



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA**

**PATRONES DE MORFOLOGÍA FOLIAR A LO
LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL
EXTENSO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G O

P R E S E N T A

DANIEL JOAQUÍN SÁNCHEZ OCHOA



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO 2015**



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.

Hoja de datos del Jurado

1. Datos del alumno

Sánchez

Ochoa

Daniel Joaquín

307160847

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Estudios Superiores – Iztacala

Biología

2. Datos del tutor

Dr.

Jorge Arturo

Meave

del Castillo

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Hibraim Adán

Pérez

Mendoza

4. Datos del sinodal 2

Dr.

Hector Octavio

Godínez

Álvarez

5. Datos del sinodal 3

Dr. José Daniel

Tejero

Diez

6. Datos del sinodal 4

Mtra.

Alin Nadyely

Torres

Díaz

7. Datos de la tesis

Patrones de morfología foliar a lo largo de un gradiente altitudinal extenso

60 p.

2015

Dedicada a los que les hubiera gustado estar aquí.

Mi padre, mi abuelo y Margo.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a mi madre por tener la paciencia conmigo y apoyarme a lo largo de toda mi vida. Que sin ella no tendría nada de lo que hoy tengo.

Por todas las comidas, regaños, llamadas de atención, apoyos incondicionales y complicidades a lo largo de mi vida. Por ser mi segunda madre, a Rosalinda Aguilar.

A Alfonso Ochoa por su constante apoyo, complicidad y pláticas que uno quiere que nunca acaben.

Porque sin el “haz que las cosas pasen” mi vida no hubiese sido la misma. Por fungir como mi padre y maestro en muchas ocasiones, a Rubén Ochoa.

A “Pepe” por ser mi mejor amigo y estar ahí siempre. Por ser el que me acercó a la música, te admiro. Gracias a tu mamá por abrirme las puertas de tu casa en numerosas situaciones.

M. en C. Alín Nadyely Torres Díaz, Dr. José Daniel Tejero Diez, Dr. Héctor Octavio Godínez y Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza, les agradezco por tener la atención y el tiempo de revisar mi tesis. Por sus pertinentes y acertados comentarios para mejorar el trabajo y ser parte de lo que están palpando.

Por ser el principal guía y representar una valiosa ayuda en el trabajo de mi tesis. Por la paciencia que tuvo desde el comienzo. Por ser un maestro dentro y fuera de mi profesión. Con una gran admiración, a Jorge Meave.

A Silvia Salas Morales, por brindarme tu amistad, por abrirme las puertas de tu casa, por confiar en mí, por tus enseñanzas, por contagiarme tu amor por el estado de Oaxaca y las plantas. A tus “bebés” por hacerme compañía en SERBO y cuidar de mí en “Rancho Dioon”.

A Marco Antonio Romero Romero por toda la ayuda proporcionada en la realización del trabajo. Por sus enseñanzas, secretos y propiciar que la tesis fuera más parsimoniosa.

Gracias a Andrés, Eunice, Gerardo, Gina, Jony, Marce, Melbi y Vero por sus consejos, conocimientos y apoyos a lo largo de mi camino en la realización de la tesis.

Por la amistades que gané en la facultad de Ciencias, a Aldi, Alí, Ale, Beto, Betito, Carlos, Cris, Diego, Enrique, Gonzalo, Irene, Lalo, Leo, Luis, Mariana, Rodrigo, Sam, Víctor y Yaz.

A mis amigos más cercanos de la carrera, Alan, Alí Abadallán, Ana Karen, Apu, Dan, Héctor, Jaramillo, Leopoldo, Luis Manuel, Mahelet, Moisés y Pancho.

Por ser mis maestros de fotografía y enseñarme a ver a la naturaleza a través de un lente, gracias Edson y Gaby. Gracias por todas sus enseñanzas que han llevado a poder compartir un poco de lo que vivo en mis viajes.

A la otra parte de la familia que siempre estuvo al pendiente de mi superación personal. Alan Piña, Bruno, César Olguín, Lizzy, Luis, Martín, Pato, Ruth y Valeria

Muchas gracias a las personas que facilitaron el financiamiento de este estudio. Principalmente al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACyT), a través del proyecto CONACYT-CB-2009-01-128136, otorgado a Jorge A. Meave, y a la Sociedad para el estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca, A.C. (SERBO), que además proporcionó infraestructura para su realización.

ÍNDICE

RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Presentación.....	1
1.2 Variación climática y gradientes altitudinales.....	2
1.3 Las hojas como sensores ambientales y su relación con el ambiente.....	4
1.4 Efecto de la variación ambiental en gradiente altitudinales sobre las hojas.....	8
1.5 Planteamiento del problema y objetivos.....	8
2. REGIÓN DE ESTUDIO	11
2.1 Localización, geomorfología e hidrología de la región de estudio.....	11
2.2 Variación altitudinal de la vegetación.....	13
2.3 Variación climática altitudinal.....	13
3. MATERIAL Y MÉTODO	19
3.1 Obtención de muestras foliares a lo largo del gradiente altitudinal.....	19
3.2 Cuantificación y descripción de los atributos foliares.....	20
3.3 Análisis de los datos.....	21
3.3.1 Cálculo de los promedios ponderados de las variables foliares por sitio.....	21
3.3.2 Modelos lineales generalizados.....	21
3.3.3 Análisis RLQ.....	23

4. RESULTADOS.....	25
4.1 Contribución estructural de las especies incluidas en el estudio.....	25
4.2 Cuantificación de los atributos foliares.....	26
4.3 Modelación de la relación entre los atributos foliares y los factores ambientales.....	27
4.4 Análisis RLQ.....	29
5.DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	33
5.1 Patrones en los cambios de las características foliares con respecto a la altitud y los factores ambientales.....	33
5.2 Implicaciones ecológicas y evolutivas.....	38
5.3 Implicaciones paleoecológicas.....	39
5.4 Conclusiones.....	40
6. REFERENCIAS.....	41
Anexo 1.....	53
Anexo 2.....	59

RESUMEN

Las plantas responden al ambiente por medio de sus características anatómicas y morfológicas. Las hojas son sensores ambientales precisos y constantemente están sujetas a presiones selectivas, lo que se traduce en una gran variedad de características. El estudio de la morfología foliar en gradientes ambientales permite comprender mejor las relaciones entre las plantas y el ambiente. Los objetivos de este estudio fueron describir las relaciones de los patrones foliares a nivel comunitario a lo largo de un gradiente altitudinal amplio (70 a 3,600 m s.n.m.) localizado en la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, México, y evaluar la relación entre los atributos foliares y algunas variables climáticas. Se recolectaron hojas de las especies más importantes de la comunidad vegetal a intervalos de 200 m de altitud (16,200 en total), a las cuales se les midieron cinco atributos: área foliar, peso foliar, masa foliar específica, tipo de borde y tipo de hoja (simple/compuesta). Para evaluar si los atributos foliares responden a variables ambientales se usaron datos obtenidos previamente -cada hora y durante un año- de temperatura y humedad relativa. Las respuestas fueron analizadas con modelos lineales generalizados y un análisis RLQ. El peso fue la única variable que no respondió a ninguna variable en ningún análisis. La masa foliar específica estuvo relacionada negativamente con la temperatura media anual, lo cual podría interpretarse como un mecanismo de protección del tejido fotosintético. Por otro lado, la proporción del tipo de borde no entero se relacionó positivamente con la humedad relativa; los bordes no enteros generan turbulencia en la capa de aire adyacente, coadyuvando así a la transpiración por parte de las hojas. Finalmente, la proporción de hojas compuestas fue mayor en zonas de baja humedad y temperatura elevada, siendo éste el atributo que tuvo la relación más sencilla en los modelos lineales generalizados. Este resultado apoya la idea de que las hojas compuestas pierden menos agua en lugares cálidos que las hojas simples. El estudio de las características foliares en gradientes altitudinales a nivel comunitario proporciona información valiosa para entender el funcionamiento de las comunidades en ambientes heterogéneos, y proporciona indicios sobre las posibles convergencias evolutivas que ocurren en las plantas.

Palabras clave: análisis RLQ, área foliar, borde de la hoja, configuración de la hoja, gradiente ambiental, masa foliar específica, patrones foliares comunitarios, peso seco foliar.

ABSTRACT

Plants respond to the environment through their anatomical and morphological characteristics. Leaves are very precise environmental sensors and are constantly subjected to selective pressures, which translates into a large variety of leaf attributes. The study of leaf morphology on environmental gradients allows a better comprehension of the plant-environment relationships. The study aimed to describe community-level leaf patterns along a large elevational gradient (70 - 3,600 m a.s.l.) located on the Sierra Madre del Sur (Southern Sierra Madre), Oaxaca State, Mexico, and to evaluate the relation between leaf attributes and some climatic variables. Leaves of the most important species in the community were collected at 200-m elevation intervals (16,200 in total), for which the following attributes were assessed: leaf area, leaf dry weight, leaf mass per area (LMA), leaf margin and leaf configuration (simple/compound). To evaluate whether leaf attributes respond to environmental variables, previously obtained data —recorded hourly during one year— on temperature and relative humidity were used. The responses were analyzed through generalized linear models and a RLQ analysis. No single analysis showed a response of dry weight to any climatic variable. LMA was negatively related with mean annual temperature, which may be interpreted as a protective mechanism of the photosynthetic tissue. In turn, the proportion of smooth margins was positively related with relative humidity of the air; non-smooth margins create turbulence in the boundary layer, thus assisting in leaf transpiration. Finally, the proportion of compound leaves was larger in low-humidity and high-temperature zones, this being the attribute that showed the simplest relationship in the generalized linear models. This result supports the idea that compound leaves are more efficient in controlling water loss in warm habitats than simple leaves. The study of community-level leaf attributes on elevational gradients provides valuable information to advance our understanding of the functioning and structuring of plant communities in heterogeneous environments, and it provides insight on the likely evolutionary convergences among plants.

Key words: community leaf patterns, environmental gradient, leaf area, leaf blade configuration, leaf dry weight, leaf margin, leaf mass per area, RLQ analysis.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación

El planeta tiene una orografía accidentada. Esta característica hace que dentro de una cierta región y sin que haya variación latitudinal, pueda presentarse una heterogeneidad considerable en el clima, acompañada de variaciones amplias en los factores ambientales como la temperatura, la humedad, la precipitación y la cantidad de radiación que recibe un sitio (Strahler y Strahler, 2006). La variabilidad climática no sólo implica la existencia de diferentes condiciones de vida para los organismos, sino que también causa heterogeneidad en la disponibilidad de los recursos abióticos, influenciando a las comunidades animales y vegetales (Durant *et al.*, 2007).

Las plantas responden al ambiente a través de sus características estructurales y morfológicas, las cuales varían para cada condición de manera particular (Tranquillini, 1979; Camarero *et al.*, 1996; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002; Gurevitch *et al.*, 2006). A través de su evolución, las plantas han desarrollado numerosas adaptaciones que les permiten enfrentar las condiciones estresantes de sus hábitats (Daubenmire, 1979; Bohnert y Sheveleva, 1998); esto permite su permanencia y reproducción, y en última instancia repercute en su adecuación. La hoja es uno de los órganos vegetales más importantes porque en ellas se llevan a cabo dos procesos esenciales para estos organismos: la fotosíntesis y la transpiración (Givnish, 1984). Por esta razón, las características foliares representan adaptaciones finas de las plantas al ambiente (Govindjee, 1982), haciendo de las hojas constituyen los sensores ambientales más precisos de estos organismos sésiles. Las presiones selectivas a las que están sujetas las hojas se traducen en una gran variedad de tamaños, formas, duración de su permanencia en la copa, color y características anatómicas (Barrientos-Priego *et al.* 2003; Li *et al.*, 2006; Shipley *et al.*, 2006; Körner, 2012; Read *et al.*, 2014).

Diversos estudios de la relación entre las características foliares y los factores ambientales han mostrado la existencia de patrones foliares relacionados con los grandes biomas, como la

presencia de hojas anchas en las selvas y de hojas pequeñas en los desiertos (Kessler *et al.*, 2007; Kluge y Kessler, 2007). Sin embargo, los cambios ambientales a escalas más pequeñas también están asociados con variaciones notables en los patrones morfológicos de las hojas como su tamaño, peso, masa foliar específica (biomasa seca por unidad de área), tipo de borde, contenido de nitrógeno y la configuración de la lámina foliar (Givnish, 1984; Bongers y Popma, 1990; Sandquist y Ehleringer, 1998; Press, 1999; Yáñez-Espinosa *et al.*, 2003; Shipley *et al.*, 2006; Molina-Montenegro, 2008; Körner, 2012; Read *et al.*, 2014).

El estudio de la morfología foliar a lo largo de un gradiente ambiental permite entender mejor las variaciones y los patrones de las hojas para cada hábitat y observar su relación con las variables climáticas (Keddy, 1992; Kraft *et al.*, 2008; Read *et al.*, 2014). La relación entre la morfología y el ambiente no sólo permite detectar patrones generales en la naturaleza, tanto en el presente como en el pasado, sino que además constituye una herramienta para comprender mejor situaciones de cambio climático (Wright *et al.*, 2004; Read *et al.*, 2014). La investigación reportada en esta tesis se suma a los esfuerzos realizados hasta ahora para conocer la compleja relación de los patrones foliares con el ambiente, centrándose en el análisis de dichos patrones en las comunidades que están presentes en un gradiente altitudinal muy extenso de una región con una fuerte estacionalidad climática del sur de México.

1.2 Variación climática y gradientes altitudinales

La condición del clima está definida por dos conjuntos denominados elementos y factores (Brenes y Saborío, 1995; Aguilar Rodríguez, 2004). Los elementos son los componentes mismos del clima e incluyen a la presión atmosférica, los vientos, la temperatura, la humedad y la precipitación, mientras que los factores son cuestiones externas al clima pero con fuerte influencia sobre los elementos, como la latitud, la altitud, la configuración de los continentes, el relieve, la cercanía con el mar y las corrientes marinas (Beniston *et al.*, 1997; Carreto Bernal *et al.*, 2000; Körner, 2007). La temperatura y la precipitación son los elementos más importantes del clima; no sólo son las dos variables primarias que se usan para definir los tipos climáticos (Priego *et al.*, 2010), sino que además afectan directamente a las actividades antrópicas (Agosta

y Cavagnaro, 2010) y la de muchos otros organismos.

La latitud es el principal factor causante de la variación climática del planeta. Esto se debe a que provoca un calentamiento diferencial del aire, el agua y la tierra debido a la inclinación con la que se recibe la radiación solar. Por ello, la latitud también afecta los sistemas de circulación de los vientos en la atmósfera (Casas y Alarcón, 1999; Melendo Soler *et al.*, 2002). Otro factor de gran importancia en la variación climática de la tierra es la altitud, la cual afecta al medio físico y biótico de cada lugar, incluso a través de distancias horizontales muy cortas (Brenes y Saborío, 1995; Beniston, 2002). La altitud se define como la distancia vertical que hay desde el nivel medio del mar hasta un punto determinado en la superficie terrestre (cabe notar que este uso del término altitud corresponde al vocablo inglés '*elevation*' y no a la palabra '*altitude*', ya que en dicho idioma este último término designa a la distancia vertical entre un punto de referencia y un objeto en el aire que no está en contacto con dicho punto; McVicar y Körner, 2013). Un gradiente altitudinal (*elevational gradient*) se define como el conjunto de cambios en diversas variables que ocurren dependiendo del cambio en la altitud (Tang y Fang, 2006; Kohler y Maselli, 2009). Conforme aumenta ésta disminuye la presión atmosférica (Errázuriz Körner *et al.*, 1987; Quereda Sala, 2005) y aumenta la radiación solar (Gliessman, 2002).

La interacción entre la humedad y la temperatura, y su variación estacional, determina la gran complejidad de los gradientes altitudinales. Sin embargo, hay patrones generales que se mantienen en todo el planeta; por ejemplo, la temperatura siempre disminuye gradualmente conforme aumenta la altitud. En las regiones tropicales la tasa de cambio de la temperatura es aproximadamente de $-0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ por cada 100 m de altitud. En regiones templadas y boreales la tasa de cambio en la reducción de la temperatura es mayor (Pemán García y Navarro Cerrillo, 1998). La humedad del aire tiene una relación estrecha con la altitud. Esto se debe a que los vientos empujan el agua evaporada de los cuerpos de agua a las regiones más altas hasta el punto de condensación y precipitación (Stadtmüller, 1987; Fuzzi y Wagenbach, 1997; Ahrens *et al.* 2012), lo que hace que llueva más en sitios de mayor altitud. Sin embargo, cuando las montañas son muy altas la acumulación de nubes y por lo tanto la precipitación y la humedad relativa del aire alcanzan sus valores mayores en porciones intermedias.

En las regiones montañosas, son importantes las lluvias de tipo orográfico que se producen cuando una masa de aire cargada de humedad choca contra un sistema montañoso y se eleva, lo que hace que disminuya su temperatura, y que la humedad se condense y caiga a manera de lluvia (Campos Aranda, 1998). Si la pérdida de humedad es muy grande en un lado de las montañas, suele ocurrir que del otro lado el aire frío que desciende genere una pérdida de humedad al irse calentando; a este efecto se le conoce como efecto Föhn o sombra orográfica (Viviroli *et al.*, 2007). En el caso de la temperatura, este elemento del clima no sólo exhibe una gran variabilidad relacionada con la estacionalidad climática del planeta, sino también por causa de la geomorfología (Harvey y Sáenz, 2007). Los gradientes altitudinales no sólo están relacionados con variabilidad climática sino también con la heterogeneidad del suelo: en las partes más altas suele haber poca riqueza y abundancia de minerales y los suelos son más delgados, mientras que en las partes bajas éstos suelen ser más fértiles y de mayor grosor (Huget del Villar, 1983; Labrandero Sanz y Martínez Vega, 1998; Köhler *et al.*, 2006).

1.3 Las hojas como sensores ambientales y su relación con el ambiente

La variación en la disponibilidad de recursos como el agua y los nutrientes es un factor que afecta directamente la formación de los órganos de las plantas e influye en su desarrollo y productividad (Saldaña y Lusk, 2003). En la era moderna, Alexander von Humboldt (1850) fue uno de los primeros en documentar la relación entre la morfología de las hojas y el ambiente, a partir de la observación de que los patrones morfológicos foliares eran semejantes en sitios con ambientes similares. A principios del siglo XX, Bailey y Sinnot (1915, 1916) iniciaron el estudio formal de la relación entre las hojas y el clima, analizando características como la prevalencia de la forma palmado-lobada o algún tipo de margen (entero vs. aserrado) en distintos ambientes.

