia Vázquez, Citlali Núñez, Silvia Espinosa, Guille Murguía y Ricardo Wong, quienes gentilmente me enseñaron las técnicas histológicas. Todos sus consejos y su agradable compañía hicieron que esta parte del trabajo fuera muy grata. La Dra. Judith Márquez puso a mi disposición todas las instalaciones del laboratorio a su cargo, donde se llevó a cabo una parte importante del trabajo.

Sergio Mendoza pacientemente trabajó conmigo en los análisis estadísticos; su colaboración fue muy valiosa. También la ayuda de Gerardo Rivas, Irene Sánchez, Pilar Alonso y Zenón Cano fue muy importante para esta sección.

La ayuda de Marco Antonio Romero en el manejo de los programas de cómputo fue vital para la realización de este trabajo. Él siempre tuvo una respuesta acertada para todas mis dudas. En este mismo sentido, también quiero agradecer a Oswaldo Núñez y a Elizabeth Fuentes, quienes amablemente me enseñaron a usar varios programas.



La incondicional colaboración de Elizabeth Fuentes, Hugo López y Víctor Gómez para el trabajo de laboratorio fue muy importante. Ellos siempre mostraron una actitud optimista cuando me ayudaron en las mediciones de los atributos de las hojas.

También quiero agradecer a Eduardo Pérez y Jorge Larson sus atinadas sugerencias para el mejoramiento de esta tesis.

Gilberto Hernández gentilmente me proporcionó los mapas digitalizados de La Chinantla. Éstos ayudaron a darle una mejor presentación al trabajo, superando en gran manera mis mapas medievales.

Por último, quiero agradecer a la Fundación UNAM por la beca que me otorgó para realización de este trabajo.

## RESUMEN

Se analizó la variación morfológica y anatómica de las hojas de las especies arbóreas más importantes en siete comunidades de bosque húmedo de montaña a lo largo de un gradiente altitudinal (1,220 - 2,560 m) en Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca. Las características analizadas fueron: (1) caracteres morfológicos (forma, margen, configuración de la lámina y filotaxia), (2) caracteres morfométricos (área foliar, peso específico, densidad estomática y cociente largo/ancho), y (3) caracteres anatómicos (espesores de la lámina foliar, de los parénquimas esponjoso y en empalizada, de las cutículas adaxial y abaxial, y de las epidermis adaxial y abaxial). En general se observaron cambios en las características foliares dependientes de la altitud, aunque la magnitud y dirección de éstos variaron entre los tres grupos de caracteres. Los caracteres anatómicos fueron los más fuertemente correlacionados con la variación altitudinal: los espesores de la lámina foliar, de los parénquimas en empalizada y esponjoso, y de las cutículas se incrementaron gradualmente con el aumento de altitud. Los caracteres morfométricos presentaron cambios más irregulares a través del gradiente. El área foliar disminuyó conforme aumentó la altitud, mientras que la densidad estomática y el peso específico se incrementaron en el mismo sentido. Los caracteres morfológicos fueron los más estables a través del gradiente, aunque las hojas de las especies de sitios altos fueron en general distintas de las de sitios bajos respecto a sus formas, tipos de borde y filotaxia. La configuración de la lámina y el cociente largo/ancho no cambiaron respecto a la altitud. Análisis multivariados basados en la caracterización foliar de las comunidades estudiadas permitieron establecer una delimitación entre comunidades de baja y de alta elevación, con un límite aproximado entre 2,300 y 2,400 m s.n.m. Las características foliares de los bosques montanos húmedos representan una herramienta útil para complementar los esquemas de clasificación de estos bosques basados únicamente en aspectos estructurales y florísticos.

# CAPÍTULO 1

## INTRODUCCIÓN

### 1.1. Presentación

Las hojas son órganos extremadamente importantes en la gran mayoría de las plantas vasculares, porque en ellas se realizan dos funciones fundamentales del metabolismo vegetal. Estas funciones son la fotosíntesis, que permite la fijación de energía solar y su transformación en energía química, y la transpiración, la cual es responsable del abastecimiento de nutrientes para la planta (Medina, 1977; Bidwell, 1988). A pesar de que se han reconocido patrones morfológicos y estructurales foliares más o menos constantes en determinados hábitats, en la naturaleza se presenta una enorme variación en las características de las hojas, lo cual se ha interpretado como el resultado de la diversidad de presiones selectivas que existen en los diferentes ambientes (Hickey, 1973; Wolfe, 1971, 1993; Chabot y Hicks, 1982).

Debido a la estrecha relación entre las características foliares y el ambiente en el que viven las plantas, el análisis de estos atributos ha sido muy productivo en el entendimiento de la morfología como una respuesta adaptativa de las plantas a los factores ambientales (Givnish, 1984). Un claro ejemplo de esta relación es la prevalencia de esclerofilia en zonas áridas como una estrategia adaptativa de las plantas ante la escasez de agua. Además, la relación forma-ambiente permite hacer inferencias de condiciones pasadas y reconstrucción de paleoambientes a partir del análisis de la morfología de hojas fósiles (Dilcher, 1973; Wolfe, 1971, 1993). Por otra parte, las características foliares son ampliamente utilizadas en estudios taxonómicos, e incluso se consideran como caracteres diagnósticos en muchas familias de plantas (Hickey, 1973).

Si bien existen pocas dudas acerca del valor adaptativo de las características de las hojas, todavía no se ha llegado a entender cabalmente el complejo papel que juega el

ambiente en la determinación de la morfología y estructura foliares. Un ejemplo de esto es que con frecuencia se observan patrones foliares similares en distintos ambientes (Givnish, 1984). La investigación experimental sobre este tema es todavía incipiente, y de hecho la mayoría de las publicaciones relacionadas con este tópico ofrecen descripciones de los patrones morfológicos y estructurales en diferentes comunidades vegetales, examinando su variación de acuerdo a gradientes de altitud, latitud y condiciones edáficas, principalmente (Grubb, 1977; Tanner, 1977; Tanner y Kapos, 1982; Kapelle, 1996). El presente estudio se ubica en esta corriente, y consiste en una descripción morfológica y estructural de las hojas de los árboles más abundantes en comunidades de bosque de una región montañosa muy húmeda, distribuidas a lo largo de un gradiente altitudinal, con el fin de determinar en qué medida estos atributos foliares están asociados con la heterogeneidad ambiental dependiente de la altitud.

En los siguientes apartados se presenta el marco teórico de esta investigación, la cual se centra en tres aspectos. En primer lugar se presenta una revisión de elementos teóricos que permiten analizar el valor adaptativo de las características de las hojas. A continuación se hace una breve revisión de la delimitación y caracterización del tipo de vegetación denominado en México "bosque mesófilo de montaña". Finalmente, se hace un breve análisis de las principales tendencias que se han observado en las comunidades húmedas de montaña en regiones tropicales asociadas a los gradientes altitudinales.

## **1.2. Características foliares y su relación con el ambiente**

Considerando que el ambiente influye de manera directa en los procesos fisiológicos que se llevan a cabo en la hoja, es razonable argumentar que las variables ambientales pueden funcionar como una fuerza selectiva hacia ciertos atributos foliares, restringiendo la presencia de algunos patrones específicos a determinados ambientes. Siguiendo esta línea de pensamiento, en las zonas tropicales se han realizado diversos estudios encaminados a conocer los patrones foliares en diversas comunidades vegetales (Gentry, 1969; Howard,

1969; Grubb, 1977; Tanner y Kapos, 1982; Veneklaas, 1985; Bongers y Popma, 1990; Popma *et al.*, 1992). Los caracteres foliares más frecuentemente estudiados son: la estructura de la lámina foliar (simple o compuesta), la disposición de las hojas sobre los tallos (filotaxia), la forma, el tipo de borde, la textura, el área foliar y las características anatómicas. En términos generales, se ha observado que estos atributos varían grandemente entre diferentes comunidades vegetales (Gentry, 1969; Howard, 1969; Dolph y Dilcher, 1980; Tanner y Kapos, 1982; Givnish, 1984; Ingrouville, 1992). A continuación se exponen algunas de las principales tendencias, que muestran estos caracteres, descritas en estos estudios.

La estructura de la lámina (es decir, si está dividida o si es completa) es uno de los atributos más claramente relacionados con el ambiente de crecimiento de las plantas. Las hojas compuestas son frecuentes en especies de zonas áridas, en bosques deciduos y en especies de etapas sucesionales tempranas de los bosques tropicales. Esta característica favorece la reducción del área de transpiración, y en los lugares abiertos pueden contribuir a una mayor captación de radiación. En contraste, en los bosques húmedos prevalecen las especies con hojas simples (Givnish, 1984).

La filotaxia es otro factor que puede repercutir en el balance entre la transpiración y la fotosíntesis. El patrón espiral sobre ejes ortotrópicos es muy frecuente en ambientes soleados, mientras que el patrón discontinuo prevalece en ambientes más húmedos y con menor radiación. Se han postulado que la filotaxia espiral sobre ejes erectos es ventajosa para las plantas que viven en ambientes soleados, porque permite el acomodo de un mayor número de hojas en un determinado segmento de rama (Givnish, 1984; Medina *et al.*, 1990). Por otra parte, el autosombreado resultante hace decrecer la tasa de transpiración, permitiendo que la fotosíntesis se lleve a cabo a temperaturas adecuadas. En contraste, el arreglo discontinuo sobre ejes plagiotrópicos en ambientes con poca radiación disminuye el autosombreado y permite la captación de una mayor cantidad de radiación fotosintéticamente activa.

La forma no tiene un efecto directo sobre el área. Sin embargo, la forma ofrece ventajas

adaptativas, por ejemplo, haciendo posible cierto acomodo en los tallos, con lo cual se logra una mayor captación de luz y una reducción en los costos de transpiración. Las formas con bases agudas permiten una mayor concentración del follaje en las ramas y ofrecen una mejor exposición de la lámina foliar en comparación con las hojas que tienen bases obtusas, las cuales producen más sombra para las hojas vecinas. Así, en condiciones de baja radiación, las formas asociadas a una mayor exposición de la lámina foliar deberían ser, en teoría, más adecuadas para una captación de luz más eficiente (Givnish, 1984). Wyatt y Antonovics (1981) estudiaron la variación morfológica en las hojas de *Asclepias tuberosa*, cuya forma cambia de obovada con la base aguda en los lugares húmedos a lanceolada con base obtusa en los sitios más secos, manteniendo aproximadamente constante el área foliar. A pesar de que estos cambios en la forma no tienen efectos en el intercambio gaseoso a nivel individual de las hojas, sí tienen profundos efectos en los balances de fotosíntesis y transpiración a nivel de las ramas. Estas observaciones coinciden con la predicción teórica de que las hojas obovadas deben ser más frecuentes en zonas húmedas con poca radiación, mientras que las hojas ovadas serían más comunes en lugares secos y más soleados.

Otra característica importante de la forma de las hojas es el tipo de ápice. En los bosques tropicales son muy frecuentes las hojas con ápices acuminados, lo cual supuestamente permite el escurrimiento de agua por goteo y consecuentemente el secado de la lámina (Howard, 1969; Whitmore, 1984; Ingrouville, 1992). Si bien esta característica ha sido frecuentemente interpretada como un mecanismo que contribuye a la eliminación de epifitas que pueden interferir con la captación de energía foliar, e incluso de patógenos, no existe evidencia experimental que apoye estas hipótesis (Dean y Smith, 1978).

El margen de las hojas es otro carácter que también presenta mucha variación. Por ejemplo, en un bosque tropical lluvioso de Costa Rica, Gentry (1969) encontró una predominancia de especies con hojas de márgenes enteros en hábitats húmedos, mientras que la proporción de éstas es mucho menor en hábitats más secos. A pesar de que este patrón parece ser de ocurrencia general en regiones tropicales y subtropicales (Dean y Smith, 1978;

Ingrouville, 1992; Meave et al., 1992; Kapelle, 1996), presenta algunas variaciones locales importantes, tales como la frecuente presencia de márgenes dentados en hojas de árboles del dosel en ambientes húmedos donde la temperatura media anual es menor de 13°C. Aunque no está claro el valor adaptativo de los distintos tipo de margen, se han propuesto algunas interpretaciones preliminares. Tanto Ingrouville (1992) como Wolfe (1993) establecen la hipótesis de que un margen dentado crea una turbulencia que rompe el flujo de aire húmedo sobre la lámina, constituyéndose así en un factor desecante, y favoreciendo por lo tanto la transpiración en ambientes muy húmedos. Evidentemente esta hipótesis no explica la prevalencia de bordes dentados en ambientes secos.

También el área foliar se ve modificada dependiendo de la cantidad de radiación. En ambientes donde la radiación es alta (e.g., dosel de los bosques, zonas áridas), las hojas son pequeñas (generalmente de tamaños nanófilos, micrófilos y notófilos), mientras que en los sitios con menor radiación (e.g., el sotobosque), las hojas tienden a tener tamaños mesófilos o mayores. Givnish (1984) propuso una interpretación ecológica integral del tamaño y la forma de las hojas, afirmando que la combinación de estos atributos representa un ajuste para la fijación máxima de carbono, cuya base es el balance positivo entre la fotosíntesis y los costos de transpiración. Cuando aumenta el área foliar, crece el espesor de la capa de aire que se encuentra sobre la lámina, incrementando la temperatura interna de la hoja y por lo tanto la tasa de transpiración.

En condiciones de altos niveles de radiación, las hojas grandes tienden a transpirar más que las hojas pequeñas, debido al aumento de la cantidad de vapor de agua en su interior, lo que a su vez aumenta la temperatura foliar. Por lo tanto, el tener hojas grandes en estas condiciones sería desventajoso, ya que se requeriría una resistencia estomática muy grande para evitar la transpiración excesiva. Esto podría elevar la temperatura de la hoja a niveles inadecuados para la función fotosintética, provocando daño en las enzimas y membranas celulares del mesófilo de la hoja. Por el contrario, en condiciones de sombra parcial o total, el almacenamiento de calor por acumulación de vapor de agua en una hoja grande produce

niveles de transpiración que permiten que exista una temperatura óptima de fotosíntesis, sin que esto provoque un déficit hídrico en la planta (Givnish, 1984).

Otra consecuencia del modelo de costos y beneficios propuesto por Givnish (1984) es que en situaciones de alta transpiración, las plantas necesitarían invertir mucha energía en un sistema radicular muy desarrollado, lo cual sería indispensable para mantener un buen estado hídrico en la planta. En lugares secos el tener hojas pequeñas ayuda a reducir el costo de producción de raíces, asegurando un balance positivo entre los beneficios de la fotosíntesis y los costos de transpiración.

La densidad estomática es un atributo anatómico de las hojas con gran importancia debido al papel que desempeñan los estomas en el intercambio gaseoso. Se han observado diferentes patrones relacionados con la densidad y tamaño de los estomas, los cuales se han correlacionado con diferentes variables ambientales, entre las que destaca el balance de radiación local. En las especies de lugares soleados la densidad estomática es comparativamente mayor que en las especies de sitios sombreados (Ingrouville, 1992). Este patrón se presenta también entre individuos de sombra y de sol de una misma especie (Tinoco-Ojanguren y Vázquez-Yanes, 1983; Ashton y Berlyn, 1994). Asociado a este cambio en la densidad estomática se observa una disminución en la longitud de las células guarda, siendo éstas más largas en situaciones de baja densidad de estomas. Estas diferencias en la densidad y tamaño de los estomas tienen un fuerte impacto en la fisiología de las hojas y en el desempeño total de la planta. Tanto en las zonas áridas como en las partes altas del dosel de los bosques, los niveles de radiación y las tasas fotosintéticas son en general altos. En estos ambientes, la combinación de una alta densidad estomática con un tamaño pequeño de los estomas optimiza la estrategia de transpiración, permitiendo tener un cierre de estomas muy eficiente en situaciones de alta demanda evaporativa, al tiempo que garantiza el abastecimiento de agua y minerales, la baja resistencia en el intercambio de  $\text{CO}_2$  y el mantenimiento de una temperatura favorable en la hoja, a través de niveles adecuados de transpiración. En contraste, en hojas de especies de sotobosque y de ambientes sombreados



en general, la densidad estomática es menor y la longitud de las células guarda es mayor.

La morfología y la estructura de las hojas son características que se han asociado con la fertilidad de los suelos. El tamaño micrófilo es muy común en hábitats con suelos pobres en nitrógeno y fósforo, mientras que en los sitios con altas concentraciones de estos elementos predominan hojas de tamaño mesófilo. También se han reconocido patrones anatómicos en regiones templadas y mediterráneas donde la disponibilidad de nutrientes es baja. En estos ambientes los espesores de la lámina, de las cutículas y de la epidermis son relativamente grandes, además de que el parénquima en empalizada está bien desarrollado, a diferencia del esponjoso (Peace, 1981; Medina 1984; Castellanos *et al.*, 1989; Körner, 1989; Bongers y Popma 1990; Medina *et al.*, 1990; Turner *et al.*, 1992).

La disponibilidad de diferentes minerales en el suelo representa una importante fuerza de selección para las plantas, que repercute en el desarrollo y morfología de las hojas. Medina (1984) resume la función de los principales minerales que afectan los procesos fisiológicos a nivel foliar. El contenido de nitrógeno en las hojas está correlacionado con la concentración de este elemento en el suelo, y repercute en la concentración de proteínas solubles y en la actividad de RuBp-carboxilasa. El fósforo, que es un ion importante porque supuestamente afecta la eficiencia en la utilización de nitrógeno y porque en forma de ortofosfato interviene en los procesos de exportación del cloroplasto, ha sido identificado como un factor determinante en la distribución de las comunidades esclerófilas. El potasio foliar es importante porque regula el transporte de fotosintatos a través del floema y mantiene el nivel de síntesis de proteínas. Concentraciones altas de este elemento se asocian con una alta proporción de proteínas solubles en la hoja, pudiendo influir de esta forma en la regulación de la fotosíntesis. El déficit de potasio incrementa la resistencia estomática, deteriorando el mecanismo de apertura en las células guarda, e incrementando la resistencia del mesófilo a la difusión de CO<sub>2</sub>. De manera similar, el déficit de magnesio, elemento que forma parte integral de la molécula de clorofila y que actúa como cofactor enzimático, se asocia con reducciones en la capacidad fotosintética de las hojas, principalmente a través de una marcada disminución en

la síntesis de clorofila. Todos estos fenómenos pueden potencialmente estar relacionados con los atributos morfológicos, y sobre todo con los anatómicos, de las hojas, pero en muchos casos estas relaciones son desconocidas (Medina, 1984).

### **1.3. Caracterización del bosque mesófilo**

En las regiones montañosas de las zonas tropicales húmedas de México existen comunidades arbóreas que se distinguen claramente de los bosques de bajas altitudes. A pesar de que se han utilizado distintos términos para hacer referencia a este tipo de comunidad, actualmente el más aceptado es el de "bosque mesófilo de montaña". Rzedowski (1978) agrupa bajo esta denominación a varias comunidades, las cuales incluso habían sido reconocidas como diferentes tipos de vegetación por diversos autores, basado en la homogeneidad florística que las caracteriza y de las condiciones ambientales en las que crecen. Algunos términos utilizados en México que más o menos coinciden con el de bosque mesófilo de montaña son los siguientes: bosque deciduo, selva baja siempre verde (Miranda, 1952); selva mediana o baja perennifolia, bosque caducifolio (Miranda y Hernández-X., 1963) y bosque deciduo templado (Rzedowski, 1966). Rzedowski (1978) establece también la equivalencia del término con otros utilizados para describir la vegetación húmeda de montaña en otros países, por ejemplo "montane rain forest" y "elfin woodland" (Beard, 1955), bosque ombrófito de montaña y bosque ombrófito de altura (Lauer, 1968), entre otros.

En México, el bosque mesófilo de montaña se establece en las zonas montañosas del país, frecuentemente en zonas con relieve muy accidentado, principalmente sobre rocas calizas, andesitas, basaltos y gneis. Los suelos en estos sitios pueden ser someros o profundos, aunque en general la materia orgánica es abundante y el pH ácido (de 4 a 6). Los límites altitudinales de este tipo de vegetación son muy variables, pero ha sido registrado desde los 600 hasta los 2700 m s.n.m., aunque ocasionalmente se le puede encontrar por encima de esta altitud (Rzedowski, 1978).

Las regiones donde se presenta este tipo de vegetación se caracterizan por una alta

disponibilidad de agua. La precipitación media anual nunca es menor de 1000 mm, comúnmente sobrepasa los 2000 mm, e incluso en algunas zonas supera los 5000 mm anuales. La neblina es un factor característico de estos bosques, presentándose durante gran parte del año y manteniendo la atmósfera en punto de saturación. La temperatura media anual varía entre 12 y 23°C, y en las zonas más altas se llegan a presentar heladas. La variación de temperatura entre el mes más caliente y el más frío es del orden de 2.5 a 7°C, y las oscilaciones diurnas fluctúan entre 9 y 12°C. El clima característico en el que se desarrollan estos bosques es Cf, de acuerdo con la clasificación de Köppen, pero puede encontrarse en tipos Af, Am, Aw e inclusive en Cw (Rzedowski, 1978).

Las condiciones climáticas en las que se pueden desarrollar estos bosques sólo se presentan en zonas restringidas del país, por lo que tienen una distribución limitada y actualmente fragmentaria, representando menos del 1% del territorio nacional (Rzedowski, 1978). Aunado a esta distribución restringida existe una fuerte presión por el cambio de uso del suelo y la explotación de recursos maderables de estos bosques, por lo que se considera como uno de los tipos de vegetación más amenazados (Jardel, 1991). El deterioro del bosque mesófilo de montaña en México es preocupante porque en ellos existe una gran heterogeneidad florística y estructural (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Rzedowski, 1978; Jardel, 1991; Saldaña y Jardel, 1991; Williams-Linera, 1991; Meave et al., 1992; Santiago y Jardel 1993), y de hecho se estima que en ellos se alberga una proporción muy alta de la flora del país (Rzedowski, 1996). La aglutinación de todas estas comunidades bajo un solo término desenfatisa esta variabilidad (Meave et al., 1992), aunque todavía no existe información suficiente para proponer un esquema de clasificación de estas comunidades más detalladamente.

Fisonómicamente, estos bosques son muy densos, con elementos arbóreos cuyas alturas normalmente fluctúan entre 15 y 50 m, aunque existen comunidades que rebasan estos límites por arriba o por debajo. Su estructura es muy compleja, pudiéndose reconocer varios estratos arbóreos y arbustivos, mientras que el componente herbáceo está poco desarrollado.

Los diámetros de los troncos llegan a alcanzar hasta 2 m, aunque son más comunes diámetros de entre 30 y 50 cm. Las trepadoras leñosas están bien representadas, al igual que las epífitas vasculares y las briofitas (Rzedowski, 1978; Saldaña y Jardel, 1991; Meave *et al.*, 1992).

La flora del bosque mesófilo de montaña tiene vínculos geográficos particulares que permiten tener una idea de la historia de esta comunidad en el país ( Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Rzedowski, 1978; 1996; Lorenzo *et al.*, 1983; Luna-Vega *et al.*, 1988, 1989; Meave *et al.*, 1992). Con el este de Estados Unidos y Canadá comparte un significativo número de especies, o bien los bosques mesófilos poseen una especie estrechamente emparentada con alguna distribuida en dicha área (Miranda, 1952). Sin embargo, son cuantitativamente más importante las afinidades establecidas por los géneros y especies comunes con la región andina de Sudamérica (Rzedowski, 1978, 1996).

La mayoría de los estudios realizados sobre la vegetación de estas regiones se han centrado en aspectos florísticos (Miranda, 1952, 1960; Puig, 1976; Luna-Vega *et al.*, 1988, 1989, 1994; Long y Heath, 1991; Williams-Linera, 1991; Jiménez-Ramírez *et al.*, 1993; Vázquez *et al.*, 1995), aunque se han comenzado a publicar un número creciente de estudios sobre su estructura y dinámica (Zuill y Lathrop, 1975; Puig *et al.*, 1983; Breceda y Gallardo, 1990; Saldaña y Jardel, 1991; Meave *et al.*, 1992; Santiago y Jardel, 1993; Arriaga, 1994; Ruiz-Jiménez, 1995). Sin embargo, sólo en un estudio (Meave *et al.*, 1992) la caracterización de la vegetación ha incorporado otros atributos de las plantas tales como los patrones de arquitectura de los árboles, la morfología y estructura de las hojas, aspectos fenológicos, y los síndromes de polinización y dispersión, a pesar del valor que pueden tener estos elementos para hacer interpretaciones acerca de las relaciones ambiente-vegetación.

#### **1.4. Gradientes estructurales y fisonómicos en los bosques montanos tropicales asociados con la altitud**

Los cambios que sufren las comunidades vegetales en su composición, estructura y características foliares a lo largo de un gradiente altitudinal están relacionados con los cambios

en las variables ambientales que se presentan a través de este gradiente, principalmente la temperatura, la radiación, la humedad atmosférica, la concentración y disponibilidad de nutrientes en el suelo, el potencial hídrico del suelo y la influencia del viento. Aunque los estudios acerca de las variaciones ambientales a través del gradiente altitudinal son todavía escasos, se han logrado distinguir una serie de tendencias en ellas que han sido señaladas como responsables de los cambios que sufre la vegetación.

La variable que más obviamente se modifica conforme se incrementa la altitud es la presión atmosférica, la cual decrece de manera continua debido a la reducción del grosor de la capa de aire por encima de los sitios a grandes altitudes. Una consecuencia directa de la reducción de la presión atmosférica es la reducción de la presión parcial de los gases. En el caso particular del CO<sub>2</sub>, una disminución en su concentración podría tener fuertes repercusiones sobre la fotosíntesis (Jones, 1992; Cavelier, 1996); sin embargo, hacen falta más estudios que evalúen el efecto de esta variable en el campo.

Otra variable que registra un cambio directo asociado con las modificaciones de la presión atmosférica es la temperatura, la cual se reduce significativamente al incrementarse la altitud. A pesar de que generalmente se reconoce que en zonas montañosas las tasas de cambio de la temperatura en función de la altitud son del orden de 0.5-0.6°C por cada 100 m (Whitmore, 1984; Jones, 1992; Cavelier, 1996), en realidad estas tasas presentan una gran variación entre sitios, la cual depende, entre otros factores, de la época del año, la hora del día y el contenido de vapor de agua en la atmósfera, habiéndose registrado en algunos sitios tasas de aproximadamente 0.97-1.0°C por 100 m (Cavelier, 1996). La temperatura es considerada como uno de los factores más importantes en la determinación de las zonación de las comunidades vegetales en las zonas montañosas tropicales (Grubb, 1977; Whitmore, 1984; Jones, 1992; Bruijnzeel *et al.*, 1993; Cavelier, 1996; Kapelle, 1996). La temperatura del suelo también disminuye al incrementarse la altitud, y además ésta tiene una relación compleja con la temperatura del aire. Por ejemplo, en la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, a altitudes entre los 1300-3000 m se ha observado que la temperatura del suelo

es menor que la del aire por 0.4-1.0°C, mientras que a mayores elevaciones (3000 - 4100 m), el suelo es más caliente que el aire por 1.6 a 2.6°C (van der Hammen, 1984).

