

00576
13



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTUDIO DE LOS PATRONES ARQUITECTONICOS DE
ESPECIES ARBOREAS DE BOSQUE HUMEDO DE MONTAÑA
A TRAVES DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)
P R E S E N T A :
NOE VELAZQUEZ ROSAS



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

MÉXICO, D.F.

280530

2000.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



A Itzel y Xavier

RESUMEN

Se estudió la variación arquitectónica de *Drymis granadensis* y *Vaccinium consanguineum*, especies con una amplia distribución altitudinal en un bosque húmedo de montaña del sur de México, mediante un análisis alométrico y un análisis de sus patrones de ramificación en tres sitios con distinta elevación. Las características evaluadas para el análisis alométrico fueron: altura total y de la primera ramificación, diámetro de la base del tronco, diámetro del tronco a un décimo de la altura total, cobertura, profundidad de la copa y la longitud de la rama más larga; para el análisis de ramificación, las variables estudiadas fueron: índice de bifurcación, ángulos de bifurcación y longitud de las ramillas. Para ambas especies el cambio arquitectónico más importante se registró en las dimensiones de la copa y en los patrones de ramificación, aunque a lo largo del gradiente hubo diferencias entre las dos especies en términos de su arquitectura y en las tendencias de cambio mostradas por ellas. Los individuos de *Drymis granadensis* en el sitio bajo presentaron copas estrechas, un nivel bajo de ramificación y ramillas cortas, mientras que en los sitios medio y alto las copas fueron más grandes, y el nivel de ramificación fue mayor y las ramillas más largas; además, esta especie mostró una clara tendencia de disminución de la altura total de los árboles hacia mayores altitudes. En contraste, en el sitio bajo *Vaccinium consanguineum* presentó copas amplias, un bajo grado de ramificación y ramillas largas, en comparación con los sitios medio y alto, donde las copas fueron más pequeñas, el nivel de ramificación más elevado y las ramillas de varios órdenes de ramificación más cortas. El índice de bifurcación, como se calcula tradicionalmente, no fue sensible a las claras diferencias en los patrones de ramificación que existen entre estas especies; por ello, se propuso una modificación de este índice que tiene una mayor capacidad de mostrar las diferencias entre estos patrones. Los resultados indican

que la variación arquitectónica está asociada a los cambios estructurales de las comunidades vegetales a lo largo del gradiente altitudinal, y a los cambios ambientales que se presentan sobre este gradiente, en particular a la acción del viento y al régimen lumínico. Asimismo, sugieren que la variación en la morfología en las partes de las plantas es importante como respuesta a los cambios ambientales dependientes de la altitud, y que esta variación puede darse de manera diferencial entre especies y entre distintas partes de las plantas de una misma especie.

ÍNDICE

Resumen	v
Capítulo 1. Introducción	
1.1. Prólogo.....	1
1.2. La forma de las plantas: una característica importante para su desempeño.....	2
1.3. Alometría.....	7
1.4. Hipótesis y Objetivos.....	11
Capítulo 2. Métodos	
2.1 Zona de estudio.....	13
2.2 Selección de especies y sitios de estudio.....	15
2.3 Variables arquitectónicas.....	16
2.4 Análisis estadísticos.....	19
Capítulo 3. Resultados	
3.1 Variables arquitectónicas.....	21
3.2 Relaciones alométricas entre las variables arquitectónicas.....	23
3.3 Análisis de ramificación.....	27
Capítulo 4. Discusión.....	35
Literatura citada.....	48
Agradecimientos.....	52

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

1.1 Prólogo

En las zonas montañosas de las regiones tropicales se presentan dramáticas variaciones en las condiciones ambientales a cortas distancias a través de los gradientes altitudinales (Whitmore, 1984; Kappelle, 1996). Esta variación ambiental determina la existencia de condiciones de vida muy diversas para las plantas a lo largo de las laderas de las montañas, y esto hace que las comunidades vegetales de zonas montañosas sean sumamente heterogéneas en cuanto a su composición, fisonomía, estructura y patrones de características foliares.

A pesar de que son escasos los estudios sobre la variabilidad de la cubierta vegetal a lo largo de los gradientes altitudinales, se han documentado tendencias muy claras de cambios en la vegetación ligados a los cambios en altitud. Por ejemplo, la riqueza de familias y especies de las comunidades de plantas disminuye con la altitud (Whitmore, 1984; Kappelle y Zamora, 1995; Lieberman *et al.*, 1996). Asimismo, hay una gran heterogeneidad en la prevalencia de diferentes formas de vida asociada a este gradiente (Leigh, 1975; Grubb, 1977; Lieberman *et al.*, 1996). Entre los principales cambios en la estructura de la vegetación se han documentado la disminución de la talla de los árboles, el aumento en su densidad y el consecuente incremento del área basal total (Leigh, 1975; Grubb, 1977; Tanner, 1977; Lieberman *et al.*, 1996; Williams-Linera *et al.*, 1996). A nivel de los individuos, en las comunidades situadas a mayor altitud se han detectado reducciones considerables en el tamaño de las hojas, así como variaciones en la estructura anatómica foliar (Grubb, 1977; Dolph y Dilcher, 1980; Kapos y Tanner, 1985; Velázquez-Rosas, 1997).

La gran mayoría de los estudios sobre la variación de los atributos de las plantas tropicales a lo largo de gradientes altitudinales han sido abordados a nivel de comunidad, y muy pocos han analizado la variación de características morfológicas individuales para una o pocas especies a lo largo de este gradiente, a pesar de que este enfoque podría ser muy útil para aclarar las relaciones entre los cambios ambientales y las respuestas de la vegetación. Un ejemplo de este último tipo de estudios fue realizado por Geeske *et al.* (1994), quienes encontraron diferencias significativas en los caracteres foliares de *Metrosideros polymorpha* a través de un gradiente altitudinal. Debido a que en diversos bosques montanos se ha observado que un número considerable de especies se distribuyen en intervalos altitudinales amplios (Lieberman *et al.*, 1996), resulta de gran interés explorar si los cambios observados en los atributos de la vegetación a nivel de comunidad tienen un paralelo en la morfología individual en ese tipo de especies. Esta cuestión constituye el problema de investigación del presente estudio. La investigación analiza la variación de las características arquitectónicas de dos especies arbóreas, *Drymis granadensis* y *Vaccinium consanguineum*, a lo largo de un gradiente altitudinal en los bosques húmedos de montaña en la región de La Chinantla, mediante un análisis alométrico y de ramificación.

A continuación se presenta el marco teórico de la investigación conformado por dos secciones. En la primera de ellas se expone brevemente la importancia de la forma en el desempeño de las plantas; en la segunda se describe el concepto de alometría y se analizan ejemplos de este análisis cuantitativo de la arquitectura.

1.2 La forma de las plantas: una característica importante para su desempeño

La gran diversidad de formas que existen en las plantas ha sido un tema de interés histórico dentro de la ecología (Waller, 1986). Muchos trabajos han mostrado que la forma de las plantas, tanto la general como la de las partes que las integran, tiene una influencia fundamental en las actividades que regulan su desempeño. Estas actividades

pueden ser tan importantes como las relacionadas con la fijación de energía (Horn, 1971; Givnish, 1984; Medina, 1984; Veneklass, 1985; Koyhama, 1990; Medina *et al.*, 1991), el transporte de agua y translocación de fotosintatos (Farnsworth y Niklas, 1995; Farnsworth y van Gardingen, 1995), el soporte mecánico (Cástera Morlier, 1991; King, 1995), el uso y conservación de nutrientes (Dean y Smith, 1978; Grubb, 1977; Chabot y Hicks, 1980), la reproducción y dispersión de semillas (Waller, 1992), y la interacción con otros organismos (competencia y herbivoría; Harper, 1981; Dirzo, 1984). Por todo esto, se ha considerado que la forma es uno de los atributos más importantes para el desempeño de las plantas (Bell y Tomlinson, 1980; Harper, 1981; Waller, 1986; Collado-Vides, 1997).

La manera en la que están constituidas las plantas determina los límites de su desempeño, porque la habilidad para desarrollar muchas de sus actividades está basada en el diseño de sus sistemas funcionales (Givnish, 1984; Bell, 1991; Wainwright, 1994). De esta forma, el estudio de la morfología es de gran ayuda para entender las relaciones ecológicas de las plantas (Wainwright, 1994). La premisa teórica que subyace estas interpretaciones es que existe una relación inseparable entre la forma y una o varias funciones específicas relacionadas con el desempeño de las plantas en determinados ambientes (Farnsworth y Niklas, 1995). Este enfoque de morfología funcional trata de entender los mecanismos de interacción entre la forma y el ambiente, incluyendo las ventajas y restricciones que la forma impone para el desempeño ecológico de las plantas (Wainwright, 1994; Zavala, 1997).

En general, podemos considerar que el desarrollo de las plantas es un proceso de iteración de una unidad básica denominada módulo (Hallé *et al.*, 1978; Bell, 1991). El módulo se define como el producto del crecimiento y la diferenciación de un meristemo apical y está constituido por una sucesión de metámeras (White, 1979); estas últimas están integradas por un entrenudo, estructuras foliares y sus meristemas axilares. Las metámeras presentan varios meristemas intracaulinares, uno axilar y numerosas células meristemáticas. Los módulos de un mismo individuo genético

pueden mostrar diferencias marcadas en cuanto a su forma y dimensiones; en plantas clonales, esta diferenciación ha sido ampliamente reconocida y tiene importantes efectos en la integración total de los módulos (Hara *et al.*, 1993). El número de módulos y la manera en que se distribuyen dan como resultado la forma (arquitectura) general de la planta (Waller, 1986). Desde un punto de vista demográfico, Harper y Bell (1979) consideran que la forma está determinada por el nacimiento y muerte de los módulos y por la distribución de los módulos nuevos que nacen y de los módulos viejos que mueren. De esta manera, la arquitectura es el resultado del crecimiento y de la disposición espacial de los módulos y, en última instancia, de la dinámica de los meristemos exitosos (Noble y Harper, 1979).

Las diferencias morfológicas entre las distintas especies están determinadas, en primer lugar, por su identidad genética; en segundo lugar, por las respuestas diferenciales a los factores ambientales (plasticidad fenotípica), las cuales varían dependiendo de las especies; y en tercer lugar, por las restricciones mecánicas y fisiológicas que determinan los alcances del desarrollo de los patrones morfológicos (Waller, 1992; Farnsworth y Niklas, 1995). El estudio de estos patrones ha sido abordado considerando dos enfoques principales: el estático u organográfico y el de los modelos arquitectónicos. En el primero se describe la morfología sin considerar los patrones de crecimiento, mientras que en los modelos arquitecturales se integra el aspecto dinámico del crecimiento. Ambos enfoques son complementarios y son indispensables para interpretar las diferentes formas del desarrollo vegetal (Pérez-García, 1993). King (1990) menciona que las repercusiones de la arquitectura de las plantas, en cuanto a su desarrollo y desempeño, pueden ser analizadas considerando enfoques estáticos y dinámicos. En este contexto, el punto de vista estático enfatiza los costos y los beneficios asociados con los patrones de ramificación y arreglo de las hojas (Küppers, 1989; King, 1990); mientras que el dinámico considera la configuración de un momento determinado como un punto a lo largo de una trayectoria

de crecimiento. Esta configuración garantiza la supervivencia de los organismos a la siguiente fase de desarrollo (Kohyama, 1987).

Los modelos arquitecturales son un análisis cuantitativo de un patrón morfológico definido genéticamente. Bajo este punto de vista, la arquitectura de las plantas puede ser definida como la expresión del modelo abstracto de crecimiento de las plantas, en cualquier tiempo del desarrollo. Hallé *et al.* (1978) describieron 23 modelos arquitectónicos para árboles, basados en el reconocimiento de las variantes entre los ejes de crecimiento, en la orientación de los renuevos y en la posición de las inflorescencias. Cada uno de ellos representa una alternativa en su historia evolutiva y una solución diferente a las distintas fuerzas de selección, aunque también pueden ser caracteres neutros sin valor adaptativo. Las interpretaciones ecológicas de estos modelos arquitectónicos, en términos generales, deben ser analizadas con cautela, ya que modelos diferentes pueden dar como resultado copas con formas similares o un mismo modelo puede producir diferentes formas de copas, dependiendo de la elongación y los ángulos de bifurcación de las ramas (Waller, 1986). A continuación se presentan algunos ejemplos que analizan la arquitectura de los árboles, relacionándola con las variables ambientales y sus posibles implicaciones en su desempeño.

Una de las características arquitecturales de los árboles que ha recibido mucha atención es la geometría de las copas, ya que ésta determina en gran medida la captación de energía solar, CO₂ y agua (Horn, 1971; Farsworth y Gardingen, 1995; Kuuluvainen, 1998). El número de ramas, su longitud, los ángulos de bifurcación, los patrones de ramificación y la manera en que se arregla el follaje determinan la forma general de la copa, por lo cual varios investigadores han centrado sus estudios en estas características. Horn (1971) estableció que el número de estratos de las copas podría estar directamente relacionados con la eficiencia en la captación de energía luminosa. De esta manera, él sugiere que los árboles que presentan copas integradas por muchos estratos de hojas deberían ser más eficientes en ambientes con un nivel de radiación alto, en comparación con árboles que tuvieran el follaje en un solo estrato. De modo

contrario los árboles en los que el follaje se arregla en un solo estrato, en el borde de la copa (uniestratificadas), serían más eficientes en ambientes con menor radiación que los que tuvieran varios estratos. Estos patrones arquitectónicos han sido descritos en árboles y arbustos de distintos tipos de vegetación (Waller, 1986; Küppers 1989). Spurr y Barnes (1980) destacan que la forma decurrente de la copa de árboles caducifolios, por ejemplo algunos encinos, los maples y los olmos, provocan que las hojas estén más separadas entre sí, considerando que las hojas de estos árboles son de tamaños más o menos grandes. Esta separación interfoliar permitiría que la exposición de la lámina fuera total, resultando en una mayor captación de luz. Fisher y Honda (1979a,b) analizaron la geometría de la copa de *Terminalia catappa* mediante modelos que se basan en los patrones de bifurcación de las ramas, los cuales se basan en mediciones del ángulo de bifurcación. Ellos concluyeron que en las copas de esta especie, los ángulos que permiten una mayor bifurcación de las ramas favorecen una máxima exposición de las hojas, lo que permite que los árboles puedan captar mayor cantidad de energía luminosa.

Los patrones de ramificación son una característica importante en la forma de la copa e influyen en la captación de luz. Estos patrones pueden variar entre individuos de la misma especie dependiendo del ambiente lumínico en el que se desarrollen las plantas. Steingraeber *et al.* (1979) determinaron que para árboles juveniles de *Acer saccharum* los patrones de ramificación difieren significativamente dependiendo de la intensidad lumínica del ambiente; ya que en sitios abiertos la ramificación de las copas es mayor en comparación con los sitios cerrados. Martínez-Sánchez (1993) encontró resultados similares para tres especies arbóreas de un bosque tropical lluvioso.