Las hojas son órganos muy importantes para las plantas debido a que llevan a cabo funciones como la fotosíntesis y la transpiración (Givnish, 1984). La fotosíntesis es el proceso fundamental para el desarrollo de la vida, pues con ella se empieza a producir materia orgánica en los primeros niveles de la cadena trófica y oxígeno, a través de una conversión de energía lumínica a química (Govindjee, 1982; Gurevitch *et al.*, 2006). A su vez, la transpiración es fundamental

para el movimiento del agua dentro de la planta y depende de la existencia de un fuerte diferencial de presión osmótica. Dependiendo de las condiciones ambientales, los estomas se abren o se cierran, regulando la salida de vapor de agua (Willmer y Fricker, 1996). La transpiración permite que los nutrientes provenientes del suelo lleguen a las hojas, se regule la temperatura de la planta y ésta obtenga CO₂ (García Breijo *et al.*, 2006; Willmer y Fricker, 1996). La continuidad de estos procesos asegura el funcionamiento del sistema suelo-planta-atmósfera, en donde la hoja juega un papel fundamental en los ciclos biogeoquímicos (Meinzer *et al.*, 2001). Aunque todas las hojas presentan las mismas características morfológicas y anatómicas, varían de manera notable al estar sujetas a fuertes presiones selectivas por ser los órganos vegetales más expuestos al ambiente aéreo (Keddy, 1992; Kraft *et al.*, 2008; Read *et al.*, 2014). Si bien estas adaptaciones tienen una base genética, el fenotipo puede responder de manera plástica a las particularidades del ambiente (Hickey, 1973; Givnish, 1984; Bongers y Popma, 1990; Gurevitch, 1992; Terradas, 2001). En consecuencia, en la naturaleza se observa una gran variación en los atributos foliares, incluyendo el grosor, la presencia de estructuras protectoras contra la radiación solar, la densidad de estomas, el tamaño de hoja y la anatomía interna de la hoja, entre otros (Howard, 1969; Grubb, 1977; Smith y Nobel, 1977; Dolph y Dilcher, 1980; Tanner y Kapos, 1982; Givnish, 1984; Bruijnzeel *et al.*, 1993; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002).

Los numerosos estudios que han analizado la relación de las hojas con los ambientes de las plantas (*e.g.*, Bongers y Popma, 1990; Reich *et al.*, 1999; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002) han revelado patrones foliares respecto a la densidad estomática (Premoli y Mathiasen, 2011), el tipo de hoja (Hickey, 1973; Givnish y Vermeij, 1976; Givnish, 1984; Medina, 1985; McElwain *et al.*, 1999), la disposición foliar (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002), el tamaño (Hamann, 1979; Tang y Ohsawa, 1999; Poorter y Rozendaal, 2008), el grosor (Niinemets, 2001; Wright *et al.*, 2004), la densidad (Talbert y Holch, 1957; Bruschi *et al.*, 2003) y el tipo de borde (Dolph, 1979). Además, han permitido analizar su relación con factores ambientales como la temperatura, el tipo de suelo y la intensidad lumínica, entre otros. La relación hoja-ambiente es tan reveladora que muchos investigadores han sugerido que la morfología foliar puede usarse como un indicador de condiciones de temperatura y humedad, postulado en el que se basan la mayoría de las

reconstrucciones paleoclimáticas (McElwain *et al.*, 1999; Peppe *et al.*, 2011).

En general, las hojas de sitios tropicales húmedos son grandes y perennes, mientras que en sitios tropicales y secos son mucho más pequeñas y caducas (Chabot y Hicks, 1982; McDonald *et al.*, 2003). En hábitats con baja disponibilidad de agua las plantas suelen tener adaptaciones foliares marcadas, como hojas muy pequeñas o gruesas y la presencia de estructuras epidérmicas como glándulas secretoras de aceites o pubescencias que les permiten mantener un balance hídrico adecuado (Sandquist y Ehleringer, 1997; Press, 1999; Molina-Montenegro, 2008). Asimismo, cuando las plantas crecen en condiciones umbrías suelen tener hojas grandes que les permiten capturar una mayor cantidad de radiación solar (Yáñez *et al.*, 2003). Estos son ejemplos, *grosso modo*, de cómo las hojas responden a variaciones de temperatura, radiación solar y humedad ambiental, resultando en tasas fotosintéticas eficientes (Givnish, 1984; Bongers y Popma, 1990). La morfología foliar tiene consecuencias indirectas en el funcionamiento ecosistémico, al ser el órgano responsable en la producción primaria, así como del reciclaje de nutrientes y los ciclos biogeoquímicos (Lavorel y Garnier, 2002; Díaz *et al.*, 2004).

En el estudio de la relación hoja-ambiente se reconoce la existencia de disyuntivas evolutivas en las características foliares con respecto a la productividad y a la tolerancia al estrés ambiental (Reich *et al.*, 1999; Diemer, 1998; Wright *et al.*, 2004; Jin-Sheng *et al.*, 2009). Un ejemplo de ello es el caso de las plantas que presentan hojas grandes, con tasas fotosintéticas altas, las cuales tienen desventajas en lugares calientes y secos ya que las temperaturas altas inhiben la fotosíntesis y elevan la transpiración. En contraste, las hojas pequeñas y/o compuestas controlan mejor la transpiración, pero a costa de reducir las tasas fotosintéticas (Givnish y Vermeij, 1976; McElwain *et al.*, 1999).

Una de las variables foliares más importantes en el estudio de la relación hoja-ambiente es la masa foliar específica (MFE). La MFE se define como la cantidad de masa foliar presente por unidad de superficie de la hoja y está relacionada claramente con varias condiciones ambientales como la luz, temperatura y humedad ambiental (Niinemets, 2001; Wright *et al.*, 2004; Poorter *et al.*, 2009; Kessler *et al.*, 2007; Hulsof *et al.* 2013). A mayor MFE se puede inferir que el tejido fotosintético es poco y más denso, además de que hay concentraciones bajas de N,

lo cual resulta en una menor tasa fotosintética (Vitousek *et al.*, 1990; Poorter *et al.*, 2009). En general, las plantas caducifolias presentan valores de MFE menores que las perenes (Poorter *et al.*, 2009; Read *et al.*, 2014). En las regiones con más radiación y temperaturas bajas (como en las partes altas de las montañas), las plantas tienen mayor MFE que en las regiones más cálidas pero menor radiación (Roux *et al.*, 1999; Poorter *et al.*, 2009). A grandes rasgos, la MFE está ligada a la adquisición de recursos, por lo tanto varía a lo largo de los ambientes y suele ser mayor en hábitats oligotróficos (Feller, 1996) y secos.

La MFE depende de la variación del área y el peso de las hojas. Estas dos variables no sólo se han analizado de manera integral, pues numerosos estudios han examinado patrones para estas dos variables por separado. Por ejemplo, el área foliar aumenta mientras que el peso disminuye en regiones con altas temperaturas y humedad elevada, y lo contrario sucede en regiones de temperatura y humedad bajas (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002; Kessler *et al.*, 2007; Morecroft *et al.*, 2014). La comparación entre regiones secas cálidas y secas frías ha mostrado que en las regiones frías las hojas son más grandes que en las cálidas, lo que indica que la temperatura es un factor capaz de controlar la variación en el área de las hojas (Kalácska *et al.*, 2004; Kessler *et al.*, 2007; Peppe *et al.*, 2011). A escalas más pequeñas, se ha visto que las hojas de mayor área se encuentran en lugares sombreados, como el sotobosque (Yáñez *et al.*, 2003).

Además del área y el peso foliar, y su integración en la MFE, el estudio de la morfología foliar ha mostrado que la variación de la forma y el tipo de hoja (*i.e.*, hojas simples vs. hojas compuestas) también permiten reconocer estrategias diferentes que permiten a las plantas optimizar sus funciones vitales y tolerar diferentes características ambientales. Por ejemplo, en sitios de mayor altitud la proporción de las hojas simples aumenta respecto a la de hojas compuestas (Kessler *et al.*, 2007; Kluge y Kessler, 2007). Por otra parte, se ha reportado que el borde de la hoja tiene una relación estrecha con la temperatura media anual (Bayley y Sinnott, 1915; Uhl *et al.*, 2003; Greenwood *et al.*, 2004), si bien se ha insistido en que para poder hacer inferencias más sólidas se necesitan muestreos más extensivos y contar con más mediciones de variables climáticas y del contenido nutricional del suelo (Poorter y Rozendaal, 2008).

Una consideración importante en el estudio de la morfología foliar es que en las hojas se

pueden reconocer tres niveles de análisis. En primer lugar, está el nivel de un solo individuo; posteriormente se puede reconocer el nivel específico, en el que cobra mucha relevancia la variación entre los individuos de la misma especie, y finalmente un nivel comunitario, que es el más adecuado para buscar patrones generales y tendencias que resultan en gran medida del balance entre las convergencias y las divergencias entre especies que viven en un mismo ambiente (López-Olvera, 2005).

1.4 Efecto de la variación ambiental en gradientes altitudinales sobre las hojas

La altitud es un factor geográfico que tiene un efecto primordial en los parámetros ambientales, incluso a través de distancias muy cortas. Estudios recientes realizados en gradientes altitudinales a nivel de taxón han reportado diferentes cambios en las características foliares como respuesta a dichos gradientes. Por ejemplo, conforme se incrementa la altitud tienden a aumentar la masa foliar específica (Vitousek *et al.*, 1990; Geeske *et al.*, 1994; Van de Weg *et al.*, 2009) y la pubescencia (Geeske *et al.*, 1994; Molina-Montenegro, 2008), mientras que disminuyen la densidad de estomas (Barrientos-Priego *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2006), el tamaño de hoja (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002) y la concentración de N (Shiple *et al.*, 2006; Körner, 2012; Read *et al.*, 2014). Desafortunadamente todavía es difícil hacer grandes generalizaciones sobre los patrones foliares en gradientes altitudinales, ya que por lo general los gradientes examinados son muy cortos o están incompletos y por lo tanto no se abarca la variación ambiental completa.

1.5 Planteamiento del problema y objetivos

La revisión presentada en las secciones anteriores muestra claramente cómo las características foliares representan adaptaciones de las plantas a los factores ambientales. Sin embargo, todavía no se entiende bien la relación entre la morfología foliar y el ambiente en gradientes altitudinales extensos (> 1500 m), en los que esté incluida toda la variación existente entre el nivel del mar y las partes más elevadas de las montañas. En la Sierra Madre del Sur, en el estado

de Oaxaca, Salas-Morales (2014) analizó la variación de la flora y la vegetación en función de la variabilidad climática en un gradiente altitudinal extenso. Su estudio se basó en el análisis de la variación climática en este gradiente (Salas-Morales *et al.*, en prensa) y reveló los patrones altitudinales florísticos (Salas-Morales y Meave, 2012) y de las características cuantitativas de la vegetación (Salas-Morales, 2014). Sin embargo, se desconocen los patrones foliares a lo largo de este gradiente, a pesar del potencial que tienen dichos patrones para explicar los cambios en la flora y la vegetación. Específicamente, las preguntas de esta investigación fueron: ¿hay patrones en los cambios de las características foliares con respecto al gradiente altitudinal?, y si los hay ¿cómo son?, y ¿hay una relación entre la variación foliar y la ambiental en este gradiente altitudinal?

Los objetivos del estudio fueron: (1) describir los patrones a nivel comunitario de la variación de algunos atributos de la morfología foliar (tipo de hoja [simple vs. compuesta], tipo de borde, peso, área y MFE) a lo largo de un gradiente altitudinal extenso, y (2) evaluar la relación entre los atributos foliares y las variables climáticas de temperatura y humedad relativa.

Con base en la revisión de la literatura presentada en las secciones iniciales de la introducción, se hipotetizó que el aumento de altitud y los consecuentes cambios en temperatura y humedad relativa estarían asociados con disminuciones en el tamaño foliar y la proporción de hojas compuestas y de borde no entero, y con aumentos en el peso y la MFE a nivel de la comunidad.

2. REGIÓN DE ESTUDIO

2.1 Localización, geomorfología e hidrología de la región de estudio

El gradiente altitudinal donde se estudiaron los patrones de morfología foliar se localiza en las regiones denominadas Costa y Sierra Sur del estado de Oaxaca, México (Figura 2.1). En esta zona persisten grandes áreas de vegetación bien conservada y esto hizo posible estudiar las características de las hojas presentes en las comunidades vegetales que se desarrollan en un gradiente altitudinal amplio, que va desde el nivel del mar hasta las partes más elevadas de la sierra sur de Oaxaca (3600 m s.n.m.) de manera continua (INEGI 1988a).

La región forma parte de la Provincia Morfotectónica de la Sierra Madre del Sur. Los terrenos con elevación de 0 a 200 m corresponden a la Subprovincia de la Planicie Costera del Pacífico, y los que se encuentran por arriba de dicha cota altitudinal pertenecen a la Subprovincia de las Tierras Altas de Oaxaca; ambas subprovincias forman parte de la “Zona de las Cuestas del Pacífico” (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1988). Debido a que es un sistema montañoso complejo, la geología superficial varía a lo largo de toda el área. En los lugares de baja elevación se presentan afloramientos de roca metamórfica, principalmente gneises que datan del Jurásico y en menor cantidad rocas metamórficas de contacto cuya antigüedad es del Paleozoico; estas últimas rocas forman un complejo llamado Xolapa. En las zonas intermedias hay granitos que datan del Jurásico-Cretácico; éstos forman un complejo grande llamado Batolito, que a su vez está asociado al evento de metamorfismo de las partes bajas. También hay afloramientos de caliza cristalina del Cretácico, pertenecientes a facies postarrecifales de plataforma. Por último, en las zonas de mayor elevación, vuelven a dominar las rocas metamórficas, principalmente gneises del Precámbrico, aunque también hay vestigios de granito no metamorfoseado de edad cretácica (INEGI 1984a, 1988a, 1989a). Derivado de esta diversidad de rocas en la zona se presenta también un conjunto variado de suelos: en las partes bajas se presentan cambisoles crómicos; en las zonas intermedias predominan acrisoles órticos y regosoles eútricos, y en las partes más altas hay feozems háplicos y húmicos (INEGI, 1988a, 1988b, 1989).

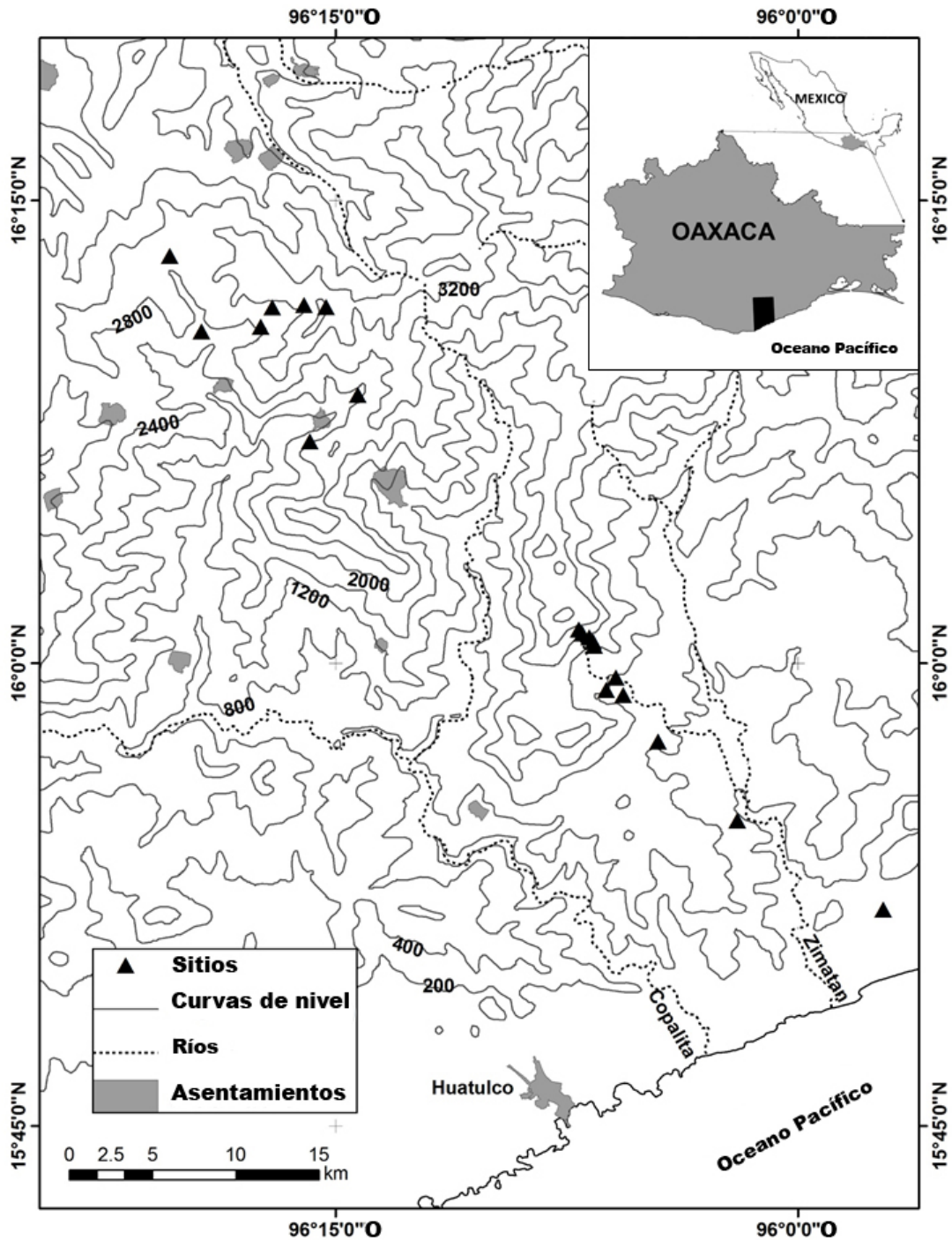


Figura 2.1. Localización de los sitios de estudio en la Sierra Madre del Sur, Oaxaca, México. Las líneas continuas son las curvas de nivel a intervalos de 400 m excepto en el intervalo de 200 a 400 m. Modificado de Salas-Morales et al. (en prensa).

El área forma parte de dos regiones hidrológicas de la vertiente del Pacífico. En las cimas nacen tres ríos fundamentales para el sostén de la vegetación y las actividades antrópicas, cuyas aguas fluyen hacia el Océano Pacífico: Copalita, Tehuantepec y Zimatán (INEGI, 1988b).

2.2 Variación altitudinal de la vegetación

En las partes más bajas del gradiente (50-450 m s.n.m.) la vegetación es un bosque tropical caducifolio. Estas comunidades se caracterizan principalmente por contar con numerosas especies de árboles, entre las que destacan por su abundancia *Bursera excelsa*, *Cochlospermum vitifolium*, *Cordia elaeagnoides*, *Guaiacum coulteri*, *Handroanthus chrysanthus*, *Lonchocarous constrictus*, *L. emarginatus* y *Morisona americana*. En la vegetación ribereña se presentan *Andira inermis*, *Astianthus viminalis*, *Inga inicuil*, *Pithecellobium dulce*, *Switenia humilis* y *Thouinidium decandrum*. Entre las altitudes de 400 y 1600 m la humedad es más elevada y eso permite la presencia de especies perennifolias, formando así el bosque tropical subperennifolio; algunas especies comunes en él son *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum*, *Castilla elastica*, *Cojoba arborea*, *Cupania dentata* y *Poulsenia armata*, entre otras (Salas-Morales *et al.*, 2007). En el intervalo altitudinal de 1,600 a 2,000 m el ambiente es todavía más húmedo; estas condiciones, aunadas a un ambiente con temperaturas más moderadas, da lugar al desarrollo de un bosque mesófilo de montaña, en el que crecen una gran diversidad de especies. Algunos ejemplos de ellas son *Ardisia compressa*, *Bernoullia flammea*, *Clethra lanata*, *Morella lindeniana*, *Persea americana* y *Saurauia pringlei*. Finalmente, en las partes más altas del gradiente, en altitudes entre 2,200 y 3,600 m se presentan bosques mixtos de pino-encino y bosques de pino, en los que *Pinus hartwegii* y *Abies hickelii* aparecen como especies dominantes (Salas-Morales, 2014).