La precipitación y la frecuencia de la neblina son dos factores que se incrementan al aumentar la altitud. Estos aumentos alteran algunos procesos fisiológicos tales como la transpiración y la fotosíntesis, al reducirse la temperatura de las hojas en las plantas que viven en zonas altas (Grubb, 1977; Tanner y Kapos, 1982; Bruijnzeel *et al.*, 1993). Algunos autores han enfatizado que los cambios de estas variables también tienen un papel preponderante en la determinación de la estructura, fisonomía y funcionamiento de las comunidades de zonas montañosas (Grubb, 1977; Whitmore, 1984; Bruijnzeel *et al.*, 1993; Kapelle, 1996), aunque recientemente algunos estudios han revelado que en algunos bosques montanos estas variables no tienen esta supuesta influencia en la determinación de los atributos de la vegetación (Burckley *et al.*, 1980; Kapos y Tanner, 1985).

Asociada al incremento de la nubosidad en las zonas montañosas se distingue una disminución en los niveles de radiación (Whitmore, 1984; Cavelier, 1996), la cual en ocasiones puede ser considerable. Por ejemplo, en las Blue Mountains de Jamaica la reducción en la radiación es del orden del 16% (Aylett, 1985), en el "elfin cloud forest" (bosque enano nuboso) del Pico Oeste, Puerto Rico, se registró una reducción del 40% (Bayton, 1968), y en el "elfin cloud forest" de la Serranía de Macuira, Colombia, las reducciones en la radiación son hasta del 53% (Cavelier y Mejía, 1990). Asimismo, la radiación ultravioleta se incrementa conforme aumenta la altitud (Jones, 1992; Cavelier, 1996), y se ha demostrado que este tipo de radiación afecta el crecimiento de las plantas. Sin embargo, no existe suficiente información sobre los niveles de radiación UV en las zonas montañosas tropicales y sus efectos sobre las plantas.

Los suelos también muestran variaciones importantes a través de los gradientes altitudinales. De manera general, en las laderas de las zonas altas de las montañas tropicales se presentan suelos someros, de pH ácido, con una gran cantidad de materia orgánica y déficits de nitrógeno y fósforo. Estos cambios generalmente han sido relacionados con las

bajas temperaturas y la gran saturación de los suelos, ambos factores que pueden reducir la tasa de descomposición y mineralización (Edwards y Grubb, 1977; Grubb, 1977; Tanner, 1977; Whitmore, 1984; Bruijnzeel *et al.*, 1993). Finalmente, otro factor importante relacionado con la altitud es el impacto del viento, el cual suele ser más fuerte en las zonas más altas, pudiendo reflejarse en las características de las plantas y de la vegetación en general (Whitmore, 1984; Jones, 1992; Bruijnzeel *et al.*, 1993).

Esta variación del ambiente es muy importante en términos biológicos, ya que las condiciones de vida tropical se modifican gradualmente y llegan a desaparecer por completo. Los pisos altitudinales donde es posible la vida arbórea tienen una frontera superior conocida como límite arbóreo, por encima de la cual las comunidades vegetales son parecidas fisonómicamente a las de las tundras polares (Lauer, 1977; Whitmore, 1984). Además, esta variación suele presentarse sobre distancias horizontales relativamente pequeñas, situación que puede ilustrarse con ejemplos dramáticos como el Pico de Orizaba en México, el Nevado del Ruiz en Colombia o el Kilimanjaro en Kenya, cuyas laderas presentan desde comunidades netamente tropicales en las partes bajas hasta glaciares cerca de sus cimas.

Diversos estudios han descrito los cambios que se presentan en las comunidades vegetales de las regiones tropicales a lo largo de gradientes altitudinales, como una respuesta a la heterogeneidad ambiental que se delineó más arriba. En general, es posible dividir a estos estudios en dos grandes grupos: por un lado, un conjunto de trabajos tienen que ver con los cambios en los atributos a nivel de la comunidad, y por el otro, algunos estudios han abordado aspectos de las características morfológicas o fisiológicas de las plantas.

Los trabajos del primer grupo han mostrado, en primer lugar, que la diversidad y riqueza de las comunidades disminuye conforme aumenta la altitud (Leigh, 1975; Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Kapelle, 1996). Por ejemplo, de manera general se observa que las familias que se encuentran distribuidas principalmente en las regiones tropicales están restringidas casi siempre a altitudes por debajo de los 1000 m (Whitmore, 1984). La diversidad de familias y especies siempre es mayor en las comunidades de tierras bajas en

comparación con las comunidades situadas a mayor altitud (Tanner, 1977; Kappelle y Zamora, 1995; Kappelle et al., 1995; Kitayama, 1995; Lieberman et al., 1996). La abundancia de las formas de vida también presenta un cambio severo en función de la altitud (Grubb, 1977; Lieberman et al., 1996). Por ejemplo, las palmas y las trepadoras leñosas son muy abundantes en los bosques de tierras bajas pero su frecuencia disminuye en los bosques montanos, mientras que los helechos arborescentes y las plantas epífitas vasculares son mucho más frecuentes en los bosque montanos (Howard, 1969; Grubb 1977; Tanner, 1977; Sugden 1982; Lieberman et al., 1996).

A los gradientes altitudinales también se asocian cambios estructurales muy importantes como la disminución en la altura del estrato arbóreo, pasando de los 25-45 m en las comunidades de tierras bajas, a las de entre 1.5-18 m en las comunidades de los bosques montanos altos (Grubb, 1977). Además, en los bosque montanos se observa que la densidad de individuos se incrementa hacia las zonas altas, generalmente acompañados de un ligero incremento en el área basal de las comunidades (Williams-Linera, 1995; Lieberman et al., 1996). Otra característica que cambia es el diámetro de la copa de los árboles, el cual disminuye hacia las zonas altas, donde frecuentemente se observa un dosel más abierto (Grubb, 1977; Tanner, 1977; Whitmore, 1984; Bruijnzeel et al., 1993; Kappelle et al., 1995; Colin y Proctor, 1996; Lieberman et al., 1996; Kapelle, 1996).

Respecto al segundo grupo de estudios, principalmente abocados a analizar los cambios altitudinales en los atributos foliares, quizá la tendencia más notable es la disminución del área foliar, pasando de comunidades con hojas preponderantemente mesófilas en las regiones bajas a principalmente micrófilas y nanófilas en las regiones altas (Grubb, 1977; Dolph y Dilcher, 1980; Tanner y Kapos, 1982; Givnish, 1984; Bruijnzeel et al., 1993). Generalmente asociada con los cambios de tamaño se observa una tendencia al aumento del espesor de la lámina foliar al disminuir el tamaño de las hojas, trayendo como consecuencia cambios en su estructura. En especies de zonas altas el espesor del mesófilo se incrementa, distinguiéndose un mejor desarrollo del parénquima en empalizada en



comparación con el parénquima esponjoso, cutículas y epidermis más gruesas y una presencia más frecuente de hipodermis. Grubb (1977) introduce el término "pachiphylls" (paquífilas) para las hojas que presentan hojas con espesores de la lámina  $>$  de  $300 \mu\text{m}$ . Se han registrado también incrementos en el peso específico de las hojas y en la densidad estomática. Esta última variable alcanza valores muy altos en las comunidades que se ubican en altitudes bajas y disminuye en las comunidades de mayor altitud (Grubb, 1977).

A pesar de que no hay duda de que estas grandes tendencias son debidas a los cambios ambientales asociados a la altitud, todavía no está claro cómo interactúan estas variables, cuál es su efecto conjunto sobre los atributos foliares y, en general, de qué manera limitan el establecimiento de especies con características fisiológicas, morfológicas y anatómicas particulares. Esta es una línea de investigación poco explorada que seguramente recibirá más atención en el futuro.

### 1.5. Hipótesis y Objetivos

Para las comunidades de bosque húmedo de montaña presentes en la zona de estudio, donde existe un amplio intervalo altitudinal y una gran variación de las condiciones ambientales, se postuló la hipótesis de que los patrones de morfología y estructura foliar registrarían cambios semejantes a los descritos para bosques que se desarrollan en condiciones similares. Por ejemplo, se esperaba que en elevaciones mayores la proporción de hojas simples con márgenes enteros fuera mayor y que hubiera un reemplazo de hojas principalmente mesófilas por hojas principalmente micrófilas. También se esperaban cambios equivalentes en las características anatómicas de las hojas, por ejemplo que el cociente parénquima en empalizada sobre parénquima esponjoso fuera menor, y que la epidermis y las cutículas estuvieran más desarrolladas en sitios de mayor altitud. Además, como se ha observado en otros estudios, se esperaba encontrar límites precisos en los cambios de estas variables morfológicas y anatómicas, más que cambios graduales sin límites o fronteras bien definidas.

De esta forma, el presente estudio se realizó con el propósito de responder las



siguientes preguntas: ¿cómo es la morfología y estructura foliar de los bosque húmedos en una región con grandes diferencias ambientales debidas a cambios en altitud? y ¿de qué manera se modifican las características foliares como resultado de la variación microclimática que determina el gradiente altitudinal a lo largo del cual se distribuyen estos bosques? A partir de estas preguntas se definieron los siguientes objetivos generales:

1.- Describir los patrones morfológicos y estructurales foliares en las especies arbóreas más importantes, en comunidades de los bosques húmedos de montaña que se distribuyen en los terrenos en una localidad de la Sierra Norte de Oaxaca.

2.- Comparar las características foliares prevalecientes en estas comunidades, y describir las principales tendencias en la morfología y estructura de las hojas a través del gradiente altitudinal en el que se distribuyen las comunidades vegetales estudiadas.

3.- Determinar en qué medida las tendencias que presentan estos bosques coinciden con las descritas en literatura para bosques similares.

## CAPÍTULO 2

### DESCRIPCIÓN DE LA REGIÓN DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en los terrenos pertenecientes a la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla. Esta comunidad forma parte del Municipio de Usila (Distrito de Tuxtepec), región de la Chinantla, enclavada en la Sierra Norte de Oaxaca. A continuación se hace una breve descripción de la región de estudio en general, así como del área particular donde se realizó el trabajo de campo.

#### **2.1. Sierra Norte de Oaxaca**

La Sierra Norte de Oaxaca es una de la regiones naturales más complejas del estado, y quizá del país, desde varios puntos de vista (Rodrigo, 1984; López-Paniagua y Urbán L., 1992; Martín y Madrid, 1992; Ferrusquía-Villafranca, 1993). Ubicada en la porción noroeste de Oaxaca, esta región montañosa de 300 por 80 km cubre una extensión territorial de aproximadamente 9400 km<sup>2</sup>; en ella se incluyen todos o parte de los municipios localizados en los distritos de Cuicatlán, Teotitlán, Tuxtepec, Ixtlán, Villa Alta y Choapan. Sus límites aproximados se ubican entre las latitudes 16°45´ y 18°10´N, y las longitudes 96°06´ y 98°30´ W. En las partes bajas de la Sierra, donde se encuentra el contacto con la Planicie Costera del Golfo de México, las altitudes oscilan alrededor de los 100 m, mientras que sus picos más elevados alcanzan altitudes por encima de los 3000 m.

La Sierra Norte de Oaxaca presenta un relieve muy accidentado, con pendientes que pueden tener hasta 55° de inclinación. La región pertenece a la provincia morfotectónica de la Sierra Madre del Sur, dentro de la cual se ubica la subprovincia de las tierras altas de Puebla y Oaxaca. Las rocas aflorantes son principalmente metamórficas, destacando los para-gneisses, y para-esquistos micáceos y cloríticos, probablemente de edad paleozoica y quizá

precámbrica, aunque también se presentan afloramientos de rocas ígneas extrusivas y calizas metamórficas del Cretácico (Rodrigo, 1984; Barreto y Hernández-X., 1982; Tamayo, 1990, ambos citados en López-Paniagua y Urbán, 1992).

Debido a la influencia de los vientos alisios, y en menor medida de los ciclones provenientes del Atlántico Medio, la vertiente de barlovento de la sierra recibe abundantes lluvias orográficas producidas por las masas de aire húmedo provenientes del Golfo de México. La precipitación media anual fluctúa entre los 2000 y los 4000 mm (López-Paniagua y Urbán 1992), aunque algunas zonas parecen recibir más de 5,000 mm anuales (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977). Esta característica determina que la sierra tenga una gran relevancia hidrológica, pues los escurrimientos provenientes de ella alimentan al caudaloso Papaloapan y sus tributarios. A pesar de que la gran pluviosidad es una característica general de la región, existe una gran variedad climática ligada a los gradientes altitudinales, presentándose climas que van de los cálidos húmedos en las partes bajas a los templados y fríos en las zonas altas.

## **2.2. Región de La Chinantla**

La región particular donde se llevó a cabo este trabajo se conoce como La Chinantla. Esta región refleja gran parte de la complejidad ambiental y biológica de la Sierra Norte de Oaxaca, y ha sido señalada como una de las áreas fitogeográficas más importantes del país (Lipp, 1969; Martin, 1993), no sólo por su variedad de climas, condiciones fisiográficas y edáficas, que dan como resultado una gran heterogenidad en las comunidades bióticas que la integran, sino también por su diversa historia geológica. La Chinantla representa el límite más norteño de la exuberante vegetación tropical húmeda de América Central, presentando una vegetación rica y diversificada (Lipp, 1969).

En realidad, es difícil delimitar con precisión la región de La Chinantla porque se han aplicado criterios muy variados para su definición, los cuales pocas veces coinciden. Uno de los criterios más comunes es el etnográfico, según el cual La Chinantla se ubica en la parte

noroeste de Oaxaca y se define como la región habitada por los indígenas de etnia chinanteca. Desafortunadamente, esta delimitación ha conducido a serios problemas en la descripción e interpretación ecológica y florística de la zona, debido a que un buen número de estudios biológicos se han realizado en localidades en zonas que no están habitadas por indígenas chinantecos, a pesar de que los investigadores han hecho referencia a ellas como parte de La Chinantla. Sin considerar el contexto etnográfico y dándole mayor importancia a la características que comparten sus comunidades vegetales, Lipp (1969) sugirió una definición más extensa para La Chinantla, la cual concuerda con la delimitación propuesta muchos años antes por Sharp (1941). Esta última se refiere a La Chinantla como la porción oaxaqueña cubierta por bosques húmedos que abarca la mitad norte del Distrito de Choapan, el noreste del Distrito de Villa Alta y la porción sur del Distrito de Tuxtepec (Fig. 1).

Siguiendo esta definición, La Chinantla sería una región que abarca altitudes que van desde las cercanas a la planicie costera (menos de 50 m) hasta más de 3,000 m en Cerro Pelón. De acuerdo con los mapas isotermales (Rodrigo, 1983), en la época invernal en La Chinantla se registran temperaturas medias de entre 15 y 20°C, mientras que en las partes altas las temperaturas son mucho más bajas, llegando a presentarse heladas en los sitios más elevados. Durante la época de verano las temperaturas medias son del orden de 20 a 25°C. Los principales climas de la región chinanteca son de dos tipos: Af en las zonas bajas y C(w) en las zonas altas. Al igual que en otras partes de la Sierra de Juárez, la precipitación es muy alta, con valores promedio anuales que oscilan entre los 2000 y 5000 mm. La heterogeneidad edafológica de La Chinantla también es notable, ya que se han registrado muy diversos tipos de suelos: rendzinas (suelos calci-magnésicos), suelos empardecidos, feozems (suelos de maduración de humus), litosoles (poco evolucionados por erosión), suelos lateríticos (ferruginosos), fluvisoles (suelos poco evolucionados por aporte de agua), etc. (Múgica, 1994).

La diversidad biológica de La Chinantla ha representado una importante fuente de recursos para los habitantes de la región, quienes han desarrollado un gran conocimiento acerca del ambiente en el que viven (Ewell y Poleman, 1980; Martín y Madrid, 1992; Martín,

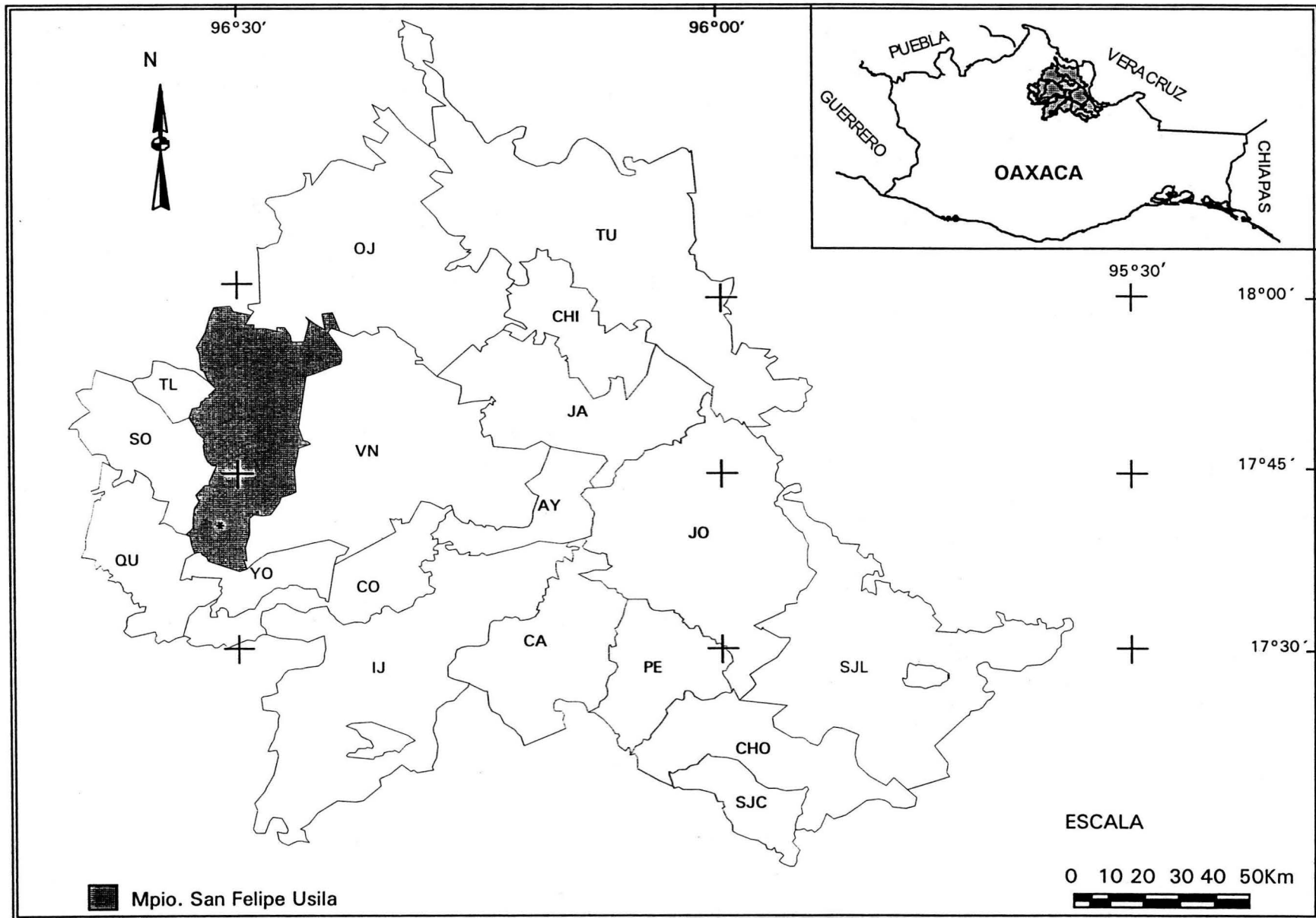


Figura 1. Municipios que integran la región de La Chinantla de acuerdo con la delimitación propuesta por Sharp (1941).  
 AY = Ayotzintepic, CA = Camotlán, CHI = Chiltepec, CHO = Choapan, CO = Colmaltepec, IJ = Ixtlán de Juárez, JA = Jacatepec  
 JO = Jocotepec, OJ = Ojitlán, PE = Petlapa, QU = Quiotepec, SJC = San Juan Comaltepec, SJL = San Juan Lalana, SO = Sochiapan,  
 TL = Tlacoatzintepic, TU = Tuxtepec, VN = Valle Nacional, YO = Yólox. \*Comunidad de Santa Cruz Tepetotutla.

1993). Los chinantecos utilizan un gran número de plantas de su entorno, de donde extraen alimentos, medicinas, materiales de construcción y diversos artículos de uso cotidiano (Lipp, 1969; Martin, 1993). Aunque el uso de la zona ha sido intenso y existen grandes porciones donde la cubierta vegetal ha sido eliminada y reemplazada por cultivos tradicionales, cultivos perennes o vegetación secundaria (Múgica, 1994; van der Wal, 1996), todavía existen grandes extensiones de vegetación primaria con un alto grado de conservación (Lipp, 1969; Ewell y Poleman, 1980; Martin, 1993; Meave *et al.*, 1996).

### **2.3. La comunidad de Santa Cruz Tepetotutla**

Los sitios de estudio estuvieron ubicados en los bosques primarios de los terrenos pertenecientes a la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla (Fig. 2). Esta comunidad se encuentra situada en el extremo sureste del municipio de Usila, siendo la comunidad más sureña de este municipio y por lo tanto del distrito de Tuxtepec. Sus límites correspondientes a la parte más alta coinciden con el parteaguas de la sierra, ubicado a una altitud aproximada de 2600 m. Estos terrenos forman parte de la cuenca del río Perfume que es un afluente primario del Papaloapan, al cual llegan sus agua después de haber pasado por el río Usila y la presa Cerro de Oro. La cuenca del río Perfume está delimitada al sureste con la comunidad de La Nopalera, al suroeste con San Francisco la Reforma, hacia el norte con San Antonio del Barrio, al noreste con San Pedro Tlatepusco y al Noroeste con San Juan Zapotitlán. Esta pequeña región, al igual que el resto de La Chinantla, presenta un relieve muy accidentado, con fuertes pendientes (en promedio alrededor de 40°), en donde hay afloramientos de rocas metamórficas.

Debido a la ausencia de estaciones metereológicas en la zona de estudio, no se dispone de datos climáticos precisos. Rzedowski y Palacios-Chávez (1977) presentan datos de la estación Vista Hermosa, actualmente abandonada, la cual se localiza a una altitud de 1450 m; ésta es la estación más cercana a la zona de estudio y los datos climáticos derivados de ella ofrecen un indicio muy aproximado de las condiciones climáticas prevalecientes en

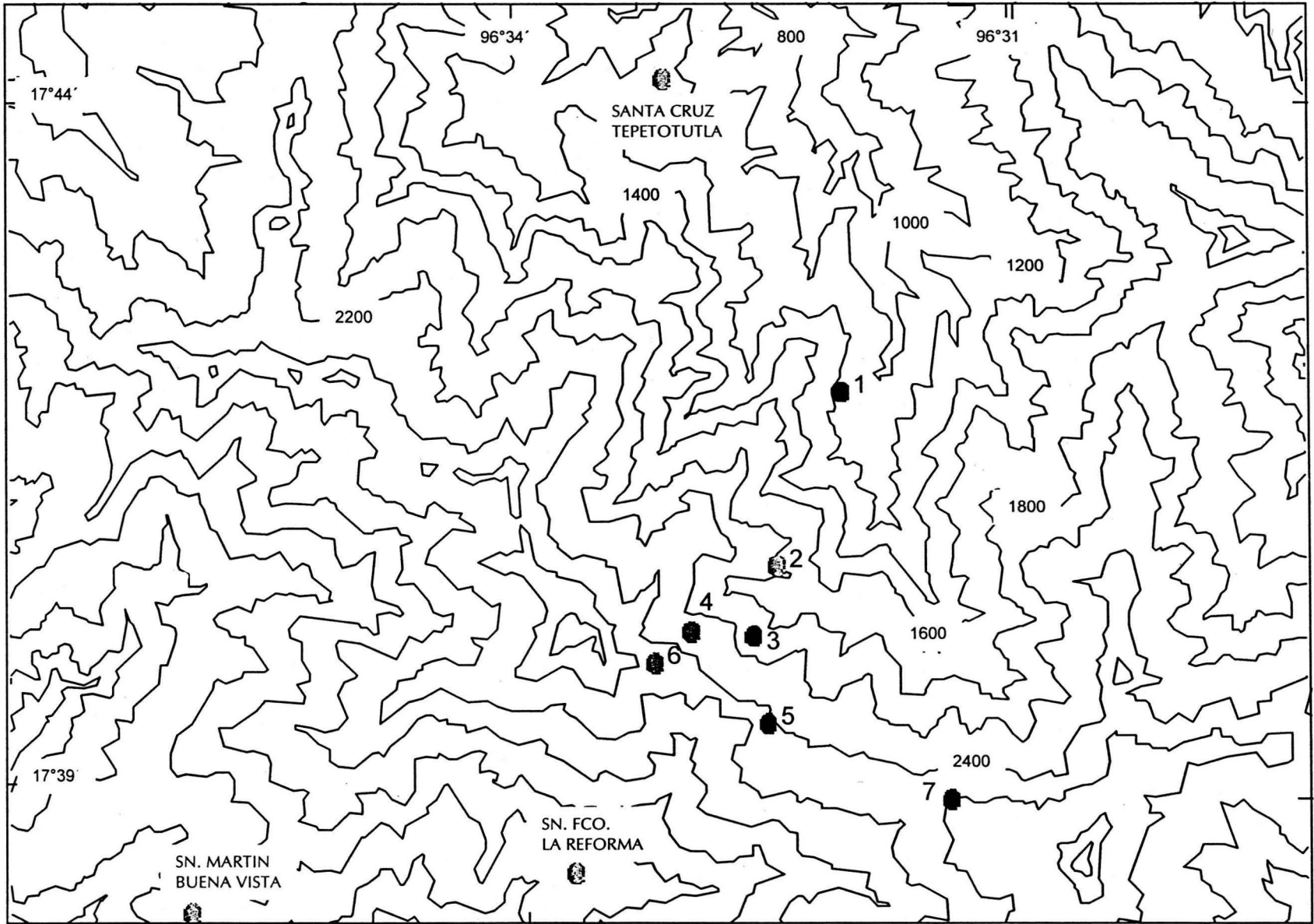
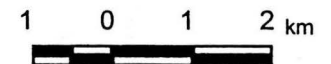


Figura 2. Ubicación de los sitios de estudio dentro de la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla.





los sitios de estudio. La precipitación media anual es de aproximadamente 5800 mm, y la temperatura media anual es de 16.7°. La neblina es un factor muy importante porque mantiene la atmósfera saturada durante gran parte del año, ya que en promedio en esta estación se registraron menos de 50 días despejados al año. El clima correspondiente a estos datos, según la clasificación de Köppen modificada por García (1973) es del tipo C(fm)b(i), es decir, un clima templado de transición con lluvias todo el año, con precipitación del mes más seco del año del orden de 40 mm y oscilación anual de las temperaturas medias mensuales es menor de 5°C.

La vegetación presente en Santa Cruz Tepetotutla comprende diversas comunidades de estructura y composición muy variables, cuya heterogeneidad está relacionada principalmente con el gradiente altitudinal (Meave *et al.*, 1994, 1996; A. Rincón, en prep.). De manera preliminar la vegetación de esta zona ha sido caracterizada por Meave *et al.* (1994), reconociendo entre los 1000-1400 m s.n.m. como tipo de vegetación dominante la selva alta perennifolia de montaña y por encima de 1400 m s.n.m. el bosque mesófilo de montaña. Aunque no existe una estimación reciente del grado de deforestación en los terrenos de la comunidad, se puede calcular que más de la mitad, y quizá cerca de las tres cuartas partes de la zona, están cubiertas por bosque maduro.