Spurr y Barnes (1980) sugirieron que las copas cónicas de los pinos podrían contrarrestar los efectos mecánicos de las nevadas. En contraste, Waring y Franklin, (1979) mencionan que este tipo de copas ayudarían a captar una mayor cantidad de energía lumínica difusa durante el invierno, cuando el ángulo de incidencia de los rayos solares es bajo, en los bosques de latitudes altas; además, esta forma favorece

que las hojas de las partes altas, donde se registran las tasas fotosintéticas más elevadas, no sean sombreadas por las ramas de los árboles vecinos (Waller, 1986). Kuuluvainen (1998) estableció que las copas estrechas de *Picea abies* favorecen un alto índice de área foliar debido a que presentan una alta densidad de hojas por unidad de volumen, lo cual favorece una mayor captación de energía solar, porque el patrón de ramificación da lugar a un nivel muy bajo de autosombreado de las hojas. Además, el autor señaló que la forma de la copa en esta especie puede favorecer densidades poblacionales altas debido a sus bajos requerimientos de espacio. Otros autores señalan que la forma de la copa, en estados juveniles, afecta la dinámica de crecimiento y afecta la competencia entre especies, por ejemplo en *Picea jezoensis* y *Abies sachaliensis* (Kubota y Hara, 1996). Por otro lado, en el sureste de Estados Unidos se ha descrito que en árboles de juníperos y pinos piñoneros se presentan copas compactas y redondas que están asociados a las altas temperaturas y al déficit de humedad del ambiente (Spurr y Barnes, 1980).

Además de la relevancia teórica que representa el estudio de las variaciones morfológicas en las plantas, la necesidad de su análisis también tiene fuertes justificaciones prácticas, pues el conocimiento de los ecotipos propios de determinados ambientes debe ser considerado en los trabajos de restauración de las áreas alteradas (Wanntorp, 1983; Hogan, 1996).

1.3 Alometría

Tradicionalmente el concepto de alometría se entiende como el estudio de las variaciones de las formas orgánicas y de los procesos correlacionados con su tamaño, aunque es muy común encontrar diversas interpretaciones de este concepto. De acuerdo con Niklas (1994), el uso del término alometría generalmente tiene dos significados: primero, el crecimiento de una parte de un organismo con relación al crecimiento total del organismo o de algunas de sus partes, y segundo, el estudio de las consecuencias del tamaño sobre las formas orgánicas y sus procesos. Además puede

tener otra connotación, más específica, derivada del concepto de similitud geométrica. Ésta resulta cuando en una serie de objetos de diferentes tamaños, la geometría y la forma se conservan. La similitud geométrica se usa frecuentemente como una hipótesis nula en tratamientos empíricos o analíticos de fenómenos alométricos. El mismo autor agrega que la interpretación más errónea de la alometría es la suposición de que el tamaño es la fuerza fundamental de los cambios orgánicos correlacionados con la forma y los procesos; en su opinión, esto es altamente dudoso porque las correlaciones entre el tamaño, la forma, la estructura, la composición química y otras variables biológicas se integran de distinta manera en los diferentes niveles de organización. Por lo arriba mencionado, Niklas (1994) propone que la alometría debe ser interpretada como un análisis de escalas, entendiendo por escala la proporción de la representación de un objeto o sistema que lleva al prototipo del objeto o del sistema; por lo tanto, la alometría podría ser vista como “un balance entre la forma y los procesos”.

Las herramientas matemáticas utilizadas para este tipo de descripciones cuantitativas, como una primera aproximación, son los análisis de regresión y correlación, siendo los más utilizados los de regresión. Riska (1991) y Niklas (1994) presentan discusiones más completas sobre el uso de los modelos de regresión en los análisis alométricos.

En la siguiente sección de este apartado se analizan algunos estudios que hacen uso de los análisis alométricos para describir la forma de las plantas y las interpretaciones ecológicas que de ellos se desprenden. A pesar de que en la actualidad la aplicación de este enfoque se ha generalizado en diferentes grupos de plantas y ha sido aplicado en distintos niveles de organización, sólo se presentan trabajos que se han realizado con árboles de distintas comunidades vegetales, ya que ésta es la forma de crecimiento de interés en este estudio.

Algunos trabajos han analizado las relaciones alométricas de los patrones de ramificación, considerando las restricciones mecánicas e hidráulicas que son impuestas por estos patrones (Cástera y Molier, 1991; Farnsworth y Gardingen, 1995). Los

resultados de estos trabajos sugieren que la geometría de los árboles responde a un diseño mecánico funcional, que tiene implicaciones en la captación de luz y del agua necesaria para la translocación de nutrimentos. La estabilidad mecánica tiene importantes repercusiones ecológicas porque determina la probabilidad de daño y la tasa de elongación de los árboles, debido a que se requiere un determinado diámetro para un determinado incremento en la altura (King, 1990). McMahon (1973) estableció una función teórica donde el diámetro del tronco se incrementa en una potencia de 1.5 de la altura del árbol, función que sólo considera los efectos de la gravedad sobre la estabilidad de los árboles. Quizá por ello, en muchas especies de árboles esta función no se cumple, ya que el modelo no contempla los efectos de otras fuerzas causantes de daño en los árboles, tales como la caída de ramas y los huracanes (King, 1991a), ni las diferencias en las propiedades físico-químicas de las maderas (Niklas, 1994).

King (1991b) analizó las diferencias arquitectónicas que presentan algunas especies arbóreas durante su desarrollo en tres comunidades boscosas. Para especies de dosel en bosques tropicales, los individuos juveniles presentan copas estrechas y tallos delgados en relación a la altura que presentan, pero cuando alcanzan las tallas adultas tienen copas amplias y se incrementa el grosor de los tallos en relación a la altura, lo que incrementa su estabilidad. De manera contraria, en los bosques templados, y al menos para las dos especies de coníferas analizadas, los individuos juveniles presentaban copas amplias con tallos gruesos, y en estado adulto presentaban copas estrechas y una reducción en la estabilidad respecto a la altura. Por último, en el caso de tres especies de maples, las relaciones entre estas variables permanecen constantes entre juveniles y adultos. Estas diferencias fueron explicadas en términos de los costos y beneficios de sus relaciones alométricas particulares asociadas al tamaño de hoja y la estatura adulta de los árboles.

También han sido estudiadas las diferencias arquitectónicas que se presentan entre las especies con historias de vida distintas de una misma comunidad, así como las que se presentan durante el desarrollo de una misma especie. Kohyama (1987),

Kohyama y Hotta (1990) y King (1990) analizaron las relaciones alométricas en árboles juveniles del sotobosque de un bosque tropical lluvioso. Estos autores encontraron importantes diferencias entre dos patrones arquitectónicos. Para las especies que desarrollan su ciclo de vida en el sotobosque, el desarrollo del grosor del tronco y el crecimiento de las ramas laterales es muy marcado en comparación con el desarrollo en la altura del tronco. Además, las hojas son de tamaños grandes y generalmente se arreglan en un solo estrato. Este patrón favorecería una mayor captación de energía luminosa en este ambiente sombrío. Los árboles del dosel presentan un comportamiento distinto, pues desarrollan troncos más altos con diámetros menores y el desarrollo de las ramas laterales es reducido, dando como resultado copas estrechas; este patrón podría favorecer el crecimiento hacia las partes altas del dosel. Patrones similares fueron encontrados por King (1995) en La Selva y por Shin-Ichiro y Kohyama (1997) en especies de un bosque lluvioso templado en especies de dosel y sotobosque de tallas similares. Estos autores mencionan que estas diferencias están relacionadas con la sensibilidad de las plantas a la luz y con sus historias de vida.

Para *Cecropia obtusifolia*, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1992) describen los cambios alométricos que se presentan a lo largo de su desarrollo. En esta especie el área foliar se incrementa con la altura de la planta hasta que se inicia la reproducción, momento en el cual empieza a decrecer esta variable. La relación entre el diámetro y la altura permanece constante en individuos juveniles, pre-reproductivos y adultos, manteniendo la posibilidad de crecer en altura con el mismo patrón. Sin embargo, el factor de seguridad del modelo de estabilidad decrece con la altura por la baja densidad de su madera y por tener el tronco hueco. Los autores sugieren que estas dos últimas características pueden promover los procesos de senilidad y determinarían la corta longevidad de esta especie en el bosque tropical de Los Tuxtlas.

Sterck y Bongers (1998) describen los cambios alométricos asociados al desarrollo de tres especies de un bosque tropical lluvioso: *Dicorynia guianensis*,

Youacapoua americana y *Goupia glabra*. Para las tres especies ellos encuentran que con el desarrollo, la altura, el tamaño de copa y la resistencia al viento se incrementan en relación con el diámetro del tronco. El factor de seguridad disminuye hasta un mínimo en el cual se incrementa en los individuos más gruesos, mientras que el coeficiente ancho de copa/altura no cambia con la ontogenia. Los autores relacionan las diferencias en alometría y en el diseño mecánico entre especies con la estatura adulta de cada especie. King (1995) presentó conclusiones similares a las de estos autores; además, agrega que las diferencias en la alometría de las especies pueden influir en la densidad de los árboles y la estructura del bosque en La Selva, Costa Rica.

1.4 Hipótesis y Objetivos

De acuerdo con los patrones de variación estructural en las comunidades arbóreas de los bosques montanos a lo largo de gradientes altitudinales, se planteó la siguiente hipótesis general para las especies de estudio. En primer lugar, se esperaba un decremento en la altura total de los árboles como se manifiesta en las comunidades que se desarrollan a lo largo del gradiente. Este cambio seguramente condicionaría una variación en las relaciones alométricas entre los caracteres arquitectónicos; en particular los asociados con diámetro del tronco, el área y la profundidad de la copa, entre otros. También se esperaban cambios en las dimensiones y forma de la copa de los árboles.

En los sitios de baja elevación se esperaban copas más amplias, mientras que en los sitios altos copas más compactas. Esto podría estar asociado con un cambio en los patrones de ramificación, en los niveles de ramificación, en los ángulos de bifurcación y variación en la longitud de las ramillas de los diferentes órdenes de ramificación. En general, se esperaba que las copas amplias presentaran un número menor de órdenes de ramificación, y que en ellos las ramillas fueran más largas y los ángulos de bifurcación amplios; mientras que para las copas compactas se esperaban que tuvieran un mayor número de órdenes de ramificación, con ramillas cortas y ángulos de bifurcación

pequeños. Estos cambios en los patrones de ramificación serían consistentes con los tamaños de las hojas de las dos especies, ya que en los sitios bajos son más grandes que en los sitios altos (Velázquez-Rosas, 1997).

Para probar estas hipótesis se estableció el siguiente objetivo general: conocer la variabilidad de las características arquitectónicas de dos especies arbóreas a lo largo de un gradiente altitudinal, con el propósito de identificar la manera en que los árboles responden a la variación ambiental establecida por este gradiente.

Los objetivos particulares de la investigación fueron:

1. Describir la variabilidad de los atributos arquitectónicos de dos especies arbóreas de bosque húmedo de montaña, *Vaccinium consanguineum* y *Drymis granadensis*, a través de análisis alométricos y de ramificación.
2. Analizar la relación entre la variabilidad de estos caracteres y el ambiente en una zona tropical húmeda con notables diferencias de altitud.

CAPÍTULO 2

MÉTODOS

2.1 Zona de estudio

La zona de estudio está localizada en la Sierra Norte de Oaxaca, en la región de La Chinantla. Los sitios de estudio se ubicaron en los bosques primarios de los terrenos pertenecientes al poblado de Santa Cruz Tepetotutla. Este poblado se encuentra situado en el extremo suroeste del municipio de Usila, distrito de Tuxtepec (Fig. 1). Sus límites correspondientes a la parte más alta coinciden con el parteaguas de la sierra, ubicado a una altitud de 2700 m, estos terrenos forman parte de la cuenca del río Perfume, que es un afluente primario del Papaloapan. Al sureste tienen su límite con el poblado 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 presenta un relieve muy accidentado, con fuertes pendientes (en promedio alrededor de 40°), en donde hay afloramientos de rocas metamórficas. Los suelos son someros, de colores oscuros y con abundante materia orgánica.

Debido a la ausencia de estaciones meteorológicas 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 los sitios donde se realizó el trabajo. La precipitación media anual es de aproximadamente 5800 mm, y la temperatura media anual es de 16.7°C. La neblina es un factor muy importante porque mantiene la atmósfera saturada durante gran parte del año, ya que en promedio se registraron menos de 50 días despejados al año. El clima correspondiente a estos datos, según la clasificación de

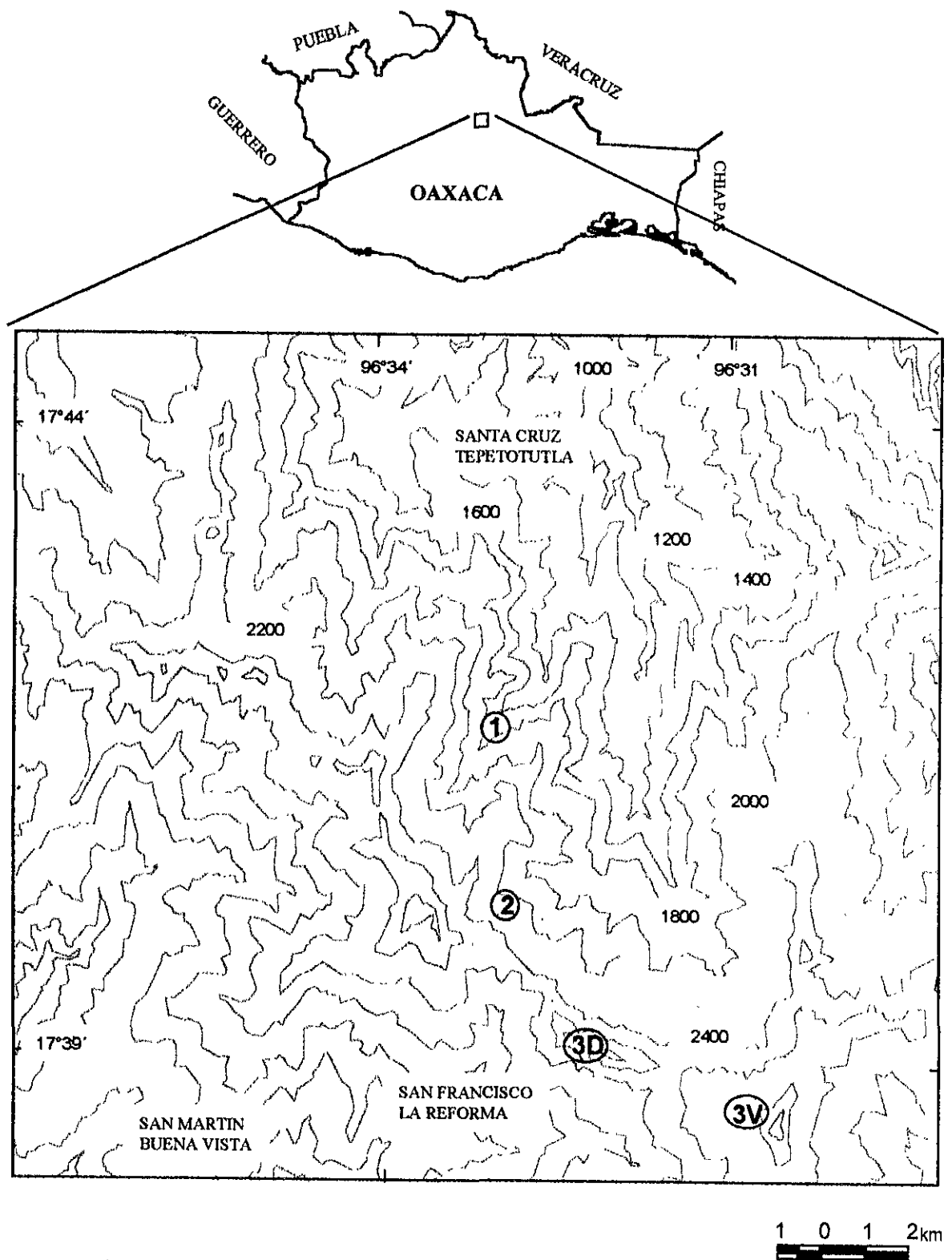


Figura 1. Localización de los sitios de estudio. Los sitios 1 y 2 fueron los mismos para las dos especies, mientras que el tercero fueron dos localidades distintas, 3D para *Drymis granadensis* y 3V para *Vaccinium consanguineum* 2700.