2.3 Variación climática altitudinal

Como es de esperar en un gradiente altitudinal tan extenso como éste, el clima presenta variaciones muy fuertes a lo largo del mismo, si bien éstas son más notables en el componente

térmico que en la precipitación. De acuerdo con el INEGI (1984a, b), todos los climas que se registran a lo largo del gradiente son subhúmedos; sin embargo, en las partes bajas (0-1000 m) se presenta un clima netamente tropical o megatermal (Aw), el cual es reemplazado por un clima de tipo templado o mesotermal (Cwa) hasta una elevación de 3,000 m; arriba de esta elevación el clima también es templado pero de tipo Cwb, es decir, aquí el verano es más frío. De acuerdo con las estaciones cercanas, la precipitación es de 600-1000 mm en las partes de menor altitud y la temperatura promedio es de 22 a 26 °C. En las porciones intermedias la precipitación varía entre 1,000 y 1,200 mm anuales y la temperatura oscila entre 18 a 26 °C. En las partes altas la precipitación se mantiene constante (1200 mm) y la temperatura es de 10 a 12 °C (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Variación de la precipitación total anual, temperatura media y el tipo de clima a lo largo de la altitud. Tomado de Salas et al. (en prensa)

Altitud (m s.n.m.)	Precipitación total anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Tipo de clima (Köppen, 1936)
< 500	600	26-28	Aw
1001-1500	800-1000	22-24	Cwa
1501-2000	1000-1200	18-22	Cwa
2001-2500	>1200	16-18	Cwa
2501-3000	>1200	12-16	Cwa
> 3000	>1200	10-12	Cwb

Salas-Morales *et al.* (en prensa) analizaron los patrones altitudinales de humedad relativa y temperatura durante un año por medio de sensores ambientales (HoBo) que registraron de forma automática datos de temperatura y humedad relativa cada hora en este periodo. El Cuadro 2.2 presenta las variables ambientales del estudio por piso altitudinal reportados por dichos autores: temperatura media anual (TMA), temperatura media mensual máxima (TMM), temperatura media mensual mínima (TMm), oscilación térmica (OT), calculada como TMM-TMm, coeficiente de variación térmica (CVT), humedad relativa media anual (HRMA), humedad relativa media mensual máxima (HRMM) y humedad relativa media mensual mínima (HRMm). El cuadro incluye dos nuevas variables: oscilación de la humedad relativa (OHR), calculada como la diferencia HRMM-HRMm, y coeficiente de variación de la humedad relativa (CVHR). Los valores máximos para las variables de temperatura correspondieron a los sitios más bajos y los

valores mínimos a los más altos, aunque el mínimo de TMM se presentó en 3000 m. En contraste, los valores más altos de las variables de humedad relativa se concentraron en sitios intermedios (1200 o 2000, dependiendo de la variable), si bien las mínimas se registraron en las partes más altas.

Cuadro 2.2. Variables ambientales por cada piso altitudinal (Alt, m s.n.m.) reportadas por Salas-Morales et al. (en prensa). Para cada variable los valores extremos se muestran en negritas. TMA, Temperatura media anual; TMM, temperatura media mensual máxima; TmM, temperatura media mensual mínima; OT, oscilación térmica (calculada como TMM-TmM); CVT, coeficiente de variación térmica; HRMA, humedad relativa media anual; HRMM, humedad relativa media mensual máxima; HRMm, humedad relativa media mensual mínima; OHR, oscilación de la humedad relativa; CVHR, coeficiente de variación de la humedad relativa.

Alt	Temperatura (°C)					Humedad (%)				
	TMA	TMM	TmM	OT	CVT	HRMA	HRMM	HRMm	OHR	CVHR
70	26.55	32.18	22.25	9.93	15.16	78.34	92.09	56.81	35.28	23.94
200	24.81	31.54	19.60	11.94	18.67	82.47	99.41	55.38	44.03	24.81
400	24.32	30.67	20.07	10.6	16.80	79.65	93.81	55.91	37.90	24.98
600	22.98	28.87	19.04	9.82	16.80	87.08	98.31	58.37	39.93	26.02
800	22.05	27.23	18.48	8.74	14.96	91.22	99.65	66.55	33.09	20.43
1000	22.04	27.33	19.28	8.04	14.06	90.60	98.93	73.95	24.97	17.09
1200	18.87	23.07	16.14	6.93	13.35	92.33	99.37	78.19	21.18	16.95
1400	18.07	21.77	15.40	6.37	13.70	84.85	96.66	70.18	26.47	25.46
1600	17.34	21.32	14.76	6.56	14.51	85.71	95.18	72.61	22.56	22.66
1800	15.43	19.52	12.40	7.11	18.05	86.89	97.61	73.11	24.49	22.20
2000	14.73	18.89	11.68	7.21	19.16	87.96	99.98	70.15	29.83	23.71
2200	14.97	18.70	12.85	5.85	17.09	74.31	94.99	54.70	40.28	28.54
2400	12.63	16.26	10.47	5.78	20.03	80.11	95.79	58.64	37.14	62.81
2600	10.50	20.04	4.17	15.86	55.61	87.63	99.84	54.65	45.19	26.03
2800	9.92	17.41	4.40	13.01	53.04	76.41	93.55	49.65	43.89	30.83
3000	10.76	14.52	8.49	6.03	23.65	58.19	92.69	30.66	62.03	72.69
3200	9.21	19.45	3.88	15.57	58.97	40.65	73.56	11.32	62.23	100.10
3400	8.71	15.10	5.24	9.85	44.46	70.10	90.37	49.07	41.29	44.94
3600	7.32	15.73	3.21	12.52	64.81	43.87	67.50	22.44	45.05	101.14

A diferencia de las medias anuales o mensuales de las variables ambientales, las medidas de variación se distribuyeron de manera menos predecible. Por ejemplo, los valores extremos de

OT se registraron en dos pisos adyacentes (2400 y 2600 m). Aun así, la mayor variabilidad ambiental se concentró en los sitios más altos. El piso altitudinal de 1200 destacó por tener los coeficientes de variación más bajos para temperatura (13.35 %) y humedad relativa (16.95 %), mientras que los CV más altos correspondieron al sitio de 3600 m. Además, en general los sitios con valores bajos de OT y CVT tuvieron valores altos de HRMA (Cuadro 2.2).

Salas-Morales *et al.* (en prensa) reportaron relaciones estrechas entre TMA, TMM y TMm y la altitud; en particular, calcularon un decremento de 0.542 °C por cada 100 m de altitud. La temperatura media anual fluctuó de 26.6 °C en 70 m s.n.m, hasta 7.3 °C en 3600 m s.n.m. El valor más alto registrado en todo el gradiente fue de 32.18 °C y el más bajo fue de 3.21 °C (Figura 2.2). Tanto para OT como para CVT hay un cambio abrupto en la variación de la temperatura entre las altitudes de 2400 a 2600 m s.n.m; en los sitios ubicados arriba de esa altitud la variación térmica es mucho mayor (Figura 2.3).

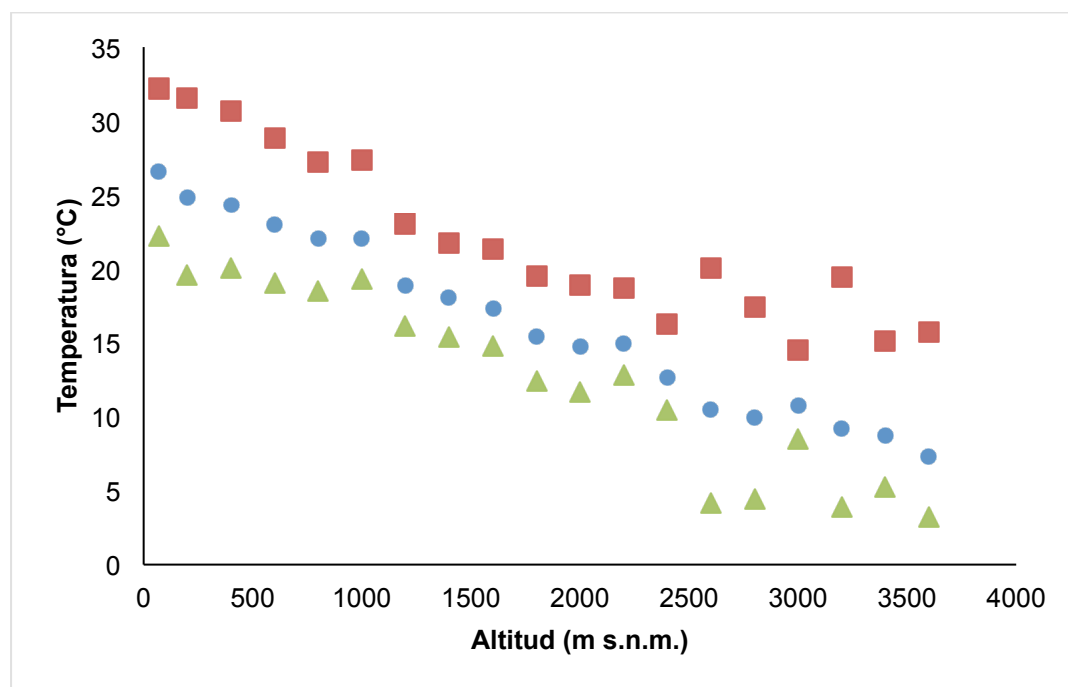


Figura 2.2. Variación altitudinal de la temperatura media anual (TMA; círculos azules), temperatura media anual máxima (TMM; cuadrados rojos), temperatura media anual mínima (TMm; triángulos verdes). Modificado de Salas-Morales et al. (en prensa).

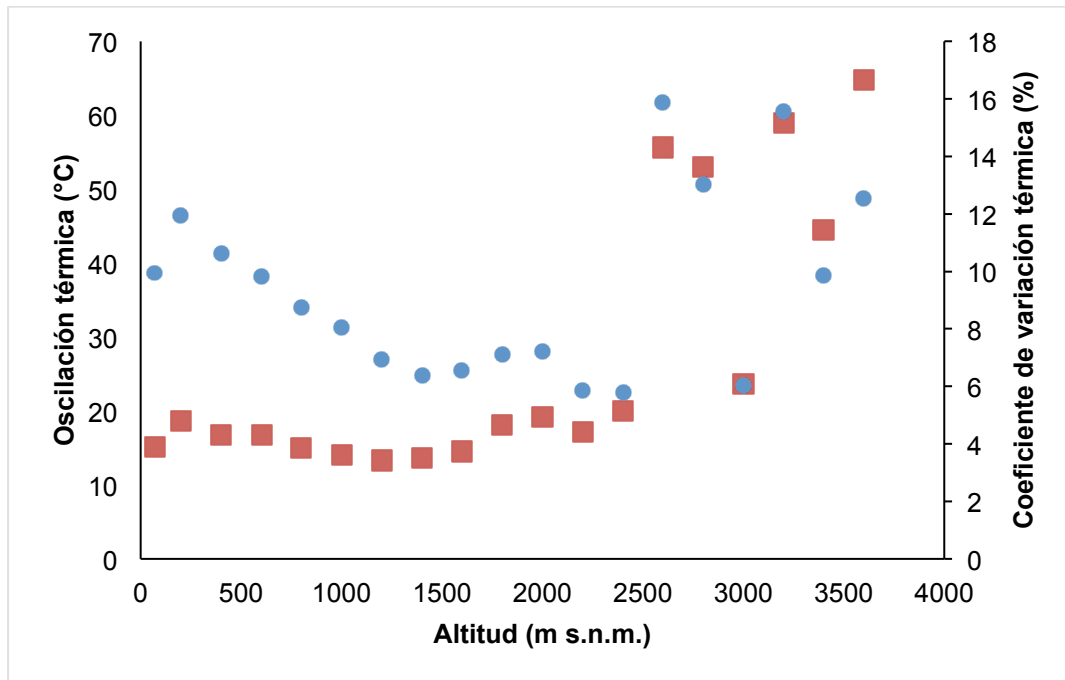


Figura 1.3. Variación altitudinal de oscilación térmica (OT; círculos azules, eje Y de la derecha), coeficiente de variación térmica (CVT; cuadrados rojos, eje Y de la izquierda). Modificado de Salas-Morales et al. (en prensa).

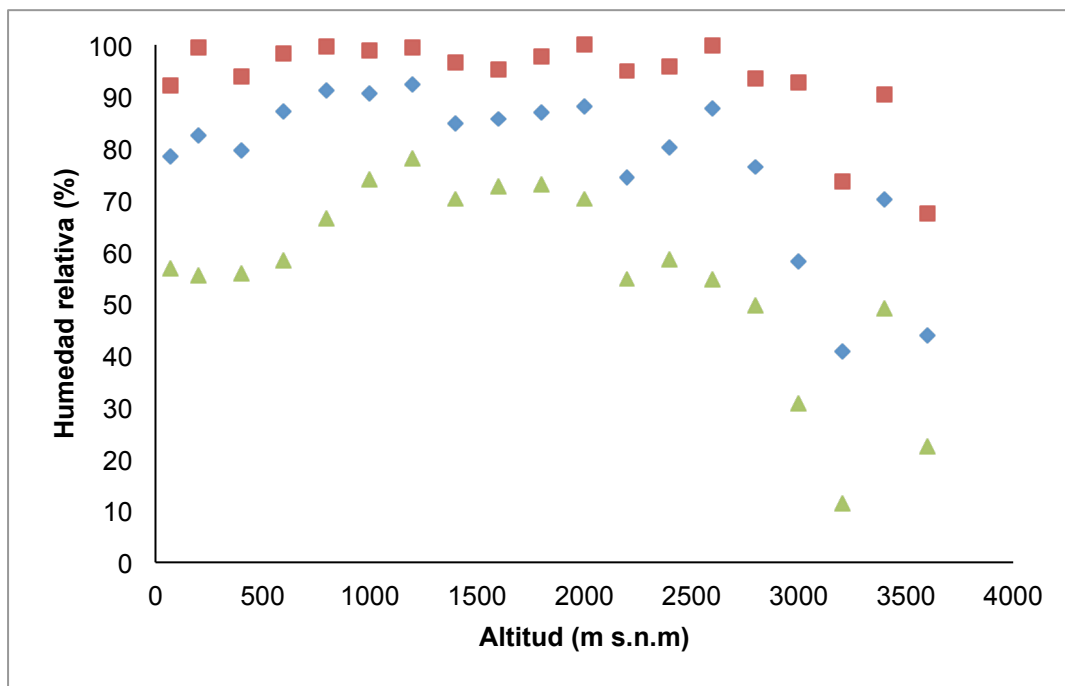


Figura 2.4. Variación altitudinal de la humedad relativa media anual (HRMA; círculos azules), humedad relativa media anual máxima (HRMAM; cuadros rojos) y humedad relativa media anual mínima (HRMAm; triángulos verdes). Modificado de Salas-Morales et al. (en prensa).

En fuerte contraste, ninguna de las variables analizadas relacionadas con la humedad relativa (HRMA, HRMM, HRMm) tuvo una relación estrecha con la altitud. Los sitios con mayor HRMA (> 75 %) se distribuyeron desde 70 hasta 2,000 m s.n.m (Figura 2.4). Por arriba de dicha altitud la HR mostró una disminución abrupta. A su vez, tanto los valores de OHR como de CVHR aumentaron de manera notable con la altitud (Figura 2.5).

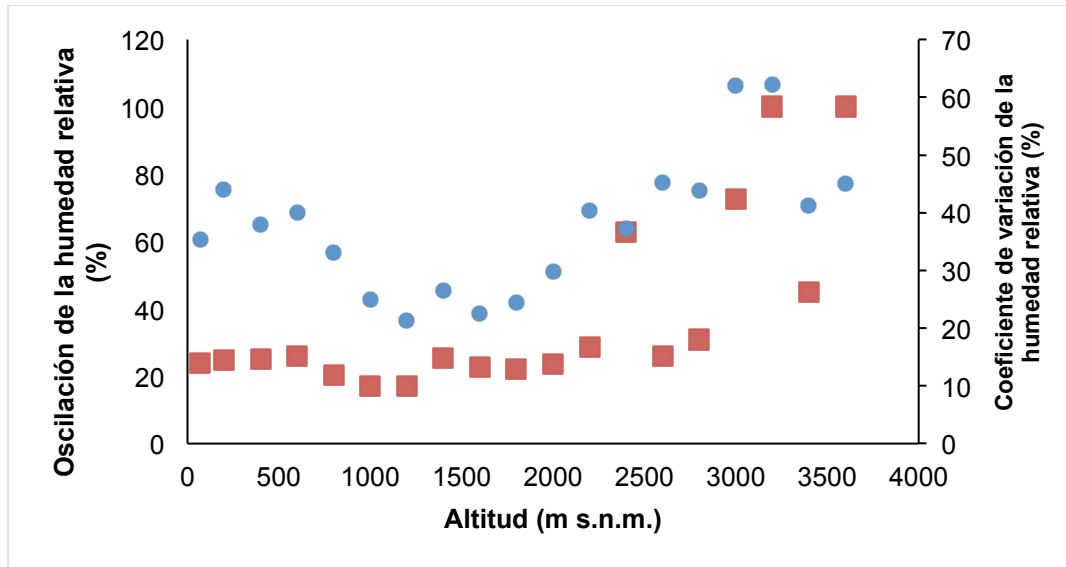


Figura 2.5 Variación altitudinal de la oscilación de la humedad relativa (OHR; círculos azules, eje Y de la izquierda) y coeficiente de variación de la humedad relativa (CVHR; cuadros rojos, eje Y de la derecha).

3. MATERIAL Y MÉTODO

3.1 Obtención de muestras foliares a lo largo del gradiente altitudinal

Los sitios donde se obtuvieron las muestras de hojas para este estudio fueron seleccionados con el apoyo de la cartografía topográfica 1:50,000 del por Salas-Morales *et al.* (en prensa) para su análisis de la variación climática altitudinal. Estos sitios se situaron a intervalos de 200 m y en laderas con orientación sur. La selección precisa de los 19 sitios requirió que éstos fueran accesibles y estuvieran relativamente bien conservados (troncos con fustes gruesos, dosel cerrado y ausencia de signos obvios de disturbio antrópico). La ubicación geográfica de cada sitio se registró con un receptor del sistema GPS (coordenadas UTM).

La selección de las especies que serían incluidas en el análisis se basó en los resultados del muestreo de la vegetación realizado por Salas-Morales (2014) en este gradiente basado en el método de Gentry (1982). Este método consiste en muestrear la vegetación en un área de 0.1 ha (1,000 m²) dividida en 10 transectos de 50 × 2 m, colocados de forma paralela a la pendiente. En los transectos se censaron todos los árboles, los arbustos y las lianas enraizados en su interior que tuvieran un diámetro a la altura del pecho (DAP; 1.3 m de altura desde la base del tronco) ≥ 2.5 cm. De cada individuo se midió el DAP (para las lianas se midió su diámetro basal una sola vez aunque sus troncos entraran y salieran varias veces de la parcela) y se recolectaron ejemplares botánicos para su posterior determinación. Con estos datos Salas-Morales (2014) calculó el área basal por individuo (con la fórmula del área de un círculo) y posteriormente la densidad y el área basal acumulada por especie.