## CAPÍTULO 3

### MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1. Selección de los sitios de estudio

Los sitios de estudio fueron los mismos que se utilizaron para la descripción estructural de estos bosques realizada por A. Rincón (en prep.). El primer criterio empleado para la selección de los sitios fue que éstos estuvieran distribuidos de tal manera que representaran la mayor parte del intervalo altitudinal en el que las comunidades vegetales están bien conservadas, es decir, aproximadamente entre los 1,000 y los 2,600 m s.n.m. Originalmente se pensó que los sitios deberían estar localizados en puntos separados por una diferencia constante de altitud; sin embargo, este criterio tuvo que ser modificado por varias razones. En primer lugar, el acceso a algunos sitios era prácticamente imposible, por lo cual fueron descartados. Además, observaciones preliminares de campo indicaron la existencia de importantes diferencias fisonómicas y florísticas, las cuales se consideraron como criterios útiles en la delimitación de las diferentes comunidades. Finalmente, en ocasiones se encontraron pequeñas áreas fuertemente perturbadas por actividades humanas, principalmente asociadas a la construcción de la carretera de terracería que eventualmente llegará al poblado de Santa Cruz Tepetotutla. Éstas áreas fueron evitadas por completo.

En total se seleccionaron siete sitios de muestreo, cuyas altitudes variaron entre 1,200 y 2,560 m. Su ubicación precisa se muestra en la Figura 2, y sus características generales se resumen en la Tabla 1. Un aspecto que destaca de estos sitios es la fuerte inclinación de las pendientes sobre las que se localizan, variando éstas entre 10 y 40°. Cabe aclarar que si bien la mayoría de los sitios (sitios S1 al S5 y S7) se localizan dentro de los terrenos de Santa Cruz Tepetotutla, en la vertiente húmeda de la sierra con exposición N o NW, hubo un sitio (S6)

Tabla 1. Localización de los sitios de estudio en la comunidad de Santa Cruz Tepetotutla (S. C. T.) y descripción de algunas características topográficas.

Sitio	Localización	Altitud (m s.n.m.)	Pendiente (°)	Exposición
S1	5.1 km al SE (154°) de S.C.T. 17°40'49"N, 96°33'10"O	1220	29-32	NW
S2	6.9 km al S (166°) de S.C.T. 17°40'40"N, 96°32'49"O	1830	40	N
S3	8 km al S (170°) de S.C.T. 17°40'08"N, 96°32'49" O	2010	10-30	NW
S4	7.6 km al S (18°) de S.C.T. 17°40'10"N, 96°33'10"O	2260	35	NW
S5	9 km al S (173°) de S.C.T. 17°39'28"N, 96°32'49"O	2430	29-32	NW
S6	7.6 km al S (181°) de S.C.T. 17°39'56"N, 96°33'36"O	2500	33	S
S7	10.5 km al S (162°) de S.C.T. 17°38'54"N, 96°33'38"O	2560	35	N

que se localizó en la vertiente sur, justo del otro lado del parteaguas, en el extremo noroeste de la comunidad de San Francisco la Reforma, perteneciente al Municipio de San Juan Quiotepec. La razón para incluir este sitio adicional fue tener una referencia de comparación, ya que a pesar de compartir la altitud con el sitio S7, las condiciones de humedad tan diferentes podían estar asociadas a características foliares que no correspondieran con los posibles patrones de la vertiente húmeda. La descripción detallada de la estructura de la vegetación y la composición florística de estos sitios se presenta en A. Rincón (en prep.).

### **3.2. Selección de las especies de estudio**

El gran número de especies arbóreas que se encuentran en los sitios de estudio hacía imposible analizar las características foliares de todas ellas, por lo cual fue necesario restringir el trabajo a las especies arbóreas más importantes de cada comunidad. Así, se seleccionaron 10 especies por sitio, de acuerdo a los valores de importancia calculados por A. Rincón (en prep.) para estas comunidades. Dichos cálculos se basaron en la siguiente fórmula:

$$\text{VIR} = \text{AB rel} + \text{DENS rel} + \text{FREC rel}$$

donde: VIR = valor de importancia relativa, AB = área basal total para la especie, DENS = densidad total por especie, FREC = frecuencia (fracción de segmentos de muestreo en los que aparece cada especie), rel = valores relativos (fracciones de la sumatoria total de cada variable para todas las especies).

Con este procedimiento se podría haber obtenido potencialmente una lista de 70 especies. Sin embargo, en varias ocasiones una misma especie apareció entre las más importantes en más de un sitio. Por esta razón, el estudio incluyó un total de 47 especies. En el Apéndice se presenta un listado de éstas, incluyendo la familia, el nombre científico completo y el autor del taxón. Cabe aclarar que para especies que se presentaron en más de un sitio, sus caracteres foliares evaluados en diferentes sitios se analizaron de manera independiente.

### 3.3. Obtención del material foliar

La obtención de hojas en el campo se basó en varios criterios: éstas debían ser hojas maduras (totalmente expandidas), tenían que estar expuestas al sol (en el caso de especies de sotobosque, tenían que ser hojas de la parte más alta de la copa), y no debían presentar daños considerables por herbívoros o patógenos. Un promedio de 50 hojas fueron obtenidas de entre tres y diez árboles por especie por comunidad, utilizando los procedimientos de colecta descritos más adelante. A partir de este conjunto de hojas, y siguiendo los criterios mencionados arriba, para cada especie se seleccionaron 32 hojas, de las cuales se utilizarían 30 para los análisis morfométricos y dos para los anatómicos.

El procedimiento particular para obtener las hojas varió dependiendo de la altura de los árboles de cada especie. En la mayoría de los casos fue posible recolectar las hojas cortando ramas por medio de una garrocha de colecta con mango extensible con una longitud total aproximada de 4 m. En las comunidades donde los árboles son más altos se utilizó una resortera, con la cual se lanzaba una tuerca amarrada a un extremo de hilo de pescar; una vez que éste pasaba por encima de alguna rama, el peso de la tuerca lo hacía descender para amarrarlo a una cuerda de algodón, la cual se jalaba hasta romper un segmento de la rama. En algunos árboles de madera muy dura no funcionó esta técnica, por lo que fue necesario trepar a la copa utilizando equipo especial para ello (espuelas, arnés y cuerdas de montañismo).

Las 30 hojas para los análisis morfométricos fueron colocadas en papel periódico y humedecidas con una solución de alcohol al 50% para ser transportadas al laboratorio. Las hojas seleccionadas para los análisis anatómicos se sometieron al siguiente procedimiento: de cada una se cortó con tijeras un cuadro de 1 cm<sup>2</sup> en la zona central de la lámina, incluyendo la vena media; estos cuadros fueron fijados en FAA (formaldehído 5%, etanol 48%, ácido acético 4%) para ser transportadas al laboratorio.

### 3.4 Determinación de las características morfológicas y morfométricas

El área foliar se determinó por medio de un medidor de área foliar (Delta Image Analysis System, CB-13175) acoplado a una banda móvil (Conveyor Belt Unit, CB-13175). El aparato fue calibrado con una precisión de 0.01 antes de cada sesión de mediciones, usando un cuadro de papel de 2 cm<sup>2</sup>. En el caso de especies con hojas compuestas se midió el área de los folíolos, y estos valores se usaron como equivalentes del área de las hojas simples. La determinación de esta variable fue particularmente problemática en el caso de *Wienmannia pinnata*, debido a que esta especie posee un raquis alado, por lo que al medir solamente los folíolos se subestima grandemente el área; por ello se decidió medir toda la hoja de manera unitaria. Las hojas que presentaban daños por herbivoría fueron reconstruidas cubriendo las zonas dañadas con papel opaco, manteniendo la forma de la hoja sin alterar el tamaño. La medición del área foliar se limitó a la lámina, es decir, el pecíolo de las hojas fue excluido. Los valores individuales para cada hoja fueron promediados por especie, lo cual permitió ubicar a cada especie en una de las categorías de tamaños propuesta por Raunkiaer y modificada por Webb (1958, citado en Givnish 1984).

La siguiente parte del análisis consistió en la ubicación de las hojas de cada especie en categorías de forma, siguiendo los criterios de Hickey (1973). Este autor reconoció cuatro patrones básicos de acuerdo con la posición del ancho máximo en la hoja: (1) hojas elípticas, en las que el ancho máximo está en la parte media de la lámina; (2) hojas ovadas, en las que el ancho máximo está en la parte basal de la hoja; (3) hojas obovadas, que son más anchas en la parte distal de la lámina; y (4) hojas oblongas, en las que el ancho es más o menos homogéneo a lo largo de la lámina, de modo que no hay diferencias grandes entre la parte basal y la parte distal (Fig. 3). Para las hojas también se determinaron las variantes de estos patrones básicos, para lo cual se calculó del Índice de Forma, descrito por Hickey (1973) como el cociente largo:ancho (Tabla 2). Todas las mediciones para este análisis se realizaron

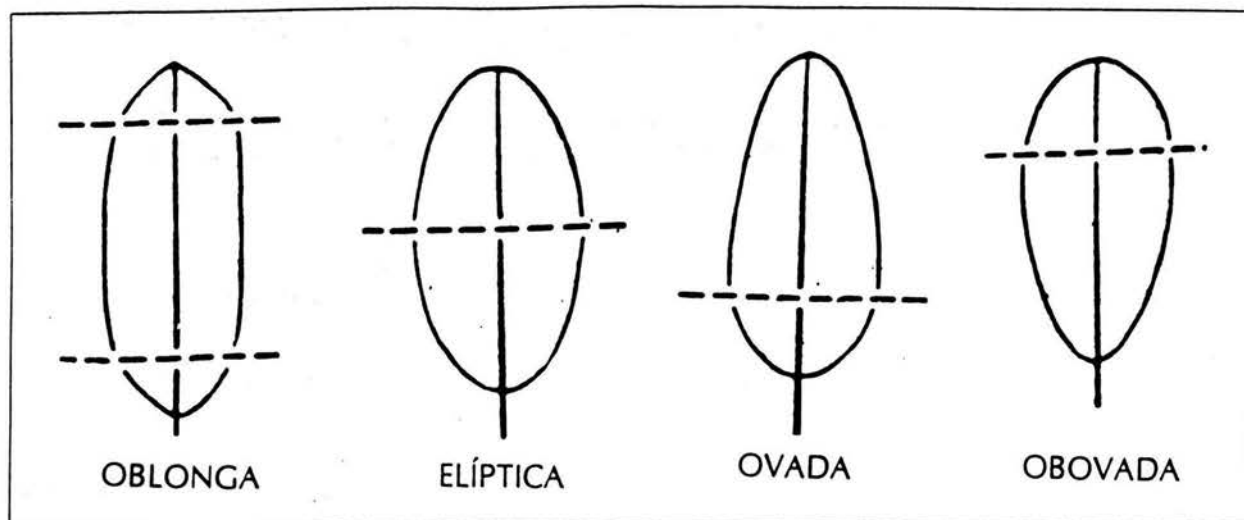


Figura 3. Formas generales de las hojas, tomado de Hickey (1973).

en hojas húmedas. El análisis de la forma se complementó a través de la determinación del tipo de margen (entero vs. no entero) y filotaxia (alterna vs. opuesta), siguiendo también los patrones descritos por el mismo autor. En el caso de que las especies presentaran una filotaxia espiral, ésta fue considerada como alterna.

Después de realizar las mediciones, las hojas fueron secadas en estufa a una temperatura de 75°C hasta alcanzar un peso constante; el período de secado fluctuó entre dos y cinco días. Las hojas secas fueron pesadas en una balanza digital (Sartorius MP8-1, con precisión de 0.0005 g). El peso foliar específico se calculó dividiendo el promedio del peso de las 30 hojas entre el área foliar promedio; el valor resultante se extrapoló para expresar esta variable en gramos de peso seco por metro cuadrado ( $\text{g/m}^2$ ).

La densidad estomática del envés de las hojas se determinó haciendo impresiones con silicón fluido comercial (EXACTODEN). Las impresiones fueron pintadas con barniz de uñas transparente y las películas obtenidas fueron examinadas bajo el microscopio óptico usando el objetivo de 100X. El número de estomas se contó en diez campos por especie y la densidad

Tabla 2. Patrones generales de forma y sus variantes, tomado de Hickey (1973). Las variantes están determinadas a partir de la relación entre el largo y ancho de la lámina foliar (l/a).

Patrón morfológico general	Cociente largo/ancho	Variante
Oblongo	10:1 ó más	lineal
	6:1	lorada
	3:1	estrechamente oblonga
	2:1	oblonga
	1.5:1	ampliamente oblonga
	1.2:1	muy ampliamente oblonga
Elíptico	6:1 ó más	muy estrechamente elíptica
	3:1	estrechamente elíptica
	2:1	elíptica
	1.5 :1	ampliamente elíptica
	1.2:1	suborbiculada
	1:1	orbiculada
	0.75:1 ó menos	oblada
Ovado	3:1 ó más	lanceolada
	2:1	estrechamente ovada
	1.5 :1	ovada
	1.2:1	ampliamente ovada
	1:1 ó menos	muy ampliamente ovada
Obovado	6:1 ó más	estrechamente oblanceolada
	3:1	oblanceolada
	2:1	estrechamente obovada
	1.2 :1	ampliamente obovada
	1:1 ó menos	muy ampliamente obovada



se calculó por milímetro cuadrado. De algunas especies no fue posible determinar la densidad estomática, ya que por diversas razones, entre las que destaca la presencia de tricomas estrellados o tomentosos, no fue posible obtener las impresiones o éstas sistemáticamente tuvieron una mala calidad. Desafortunadamente este problema se suscitó con gran frecuencia, de modo que el número de especies para las que se obtuvo este dato fluctuó entre cuatro en el sitio S2 y nueve en los sitios S5 y S7.

### 3.5. Determinación de la características anatómicas

Las características de la anatomía de las hojas se determinaron en las dos muestras foliares por especie destinadas para tal fin. En todos los casos, estas muestras procedían de dos individuos diferentes. En el sitio S1 sólo se pudieron realizar cortes para ocho especies, debido a que no fue posible preservar de manera adecuada las hojas de *Pinus chiapensis* y de una laurácea no determinada (Lauraceae sp. 16).

Los análisis anatómicos se basaron en la técnica de Johansen (1953) ligeramente modificada. Los cortes cuadrados de las partes centrales de las hojas, que previamente se habían fijado en FAA, fueron lavados en agua corriente durante 2 h, y posteriormente se deshidrataron usando una serie de soluciones de alcohol etílico en las siguientes concentraciones: 50, 70, 80, 96 100 y 100%, dejándolos durante 3 h en cada una. A continuación se sumergieron durante 1 h en xilol y durante 24 h en una solución de xilol-paraplast en una estufa, a 55-60°C. Por último, se colocaron en paraplast líquido durante 72 h, al cabo de las cuales se realizó la inclusión en paraplast. Por medio de un microtomo rotatorio (American Optical, 820) se obtuvieron cortes de 10  $\mu\text{m}$  de espesor, los cuales se tiñeron con safranina y verde rápido, y se montaron con balsamo de Canadá.

En los cortes se realizaron las mediciones de los espesores de la lámina foliar, las epidermis adaxial y abaxial, las cutículas adaxial y abaxial, y los mesófilos en empalizada y esponjoso, con la ayuda de un microscopio óptico (Olimpus modelo CHT) usando los

objetivos de 10X y 40X, calibrados con una reglilla Karl Seizz.

### **3.6. Análisis de datos**

Los atributos foliares evaluados en este estudio pueden clasificarse en dos grupos: los que se midieron como variables categóricas (todas las morfológicas) y los que se midieron como variables numéricas continuas (todas las restantes). La descripción de resultados de variables categóricas se hizo por medio de la frecuencia de cada categoría por sitio, mientras que las variables numéricas se procesaron a través del cálculo de la media y del error estándar como medida de variación. Estos son los resultados que se presentan en las tablas de descripción de resultados.

La primera parte del análisis estadístico consistió en una comparación entre sitios de los promedios de las características morfométricas y anatómicas medidas como variables continuas. Esto se realizó por medio de un análisis de varianza (ANDEVA) para cada variable, utilizando como valor crítico  $\alpha = 0.05$  (Zar, 1984). Los resultados significativos condujeron a la realización de comparaciones pareadas por medio de la prueba de mínimas diferencias significativas (LSD; Zar, 1984).

Una parte importante del análisis de datos consistió en determinar si las distintas variables numéricas presentaban comportamientos iguales o distintos. Esto se llevó a cabo por medio de un análisis de correlación múltiple, usando como coeficiente de correlación el producto-momento de Pearson (Zar, 1984).

Además, se llevó a cabo un análisis de correlación para las características morfométricas y anatómicas con relación al gradiente altitudinal. Estos análisis se realizaron con el fin de definir cuáles caracteres presentaban cambios dependientes de la variación altitudinal, y se repitieron dos veces, la primera considerando a todos los sitios y la segunda excluyendo a S6, que fue el sitio localizado en la vertiente de sotavento.

La fase final del análisis estadístico consistió en la realización de una clasificación

numérica de los sitios de acuerdo al conjunto de características foliares de sus especies dominantes que fueron medidas como variables categóricas y continuas. Se probaron varios procedimientos, usando diversas medidas de similitud y disimilitud entre sitios. Los métodos que produjeron las mejores clasificaciones para los tres grupos de variables fueron el de Ward y el UPGMA (Gauch, 1982). Las medidas de disimilitud utilizadas no fueron las mismas para los tres grupos de caracteres; para el caso de los morfológicos se emplearon las distancias Manhattan, mientras que para los morfométricos y anatómicos las distancias euclidianas produjeron clasificaciones más satisfactorias. Con este procedimiento se pretendía averiguar si era posible distinguir un límite preciso entre las comunidades, de acuerdo a sus características foliares, que pudiera dar indicios de la existencia de límites naturales entre pisos vegetacionales como respuesta al gradiente altitudinal.

Considerando los resultados que se obtuvieron en los análisis de clasificación para las características morfológicas, se realizó una prueba de asociación entre las características morfológicas y las comunidades bajas (S1-S5), y las altas (S5-S7). Ésta se llevó a cabo con la prueba de  $\chi^2$  para tablas de contingencia, utilizando como valor crítico  $\alpha = 0.05$  (Zar, 1984).

Todos estos análisis estadísticos, excepto las pruebas de  $\chi^2$ , fueron realizados con el programa STATISTICA, versión 6.0 para Windows (StatSoft, 1995).

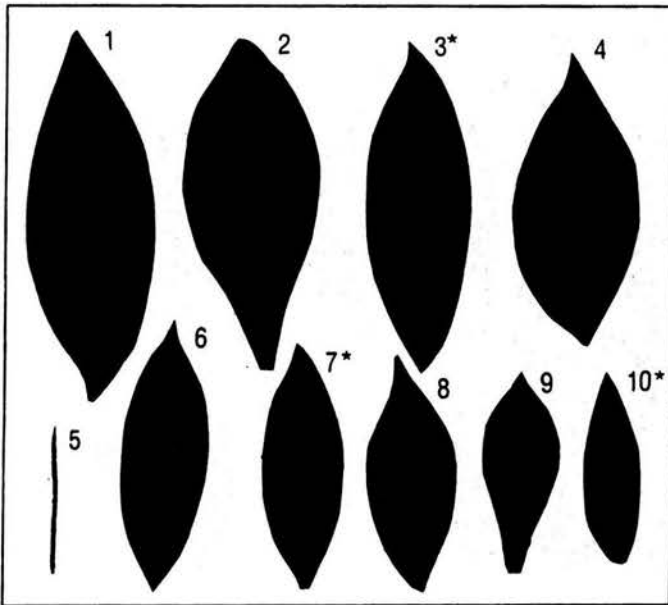
## CAPÍTULO 4

### RESULTADOS

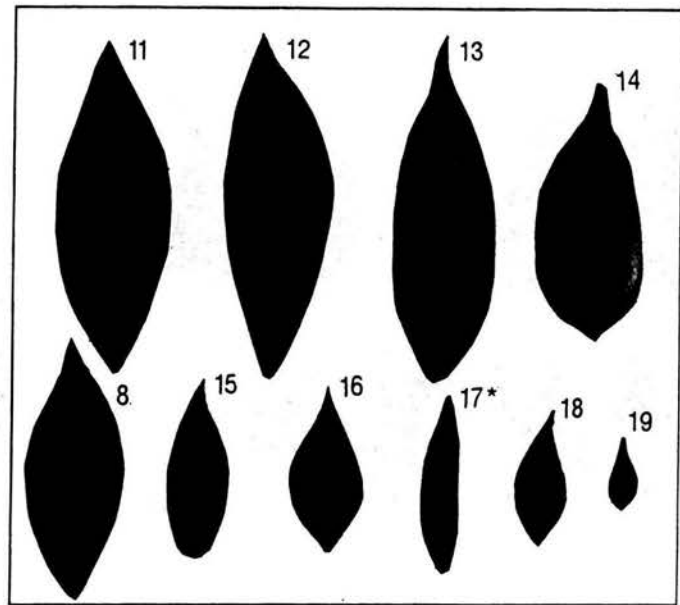
Los resultados globales de la morfología foliar obtenidos para las especies arbóreas más importantes de los siete sitios de estudio muestran una gran homogeneidad. La Figura 4 muestra las siluetas típicas de las diez especies más importantes en cada sitio, y permite apreciar visualmente esta homogeneidad morfológica.

La morfología foliar más común en estos bosques correspondió a un patrón conformado por hojas simples de bordes enteros, con formas predominantemente elípticas y con disposición alterna en las ramas. En particular, un aspecto morfológico que llama la atención es el ápice foliar, ya que una alta proporción de las hojas de estas especies tuvieron ápices muy acuminados que pueden funcionar como puntas de goteo. Asimismo, la mayor parte de las especies presentaron hojas con tamaños pequeños (micrófilos y notófilos). Estas categorías de tamaño estuvieron asociadas con un espesor grande de la lámina foliar, el cual fue resultado, a su vez, de los espesores relativamente grandes de los tejidos internos de las hojas, en particular del mesófilo.

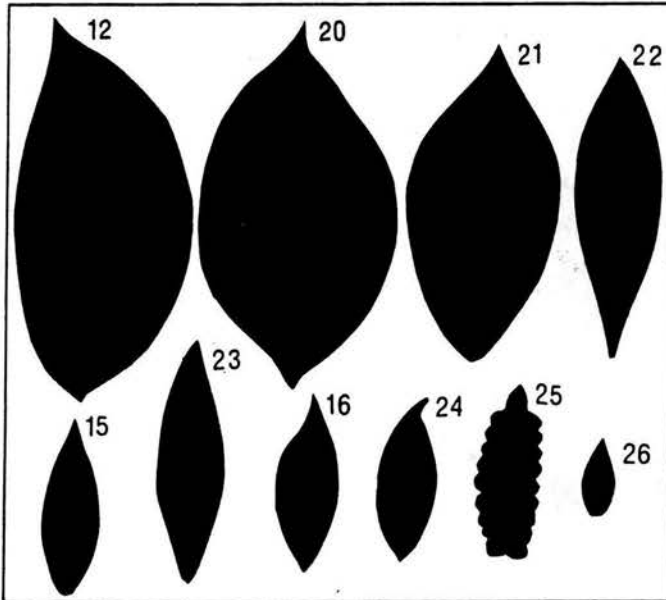
A continuación se describen detalladamente los patrones foliares encontrados en los siete sitios de estudio a lo largo del gradiente altitudinal. Esta descripción se realizó desglosando los atributos foliares en tres grupos de caracteres: morfológicos, morfométricos y anatómicos.



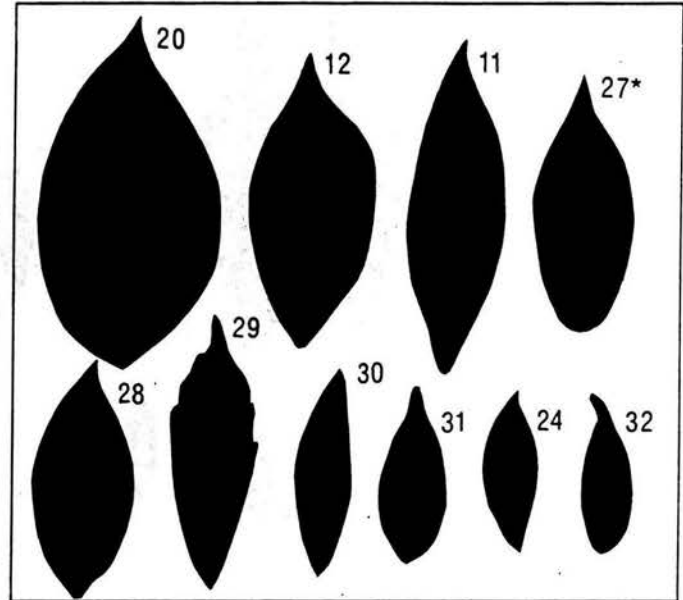
S1



S2

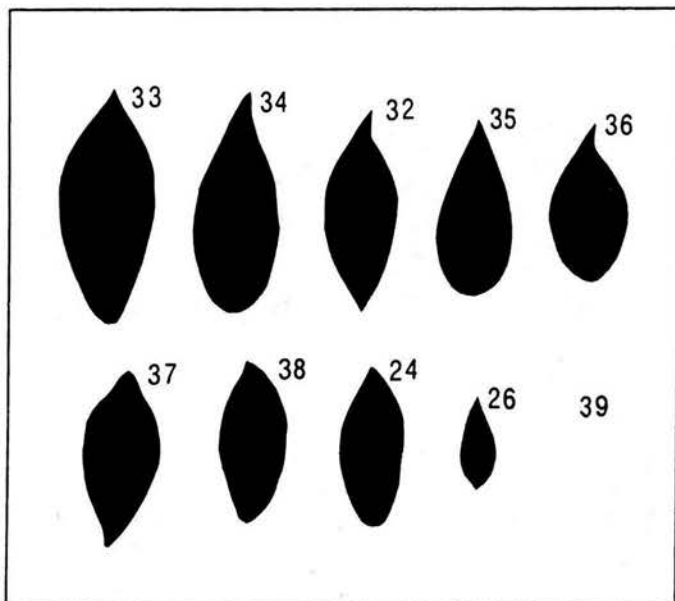


S3

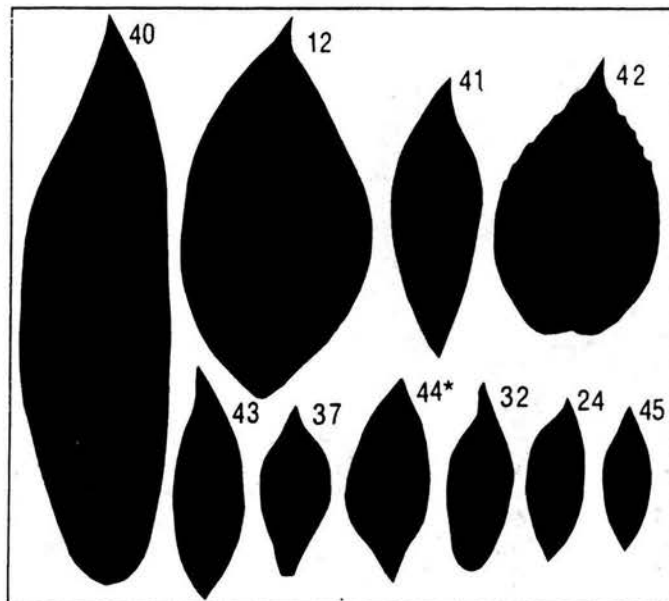


S4

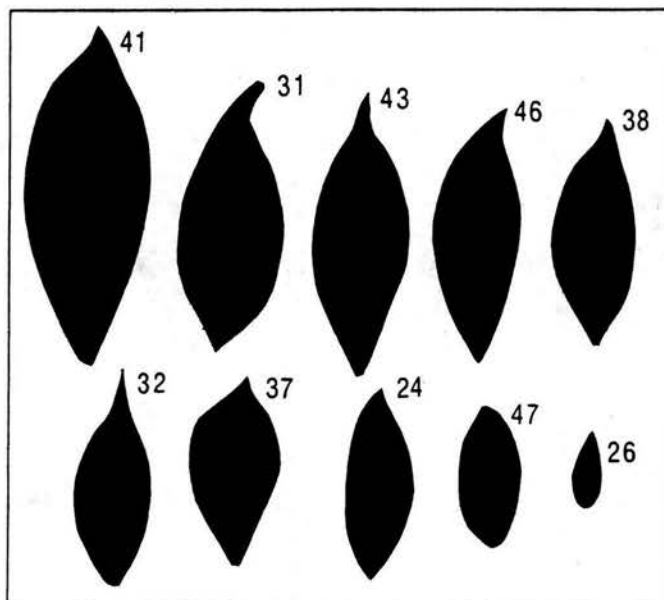
Figura 4. Espectro de formas de las hojas de los árboles más abundantes en siete comunidades de bosque húmedo de montaña en Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. 1 Lauraceae sp. 16, 2 Solanaceae no det., 3 *Rheedia edulis*, 4 *Miconia trinervia*, 5 *Pinus chiapensis*, 6 *Guatteria galeottiana*, 7 *Swartzia* sp., 8 *Ticodendron incognitum*, 9 *Clethra integerrima*, 10 *Matayba oppositifolia*, 11 *Persea* sp., 12 *Ocotea* sp., 13 Lauraceae sp. 2, 14 *Mollinedia viridiflora*, 15 *Miconia glaberrima*, 16 *Zinowiewia* sp., 17 *Oreomunnea mexicana*, 18 *Rondeletia acuminata*, 19 *Calyptanthes schiedeana*, 20 *Beilschmiedia ovalis*, 21 *Clethra conzattiana*, 22 *Myrsine juergensenii*, 23 *Quercus* sp., 24 *Cleyera integrifolia*, 25 *Weinmannia pinnata*, 26 *Vaccinium consanguineum*, 27 *Billia hippocastanum*, 28 *Ocotea helicterifolia*, 29 *Meliosma* aff. *dentata*,



S5



S6



S7

Figura 4. Continuación. 30 *Drimys granadensis*, 31 *Cinnamomun* sp., 32 *Symplocos* sp., 33 *Clethra galeottiana*, 34 *Prunus brachybotria*, 35 *Gaultheria odorata*, 36 *Viburnum hartwegii*, 37 *Ternstroemia hemsleyi*, 38 *Weinmannia tuerckheimii*, 39 *Taxus globosa*, 40 *Senecio uspantanensis*, 41 *Clethra* sp., 42 *Styrax glabrescens*, 43 *Quercus eugeniifolia*, 44 *Turpinia* sp., 45 *Cornus disciflora*, 46 *Dendropanax* sp., 47 *Quercus* aff. *oleoides*. \* = folíolo.