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 orden de 40 mm y con una oscilación anual de temperaturas medias mensuales menor de 5°C.

La vegetación presente en la región de 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.). Aunados a estos cambios se han detectado patrones de variación en las características foliares de estas comunidades a lo largo de este gradiente (Velázquez-Rosas, 1997). De manera preliminar la vegetación de esta zona ha sido caracterizada por Meave *et al.* (1994), quienes reconocieron entre los 1000 y 1400 m s.n.m. como tipo de vegetación dominante a la selva alta perennifolia de montaña y por encima de los 1400 m al bosque mesófilo de montaña. Aunque no existe una estimación reciente del grado de deforestación en los terrenos del poblado, se puede calcular que más de la mitad, o incluso quizá las tres cuartas partes de la zona, están cubiertas por bosques primarios.

2.2- Selección de especies y sitios de estudio

Para evaluar la variación arquitectónica de las especies arbóreas a lo largo de un gradiente altitudinal se seleccionaron dos especies, *Vaccinium consanguineum* Klotzch (Ericaceae) y *Drymis granadensis* L. F. (Winteraceae); de aquí en adelante, las dos especies serán referidas por su epíteto genérico. La elección de estas especies, de entre un grupo de seis especies para las que era factible realizar el análisis por su amplia distribución altitudinal, estuvo basada en dos aspectos principales: *i*) ambas especies se presentaban con mayor frecuencia a lo largo del gradiente altitudinal, y *ii*) fueron especies que se reconocían en el campo con relativa facilidad, ya que para otras especies (*e.g.* *Symplocos*) la identificación frecuentemente causaba confusión. La base de datos de colecta (Meave *et al.*, 1995) y los análisis de distribución altitudinal de

géneros de esta zona (C. Gallardo, en prep.) muestran que los intervalos altitudinales de distribución de estas especies son amplios. *Vaccinium* se distribuye desde los 920 a los 2800 m y *Drymis* de los 1400 a los 2800 m. Ambas especies presentan valores de importancia relativos altos en varias comunidades a lo largo del gradiente altitudinal, principalmente por encima de los 2000 m (A. Rincón, en prep.). Para el caso de *Vaccinium* se ha mostrado que existen cambios en su estructura foliar a lo largo del gradiente altitudinal (Velázquez-Rosas, 1997). Los espesores de la lámina foliar y de los parénquimas se incrementan conforme aumenta la altitud, mientras que el área foliar disminuye. Es posible que estos cambios estén asociados con cambios en sus características arquitectónicas.

Los sitios de estudio fueron seleccionados después de realizar numerosos recorridos por la zona. En éstos se verificó la distribución altitudinal y la abundancia de las especies en las comunidades en las que estaban presentes, y además se evaluó la accesibilidad de cada sitio. De esta manera, se eligieron tres localidades de estudio para cada una de las especies, ubicadas en diferentes pisos altitudinales. Una de baja altitud, localizada a 1750 m; otra en una altitud media (2250 m) y la tercera quedó ubicada a los 2700 m (Fig. 1). En caso de los sitios correspondientes a la altitud baja y media, la medición de los atributos arquitectónicos para las dos especies se realizó en una sola localidad, mientras que en el sitio de mayor altitud el registro se llevó a cabo en dos localidades diferentes, una para cada especie.

2.3 Variables Arquitectónicas

En cada sitio de estudio se seleccionaron 20 individuos por especie. Los criterios de selección fueron: individuos adultos de una altura ≥ 4 m y que no presentaran algún tipo de daño o deformación en su estructura. Para cada individuo se midieron las siguientes características (Fig. 2).

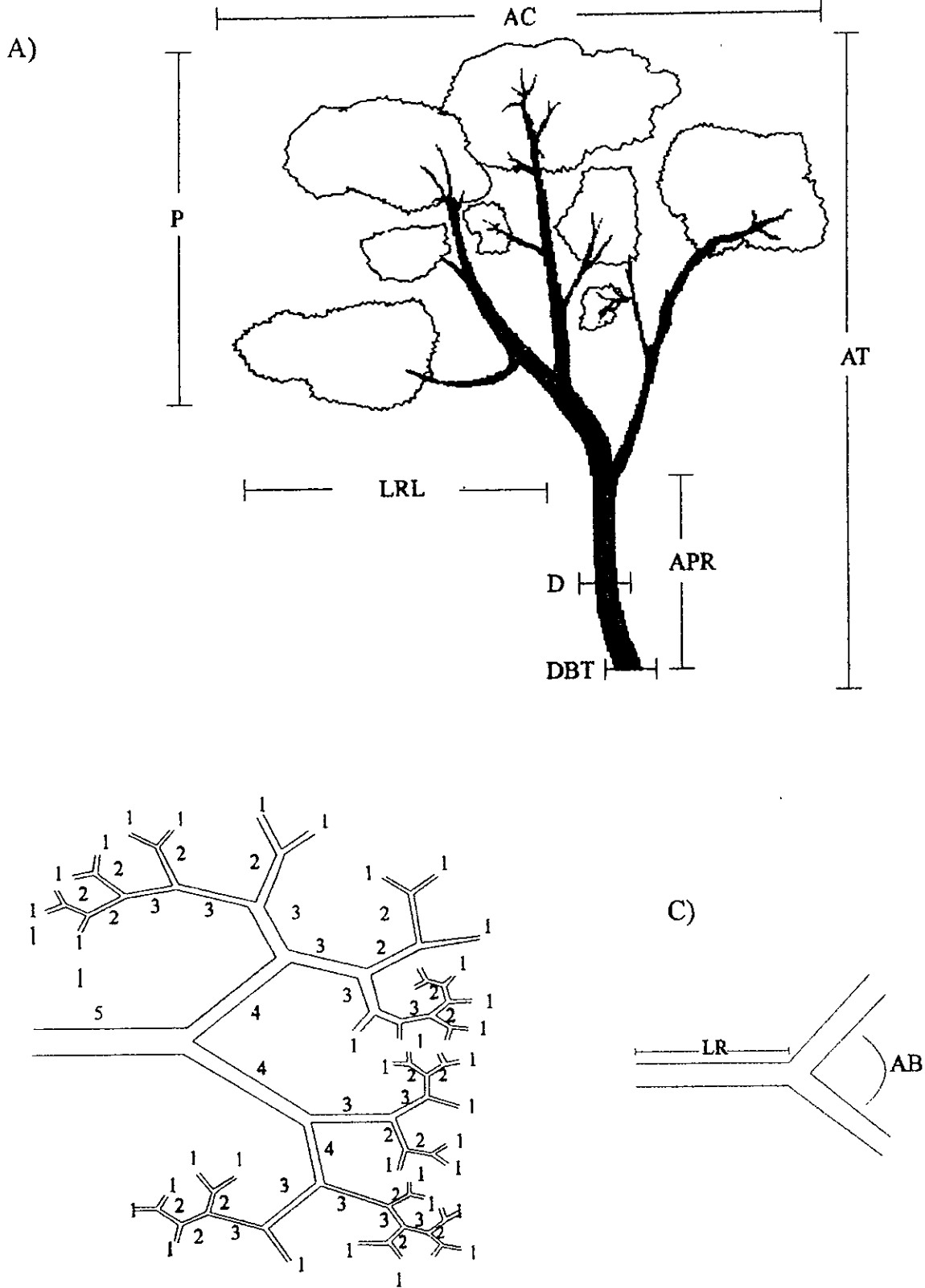


Figura 2. A) Variables arquitectónicas, AT= altura total, AC= ancho de copa, APR= altura de la primera ramificación, D= diámetro del tronco a un décimo de altura, DBT= diámetro de la base del tronco, LRL= longitud de la rama más larga, P= profundidad de la copa. B) Designación de órdenes de ramificación (ver texto). C) LR= longitud de la ramilla y AB=ángulo de bifurcación.

Altura total del árbol (AT). La altura de los árboles fue determinada con la ayuda de una pistola Haaga, la altura máxima fue considerada como el punto más distal en que se pudiera distinguir un renuevo del árbol.

Altura de la primera ramificación (APR). Se midió desde la base del árbol hasta el sitio de inicio de la primera ramificación.

Diámetro del tronco (D). Fue medido a una altura equivalente a un décimo de la altura total de cada individuo. Esto se hizo así para que en todos individuos la altura de toma de datos fuera proporcionalmente equiparable.

Diámetro de la base del tronco (DBT). Se midió en la parte basal del tronco a nivel del suelo.

Cobertura (C). La cobertura se evaluó como la proyección del área de la copa (más o menos elíptica); para su cálculo se midieron dos diámetros de la copa, el más grande y otro perpendicular al primero.

Ancho de la copa (AC). Se definió como valor promedio de las dos mediciones perpendiculares de los diámetros de la copa.

Profundidad de copa (P). Esta característica se evaluó restando de la altura total del árbol la altura de la base de la copa.

Longitud de la rama más larga (LRL). Ésta fue medida desde el punto de inicio de la bifurcación del tronco principal hasta la parte más distal.

Índice de bifurcación (IB). Esta variable se determinó en cinco individuos en el caso de *Drymis* y tres en el de *Vaccinium*. Esta diferencia entre las dos especies se debió a que la segunda presenta un patrón de ramificación más complejo, y hacía muy lento el trabajo de campo. De cada individuo se cortó la rama más larga; el corte se realizó desde la parte basal de la rama donde se une al tronco principal. El índice fue determinado para el conjunto de ramas mediante el método utilizado por Steingraeber *et al.*, (1979), en el cual el número de órdenes se asigna de manera centripeta. Las ramas de primer orden corresponden siempre a los segmentos más distales. Cuando dos ramas de primer orden se

unen, el segmento proximal es denominado de segundo orden. En los casos donde dos ramas de diferente orden se unen, el orden del siguiente segmento se determina conservando la identidad del orden más alto. La fórmula que se utilizó para determinar el nivel de bifurcación total fue

$$R_b = N - N_{\max} / N - N_1$$

donde N es igual al total de ramas de todos los órdenes, N_{\max} es el número de ramas del orden más alto y N_1 es el número de ramas de primer orden (Motomura, 1947; citado en Steingraeber *et al.*, 1979).

Índice de bifurcación ponderado (IBP). Se dividió el IB entre el número total de órdenes (NTO) de cada una de las ramas utilizadas para este fin (IB/NTO). Esta modificación del IB fue establecida con el fin de integrar los niveles de ramificación que no son considerados en el cálculo original del IB.

Longitud de la ramilla (LR). En las ramas utilizadas para la determinación del IB se midieron 30 ramillas para cada orden de ramificación. La medición fue realizada desde el inicio basal de la ramilla hasta su parte apical donde terminaba o se ramificaba. En *Vaccinium* sólo en los primeros cuatro órdenes se pudieron medir las 30 ramillas, en los tres sitios de estudio, mientras que en *Drymis* en pocos casos se pudo evaluar esta variable para las 30 ramillas, ya que los órdenes más altos el número de ramillas era insuficiente.

Ángulo de bifurcación (AB). Se hicieron 30 mediciones por rama de los ángulos formados por la ramificación de dos segmentos.

2.4 Análisis estadísticos

Los resultados de las características arquitectónicas se organizaron en dos categorías para sus análisis. En la primera se agruparon ocho características (AT, C, LRL, D, DBT, APR, P y AC); el análisis de éstas se realizó mediante dos enfoques. En el primero se compararon los valores promedio de estas variables a lo largo del gradiente altitudinal mediante un análisis de varianza y una comparación pareada mediante la

prueba de Bonferroni (Zar, 1984), mientras que el segundo enfoque se llevó a cabo a través de la comparación de las relaciones alométricas entre las variables. Algunos autores consideran que el análisis de las relaciones alométricas de las plantas pueden ser expresadas a través del modelo de regresión lineal simple

$$y = b_0 + b_1x$$

y también con la transformación logarítmica de las variables

$$\ln y = b_0 + \ln x$$

(Koyama, 1987; Niklas, 1996), ambos modelos fueron ocupados en este estudio. Para los casos de C, AC, P, APR y LRL la altura fue considerada como la variable independiente, ya que en esta característica influye el ambiente lumínico y el espacio disponible para el crecimiento de la planta (King, 1995); mientras que para DBT y D la altura fue la variable dependiente. Para cada especie se compararon los coeficientes parciales de regresión (b_0 y b_1) obtenidos en los diferentes pisos altitudinales mediante un análisis de covarianza y una prueba de Tukey (Sokal, 1981).

En la segunda categoría se agruparon las variables que describen el patrón de ramificación de las especies (IB, IBP, LS y AB). En el caso de IB e IBP, sus valores promedio fueron comparados mediante la prueba de Kruskal-Wallis, ya que la distribución de estas variables no fue normal, mientras que para AB se realizó un análisis de varianza. Además, los valores promedio del IBP entre especies fueron comparados por piso altitudinal, a través de una prueba de t-student. Por último, el LR se analizó realizando histogramas de frecuencia de la distribución de tamaños de las ramillas de todos los órdenes, y aplicando pruebas de G para tablas de contingencia en las distribuciones que se distinguían diferencias entre los sitios de estudios (Zar, 1987).

CAPÍTULO 3

RESULTADOS

3.1 Variables arquitectónicas

En las Tablas 1 y 2 se presentan los valores promedio de las variables arquitectónicas de *Vaccinium* y *Drymis*, respectivamente. En el caso de *Vaccinium*, los valores promedio de cuatro variables arquitectónicas (AT, DBT, D y P) no presentaron diferencias significativas entre los tres sitios de estudio, mientras que para en las variables APR, C, LRL y AC sí hubo diferencias significativas entre altitudes (Tabla 1). En los casos de la cobertura, la longitud de la rama más larga y el ancho de la copa (C, LRL y AC), los valores promedio significativamente más altos se obtuvieron en el sitio ubicado a 1750 m ($F= 39.24$, g.l.=2, 57, $p < 0.001$; $F= 6.17$, g.l.=2, 57, $p < 0.01$ y $F= 8.07$, g.l.= 2, 57, $p < 0.01$, respectivamente). El valor más alto para la altura de la primera ramificación (APR) fue registrado en el sitio de altitud media, pues allí este valor fue significativamente más alto que el del sitio de menor elevación ($F= 4.81$, g.l.= 2, 57, $p < 0.05$).