Esta información permitió calcular un valor de importancia relativa (VIR) para cada especie y en cada sitio (*i.e.*, por piso altitudinal) por medio de la suma de los valores relativos (porcentuales) de las dos variables (la suma de los VIR de todas las especies en un sitio es 200 %). Con base en los VIR más altos se seleccionaron las especies para analizar la morfología foliar en cada sitio. En los sitios con mayor riqueza de especies sólo se recolectaron hojas de las especies que tenían mayores contribuciones estructurales en ese sitio, mientras que en los sitios de menor riqueza

fue posible obtener muestras de hojas de la mayoría o de todas las especies. De esta manera, en los sitios de alta riqueza las especies seleccionadas tuvieron un valor sumado de VIR de entre 98 y 140 %, mientras que en los sitios más pobres el VIR acumulado por las especies seleccionadas fluctuó entre 141 y 200 %.

De cada especie seleccionada en cada sitio se recolectaron 20 hojas de tres individuos maduros (60 hojas por especie por sitio). Las hojas debían estar maduras (completamente expandidas), no estar depredadas o presentar una pequeña pérdida de área foliar, y proceder de distintas alturas de la copa para incluir mayor variabilidad (Bongers y Popma, 1990; Cornelissen *et al.*, 2003). En algunos casos no fue posible obtener 60 hojas con estas características, y entonces se procuró tener al menos 40 hojas de tres individuos de la especie.

3.2 Cuantificación y descripción de los atributos foliares

Las hojas recolectadas fueron clasificadas en uno de dos tipos (simple o compuesta) y se registró su tipo de borde de forma dicotómica, es decir, entero o no entero (Hickey, 1973). Para obtener el área foliar, se obtuvieron imágenes digitales de las hojas con un escáner (Epson Stylus SX218) y las áreas de dichas imágenes se midieron con el programa Photoshop SC5 Extended. Para obtener el peso seco las hojas fueron secadas en horno hasta alcanzar un peso constante y pesadas en balanza analítica (Ohaus, modelo Adventurer N13123) con precisión de 0.01 g. En el caso de las hojas compuestas, los folíolos fueron utilizados como las unidades foliares de análisis, ya que funcionalmente juegan un papel análogo al de una hoja simple (Raunkiaer *et al.*, 1935; Givnish, 1979), a pesar de las grandes diferencias estructurales entre un folíolo y una hoja simple, sobre todo por la variedad del raquis en las hojas compuestas (Cain y Castro, 1959). El área foliar de las hojas (AF) en forma de aguja de los pinos se calculó con la fórmula de Nasrullah *et al.* (1994):

$$AF = 2\pi r \times h$$

donde r = es el radio de la hoja y h = el largo de la hoja. Finalmente, se calculó la masa foliar específica (MFE) de cada hoja dividiendo su peso seco entre el área foliar.

$$MFE = \frac{\text{Peso seco (g)}}{AF (cm^2)}$$

3.3 Análisis de los datos

3.3.1 Cálculo de los promedios ponderados de las variables foliares por sitio

Como se mencionó en la sección anterior, el análisis de las hojas no incluyó a todas las especies por sitio, sino sólo a las que tenían una contribución estructural más grande en función de su VIR. Esto significa además que las especies incluidas en cada conjunto seleccionado no eran igualmente abundantes. Por esta razón la cuantificación de cada atributo foliar en los diferentes sitios se hizo a través del cálculo de los promedios ponderados de cada atributo. La ponderación se basó en una estandarización de los valores de importancia de las especies incluidas obtenida a partir de la suma de dichos valores e igualando la suma a 100 %, y recalculando posteriormente la fracción correspondiente a cada especie. Para los atributos foliares medidos como variables continuas (peso seco foliar, área foliar y MFE), se multiplicaron los promedios de los valores de cada atributo por especie por su fracción de ponderación, y se sumaron los valores ponderados. Para los atributos categóricos (tipo de hoja y tipo de borde), la ponderación de los atributos se hizo simplemente sumando las fracciones de ponderación de las especies que tenían el mismo atributo.

3.3.2 Modelos lineales generalizados

Como primer paso y con el fin de permitir una visualización sencilla de las relaciones entre los atributos foliares y las variables climáticas, se graficaron estas relaciones usando a las variables climáticas simples como factores predictivos (*i.e.*, altitud, TMA y HRMA). Todos los análisis se hicieron con el programa R (R Development Core Team, 2010), en la plataforma RStudio (2012).

A continuación se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar los patrones altitudinales de las variables foliares (peso, área, MFE, tipo de borde y tipo de hoja) relacionados con la variación ambiental. Salas-Morales *et al.* (en prensa) reportaron una relación lineal muy

fuerte entre la altitud y la temperatura de los sitios, así como un comportamiento no lineal para la humedad relativa respecto a la altitud. Por estas razones se excluyó a la altitud como factor de análisis, a la vez que la humedad relativa se incluyó como factor lineal y cuadrático. De esta manera se construyeron 11 modelos para cada atributo, los cuales representan los efectos individuales, efectos aditivos, así como interacciones (multiplicativas) de segundo y de tercer grado para cada factor (Cuadro 3.1). No se incluyeron modelos más complejos (*e.g.*, un atributo en función de la interacción más el efecto aditivo de otra variable) en el análisis debido a que la interpretación suele ser compleja y en ocasiones errónea. Dado que en la construcción de los modelos se usaron los promedios ponderados para las variables de respuesta, en todos los casos se usó un error de tipo gaussiano.

Cuadro 3.1. Modelos construidos para explicar la variación de los atributos foliares (variables dependientes) en función de los factores ambientales (variables independientes o predictivas). Variables dependientes (*y*): peso, área, MFE, proporción de hojas simples y proporción de hojas con borde entero. $HRMA^2$: humedad relativa con término cuadrático.

Modelo	Variables	
	Dependiente	Independiente
1	y	TMA
2	y	HRMA
3	y	$HRMA^2$
4	y	TMA+HRMA
5	y	TMA+ $HRMA^2$
6	y	HRMA+ $HRMA^2$
7	y	TMA+HRMA+ $HRMA^2$
8	y	TMA*HRMA
9	y	TMA* $HRMA^2$
10	y	HRMA* $HRMA^2$
11	y	TMA*HRMA* $HRMA^2$

La selección de los mejores modelos se hizo con el enfoque de verosimilitud. Se compararon los valores del Criterio de Información de Akaike (AIC) de todos los modelos por medio de la diferencia con el AIC más bajo (ΔAIC); se usó el valor de $\Delta AIC = 2$ como umbral para discernir entre modelos. Un valor de $\Delta AIC < 2$ se interpretó como un indicio de que los modelos eran cualitativamente similares en términos de su verosimilitud; en estos casos, la selección final se basó en el principio de parsimonia, dando prioridad a los modelos con menos términos. Si después de aplicar estos criterios aún no era posible discernir cuál era el mejor modelo, se usó el valor del ajuste (R^2) para tomar la última decisión (Gómez-Aparicio *et al.*, 2013).

3.3.3 Análisis RLQ

Para analizar de manera integral las relaciones entre los atributos foliares y los factores ambientales se realizó un análisis RLQ. Este tipo de análisis se basa en tres conjuntos de datos dispuestos en un formato matricial (matrices R, L y Q). La matriz R contiene las variables ambientales por cada sitio. La matriz Q comprende la información de los atributos foliares para todas las especies incluidas en el análisis, y la matriz L, la cual representa el puente (*link*) entre las matrices R y Q, está compuesta de las abundancias de las especies en los sitios correspondientes a cada altitud. Así, RLQ permite analizar tres conjuntos de datos, independientemente de que éstos sean cualitativos o cuantitativos. Su funcionamiento se basa en una ordenación de los sitios en función de sus características ambientales, una segunda ordenación de las especies a partir de sus atributos (en este caso, foliares), y finalmente una ordenación en la que se conjuntan a las especies y a los sitios (Ribera *et al.*, 2001; Dray *et al.*, 2013). El análisis RLQ usa los pesos obtenidos del análisis de correspondencia de la tabla L para los renglones de las otras dos tablas (R y Q), maximizando así la covarianza entre las características ambientales de los sitios y los atributos de las especies (Dolédec *et al.*, 1996, Ribera *et al.*, 2001).

En el caso de este estudio, los renglones de la matriz R corresponden a los 19 sitios de los pisos altitudinales y sus columnas a 10 variables ambientales: temperatura media anual (TMA), temperatura media mensual máxima (TMM), temperatura media mensual mínima (TMm),

oscilación térmica (OT), coeficiente de variación térmica (CVT), humedad relativa media anual (HRMA), humedad relativa media mensual máxima (HRMM), humedad relativa media mensual mínima (HRMm), oscilación de la humedad relativa (OHR) y coeficiente de variación de la humedad relativa (CVHR). La ordenación de esta matriz se realizó con un Análisis de Componentes Principales (ACP). La matriz L contiene en las columnas las abundancias de las 148 especies seleccionadas con el criterio del VIR por cada sitio, mientras que en los renglones se encuentran los 19 sitios. La ordenación basada en la matriz L se hizo por medio de un análisis de correspondencia (AC). Finalmente, la matriz Q contiene en los renglones la información de los cinco atributos foliares medidos (área, peso, MFE, tipo de borde, tipo de hoja) para las 148 especies, las cuales nuevamente están dispuestas en las columnas. Como esta matriz incluye variables cuantitativas y cualitativas fue analizada por el método de Hill y Smith (1976). Para este análisis también se utilizó el programa R en la plataforma RStudio (2012), con el paquete ade4 (Dray y Dufor, 2007).

4. RESULTADOS

4.1 Contribución estructural de las especies incluidas en el estudio

Se obtuvieron muestras de hojas de un total de 148 especies en los 19 sitios. La proporción del total de especies con muestras de hojas en cada sitio varió entre 20 % (1400 m) y 100 % (2800, 3000, 3200, 3400 y 3600 m; Figura 4.1). La suma estandarizada de los VIR de las especies seleccionadas (Σ VIR) osciló entre 49.17 % (1600 m) y 100 % (2800, 3000, 3200, 3400 y 3600). En los nueve sitios ubicados de 2000 m hacia arriba el valor estandarizado de Σ VIR fue > 85 % (Figura 4.1); por el contrario, en las partes bajas e intermedias (70-2000 m) se excluyeron numerosas especies raras con contribuciones pequeñas a Σ VIR. Sin embargo, el valor de Σ VIR muestra que las hojas recolectadas representaron bien a las especies importantes en la estructura del bosque. Aunque ninguna especie fue registrada a lo largo del todo el gradiente altitudinal, algunas especies aparecieron en más de un sitio (Anexo 1).

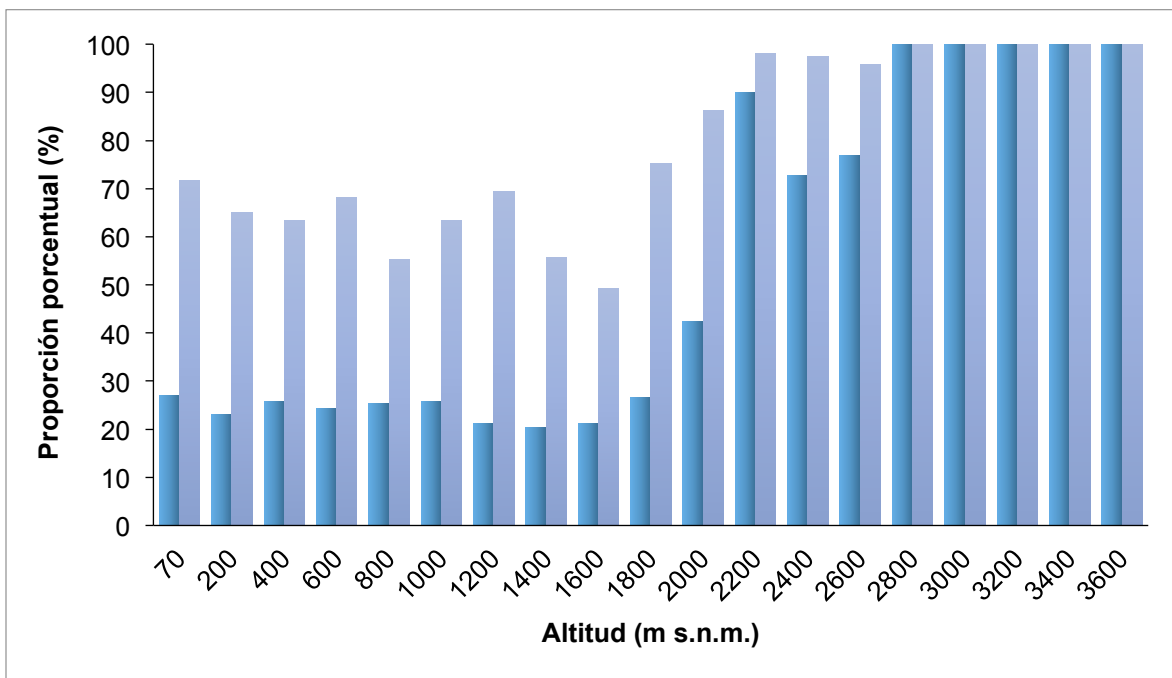


Figura 4.1. Proporción porcentual de especies incluidas en la muestra para el análisis de la morfología foliar (barras azul oscuro) y suma estandarizada de los VIR (barras azul claro) en cada sitio a lo largo del gradiente altitudinal.

4.2 Cuantificación de los atributos foliares

Se recolectaron en total 16,200 hojas para las 148 combinaciones especie/sitio. Los promedios ponderados comunitarios de los atributos foliares junto con las proporciones porcentuales del tipo de hoja y el tipo de borde se muestran en el Cuadro 4.1. Los sitios donde se presentaron los valores máximos (1400 m) y mínimos (3000 m) fueron los mismos para el peso y el área. Los valores más bajos de MFE se registraron en la mitad inferior del gradiente (70-2000 m). En los sitios altos las proporciones de hojas simples fueron mayores, *i.e.*, las hojas compuestas son más frecuentes en las partes bajas. Por otro lado, las proporciones de hojas con bordes no enteros fueron mayores en las partes intermedias del gradiente, mientras que los valores disminuyeron hacia los dos extremos, con una reducción abrupta en altitudes superiores a 2400 m.

Cuadro 4.1. Promedios ponderados de cada atributo foliar por piso altitudinal. En negritas están marcados los valores extremos de cada variable.

Altitud (m s.n.m)	Peso seco (g)	Área (cm ²)	MFE (g/m ²)	Tipo de hoja		Tipo de borde	
				Simple (%)	Compuesta (%)	Entero (%)	No entero (%)
70	0.01639	3.1982	8.638	54.08	45.92	64.02	35.98
200	0.01214	2.0316	3.480	33.69	66.31	71.24	28.76
400	0.01667	2.5805	5.561	32.86	67.14	64.75	35.25
600	0.02535	5.7542	4.392	23.67	76.33	85.97	14.03
800	0.01611	2.5545	3.399	32.62	67.38	63.65	36.35
1000	0.01116	2.0148	3.361	48.93	51.07	62.85	37.15
1200	0.04782	8.0631	5.511	93.39	6.61	35.16	64.84
1400	0.10266	8.1249	9.119	87.61	12.39	69.69	30.31
1600	0.04484	5.9911	5.353	71.62	28.38	41.92	58.08
1800	0.03459	3.7465	7.094	67.44	32.56	60.29	39.71
2000	0.03982	6.1017	6.570	95.10	4.90	35.64	64.36
2200	0.03181	3.4618	17.212	99.08	0.92	54.97	45.03
2400	0.06194	3.4808	21.421	100.00	0.00	80.35	19.65
2600	0.01885	1.2314	21.727	100.00	0.00	87.61	12.39
2800	0.02733	1.5436	91.471	100.00	0.00	96.05	3.95
3000	0.00795	0.5270	31.075	97.26	2.74	91.84	8.16
3200	0.08241	3.0546	44.933	100.00	0.00	92.67	7.33
3400	0.04443	2.0852	44.826	93.41	6.59	89.72	10.28
3600	0.01067	0.5406	106.831	87.74	12.26	100.00	0.00

4.3 Modelación de la relación entre los atributos foliares y los factores ambientales

Las relaciones de los atributos foliares (promedios ponderados de las variables continuas o proporciones de las variables categóricas) con los factores ambientales (altitud, TMA y HRMA) se muestran en la Figura 4.2. El peso no se relacionó de forma significativa con ningún factor ambiental (Figura 4.2a-c), aunque mostró una ligera tendencia a disminuir con el aumento en la temperatura y la humedad relativa (Figura 4.2b, c). En contraste, el área foliar tuvo una relación negativa con la altitud (Figura 4.2d) y positiva con la HRMA (Figura 4.2f); este atributo foliar mostró un comportamiento muy diferente de otros atributos, ya que si bien ellos tuvieron una relación significativa con la altitud, también la tuvieron con la temperatura. La MFE mostró relaciones significativas con todas las variables ambientales; este atributo respondió significativamente y de manera positiva a la altitud (Figura 4.2g), pero negativamente a la TMA y HRMA (Figura 4.2h, i). La proporción de hojas simples sólo estuvo relacionada positivamente con la altitud y negativamente con la temperatura (Figura 4.2j, k), es decir, las proporciones de especies con hojas compuestas fueron mayores en los sitios más bajos y cálidos. La proporción de hojas con borde entero también se relacionó significativamente con todas las variables ambientales; esta relación fue positiva con la altitud (Figura 4.2m) y negativa con TMA y HRMA (Figura 4.2n, o).

El Anexo 2 muestra todos los modelos considerados para la selección del mejor modelo de la relación entre cada atributo foliar y el ambiente que fueron significativos. Fue posible seleccionar un mejor modelo para casi todas los atributos foliares excepto para el peso (para este carácter foliar ningún modelo fue significativo). Llama la atención que todos estos modelos tuvieron un solo término (Cuadro 4.2). Los modelos para el área, la MFE y la proporción de hojas con borde entero incluyeron como único término a la interacción multiplicativa de las tres variables ambientales. A su vez, el modelo para la proporción de hojas simples incluyó solamente a la TMA como variable predictiva.