#### 4.1. Patrones morfológicos

La Tabla 3 muestra los resultados morfológicos desglosados por especie para todos los sitios, y las frecuencias de los caracteres morfológicos por sitio se presentan en la Tabla 4. Para calcular la frecuencia de un carácter (F) se contó el número de veces que las especies lo presentaban en los distintos sitios, repitiendo el conteo si las especies aparecieron en más de un sitio. Los cambios a lo largo del gradiente altitudinal para estos caracteres no fueron muy grandes; sin embargo, para las formas y los bordes, así como para la filotaxia, fue posible distinguir tendencias de cambio dependientes de los incrementos de altitud. Las especies que aparecieron en más de un sitio no mostraron diferencias en sus patrones morfológicos entre sitios.

La forma elíptica fue la más común en las hojas de las especies de estudio. Esta forma estuvo presente en todos los sitios (Tabla 3), siendo la más común en casi todos ellos, excepto en S5 (Tabla 4). La forma elíptica estuvo representada por tres variantes: la variante elíptica tuvo una frecuencia de 37.1%, y solamente estuvo ausente en S5; a la estrechamente elíptica, presente en todos los sitios, le correspondió una frecuencia de 25.7%, mientras que las hojas ampliamente elípticas aparecieron exclusivamente en dos ocasiones (F = 2.9%), en S6 y S7, para *Persea* sp. y *Quercus* aff. *oleoides*.

La siguiente forma importante fue la obovada. Aunque sólo ocho especies presentaron este tipo de hojas, en todos los sitios se encontró al menos una especie con esta forma (Tabla 4), la cual tuvo dos variantes: la estrechamente obovada y la oblanceolada. Las hojas estrechamente obovadas, representadas por siete especies, estuvieron presentes en seis sitios (siendo S4 la excepción). Esta variante tuvo una frecuencia de 15.7%. En contraste, sólo una especie (*Meliosma* aff. *dentata*), presente en S4, tuvo hojas oblanceoladas, lo que correspondió a una frecuencia de 1.4%.

Las hojas de siete especies, presentes en cuatro sitios, tuvieron una forma ovada. La

Tabla 3. Patrones morfológicos foliares de los árboles más abundantes de siete comunidades de bosque húmedo de montaña en Santa Cruz Tepetotutla, Sierra Norte de Oaxaca, México. NE= no entero, E= entero, S= simple, C= compuesta, AL= alternata, OP= opuesta.

Especie	Forma general	Variante de la forma	Borde	Configuración de la lámina	Filotaxia
<b>Sitio 1 (1220 m)</b>					
<i>Clethra integerrima</i>	Obovada	estrechamente obovada	NE	S	AL
<i>Miconia trinervia</i>	Elíptica	elíptica	E	S	OP
<i>Matayba oppositifolia</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	C	AL
Solanaceae no det.	Elíptica	elíptica	NE	S	AL
<i>Swartzia</i> sp.	Elíptica	elíptica	E	C	AL
<i>Rheedia edulis</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	C	OP
<i>Guatteria galeottiana</i>	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<i>Ticodendron incognitum</i>	Obovada	estrechamente obovada	NE	S	AL
Lauraceae sp. 16	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<i>Pinus chiapensis</i>	Oblonga	lineal	E	S	AL
<b>Sitio 2 (1830 m)</b>					
<i>Oreomunnea mexicana</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	C	OP
<i>Ocotea</i> sp.	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<i>Persea</i> sp.	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<i>Zinowiewia</i> sp.	Elíptica	elíptica	E	S	OP
<i>Ticodendron incognitum</i>	Obovada	estrechamente obovada	NE	S	AL
<i>Calypttranthes schiedeana</i>	Elíptica	elíptica	E	S	OP
<i>Rondeletia acuminata</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	OP
<i>Mollinedia viridiflora</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	NE	S	OP
<i>Miconia glaberrima</i>	Elíptica	elíptica	E	S	OP
Lauraceae sp.2	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<b>Sitio 3 (2010 m)</b>					
<i>Zinowiewia</i> sp.	Elíptica	elíptica	E	S	OP
<i>Clethra konzattiana</i>	Obovada	estrechamente obovada	NE	S	AL
<i>Myrsine juergensenii</i>	Obovada	estrechamente obovada	E	S	AL
<i>Vaccinium consaguineum</i>	Ovada	estrechamente ovada	NE	S	AL
<i>Weinmannia pinnata</i>	Elíptica	elíptica	NE	C	OP
<i>Quercus</i> sp.	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	AL
<i>Cleyera integrifolia</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	AL
<i>Miconia glaberrima</i>	Elíptica	elíptica	E	S	OP
<i>Beilschmiedia ovalis</i>	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<i>Persea</i> sp.	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<b>Sitio 4 (2260 m)</b>					
<i>Beilschmiedia ovalis</i>	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<i>Ocotea</i> sp.	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<i>Clethra konzattiana</i>	Elíptica	elíptica	NE	S	AL
<i>Cleyera integrifolia</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	AL
<i>Ocotea helicterifolia</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	AL
<i>Symplocos</i> sp.	Elíptica	estrechamente elíptica	NE	S	AL
<i>Drimys granadensis</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	AL
<i>Cinnamomum</i> sp.	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<i>Billia hippocastanum</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	C	AL
<i>Meliosma</i> aff. <i>dentata</i>	Obovada	oblanceolada	E	S	AL



Tabla 3. Continuación

Especie	Patrón	Variante de la forma	Borde	Configuración de la lámina	Filotaxia
<b>Sitio 5 (2430 m)</b>					
<i>Weinmannia tuerckheimii</i>	Ovada	estrechamente ovada	NE	S	AL
<i>Vaccinium consanguineum</i>	Ovada	estrechamente ovada	NE	S	AL
<i>Viburnum hartwegii</i>	Ovada	estrechamente ovada	E	S	AL
<i>Symplocos</i> sp.	Elíptica	estrechamente elíptica	NE	S	AL
<i>Ternstroemia hemsleyi</i>	Obovada	estrechamente obovada	E	S	AL
<i>Gaultheria odorata</i>	Ovada	estrechamente ovada	E	S	AL
<i>Clethra galeottiana</i>	Obovada	estrechamente obovada	NE	S	AL
<i>Taxus globosa</i>	Oblonga	linear	E	S	AL
<i>Cleyera integrifolia</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	AL
<i>Prunus brachybotria</i>	Ovada	estrechamente ovada	E	S	AL
<b>Sitio 6 (2500 m)</b>					
<i>Quercus eugeniifolia</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	AL
<i>Cornus disciflora</i>	Elíptica	elíptica	NE	S	OP
<i>Styrax glabrescens</i>	Ovada	ovada	NE	S	AL
<i>Senecio uspantanensis</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	AL
<i>Cleyera integrifolia</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	AL
<i>Symplocos</i> sp.	Elíptica	elíptica	NE	S	AL
<i>Ternstroemia hemsleyi</i>	Elíptica	estrechamente obovada	E	S	AL
<i>Persea</i> sp.	Obovada	ampliamente elíptica	E	S	AL
<i>Turpinia</i> sp.	Ovada	estrechamente ovada	NE	C	OP
<i>Clethra</i> sp.	Obovada	estrechamente obovada	NE	S	AL
<b>Sitio 7 (2560 m)</b>					
<i>Quercus eugeniifolia</i>	Elíptica	estrechamente elíptica	E	S	AL
<i>Clethra galeottiana</i>	Obovada	estrechamente obovada	NE	S	AL
<i>Ternstroemia hemsleyi</i>	Obovada	estrechamente obovada	E	S	AL
<i>Cleyera integrifolia</i>	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<i>Weinmannia tuerckheimii</i>	Ovada	estrechamente ovada	NE	S	AL
<i>Vaccinium consanguineum</i>	Ovada	estrechamente ovada	NE	S	AL
<i>Symplocos</i> sp.	Elíptica	elíptica	NE	S	AL
<i>Quercus</i> aff. <i>oleoides</i>	Elíptica	ampliamente elíptica	E	S	AL
<i>Cinnamomum</i> sp.	Elíptica	elíptica	E	S	AL
<i>Dendropanax</i> sp.	Elíptica	elíptica	NE	S	AL

Tabla 4. Frecuencias absolutas de los tipos de características morfológicas de las hojas de los árboles más abundantes en siete comunidades de bosque húmedo de montaña en Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México.

Características	Tipo	Número de especies por sitio						
		S1 (1220 m)	S2 (1830 m)	S3 (2010 m)	S4 (2260 m)	S5 (2450 m)	S6 (2500 m)	S7 (2560 m)
Forma	Elíptica	7	9	7	9	2	6	7
	Obovada	2	1	2	1	2	2	1
	Ovada	0	0	1	0	5	2	2
	Oblonga	1	0	0	0	1	0	0
Borde	Entero	7	8	7	8	6	5	6
	No entero	3	2	3	2	4	5	4
Configuración de la lámina	Simple	7	9	9	9	10	9	10
	Compuesta	3	1	1	1	0	1	0
Filotaxia	Alterna	8	4	7	10	10	8	10
	Opuesta	2	6	3	0	0	2	0

frecuencia de este tipo de hojas aumentó hacia los sitios de mayor altitud (S5 - S7), aunque esta forma sólo fue dominante en S5 (Tabla 4). Fueron dos las variantes de la forma ovada: la estrechamente ovada y la ovada. La primera estuvo representada por seis especies (F = 12.9%), y apareció en los sitios S3, S5 y S7; la segunda sólo estuvo representada por *Styrax glabrescens* en S6 (F = 1.4%).

La forma oblonga sólo estuvo representada por las dos especies de coníferas incluidas en el estudio, *Pinus chiapensis* y *Taxus globosa*, las cuales aparecieron en S1 y S5, respectivamente (Tablas 3 y 4). Estas hojas fueron clasificadas en la variante lineal.

Por otra parte, el tipo de borde entero fue dominante en casi todos los sitios. Las hojas del 70.2% de las especies presentaron este tipo de borde (Tabla 3). Los cuatro sitios de menor altitud mostraron gran semejanza respecto a este carácter morfológico, ya que en todos ellos más de siete a ocho especies presentaron bordes enteros, mientras que en S5, S6 y S7 el número de especies con este tipo de borde varió entre cinco y seis (Tabla 4).

Respecto a la configuración de la lámina foliar (*i.e.* hojas simples vs. hojas compuestas), en general, no se encontró ninguna tendencia clara de cambio correlacionada con el gradiente altitudinal. En todos los sitios fueron más frecuentes las especies con hojas simples. El 85.1% de las especies estudiadas pertenecieron a esta categoría (Tabla 3). El resto de las especies (14.9%) tuvieron hojas opuestas. Con excepción de S1, donde las hojas compuestas estuvieron representadas por tres especies (*Matayba oppositifolia*, *Swartzia sp.* y *Rheedia edulis*), en la mayoría de los sitios nueve o diez especies presentaron hojas simples.

Finalmente, en relación con los patrones de filotaxia, se encontró que el 74.5 % de las especies presentó hojas con disposición alterna, mientras que sólo el 25.5% tuvo hojas opuestas (Tabla 3). Aunque en seis sitios el arreglo alterno fue dominante, y sólo en S2 predominaron las especies con hojas opuestas (Tabla 4), en los sitios de mayor altitud (S5 - S7) la filotaxia alterna fue más frecuente que en los sitios más bajos (S1 - S3).

## 4.2. Patrones morfométricos

La Tabla 5 muestra los resultados correspondientes a las características morfométricas para cada una de las especies por sitio; los valores promedio de estas características por sitio se resumen en la Tabla 6. A diferencia de lo observado entre los resultados morfológicos, en el caso de las variables morfométricas las especies que se presentaron en más de un sitio sí mostraron algunas diferencias entre sitios en sus valores promedio. En el caso particular del área foliar, solamente para *Cleyera integrifolia* estas diferencias fueron suficientemente grandes como para determinar que las hojas tuvieran que ser ubicadas en distintas categorías de tamaño; las hojas de esta especie se asignaron a la categoría micrófila en S3 y S6 (15.8 y 19.7 cm<sup>2</sup>, respectivamente), y a la categoría notófila en S5 y S7 (20.9 y 24.3 cm<sup>2</sup>, respectivamente).

El área foliar promedio estuvo correlacionada negativamente con la altitud. Al considerar a todos los sitios en el análisis, esta correlación no fue significativa, pero sí lo fue al excluir a S6 ( $r = -0.34$ ; g.l. = 67;  $p < 0.05$ ; Fig. 5a, Tabla 7). Los análisis de varianza mostraron diferencias significativas entre los sitios ( $p = 0.48$ ; Tabla 8). En S5 se encontró el tamaño promedio más pequeño (17.8 cm<sup>2</sup>), correspondiente a la clase micrófila. En los sitios S2, S3 y S7 se obtuvieron valores promedio correspondientes a la categoría notófila (37.7, 39.0 y 21.1 cm<sup>2</sup>, respectivamente), mientras que los tamaños promedios de las hojas en S1, S4 y S6 correspondieron al tamaño mesófilo (53.2, 45.37 y 61.44 cm<sup>2</sup>, respectivamente). Esta variable presentó una notable variación interespecífica en cinco de los sitios (S1, S2, S3, S4 y S6), patrón que contrasta fuertemente con la poca variabilidad detectada en S5 y S7. Además, en estos dos últimos sitios se obtuvieron tamaños significativamente más pequeños que en los restantes (ver Tabla 6).

La Figura 6 muestra el cambio en las frecuencias de las clases de tamaño a lo largo del gradiente altitudinal. Las hojas notófilas y mesófilas fueron más frecuentes en los sitios de menor altitud (S1 - S4), aunque el tamaño mesófilo también estuvo bien representado

Tabla 5. Resultados de los análisis morfométricos de las hojas de los árboles más abundantes en siete comunidades del bosque húmedo de montaña en Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Los datos numéricos son promedios de 30 hojas colectadas en al menos tres individuos, excepto para la densidad estomática, en la cual sólo se utilizaron dos hojas provenientes de diferentes individuos.

Especie	Area (cm <sup>2</sup> )	Clase de tamaño	Peso específico (g/m <sup>2</sup> )	Cociente Largo/Ancho	Densidad estomática (no. de estomas /mm <sup>2</sup> )
<b>Sitio 1 (1220 m)</b>					
<i>Clethra integerrima</i>	41.12	notófila	138.35	2.55	n.d.
<i>Miconia trinervia</i>	107.33	mesófila	70.65	2.63	n.d.
<i>Matayba oppositifolia</i>	20.89	notófila	126.63	3.15	n.d.
<i>Solanaceae</i> no det.	93.05	mesófila	82.34	2.57	n.d.
<i>Swartzia</i> sp.	40.72	notófila	87.25	2.65	341
<i>Rheedia edulis</i>	60.23	mesófila	100.62	3.92	611
<i>Guatteria galeottiana</i>	40.21	notófila	91.58	3.13	191
<i>Ticodendron incognitum</i>	22.04	notófila	113.87	2.34	223
Lauraceae sp 16	52.8	mesófila	129.70	2.91	120
<i>Pinus chiapensis</i>	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	n.d.
<b>Sitio 2 (1830 m)</b>					
<i>Oreomunnea mexicana</i>	10.94	micrófila	121.73	4.97	n.d.
<i>Ocotea</i> sp.	60.62	notófila	118.88	3.45	102
<i>Persea</i> sp.	107.19	mesófila	79.51	2.37	n.d.
<i>Zinowiewia</i> sp.	15.44	micrófila	94.02	2.43	395
<i>Ticodendron incognitum</i>	22.64	notófila	113.87	2.32	115
<i>Calyptranthes schiedeana</i>	3.57	micrófila	100.6	2.89	n.d.
<i>Rondeletia acuminata</i>	18.24	micrófila	36.36	3.68	n.d.
<i>Mollinedia viridiflora</i>	44.06	notófila	55.15	2.96	n.d.
<i>Miconia glaberrima</i>	23.55	notófila	78.95	2.88	377
Lauraceae sp.2	70.31	mesófila	92.37	2.98	n.d.
<b>Sitio 3 (2010 m)</b>					
<i>Zinowiewia</i> sp.	15.08	micrófila	88.55	2.64	404
<i>Clethra conzattiana</i>	94.89	mesófila	91.22	2.29	n.d.
<i>Myrsine juergensenii</i>	32.99	notófila	122.58	3.14	213
<i>Vaccinium consaguineum</i>	3.52	micrófila	112.58	2.49	455
<i>Weinmannia pinnata</i>	11.51	micrófila	90.58	1.86	653
<i>Quercus</i> sp.	19.47	micrófila	170.5	4.11	379
<i>Cleyera integrifolia</i>	15.77	micrófila	124.66	2.80	239
<i>Miconia glaberrima</i>	16.57	micrófila	94.11	3.18	376
<i>Beilschmiedia ovalis</i>	73.8	mesófila	134.24	2.10	n.d.
<i>Persea</i> sp.	106.25	mesófila	106.91	1.90	n.d.

Tabla 5. Continuación.

Especie	Area (cm <sup>2</sup> )	Clase de tamaño	Peso específico (g/m <sup>2</sup> )	Cociente Largo/Ancho	Densidad estomática (no. de estomas /mm <sup>2</sup> )
<b>Sitio 4 (2260 m)</b>					
<i>Beilschmiedia ovalis</i>	97.40	mesófila	101.70	2.21	n.d.
<i>Ocotea</i> sp.	69.29	mesófila	105.54	3.10	172
<i>Clethra conzattiana</i>	67.42	mesófila	123.60	2.49	n.d.
<i>Cleyera integrifolia</i>	18.70	micrófila	103.87	3.05	236
<i>Ocotea helicterifolia</i>	54.69	mesófila	88.87	2.38	n.d.
<i>Symplocos</i> sp.	21.80	notófila	71.55	3.01	299
<i>Drimys granadensis</i>	20.45	notófila	107.77	3.22	n.d.
<i>Cinnamomum</i> sp.	19.13	micrófila	136.58	2.51	392
<i>Billia hippocastanum</i>	46.16	mesófila	88.54	3.28	299
<i>Meliosma</i> aff. <i>dentata</i>	38.63	notófila	97.67	3.71	223
<b>Sitio 5 (2430 m)</b>					
<i>Weinmannia tuerckheimii</i>	10.7	micrófila	124.22	2.56	532
<i>Vaccinium consanguineum</i>	5.03	micrófila	89.97	2.69	261
<i>Viburnum hartwegii</i>	22.36	notófila	75.10	2.26	350
<i>Symplocos</i> sp.	14.67	micrófila	75.80	2.71	462
<i>Ternstroemia hemsleyi</i>	19.27	micrófila	169.96	2.45	207
<i>Gaultheria odorata</i>	16.70	micrófila	185.86	2.55	497
<i>Clethra galeottiana</i>	41.60	notófila	105.52	2.94	n.d.
<i>Taxus globosa</i>	0.56	nanófila	76.33	13.05	226
<i>Cleyera integrifolia</i>	20.90	notófila	107.97	2.75	n.d.
<i>Prunus brachybotria</i> .	26.45	notófila	121.36	2.98	529
<b>Sitio 6 (2500 m)</b>					
<i>Quercus eugeniifolia</i>	22.65	notófila	139.35	3.35	490
<i>Cornus disciflora</i>	18.51	micrófila	88.56	2.14	n.d.
<i>Styrax glabrescens</i>	89.98	mesófila	40.49	1.96	n.d.
<i>Senecio uspantanensis</i>	169.05	macrófila	76.90	3.29	223
<i>Cleyera integrifolia</i>	19.69	micrófila	121.34	2.76	277
<i>Symplocos</i> sp.	17	micrófila	87.84	2.78	325
<i>Ternstroemia hemsleyi</i>	20.10	micrófila	174.45	2.24	226
<i>Persea</i> sp.	139.40	mesófila	104.89	1.96	n.d.
<i>Turpinia</i> sp.	57.73	mesófila	68.49	2.28	484
<i>Clethra</i> sp.	66.33	mesófila	121.61	2.57	n.d.
<b>Sitio 7 (2560 m)</b>					
<i>Quercus eugeniifolia</i>	19.97	micrófila	126.84	3.05	n.d.
<i>Clethra galeottiana</i>	49.10	mesófila	139.68	1.97	n.d.
<i>Ternstroemia hemsleyi</i> .	18.23	micrófila	157.15	2.26	213
<i>Cleyera integrifolia</i>	24.25	notófila	117.66	2.69	271
<i>Weinmannia tuerckheimii</i>	13.16	micrófila	117.98	2.60	395
<i>Vaccinium consanguineum</i>	2.20	micrófila	193.30	2.77	280
<i>Symplocos</i> sp.	18.91	micrófila	87.22	2.99	188
<i>Quercus</i> aff. <i>oleoides</i>	9.38	micrófila	146.02	1.97	471
<i>Cinnamomum</i> sp.	28.60	notófila	92.76	2.63	374
<i>Dendropanax</i> sp.	27.63	notófila	63.20	3.44	372

Tabla 6. Síntesis de las características morfológicas foliares promedio de los árboles más abundantes en siete comunidades de bosque húmedo de montaña en Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Los valores son los promedios de 10 datos, correspondientes a las especies por sitio (ocho para S1) y los números dentro de los paréntesis representan la desviación estándar. Los supraíndices diferentes señalan diferencias significativas entre sitios ( $p < 0.05$ ).

Sitio	Area promedio (cm <sup>2</sup> )	Clase de tamaño promedio	Peso específico promedio (g/m <sup>2</sup> )	Densidad estomática promedio (estomas/mm <sup>2</sup> )	Cociente Largo/ancho promedio
S1	53.20 <sup>a</sup> (31.74)	mesófila	101.41 <sup>a</sup> (23.18)	184 <sup>a</sup> (212.24)	2.87 <sup>a</sup> (0.51)
S2	37.65 <sup>a</sup> (32.72)	notófila	89.10 <sup>a</sup> (27.61)	94 <sup>a</sup> (150.27)	3.09 <sup>a</sup> (0.79)
S3	38.98 <sup>a</sup> (37.86)	notófila	113.59 <sup>a</sup> (25.71)	271 <sup>a</sup> (222.27)	2.65 <sup>a</sup> (0.69)
S4	45.37 <sup>a</sup> (26.82)	mesófila	102.54 <sup>a</sup> (18.30)	162 <sup>a</sup> (150.77)	2.89 <sup>a</sup> (0.47)
S5	17.82 <sup>b</sup> (11.52)	micrófila	113.21 <sup>a</sup> (38.76)	333 <sup>a</sup> (172.81)	3.69 <sup>a</sup> (3.29)
S6	61.44 <sup>a</sup> (55.14)	mesófila	102.39 <sup>a</sup> (38.48)	202 <sup>a</sup> (196.49)	2.53 <sup>a</sup> (0.50)
S7	21.13 <sup>b</sup> (12.74)	notófila	124.18 <sup>a</sup> (37.62)	304 <sup>a</sup> (146.29)	2.64 <sup>a</sup> (0.47)

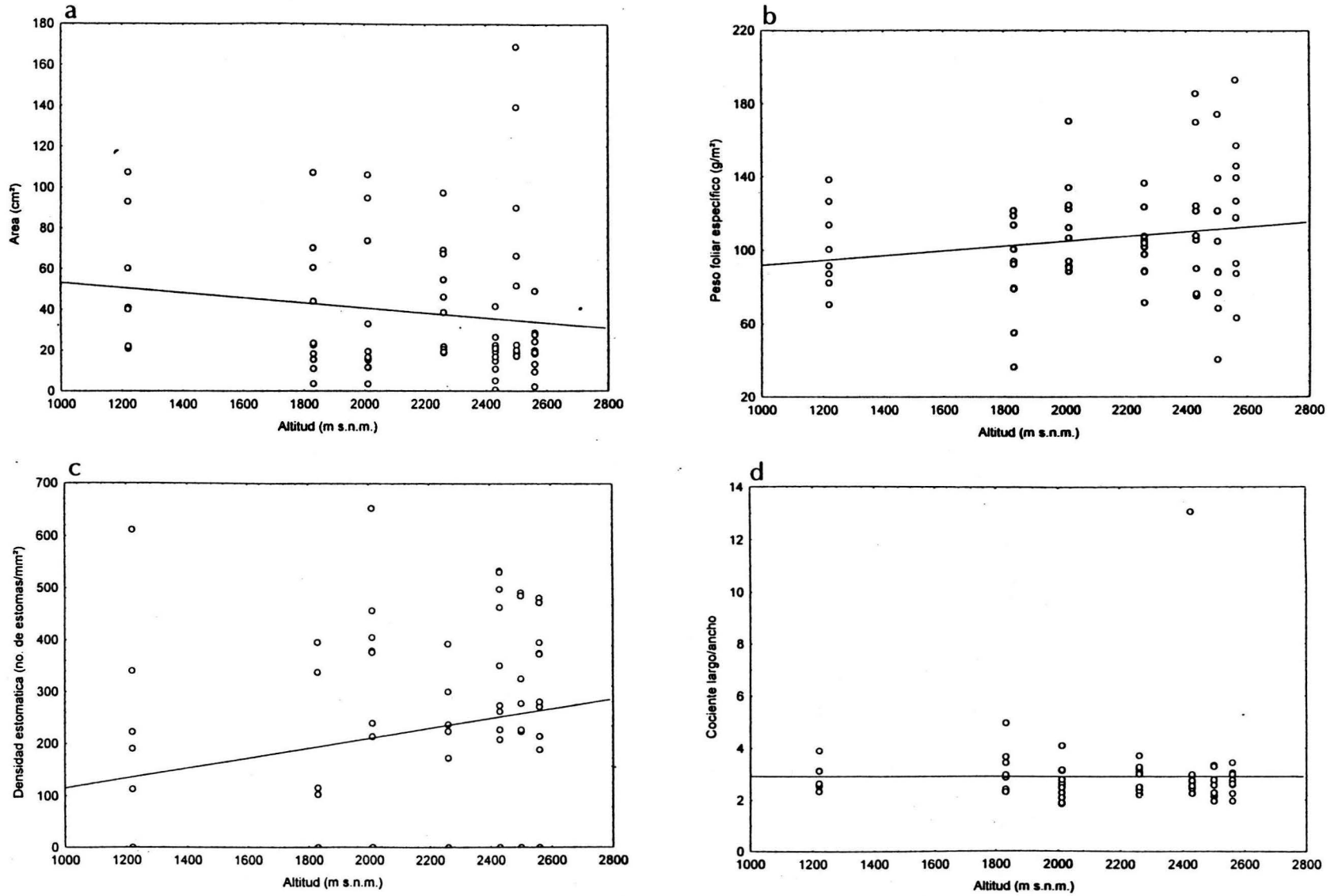


Figura 5. Gráficas de correlación para las características morfométricas y la altitud. El área foliar (a) y la densidad estomática (c) mostraron correlaciones significativas ( $r = -0.34$ ; g.l. = 67;  $p < 0.01$  y  $r = 0.26$ ; g.l. = 67;  $p < 0.05$ ; respectivamente), cuando se excluyó a S6 del análisis.