En el caso de *Drymis* la mayoría de las variables (DBT, D, C, LRL, P y AC) no presentaron cambios significativos en sus valores promedio entre los tres sitios de estudio, a pesar de que se observaron tendencias de cambio conforme se incrementaba la altitud; aumentaron DBT, D, C y AC y disminuyeron LRL y P. En contraste, para la altura total (AT) y la altura de la primera ramificación (APR) se presentaron diferencias entre los valores promedio de los sitios (Tabla 2). En ambos casos, los sitios de altitud baja y media tuvieron valores significativamente más altos respecto del sitio ubicado a 2700 m ($F= 24.03$, g.l.= 57,2, $p < 0.001$ en AT y $F= 23.32$, g.l.= 57,2, $p < 0.001$ en APR). La altura total promedio de los árboles de esta especie disminuyó conforme se incrementaba la altitud de los sitios, pasando de una talla de 10.6 m en el

Tabla 1. Resumen de las variables arquitectónicas de *Vaccinium consanguineum* en los tres sitios de estudio. Los números representan los valores promedio y los números entre paréntesis, la desviación estándar. AT= altura total, DBT= diámetro de la base del tronco, D= diámetro a un décimo de la altura, APR= altura de la primera ramificación, C= cobertura, LRL= longitud de la rama más larga, P= profundidad de copa y AC= ancho de copa. Los supraíndices con letras diferentes señalan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Altitud (m)	AT (m)	DBT (cm)	D (cm)	APR (m)	C (m)	LRL (m)	P (m)	AC (m)
1750	8.07 ^a (1.77)	16.65 ^a (6.53)	13.06 ^a (4.26)	1.15 ^a (0.92)	22.06 ^a (10.77)	5.06 ^a (1.76)	6.92 ^a (2.04)	5.15 ^a (1.27)
2250	8.10 ^a (2.04)	15.64 ^a (4.46)	12.65 ^a (3.23)	2.37 ^{bc} (1.65)	12.78 ^b (4.82)	3.49 ^b (1.23)	5.73 ^a (2.00)	3.96 ^b (0.74)
2600	8.35 ^a (1.72)	15.52 ^a (3.20)	13.04 ^a (3.35)	1.64 ^{ca} (1.05)	13.43 ^b (7.71)	3.83 ^b (1.38)	6.7 ^a (2.00)	3.99 ^b (1.08)

Tabla 2. Resumen de las variables arquitectónicas de *Drymis granadensis* en los tres sitios de estudio. Los números representan los valores promedio y los números entre paréntesis, la desviación estándar. AT= altura, DBT= diámetro de la base del tronco, D= diámetro a un décimo de la altura, APR= altura de la primera ramificación, C= cobertura, LRL= longitud de la rama más larga, P= profundidad de copa y AC= ancho de copa. Los supraíndices con letras diferentes señalan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Altitud (m)	AT (m)	DBT (cm)	D (cm)	APR (m)	C (m)	LRL (m)	P (m)	AC (m)
1750	10.57 ^a (2.58)	9.96 ^a (3.46)	7.83 ^a (2.40)	5.76 ^a (2.52)	8.67 ^a (5.18)	3.10 ^a (2.10)	4.80 ^a (1.92)	3.20 ^a (0.89)
2250	9.80 ^a (1.97)	13.1 ^a (5.79)	10.31 ^a (4.69)	5.48 ^a (1.73)	9.95 ^a (6.21)	2.38 ^a (0.92)	4.33 ^a (1.45)	3.41 ^a (1.04)
2600	6.17 ^b (1.76)	11.67 ^a (5.87)	9.09 ^a (4.62)	2.17 ^b (0.95)	11.33 ^a (8.27)	3.00 ^a (1.40)	4.02 ^a (1.70)	3.54 ^a (1.39)

sitio ubicado a 1750 m a una de 6.2 m en el sitio a 2700 m. Para la altura de la primera ramificación, el valor más alto se obtuvo en el sitio de menor altitud (5.8 m) y el más bajo en el sitio más elevado (2.2 m).

3.2 Relaciones alométricas entre las variables arquitectónicas

Para evaluar las relaciones alométricas se probaron tres modelos de regresión. El primero de ellos fue el lineal simple ($y = b_0 + b_1x$), mientras que los otros dos requirieron de una transformación logarítmica de las variables, tanto en base diez como en logaritmo natural ($\log y = b_0 + b_1 \log x$, y $\ln y = b_0 + b_1 \ln x$, respectivamente). En la mayoría de los casos, y para ambas especies, los valores del coeficiente de regresión r fueron más altos con el primer modelo y menores con los modelos logarítmicos; además, en estos últimos los valores fueron similares. Por tal motivo, para los siguientes análisis sólo se consideran los resultados del modelo lineal simple y del modelo logarítmico con logaritmo base natural.

En la Tabla 3 se muestran los resultados para *Vaccinium*. Para la mayoría las relaciones alométricas analizadas, excepto en cuatro de ellas (DBT-AT, 1750 m; D-AT, 2700 m; AT-C, 2250 m y AT-APR, 1750m), los valores de r fueron mayores en el modelo lineal. Los valores de r varían entre 0.039 y 0.684 para el modelo ln, mientras que en el lineal tuvieron valores entre 0.043 y 0.738. Para ambos modelos, los valores de r más altos se presentaron en DBT-AT, D-AT y AT-C; entre éstas, los valores más elevados se registraron en la altitud de 1750 m.

De manera general, para *Vaccinium* los coeficientes parciales de regresión (b_0 y b_1) en ambos modelos presentaron valores distintos en los tres sitios de estudio; sin embargo, las diferencias fueron significativas sólo para algunas relaciones alométricas (Tabla 3). En los dos modelos sólo hubo diferencias significativas entre pendientes (b_1) en la relación AT-C (ANCOVA, $p < 0.05$), ya que el valor del sitio bajo fue mayor respecto a los otros dos sitios (Tabla 3). En los tres sitios se observa que existe un incremento en la dimensión de la copa en la medida en que se incrementa la altura de

Tabla 3. Resultados de las relaciones alométricas de *Vaccinium consanguineum* en tres altitudes, utilizando dos modelos de regresión (n=20). AT= altura total (cm), DBT= diámetro de la base del tronco (cm), D= diámetro del tronco a un décimo de altura (cm), C= cobertura (m), APR= altura de la primera ramificación (m), LRL= longitud de la rama más larga (m), P= profundidad de copa (m) y AC= ancho de copa (m). Los asteriscos indican la significancia de las regresiones *= p<0.05, **= p<0.01, ***= p<0.001 y ns= no significativo. Los supraíndices diferentes señalan diferencias significativas entre los coeficientes de los diferentes sitios (ANCOVA, p< 0.05).

Altitud (m)	Variables X-Y	Lineal			Ln		
		b ₀	b ₁	r	b ₀	b ₁	r
1750	DBT-AT	4.729 ^a	0.201 ^a	0.738**	0.455 ^a	0.516 ^a	0.684**
2250	DBT-AT	5.876 ^a	0.142 ^a	0.311 ^{ns}	1.236 ^a	0.304 ^a	0.360 ^{ns}
2700	DBT-AT	4.713 ^a	0.235 ^a	0.435 ^{ns}	0.383 ^a	0.195 ^a	0.440 ^{ns}
1750	D-AT	4.588 ^a	0.266 ^a	0.640**	1.086 ^a	0.389 ^a	0.596**
2250	D-AT	4.765 ^a	0.264 ^a	0.418 ^{ns}	1.077 ^a	0.393 ^a	0.397 ^{ns}
2700	D-AT	6.676 ^a	0.129 ^a	0.251 ^{ns}	1.494 ^a	0.239 ^a	0.284 ^{ns}
1750	AT-C	-9.606 ^a	3.924 ^a	0.646**	0.376 ^a	1.260 ^a	0.550**
2250	AT-C	8.931 ^b	0.475 ^b	0.428 ^{ns}	1.947 ^b	1.037 ^a	0.520*
2700	AT-C	7.906 ^b	0.661 ^b	0.148 ^{ns}	1.630 ^b	0.399 ^b	0.175 ^{ns}
1750	AT-APR	1.370 ^b	-0.027 ^a	0.052 ^{ns}	-2.159 ^a	1.026 ^a	0.278 ^{ns}
2250	AT-APR	-0.453 ^a	0.349 ^a	0.431 ^{ns}	-2.256 ^a	1.324 ^a	0.333 ^{ns}
2700	AT-APR	1.534 ^b	0.013 ^a	0.021 ^{ns}	0.932 ^b	-0.314 ^b	0.094 ^{ns}
1750	AT-LRL	1.569 ^a	0.432 ^a	0.434*	0.180 ^a	0.669 ^a	0.412 ^{ns}
2250	AT-LRL	4.153 ^a	-0.081 ^a	0.134 ^{ns}	1.564 ^a	-0.180 ^a	0.134 ^{ns}
2700	AT-LRL	4.125 ^a	-0.035 ^a	0.043 ^{ns}	1.425 ^a	-0.073 ^a	0.039 ^{ns}
1750	AT-P	1.370 ^a	1.027 ^a	0.892***	-0.524 ^a	1.170 ^a	0.850***
2250	AT-P	0.453 ^a	0.651 ^a	0.665**	-0.125 ^a	0.880 ^a	0.659**
2700	AT-P	-1.534 ^a	0.987 ^a	0.850***	-0.957 ^a	1.338 ^a	0.861***
1750	AT-AC	1.544 ^a	0.447 ^a	0.623**	0.309 ^a	0.630 ^a	0.550*
2250	AT-AC	3.422 ^a	0.066 ^a	0.171 ^{ns}	1.162 ^a	0.094 ^a	0.117 ^{ns}
2700	AT-AC	3.138 ^a	0.103 ^a	0.165 ^{ns}	0.936 ^a	0.199 ^a	0.175 ^{ns}

los árboles; sin embargo, esto se acentúa en el sitio más bajo. Por otro lado, en el caso de las ordenadas al origen (b_0) para la mayoría de las relaciones alométricas (DBT-AT, D-AT, AT-LRL, AT-P y AT-AC) no se registraron diferencias significativas entre los valores de cada sitio, sólo existieron diferencias en las relaciones AT-C y AT-APR. Estos resultados son similares en los dos modelos de regresión (Tabla 3). En el caso de AT-C los valores de los sitios medio y alto fueron significativamente más altos respecto al de menor altitud (ANCOVA, $p < 0.001$). En el caso de AT-APR, los sitios bajo y alto presentaron valores más altos que el sitio medio (ANCOVA, $p < 0.05$).

Los resultados para *Drymis* se presentan en la Tabla 4. De manera similar a los resultados de *Vaccinium*, al modelo lineal correspondieron los valores más altos de r en todos los casos, excepto en tres (DBT-AT, 1750; D-AT, 1750; y AT-LRL, 2250). Los valores de r en el modelo lineal tuvieron valores entre 0.378 y 0.731, mientras que en el modelo logarítmico fueron de 0.253 y 0.729. En general, en ambos modelos estos valores fueron más altos que los registrados para *Vaccinium*. Por otro lado, las relaciones alométricas que presentaron los valores más altos de r fueron DBT-AT, D-AT, AT-C y AT-APR, y de hecho AT-LRL fue la única con valores bajos.

Los coeficientes b_0 y b_1 muestran diferencias, de acuerdo a los dos modelos, entre los tres sitios de estudio. En caso de los valores de las pendientes sólo hubo diferencias en la relación alométrica AT-C (Tabla 4). El sitio alto tuvo la pendiente significativamente más grande en comparación con los dos sitios restantes (ANCOVA, $p < 0.001$). En el caso de las ordenadas al origen de las relaciones alométricas se encontraron diferencias entre los valores de los tres sitios en tres ocasiones, DBT-AT, D-AT y AT-C (Tabla 4). En las dos primeras relaciones los sitios medio y alto presentaron valores similares y significativamente más grandes que los registrados en el sitio alto (ANCOVA, $p < 0.001$, en ambos casos), mientras que para AT-C el sitio bajo presentó el valor más alto respecto al sitio medio y alto (ANCOVA, $p < 0.01$).

Tabla 4. Resultados de las relaciones alométricas de *Drymis granadensis* en tres altitudes, utilizando dos modelos de regresión (n=20). AT= altura total (cm), DBT= diámetro de la base del tronco (cm), D= diámetro del tronco a un décimo de altura (cm), C= cobertura (m), APR= altura de la primera ramificación (m), LRL= longitud de la rama más larga (m), P= profundidad de copa (m) y AC= ancho de copa (m). Los asteriscos indican la significancia de las regresiones *= p<0.05, **= p<0.01, ***= p<0.001 y ns= no significativo. Los supraíndices diferentes señalan diferencias significativas entre los coeficientes de los diferentes sitios (ANCOVA, p< 0.05).

Altitud (m)	Variables X-Y	Lineal			Ln		
		b ₀	b ₁	r	b ₀	b ₁	r
1750	DBT-AT	6.68 ^a	0.390 ^a	0.523*	0.304 ^a	4.577 ^a	0.609**
2250	DBT-AT	6.550 ^a	0.249 ^a	0.731***	3.002 ^a	0.350 ^b	0.672**
2700	DBT-AT	3.846 ^b	0.199 ^a	0.664**	0.934 ^a	0.358 ^b	0.616**
1750	D-AT	5.598 ^a	0.635 ^a	0.590**	1.014 ^a	0.651 ^a	0.729***
2250	D-AT	6.841 ^a	0.288 ^a	0.685**	3.007 ^a	0.316 ^a	0.622**
2700	D-AT	3.838 ^b	0.256 ^a	0.673**	1.007 ^a	0.371 ^a	0.652**
1750	AT-C	0.648 ^a	0.759 ^a	0.379 ^{ns}	0.542 ^a	0.638 ^a	0.341 ^{ns}
2250	AT-C	-5.584 ^b	1.584 ^a	0.502*	-1.274 ^a	1.501 ^a	0.495*
2700	AT-C	-4.811 ^b	2.618 ^b	0.557*	-0.284 ^a	1.359 ^b	0.467*
1750	AT-APR	-1.620 ^a	0.699 ^a	0.717***	-1.723 ^a	1.419 ^a	0.508*
2250	AT-APR	-0.529 ^a	0.612 ^a	0.698**	-0.968 ^a	1.148 ^a	0.530*
2700	AT-APR	0.912 ^a	0.204 ^a	0.378 ^{ns}	-0.410 ^a	0.586 ^a	0.253 ^{ns}
1750	AT-LRL	5.790 ^a	-0.254 ^a	0.243 ^{ns}	1.554 ^a	-0.254 ^a	0.137 ^{ns}
2250	AT-LRL	0.607 ^a	0.181 ^a	0.387 ^{ns}	-1.189 ^a	0.879 ^a	0.463*
2700	AT-LRL	0.896 ^a	0.342 ^a	0.430 ^{ns}	-0.177 ^a	0.655 ^a	0.374 ^{ns}
1750	AT-P	1.624 ^a	0.301 ^a	0.404 ^{ns}	-0.082 ^a	0.680 ^a	0.484*
2250	AT-P	0.529 ^a	0.388 ^a	0.525*	-0.032 ^a	0.640 ^a	0.889***
2700	AT-P	-1.036 ^a	0.820 ^a	0.846**	-1.196 ^a	1.397 ^b	0.826***
1750	AT-AC	1.833 ^a	0.130 ^a	0.379 ^{ns}	0.392 ^a	0.319 ^a	0.341 ^{ns}
2250	AT-AC	0.758 ^a	0.271 ^a	0.512*	-0.025 ^a	0.535 ^a	0.861***
2700	AT-AC	0.941 ^a	0.423 ^a	0.535*	-0.021 ^a	0.680 ^a	0.467*

3.3 Análisis de Ramificación

Los resultados de los índices y ángulos de bifurcación para las dos especies de estudio se presentan en las Tablas 5 y 6. En general, los valores del índice de bifurcación (IB) en las dos especies son similares, aunque ligeramente más altos en *Drymis*. Los ángulos de bifurcación fueron superiores a 50° en ambas especies, aunque más grandes en *Drymis*.

Los resultados del índice de bifurcación para *Vaccinium* muestran que el valor mayor se registró en el sitio más alto (2700 m), aunque no hubo diferencias significativas con los otros sitios (Tabla 5). Por el contrario, los resultados del IB ponderado muestran que el valor más alto se registró en el sitio bajo. Los ángulos de bifurcación de los tres sitios fueron similares, aunque el valor promedio más alto fue registrado en el sitio de altitud media (2250 m). En esta especie se registraron siete órdenes de ramificación en las altitudes baja y media, y ocho en el sitio de mayor elevación.