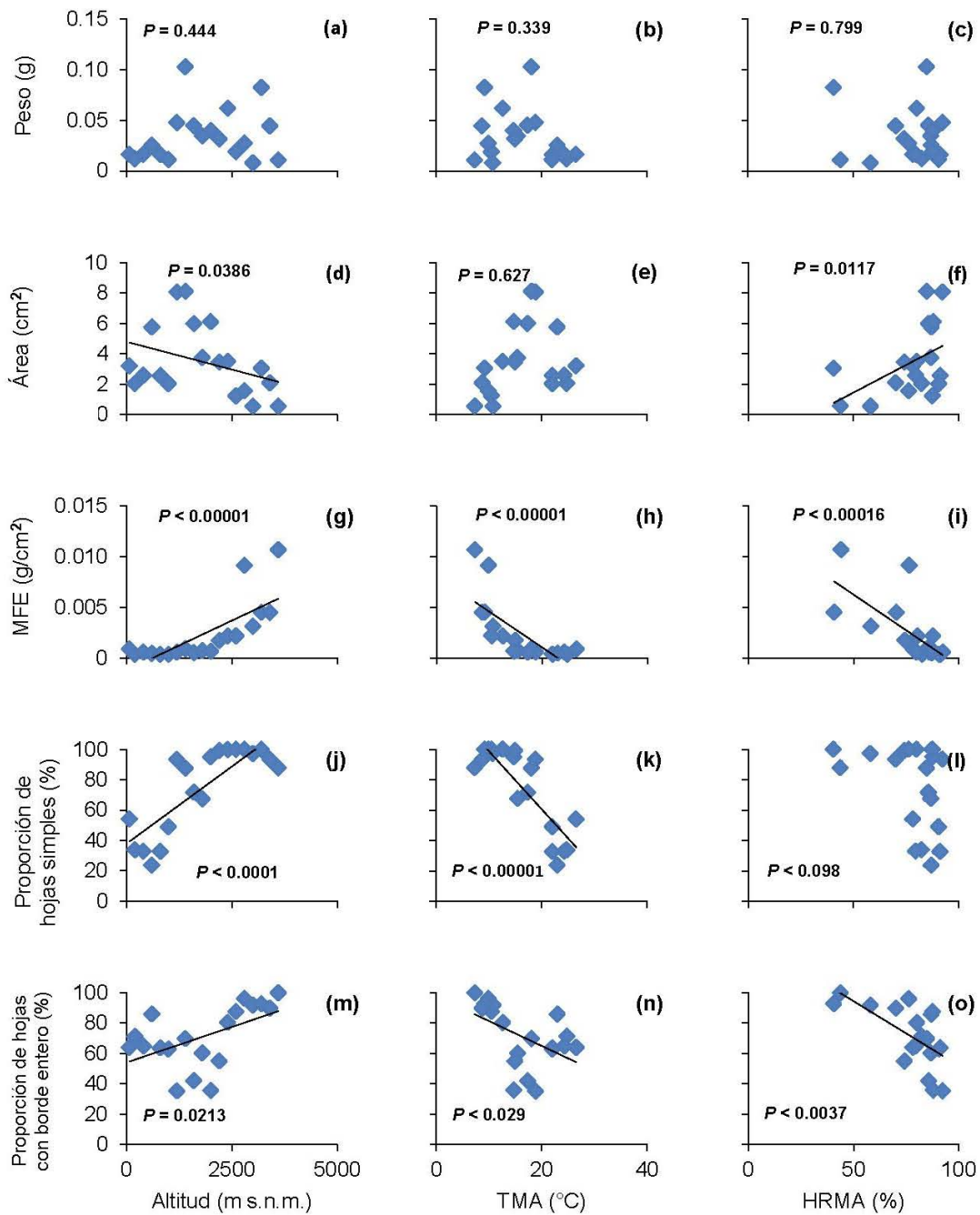


Figura 4.2. Relación de los atributos foliares (peso, área, masa foliar específica [MFE] y proporción de hojas simples y de borde entero), en función de los factores ambientales (altitud, temperatura media anual [TMA] y humedad relativa media anual [HRMA]).

Cuadro 4.2. Modelos seleccionados para cada atributo foliar. Para cada modelo se presenta el factor incluido en el modelo con el signo de su relación con la variable dependiente, el valor del ajuste (R^2) y la significancia de cada factor, que en este caso es la misma que la del modelo. TMA, Temperatura media anual; HRMA, humedad relativa media anual; HRMA2, cuadrado de la humedad relativa media anual; MFE, masa foliar específica; Hoja simple, proporción de hojas simples; Borde entero, proporción de hojas con bordes enteros.

Atributo foliar	Término incluido en el modelo	Relación	R^2	P
Peso	-----	-----	-----	0.547
Área	HRMA2 × HRMA × TMA	Positiva	0.87	0.0166
MFE	HRMA2 × HRMA × TMA	Negativa	0.87	5.03×10^{-9}
Hoja simple simple	TMA	Positiva	0.64	7.724×10^{-6}
Borde entero	HRMA2 × HRMA × TMA	Negativa	0.87	0.00466

4.4 Análisis RLQ

Debido a que el análisis de ordenación RLQ representa parcialmente las características de los sitios, la abundancia y los atributos foliares de las especies, la proporción de la varianza atribuida a cada matriz fue extraída independientemente de cada análisis (análisis de componentes principales [ACP], análisis de correspondencia [AC] y análisis de Hill Smith), y fueron comparados con el análisis completo (Cuadro 4.3). El primer eje del ACP explicó 64.79 % de la variación de las características ambientales. El primer eje del AC explicó una fracción mucho menor (8.25 %) de la variación de la presencia de las especies por cada sitio. Por último, el primer eje del análisis Hill Smith explicó 40.13 % de la variación de los atributos por cada especie. En el análisis RLQ los dos primeros ejes explicaron 94.51 % y 4.84 %, respectivamente; es decir, en total explicaron 99.35 % de la varianza total de los datos.

Los sitios de 70 a 800 m s.n.m. se agruparon en áreas del espacio de ordenación donde los valores de TMA, TMM y TMm son altos, la posición de los sitios intermedios (1000 a 2400) correspondió con valores altos de humedad relativa (HRMA, HRMM, HRMm), mientras que el resto de los sitios se agruparon en valores bajos de temperatura, aunque también mostraron

cierta correspondencia con valores altos de los coeficientes de variación de ambos factores (CVT y CVHR) (Figura 4.3). A su vez, las especies se agruparon con base en algunos atributos (Figura 4.4). La separación de especies de acuerdo con las variables dicotómicas es muy clara, pues quedaron fuertemente separadas en el espacio de ordenación las especies con hojas simples y compuestas, y las especies con bordes enteros y no enteros. Sin embargo, también se encontró una segregación fuerte entre las especies con valores altos de MFE, y en menor medida, de área foliar. El peso no causó prácticamente ninguna segregación en el espacio de ordenación. La superposición de ambas gráficas permite observar que con excepción del peso foliar, los otros atributos responden a algunos factores ambientales (Cuadro 4.4). El área y el tipo de hoja parecen responder a la temperatura, en mayor medida este último atributo, mientras que el tipo de borde responde a la humedad y MFE a los CV de la humedad relativa y la temperatura.

Cuadro 4.3. Valores propios y varianzas explicadas por cada análisis, en negritas está marcado el valor más alto de la varianza explicada de todos los análisis.

Análisis	Valores propios		Varianza explicada (%)	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
ACP	6.47	2.34	64.79	23.49
AC	0.99	0.98	8.25	8.14
Hill Smith	2.00	1.43	40.13	28.63
RLQ	4.21	0.21	94.51	4.84

Cuadro 4.4. Síntesis comparativa de las respuestas de los atributos foliares con respecto a los factores ambientales a partir del análisis RLQ. Un guión significa que el atributo no responde. Las respuestas significativas se indican con "Sí". TMA, temperatura media anual; TMM, temperatura media mensual máxima; TMm, temperatura media mensual mínima; OT, oscilación térmica; CVT, coeficiente de variación térmica; HRMA, humedad relativa media anual; HRMM, humedad relativa media mensual máxima; HRMm, humedad relativa media mensual mínima; OHR, oscilación humedad relativa; CVHR, coeficiente de variación.

Atributo foliar	TMA	TMM	TMm	HRMA	HRMM	HRMm	OT	CVT	OHR	CVHR
Peso	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Área	Sí	Sí	Sí	-	-	-	-	-	-	-
MFE	-	-	-	-	-	-	-	Sí	-	Sí
Hoja Simple	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hoja compuesta	Sí	Sí	Sí	-	-	-	-	-	-	-
Borde entero	-	-	-	-	-	-	Sí	-	Sí	-
Borde no entero	-	-	-	Sí	Sí	Sí	-	-	-	-

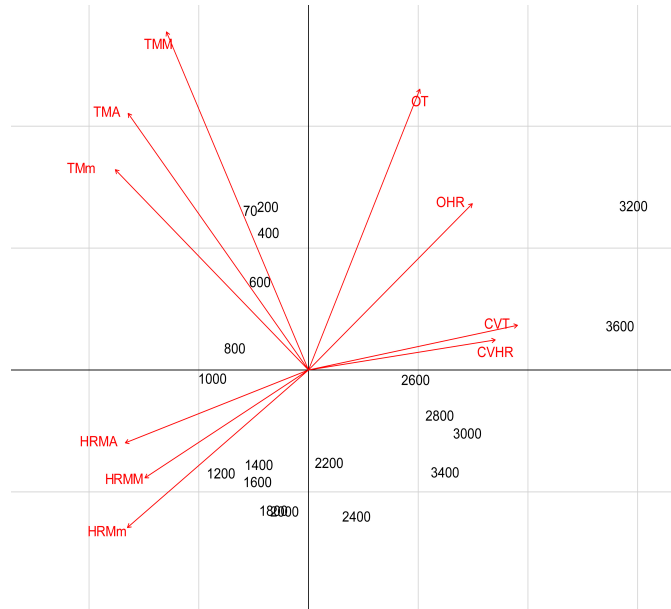


Figura 4.3. Ordenación de los sitios (representados por sus altitudes) respecto a los factores ambientales. TMA, temperatura media anual; TMM, temperatura media mensual máxima; TMm, temperatura media mensual mínima; OT, oscilación térmica; CVT, coeficiente de variación térmica; HMRA, humedad relativa media anual; HRMM, humedad relativa media mensual máxima; HRMm, humedad relativa media mensual mínima; OHR, oscilación humedad relativa; CVHR, coeficiente de variación.

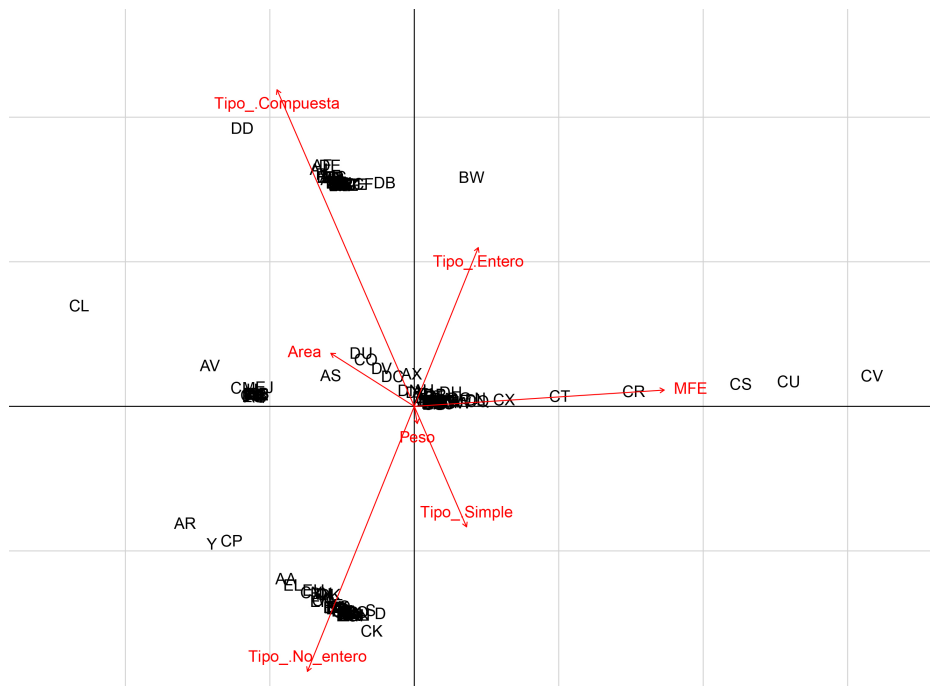


Figura 4.4. Ordenación de las especies de acuerdo con sus atributos foliares. Asteraceae sp.4 (Y), Asteraceae sp. 8 (AA), Cnidosculus tubulosus (AR), Coccoloba schiedeana (AS), Comocladia engleriana (AV), Fabaceae sp. 2 (BW), Nolina longifolia (CK), Oreopanax peltatus (CL), Phenax mexicanus (CP), Pinus herrerae (CR), Pinus maximinoi (CS), Pinus montezumae (CT), Pinus pseudostrobus (CU), Pinus rudis (CV) y Pseudobombax ellipticum (DD).

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las hojas, por ser los órganos de las plantas más expuestos a las condiciones atmosféricas y reguladores fundamentales del sistema suelo-planta-atmósfera, se consideran como uno de los sensores más precisos a las variaciones ambientales en los hábitats donde viven estos organismos (Govindjee, 1982; Keddy, 1992; Kraft *et al.*, 2008; Read *et al.*, 2014). La heterogeneidad climática es la principal causa de la variación morfológica de las hojas (Hickey, 1973; Givnish, 1984; Bongers y Popma, 1990; Gurevitch, 1992; Terradas, 2001). Debido a que a lo largo de los gradientes altitudinales el clima es muy cambiante, la variación altitudinal de la morfología foliar es muy relevante para entender el desarrollo de las plantas a diferentes altitudes. En este estudio se lograron observar algunos cambios evidentes en los patrones comunitarios de la morfología foliar, los cuales estuvieron asociados claramente con la variación altitudinal en la humedad relativa y la temperatura.

5.1 Patrones en los cambios de las características foliares con respecto a la altitud y los factores ambientales

Uno de los resultados más importantes del estudio fue la reducción significativa del área foliar con respecto a la altitud. Además de apoyar la hipótesis planteada en el trabajo, este resultado coincide con otros estudios (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002; Akbarian *et al.*, 2011; Kessler *et al.*, 2007; Morecroft *et al.*, 2014). Diversas investigaciones realizadas en diferentes localidades del planeta han sugerido que la temperatura juega un papel fundamental en el desarrollo de las hojas. El argumento básico es que las temperaturas más frías propician tasas metabólicas lentas, lo que a su vez se traduce en áreas foliares más pequeñas (Jones, 1992; Cavelier, 1996). Si bien esta idea es consistente con la ordenación del área foliar en el análisis RLQ en función de las variables térmicas, llama la atención que la humedad relativa fue la única variable ambiental que se correlacionó significativamente con el área foliar. Este último resultado es consistente con la observación de que tanto las áreas foliares menores como los porcentajes más bajos de

humedad fueron registrados en los extremos inferior y superior del gradiente altitudinal. Estudios fisiológicos que han examinado las relaciones entre el área foliar y el clima reportan que las hojas o los folíolos de menor tamaño tienen tasas de transpiración bajas en comparación con las hojas grandes, lo que propicia una pérdida menor de agua en donde ésta escasea (Sandquist y Ehleringer, 1998; Press, 1999; Molina-Montenegro, 2008). Por lo tanto, las áreas foliares pequeñas podrían representar una estrategia más eficiente de retención de agua en condiciones de estrés hídrico ambiental, como las que se presentan en los extremos del gradiente altitudinal estudiado.

En este estudio se encontró una tendencia positiva de la MFE con respecto a la altitud, lo cual de nuevo apoya la hipótesis de trabajo. Otros autores también encontraron aumentos altitudinales de esta variable (Roux *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004; Poorter *et al.*, 2009; Read *et al.*, 2014, Körner *et al.* 1989; Buckley *et al.*, 1980). Esto implica que en el gradiente estudiado existe una relación negativa entre la MFE y la temperatura, en coincidencia con otros estudios (Le Roux *et al.*, 1999; Poorter *et al.*, 2009). Esta relación podría deberse a una disyuntiva en los tejidos foliares entre tener pocas células grandes o muchas células pequeñas (Atkin *et al.*, 2006; Lambers y Poorter, 1992; Shipley *et al.*, 2006); las temperaturas bajas limitan el crecimiento de las células y las hojas invierten en un mayor número de células de tamaño pequeño por unidad de área. Por lo tanto, las plantas tienen en sus hojas más paredes celulares por unidad de volumen; esto produce una mayor MFE y a su vez funciona como un mecanismo de protección contra temperaturas de congelación. En este estudio se observó un aumento abrupto en la MFE a una altitud de 2000 m s.n.m. Curiosamente, Salas-Morales y Meave (2012) encontraron una reducción abrupta de la riqueza florística a esta misma altitud, la cual atribuyeron al estrés generado por las bajas temperaturas y por la presencia frecuente de temperaturas < 10 °C (Salas-Morales *et al.*, en prensa). Estos hallazgos sugieren que la temperatura es un factor preponderante para la variación de la MFE, atributo fuertemente relacionado con la productividad de las plantas (Feller, 1996; Vitousek *et al.*, 1990; Poorter *et al.*, 2009).

Por otra parte, en este estudio se encontró una relación negativa de la MFE con la HRMA. Si bien aparentemente no se han llevado a cabo estudios que analicen las respuestas de la MFE a

este factor ambiental, hay evidencia de que este atributo responde significativamente y de forma positiva a la precipitación media anual (Wright y Westoby, 2002; Wright *et al.*, 2004). Los resultados de dichos estudios sugieren que las plantas que viven en lugares más lluviosos tienen hojas más longevas, lo que se logra a través de un aumento en la MFE. Está claro que la humedad relativa no es lo mismo que el régimen de precipitación, pero de manera general en los lugares donde llueve más la humedad relativa es mayor (Gliessman, 2002). Por lo tanto, los resultados de este estudio son sorprendentes e inesperados, pues contradicen esta generalización, ya que muestran que la MFE disminuye conforme aumenta la humedad relativa. Desafortunadamente es difícil dar una explicación satisfactoria a este patrón aparentemente inverso debido a la falta de información sobre la precipitación en la región de estudio. La cartografía climática construida a partir de las pocas estaciones meteorológicas cercanas a la zona sugiere que la precipitación total anual varía entre 800 y 1200 mm en gran parte del gradiente. Si estos datos fueran correctos, se podría argumentar que en este gradiente altitudinal hay poca variación en la precipitación total, lo que a su vez podría implicar que la humedad relativa del aire influye más fuertemente sobre la MFE en este sitio que la de precipitación. Para poder resolver esta cuestión sería necesario contar con datos exactos de la precipitación y seguir registrando datos de humedad relativa del aire en el futuro.

Es interesante que de acuerdo con el análisis RLQ, la MFE tiene una relación fuerte al CVT y CVHR. Hasta donde se sabe, estas respuestas de un atributo foliar a la variación de variables ambientales no había sido reportada en estudios previos. Sin embargo, en realidad esto no es tan extraño, porque los coeficientes de variación de las variables ambientales pueden ser muy informativos sobre qué tan homogéneos o heterogéneos son los sitios en términos de las condiciones meteorológicas. Los resultados muestran que en los sitios más variables respecto a la humedad relativa y la temperatura, es decir, en los sitios de mayor altitud, las plantas presentaron hojas con MFE altas. Una posible explicación de este resultado es que las plantas necesitan protección adicional ante las variables extremas propias de las partes altas de las montañas, en comparación con las condiciones más estables de las partes intermedias, donde la humedad relativa elevada amortigua las fluctuaciones térmicas (Dai *et al.*, 1999).