Tabla 7. Resultados de los análisis de correlación entre las características foliares (morfométricas y anatómicas) y la altitud de los sitios ( $p < 0.05$ ). A = área foliar, PE = peso específico, EL = espesor de la lámina foliar, PP espesor del parénquima en empalizada, PEs = espesor del parénquima esponjoso, EAd = espesor de la epidermis adaxial, Eab = espesor de la epidermis abaxial, CAd = espesor de la cutícula adaxial, Cab = espesor de la cutícula abaxial.

Características foliares	Todos los sitios		Excluyendo a S6	
	r	p	r	p
<b>Morfométricas</b>				
A	-0.01509	n.s	-0.3443	<0.01
PE	0.1748	n.s	0.2342	n.s.
DE	0.2109	n.s	0.2629	<0.05
L/A	-0.0042	n.s.	-0.0408	n.s.
<b>Anatómicas</b>				
EL	0.4126	<0.001	0.4358	<0.001
PP	0.5053	<0.0001	0.5883	<0.00001
PEs	0.2610	<0.05	0.2623	<0.05
EAd	0.0687	n.s.	0.0140	n.s.
EAb	0.0469	n.s.	0.0033	n.s.
CAd	0.1441	n.s.	0.1812	n.s.
CAb	0.0845	n.s.	0.0964	n.s.

Tabla 8. Resultados de los análisis de varianza (ANDEVA) de las características morfométricas y anatómicas. A= área foliar, PE= peso específico, EL= espesor de la lámina foliar, PP espesor del parénquima en empalizada, PEs= espesor del parénquima esponjoso, EAd= espesor de la epidermis adaxial, Eab= espesor de la epíderemis abaxial, CAd= espesor de la cutícula adaxial, Cab= espesor de la cutícula abaxial.

Característica	Fuente	Suma de cuadrados	g. l.	Cuadrados medios	F	p
Características morfológicas						
A	sitio	134745.53	6	2457.59	2.22	<0.05
	error	66098.01	61	1083.57		
PE	sitio	7637.73	6	12969.77	1.13	n.s.
	error	59185.21	61	970.24		
DE	sitio	442886.00	6	71667.06	2.21	0.054
	error	1973791.00	61	32406.40		
Características anatómicas						
EL	sitio	10262.70	6	17071.59	3.06	<0.02
	error	339826.30	61	5570.92		
PP	sitio	34011.89	6	5666.24	9.17	<0.00001
	error	37684.49	61	617.78		
PEs	sitio	17774.70	6	2925.33	0.85	n.s.
	error	208667.90	61	3420.79		
EAd	sitio	1614.47	6	262.73	1.06	n.s.
	error	15105.88	61	247.64		
EAb	sitio	74.40	6	12.10	0.56	n.s.
	error	1306.30	61	21.15		
CAd	sitio	67.35	6	11.21	1.65	n.s.
	error	415.22	61	6.81		
CAb	sitio	19.15	6	3.19	1.19	n.s.
	error	163.23	61	2.67		

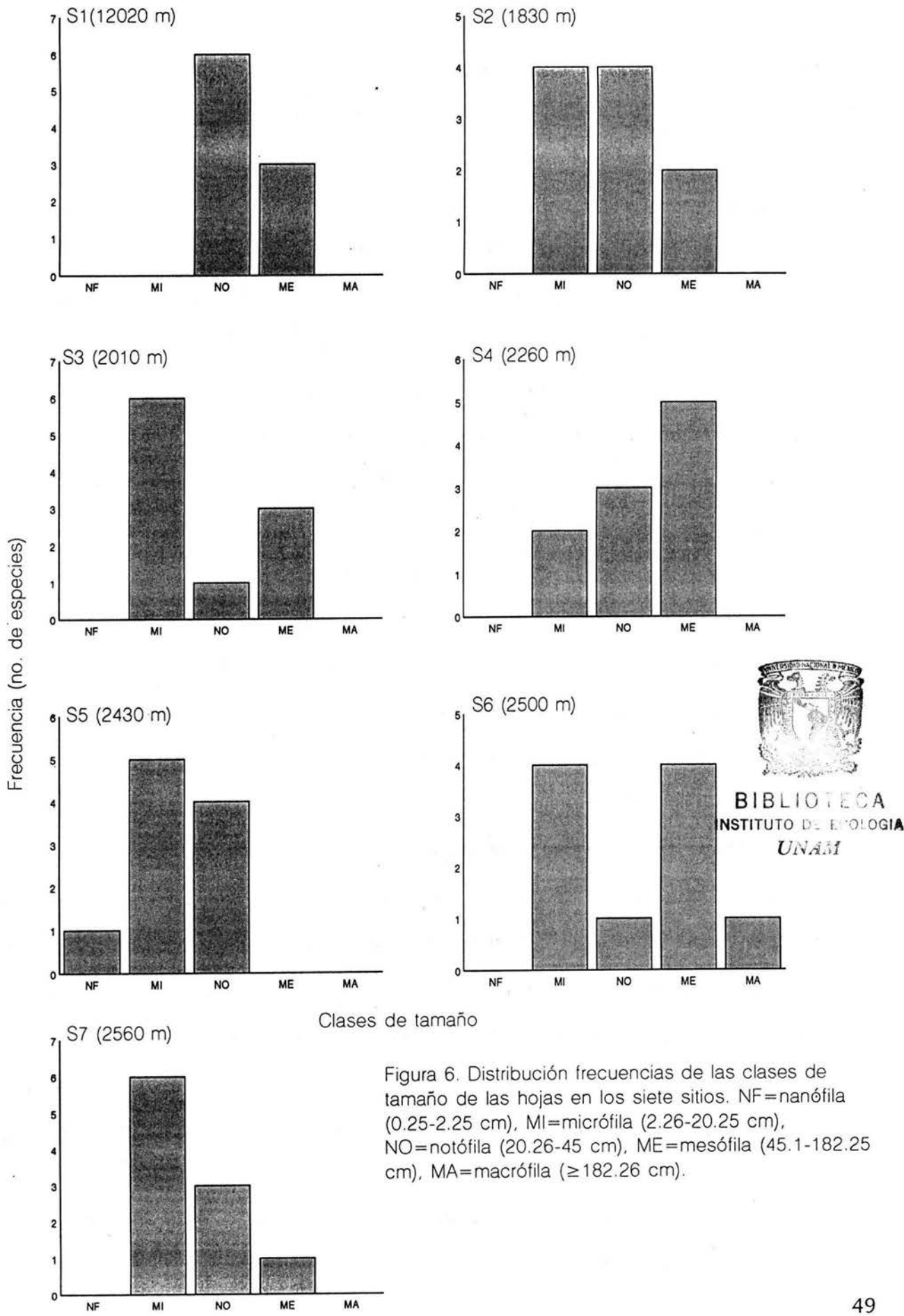


Figura 6. Distribución frecuencias de las clases de tamaño de las hojas en los siete sitios. NF=nanófila (0.25-2.25 cm), MI=micrófila (2.26-20.25 cm), NO=notófila (20.26-45 cm), ME=mesófila (45.1-182.25 cm), MA=macrófila ( $\geq 182.26$  cm).

en S6, mientras que en los sitios de mayor altitud (S5 - S7) las hojas micrófilas fueron más frecuentes. En general, la categoría micrófila fue la más frecuente (39.1%), aunque sólo estuvo representada por 14 especies, lo cual implica que las especies con hojas de este tamaño aparecieron en varios sitios. En términos de sitios, S1 constituyó una excepción notable, ya que allí no se encontró ninguna especie con hojas en esta categoría de tamaño. La categoría notófila, la cual apareció en todos los sitios, fue la segunda en frecuencia (32.8%); en total hubo 17 especies con hojas en esta categoría. El tamaño mesófilo tuvo una frecuencia general de 26.1% y estuvo representado por 13 especies; sólo en S5 y S7 no hubo especies con hojas en esta categoría de tamaño. Las categorías extremas de tamaño observadas en este estudio (nanófila y macrófila) estuvieron prácticamente ausentes, ya que cada una estuvo representada por una sola especie ( $F = 1.4\%$ ), en S5 y S6, respectivamente.

El peso foliar específico no mostró una correlación significativa con la altitud ( $r = 0.23$ ; g.l. = 67; n.s., ver Tabla 7). Para esta variable hubo varias coincidencias en los promedios correspondientes a sitios ubicados a distinta altitud (Tabla 6). En S7 se obtuvo el promedio más alto, seguido por S5 y S3; en S6, S4 y S1 los valores fueron similares entre sí pero más bajos que los anteriores; por último, a S2 correspondió el valor más bajo de todos los sitios (Fig. 5b).

En el caso de la densidad estomática, esta variable mostró una gran variación en todos los sitios, lo que refleja las grandes diferencias entre las especies pero, posiblemente también, en cierta medida, el hecho de que el conjunto de datos obtenido para esta variable fue de menor tamaño, tanto porque provinieron de cinco hojas por especie, como porque esta variable no se pudo evaluar para todas las especies en todos los sitios, como se explicó en la sección de Métodos. De manera general, esta variable mostró una correlación positiva con la altitud (Fig. 5c). Esta correlación fue significativa cuando se excluyó del análisis a S6 ( $r = 0.26$ ; g.l. = 67;  $p < 0.05$ ; ver Tabla 7); los análisis de varianza mostraron diferencias marginalmente significativas entre sitios ( $p = 0.53$ ; Tabla 8). A los

sitios S5 y S7 correspondieron los valores más altos, seguidos por S3. En contraste, los sitios S2, S4 y S1 tuvieron los promedios más bajos para esta variable. El valor promedio para S6 fue intermedio entre los anteriores.

Un aspecto sobresaliente en relación con las dos últimas características foliares descritas es el hecho de que sus promedios en S3 fueron altos, semejantes a los promedios de S5 y S7, ambos ubicados a mayor altitud. De manera contraria, los promedios correspondientes a S6 para ambas características fueron bajos y semejantes a los valores típicos de los sitios de menor altitud (S1, S2 y S4).

El cociente largo/ancho no mostró cambios correlacionados con la altitud ( $r = -0.004$ ; g.l. = 67; n.s.; ver Tabla 7), sino que permaneció prácticamente constante alrededor de un valor de 2.9, independientemente de las formas de las hojas. Es decir, todas las hojas de las especies en todos los sitios siempre fueron más largas que anchas, y las proporciones entre ambas dimensiones fueron bastante constantes.

### **4.3. Patrones anatómicos**

Los resultados desglosados de los análisis anatómicos para cada una de las especies por sitio se presentan en la Tabla 9, y los valores promedio por sitio se muestran en la Tabla 10. Para estas variables, al igual que para las morfométricas, las especies que aparecieron en más de un sitio presentaron cambios en sus valores promedio. Los análisis de varianza realizados para estos caracteres sólo fueron significativos para dos de ellos: el espesor de la lámina foliar y el espesor del parénquima en empalizada (ver Tabla 8). Un punto que llama la atención en los resultados concernientes a estos caracteres son las marcadas diferencias de los sitios S5 y S6 con respecto a los demás, ya que en ellos se obtuvieron los promedios más altos para la mayoría de las características anatómicas (Tabla 10).

El espesor de la lámina foliar se incrementó de las comunidades más bajas hacia las de mayor altitud, registrándose una correlación significativa entre estas dos variables (Fig.

Tabla 9. Resultados de los análisis anatómicos de las hojas de los árboles más abundantes en siete comunidades de un bosque húmedo de montaña en Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. EL=espesor de la lámina foliar, PP= espesor del parénquima en empalizada, PE=espesor del parénquima esponjoso, PE/PP=cociente parénquima esponjoso/parénquima en empalizada, EAd=espesor de la epidermis adaxial, EAb=espesor de la epidermis abaxial, CAd=espesor de la cutícula adaxial, CAb=espesor de la cutícula abaxial. Los valores representan el promedio de dos cortes por especies. n.d.= valores no determinados, \*= datos que no se pudieron apreciar en las mediciones anatómicas.

Especie	El ( $\mu\text{m}$ )	PP ( $\mu\text{m}$ )	PE ( $\mu\text{m}$ )	PE/PP ( $\mu\text{m}$ )	Ead ( $\mu\text{m}$ )	Eab ( $\mu\text{m}$ )	Cad ( $\mu\text{m}$ )	Cab ( $\mu\text{m}$ )
<b>Sitio 1 (1220 m)</b>								
<i>Clethra integerrima</i>	234.24	79.95	103.35	1.29	37.05	7.80	3.2	1.6
<i>Miconia trinervia</i>	152.70	44.85	74.10	1.65	19.5	7.80	3.2	1.6
<i>Matayba oppositifolia</i>	157.93	60.45	62.40	1.03	17.55	11.70	3.2	1.6
Solanaceae no det.	172.64	72.15	60.45	1.29	21.45	11.70	4.0	1.6
<i>Swartzia</i> sp.	167.50	58.50	70.20	1.20	19.50	11.70	4.8	1.6
<i>Rheedia edulis</i>	227.82	50.70	148.20	2.92	7.80	7.80	5.6	4.8
<i>Guatteria galeottiana</i>	213.72	60.45	113.10	1.87	19.50	15.60	1.6	1.6
<i>Ticodendron incognitum</i>	173.14	35.10	50.70	1.44	54.60	27.3	2.4	1.6
Lauraceae sp. 16	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.
<i>Pinus chiapensis</i>	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.
<b>Sitio 2 (1830 m)</b>								
<i>Oreomunnea mexicana</i>	142.45	91.65	15.60	0.17	15.60	14.63	3.2	1.6
<i>Ocotea</i> sp.	414.04	91.65	255.75	2.79	25.35	27.30	6.4	4.8
<i>Persea</i> sp.	242.25	33.15	154.05	4.65	37.05	9.75	2.0	1.6
<i>Zinowiewia</i> sp.	227.49	56.55	132.60	2.34	19.50	11.70	3.2	1.6
<i>Ticodendron incognitum</i>	331.05	107.25	150.15	1.40	47.77	20.48	2.4	1.6
<i>Calyptanthes schiedeana</i>	235.28	52.65	153.07	2.91	14.62	6.82	3.2	2.0
<i>Rondeletia acuminata</i>	98.38	33.15	29.25	0.88	19.50	15.60	*	*
<i>Mollinedia viridiflora</i>	157.77	51.68	79.95	1.55	14.62	8.77	1.2	*
<i>Miconia glaberrima</i>	303.54	40.95	168.67	4.12	71.17	14.63	2.4	1.6
Lauraceae sp.2	219.48	85.80	79.95	0.93	21.45	9.75	15.2	6.4
<b>Sitio 3 (2010 m)</b>								
<i>Zinowiewia</i> sp.	264.72	62.40	156.97	2.52	22.42	15.60	3.2	1.6
<i>Clethra konzattiana</i>	191.26	66.30	75.07	1.13	38.02	10.73	*	*
<i>Myrsine juergenseni</i>	292.76	64.35	187.2	2.91	23.40	11.70	1.6	1.6
<i>Vaccinium consaguineum</i>	240.08	70.20	126.75	1.81	23.40	10.73	4	3.2
<i>Weinmannia pinnata</i>	215.09	93.60	87.75	0.94	19.50	11.70	*	1.6
<i>Quercus</i> sp.	263.19	11.15	99.45	0.89	28.27	14.63	5.6	3.2
<i>Cleyera integrifolia</i>	293.14	93.60	157.95	1.69	19.50	15.60	3.2	1.6
<i>Miconia glaberrima</i>	234.52	63.38	124.80	1.97	28.27	11.70	2.8	1.6
<i>Beilschmiedia ovalis</i>	213.55	81.90	81.90	1.00	37.05	11.70	*	*
<i>Persea</i> sp.	177.09	78.98	68.25	0.86	11.70	11.70	4.0	1.6



Tabla 10. Síntesis de las características anatómicas promedio de las especies de árboles más abundantes en siete comunidades de bosque húmedo de montaña en Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Los valores son los promedios de 10 datos correspondientes a las especies por sitio (ocho en el caso de S1) y entre paréntesis se muestra la desviación estándar. Los supraindices diferentes señalan diferencias significativas entre sitios ( $p < 0.05$ ).

Sitio	Espesor de la lámina foliar ( $\mu\text{m}$ )	Espesor del parénquima en empalizada ( $\mu\text{m}$ )	Espesor del parénquima esponjoso ( $\mu\text{m}$ )	Esponjoso / empalizada	Espesor de la epidermis adaxial ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la epidermis abaxial ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la cutícula adaxial ( $\mu\text{m}$ )	Espesor de la cutícula abaxial ( $\mu\text{m}$ )
S1	185.6 <sup>a</sup> (32.30)	57.7 <sup>a</sup> (14.36)	85.3 <sup>a</sup> (33.26)	1.5 <sup>a</sup> (0.23)	24.6 <sup>a</sup> (14.51)	12.6 <sup>a</sup> (6.50)	3.5 <sup>a</sup> (1.27)	1.8 <sup>a</sup> (1.30)
S2	235.0 <sup>ab</sup> (93.25)	64.4 <sup>ab</sup> (27.16)	122.0 <sup>a</sup> (71.82)	2.1 <sup>a</sup> (0.46)	28.6 <sup>a</sup> (18.37)	13.9 <sup>a</sup> (6.16)	3.9 <sup>a</sup> (4.29)	2.1 <sup>a</sup> (1.99)
S3	236.7 <sup>ab</sup> (39.53)	78.5 <sup>ab</sup> (16.46)	116.6 <sup>a</sup> (40.67)	1.5 <sup>a</sup> (0.72)	25.1 <sup>a</sup> (8.06)	12.5 <sup>a</sup> (1.91)	2.4 <sup>a</sup> (1.96)	1.6 <sup>a</sup> (1.06)
S4	241.9 <sup>ab</sup> (90.75)	74.5 <sup>ab</sup> (29.78)	126.2 <sup>a</sup> (66.41)	1.7 <sup>a</sup> (0.78)	21.7 <sup>a</sup> (7.88)	13.1 <sup>a</sup> (5.06)	3.7 <sup>a</sup> (2.35)	2.4 <sup>a</sup> (1.49)
S5	322.2 <sup>c</sup> (44.98)	125.0 <sup>c</sup> (18.96)	139.1 <sup>a</sup> (27.69)	1.1 <sup>a</sup> (0.19)	34.2 <sup>a</sup> (16.90)	14.6 <sup>a</sup> (4.82)	5.9 <sup>a</sup> (2.98)	3.2 <sup>a</sup> (2.82)
S6	274.0 <sup>b</sup> (78.68)	81.4 <sup>b</sup> (27.46)	138.8 <sup>a</sup> (65.46)	1.8 <sup>a</sup> (0.92)	33.3 <sup>a</sup> (25.86)	14.7 <sup>a</sup> (3.60)	3.6 <sup>a</sup> (2.07)	2.08 <sup>a</sup> (0.77)
S7	279.9 <sup>b</sup> (101.17)	109.7 <sup>c</sup> (31.88)	130.7 <sup>a</sup> (77.77)	1.2 <sup>a</sup> (0.54)	21.8 <sup>a</sup> (9.59)	11.7 <sup>a</sup> (2.44)	4.2 <sup>a</sup> (1.44)	1.5 <sup>a</sup> (0.95)



7a, Tabla 7). En S1 se presentaron en promedio las hojas más delgadas ( $185 \mu\text{m}$ ); conforme aumentó la altitud se incrementó gradualmente el espesor promedio de la lámina hasta S4. En S5 se observó un cambio drástico en el espesor de la lámina, ya que allí se obtuvo el valor promedio máximo ( $322 \mu\text{m}$ ), significativamente superior a los de todos los demás sitios (Tabla 10). Los sitios S6 y S7 también presentaron valores relativamente altos para esta variable ( $274$  y  $280 \mu\text{m}$ , respectivamente), aunque menores al de S5; estos dos sitios tuvieron valores significativamente más altos que S1.

Los grosores de los parénquimas en empalizada y esponjoso también fueron mayores conforme aumentó la altitud; los cambios de estos tejidos estuvieron correlacionados significativamente con la altitud ( $r=0.41$ ; g.l. = 67;  $p<0.001$ , y  $r=0.50$ ; g.l. = 67;  $p<0.001$ ; ver Tabla 7). Ambos tejidos están muy desarrollados en las hojas de las plantas en S5, S6 y S7 (Figs. 7b y 7c). De hecho, en S5 y S7 el parénquima en empalizada presentó promedios significativamente mayores que en todos los sitios restantes; además, entre estos últimos, el valor promedio de S6 fue significativamente mayor que el de S1. En particular, en S5 se obtuvieron los valores más altos para estas características, mientras que los valores más bajos se registraron en S1 y en general en los otros sitios de menor altitud (S2 - S4). Una variable asociada a los cambios en el espesor de los parénquimas en empalizada y esponjoso es el cociente entre estas dos variables (PEs/PP; Tabla 10; Fig. 7d). Aunque no se observó una correlación significativa, este cociente tendió a disminuir conforme aumentaba la altitud de los sitios, indicando que en sitios altos el parénquima en empalizada está más desarrollado que el esponjoso (este último también aumentó en el mismo sentido que el parénquima en empalizada). En los sitios donde se registraron valores altos para el grosor del parénquima en empalizada, éste estuvo generalmente formado por dos o tres capas de células. Asimismo, en el caso del parénquima esponjoso se observaron amplios espacios intercelulares en los sitios altos. El tejido mesófilo (es decir, el conjunto de los dos parénquimas) fue el que más contribuyó al incremento del espesor de la lámina

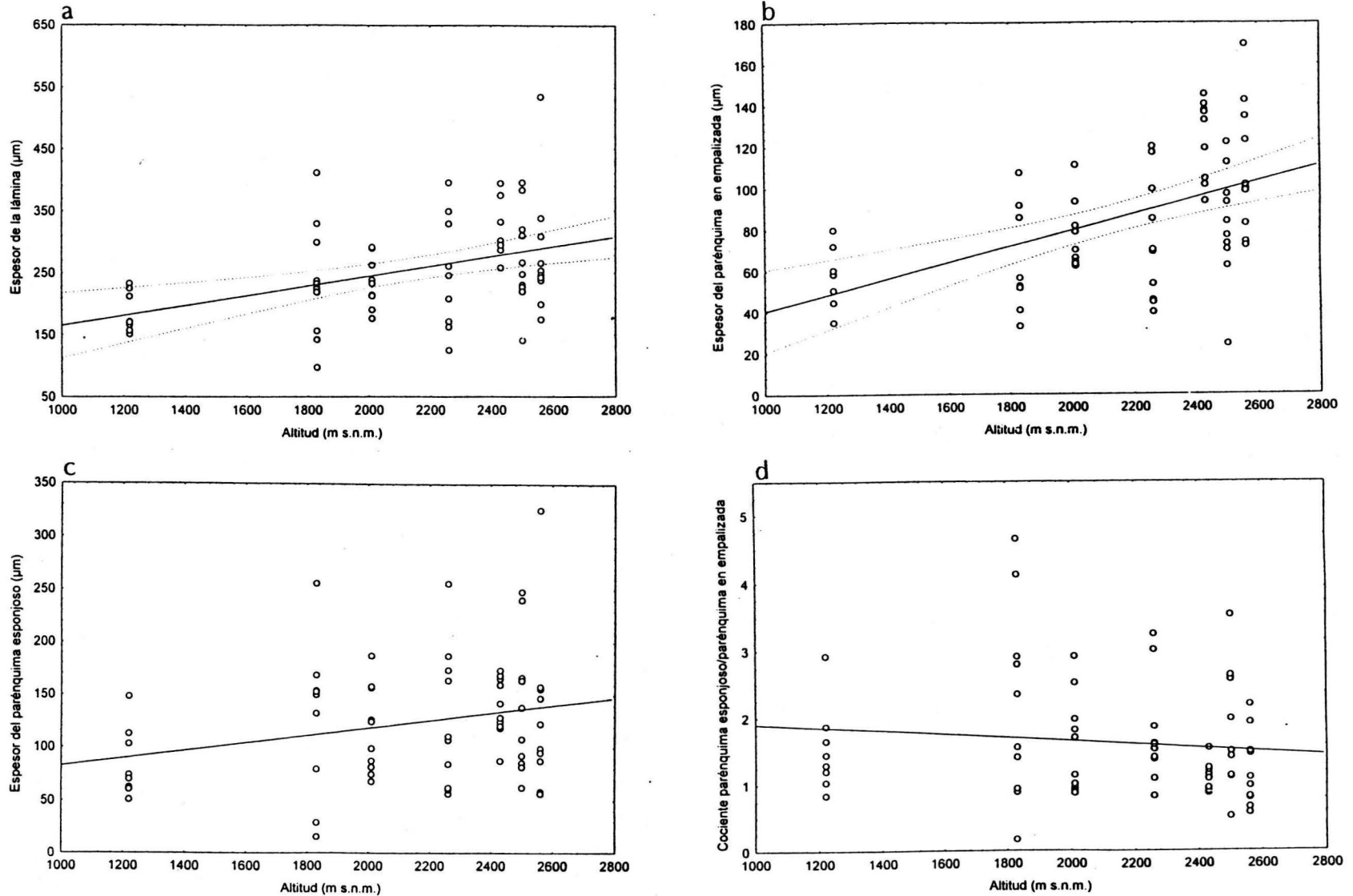


Figura 7. Gráficas de correlación para las características anatómicas y la altitud. Los espesores de la lámina foliar (a), de los parénquimas en empalizada (b) y esponjoso (c) mostraron correlaciones significativas ( $r=0.41$  ; g.l. = 67 ;  $p<0.001$  ;  $r=0.50$  ; g.l. = 67 ;  $p<0.0001$  y  $r=0.26$  ; g.l. = 67 ;  $p<0.05$  ; respectivamente).