En *Drymis* el sitio alto presentó el IB más alto; aunque no hubo diferencias significativas con los otros sitios, a pesar de que los resultados de fueron marginalmente significativos (Kruskal-Wallis= 5.82, g.l.=2 p= 0.054). En el IB ponderado no hubo diferencias significativas entre sitios, aunque se presenta la misma tendencia que en el IB, es decir, los valores se incrementan conforme aumenta la altitud (Tabla 6). El número de órdenes de ramificación fue de cinco en dos de las altitudes, excepto para la de los 2700 m, en donde sólo se registraron cuatro. Los ángulos de bifurcación no mostraron diferencias significativas entre sitios, aunque en este caso el valor más alto también se registró en el sitio medio. Al comparar los ángulos de bifurcación y los valores de IB entre especies en cada uno de los sitios no se registraron diferencias significativas. Esto no fue así para el IB ponderado, ya que para *Drymis* se registraron valores significativamente más altos en las tres altitudes ($t=2.9$, g.l.= 6, $p < 0.05$ en 1750 m; $t= 3.6$, g.l.= 6, $p < 0.05$ en 2250 m; y $t=6.9$, g.l.= 6, $p < 0.001$ en 2700 m).

Tabla 5. Valores promedio para los índices y ángulos de bifurcación de *Vaccinium consanguineum* en tres altitudes. Los valores dentro de los paréntesis representan una desviación estándar. Los supraíndices diferentes señalan diferencias significativas entre sitios ($p < 0.05$).

Altitud (m)	Índice de bifurcación	Índice de bifurcación Ponderado	Ángulo de bifurcación
1750	1.95 (0.24) ^a	0.295 (0.049) ^a	52.39 (17.73) ^a
2250	2.00 (0.06) ^a	0.285 (0.008) ^a	57.69 (17.35) ^a
2700	2.02 (0.03) ^a	0.276 (0.018) ^a	55.72 (15.84) ^a

Tabla 6. Valores promedio para los índices y ángulos de bifurcación de *Drymis granadensis* en tres altitudes. Los valores dentro de los paréntesis representan una desviación estándar. Los supraíndices diferentes señalan diferencias significativas entre sitios ($p < 0.05$).

Altitud (m)	Índice de bifurcación	Índice de bifurcación Ponderado	Ángulo de bifurcación
1750	1.96 (0.12) ^a	0.458 (0.137) ^a	63.62 (14.97) ^a
2250	2.04 (0.18) ^a	0.523 (0.109) ^a	75.62 (15.97) ^a
2700	2.34 (0.24) ^a	0.587 (0.074) ^a	66.34 (18.17) ^a

En la Figura 3 se presenta la proporción de los diferentes órdenes del número total de ramillas para *Vaccinium*. Estos resultados muestran que la proporción de ramillas de primer orden es siempre la más alta, y que disminuye gradualmente hacia los otros órdenes. Además, se encontró que las proporciones de los diferentes órdenes se mantienen más o menos constantes en las tres altitudes, aunque existen ligeros cambios en las proporciones de primero y segundo orden; en particular, las ramillas de primer orden fueron un poco más frecuentes en los sitios más altos, mientras que para las de segundo, el valor más alto se registró en el sitio de menor elevación.

En *Drymis*, de manera similar a lo descrito para *Vaccinium*, las ramillas de primer orden fueron las más abundantes; sin embargo, se observaron cambios más pronunciados en las proporciones de algunos órdenes respecto a la posición altitudinal de los sitios (Fig. 4). Las proporciones de las ramillas de primer orden se incrementaron conforme aumenta la altitud, alcanzando un valor máximo de 0.57 en el sitio ubicado a 2700 m. En las de segundo orden se observó una tendencia contraria, presentándose la proporción más alta en el sitio bajo y disminuyendo luego hacia los sitios más altos. En las proporciones de las ramillas de cuarto orden se registró una diferencia considerable en el sitio medio, mientras que para las altitudes baja y alta se registraron valores similares.

La distribución de los tamaños de las ramillas de todos los órdenes de ramificación de *Vaccinium* se muestran en la Figura 5. En general, para todos los órdenes se presentó un patrón similar en la distribución de tamaños. Las ramillas de tallas pequeñas fueron las más frecuentes, mientras que las categorías más grandes tuvieron una frecuencia menor. Para los cuatro primeros órdenes la mayor parte de las ramillas tuvieron una longitud menor a 7 cm. Las ramillas de sexto y séptimo orden con mayor frecuencia fueron las que tenían una longitud menor a 30 cm, y fueron hasta diez veces más largas que las otras. Un aspecto importante es que se distinguen diferencias en las distribuciones de tamaños de tres órdenes entre los sitios de estudio. En el sitio bajo se observa que en el primero, quinto y sexto orden, el porcentaje de

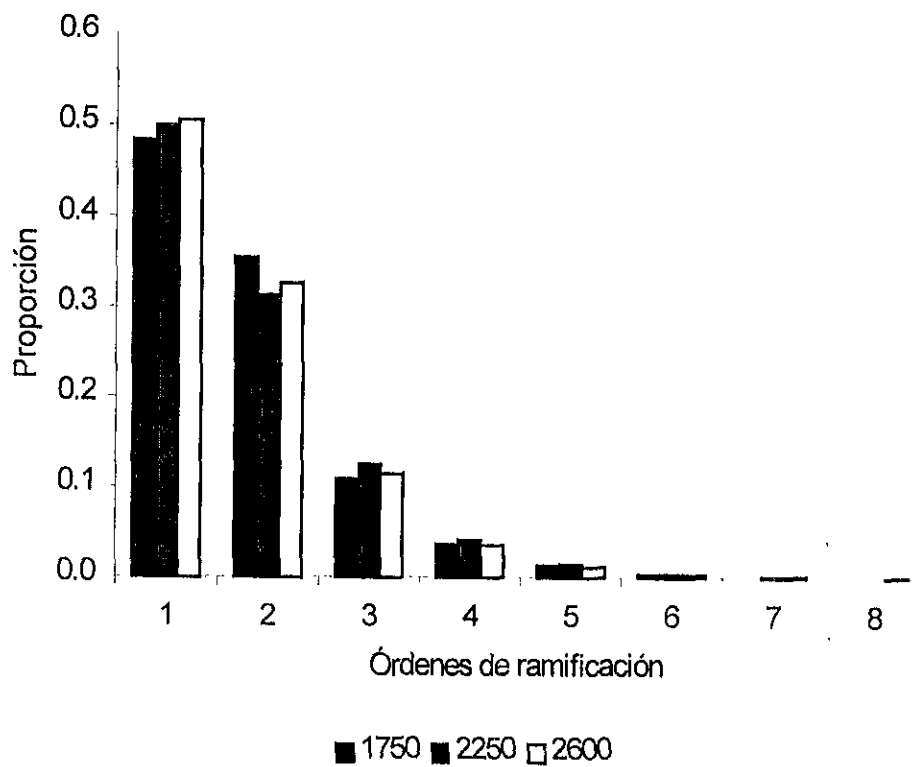


Figura 3. Distribución de las proporciones de los distintos órdenes de ramificación de *Vaccinium consanguineum* en los tres sitios de estudio.

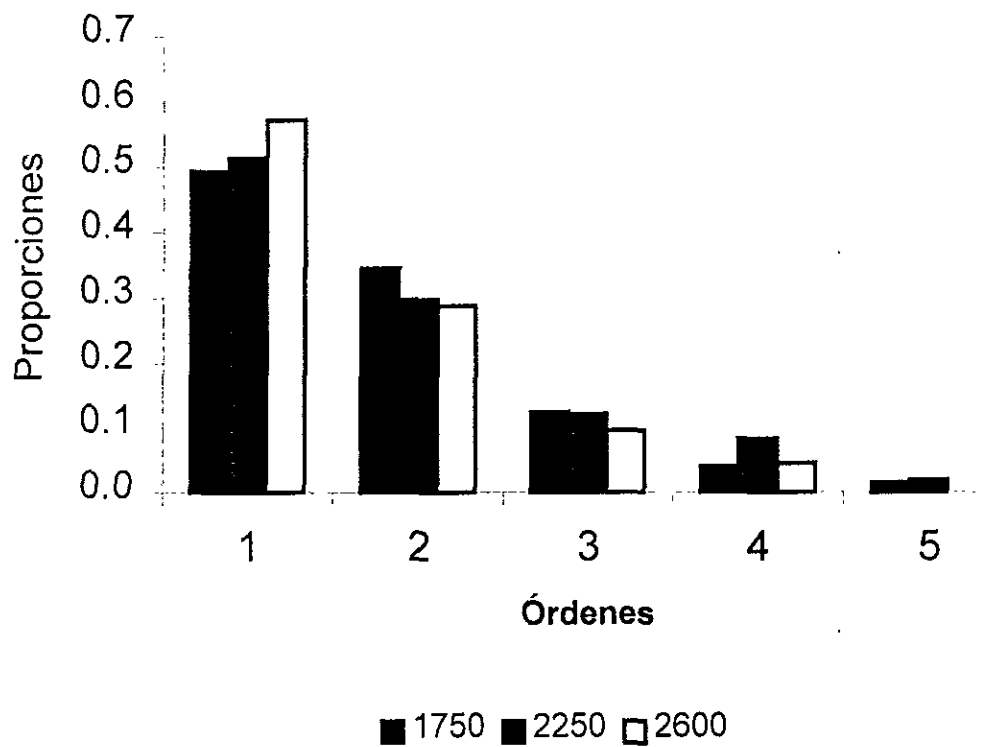


Figura 4. Distribución de las proporciones de los distintos órdenes de ramificación de *Drymis granadensis* en los tres sitios de estudio.

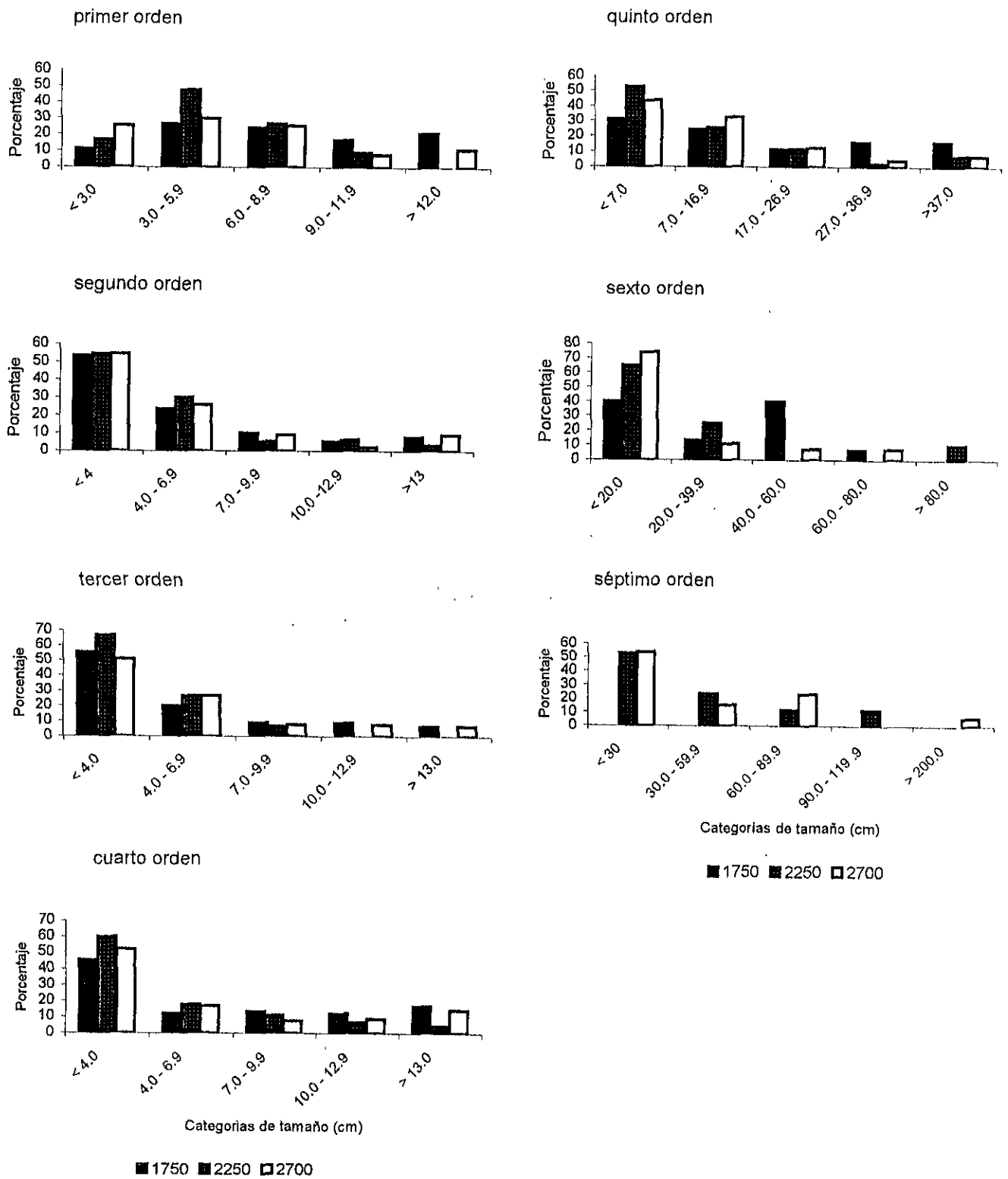


Figura 5. Distribución de tamaños de las ramillas de todos los órdenes para *Vaccinium consanguineum*, en los tres sitios de estudio.

ramillas de tallas grandes es más alto respecto al de los dos sitios restantes (Fig. 5). Para los órdenes primero y quinto, estas distribuciones fueron significativamente diferentes de las de los sitios medio y alto ($G= 41.8$, g.l. = 8, $p < 0.001$ en las de primer orden, y $G= 18.8$, g.l.= 8, $p < 0.05$ en las de quinto orden). El incremento en la dimensión de las ramillas de estos órdenes puede representar un aumento en alguna proporción de las dimensiones de la copa, y esto puede explicar parcialmente que en esta altitud se presenta el valor promedio de cobertura más alto (v. Tabla 1).

La distribución de tamaños de las ramillas de *Drymis* presentó un patrón diferente al de *Vaccinium*, consistente en que el sitio de mayor altitud tiene claras diferencias respecto a las distribuciones de los otros dos sitios. En todos los órdenes para los sitios bajo y medio los tamaños más frecuentes de las ramillas quedaron ubicados en las dos primeras categorías de tamaño (< 20 cm en los tres primeros órdenes y < 40 cm en las de cuarto; Fig. 6). Esto contrasta con los resultados registrados en el sitio más alto, donde los tamaños de las ramillas más frecuentes fueron de las categorías intermedias para los tres primeros órdenes; además, estas distribuciones fueron significativamente diferentes de las observadas en los otros dos sitios ($G= 55.6$, g.l.= 8, $p < 0.001$; $G= 47.0$, g.l.= 8, $p < 0.001$ y $G= 25.5$, g.l.= 8, $p < 0.01$, respectivamente). En contraste, las ramillas de cuarto orden presentaron una distribución semejante a la de los otros sitios (Fig. 6). De manera similar a lo encontrado en *Vaccinium*, se distingue una relación entre el tamaño de las ramillas y las dimensiones de la copa en este sitio. En general, las ramillas de los tres primeros órdenes en el sitio más alto fueron más largas que en los otros dos sitios. En el caso de la cobertura se presentó un patrón similar (v. Tabla 2).