Otro resultado relevante del estudio es que la proporción de hojas compuestas fue mayor en sitios más cálidos, es decir, en las partes más bajas del gradiente. Este patrón nuevamente coincide con nuestra hipótesis y con otras investigaciones (Kessler *et al.*, 2007; Kluge y Kessler, 2007, Givnish, 1978; Niinemets, 2001; Stow y Brown, 1981; Kidner y Umbreen, 2010), en las que se reporta que las plantas con hojas compuestas crecen principalmente en lugares muy cálidos. Las hojas compuestas confieren a las plantas algunas ventajas que les permiten enfrentar las condiciones estresantes típicas de hábitats xéricos (Stow y Brown, 1981; Kidner y Umbreen, 2010). Los folíolos podrían actuar como una sola hoja, dividida en muchas partes, lo cual incrementa la eficiencia de la transferencia del calor, facilitando el intercambio gaseoso (Gurevitch y Schuepp, 1990). Asimismo, se ha visto que muchas especies con hojas compuestas son de crecimiento rápido, sobre todo en condiciones de mucha luz, en comparación con las especies con hojas simples o que crecen en ambientes sombríos (Givnish, 1978, 1984; Niinemets, 2001; Malhado *et al.*, 2010).

La proporción de hojas con borde entero aumentó con la altitud y disminuyó con la TMA y la HRMA. Estos resultados se contraponen a la hipótesis planteada y contradice a las investigaciones que han analizado el efecto de la altitud sobre las características foliares (Bayley y Sinnott, 1915; Uhl *et al.*, 2003; Greenwood *et al.*, 2004) y a estudios enfocados en la TMA (Chaney y Sanborn, 1933; Wolfe y Hopkins, 1967; Wolfe, 1979; Wilf, 1997; Wilf *et al.*, 1998; Peppe *et al.* 2010). Se ha argumentado que la presencia de dientes en el borde de una hoja le brinda protección contra los vientos rápidos, a la vez que facilita la obtención de agua y el movimiento del agua hacia el exterior por medio de la gutación y la transpiración (Haberlandt, 1914; Bailey y Sinnott, 1916; Canny, 1990; Wilson *et al.*, 1991; Wolfe, 1993). Debido a que las mayores proporciones de hojas con borde no entero se registraron en los sitios intermedios del gradiente altitudinal, según la literatura éstos tendrían que ser los más fríos, con incidencia de vientos de gran velocidad y limitantes para la transpiración, pero obviamente éste no fue el caso. Por lo tanto, lo que podría estar pasando en realidad es que los otros estudios hayan estado acotados a secciones parciales del gradiente altitudinal, es decir, que no cubren el gradiente completo, lo que impide observar la variación total a lo largo de todos los pisos altitudinales. Por ejemplo, en un análisis de la relación entre la temperatura media anual y la

proporción de plantas con borde entero y no entero en nueve sitios a lo largo de América, desde Nueva York hasta los Andes, Wilf (1997) encontró una relación positiva entre la proporción de hojas con borde entero y el aumento de la temperatura media anual, resultado que se contrapone a lo encontrado por nosotros. Sin embargo, al revisar los intervalos altitudinales de los sitios incluidos en su análisis, todos se extienden desde el nivel del mar hasta 1000 m s.n.m. Esto significa que tal vez sólo se estén tomando en cuenta las partes bajas de los gradientes altitudinales, y que si en nuestro estudio nos hubiéramos limitado a la parte inferior del gradiente, posiblemente se comportaría de manera similar. Más recientemente, Peppe *et al.* (2010) realizaron un análisis más extenso que incluyó 92 sitios en todo el mundo, climatológicamente diversos, y encontraron una relación positiva entre la temperatura media anual y el porcentaje de especies con borde entero. Sin embargo, ellos no consideraron las abundancias de las especies en cada localidad, como lo recomienda Wilf (1997), quien afirma que los patrones observados cambian si se toma en cuenta esta variable.

El hecho de que este estudio haya mostrado mayores proporciones de hojas con borde no entero en los sitios más húmedos tiene implicaciones fisiológicas potenciales. Al realizarse la transpiración se mantiene un balance nutricional, gaseoso y líquido en el sistema suelo-planta-atmósfera (Federer, 1979; Cowan, 1965; Lawrence *et al.*, 2007). En algunos estudios se ha observado que en sitios con valores de humedad relativa del aire > 80 %, la transpiración es prácticamente nula (Martin y Willert, 2000). Por lo tanto, la presencia de bordes no enteros propicia un balance hídrico en las plantas por dos razones. El primero es que un borde irregular de la hoja genera turbulencia alrededor de ella y así la capa de aire adyacente (*boundary layer*) se recicla de manera constante, permitiendo que ocurra la transpiración (Ingrouille, 1995; Royer y Wilf, 2006). La segunda razón es que se ha reportado que la mayoría de las hojas con bordes no enteros presentan unas estructuras llamadas hidátodos (Pallardy, 2008). Los hidátodos están presentes principalmente en hojas con borde no entero y son las estructuras encargadas de realizar la gutación, proceso en el cual las hojas expulsan agua a lo largo del borde (Martin y Willert, 2000). Con estos dos procesos las plantas tendrían mayor éxito en la absorción de nutrientes y el intercambio de la materia no se detendría.

El peso fue el único atributo foliar que no mostró una respuesta evidente a lo largo de la altitud ni de algún factor ambiental, ni siquiera en el análisis de ordenación RLQ. Este resultado está en fuerte contradicción con la hipótesis de trabajo y con los hallazgos reportados en algunas investigaciones. Por ejemplo, si bien se ha reportado que el peso foliar disminuye en regiones con altas temperaturas y muy húmedas (Kessler *et al.*, 2007; Morecroft *et al.*, 2014), esto no fue el caso en el gradiente estudiado. En otras investigaciones se ha concluido que los cambios en el peso foliar se deben principalmente a la intensidad lumínica en el sitio (Abrams y Kubiske 1990, Klinka *et al.* 1992, Reich *et al.* 1999); si esta relación fuera cierta para nuestro sistema de estudio, los pesos mayores habrían sido registrados en los extremos del gradiente, ya que en la parte intermedia se acumulan las nubes y el régimen lumínico es más limitado. Los datos no apoyan esta posibilidad.

5.2 Implicaciones ecológicas y evolutivas

El estudio de los patrones foliares con una perspectiva comunitaria es revelador en la búsqueda de posibles respuestas colectivas en las comunidades vegetales (Carmona *et al.*, 2015). De esta manera, a pesar del arrastre filogenético y todo lo que conlleva pertenecer a un clado en particular para cada una de las especies muestreadas, se podría sugerir una posible convergencia evolutiva de varios linajes hacia una respuesta en común (Givnish, 1978; Saldaña-Acosta *et al.*, 2008; Jones, 2013). Este estudio hizo evidente que los factores de temperatura y humedad relativa funcionan como presiones selectivas en la comunidad, permitiendo observar patrones a lo largo de la altitud (*i.e.*, las especies con hojas compuestas están en lugares más bien cálidos, las especies con borde no entero se concentran en lugares más húmedos, las áreas foliares más pequeñas son típicas de hábitats más secos, y las hojas con mayor masa foliar específica tienden a estar presentes en lugares más fríos y secos).

Los patrones observados apoyan fuertemente la posibilidad de que las especies están adaptadas a las condiciones de temperatura y humedad del gradiente. Cada especie tiene una plasticidad fenotípica en sus atributos foliares, lo que hace que cada una de ellas tenga una capacidad diferente de responder al ambiente, confiriéndoles adaptaciones para sobrellevar los

ambientes cambiantes. Si las condiciones ambientales sobrepasan esa plasticidad, la especie será eliminada del sistema. De esta manera, la plasticidad fenotípica funge un papel fundamental para la permanencia de cada especie en la comunidad (DeWitt *et al.*, 1998; Valladares *et al.*, 2007; Gratani, 2014).

Por otro lado, el hallazgo de patrones en los atributos foliares en el gradiente altitudinal estudiado justifica descartar la idea de que estos cambios se deban al azar. Por el contrario, estos resultados brindan certeza a los intentos de predecir el comportamiento de las comunidades (es decir, si conocemos las condiciones ambientales podríamos predecir el comportamiento de la comunidad en términos de hojas) o del clima (es decir, conociendo atributos foliares de la comunidad podríamos predecir el comportamiento del clima) (Peppe *et al.*, 2010). Este punto se discute con más detalles en la siguiente sección.

5.3 Implicaciones paleoecológicas

Las relaciones observadas entre las hojas y las condiciones ambientales revisten gran importancia en el campo de la paleoecología. Como se mencionó en secciones anteriores, diversos estudios también han reportado relaciones estrechas entre la temperatura y la humedad relativa (Bailey y Sinnott, 1915, 1916; Webb, 1968; Lewis, 1972; Givnish, 1979; Givnish, 1984; Wolfe, 1979, 1993; Hall y Swaine, 1981; Richards, 1996; Wilf, 1997; Wilf *et al.*, 1998; Jacobs, 1999, 2002; Feild *et al.*, 2005; Traiser *et al.*, 2005; Royer y Wilf, 2006; Peppe *et al.*, 2011). Basados en esta información, los paleobotánicos y los paleoecólogos han desarrollado aproximaciones de reconstrucciones paleoclimáticas (Bailey y Sinnott, 1915, 1916; Dilcher, 1973; Wing y Greenwood, 1993; Wolfe, 1993, 1995; Wilf, 1997; Wilf *et al.*, 1998; Jacobs, 1999, 2002; Kowalski y Dilcher, 2003; Traiser *et al.*, 2005; Adams *et al.*, 2008). En los estudios paleoecológicos se usan índices que ponderan dos atributos foliares que pueden encontrarse en el registro fósil y que además tienen una clara asociación con el clima. Éstos son la proporción de borde con la TMA (*e.g.*, Wolfe, 1979; Wilf, 1997) y el área de las hojas con la disponibilidad del agua y en menor medida, con la temperatura (Webb, 1968; Dilcher, 1973; Dolph y Dilcher, 1980; Givnish, 1984; Greenwood, 1992; Wilf *et al.*, 1998). De manera interesante, en este

estudio se encontraron coincidencias y diferencias con los patrones reportados en dicha literatura; sin embargo, a diferencia de muchas otras investigaciones, cabe destacar que este estudio es único en el sentido de que incluyó un factor de ponderación para las especies incluidas en el análisis (*i.e.*, no todas las especies son ecológicamente igual de importantes), con la excepción del trabajo de Wilf (1997), quien también utilizó a la abundancia como un factor de ponderación de las especies, y consideró un gradiente altitudinal muy amplio (de 0 a 3600 m). De esta manera, al incluir un factor de ponderación a nivel comunitario, permite entender los patrones que suceden en la actualidad y posiblemente podrán extrapolarse al pasado.

5.4 Conclusiones

Los resultados de esta investigación revelan que en términos generales el área, la proporción de hojas compuestas y el tipo de borde no entero disminuyen a lo largo de la altitud, mientras que la MFE aumenta. Asimismo, muestran que la humedad y la temperatura son los determinantes principales de los cambios altitudinales en los patrones comunitarios de los atributos foliares, si bien también mostraron que algunos sólo responden a factores ambientales específicos. El enfoque analítico basado en modelos lineales generalizados reveló que las respuestas de los atributos foliares en función del ambiente son mucho más complejas de lo que se había anticipado. De hecho, uno de los hallazgos principales del trabajo es que las interacciones entre los factores ambientales explican de mejor manera la variación de los atributos foliares en el estudio.

Sin duda, la relación de los atributos foliares con los factores ambientales requiere de más investigaciones, tanto a nivel específico (Akbarian *et al.*, 2011) como comunitario (Wilf 1997) y en varios tipos de ecosistemas. En la medida que esto sea posible, contaremos con información esencial sobre las interacciones complejas que hay entre los seres vivos y en los factores abióticos de sus hábitats, que en el caso de las plantas repercuten en los patrones foliares de las comunidades vegetales.

6. REFERENCIAS

- Abrams, M.D. y Kubiske, M.E. (1990) Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in central Wisconsin: influence of light regime and shade tolerance rank. *Forest Ecology and Management*, 31:245-253.
- Adams, J.M., Green, W.A. y Zhang, Y. (2008) Leaf margins and temperature in the North American flora: recalibrating the paleoclimatic thermometer. *Global and Planetary Change*, 60:523-534.
- Agosta, E.A. y Cavagnaro, M. (2010) Variaciones interanuales de la precipitación de verano y el rendimiento del cultivo de la vid en Mendoza. *Geoacta*, 35:1-11.
- Aguilar Rodríguez, A. (2004) *Geografía General*. Pearson Educación, México, 306 pp.
- Ahrens, C.D., Jackson, P.L. y Jackson, C. (2012) *Meteorology today: an introduction to weather, climate, and the environment*. 10a ed., Cengage Learning, Toronto, 176 pp.
- Akbarian, M.R., Tabari, M., Akbarinia, M., Zarafshar, M., Meave, J.A., Yousefzadeh, H. y Sattarian, A. (2011) Effects of elevation gradient on leaf and stomatal morphology of Caucasian alder (*Alnus subcordata*) in Hyrcanian forests (Iran). *Folia Oecologica*, 38:1-7.
- Atkin, O.K., Loveys, B.R., Atkinson, L.J. y Pons, T.L. (2006) Phenotypic plasticity and growth-temperature: understanding interspecific variability. *Journal of Experimental Botany*, 57:267-281.
- Bailey, I.W. y Sinnott, E.W. (1915) A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, 41:831-834.
- Bailey, I.W. y Sinnott, E.W. (1916) The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany*, 3:24-39.
- Barrientos-Priego, F.A., Borys, M.W., Trejo, C. y López-López, L. (2003) Índice de densidad estomática foliar en plántulas de tres razas de aguacatero. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 26:285-290.
- Beniston, M. (2002) *Mountain environments in changing climates*, Routledge, Nueva York, 494 pp.
- Beniston, M., Diaz, H.F y Bradley, R.S. (1997) Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*, 36:233-251.
- Bohnert, H.J. y Sheveleva, E. (1998) Plant stress adaptations-making metabolism move. *Current Opinion in Plant Biology*, 1:267-274.
- Bongers, F. y Popma, J. (1990) Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Botanical Gazette*, 151:354-365.
- Brenes, Á. y Saborío, V.F. (1995) *Elementos de Climatología: su Aplicación Didáctica a Costa Rica*. Universidad Estatal a Distancia, San José, 97 pp.

- Bruijnzeel, L.A., Waterloo, M.J., Proctor, J., Kuiters, A.T. y Kotterink, B. (1993) Hydrological observations in montane rain forests on Gunung Silam, Sabah, Malaysia, with special reference to the 'Massenerhebung' effect. *Journal of Ecology*, 81:145-167.
- Bruschi, P., Grossoni, P. y Bussotti, F. (2003). Within-and among-tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees*, 17:164-172.
- Buckley, R.C., Corlett, R.T. y Grubb, P.J. (1980) Are the xeromorphic trees of tropical upper montane rain forests drought-resistant? *Biotropica*, 12:124-136.
- Cain, S.A. y Castro, G.M. (1959) *Manual of Vegetation Analysis*. Nueva York, NY, 325 pp.
- Camarero, J.J., Guerrero-Campo, J. y Gutiérrez, E. (1996) Fenología del anillo de crecimiento de *Pinus uncinata* Ramond y *Pinus sylvestris* L. en un gradiente altitudinal en los pirineos centrales. *Pirineos*, 147-148:3-26.
- Campos Aranda, D.F. (1998) *Procesos del Ciclo Hidrológico*. Universitaria Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, 76 pp.
- Canny, M.J. (1990) Fine veins of dicotyledon leaves as sites for enrichment of solutes of the xylem sap. *New Phytologist*, 115:511-516.
- Carmona, C.P., Rota, C., Azcárate, F.M. y Peco, B. (2015) More for less: sampling strategies of plant functional traits across local environmental gradients. *Functional Ecology*, 29:579-588.
- Carreto Bernal, F., González Pérez, R. y Villavicencio Velázquez, J.J. (2000) *Geografía General*, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, Méx., 257 pp.
- Casas Castillo, M.C. y Alarcón Jordan, M. (1999) *Meteorología y Clima*, Ediciones UPC, Barcelona, 162 pp.
- Cavelier, J. (1996) Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. En: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L. y Smith, A.P. (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*, pp. 399-439, Chapman and Hall, Nueva York.
- Chabot, B.F. y Hicks, D.J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:229-259.
- Chaney, R.W. y Sanborn, E.I. (1933) *The Goshen flora of west central Oregon*. Carnegie Institution of Washington Publication, 439:1-103.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. y Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51:335-380.
- Cowan, I.R. (1965) Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. *Journal of Applied Ecology*, 2:221-239.
- Dai, N., Schaffer, A., Petreikov, M., Shahak, Y., Giller, Y., Ratner, K., Levine, A. y Granot, D. (1999) Overexpression of *Arabidopsis* hexokinase in tomato plants inhibits growth, reduces photosynthesis and induces rapid senescence. *Plant Cell*, 11:1253-1266.

- Daubenmire, F.R. (1979) *Ecología Vegetal: Tratado de Autecología de Plantas*. Limusa, México, D.F., 496 pp.
- DeWitt, T.J., Sih, A. y Wilson, D.S. (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecology & Evolution*, 13:77-81.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. y Zak, M.R. (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15:295-304.
- Diemer, M. (1998) Leaf lifespans of high-elevation, aseasonal Andean shrub species in relation to leaf traits and leaf habit. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7:457-465.
- Dilcher, D. (1973) A paleoclimatic interpretation of Eocene floras of southeastern North America. In Graham, A. (Ed.) *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*, pp. 39-59, Elsevier, Amsterdam.
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C.J.F. y Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3:143-166.
- Dolph, G.E. y Dilcher, D.L. (1980) Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica. *Biotropica*, 12:91-99.
- Dolph, G.E., (1979) Variation in leaf margin with respect to climate in Costa Rica. *Bulletin Torrey Botanical Club*, 106:104-109.
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P.R., Thuiller, W., Pavoine, S., y ter Braak, C.J.F. (2014) Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95:14-21.
- Dray, S. y Dufour, A.B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22:1-20.
- Durant, J.M., Hjermmann, D.Ø., Ottersen, G. y Stenseth, N.C. (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research*, 33:271-283.
- Errázuriz Körner, A.M., Cereceda Troncoso, P., González Leiva, J.I., Henríquez Reyes, M. y Rioseco Hormazábal, R. (1987) *Manual de Geografía de Chile*. Editorial Andrés Bello, Santiago de Chile, 445 pp.
- Federer, C.A. (1979) A soil plant-atmosphere model for transpiration and availability of soil water. *Water Resources Research*, 15:555-562.