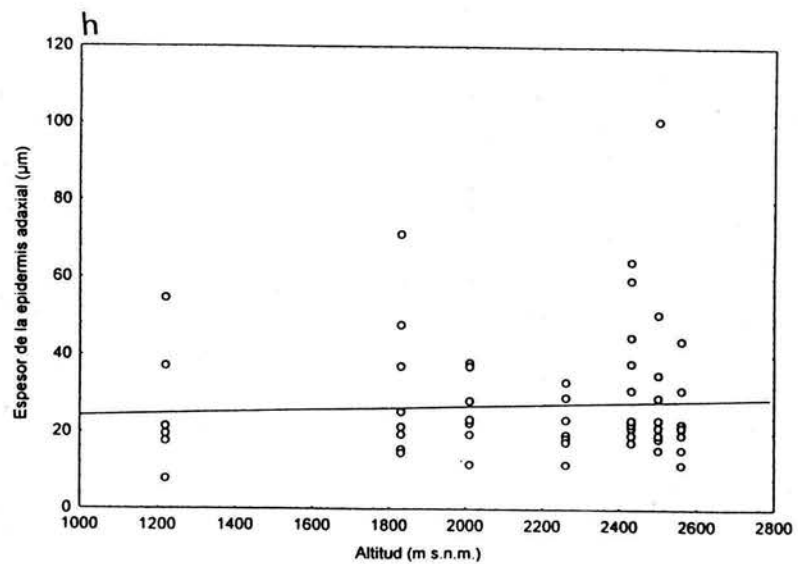
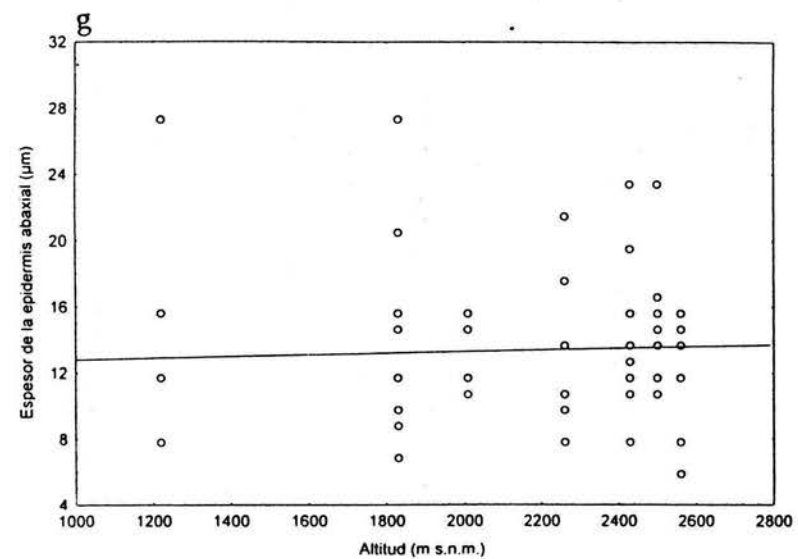
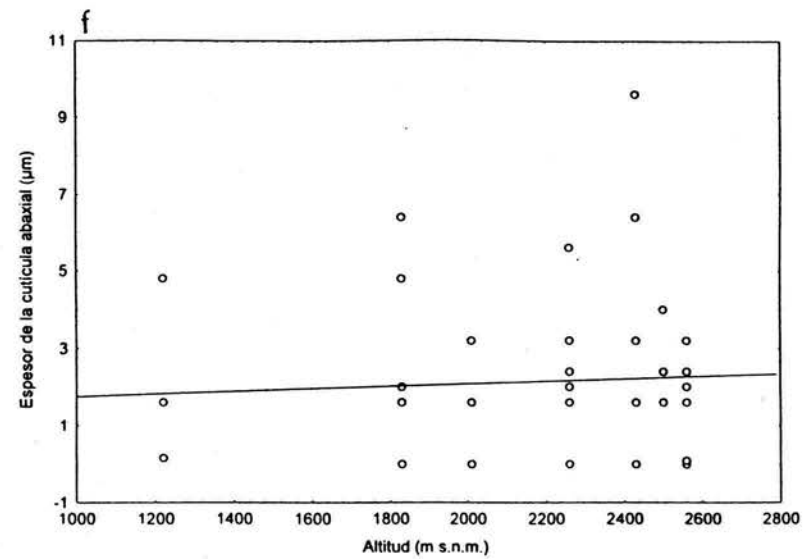
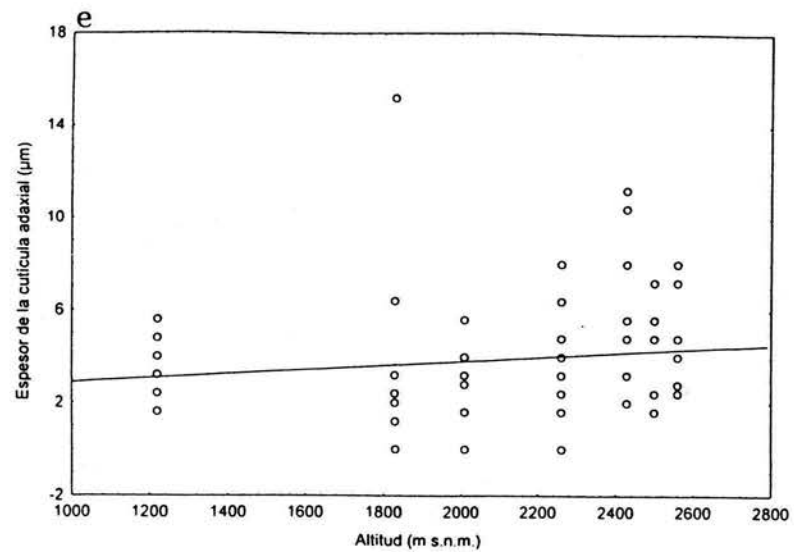


Figura 7. Continuación.

foliar en los sitios más elevados.

Los espesores de las cutículas adaxial y abaxial cambiaron ligeramente entre los sitios a través del gradiente altitudinal (Figs. 7e y 7f). Sin embargo, en ningún caso los resultados de los ANDEVAS fueron significativos (Tabla 8). Los promedios más altos de grosor de cutícula adaxial se presentaron en S5 y S7, y las cutículas abaxiales más gruesas fueron observadas en S5 y S6.

Por último, los espesores de las epidermis adaxial y abaxial no mostraron cambios pronunciados con respecto a la variación altitudinal (Figs. 7g y 7h). Los valores más altos para ambas características fueron registrados en S5 y S6, mientras que a los sitios ubicados a menor altitud correspondieron valores promedio menores. Sin embargo, y en contraste con la tendencia general, en S7 se obtuvieron valores semejantes a los de los sitios ubicados a menor altitud.

#### **4.4. Correlación de variables morfométricas y anatómicas**

La Tabla 11 contiene los resultados del análisis canónico de correlación entre las variables morfométricas y anatómicas. Aunque se obtuvieron varias correlaciones significativas, pocas parejas de variables presentaron coeficientes de correlación  $> 0.40$ . Las dos variables que presentaron mayor número de correlaciones significativas fueron el espesor de la lámina foliar (EL) y el del parénquima en empalizada (PP), aunque las correlaciones más fuertes generalmente involucraron al EL. De hecho, las dos correlaciones positivas más fuertes se registraron entre el EL y el espesor del parénquima esponjoso (PEs;  $r=0.88$ ; g.l. = 67;  $p < 0.001$ ), por un lado, y con el PP ( $r=0.72$ ; g.l. = 67;  $p < 0.001$ ), por el otro. Además, el EL estuvo positiva y significativamente correlacionado con la epidermis abaxial ( $r=0.47$ ; g.l. = 67;  $p < 0.001$ ) y con la cutícula abaxial ( $r=0.43$ ; g.l. = 67;  $p < 0.001$ ). Estas correlaciones tienen mucho sentido debido a que el EL depende directamente de las dimensiones de los tejidos foliares. El PP también estuvo correlacionado con numerosos

Tabla 11. Análisis canónico de correlación entre variables morfométricas y anatómicas. El coeficiente de correlación está representado por el producto momento de Pearson. A= Area, PE= Peso específico, EL= espesor de la lámina, PP= espesor del parénquima en empalizada, PEs= Espesor del parénquima esponjoso, E Ad= espesor de la epidermis, E Ab= espesor de la epidermis abaxial, CAd= espesor de la cutícula adaxial, C Ab= espesor de la cutícula abaxial, DE= Densidad estomática, PEs/PP= cociente, L/A= relación largo-ancho. \* =  $p < 0.05$ , \*\* =  $p < 0.01$ , \*\*\* =  $p < 0.001$ .

	A	PE	EL	PP	PEs	E Ad	E Ab	C Ad	C Ab	DE	PEs/PP
PE	-0.273 *										
EL	-0.276 **	0.352 **									
PP	-0.362 **	0.554 ***	0.715 ***								
PEs	-0.146	0.108	0.882 ***	0.369 **							
E Ad	-0.047	0.222	0.172	0.055	-0.073						
E Ab	-0.195	-0.002	0.466 ***	0.265 *	0.364 **	0.157					
C Ad	-0.105	0.249 *	0.379 **	0.491 ***	0.157	0.049	0.187				
C Ab	-0.118	0.020	0.429 ***	0.353 **	0.333 **	-0.075	0.312 *	0.775 ***			
DE	-0.450 ***	0.124	0.222	0.323 **	0.141	-0.078	-0.056	0.049	0.110		
PEs/PP	0.145	-0.347 **	0.201 ***	-0.466 ***	0.558	-0.037	0.053	-0.223	-0.047	-0.097	
L/A	-0.198	-0.125	0.166	0.152	0.091	0.037	0.197	0.300 *	0.554 ***	0.004	-0.040

caracteres. Sólo con dos de ellos (EL y peso específico) presentó correlaciones altas y positivas, aunque también estuvo correlacionado negativamente con el cociente PEs/PP ( $r=-0.47$ ; g.l. = 67;  $p < 0.001$ ), y positivamente con la cutícula adaxial ( $r=0.49$ ; g.l. = 67;  $p < 0.001$ ).

Otras correlaciones fuertes se encontraron entre las cutículas adaxial y abaxial ( $r=0.78$ ; g.l. = 67;  $p < 0.001$ ), y entre el área foliar y la densidad estomática, aunque ésta última fue negativa ( $r=-0.45$ ; g.l. = 67;  $p < 0.001$ ). Dos variables que contrastaron grandemente con respecto a las otras fueron la epidermis adaxial y la relación largo/ancho (L/A). La primera de ellas no estuvo correlacionada con ninguna otra variable, y la segunda sólo estuvo significativamente correlacionada con el espesor de las dos cutículas, aunque sólo con la cutícula abaxial la correlación fue fuerte ( $r=0.55$ ; g.l. = 67;  $p < 0.001$ ).

#### **4.5 Clasificación de los sitios por sus características foliares**

Los métodos de Ward y UPGMA produjeron las clasificaciones más satisfactorias para los tres grupos de características estudiadas. Sin embargo, los algoritmos de disimilitud que produjeron las clasificaciones con topologías mejor resueltas no fueron siempre los mismos. En el caso de los análisis basados en las características morfológicas, se muestran los dendrogramas obtenidos usando las distancias Manhattan, mientras que para los atributos morfométricos y anatómicos la descripción de resultados se basa en los dendrogramas contruidos con las distancias euclidianas.

Las dos clasificaciones de los sitios basados en sus características morfológicas permiten distinguir dos grupos de comunidades (Fig. 8). Ambos resultados fueron consistentes respecto al número e identidad de los sitios que integran cada grupo y la secuencia en que éstos se conglomeraron. Resalta el hecho de que ambos grupos incluyen sitios relacionados altitudinalmente: el primero agrupa a los tres sitios que se ubican en las posiciones altitudinales más altas (S5-S7) y el segundo a los sitios con posiciones

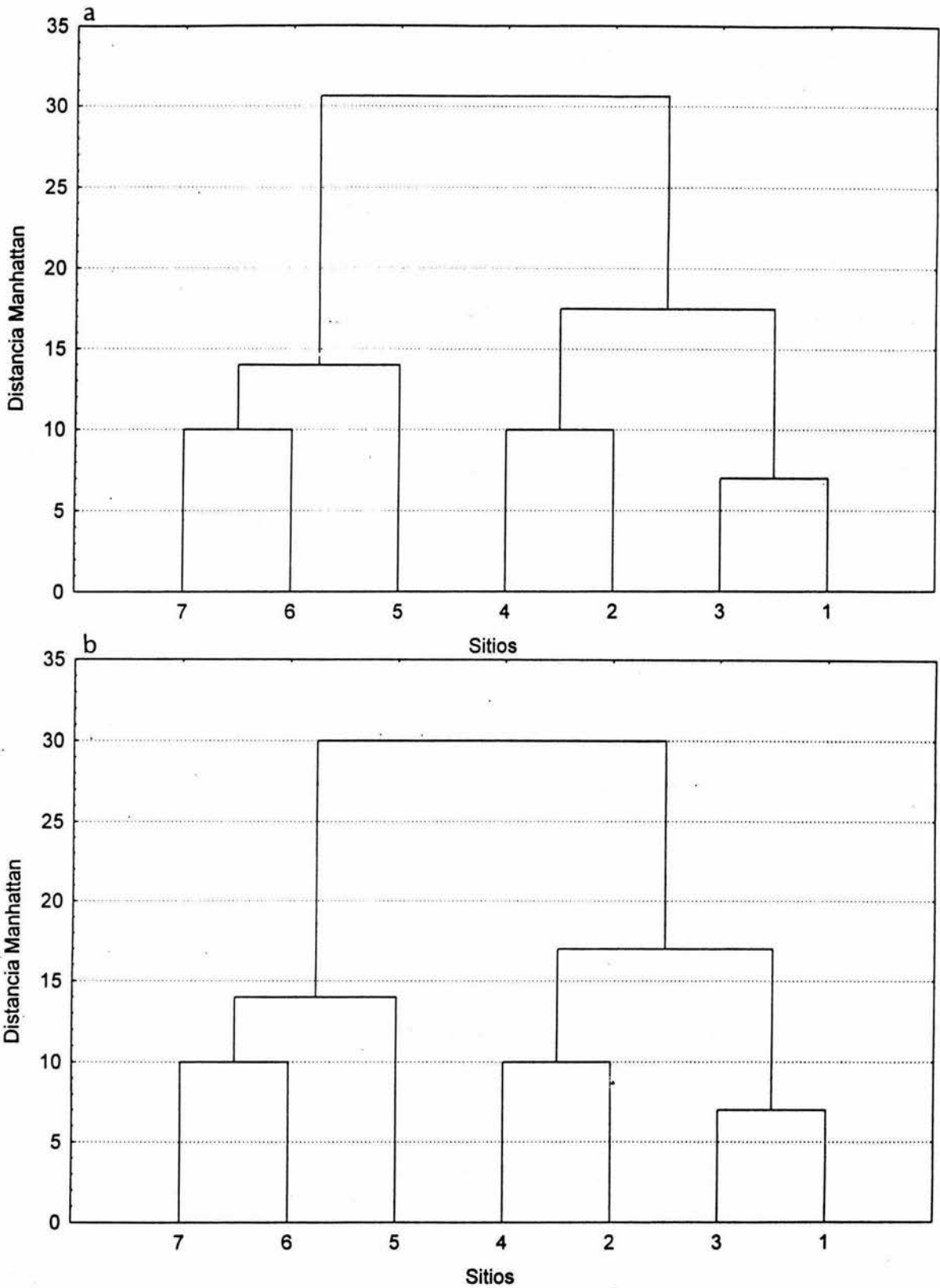


Figura 8. Dendrogramas obtenidos a partir de las características morfológicas para los siete sitios, usando dos métodos de clasificación. a) método de Ward, b) método UPGMA.

altitudinales menores (S1-S4). Esta delimitación entre sitios de alta y baja altitud está reforzada con los resultados de los análisis de asociación entre las características morfológicas y los dos grupos altitudinales (Tabla 12). Estos resultados muestran que las frecuencias de los tipos de forma, borde y filotaxia están asociados significativamente con la posición altitudinal; las hojas ovadas y obovadas, con bordes no enteros y con filotaxia alterna son significativamente más frecuentes en los sitios de mayor altitud.

Las clasificaciones realizadas con base en las características morfométricas se presentan en la Fig. 9. Aunque en este caso también ambos métodos separaron dos grupos de comunidades, sus resultados difieren respecto a cuántos y cuáles sitios integran cada grupo. Con el método de Ward el primer grupo quedó integrado por tres sitios (S3, S5 y S6) y el segundo grupo estuvo conformado por los sitios restantes (S1, S2, S4 y S7), mientras que con el método UPGMA el primer grupo estuvo formado sólo por dos sitios (S5 y S6) y el segundo por los cinco restantes. Los grupos producidos por ambas clasificaciones contienen sitios que no son coherentes respecto a la altitud a la que se encuentran. Por un lado, en ambos casos S7 se agrupó con sitios bajos; por el otro, S3 quedó agrupado junto con los sitios altos (S5 y S6) en la clasificación producida por el método de Ward.

Tabla 12. Resultados de los análisis de asociación entre las características morfológicas y los dos grupos de sitios delimitados altitudinalmente por los métodos de clasificación para las características morfológicas (sitios de baja altitud S1-S4; sitios altos S5-S7).

Característica	$\chi^2$	p
Forma	6.99	<0.01
Borde	3.99	<0.05
Configuración de la lámina	2.54	n.s.
Filotaxia	4.92	<0.05



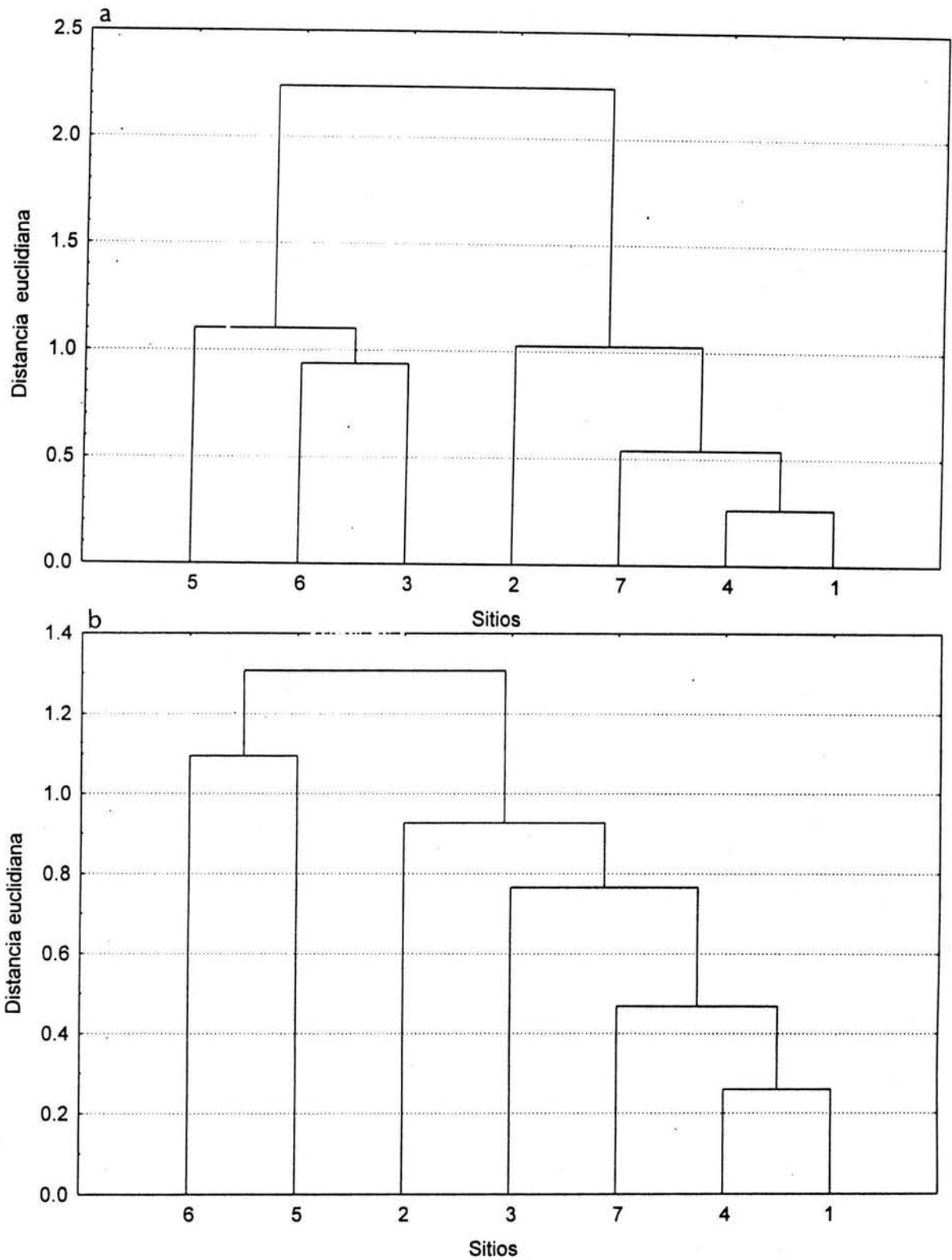


Figura 9. Dendrogramas obtenidos a partir de las características morfométricas para los siete sitios, usando dos métodos de clasificación. a) método de Ward, b) método UPGMA

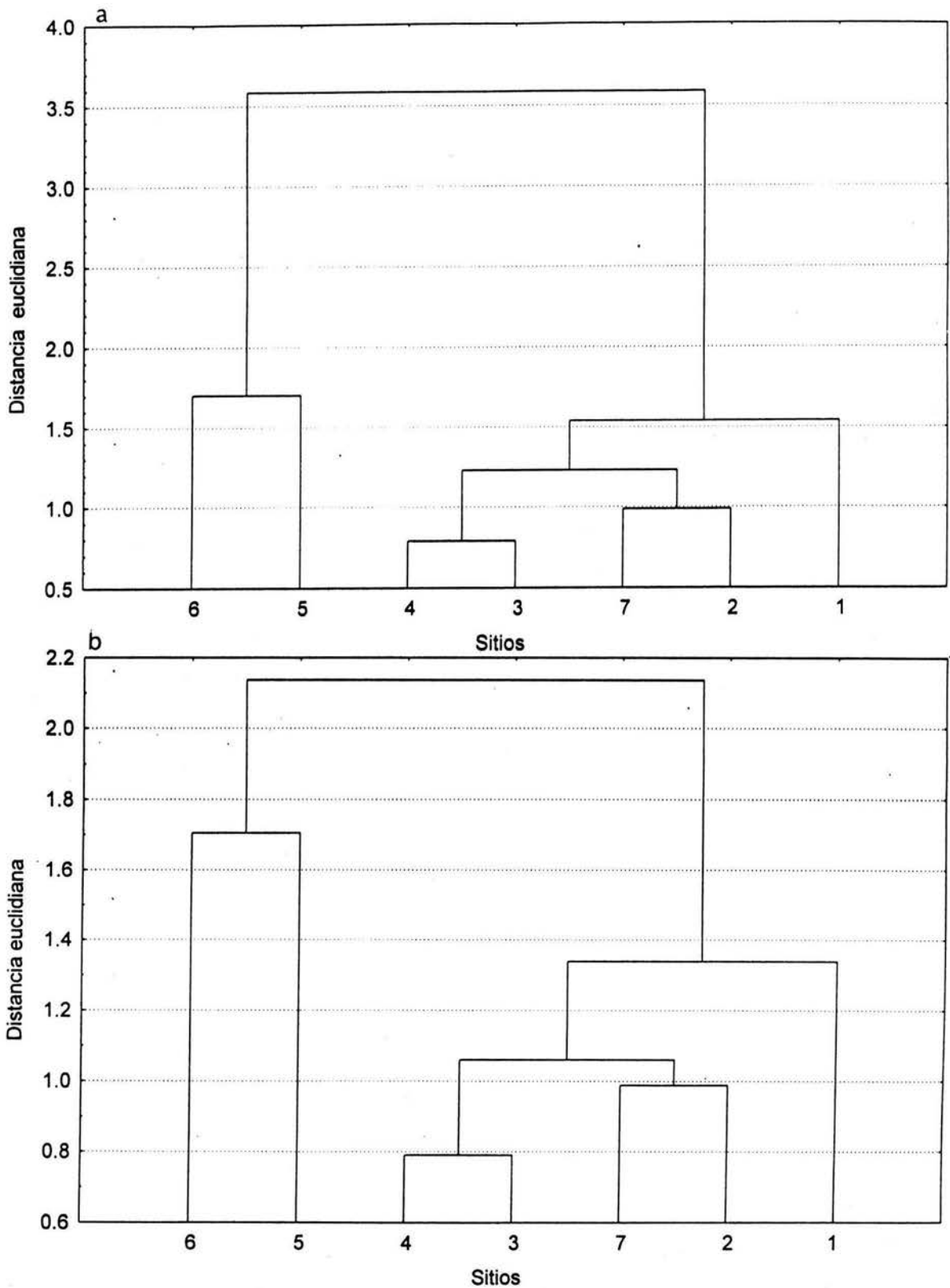


Figura 10. Dendrogramas obtenidos a partir de las características anatómicas para los siete sitios, usando dos métodos de clasificación, a) método de Ward, b) método UPGMA.

Las clasificaciones que se obtuvieron utilizando las características anatómicas (Fig. 10) también separaron a los sitios en dos grupos, y los sitios incluidos en cada grupo fueron los mismos con ambos métodos. En los dos casos, el primer grupo quedó conformado por S5 y S6, mientras que los restantes formaron el segundo grupo. Al igual que en los resultados de los caracteres morfométricos, S7 quedó agrupado con los sitios de menor altitud.

Una obvia coincidencia entre todas las clasificaciones obtenidas por ambos métodos fue la constante separación de dos grupos de comunidades, relativamente homogéneos internamente pero heterogéneos entre sí. En términos generales, aunque con notables excepciones en cuanto a los sitios que integran cada grupo y la secuencia de aglomeración de los sitios, las comunidades de altitudes bajas quedaron separadas de las ubicadas a mayores elevaciones. El sitio S7 constituyó una excepción notable, puesto que, como se mencionó antes, quedó agrupado con S5 y S6 de acuerdo a las características morfológicas, pero con S1, S2, S3 y S4 a partir de las características morfométricas y anatómicas.

## CAPÍTULO 5

### DISCUSIÓN

La gran heterogeneidad ambiental que existe a lo largo de gradientes altitudinales en las zonas montañosas tropicales determina una gran variación en la composición, fisonomía y estructura de las comunidades vegetales (Whitmore, 1984; Kitayama, 1995; Webster, 1995). Asimismo, numerosos estudios han revelado que las características foliares de las plantas en estas comunidades también presentan una gran variación a través de estos gradientes (Howard, 1969; Leigh, 1975; Grubb, 1977; Tanner, 1977; Dolph y Dilcher, 1980; Tanner y Kapos 1982; Givnish, 1984; Leal y Kappelle 1994; Bruinjzeel et al., 1993; Kappelle, 1995; Kappelle y Leal, 1996). En el presente estudio, aunque se observó un cierto grado de homogeneidad morfológica en las hojas de las especies más importantes de las comunidades, los resultados permitieron confirmar la existencia de variaciones graduales en las características de las hojas a lo largo del gradiente altitudinal.