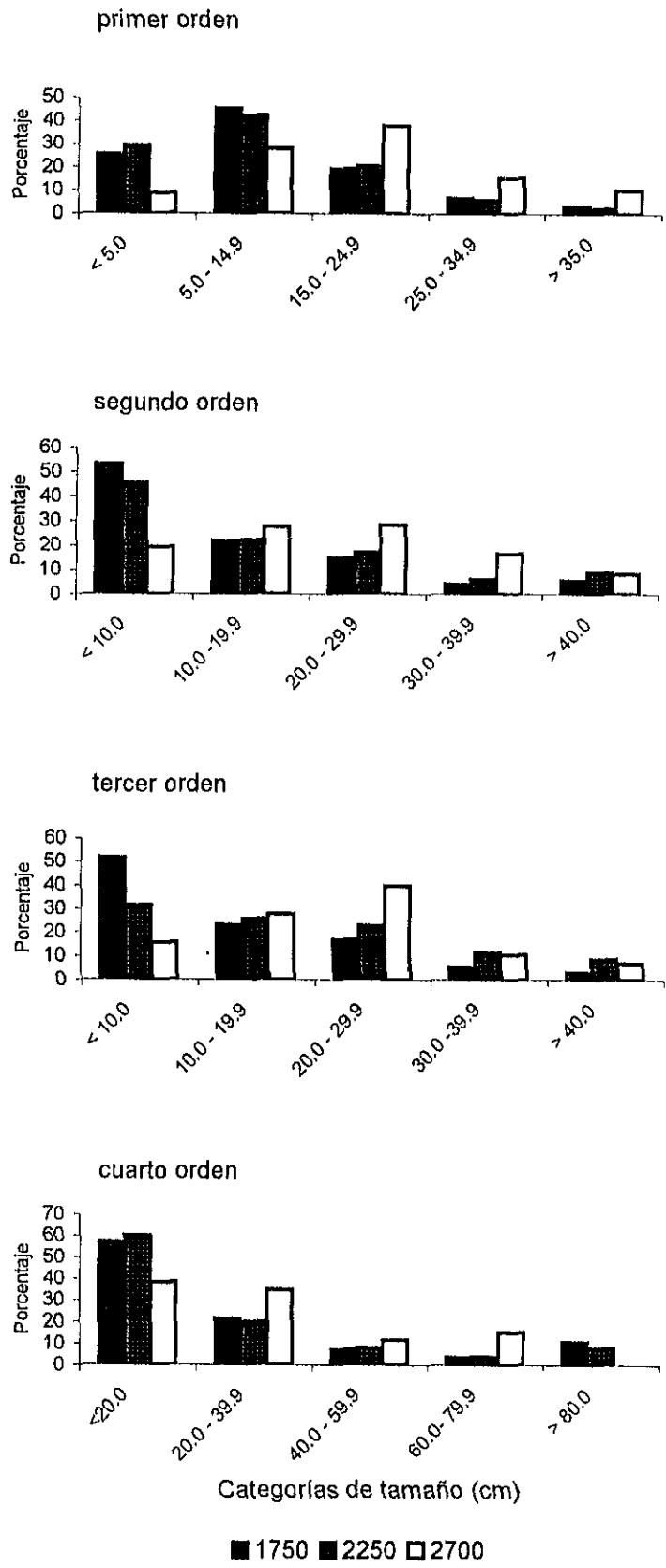


Figura 6. Distribución de tamaños de las ramillas de cuatro órdenes de *Drymis granadensis*, en los tres sitios de estudio.

CAPÍTULO 4

DISCUSIÓN

De manera general, se observaron cambios en los patrones arquitectónicos de las dos especies estudiadas a lo largo del gradiente altitudinal, aunque también es muy obvio que numerosas variables analizadas no mostraron diferencias significativas entre los tres sitios. En ambos casos, los cambios más evidentes estuvieron relacionados con la forma y las dimensiones de la copa y con los patrones de ramificación, aunque en cada especie se presentó un patrón de ramificación distinto. Para *Vaccinium* las copas fueron amplias en el sitio bajo y fueron más estrechas en los sitios medio y alto. Este cambio estuvo asociado con un incremento en el nivel de ramificación, una reducción en la longitud de las ramillas de distintos órdenes de ramificación, y una reducción en el tamaño de las hojas. En el caso de *Drymis* las copas de los sitios bajo y medio fueron estrechas, mientras que en el sitio alto fueron más amplias. Además, hacia altitudes mayores se incrementó el nivel de ramificación y las ramillas de algunos órdenes fueron más pequeñas, a la vez que se redujo el tamaño promedio de los árboles. A pesar de que se evidenció la variación de la arquitectura y del patrón de ramificación de ambas especies a lo largo del gradiente, las diferencias entre sitios y entre especies en ocasiones fueron difíciles de distinguir, en gran medida por el tipo de variables utilizadas y por los problemas que presentó el método de evaluación del nivel de ramificación.

Los resultados de las relaciones alométricas en ambas especies muestran tendencias de cambio a lo largo del gradiente para los casos de AT-C, D-AT, AT-AC, AT-P y, de manera menos clara del DBT-AT. Inclusive en la primera de ellas (AT-C) se encontraron diferencias significativas entre sitios, mientras que en las relaciones AT-APR y AT-LRL no se observó ninguna variación. Aunque esto podría ser resultado

de que las variables utilizadas en estas relaciones no están correlacionadas directamente, esto no parece muy probable porque se trata de características asociadas con otras variables que sí mostraron cambios claros en las relaciones alométricas. Por ejemplo, a pesar de que LRL está asociada con la cobertura y con el ancho de la copa, esta variable no mostró un patrón de variación similar al de las relaciones alométricas que consideran dichas variables (AT-C y AT-AC; v. Tablas 2 y 3). Por esta razón se puede concluir que APR y LRL no fueron adecuadas para evaluar la variación arquitectónica respecto a la altura de los árboles de las dos especies de estudio.

El índice de bifurcación (IB) es un algoritmo que ha sido utilizado para evaluar el grado de ramificación de las plantas. Distintos autores han encontrado que este índice varía entre individuos de la misma especie de acuerdo con el ambiente lumínico en el que se desarrollen (Steingraeber *et al.*, 1979; Pickett y Kempf; 1981; Martínez-Sánchez, 1993), aunque en algunas especies permanece constante, por lo que parece que el ambiente no tiene influencia sobre ellos (*e.g.* Oohata y Shidei, 1971; citados en Martínez-Sánchez, 1993; Witney, 1976). El uso del IB para cuantificar el patrón de ramificación ha sido criticado por Borchert y Slade (1981), quienes argumentan que el IB no es un buen indicador de la geometría adaptativa de las especies, ya que no es constante entre los individuos de la misma especie como en la copa del mismo árbol, y a lo largo del ciclo de vida como en un momento determinado. Además, ellos afirman que el IB no considera parámetros importantes como la longitud y la orientación de las ramas, ambos necesarios para describir la complejidad del patrón de ramificación.

En relación a este punto, los resultados obtenidos para las dos especies analizadas en este trabajo apoyan la idea de que el IB no describe adecuadamente la complejidad del patrón de ramificación. Los resultados del IB para *Vaccinium* y *Drymis* son similares en los tres sitios de estudio (v. Tablas 5 y 6), aunque ligeramente mayores en la segunda especie a pesar de que el número observado de órdenes de ramificación fue mayor en *Vaccinium* (ocho órdenes) que en *Drymis*, para la que sólo se observan cinco. Esta diferencia en el número de órdenes entre las dos especies

establece que la complejidad del patrón de ramificación también difiera entre ellas, siendo presumiblemente mayor en *Vaccinium* que en *Drymis*, lo cual no se refleja en los resultados del IB.

La limitación del IB se debe a la forma en que se calcula este índice, ya que está basado primordialmente en el número de ramillas totales y en las de primer orden. De esta manera, el IB únicamente indica la proporción que representan las ramillas de primer orden con respecto al total de ramillas de todos los órdenes, sin considerar de cuántos niveles de ramificación proceden las ramillas de primer orden. Por esta razón, es obvio que la complejidad del patrón de ramificación es subestimado por el IB, ya que éste no pondera los niveles de ramificación. Así, especies con distintos grados de complejidad en el patrón de ramificación pueden tener valores similares de IB, sólo porque la proporción de las ramillas de primer orden respecto al total es similar, aunque difiera en otros aspectos. En los casos de *Vaccinium* y *Drymis*, los valores obtenidos del IB fueron parecidos, ya que en ambas especies las ramillas de primer orden representaron, en los tres sitios, aproximadamente el 50% del total de las ramillas de todos los órdenes (v. Tabla 7 y 8). Por ello, no se identifica ninguna diferencia con el uso del IB en los patrones de ramificación de las dos especies estudiadas, a pesar de que son distintos.

Por esta razón se realizó una modificación al IB, consistente en una ponderación con respecto al número total de órdenes (v. Métodos, IB ponderado). Esta modificación considera la complejidad de todos los niveles de ramificación. Los resultados del IB ponderado permitieron distinguir las diferencias en los patrones de ramificación entre las dos especies, mostrando que *Vaccinium* presenta una ramificación más profusa que *Drymis* (v. Tablas 5 y 6). En este estudio, esta modificación del IB demostró ser más adecuada para cuantificar el patrón de ramificación de las dos especies. Sin embargo, el IB ponderado por sí solo, al igual que el IB, no describe completamente el patrón de ramificación, lo que implica que se deben considerar otras variables para describirlo tales como los ángulos de ramificación y la longitud de las ramillas (Fisher y Honda,

1979; Steingraeber *et al.*, 1979; Borchert y Slade, 1981). Al considerar las características arriba mencionadas, en este trabajo se describieron de manera más completa los patrones de ramificación de las dos especies, con lo que se pudieron establecer más claramente sus diferencias.

Las interpretaciones adaptativas que se dan para la variación del IB, tanto entre especies como dentro de una misma especie, están asociadas con el ambiente lumínico. Los valores obtenidos del IB para *Vaccinium* y *Drymis* fueron bajos, similares a los reportados para especies que se desarrollan en sitios de baja luminosidad (*e.g.* Steingraeber *et al.*, 1979; Martínez-Sánchez, 1993). Estos valores se asocian con una disposición del follaje en monocapa, que de acuerdo con Whitney (1976), corresponderían a los patrones sucesionales tardíos propuestos por Horn (1971). Un patrón de este tipo favorecería una mayor captación de energía luminosa, porque se reduce el solapamiento de las hojas al estar éstas arregladas en un solo nivel, reduciendo a su vez los costos de ramificación. Una característica importante en este patrón es el ángulo de bifurcación; ya que los ángulos grandes favorecerían un arreglo del follaje en el que la lámina foliar estuviera completamente expuesta (Honda, 1979). En el caso de las especies analizadas en este estudio se observó que el follaje se distribuye preferentemente en un solo nivel, principalmente en la periferia de la copa, con ángulos de bifurcación grandes, situación que determina que existan valores bajos del IB, por lo que las interpretaciones arriba expuestas podrían ser aplicables en los dos casos. Estos patrones de ramificación y de disposición de follaje pueden ser importantes para estas especies, ya que en los bosques montanos existe una reducción muy significativa de la energía luminosa, que en algunas localidades llega a ser de entre el 10 y el 50% de la que llegaría en sitios no nublados situados a esta latitud (Cavelier y Mejía, 1990).

Aunque en las dos especies los valores del IB fueron bajos en los tres sitios de estudio, éstos tendieron a incrementarse ligeramente conforme aumentó la altitud. Si el IB es muy sensible a la variación en el ambiente lumínico, la tendencia observada en el

IB podría sugerir que los sitios medio y alto pueden ser lugares que reciben mayor radiación. Esta observación ya fue planteada por Velázquez-Rosas (1997) y parece ser consistente con los resultados de los patrones de ramificación mostrados por las especies aquí estudiadas.

Los principales cambios arquitectónicos registrados entre los tres sitios de estudio, para las dos especies analizadas, están relacionados con las tamaño de la copa. La variación en la forma y dimensiones de las copas de los árboles se han asociado con diferentes variables ambientales, principalmente con el ambiente lumínico y la influencia de viento, entre otras (Horn, 1971; Koppers, 1988; Sterck y Bongers, 1996), aunque muchas veces puede ser difícil discernir cuál de estas variables es la que influye de manera determinante en las características de la copa, porque sus efectos se confunden (Sterck y Bongers, 1996). En particular, las variaciones registradas en las copas de las dos especies de árboles estudiadas pueden estar asociadas con el cambio en la estructura de las comunidades que se presenta a lo largo del gradiente altitudinal; dicho cambio afectaría principalmente el ambiente lumínico y la exposición al viento.

Vaccinium ocupa una ubicación distinta en la estructura vertical de la comunidad en los tres sitios (Fig. 7). Esto es evidente al observar que en la altura no hubo cambios significativos en los individuos de los tres sitios, es decir, que en las tres comunidades las tallas de los individuos son similares (ver Tabla 1). En contraste, la altura del dosel varía entre las tres comunidades, siendo más alta en el sitio bajo y tendiendo a decrecer en los sitios más altos. La implicación de esto es que la talla promedio de *Vaccinium* en el sitio bajo hace de éste un árbol de la parte baja del dosel. En este estrato puede presentarse una reducción considerable en la cantidad de luz recibida. Esto podría condicionar en el sitio bajo el desarrollo de copas más amplias que favorezcan una mayor captación de energía luminosa. Este patrón ha sido ampliamente descrito para especies de árboles que se desarrollan en el sotobosque, tanto en comunidades tropicales como templadas (Kohyama, 1987; King, 1991). El patrón de ramificación observado en esta especie puede confirmar esta idea, al parecer

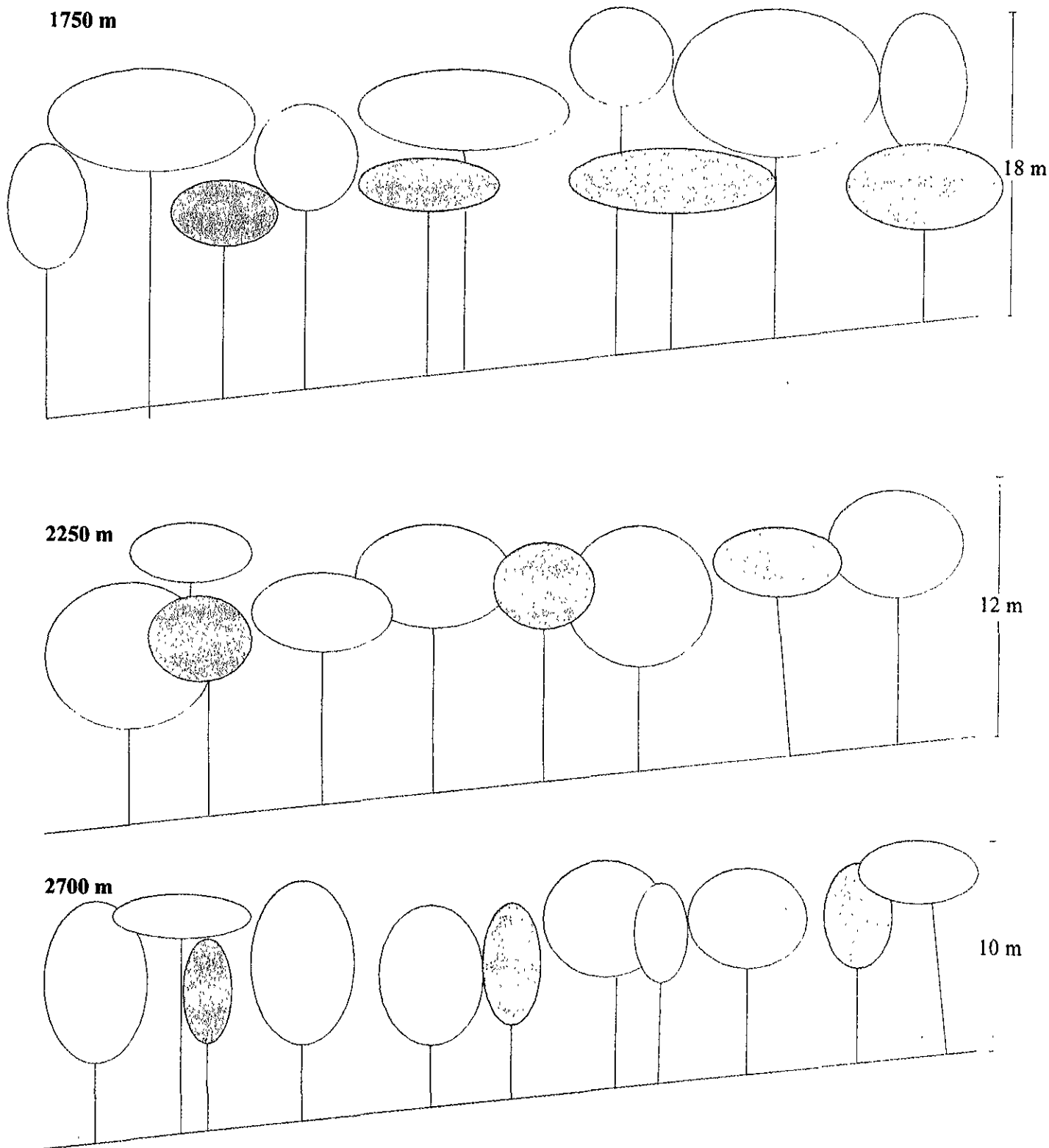


Figura 7. Diagrama estructural de las comunidades de los tres sitios de estudio para *Vaccinium consanguineum* (figura sombreada). En cada una de ellas la posición en la estructura vertical de esta especie es diferente. En el sitio bajo ocupa el sub-dosel, en el sitio intermedio el dosel medio y superior y en el sitio alto el dosel superior.