- Feild, T.S, Sage, T.L., Czerniak, C. e Iles, W.J.D. (2005) Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent gutation-induced flooding of the mesophyll. *Plant, Cell & Environment*, 28:1179-1190.
- Feller, I.C. (1996) Effects of nutrient enrichment on leaf anatomy of dwarf *Rhizophora mangle* L. (red mangrove). *Biotropica*, 28:13-22.
- Ferrusquía-Villafranca, I., McDowell, F.W., Martínez-Hernández, E., Barrios-Rivera, H., y García-Villegas, F. (1988) Time constraints on formation of continental Tertiary basins in the State of Oaxaca. Annual Meeting of the Geological Society of America, Abstracts, 20:A59.
- Fuzzi, S. y Wagenbach, D. (Eds.) (1997) Cloud Multi-phase Processes and High Alpine Air and Snow Chemistry: Ground-Based Cloud Experiments and Pollutant Deposition in the High Alps, Springer-Verlag, Berlín, 287 pp.
- García Breijo, F., Roselló Caselles, J. y Santamarina Siurana, M. (2006) Introducción al Funcionamiento de las Plantas. Universidad Politécnica de Valencia, Valencia, 183 pp.
- Geeske, J., Aplet, G. y Vitousek, P.M. (1994) Leaf morphology along environmental gradients in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*. *Biotropica*, 26:17-22.
- Gentry, H.A. (1982) Patterns of neotropical plant diversity. *Evolutionary Biology*, 15:1-84.
- Givnish, T.J. (1978) On the adaptive significance of compound leaves, with particular reference to tropical trees. En: Tommlinson, P.B. y Zimmermann, M.H. (Eds.) *Tropical Trees as Living Systems*, pp. 351-380, Cambridge University Press, Cambridge.
- Givnish, T.J. (1979) On the adaptive significance of leaf form. En: Solbrig, T., Jain, S., Johnson, G.B. y Raven, P.H. (Eds.), *Topics in Plant Population Biology*. pp. 375-307, Columbia University Press, Nueva York, NY.
- Givnish, T.J. (1984) Leaf canopy adaptations in tropical forests. En: Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanes, C. (Eds.). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*, Dr. W. Junk Publishers, La Haya, 51-84 pp.
- Givnish, T.J. y Vermeij, G.J. (1976) Sizes and shapes of liane leaves. *The American Naturalist*, 110:743-778.
- Gliessman, S.R. (2002) Agroecología: procesos ecológicos en agricultura sostenible. CATIE, Turrialba, 361 pp.
- Gómez-Aparicio, L., Ávila, J.M. y Cayuela, L. (2013) Métodos de máxima verosimilitud en ecología y su aplicación en modelos de vecindad. *Ecosistemas*, 22:12-20.
- Govindjee (Ed.) (1982) *Photosynthesis, Vol. I. Energy Conversion by Plants and Bacteria*, Academic Press, Nueva York, 799 pp.
- Gratani, L. (2014) Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*, Article ID 208747.
- Greenwood, D.R., Wilf, P., Wing, S.L. y Christophel, D. (2004) Paleotemperature estimation using leaf-margin analysis: is Australia different? *Palaios*, 19:129-142.

- 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.
- Gurevitch, J. (1992) Sources of variation in leaf shape among two populations of *Achillea lanulosa*. *Genetics*, 130:385-394.
- Gurevitch, J. y Schuepp, P.H. (1990) Boundary layer properties of highly dissected leaves: an investigation using an electrochemical fluid tunnel. *Plant, Cell & Environment*, 13:783-792.
- Gurevitch, J., Scheiner, S.M. y Fox, G.A. (2006) *The Ecology of Plants*, Sinauer, Sunderland, MA, 574 pp.
- Haberlandt, G. (1914) *Physiological Plant Anatomy*, Macmillan and Co., Londres, 812 pp.
- Hall, J.B. y Swaine, M.D. (1981) Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest: forest vegetation in Ghana. W. Junk, La Haya, 383 pp.
- Hamann, O. (1979) On climatic conditions, vegetation types, and leaf size in the Galápagos Islands. *Biotropica*, 11:101-122.
- Harvey, C.A. y Sáenz, J.C. (Eds.) (2007) *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, 624 pp.
- He, J.-S., H., Wang, X., Flynn, D.F.B., Wang, L., Schmid, B. y Fang, J. (2009) Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence. *Ecology*, 10:2279-2791.
- Hickey, L.J. (1973) Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal Botany*, 60:17-33.
- Hill, M.O. y Smith, A.J.E. (1976) Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, 25:249-255.
- Howard, C.M. (1969) Strawberry: common leafspot and leaf blight. En: *Results of Fungicide and Nematocide Tests*. The American Phytopathological Society, Saint Paul, MN, 243 pp.
- Huget del Villar, E. (1983) *Geo-Edafología: Método Universal de Tipología de los Suelos Como Base de su Cartografía Harmónica*, Universitat de Barcelona, Barcelona, 300 pp.
- Hulshof, C.M., Violle, C., Spasojevic, M.J., McGill, B., Damschen, E., Harrison, S. y Enquist, B.J. (2013) Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science*, 24:921-931.
- INEGI. 1984a. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril y mayo-octubre D14-3 PUERTO 16 ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1984b. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril y mayo-octubre E14-12 ZAACHILA. Escala 1:250,000. México, D.F.

- INEGI. 1988a. Carta Edafológica E15-10 D15-1 JUCHITÁN, provisional. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1988b. Carta Edafológica E14-12 ZAACHILA, provisional. Escala 1:250,000. México, D.F.
- INEGI. 1989. Carta Edafológica D14-3 PUERTO ESCONDIDO. Escala 1:250,000. México, D.F.
- Ingrouille, M. (1995) Diversity and Evolution of Land Plants. Chapman and Hall, Londres, 340 pp.
- Jacobs, B.F. (1999) Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 145:231-250.
- Jacobs, B.F. (2002) Estimation of low-altitude paleoclimates using fossil angiosperm leaves: examples from Miocene Tugen Hills, Kenya. *Paleobiology*, 28:299-421.
- Jones, H.G. (1992) Plants and Microclimate, Cambridge University Press, Cambridge, 428 pp.
- Kalácska, M., Sánchez-Azofeifa, G.A., Rivard, B., Calvo-Alvarado, J.C., Journet, A.R.P., Arroyo-Mora, J.P. y Ortiz-Ortiz, D. (2004) Leaf area index measurements in a tropical moist forest: A case study from Costa Rica. *Remote Sensing of Environment*, 91:134-152.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3:157-164.
- Kessler, M., Siorak, Y., Wunderlich, M. y Wegner, C. (2007) Patterns of morphological leaf traits among pteridophytes along humidity and temperature gradients in the Bolivian Andes. *Functional Plant Biology*, 34:963-971.
- Kidner, C.A. y Umbreen, S. (2010) Why is leaf shape so variable? *International Journal of Plant Developmental Biology*, 4:64-75.
- Klinka, K., Wang, Q., Kayahara, G.J., Carter, R.E. y Blackwell, B.A. (1992) Light-growth response relationships in Pacific silver fir (*Abies amabilis*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). *Canadian Journal of Botany*, 70:1919-1930.
- Kluge, J. y Kessler, M. (2007) Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes. *Ecotropica*, 13:27-43.
- Köhler, L., Gieger, T. y Leuschner, C. (2006) Altitudinal change in soil and foliar nutrient concentrations and in microclimate across the tree line on the subtropical island mountain Mt. Teide (Canary Islands). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201:202-214.
- Kohler, T. y Maselli, D. (2009) Mountains and Climate Change. From Understanding to Action. *Geographica Bernensia*, 75 pp.
- Körner, C. (1989) The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, 81:379-391
- Körner, C. (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22: 569-574.
- Körner, C. (2012) Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits. Springer-Verlag, Nueva York, 220 pp.

- Kowalski, E.A. y Dilcher, D.L. (2003) Warmer paleotemperatures for terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 100:167-170.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R. y Ackerly, D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322:580-582.
- Labrandero Sanz, J.L. y Martínez Vega, J. (1998) *Sistemas de Información Geográfica en la Planificación Ambiental de Áreas de Montaña*, Madrid, 141 pp.
- Lambers, H. y Poorter, H. (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23:187-261.
- Lavorel, S. y Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plants traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16:545-556.
- Lawrence, D.M., Thornton, P.E., Oleson, K.W., y Bonan, G.B. (2007) The partitioning of evapotranspiration into transpiration, soil evaporation, and canopy evaporation in a GCM: impacts on land-atmosphere interaction. *Journal of Hydrometeorology*, 8:862-880.
- Le Roux, X., Sinoquet, H., Vandame, M. (1999) Spatial distribution of leaf dry weight per area and leaf nitrogen concentration in relation to local radiation regime within an isolated tree crown. *Tree Physiology*, 19:181-188.
- Lewis, M.C. (1972) The physiological significance of variation in leaf structure. *Science Progress*, 60:25-51.
- Li, C.Y., Zhang, X.J., Lui, X.L., Luukkanen, A. y Berninger, F. (2006) Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Silva Fennica* 40:5-13.
- López Olvera, I.I. (2005) *Patrones de morfología foliar y formas de crecimiento de las Fabaceae en la región de Nizanda (Oaxaca), México*, Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de México, México, D.F., 64 pp.
- Malhado, A.C.M., Malhi, Y., Whittaker, R.J., Ladle, R.J., ter Steege, H., Phillips, O.L., Butt, N., Aragão, L.E.O.C., Quesada, C.A., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Peacock, J., Lopez-Gonzalez, G., Baker, T.R., Anderson, L.O., Almeida, S., Higuchi, N., Killeen, T.J., Monteagudo, A., Neill, D., Pitman, N., Prieto, A., Salomão, R.P., Vásquez-Martínez, R. y Laurance, W.F. (2009) Spatial trends in leaf size of Amazonian rainforest trees, *Biogeosciences*, 6:1563-1576.
- Martin, C.E. y von Willert, D.J. (2000) Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *L* from the Namib Desert in Southern Africa. *Plant Biology*, 2: 229-242.
- McDonald, P.G., Fonseca, C.R., Overton, J.M. y Westoby, M. (2003) Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology*, 17:50-57.
- McElwain, J.C., Beerling, D.J. y Woodward, F.I. (1999) Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary. *Science*, 285:1386-1390.

- McVicar, T.R. y Körner, C. (2013) On the use of elevation, altitude, and height in the ecological and climatological literature. *Oecologia*, 171:335-337.
- Medina, E., Marin, D. y Olivares, E. (1985) Ecophysiological adaptations in the use of water and nutrients by woody plants of arid and semiarid tropical regions. *Medio Ambiente* 7:91-102.
- Meinzer, F.C., Goldstein, G. y Andrade, J.L. (2001) Regulation of water flux through tropical forest canopy trees: do universal rules apply? *Tree Physiology*, 21:19-26.
- Melendo Soler, J.A., Arbonés Cobos, N., Cancer Pomar, L., Maza Rodríguez, P., Lampre Vitaller, F (2006) *Manual de Técnicas de Montaña e Interpretación de la Naturaleza*. Editorial Paidotribo. Barcelona, 313 pp.
- Molina-Montenegro, M.A. (2008) Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas*, 17:146-154.
- Morecroft, M.D., Woodward, F.I., y Marris, R.H. (2014) Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina*. *Functional Ecology*, 6:730-740.
- Nasrullah, N., Misawa, A., Tatsumoto, H. y Kim, H.Y. (1994) Wind tunnel experiment and field study on particle adsorption by leaves of roadside trees. *Journal of the Japanese Society of Revegetation Technology*, 19:159-165.
- Niinemets, Ü. (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82:453-469.
- Pallardy, S.G. (2008) *Physiology of woody plants*, Elsevier, San Diego, CA, 464 pp.
- Pemán García, J. y Navarro Cerrillo, R. (1998) *Repoblaciones Forestales*. Universitat de Lleida, Lleida, 408 pp.
- Peppe, D.J., Royer, D.L., Cariglino, B., Oliver, S.Y., Newman, S., Leight, E., Enikolopov, G., Fernandez-Burgos, M., Herrera, F., Adams, J.M., Correa, E., Currano, E.D., Erickson, J.M., Hinojosa, L.F., Hoganson, J.W., Iglesias, A., Jaramillo, C.A., Johnson, K.R., Jordan, G.J., Kraft, N.J.B., Lovelock, E.C., Lusk, C.H., Niinemets, Ü., Peñuelas, J., Rapson, G., Wing, S.L. y Wright, I.J. (2011), Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190:724-739.
- Poorter H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J. y Villar, R. (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182:565-588.
- Poorter, L. y Rozendaal, D.M.A. (2008) Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia*, 158:35-46.
- Premoli, A.C. y Mathiasen, P. (2011) Respuestas ecofisiológicas adaptativas y plásticas en ambientes secos de montaña: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparó los Andes australes. *Ecología Austral*, 21:251-269.
- Press, M.C. (1999) The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. *New Phytologist*, 143:213-219.

- Priego, Á., Bocco, G., Mendoza, M. y Garrido, A. (2010) Propuesta para la Generación Semiautomatizada de Unidades de Paisaje. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 104 pp.
- Quereda Sala, J. (2005) Curso de Climatología General, Universitat Jaume, Castelló de la Plana, 267 pp.
- R Core Team (2010) R: a language and environment for statistical computing (v.2.11.1). R Foundation for Statistical Computing, Viena.
- Raunkiaer, H. Gilbert-Carter, A.G. y Tansley, F. (1935) The life forms of plants and statistical plant geography. *Journal of Ecology*, 23:247-249.
- Read, Q.D., Moorhead, L.C., Swenson, N.G., Bailey, J.K. y Sanders, N.J. (2014) Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology*, 28:37-45.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B, Vose, J., Gresham, C., Volin, J. y Bowman, W. (1999) Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S. y Foster, G.N. (2001) Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, 82:1112-1129.
- Richards, P.W. (1996) *The Tropical Rain Forest: an Ecological Study* 2a ed., Cambridge University Press, Cambridge, 600 pp.
- Royer, D.L. y Wilf, P. (2006) Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy. *International Journal of Plant Sciences*, 167:11-18.
- RStudio (2012). RStudio: integrated development environment for R (Version 0.96.122). Boston, MA.
- Salas-Morales, S.H. (2014) Variación estructural y florística de la vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal en una región con patrón estacional de lluvia. Tesis de Doctorado en Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 134 pp.
- Salas-Morales, S.H. y Meave, J.A. (2012) Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse región in southern Mexico. *Plant Ecology*, 213:1209-1220.
- Salas-Morales, S.H., Meave, J.A. y Trejo, I. (en prensa). The relationship of meteorological patterns with changes in floristic richness along a large elevational gradient in a seasonally dry region of southern Mexico. *International Journal of Biometeorology*.
- Salas-Morales, S.H., Schibli, L., Nava-Zafra, A. y Saynes-Vázquez, A. (2007) Flora de la costa de Oaxaca, México (2): lista florística comentada del Parque Nacional Huatulco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81:101-130.
- Saldaña-Acosta, A., Meave, J.A., Paz, H., Sánchez-Velásquez, L.R., Villaseñor, J.L. y Martínez-Ramos, M. (2008) Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Acta Oecologica*, 34:111-121.

- Saldaña, A., Lusk, C.H. (2003) Influencia de las especies del dosel en la disponibilidad de recursos y regeneración avanzada en un bosque templado lluvioso del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76:639-650.
- Sandquist, D.R. y Ehleringer, J.R. (1998) Intraspecific variation of drought adaptation in brittlebush: leaf pubescence and timing of leaf loss vary with rainfall. *Oecologia*, 113:162-169.
- Shipley, B., Lechowicz, M.J., Wright, I. y Reich, P.B. (2006) Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 87:535-541.
- Smith, W.K. y Nobel, P.S. (1977) Temperature and water relations for sun and shade leaves of a desert broadleaf, *Hyptis emoryi*. *Journal of Experimental Botany*, 28:169-183.
- Stadtmüller, T. (1987) *Cloud Forests in the Humid Tropics: a Bibliographic Review*. The United Nations University and CATIE, Turrialba, 356 pp.
- Stowe, L.G. y Brown, J.L. (1981) A geographic perspective on the ecology of compound leaves. *Evolution*, 35:818-821.
- Strahler, A.H. y Strahler, A.N. (2006) *Introducing Physical Geography*. J. Wiley, Hoboken, NJ, 728 pp.
- Talbert, C.M. y Holch, A.E. (1957) A study of the lobing of sun and shade leaves. *Ecology* 38: 655-658.
- Tang, C.Q. y Ohsawa, M. (1999) Altitudinal distribution of evergreen broad-leaved trees and their leaf-size pattern on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 145:221-233.
- Tang, Z. y Fang, J. (2006) Temperature variation along the northern and southern slopes of Mt. Taibai, China. *Agricultural Forest Meteorology*, 139:200-207.
- Tanner, E.V.J. y Kapos, V. (1982) Leaf structure of Jamaican upper montane rain forest trees. *Biotropica*, 14:16-24.
- Terradas, J. (2001) *Ecología de la vegetación: de la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisajes*. Omega, Barcelona, 703 pp.
- Traiser, C., Klotz, S., Uhl, D. y Mosbrugger, V. (2005) Environmental signals from leaves – a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166:465-484.
- Tranquillini, W. (1979) *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer-Verlag, Berlín, 137 pp.
- Uhl, D., Mosbrugger, V., Bruch, A., Utescher, T. (2003) Reconstructing palaeotemperatures using leaf floras – case studies for a comparison of leaf margin analysis and the coexistence approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 126: 49-64.
- Valladares, F., Gianoli, E. y Gómez, J.M. (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176:749-763.

- van de Weg, M.J., Meir, P., Grace, J. y Atkin, O.K. (2009) Altitudinal variation in leaf mass per unit area, leaf tissue density and foliar nitrogen and phosphorus content along an Amazon-Andes gradient in Peru. *Plant Ecology and Diversity*, 2:243-254.
- Velázquez-Rosas, N., Meave, J. y Vázquez-Santana, S. (2002) Elevational variation of leaf traits in montane rain forest tree species at La Chinantla, Southern México, *Biotropica* 34:534-546.
- Vitousek, P.M., Field, C.B. y Matson, P.A. (1990) Variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: a case of internal resistance? *Oecologia*, 84: 362-370.
- Viviroli, D., H.H. Dürr, Messereli, B., Meybeck, M. y Weingartner, R. (2007) Mountains of the world, water towers for humanity: typology, mapping, and global significance. *Water Resources Research*, 43:1-13.
- von Humboldt, A. (1850) *Cosmos: A Sketch of a Physical Description of the Universe*, Vol. III, Henry G. Bohn, Londres. Consultado en <http://www.gutenberg.org/ebooks/14565> el día 18 de enero de 2015.
- Webb, L.J. (1968) Environmental relationships of the structural types of Australian rain forest vegetation. *Ecology* 49: 296-311.
- Wilf, P. (1997) When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis. *Paleobiology*, 23:373-390.
- Wilf, P., Wing, S.L., Greenwood, D.R. y Greenwood, C.L. (1998) Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology* 26:203-206.
- Willmer, C. y Fricker, M. (1996) *Stomata*. Second edition. Chapman and Hall, Londres, 367 pp.
- Wilson, T.P., Canny, M.J. y McCully, M.E. (1991) Leaf teeth, transpiration, and the retrieval of apoplastic solutes in balsam poplar. *Physiologia Plantarum*, 83: 225-232.
- Wing, S. y Greenwood, D.R. (1993) Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B Series*, 341:243-252.
- Wolfe, J.A. (1979) Temperature parameters of humid to mesic forests of eastern Asia and relation to forests other regions in the Northern Hemisphere and Australasia. United States Geological Survey Professional Paper No. 1106, Washington, D.C., 37 pp.
- Wolfe, J.A. (1993) A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. United States Geological Survey Bulletin No. 2040, Washington, D.C., 71 pp.
- Wolfe, J.A. (1995) Paleoclimatic estimates from Tertiary leaf assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 23:119-142.
- Wolfe, J.A. y Hopkins, D.M. (1967) Climatic changes recorded by Tertiary land floras in northwestern North America. *Tertiary Correlations and Climatic Changes in the Pacific Symposium*, pp. 67-76, Sasaki Printing, Sendai.
- Wright, I.J, Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J.,

Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. y Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 12:821-827.