A pesar de estos cambios generales observados en las características foliares, no todos los atributos examinados cambiaron de la misma manera, ni tampoco todos respondieron tan claramente al gradiente. De los tres grupos de variables estudiadas, los cambios más pronunciados correspondieron a las anatómicas, observándose en los espesores de la lámina y de los parénquimas en empalizada y esponjoso una clara dependencia con el gradiente altitudinal. Las variables anatómicas estuvieron seguidas por las morfométricas, sobresaliendo los cambios registrados en el área foliar y la densidad estomática. Los caracteres morfológicos fueron los que menos cambiaron a lo largo del gradiente. Sin embargo, se observó que las frecuencias de los tipos de forma, borde y filotaxia están asociadas con la variación altitudinal.

La mayoría de los caracteres anatómicos fluctuaron monotónicamente a largo del

gradiente, es decir, en general se incrementaron o disminuyeron proporcionalmente a los aumentos en la altitud. De hecho, en algunos casos existió una correlación significativa entre el cambio de la variable y el incremento de la altitud. Ejemplos claros de esto son las correlaciones significativas para los espesores del parénquima en empalizada, del parénquima esponjoso y de la lámina foliar (ver Tabla 8 y Fig. 7). Estos resultados sugieren que los factores ambientales directamente asociados con el incremento de altitud tienen una gran influencia en la determinación de la anatomía interna de las hojas.

La variación observada para los caracteres morfométricos fue más irregular a largo del gradiente altitudinal; sin embargo, el área foliar y la densidad estomática estuvieron correlacionadas significativamente con la altitud. Los cambios de los caracteres morfométricos fueron, en algunos sitios, muy drásticos; en contraste, también existieron coincidencias entre los valores promedio de algunos sitios separados altitudinalmente, lo cual fue muy evidente para el área foliar y el peso específico. Esto indica, por un lado, que los factores ambientales asociados a los cambios de altitud pueden determinar en cierto grado las dimensiones de algunos caracteres de las hojas y, por el otro, que algunos factores ambientales locales también tienen un fuerte impacto sobre las características foliares.

La asociación observada entre las frecuencias de tres caracteres morfológicos y la posición altitudinal de los sitios (ver Tabla 12) sugiere que algunos factores ambientales ligados a la variación altitudinal pueden determinar la presencia de determinados patrones morfológicos. También hubo caracteres para los que no se observó ninguna tendencia de cambio a través del gradiente, sino que fueron muy homogéneos entre todos los sitios. Este fue el caso de la configuración de la lámina y del cociente largo/ancho. Estos resultados indican que estos caracteres son más o menos invariables, y por lo tanto prácticamente independientes de la heterogeneidad del ambiente físico.

De acuerdo con la información revisada en la introducción, son bien conocidos los factores ambientales que varían directamente con los cambios de altitud. Desafortunadamente

no existen datos para los sitios de estudio que permitan describir esta variación. Sin embargo, con base en observaciones de campo es posible especular acerca de las condiciones ambientales prevalecientes en los sitios de estudio.

Indudablemente, el factor que cambia de manera más obvia es la temperatura, y aunque no hay datos precisos, suponiendo que las tasas de cambio fueran similares a las citadas por Whitmore (1984), o por Cavelier (1996), de 0.5-0.6°C por cada 100 m, se puede estimar que las temperaturas medias serían entre 5 y 8°C más bajas en los sitios más altos que en los ubicados a elevaciones menores. Por otra parte, en los sitios altos se observó que los suelos son delgados y que la capa de mantillo es muy gruesa; esta gran acumulación de materia orgánica sugiere que las tasas de descomposición y mineralización allí son muy lentas (Edwards y Grubb, 1977). Por lo tanto, es posible que exista una fertilidad diferencial, siendo los sitios de abajo más ricos que los de arriba. Otro factor de heterogeneidad muy obvia es la incidencia de viento en algunos sitios expuestos. Las repetidas visitas a los sitios de estudios sugieren que S3 y S5, ubicados en laderas con exposición noroeste, son los que reciben más impacto del viento.

Es más difícil especular sobre otros factores. Por ejemplo, la constante nubosidad en estos bosques puede tener varios efectos. En primer lugar, ocasiona una disminución en los niveles de radiación, fenómeno que ha sido señalado como uno de los principales factores limitantes que determinan el establecimiento de las comunidades montanas (Bayton, 1968; Grubb, 1977); en segundo lugar, provoca una disminución en las tasas de transpiración de las plantas. Estos efectos son más frecuentes en los sitios más bajos, ya que aunque las masas de nubes que determinan la presencia de neblina parecen tener un comportamiento muy complejo durante el día y el año, aparentemente en los sitios más altos hay más horas con tiempo despejado, ya que por las mañanas las nubes generalmente tienen una posición baja (Fig. 11). Tampoco es fácil hacer una estimación de la magnitud y la dirección de los posibles cambios en la precipitación pluvial respecto a la altitud. Si bien las observaciones de campo

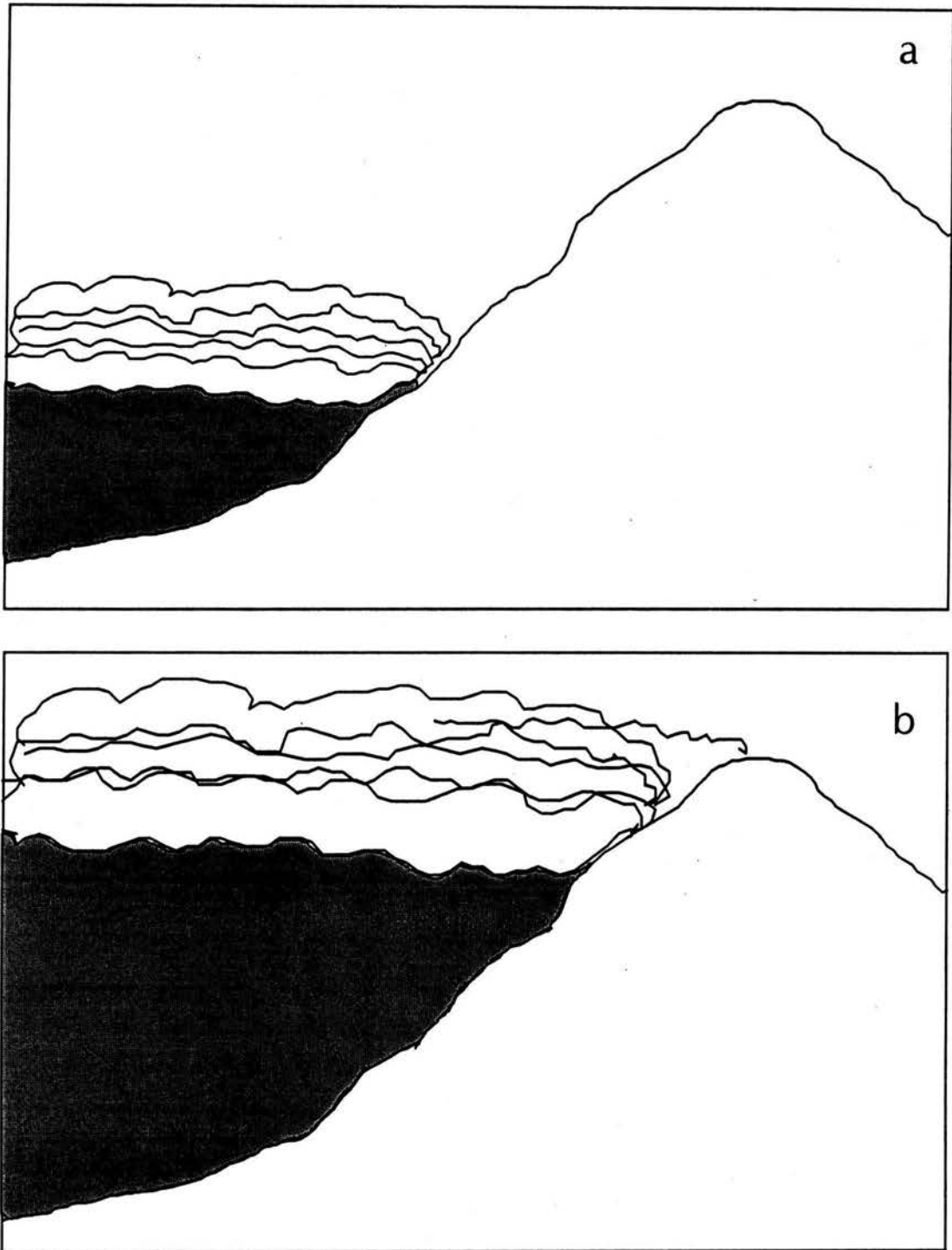


Figura 11. Esquema hipotético del movimiento de las masas de nubes durante el día. (a) Por las mañanas los sitios altos están frecuentemente despejados, mientras que los sitios más bajos están cubiertos por las nubes. (b) Por las tardes la masa de nubes asciende hasta cubrir los sitios más altos. Las zonas sombreadas indican las porciones del gradiente altitudinal donde la radiación solar estaría disminuida por la nubosidad.

indican claramente que en el intervalo altitudinal estudiado llueve más que en las tierras bajas adyacentes, donde algunos bosques tienen una proporción elevada de elementos caducifolios (Hernández-X. 1977; J. Meave, com. pers.), no es claro en qué porción del gradiente estudiado llueve más. Lo que sí es seguro es que en S6, ubicado en la pendiente de sotavento de la sierra, la precipitación es menor que en todos los sitios ubicados en el barlovento.

Es razonable suponer que este esquema de variabilidad ambiental, hipotético pero posiblemente cercano a la realidad, sea la causa directa de la variación en algunos caracteres foliares encontrados en las comunidades aquí estudiadas. La disminución de la temperatura en las zonas montanas tiene profundos efectos en el metabolismo de las plantas, por lo cual ha sido señalada como uno de los factores determinantes de las características estructurales y fisiológicas de estas comunidades (Leigh, 1975; Grubb, 1977; Whitmore, 1984; Jones, 1992; Cavalier, 1996). La disminución del tamaño foliar en las comunidades de montañas tropicales ha sido correlacionada con la disminución de la temperatura (Dilcher, 1973; Leigh, 1975; Dolph y Dilcher, 1980). En primer lugar, las bajas temperaturas pueden determinar una reducción en el crecimiento de las células, dando como resultado una disminución en el tamaño general de la hoja (Leigh, 1975). Además, en las hojas pequeñas los efectos colaterales de las bajas temperaturas son menores que en hojas más grandes (Dilcher, 1973). De esta forma, la disminución del área foliar observada en las comunidades estudiadas podría estar asociada con la disminución en la temperatura, ya que dicha variable estuvo correlacionada significativamente con la variación altitudinal. Sin embargo, al menos en dos sitios (S5 y S6) en los que prevalecieron patrones foliares muy distintos de los observados en los sitios restantes, otros factores ambientales también parecen jugar un papel importante en la determinación del área foliar, fenómeno que ya había sido señalado por Dolph y Dilcher (1980).

El borde de la hoja es otra característica que ha sido asociada con la temperatura. Wolfe (1971) encontró que el porcentaje de especies con bordes enteros disminuye



paralelamente a la disminución de temperatura a lo largo de un gradiente altitudinal. Esto coincide con los resultados de este trabajo, ya que en los sitios más altos (S5-S7), los cuales supuestamente están sometidos a las temperaturas más bajas, la frecuencia de especies con bordes enteros disminuye significativamente. Dilcher (1973) señala que si se consideran las diferencias de humedad además de las térmicas, se pueden explicar de mejor manera las variaciones en los tipos de borde a lo largo de gradientes altitudinales.

Diversos autores han sugerido que las características anatómicas foliares prevalecientes en los bosques montanos pueden interpretarse como una respuesta directa a las condiciones nutricionales de los suelos (Small, 1972; Grubb, 1977; Tanner, 1977; Tanner y Kapos 1980; Givnish, 1984; Medina, 1984; Leal y Kappelle, 1991; Turner, 1994). Por ejemplo, se ha encontrado que cuando crecen sobre suelos con poca disponibilidad de fósforo y nitrógeno, las plantas presentan hojas muy gruesas, con parénquimas y cutículas bien desarrolladas (Chabot y Hicks, 1982). Esta combinación de características fue encontrada en los sitios más altos de este estudio, lo cual coincide con la posibilidad de que estos sitios, como se especuló más arriba, tengan deficiencias nutricionales, y que por lo tanto esta condición también juegue un papel importante en la determinación de la estructura de las hojas.

También parece haber una relación entre la influencia del viento y el tamaño de las hojas. Esta relación podría explicar en cierta medida los cambios irregulares que se observaron en este carácter a lo largo del gradiente altitudinal. Si bien hubo una tendencia general de disminución del área foliar conforme aumentó la altitud, algunos sitios no se conformaron con este patrón. En este sentido, el sitio S5 fue particularmente notable. En él, las hojas de las especies más importantes tuvieron en promedio los tamaños más pequeños de todos los sitios estudiados, lo cual podría relacionarse directamente con el hecho de que este lugar está más expuesto a vientos fuertes. En S3, sitio donde también se observó repetidamente una fuerte influencia del viento, se obtuvo un resultado similar, ya que la categoría de tamaño dominante fue la micrófila. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Kappelle (1996) y Sugden

(1982), aunque ellos encontraron una prevalencia de hojas notófilas en sitios con mucho viento.

Las interpretaciones acerca de la relación entre los patrones foliares y los factores ambientales hasta aquí discutidas son las más evidentes. No obstante, se esperaba, de acuerdo a los estudios previos relacionados con este tema, que otros caracteres foliares estuvieran relacionados con otras variables ambientales. A continuación se discuten algunas de las hipótesis acerca del valor adaptativo de los atributos foliares de los bosques montanos y que podrían ser válidas para las comunidades montanas húmedas de la Chinantla.

La presencia de cutículas gruesas ha sido interpretada como un carácter de protección, cuya función sería evitar la pérdida de nutrientes de las hojas (principalmente de fósforo y potasio) provocada por la lixiviación que éstas sufren cuando se condensa la niebla (Grubb, 1977). Además, se ha propuesto que las cutículas protegen a la hoja del efecto químico de la precipitación horizontal, la cual parece ser más ácida en los bosques montanos (Stadtmüller, 1987), y que protegen a los tejidos internos de los efectos nocivos de la radiación UV, la cual tiende a incrementarse con la altitud (Grubb, 1977; Jones, 1992; Flenley, 1995; Cavelier, 1996). Asimismo, se ha mencionado que las cutículas gruesas probablemente ayudan a disminuir los ataques de organismos epífilos y patógenos, así como a disminuir los niveles de daño por herbívoros (Choong *et al.*, 1992; Turner, 1994).

En el contexto de los bosques tropicales de tierras bajas, algunas características de la epidermis tales como grosores grandes de sus células y de las paredes celulares, y la presencia de varios estratos celulares, han sido interpretadas como caracteres de protección contra los altos niveles de radiación y la fuerte desecación a la que están expuestas las hojas de la parte alta del dosel (Roth, 1984). Aunque los ambientes particulares en los que se desarrollan los bosques montanos hace que las interpretaciones funcionales de las características epidérmicas antes mencionadas no se pueden extrapolar de manera directa a este tipo de comunidades, es posible que en ellas esta función adaptativa también sea importante. Alternativamente, se

ha sugerido que la epidermis puede proteger al mesófilo de la radiación UV, ya que en las células epidérmicas con frecuencia se almacenan compuestos como antocianinas, flavonoides y fenilpropanoides, los cuales absorben una gran cantidad de radiación de onda corta (Dietz y Hortung, 1995). Este efecto sería particularmente importante en las comunidades altas de los bosques montanos donde la radiación UV es muy alta (Grubb, 1977; Jones, 1992; Flenley, 1995; Cavelier, 1996). También se ha mencionado que las epidermis, junto con las cutículas, pueden funcionar como barreras mecánicas contra el ataque de organismos epífilos, herbívoros y patógenos. Además, Dietz y Hortung (1995) mencionan que la acumulación de alcaloides y compuestos fenólicos en las epidermis inhiben el crecimiento bacteriano y la germinación de esporas de hongos.

Las tendencias observadas para el tejido mesófilo, principalmente del parénquima empalizada, podrían estar relacionadas con incrementos en la fijación de CO<sub>2</sub>. La disminución de la resistencia a este gas asociada a un parénquima más grueso traería como consecuencia una alta tasa fotosintética por unidad de área en los periodos soleados, compensando los efectos negativos de la nubosidad sobre la intensidad de luz y la temperatura superficial (Grubb, 1977; Cavelier, 1996). Por lo tanto, se esperaría que las comunidades más frecuentemente cubiertas por niebla presentaran un mayor desarrollo del mesófilo. En este estudio el desarrollo más notable del mesófilo se observó en las comunidades más altas (S5, S7 y S6), aunque en éstas, de acuerdo con las observaciones de campo, la neblina parece ser menos frecuente en comparación con las comunidades más bajas.

Las interpretaciones adaptativas de las particularidades de los caracteres morfológicos aquí estudiados han sido apenas exploradas para bosques húmedos de montaña. Los patrones encontrados en ellos parecen ser muy constantes y en cierta medida los distingue claramente de los bosques de tierras bajas, lo cual sugiere que probablemente estos caracteres influyen en el desempeño de las plantas en estos ambientes. Un ejemplo del posible valor adaptativo

de las características morfológicas, en particular de la forma foliar y la filotaxia, fue ofrecido por Givnish (1984). Este autor propuso que ambos caracteres pueden estar asociados a la cantidad de follaje y a la exposición de las hojas; esto puede afectar directamente la cantidad de radiación que reciben las hojas en determinados ambientes, lo cual a su vez puede afectar directamente el balance de transpiración y fijación de CO<sub>2</sub>. Los cambios en los niveles de radiación a lo largo del gradiente altitudinal han sido señalados como uno de los factores ambientales más importantes en estos ambientes (Grubb, 1977). El estudio detallado de estas características constituye una interesante pero inexplorada línea de investigación en los bosques montanos.

Uno de los objetivos de este estudio era comparar los patrones foliares de las comunidades aquí estudiadas con otros bosques montanos. Estas comparaciones se presentan en las Tablas 13 y 14. Antes de hacer la comparación, sin embargo, es importante señalar una diferencia metodológica entre este estudio y otros. En éste, la caracterización foliar de las comunidades está basada en un número limitado de taxa, ya que sólo se consideraron las diez especies arbóreas más importantes de cada comunidad. Aunque se podría argumentar que la caracterización foliar por comunidad estaría incompleta, debe considerarse que al usar el valor de importancia como criterio de selección se eligieron las especies a las que corresponde la mayor cantidad de follaje en la comunidad. Por lo tanto, sus caracteres foliares son los más comunes y pueden ser considerados razonablemente como los representativos de la comunidad.

Las descripciones de características morfológicas para bosques montanos son escasas y por lo general no analizan su variación a lo largo de gradientes altitudinales. A pesar de esta limitante, se consideró que sería útil comparar las características morfológicas de las comunidades aquí estudiadas con las de otros bosques montanos, considerando un patrón foliar integral, combinando los resultados de las siete comunidades.

En la Tabla 13 se observa que existe una gran semejanza entre la morfología foliar de

Tabla 13. Características morfológicas foliares para distintos bosques montanos. LMRF=lower montane rain forest, UMRF=upper montane rain forest, BMM=bosque mesófilo de montaña.

Sitio	Fuente	Tamaño dominante	Tipo de hoja dominante	Tipo de borde dominante	Forma dominante
Nueva Guinea LMRF	Grubb 1977	notófilo	simple		
Nueva Guinea UPMRF	Grubb (1977)	micrófilo	simple		
Puerto Rico Elfin forest	Howard (1969)	micrófilo (57.6%)	simple	entero (70.2%)	
Macuira Colombia cloud forest	Sugden (1982)	micrófilo	simple		elíptica
Venezuela cloud forest	Kelly <i>et al.</i> (1994)	notófilo (31.6%)	simple		
Omiltemi México BMM	Meave <i>et al.</i> (1992)	mesófilo (81.6 %)	simple (81.8 %)	entero (63.6%)	
Talamanca, Costa Rica UMRF	Kappelle y Leal (1996)	notófilo (47.8%)	simple (85%)	entero (70%)	elíptica (50%)
Chinantla, México BMM	Este trabajo	micrófilo (39.1%)	simple (85%)	entero (60.2%)	elíptica (66%)

Tabla 14. Comparación de algunas características anatómicas entre las comunidades montanas aquí estudiadas y otros bosques montanos. LMRF=lower montane rain forest, UMRF=upper montane rain forest, BMM=bosque mesófilo de montaña. ND= no hay datos.

Sitio	Fuente	Altitud (m s.n.m.)	Espesor de la lámina ( $\mu\text{m}$ )	Cociente PEs/PP	Cutícula adaxial ( $\mu\text{m}$ )	Cutícula abaxial ( $\mu\text{m}$ )
Nueva Guinea LMRF	Grubb (1977)	2500	300	ND	5.5	2.6
Pico del Oeste, Puerto Rico Elfin forest	Howard (1969)	1050	380	2.0	6.4	3.3
Jamaica UMRF	Tanner y Kapos (1982)	1500	237	2.1	5.4	4.3
Talamanca, Costa rica	Leal y Kappelle (1991)	2975	220	1.4	ND	4.3
Nueva Guinea UMRF	Grubb (1977)	3300	376	3.5	7.4	3.5
Chinantla, México BMM	Este trabajo					
S1						
S2		1220	186	1.5	3.5	1.8
S3		1830	235	2.1	3.9	2.1
S4		2010	237	1.5	2.4	1.6
S5		2260	242	1.7	3.7	2.4
S6		2430	322	1.1	5.9	3.2
S7		2500	274	1.8	3.6	2.1
		2560	280	1.2	4.2	1.8

los bosques montanos de La Chinantla con los patrones encontrados en otros bosques similares. En general, en estos sistemas dominan las hojas simples, ya que están representadas en algunos sitios por más del 80% de las especies estudiadas. Este patrón coincide con los resultados de este trabajo, pues en La Chinantla el 85% de las especies presentaron este tipo de hojas. Sin embargo, si bien en todos los sitios esta condición fue dominante, cabe recordar que en S1 hubo tres especies entre las diez dominantes cuyas hojas son compuestas. Esta proporción no es frecuente en las comunidades montanas, sino que es más bien típica de los bosques tropicales de tierras bajas (Givnish, 1984; Bongers y Popma, 1990). Esto confirma, junto con las diferencias encontradas en las características morfométricas y anatómicas, que S1 tiene un mayor parecido con las comunidades de tierras bajas.

El tipo de borde más frecuente reportado para Pico del Oeste, Puerto Rico (Howard, 1969), Omiltemi, México (Meave et al., 1992) y Talamaca, Costa Rica (Kappelle y Leal, 1996) es el entero, lo que coincide con los resultados de este trabajo, ya que el 70.2% presentaron este tipo de borde. De hecho, este valor fue muy semejante a lo encontrado por Meave et al. (1992) en el bosque montano estudiado por ellos, ubicado a 2100 m s.n.m. Brown (1919; citado en Howard, 1969) observó que el porcentaje de especies que presentaban hojas con bordes enteros disminuye al incrementarse la altitud, y esto coincide con la tendencia observada en las especies de este trabajo.

Sugden (1982) y Kappelle y Leal (1996) encontraron que las hojas con formas elípticas son dominantes entre las especies de las comunidades montanas, lo que en general coincide con los resultados aquí presentados, aunque en La Chinantla el porcentaje de especies con este tipo de forma fue más alto (66%) que el reportado por Kappelle y Leal (1996) para los encinares montanos de Talamaca (50%). Por otra parte, varias especies de las incluidas en este trabajo presentaron ápices acuminados, modificados como punta de goteo; la frecuencia de este carácter disminuyó hacia altitudes mayores, lo que coincide con las observaciones realizadas por Grubb (1977).

Los resultados globales del área foliar de las comunidades aquí estudiadas concuerdan con los obtenidos en otros bosques montanos, incluyendo las tendencias altitudinales para esta variable. El tamaño dominante en las especies analizadas fue el micrófilo (39.1%), de manera semejante a lo observado en las comunidades montanas de Nueva Guinea (Grubb, 1977), de Pico del Oeste, Puerto Rico (Howard, 1969) y de Macuira, Colombia (Sugden, 1982; ver Tabla 13). La prevalencia de hojas pequeñas en estos bosques es uno de los rasgos fisonómicos que los distinguen de las comunidades de tierras bajas (Howard 1969; Grubb, 1977; Dolph y Dilcher, 1980; Tanner y Kapos, 1982; Givnish, 1984; Whitmore, 1984). En general, en La Chinantla el área foliar tiende a disminuir conforme aumenta la altitud, patrón que ha sido ampliamente documentado en la literatura en la descripción de diferentes comunidades montanas. Sin embargo, cuando se han analizado de manera cuantitativa los cambios del área foliar a lo largo de gradientes altitudinales, se ha establecido que si bien existe un decremento del área foliar, también existe una gran variación dentro de los diferentes pisos altitudinales (Dolph y Dilcher, 1980). Este patrón coincide con la variación del área foliar de los sitios aquí estudiados (v. Fig. 6), aunque también es obvio que la varianza se redujo considerablemente en los sitios más altos ubicados sobre la vertiente húmeda (S5 y S7).

Llama la atención que en el sitio S6, que también es uno de los más altos, se encontró una gran variación para esta característica. De hecho, este sitio no coincidió con muchas de las tendencias observadas para otros caracteres, por ejemplo, la densidad estomática y el peso específico. Esto pone de manifiesto las diferencias entre las comunidades vegetales ubicadas en un mismo piso altitudinal pero en distintas vertientes. Las diferencias en la distribución de los pisos vegetacionales de vertientes de un mismo sistema montañoso con diferentes condiciones de humedad han sido reconocidas ampliamente (Monasterio, 1978).

Aunque no se encontró una tendencia altitudinal significativa para el peso específico, es claro que los valores promedio más altos para esta variable fueron registrados en los sitios



S5 y S7. Esto es semejante a lo observado en los bosques montanos donde las comunidades ubicadas a mayor altitud presentan pesos específicos más altos en comparación con las comunidades de tierras bajas, registradas principalmente como una disminución en sus valores de área específica (Tanner, 1977). Estos cambios parecen depender directamente de la disminución de área foliar y el incremento de tejido en las hojas, lo cual trae como consecuencia un incremento en el volumen de intercambio gaseoso. Este puede ser un rasgo adaptativo importante en un ambiente cuya disponibilidad de CO<sub>2</sub> posiblemente es reducida.

En el caso de la densidad estomática, en este estudio se obtuvieron resultados que contrastan claramente con los patrones descritos en los bosques montanos de Nueva Guinea estudiados por Grubb (1977). En La Chinantla, esta variable morfométrica tendió a incrementarse con la altitud, mientras que en Nueva Guinea, donde los bosques se ubican a una mayor altitud, Grubb (1977) observó una menor densidad estomática en las especies de comunidades ubicadas a mayores alturas. Es preciso señalar que las diferencias aquí encontradas con respecto a la densidad estomática deben ser tomadas con cautela, debido a que en la mayor parte de los sitios no fue posible determinar esta característica para todas las especies, y por tanto es posible que los resultados promedio por comunidad no reflejen fielmente el cambio general de esta característica a lo largo del gradiente altitudinal. Los valores observados para este carácter en las comunidades altas son semejantes a los descritos para las hojas del dosel en los bosques de tierras bajas (Roth, 1984).