en el sotobosque establece una distribución del follaje que puede favorecer una mejor exposición de las hojas, dando como resultado una mayor captación de luz, que a su vez podría incrementar la fijación de CO₂. En general, se observó que en el sitio bajo el arreglo de las ramas fue principalmente horizontal, el nivel de ramificación fue menor y en al menos tres órdenes las ramillas fueron más largas (v. Tabla 5 y Fig. 5). Esto puede ser particularmente importante para las ramillas de primer orden, ya que en este grupo se ubicada casi la totalidad de las hojas. Considerando que las hojas en este sitio son más grandes respecto a los tamaños foliares en sitios más altos (Velázquez-Rosas, 1997), el tamaño de la ramilla, aunado con el tipo de filotaxia, favorecería una mejor exposición del follaje, evitando en gran medida el autosombreo entre hojas.

La disminución de la cobertura de los individuos de *Vaccinium* en los sitios medio y alto, vista en la relación AT-C, puede estar asociada con el cambio en ubicación de esta especie en la estructura vertical de la comunidad. En las dos comunidades de los sitios medio y alto, la altura del dosel disminuye, de modo que puede alcanzar el dosel en ambas comunidades (v. Fig. 6). En primera instancia este cambio en la estructura aumenta el nivel lumínico al que tiene acceso el árbol, pero la influencia del viento es mayor (en particular en el sitio más alto) y la disponibilidad de espacio en el dosel se puede reducir; ambas condiciones pueden limitar el desarrollo de las copas, dando como resultado que sean más bien compactas. El incremento en la densidad de los árboles conforme aumenta la altitud es un cambio estructural importante en las comunidades montanas (Leigh, 1975; Grubb, 1977; Tanner, 1977; Lieberman *et al.*, 1996, Williams-Linera *et al.*, 1996). En la zona de estudio esta tendencia no es tan clara (A. Rincón, en prep.). Sin embargo, en las comunidades de los tres sitios de estudio se distingue una diferencia en las densidades de individuos, siendo menor en el sitio bajo e incrementándose hacia los sitios medio y alto. Esta condición establece que en los sitios medio y alto se reduzca el espacio para el desarrollo de las copas de los árboles, lo que podría determinar una reducción en el tamaño de éstas. Además, en estos dos sitios se acentúa la influencia del viento debido

a su exposición, siendo más intensa en el sitio más alto. Esto último podría remarcar las diferencias que se observan entre el sitio medio y el alto.

El patrón de ramificación descrito para plantas que crecen en estos dos sitios también fue consistente con la disminución en el tamaño de la copa. Se observó un mayor nivel de ramificación, la orientación de las ramas fue más vertical y en tres órdenes la longitud de las ramillas fue menor respecto a las del sitio más bajo; en particular, las ramillas de primer orden fueron menos largas (v. Tabla 5 y Fig.5). Estos cambios parecen estar relacionados con la reducción del tamaño foliar registrado para esta especie en comunidades situadas a mayor altitud (Velázquez-Rosas, 1997).

Sería razonable suponer que los cambios en la forma y en las dimensiones de la copa de *Vaccinium* a lo largo del gradiente altitudinal, podrían condicionar un cambio en el soporte mecánico de los troncos respecto a la altura de los árboles; por ello se esperaría que los troncos fueran más gruesos en los sitios bajos, donde las copas son más amplias. Sin embargo, esto no fue evidente en la variación de la relación alométrica Diámetro-Altura Total (D-AT); pues en realidad las pendientes obtenidas en los tres sitios fueron similares (v. Tabla 3). En otras palabras, esto señala que los requerimientos de soporte mecánico en los tres sitios fueron similares.

Para *Drymis*, de manera similar que para *Vaccinium*, el principal cambio arquitectónico registrado entre los tres sitios fue el relacionado con la dimensiones de la copa, aunque para esta especie el patrón fue inverso del obtenido para la otra. En general, las copas fueron estrechas en los sitios bajo y medio, y más amplias en el sitio alto (v. Tabla 2 y 4). Esta variación en el tamaño no estuvo relacionada con un cambio en la forma de la copa, pues las ramas son plagio-ortotrópicas y su orientación fue similar. Por otra parte, la variación en la arquitectura de *Drymis* también puede estar relacionada con la variación de la estructura de la comunidad. Los individuos de esta especie ocupan las posiciones intermedias y superiores del dosel en las tres comunidades, y la altura de éstos decrece conforme disminuye la altura de dosel del bosque (Fig. 8). Esta posición variable en el dosel puede establecer que en los sitios de

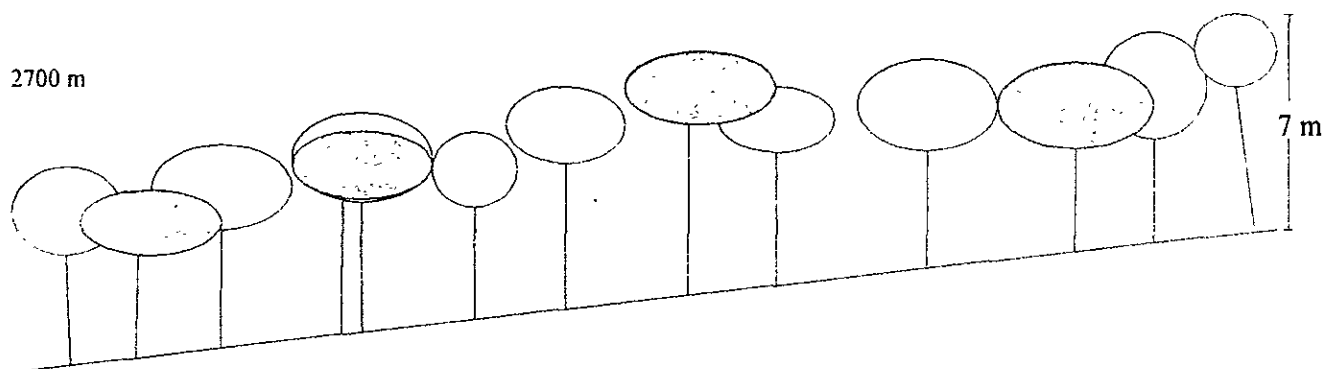
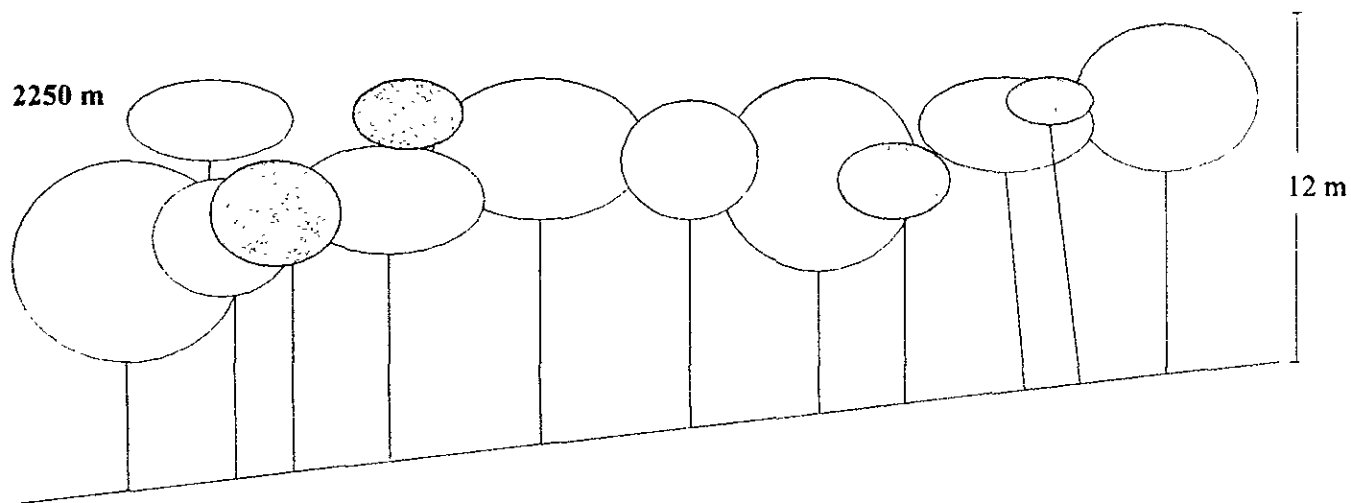
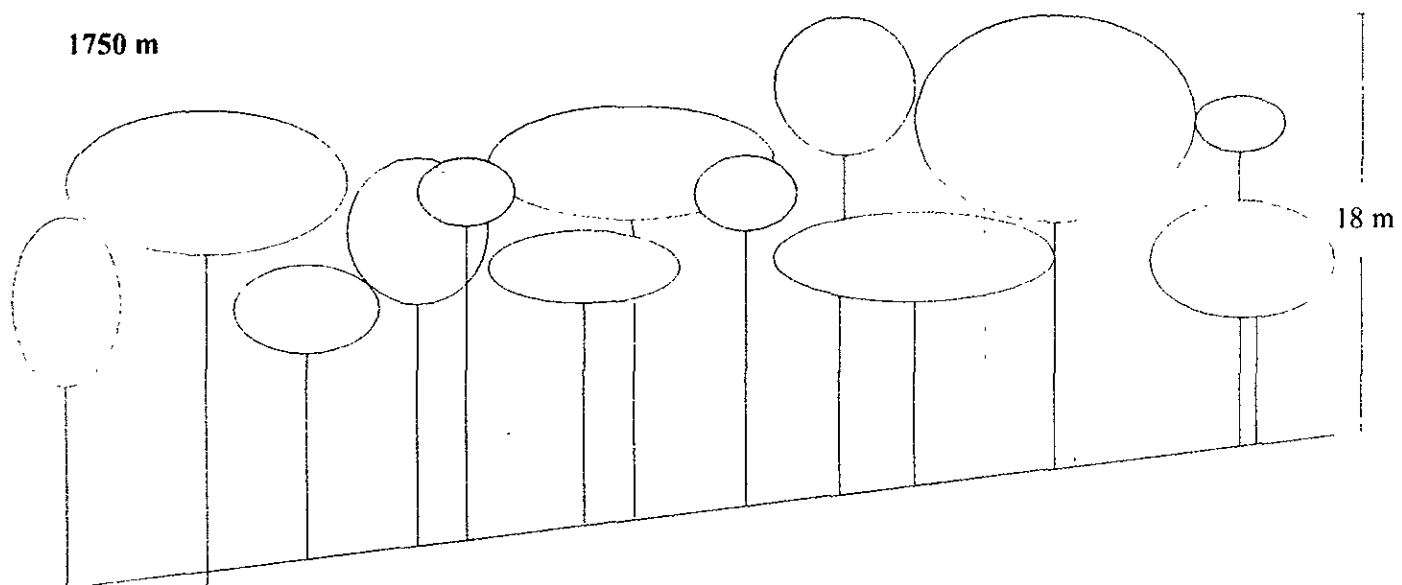


Figura 8. Diagrama de la variación estructural de los tres sitios de estudio; en todos ellos *Drymis granadensis* (figura sombreada) se ubica como una especie del dosel.

elevación baja y media las copas sean estrechas por una combinación de la influencia del viento y de la disponibilidad de espacio en el dosel. En estos sitios el tamaño de las copas estuvo directamente relacionado con un mayor número de órdenes de ramificación y con una predominancia de ramillas pequeñas en comparación con el sitio alto. En este último, las copas fueron más amplias, se presentaron menos órdenes de ramificación y las ramillas fueron más largas (v. Tabla 6 y Fig. 6). El resultado del sitio de mayor elevación contrasta con lo encontrado en los sitios más bajos y también con lo observado para *Vaccinium* en una altitud similar. Esto pudo ser causado por la inclusión de individuos que presentaran alguna deformación de la copa causada por la caída de troncos o ramas de árboles adyacentes. Sin embargo, esto es poco probable, ya que en la toma de datos se evitó utilizar a los individuos que tuvieran algún tipo de daño. La cobertura de los individuos de *Drymis* en este sitio es muy variable, aunque la mayoría presenta copas estrechas, y sólo un tercio de los individuos medidos tuvieron copas grandes. Esta gran variación puede ser el reflejo de la alta heterogeneidad ambiental del sitio, el cual se encuentra en la ceja de la montaña, justo en el parteaguas de la sierra. El sitio de muestreo abarcó la parte alta de las dos vertientes. En la vertiente norte la influencia del viento en puntos determinados es muy alta, determinando una reducción considerable en el tamaño de las copas de los árboles, mientras que en puntos contiguos, en la vertiente sur, la influencia del viento disminuye, lo que favorece que los árboles sean ligeramente más altos y sus copas probablemente más amplias. La variación de caracteres foliares entre estas dos vertientes fue puntualizada por Velázquez-Rosas (1997) para varias especies arbóreas, aunque las diferencias no hayan sido evaluadas en sitios contiguos. Aunque la idea arriba expuesta puede ofrecer una interpretación adecuada para los cambios observados en *Drymis*, es necesario reconocer que no explica cabalmente las tendencias en el incremento de la cobertura y la disminución del nivel de ramificación conforme se incrementa la altitud.

Los cambios en la arquitectura y en los patrones de ramificación observados en las dos especies analizadas a lo largo del gradiente altitudinal sugieren que la plasticidad morfológica en estas variables es una característica importante en las historias de vida de ambas especies. Sería interesante investigar si existen cambios fisiológicos paralelos a los arquitectónicos, ya que ambas grupos de características permiten a estas especies desarrollarse en amplios intervalos altitudinales, a lo largo de los cuales se presenta una variación ambiental muy marcada, creando condiciones muy contrastantes.

La variación arquitectónica de las dos especies estuvo correlacionada directamente con los cambios estructurales que se presentan en las comunidades vegetales a través del gradiente altitudinal, a pesar de que entre *Vaccinium* y *Drymis* hubo diferencias en los patrones arquitectónicos y de ramificación. Estos patrones parecen estar asociados con los niveles de radiación y la influencia del viento. Este hecho pone de manifiesto la importancia de analizar la variación arquitectónica de otras especies a lo largo de un gradiente como el que se está analizando, con el propósito de conocer cómo las especies con patrones arquitectónicos distintos responden a la variación ambiental. Esto podría ayudar a entender cuáles son los factores físicos que influyen determinantemente o que limitan más fuertemente la variación estructural de las comunidades vegetales húmedas montanas.

De manera general, a partir del presente estudio se pueden establecer las siguientes conclusiones. La arquitectura de las dos especies estudiadas, las cuales están presentes a lo largo de un intervalo altitudinal amplio en una región montañosa muy húmeda, mostró cambios notables relacionados con la altitud. Esta variación no fue igual para las dos especies, lo que indica que la variación arquitectural es una respuesta específica, determinada por las características morfológicas de cada especie. Esto implica que la respuesta de cada especie a condiciones similares puede ser diferente. Los cambios arquitectónicos más sobresalientes relacionados con la altitud son los que tienen que ver con las dimensiones de las copas y los patrones de ramificación. Al

menos en parte, estos cambios parecen estar asociados a la variación estructural de las comunidades en las que se desarrollan. A pesar de la carencia de información ambiental para la zona, hay fuertes indicios de que los factores ambientales que pueden ser determinantes de esta variación son el ambiente lumínico y la incidencia de viento, los cuales a su vez pueden modificarse aun más por las diferencias en la estructura de la vegetación, en particular la densidad de árboles y la cobertura del dosel, a diferentes altitudes. Sin embargo, no se puede descartar que otras variables ambientales que también sufren fuertes cambios a lo largo del gradiente altitudinal, como las características edáficas y la precipitación pluvial (tanto la vertical como la horizontal), puedan tener alguna influencia sobre la variación morfológica observada en estas especies, ya que todos estos factores pueden influir sobre la estructura de las comunidades montanas.

La variación morfológica detectada en ambas especies sugiere que la plasticidad arquitectónica es un atributo importante que les permite desarrollarse en ambientes contrastantes. Sin embargo, es indispensable estudiar los procesos fisiológicos que acompañan a estos cambios arquitectónicos con el fin de entender, de manera precisa, los mecanismos de interacción entre la forma y el ambiente y su influencia en el desempeño ecológico de estas especies.

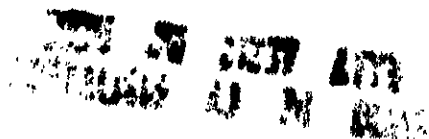
Para muchas de las variables arquitectónicas analizadas, los cambios observados no fueron significativos a lo largo del gradiente, aunque casi siempre fue posible distinguir tendencias de variación relacionadas con la posición altitudinal. Sin embargo, el hecho de que la variación de estos atributos sea gradual no descarta que pueda tener algún tipo de influencia sobre el desempeño local de estas especies.

Finalmente, este estudio también permitió establecer algunas conclusiones de tipo metodológico. En primer lugar, los dos modelos de regresión utilizados para los análisis alométricos produjeron resultados similares, por lo cual ambos pueden ser utilizados de manera indistinta. Las variables LRL y APR no estuvieron asociadas con la altura de los árboles de las dos especies, por lo que se puede afirmar que no son

adecuadas para evaluar la variación arquitectónica, y que podrían ser desechadas en futuros estudios. Por otra parte, el índice de bifurcación tampoco fue una variable adecuada porque no permitió distinguir entre los patrones de ramificación tan diferentes de las dos especies analizadas; en su lugar, la modificación hecha para este índice (el IBP) mostró ser más eficiente. Sin embargo, el IBP *per se* no describe toda la complejidad de los patrones de ramificación. Por lo tanto, es indispensable considerar otras variables tales como los ángulos de bifurcación, la longitud de las ramillas, la distribución del follaje, los tamaños foliares, la filotaxia y los ángulos de inserción de las hojas, entre otras, para entender de mejor manera la influencia que tienen los factores ambientales sobre estos patrones.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Buylla E. R. y Martínez-Ramos M. (1992) Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree: an evaluation the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology*, 80: 275-290.
- Bell A. D. (1991) *Plant Form: an Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. Oxford University Press, Oxford.
- Bell A. D. y Tomlinson P. B. (1980) Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Journal of the Linnean Society*, 80: 125-160.
- Borchert R. y Slade N. A. (1981) Bifurcation ratio and the adaptive geometry of trees. *Botanical Gazette*, 142: 394-401.
- Cástera P. y Morlier V. (1991) Growth patterns and bending mechanics of branches. *Trees*, 5: 232-238.
- Cavalier 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. (1980) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 229-259.
- Collado-Vides L. (1997) Aspectos ecológicos y evolutivos de la arquitectura modular en plantas: perspectivas en algas marinas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 23-29.
- Dean, J. M. y Smith A. P. (1978) Behavioral and morphological adaptations of a tropical plant to high rainfall. *Biotropica*, 10: 152-154
- Dirzo, R. (1984) Herbivory: A phytocentric overview. En: *Perspectives on Plant Population Ecology*. (eds. Dirzo R. y Sarukhán J.), pp. 141-165. Sinauer, Sunderland.
- Dolph G. E. y Dilcher D. L. (1980). Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica. *Biotropica*, 12: 91-99.
- Farnsworth K. D. y Niklas K. J. (1995) Theories of optimization, form and function in branching architecture in plants. *Functional Ecology*, 9: 355-363.
- Farnsworth K. D. y van Gardingen P. R. (1995) Allometric analysis of Sitka spruce branches: mechanical versus hydraulic design principles. *Trees*, 10: 1-12.
- Fisher J. B. y Honda H. (1979a) Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia*-branching pattern. 1. Theoretical trees. *American Journal of Botany*, 66: 633-644.
- Fisher J. B. y Honda H. (1979b) Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia*-branching pattern. 2. Survey of real trees. *American Journal of Botany*, 66: 645- 655.
- Gallardo C. (en preparación). *Estudio Fitogeográfico de la Flora de una Porción de la Región de la Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca*. Tesis de Maestría (Biología Vegetal). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Geeske J., Aplet G. y Vitousek P.M. (1994) Leaf morphology along environmental gradients in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*. *Biotropica*, 26: 17-22
- Givnish T. J. (1984) Leaf and canopy adaptations in tropical forest. En: *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics* (eds. Medina E., Mooney H.A. y Vázquez-Yanes C.), pp. 51-54. Junk. La Haya.



- 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.
- Hara T., van der Toorn J. y Mook J. H. (1993) Growth dynamics and size structure of shoots of *Phragmites australis*, a clonal plant. *Journal of Ecology* 81, 47-60.
- Hallé F., Oldeman R. A. y Tomlison P. B. (1978) *Tropical Trees and Forest, An Architectural Analysis*. Springer-Verlag. Nueva York.
- Harper J. L. (1981) The concept of population in modular organism. En: *Theoretical Ecology, Principles and Applications*. (ed. May R.M.), pp53-77. Blackwell Scientific. Oxford.
- Haper J. y Bell A. (1979) The population dynamics growth form in organisms with modular construction. En: *Population Dynamics*. (eds. Turner R. B. A y Taylor L.), pp. 29-52. Oxford University Press, Oxford.
- Hogan P. K. (1996). Ecotypic variation in the physiology of tropical plants. En: *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. (eds. Mulkey S.S., Chazdon R.L. y Smith A.P.), pp. 497-530. Chapman & Hall. Nueva York.
- Honda H. y Fisher J. B. (1979) Tree branch angle maximize efective leaf area. *Science*, 199: 888-889.
- Horn H. S. (1971) *The Adaptative Geometry of Trees*. Princenton University Press. Nueva Jersey.
- Kapelle M. (1996) *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: Biodiversidad, Ecología y Desarrollo*. Instituto de Biodiversidad y Universidad de Amsterdam. Wageningen.
- Kapelle M. y Zamora N. (1995) Changes in woody species richness along an altitudinal gradient in Talamanca montane *Quercus* forests, Costa Rica. En: *Biodiversity and Consevation of Neotropical Montane Forest* (eds. Churchill S.P., Balslev H., Forero E. y Lutein J. L.), pp. 135-148. The New York Botanical Garden Press. Nueva York.
- Kapos V. y Tanner E. V. J. (1985) Water relations of Jamaica upper montane rain forests trees. *Ecology*, 66: 241-250.
- King D. A. (1990) Allometry of saplings and understorey trees of Panamanian forest. *Functional Ecology*, 4: 27-32.
- King D. A. (1991a) Tree allometry, leaf size and adult tree size in old-growth forest of western Oregon. *Tree Physiology*, 9: 369-381.
- King D. A. (1991b) Tree size. *National Geographic Researcher & Exploration*, 7: 342-351.
- King D. A. (1995) Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 25-44.
- Koyhama T. (1993) Size-structured tree populations in gap-dynamic forest - the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *Journal of Ecology*. 81: 131-143.
- Kohyama T. (1987) Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology*, 1: 399-404.
- Kohyama T. y Hotta M. (1990) Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology*, 4: 515-521.
- Kubota Y. y Hara T. (1996) Allometry and competition between saplings of *Picea jezoensis* and *Abies sachaliensis* in Sub-boreal coniferus forest, northern Japan. *Annals of Botany*, 77: 529-537.

- Küppers M. (1989) Ecological significance of above ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relations. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 515-521.
- Kuuluvainen T. (1998) Crown architecture and stemwood production in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Tree Physiology*, 4: 337-346.
- 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 Harsthorn G. (1996) Tropical forest structure and composition on a large scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 84: 137-152.
- Martínez Sánchez J. L. (1993) *Aspectos Arquitecturales de Tres Especies Arbóreas en Relación al Ambiente Lumínico, en la Selva Alta Perennifolia de los Tuxtlas, México*. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- McMahon T. A. (1973) Size and shape in biology. *Science*, 179: 1201-1204.
- Meave J., Gallardo C., Rincón A., Otero A. y Ibarra-Manríquez G. (1994) La vegetación de La Chinantla, Oaxaca, México. En: *Libro de Resúmenes*, VI Congreso Latinoamericano de Botánica, p. 749, Mar de Plata, Argentina.
- Meave J., Gallardo C. y Rincón A. (1996) Plantas raras del bosque mesófilo de montaña. II *Ticodendron incognitum* (Ticodendraceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 59: 149-152.
- 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.
- Niklas K. J. (1994) *Plant Allometry. The scaling of form and process*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Niklas K. J. (1996) Differences between *Acer saccharum* leaves from open and wind-protected sites. *Annals of Botany*, 78: 61-66.
- Noble J. A. y Harper J. (1979) The population biology of plants with clonal growth. *Journal of Ecology*, 67: 983-1008.
- Oohata S. y Shidei T. (1971) Studies on the branching structure of trees. I. Bifurcation ratio of trees in Honrton's law. *Japan Journal of Ecology*, 21: 7-14.
- Pérez-García E. (1993) *Arquitectura Vegetal en Epidendrum L. (Orchidace)*. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Pickett S. T. A. y Kempf J. S. (1980) Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. *New Phytologist*, 86: 219-228.
- 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.
- Rincón A. (en prep.) *Estructura y Composición Florística de Algunas Comunidades de Vegetación Húmeda de Montaña en la Región de Santa Cruz Tepetotulla, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Riska B. (1991) Regression models in evolutionary allometry. *The American Naturalist*, 138: 283-299.

- Shin-Ichiro A. y Kohyama T. (1997) Crown architecture and life-history traits of tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology*, 85: 611-624.
- Spurr S. H. y Barnes B.V. (1980) *Forest Ecology*. John Wiley and Sons. Nueva York.
- Steingraeber D. A., Kascht L. J. y Frank D. H. (1979) Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (*Acer saccharum*) saplings. *American Journal of Botany*, 66: 441-445.
- Sterck F. J. y Bongers F. (1998) Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany*, 85: 266-272.
- Sokal R. R. y Rohlf F. J. (1981) *Biometry*. W. H. Freeman and Company, Nueva York.
- Tanner E. V. J. (1977) Four montane rain forest of Jamaica: a quantitative characterization of floristics, the soils and foliar mineral levels, and a discussion of the interrelations. *Journal of Ecology*, 65: 883-918.
- Velázquez-Rosas N. (1997) *Características Foliares de los Árboles de Bosques Húmedos de Montaña en la Región de La Chinantla, Sierra Norte de Oaxaca*. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Veneklass E. (1984) *Morphological Variation in Leaves of Three Ecologically Different Tree Species from Tropical Rain Forest*. Tesis de Maestría. Department of Plant Ecology, State University Utrecht, Utrecht.
- Wainwright C. (1994) Functional morphology as a tool in ecological research. En: *Ecological Morphology* (eds. Wainwright P.C. y Reilly S.M.), pp. 42-59. The University of Chicago Press, Chicago.
- Waller M. D. (1986) The dynamics of growth and form. En: *Plant Ecology*. (ed. Crawley M. J.), pp. 2291-320. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Waller M. D. (1992) Plant morphology and reproduction. En: *Plant Reproductive Ecology, Patterns and Strategies*. (eds. Lovett Doust J. y Lovett Doust L.), pp. 203-227. Oxford University Press. Nueva York.
- Wanntorp H. E. (1983) Historical constraints in adaptation theory: traits and non-traits. *Oikos*, 41:157-160.
- Waring, R. H. y Franklin J. F. (1979) Evergreen coniferous forests of the Pacific Northwest. *Science*, 204: 1380-1386.
- White J. (1979) Plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 109-258.
- Whitmore T. (1984) *Tropical Rain Forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.
- Williams-Linera G., Pérez-García I. y Tolome 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.
- Whitney G. G. (1976) The bifurcation ratio as an indicator of adaptative strategy in woody plant species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 103: 67-72.
- Zavala H. J. A. (1997) *Morfología Funcional de Cephalocereus columna-trajani (Cactaceae) en una Comunidad Semiarida del Trópico Mexicano*. Tesis Doctoral (Biología). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Zar. J. H. (1984) *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Nueva Jersey.

Agradecimientos

Quiero expresar un profundo agradecimiento a las siguientes personas, que directa o indirectamente me ayudaron para realizar este trabajo.

Al Dr. Jorge Meave del Castillo por su apoyo, paciencia y gran compromiso académico como director de la tesis.

A los Doctores María Teresa Valverde Valdés y Alejandro Zavala Hurtado, quienes durante la realización de este trabajo fungieron como parte del comité tutorial; sus sugerencias, preguntas y críticos puntos de vista fueron siempre muy importantes para mejorar el trabajo.

A los Doctores Alma Delfina Lucía Orozco Segovia, Guadalupe Williams Linera, Lauro López Mata y Arturo Flores Martínez, quienes realizaron una exhaustiva revisión del trabajo; sus ideas y comentarios fueron valiosos para la tesis y para mi formación.

A Víctor, Ofelia, Oswaldo, Gerardo y Javier que me ayudaron con el trabajo de campo; sin esta ayuda no se hubiera podido llevar a cabo este trabajo. A Yaayé por facilitarme el dibujo que ilustra la sección de métodos.

A mis amigos Liz, Claudia, Julieta, Lucio y José Luis que siempre estuvieron conmigo durante la elaboración del manuscrito; su apoyo, comprensión, paciencia y entusiasmo han sido de vital importancia.

A la Dirección General de Estudios de Posgrado (DEGEP) de la UNAM por la beca que me otorgó para realizar mis estudios de maestría.