Los resultados del cociente largo/ancho de las comunidades estudiadas variaron entre 2.53 a 3.69. En general, éstos son más altos a los reportados por Roth (1984) para las hojas de los árboles del "cloud forest" de la Guayana venezolana, donde son del orden de 1.7 a 2.5.

La mayoría de los resultados anatómicos obtenidos en este trabajo están dentro de los intervalos reportados en otros estudios, y las tendencias altitudinales observadas para algunos caracteres fueron similares, particularmente en los espesores de la lámina foliar y de la cutícula adaxial, y en el cociente Pes/PP (ver Tabla 14).

El incremento del espesor de la lámina foliar hacia mayores altitudes es un fenómeno constante en los bosques montanos, y las comunidades aquí estudiadas no constituyen una excepción. Sin embargo, los valores promedio obtenidos fueron en general más bajos que los observados en los bosques montanos altos ("upper montane rain forest") de Nueva Guinea (Grubb, 1977) y de Puerto Rico (Howard, 1969), aunque los resultados de casi todos los sitios, excepto los de S1, fueron más parecidos a los obtenidos en las comunidades montanas de las "Blue Mountains", Jamaica (Tanner y Kapos, 1982) y a los de Talamanca, Costa Rica (Leal y Kappelle, 1994). Sobresale el hecho de que S1 presentó un valor promedio muy bajo que no es equiparable a los resultados típicos de los bosques montanos, aunque en los resultados de clasificación con base en estos caracteres S1 no quedó separado de las comunidades más bajas.

De manera similar, el cociente PEs/PP también disminuyó hacia altitudes mayores, lo cual coincide con lo observado en otras comunidades montanas por varios autores (1.4-3.5; Tabla 14). Sin embargo, en La Chinantla los valores promedio fueron en general más pequeños, lo que resalta el hecho de que en las comunidades aquí analizadas el desarrollo del parénquima en empalizada es más pronunciado que el del parénquima esponjoso. Por último, en general, los resultados de las cutículas de todos los sitios indican que éstas son ligeramente más delgadas en comparación con otras comunidades montanas (Tabla 14).

Como este estudio se basó en descripciones de las comunidades limitadas al conjunto de especies más importantes, los resultados no permiten ver directamente respuestas individuales de las especies. De hecho, este análisis queda fuera de los objetivos de este estudio. Sin embargo, el que algunas especies se hayan encontrado entre las diez más importantes en varios sitios permite explorar, aunque de manera preliminar, las respuestas foliares individuales de las especies al gradiente altitudinal. Las especies más ilustrativas para este fin fueron *Cleyera integrifolia* (que apareció en cinco sitios; de S3 a S7), *Symplocos* sp. (en cuatro sitios: de S4 a S7), y *Persea* sp. y *Vaccinium consanguineum* (en tres sitios cada

una: S2, S3 y S6 la primera; y S3, S5 y S7 la segunda). En general, los patrones individuales coincidieron con muchas de las tendencias encontradas a nivel de comunidad. Por ejemplo, el espesor de la lámina y el grosor de los parénquimas aumentaron con la altitud en *Vaccinium consanguineum*, y el peso específico tendió a aumentar con la altitud en *Persea* sp. y en *Symplocos* sp. En algunos casos, las diferencias fueron muy grandes aun entre sitios poco separados en altitud. El espesor de la lámina de *Ticodendron incognitum* se duplicó y los grosores de los dos parénquimas se triplicaron entre los sitios S1 y S2. En contraste, algunas especies mostraron tendencias exactamente opuestas a las mostradas por las comunidades. El área foliar de *Cleyera integrifolia* se incrementó de 15.7 cm<sup>2</sup> en S3 hasta 24.2 cm<sup>2</sup> en S7, lo que representa un aumento de más del 50% en el área de sus hojas en aproximadamente 500 m de altitud. Otros ejemplos de estas tendencias contrarias a las generales son la disminución del espesor del parénquima esponjoso en *Persea* sp. y la disminución de la densidad estomática en *Ticodendron incognitum*. Estos resultados señalan la necesidad de realizar estudios que exploren detalladamente la variación en los atributos de las plantas de manera individual a lo largo de gradientes altitudinales.

La gran heterogeneidad de las comunidades vegetales en las zonas montanas del trópico ha motivado a varios autores a proponer esquemas de clasificación de la vegetación que se desarrolla a lo largo de gradientes altitudinales. Generalmente éstos se han basado en aspectos de la estructura y de la composición de las comunidades, y se le ha dado menos peso a la morfología de las plantas y a la fisonomía en general. El estudio de la morfología, en particular la foliar, por ser tan buena indicadora del ambiente (Givnish y Vermeij, 1976), puede ser muy útil como una herramienta más para la delimitación de estas comunidades. En particular, en este estudio los análisis de clasificación realizados con base en características foliares distinguieron consistentemente dos grupos de comunidades y, además, casi siempre separaron las de baja elevación de las de sitios altos. No obstante, hubo algunas excepciones importantes, como fue el caso de los sitios S7 y S3, los cuales, dependiendo del grupo de

variables analizadas, se ubicaron alternadamente con los sitios de mayor o menor altitud, no permitiendo establecer un límite preciso entre zonas vegetacionales. A pesar de ello, en general los resultados sugieren que alrededor de los 2,300 a los 2,400 m s.n.m. se puede hacer una distinción entre bosques montanos bajos y altos. Esta delimitación coincidiría con la propuesta por Kappelle (1996) para los encinares montanos de Tlamanca, ya que dicho autor ubicó el límite entre los bosques montanos altos y los bosques montanos bajos aproximadamente a los 2,300 m s.n.m. En contraste, en algunas zonas más cercanas a los trópicos, los límites entre ambos tipos de bosque pueden encontrarse a altitudes mayores, incluso tan altas como 3,050 m en Nueva Guinea (Grubb, 1977). Por supuesto, esta posible separación entre comunidades de bosque montano en La Chinantla debe apoyarse en estudios detallados de los cambios en composición, estructura, patrones arquitecturales y fenológicos, entre otros aspectos, así como en una caracterización muy fina de las condiciones microclimáticas y edáficas.

Los resultados de este estudio permiten establecer las siguientes conclusiones. Las características foliares de las especies arbóreas más importantes de las comunidades húmedas montanas en La Chinantla presentaron, en general, cambios a través del gradiente altitudinal. Sin embargo, la magnitud y la dirección de estos cambios fueron diferentes en los tres grupos de variables analizadas (morfológicas, morfométricas y anatómicas). Los caracteres anatómicos presentaron los cambios más evidentes dependientes de la variación altitudinal; dentro de este grupo, los espesores de la lámina foliar, de los parénquimas (tanto en empalizada como esponjoso) y de las cutículas fueron los más sensibles al gradiente. Por otro lado, la irregularidad de los cambios observados para el área foliar sugiere fuertemente que ciertas condiciones ambientales, particulares de cada sitio, no relacionadas con el gradiente altitudinal, pueden determinar de manera importante las características foliares de la comunidad. La estrecha relación entre los patrones foliares y las variables ambientales confirma la importancia de los atributos foliares como indicadores de las condiciones del

ambiente físico, permitiendo establecer algunas hipótesis acerca de los factores que pueden ser importantes en la determinación de las características fisiológicas y estructurales de los bosques montanos. El estudio de la variación de las características foliares a lo largo de gradientes altitudinales es una herramienta útil en la diferenciación de las comunidades montanas, ya que permite generar un valioso cuerpo de información para establecer mejores clasificaciones de los bosques montanos de las regiones tropicales del mundo.

## LITERATURA CITADA

- Arriaga C., L. (1994) *Dinámica de Claros y Procesos de Regeneración en un Bosque Mesófilo de Montaña*. Tesis Doctoral (Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Ashton, P.M.S. y Berlyn, G.P. (1984) A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erythrobalanus*, Fagaceae) species in different light environments. *American Journal of Botany*, 81, 137-152.
- Aylett, G.P. (1985) Irradiance interception, leaf conductance and photosynthesis in Jamaican upper montane rain forest trees. *Photosynthetica*, 19, 323-327.
- Bayton, H.W. (1968) The ecology of an elfin cloud forest in Puerto Rico. 2.- The microclimate of Pico del Oeste. *Journal of the Arnold Arboretum*, 49, 419-430.
- Beard, J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology*, 36, 89-100.
- Bidwell, R.G.S. (1988). *Plant Physiology*. MacMillan, Nueva York.
- Bongers, F. y Popma, J. 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette*, 151, 354-365.
- Breceda S. C., A. y Reyes G., G. (1990) Composición florística de la vegetación secundaria inducida por actividades agrícolas en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera "El Triunfo", Tamaulipas, México. *Biotam*, 2, 30-41.
- Bruijnzeel, L.A., Waterloo, M.J., Proctor, J., Kuiters, A.T. y Kotterink, B. (1993) Hydrological observations in montane rain forest on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the Massenerhebung effect. *Journal of Ecology*, 81, 145-167.
- Burckley, R.C., Corlett, R.T. y Grubb, P.J. (1980) Are xeromorphic trees of tropical upper montane rain forests drought-resistant? *Biotropica*, 12, 121-136.
- Castellanos, E. A., Mooney, H. A., Bullock, S. H., Jones, C. y Robichaux, R. (1989) Leaf, stem and metamer characteristics for vines in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica*, 21, 41-49.
- Cavelier, J. (1996) Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. En: *Tropical Forest Plant Ecophysiology* (eds. Mulkey, S. S., Chazdon, R.L., Smith, A.P.), pp. 399-436. Chapman & Hall. Nueva York.
- Cavelier, J y Mejía, C. A. (1990) Climatic factors and tree stature in the elfin cloud forest of Serranía de Macuira, Colombia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 53, 105-123.
- Chabot, F. B. y Hicks, D. J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 229-259.
- Choong, M.F., Lucas, P.W., Ong, J.S.Y., Pereira, B., Tan, H.T.W. y Turner, I.M. (1992) Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist*, 121, 597-610.
- Colin, A.P. y Proctor, J. (1996) The causes of the altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei. *Journal of Ecology*, 84, 407-418.
- Dean, J. M. y Smith, A. P. (1978) Behavioral and morphological adaptations of a tropical plant to high rainfall. *Biotropica*, 10, 152-154.
- Dietz K. J. y Hortung W. (1995) The leaf epidermis: its ecophysiological significance. En: *Progress in Botany*. (eds. Behnke H. D., Lüttge H. V., Esser D. K., Kaderet B. J. W. y Gohinge M. M.), pp. 32-51. Springer-Verlag. Nueva York.
- Dilcher, D.L. (1973) A paleoclimatic interpretation of Eocene floras of Southeastern North America. En: *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. (ed. Graham A.), pp. 39-59. Elsevier, Amsterdam.
- Dolph, G. E. y Dilcher, D. L. (1980) Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica. *Biotropica*, 12, 91-99.

- Edwards, P.J. y Grubb, P.J. (1977) Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. 1. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. *Journal of Ecology*, 65, 943-969.
- Ewell, P.T. y Poleman, T. (1980) *Uxpanapa: Reacomodo y Desarrollo Agrícola en el Trópico Mexicano*. Instituto Nacional de Recursos Bióticos, Xalapa, Ver.
- Ferrusquía-Villafranca, J. (1993) Geology of Mexico: a synopsis. En: *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution* (eds. Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J.), pp.3-107. Oxford University Press. Nueva York.
- Flenley, J. R. (1995) Cloud forest, the massenerhebung effect and ultraviolet insolation. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. Hamilton, L.S., Juvik, J.O. y Scatena, F.N.), pp. 150-155. Springer-Verlag. Nueva York.
- García, E. (1973) *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Offset Larios, México, D.F.
- Gauch, H.G. (1982) *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press. Nueva York.
- Gentry, A. H. (1969) A comparison of some leaf characteristics of tropical dry forest and tropical wet forest in Costa Rica. *Turrialba*, 19, 419-428.
- Givnish, T.J. (1984) Leaf and canopy adaptations in tropical forests. En: *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics* (eds. E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes), pp. 51-54. Junk. La Haya.
- Givnish, T.J. y Vermeij, G.J. (1976) Sizes and shapes of liane leaves, *American Naturalist*, 120, 353-381.
- Grubb, P. J. (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 83-107.
- Hernández-X, E. 1977. Vegetación. En: *Recursos Naturales de la Cuenca del Papaloapan*. Tomo I. (eds. Tamayo, J.L. y Beltrán, E.), pp. 293-388. Instituto de Recursos Naturales Renovables. México, D.F.
- Hickey, J.L. (1973) Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, 60, 17-33.
- Howard, R.A. (1969) The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 8. Studies of stem growth and form, and of leaf structure. *Journal of the Arnold Arboretum*, 50, 225-267.
- Ingrouville, M. (1992) *Diversity and Evolution of Land Plants*. Chapman & Hall. Oxford.
- Jardel, E. J. (1991) Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco. *Tiempos de Ciencia*, 1, 9-26.
- Jiménez Ramírez, J., Contreras Jiménez, J.L., González Flores, R.E., Ocampo Antonio, R., Lozano Valdés, G. y Torres Reynoso, S. (1993) Plantas Vasculares. En: *Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México*. (eds. Luna Vega, I. y Llorente Bousquets, J.), pp. 127-250. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México y CONABIO, México D.F.
- Johansen, D. A. (1953). *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, Nueva York.
- Jones, H.G. (1992) *Plants and Microclimate. A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press. Oxford.
- Kapos, V. y Tanner, E.V.J. (1985) Water relations of Jamaican upper montane rain forest trees. *Ecology*, 66, 241-250.
- Kappelle, M. (1996) *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: Biodiversidad, Ecología, Conservación y Desarrollo*. Instituto de Biodiversidad y Universidad de Amsterdam. Wageningen.
- Kappelle, M. y Leal, M.E. (1996) Changes in leaf morphology and foliar nutrient status along a successional gradient in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Biotropica*, 28, 331-344.

- Kappelle, M., van Uffelen, J.C. y Cleff A.M. (1995) Altitudinal zonation of montane *Quercus* forests along two transects in the Chirripó National Park, Costa Rica. En *Ecology of Mature and Recovering Talamacan Montane Quercus forests, Costa Rica*. (Kappelle, M.) Tesis Doctoral, pp. 55-106. University of Amsterdam, Amsterdam.
- Kappelle, M y Zamora, N. (1995) Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamanca montane *Quercus* forests, Costa Rica. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. (eds. Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, E. y Lutein, J.L.), pp. 135-148. The New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Kelly, D.L.; Tanner, E.V.J.; NicLughadha, E.M., y Kapos, V. (1994) Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography*, 21, 421-440.
- Kitayama, K. (1995) Biophysical conditions of the montane cloud forest of Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. En: *Tropical Montane Cloud Forests* (eds. Hamilton, L.S., Juvik, J.O. y Scatena, F.N.), pp. 183-197. Springer-Verlag. Nueva York.
- Körner, C. (1989) The nutritional status of high altitudes: A worldwide comparison. *Oecologia*, 81, 379-391.
- Lauer, W. (1968) Problemas de la división fitogeográfica en América Central. En: *Geoecología de las Regiones Montañosas de las Américas Tropicales*. pp. 139-156. F. Duemmlers Verlag, Bonn.
- Lauer, W. (1978) La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes tropicales. En: *El Medio Ambiente Páramo*. (ed. Salgado-Labouriau, M.L.), pp. 29-45. Centro de Estudios Avanzados, Mérida, Venezuela.
- Leal, M.E. y Kappelle, M. (1994) Leaf anatomy of a secondary montane *Quercus* forest in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 42, 473-478.
- Leigh, E. G. (1975) Structure and climate in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6, 67-86
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. y Hartshorn, (1996) Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84, 137-152.
- Lipp, F.J. (1969) Ethnobotany of Chinantec Indians of Oaxaca, Mexico. *Economic Botany*, 7, 234-244.
- Long, A. y Heath, M. (1991) Flora of El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México: a preliminary floristic inventory and the plant communities of Polygon I. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional México, Serie Botánica*, 62, 133-172
- López-Paniagua, J. y Urbán, L.G. (1992) Ordenamiento ecogeográfico de una zona cálida húmeda: la región de Tuxtepec, Oaxaca. En: *Ecología y Manejo Integral de Recursos Naturales en la región de la Chinantla*. (Ed. Anta Fonseca, S.), pp 17-42. Friedrich Ebert Stiftung, México, D.F.
- Lorenzo S-A, L., Ramírez Roa, A., Soto Arenas, M.A., Breceda, A., Calderón, M.C., Cortez, H., Puchet, C., Ramírez, M., Villalón, R. y Zapata, E. (1983) Notas sobre la fitogeografía del bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre del Sur, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 44, 97-102.
- Luna-Vega, I., Almeida, L., Villers, L. y Lorenzo, L. (1988) Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 48, 35-63.
- Luna-Vega, I., Almeida, L., Villers, L. y Lorenzo, L. (1989) Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, Estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica*, 59, 63-87.
- Luna-Vega, I., Ocegueda Cruz, S. y Alcántara Ayala, O. (1994) Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto Biología Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica*, 65, 31-62.
- Martin, J.G (1993) Ecological classification among the Chinantec and Mixe of Oaxaca, Mexico. *Etnoecologica*, 1, 17-33.
- Martin, G. y Madrid, S. (1992) Ethnobotany, distribution, and conservation status of *Ticodendron incognitum* in northern Oaxaca, Mexico. *Journal of Ethnobotany*, 12, 227-231.



- Meave J., Soto, M. A., Calvo Irabién, L. M., Paz Hernández, H. y Valencia Ávalos, S. (1992) Análisis sinicológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 52, 31-57.
- Meave, J., Gallardo, C., Rincón, A., Otero, A. e Ibarra-Manríquez, G. (1994) La vegetación de La Chinantla, Oaxaca, México. En: *Libro de Resúmenes, VI Congreso Latinoamericano de Botánica*, p. 749, Mar del Plata, Argentina.
- Meave, J. A., Gallardo, C. y Rincón, A. (1996) Plantas raras del bosque mesófilo de montaña. II. *Ticodendron incognitum*. Gómez Laurito & Gómez, P. (Ticodendraceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 59, 149-152.
- Medina, E. (1977) *Introducción a la Ecofisiología Vegetal*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C.
- Medina, E. (1984) Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. En *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. (eds. Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C.), pp. 139-154. Junk, La Haya.
- Medina, E., García, V y Cuevas, E. (1990) Sclerophylly and oligotrophic environments between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forest of the upper Rio Negro region. *Biotropica*, 22, 51-64.
- Miranda, F. (1952) *La Vegetación de Chiapas*. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez. 2 vols.
- Miranda, F. (1960) Posible significación del porcentaje de géneros bicontinentales en América tropical. *Anales del Instituto de Biología, México*, 30, 117-150.
- Miranda, F. y Hernández-X., E. (1963) Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29-179.
- Monasterio, M. (1978) El páramo desértico en el Antiandino de Venezuela. En: *El Medio Ambiente Páramo* (ed. Salgado-Labouriau, M.L.), pp. 117-146. Centro de Estudios Avanzados, Mérida, Venezuela.
- Múgica A., F. J. (1994) *Diagnóstico Ecológico de la Comunidad de San Felipe Usila, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Peace, W. J. H. (1981) An investigation of the leaf anatomy, foliar mineral levels, and water relations of trees of Sarawak forest. *Biotropica*, 13, 100-109.
- Popma, J., Bongers, F. y Werger, M. J. A. (1992) Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. *Oikos*, 63, 207-214.
- Puig, H. (1976) *Vegetation de La Huasteca, Mexique*. Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique. México D.F.
- Puig, H., Bracho, R. y Sosa, V. (1983) El bosque mesófilo de montaña: composición florística y estructura. *Biótica*, 8, 339-359.
- Rincón G., A. (en preparación) *Estructura y Composición Florística de Algunas Comunidades de Vegetación Húmeda de Montaña en la Región de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rodrigo, A.L. (1984) *Geografía General del Estado de Oaxaca*. Carteles Editores. Oaxaca.
- Roth, I. (1984) *Stratification of Tropical Forest as Seen in Leaf Structure*. Junk. La Haya.
- Ruiz Jiménez, C.A. (1995) *Análisis Estructural del Bosque Mesófilo de Montaña de la Región de Huautla de Jiménez (Oaxaca), México*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Rzedowski, J. (1966) Vegetación del estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina*, 5, 5-291.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa. México D.F.
- Rzedowski, J. (1996) Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, 35, 45-64.

- Rzedowski, J. y Palacios-Chávez, R. (1977) El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla ( Oaxaca, México): una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 36, 93-123.
- Saldaña, A. y Jardel, E. J. (1991) Regeneración del estrato arbóreo en bosques subtropicales de montaña en la Sierra de Manantlán, México: estudios preliminares. *Biotam*, 3, 36-50.
- Santiago P., A.L. y Jardel P., E.J. (1993) Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam*, 5, 13-26.
- Sharp, E.R. (1941) The meaning and usage of the Mexican place-name "Chinantla". *Botany Museum Leaflets Harvard University*, 9, 101-116.
- Small, E. (1972) Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants. *Canadian Journal of Botany*, 50, 2227-2233.
- Stadmüller, T. (1987) *Los Bosques Nublados en el Trópico Húmedo*. Universidad de las Naciones Unidas. San José, Costa Rica.
- Sugden, A.M. (1982) The vegetation of the Serranía de Macuira, Guajira, Colombia: a contrast of arid lowlands and an isolated cloud forest. *Journal of the Arnold Arboretum*. 63: 1-30.
- Tanner, E.V.J. (1977) Four montane rain forests of Jamaica: A quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology*, 65, 883-918.
- Tanner, E.V.J. y Kapos, V. (1982) Leaf structure of Jamaican upper montane rain forest trees. *Biotropica*, 14, 16-24.
- Tinoco-Ojanguren, C. y Vázquez-Yanes, C. (1983) Diferencias en poblaciones de *Piper hispidum* bajo condiciones de luz contrastante en una selva alta perennifolia. *Biotica*, 8, 291-283.
- Turner, I M. (1994) Sclerophylly: primarily protective?. *Functional Ecology*, 8, 669-675.
- Turner, I. M., Ong, B. L. y Tang, H.T.W. (1992) Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malaysian heath community. *Biotropica*, 27, 2-12.
- van der Hammen, T. (1984) Temperaturas del suelo en el transecto Buritaca-La Cumbre. En: *Studies on Tropical Andean Ecosystems, Vol. 2. La Sierra de Santa Marta (Colombia). Transecto Buritaca-La Cumbre*. (eds. Van der Hammen, T.y Ruíz, P.M.). pp. 67-74. J.Cramer, Berlín.
- van der Wal, H. (1996) Modificación de la vegetación y el suelo por los chinantecos de Santiago Tlapepusco, Oaxaca, México. *Etnoecologica*, III, 37-57.
- Vázquez, G., J.A., Cuevas, G. R., Cochrane, T.S., Iltis, H.H., Santana M., F.J. y Guzmán H., L. (eds.). (1995) *Flora de Manantlán*. Botanical Research Institute of Texas, Fort Worth.
- Veneklaas, E. (1985) *Morphological Variation in Leaves of Three Ecologically Different Tree Species from Tropical Rain Forest*. Tesis de Maestría. Departament of Plant Ecology, State University Utrecht, Utrecht.
- Webster, C. L. (1995). The panorama of neotropical cloud forests. En: *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. (eds. Churchill, S.P., Balslev, H., Forero, E. y Lutein, J.L.). The New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Whitmore, (1984) *Tropical Rain Forest of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- Williams-Linera, G. (1991) Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores del campamento "El Triunfo", Chiapas. *Acta Botánica Mexicana*, 13, 1-7.
- Williams-Linera, G., Pérez-García, I. y Tolomé, J. (1996) El bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México. *La Ciencia y el Hombre*. 23, 149-161.
- Wyatt, R. y Antonics, J. (1981) Butterfly weed revisited: spatial and temporal patterns of leaf shape variation in *Asclepias tuberosa*. *Evolution*, 35, 529-542.
- Wolfe, J. A. (1971) Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 9, 27-57.
- Wolfe, J. A. (1993) *A Method of Obtaining Climatic Parameters from Leaf Assemblages*. U.S. Geological Survey Bulletin 2040, Washington, D.C.

- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, Nueva Jersey.
- Zuill, H.A. y Lathrop, E.W. (1975) The structure and climate of a tropical montane forest and an associated pine-oak-liquidambar forest in the northern highlands of Chiapas, Mexico. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 46, 73-118.

## APÉNDICE

Listado florístico de las especies incluidas en el estudio

### Annonaceae

*Guatteria galeottiana* Baill.

### Araliaceae

*Dendropanax arboreus* (L.) Decne. et Planch.

### Asteraceae

*Senecio uspantanensis* (Coulter) Greenm.

### Caprifoliaceae

*Viburnum hartwegii* Benth.

### Celastraceae

*Zinowiewia* sp. 1

### Clethraceae

*Clethra* sp. nov.

*C. galeottiana* Briquet

*C. integerrima* (Turcz.) González-Villareal

*Clethra* sp.

### Clusiaceae

*Rheedia edulis* (Seem.) Triana et Planch.

### Cornaceae

*Cornus disciflora* Moc. et Sessé ex DC.

### Cunoniaceae

*Weinmannia pinnata* L.

*W. tuerckheimii* Engl.

### Ericaceae

*Gaultheria odorata* Willd.

*Vaccinium consanguineum* Klotzsch

### Fabaceae

*Swartzia* sp.

### Fagaceae

*Quercus eugeniifolia* Liebm.

*Q. aff. oleoides*

*Quercus* sp.

### Hippocastanaceae

*Billia hippocastanum* Peyr.

### Juglandaceae

*Oreomunnea mexicana* (Standl.) J.F. Leroy

### Lauraceae

*Beilschmiedia ovalis* (Blake) C.K. Allen

*Cinnamomum* sp.

*Ocotea helicterifolia* (Meisn.) Hemsl.

Ocotea sp.  
 Persea sp.  
 Lauraceae sp. 2  
 Lauraceae sp. 16  
 Melastomataceae  
     *Miconia glaberrima* (Schltdl.) Naudin  
     *M. trinervia* (Sw.) D. Don ex Laud.  
 Monimiaceae  
     *Mollinedia viridiflora* Tul.  
 Myrsinaceae  
     *Myrsine juergensenii* (Mez) Lundell  
 Myrtaceae  
     *Calyptanthes schiedeana* O. Berg  
 Pinaceae  
     *Pinus chiapensis* (Mart.) Andersen  
 Rosaceae  
     *Prunus brachybotria* Zucc.  
 Rubiaceae  
     *Rondeletia acuminata* (Oerst. ex Standl.) Lorence et Cast.-Campos  
 Sabiaceae  
     *Meliosma* aff. *dentata* (Liebm.) Urb.  
 Sapindaceae  
     *Matayba oppositifolia* (A. Rich.) Britton  
 Solanaceae  
     Solanaceae no det.  
 Staphyleaceae  
     *Turpinia* sp.  
 Styracaceae  
     *Styrax glabrescens* Benth.  
 Symplocaceae  
     *Symplocos* sp.  
 Taxaceae  
     *Taxus globosa* Schltdl.  
 Theaceae  
     *Cleyera integrifolia* (Benth) Choisy  
     *Ternstroemia hemsleyi* Hochr.  
 Ticodendraceae  
     *Ticodendron incognitum* Gómez-Laur. et L.D. Gómez  
 Winteraceae  
     *Drimys granadensis* L. f.