Wright, I.J., y Westoby, M. (2002) Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 155:403-416.

Yáñez-Espinosa, L., Terrazas, T., López-Mata, L. y Valdez-Hernández, J.I. (2003) Leaf trait variation in three species through canopy strata in a semi-evergreen Neotropical forest. *Canadian Journal of Botany*, 81:398-404.

Anexo 1. Valores de importancia (VIR), valores de ponderación (VP), peso seco promedio, área foliar promedio, masa foliar específica (MFE) promedio, configuración de la hoja (CH; S, simple; C, compuesta) y tipo de borde (E, entero; NE, no entero) de las 148 combinaciones especies/sitios incluidas en el análisis. Véase el texto para el cálculo de VIR.

Especies	VIR	VP	Peso (g)	Área (cm ²)	MFE (g cm ⁻²)	CH	Borde
70 m							
<i>Croton septemnerivus</i>	45.25	31.52	0.11388	29.853	0.00385	S	E
<i>Cnidosculus tubulosus</i>	23.03	16.04	1.07758	204.749	0.00543	S	NE
<i>Amphipterygium adstringens</i>	15.12	10.53	0.13268	25.061	0.00518	C	NE
Leguminosae sp. 2	7.46	5.20	0.01150	0.063	0.18877	C	E
<i>Lonchocarpus magallanesii</i>	5.64	3.93	0.10945	18.576	0.00602	C	E
Leguminosae sp. 15	5.29	3.68	0.03095	5.844	0.00532	C	E
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	5.08	3.54	0.18195	33.327	0.00542	C	E
<i>Thevetia ovata</i>	5.08	3.54	0.36133	35.101	0.01046	S	E
<i>Bursera excelsa</i>	5.01	3.49	0.11832	23.728	0.00510	C	NE
<i>Ibervillea hypoleuca</i>	4.29	2.99	0.38203	91.142	0.00421	S	NE
<i>Bursera graveolens</i>	4.21	2.93	0.05363	9.243	0.00568	C	NE
<i>Jacaratia mexicana</i>	4.15	2.89	0.19180	37.627	0.00518	C	E
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	3.72	2.59	0.00359	0.663	0.00556	C	E
<i>Esenbeckia berlandieri</i>	3.09	2.15	0.30095	44.285	0.00686	C	E
Leguminosae sp. 21	2.94	2.05	0.03190	4.126	0.00856	C	E
<i>Apoplanesia paniculata</i>	2.94	2.05	0.03652	6.755	0.00534	C	E
<i>Piptadenia obliqua</i>	1.27	0.89	0.00287	0.450	0.00624	C	E
200 m							
<i>Bursera grandifolia</i>	18.43	14.19	0.39685	54.541	0.00722	C	E
Leguminosae sp. 2	13.27	10.21	0.00003	0.021	0.00168	C	E
<i>Jacaratia mexicana</i>	13.02	10.02	0.22978	43.051	0.00571	C	E
<i>Bursera excelsa</i>	10.77	8.29	0.10015	13.298	0.00773	C	NE
<i>Torrubia macrocarpa</i>	9.80	7.54	0.38605	51.879	0.00743	S	E
<i>Serjania triquetra</i>	9.63	7.41	0.08043	16.844	0.00458	C	NE
<i>Heliocarpus sp.</i>	9.08	6.98	0.24578	46.673	0.00552	S	NE
<i>Forchammeria pallida</i>	6.64	5.11	0.27325	17.842	0.01543	S	E
<i>Arrabidaea mollissima</i>	5.25	4.04	0.22993	55.617	0.00412	C	E
<i>Ramirezella strobilophora</i>	4.44	3.41	0.02368	8.405	0.00279	S	E
<i>Comocladia engleriana</i>	4.22	3.25	0.58440	111.882	0.00535	C	NE
<i>Apoplanesia paniculata</i>	4.18	3.22	0.04720	8.774	0.00551	C	E
Leguminosae sp. 21	4.15	3.19	0.03648	4.641	0.00785	C	E
<i>Stemmadenia obovata</i>	3.92	3.02	0.36433	78.339	0.00488	S	E
<i>Luhea candida</i>	3.68	2.83	0.56375	155.481	0.00361	S	NE
<i>Leucaena lanceolata</i>	3.24	2.50	0.07543	10.163	0.00750	C	E

Especies	VIR	VP	Peso (g)	Área (cm ²)	MFE (g cm ⁻²)	CH	Borde
<i>Erythroxylum pallidum</i>	3.21	2.47	0.07305	12.481	0.00574	S	E
<i>Jacquinia donnell-smithii</i>	3.02	2.33	0.09418	6.567	0.01459	S	E
400 m							
<i>Comocladia engleriana</i>	30.68	24.20	0.51350	81.373	0.00641	C	NE
<i>Poeppigia procera</i>	15.22	12.01	0.01108	0.778	0.01472	C	E
<i>Semialarium mexicanum</i>	10.97	8.66	0.16855	16.377	0.01044	S	E
<i>Drypetes sp.</i>	9.35	7.38	0.34198	31.307	0.01110	S	E
<i>Gliricidia sepium</i>	7.19	5.67	0.05217	8.633	0.00613	C	E
<i>Lysiloma microphyllum</i>	6.84	5.39	0.00032	0.021	0.01818	C	E
<i>Luehea candida</i>	6.45	5.09	0.44330	93.379	0.00492	S	NE
<i>Cedrela salvadorensis</i>	6.08	4.79	0.25158	45.631	0.00537	C	E
<i>Sideroxylon capiri</i>	5.91	4.66	0.64868	97.035	0.00679	S	E
<i>Swietenia humilis</i>	5.31	4.19	0.32028	69.868	0.00589	C	E
<i>Bursera simaruba</i>	5.13	4.04	0.27642	39.912	0.00673	C	E
<i>Fraxinus uhdei</i>	4.71	3.72	0.03923	9.933	0.00382	C	NE
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	3.94	3.11	0.03415	5.246	0.00650	C	E
<i>Jacquinia donnell-smithii</i>	3.08	2.43	0.07995	3.664	0.02233	S	E
Rubiaceae sp. 4	3.07	2.42	0.05572	9.439	0.00582	S	E
<i>Casearia nitida</i>	2.83	2.23	0.13508	19.091	0.00711	S	NE
600 m							
<i>Pterocarpus rohrii</i>	39.80	29.24	0.06617	20.243	0.00330	C	E
<i>Combretum fruticosum</i>	19.41	14.26	0.15610	35.583	0.00446	S	E
<i>Pseudobombax ellipticum</i>	19.12	14.05	0.78932	145.374	0.00520	C	E
<i>Spondias purpurea</i>	12.44	9.14	0.07615	13.324	0.00536	C	NE
<i>Acacia polyphylla</i>	12.07	8.87	0.00373	0.894	0.00425	C	E
<i>Gliricidia sepium</i>	8.41	6.18	0.07284	14.854	0.00498	C	E
<i>Arrabidaea mollisima</i>	7.61	5.59	0.26410	89.371	0.00291	C	E
<i>Urera pacifica</i>	6.66	4.90	1.13188	332.140	0.00339	S	NE
<i>Brosimum alicastrum</i>	6.15	4.52	0.27220	34.248	0.00789	S	E
<i>Bursera simaruba</i>	4.44	3.26	0.20708	34.142	0.00615	C	E
800 m							
<i>Quercus peduncularis</i>	14.82	13.43	0.53259	64.328	0.00845	S	NE
<i>Inga punctata</i>	14.08	12.76	0.38548	44.509	0.00851	C	E
<i>Bursera simaruba</i>	13.38	12.12	0.27472	52.485	0.00519	C	E
<i>Calycophyllum candidissimum</i>	11.18	10.13	0.20265	51.093	0.00387	C	E
<i>Guazuma ulmifolia</i>	9.56	8.66	0.22608	42.579	0.00551	S	NE
<i>Vitex hemsleyi</i>	6.72	6.09	0.33813	48.448	0.00685	C	E
<i>Astronium graveolens</i>	5.80	5.25	0.06548	13.166	0.00498	C	NE
<i>Erythrina lanata</i>	5.05	4.58	0.32197	63.294	0.00511	C	E
<i>Dalbergia granadillo</i>	4.84	4.39	0.02970	7.558	0.00349	C	E
<i>Entadopsis polystachya</i>	3.73	3.38	0.03348	5.695	0.00587	C	E

Especies	VIR	VP	Peso (g)	Área (cm²)	MFE (g cm⁻²)	CH	Borde
<i>Quercus sp. 4</i>	3.39	3.07	0.72149	98.045	0.00730	S	NE
<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	3.38	3.06	0.22520	25.921	0.00888	S	E
<i>Acacia hindsii</i>	3.22	2.92	0.00021	0.055	0.00384	C	E
Leguminosae sp. 4	3.18	2.88	0.05552	13.987	0.00404	C	E
<i>Paullinia cururu</i>	3.17	2.88	0.11609	25.755	0.00441	C	NE
<i>Aphananthe monoica</i>	2.20	2.00	0.19463	26.523	0.00748	S	NE
Malpighiaceae sp. 2	1.48	1.34	0.04118	6.438	0.00632	S	E
<i>Urera pacifica</i>	1.17	1.06	1.53268	358.949	0.00444	S	NE
1000 m							
<i>Lysiloma microphyllum</i>	23.08	18.20	0.00018	0.042	0.00507	C	E
<i>Fraxinus uhdei</i>	13.87	10.94	0.08403	15.513	0.00534	C	NE
<i>Combretum fruticosum</i>	12.70	10.01	0.24869	41.046	0.00616	S	E
<i>Vitex hemsleyi</i>	9.13	7.20	0.30130	43.630	0.00665	C	E
<i>Luehea candida</i>	8.65	6.82	0.36741	93.138	0.00396	S	NE
<i>Aphananthe monoica</i>	8.18	6.45	0.15365	24.491	0.00609	S	NE
<i>Bursera simarouba</i>	7.76	6.12	0.28230	47.456	0.00583	C	E
<i>Astronium graveolens</i>	7.01	5.53	0.09242	14.589	0.00645	C	NE
Annonaceae sp. 6	6.27	4.94	0.26039	64.191	0.00403	S	E
<i>Nectandra salicifolia</i>	5.97	4.71	0.22650	25.498	0.00901	S	E
<i>Hibiscus purpusii</i>	5.15	4.06	0.41087	71.853	0.00561	S	NE
<i>Alstonia longifolia</i>	4.32	3.41	0.15898	27.347	0.00584	S	E
<i>Guazuma ulmifolia</i>	4.26	3.36	0.30037	74.352	0.00393	S	NE
<i>Cydista diversifolia</i>	3.92	3.09	0.14150	29.871	0.00483	C	E
<i>Cordia alliodora</i>	3.43	2.70	0.46787	57.021	0.00784	S	E
<i>Chiococca sp.</i>	2.19	1.73	0.21148	24.762	0.00887	S	E
<i>Eugenia capuli</i>	0.94	0.74	0.03177	5.993	0.00524	S	E
1200 m							
<i>Sapium glandulosum</i>	44.92	32.34	0.48832	70.533	0.00697	S	NE
<i>Phenax mexicanus</i>	32.21	23.18	0.38662	104.694	0.00364	S	NE
<i>Persea americana</i>	23.45	16.88	0.87783	109.399	0.00797	S	E
<i>Piper sp. 2</i>	11.09	7.99	0.53843	103.808	0.00508	S	E
<i>Vernonia sp. 2</i>	4.90	3.53	1.04352	161.484	0.00612	S	NE
<i>Inga paterno</i>	4.72	3.40	0.18792	20.693	0.00904	C	E
<i>Trophis mexicana</i>	4.63	3.33	0.29545	53.946	0.00532	S	NE
<i>Inga punctata</i>	4.46	3.21	0.28868	40.633	0.00699	C	E
<i>Ardisia sp. 14</i>	3.68	2.65	0.20602	42.067	0.00481	S	E
<i>Siparuna andina</i>	3.42	2.46	0.56013	120.213	0.00470	S	NE
<i>Piper umbricola</i>	1.42	1.03	0.55467	124.623	0.00439	S	E
1400 m							
<i>Sapium glandulosum</i>	33.92	30.44	1.61828	122.529	0.01312	S	E
<i>Prunus tetradenia</i>	12.53	11.25	0.90662	105.504	0.00849	S	E

Especies	VIR	VP	Peso (g)	Área (cm ²)	MFE (g cm ⁻²)	CH	Borde
<i>Heliocarpus sp. 2</i>	11.74	10.53	0.30673	66.744	0.00455	S	NE
<i>Fraxinus uhdei</i>	10.65	9.56	0.08305	7.271	0.01109	C	NE
<i>Clusia salvinii</i>	10.58	9.50	1.75472	107.600	0.01674	S	E
<i>Coccoloba schiedeana</i>	9.89	8.88	4.53552	292.724	0.01551	S	E
<i>Hamelia patens</i>	4.81	4.32	0.15080	30.661	0.00496	S	E
Asteraceae sp. 7	4.60	4.13	0.18398	19.266	0.00998	S	NE
<i>Malvaviscus arboreus</i>	3.60	3.23	0.29828	47.852	0.00647	S	NE
<i>Bartholomaea sessiliflora</i>	3.18	2.85	0.04582	9.931	0.00467	S	NE
Leguminosae sp. 6	3.16	2.83	0.00155	0.118	0.01339	C	E
<i>Alstonia longifolia</i>	2.76	2.47	0.10240	17.790	0.00564	S	E
1600 m							
<i>Heliocarpus sp. 2</i>	13.89	14.12	0.80940	80.681	0.01007	S	NE
<i>Sapium glandulosum</i>	10.64	10.82	1.00262	124.541	0.00768	S	E
<i>Oreopanax peltatus</i>	10.14	10.31	1.82013	324.364	0.00548	C	NE
<i>Cojoba arborea</i>	9.03	9.18	0.00173	0.370	0.00475	C	E
Asteraceae sp. 8	7.42	7.55	0.78167	168.983	0.00542	S	NE
<i>Arachnothryx capitellata</i>	6.69	6.80	0.05495	10.729	0.00526	S	E
<i>Eugenia sp. 2</i>	6.34	6.45	0.15575	12.327	0.01243	S	E
<i>Roupala montana</i>	6.06	6.16	0.26563	24.320	0.01061	S	NE
Asteraceae sp. 7	5.94	6.05	0.35875	46.070	0.00855	S	NE
<i>Tecoma stans</i>	5.22	5.31	0.11095	19.320	0.00586	C	NE
<i>Clusia salvinii</i>	4.56	4.63	1.92433	102.572	0.01898	S	E
<i>Randia oaxacana</i>	3.97	4.04	1.19800	144.585	0.00818	S	E
<i>Fraxinus uhdei</i>	3.52	3.58	0.04390	6.520	0.00670	C	NE
<i>Gyrotaenia microcarpa</i>	3.38	3.43	0.14793	25.503	0.00565	S	NE
<i>Vitis tiliifolia</i>	1.55	1.57	0.07605	14.893	0.00516	S	NE
1800 m							
<i>Rogiera langlassei</i>	25.29	16.83	0.19282	29.859	0.00675	S	E
<i>Trichilia havanensis</i>	21.45	14.27	0.23658	26.596	0.00866	C	NE
<i>Saurauia pringlei</i>	19.82	13.19	1.86507	166.785	0.01080	S	E
<i>Oreopanax xalapensis</i>	18.68	12.43	0.32113	50.719	0.00633	C	NE
<i>Eugenia sp. 2</i>	18.29	12.17	0.18915	13.681	0.01376	S	E
Rubiaceae sp. 6	14.90	9.91	0.08630	21.929	0.00390	S	E
<i>Myrica lindeniana</i>	11.57	7.69	0.22203	22.660	0.00999	S	NE
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	8.81	5.86	0.01110	1.073	0.01054	C	E
<i>Ardisia compressa</i>	4.68	3.11	0.26968	43.709	0.00626	S	NE
Rubiaceae sp. 2	3.51	2.33	0.09895	18.442	0.00521	S	E
<i>Xylosma sp. 4</i>	2.93	1.95	0.12937	16.572	0.00773	S	NE
<i>Rhamnus sp.</i>	0.38	0.26	0.20043	32.634	0.00619	S	NE
2000 m							
<i>Saurauia pringlei</i>	34.03	19.75	0.93273	79.432	0.01236	S	NE

Especies	VIR	VP	Peso (g)	Área (cm²)	MFE (g cm⁻²)	CH	Borde
Rubiaceae sp. 6	28.05	16.27	0.06987	16.410	0.00423	S	E
<i>Tilia americana</i>	22.21	12.89	0.23970	63.908	0.00383	S	NE
<i>Quercus sp.</i>	21.37	12.40	0.20028	17.188	0.01160	S	E
Asteraceae sp. 2	15.56	9.03	2.72046	584.638	0.00470	S	NE
<i>Rogiera langlassei</i>	12.00	6.97	0.13445	22.275	0.00606	S	E
<i>Ardisia sp. 2</i>	11.39	6.61	0.18428	33.344	0.00535	S	NE
<i>Oreopanax xalapensis</i>	8.45	4.90	0.39017	59.384	0.00670	C	NE
Asteraceae sp. 4	7.33	4.25	0.19443	58.808	0.00352	S	NE
<i>Rhamnus sp.</i>	6.21	3.60	0.11522	17.242	0.00669	S	NE
<i>Myrica lindeniana</i>	5.75	3.33	0.26208	28.420	0.00915	S	NE
2200 m							
<i>Pinus maximinoi</i>	103.29	52.66	0.02145	1.011	0.02203	S	E
<i>Alnus jorullensis</i>	50.21	25.60	0.44367	58.894	0.00692	S	NE
<i>Quercus candicans</i>	25.18	12.84	1.04210	90.267	0.01155	S	NE
Asteraceae sp. 12	8.18	4.17	0.17337	31.478	0.00566	S	NE
<i>Quercus laurina</i>	4.52	2.31	0.18682	19.241	0.01000	S	E
<i>Oreopanax xalapensis</i>	1.81	0.92	1.32963	166.985	0.00765	C	NE
<i>Viburnum jucundum</i>	1.14	0.58	0.15430	22.732	0.00723	S	NE
Asteraceae sp. 11	0.91	0.46	0.26097	37.034	0.00698	S	NE
Asteraceae sp. 14	0.90	0.46	0.38578	78.245	0.00497	S	NE
2400 m							
<i>Quercus rugosa</i>	60.44	30.98	1.34045	59.411	0.02160	S	E
<i>Pinus pseudostrobus</i>	56.26	28.84	0.03568	1.469	0.02455	S	E
<i>Quercus sp. 5</i>	38.49	19.73	0.14568	19.867	0.00754	S	E
Asteraceae sp. 10	21.02	10.78	0.21795	19.173	0.01207	S	NE
<i>Ageratina mairetiana</i>	12.56	6.44	0.09273	16.500	0.00577	S	NE
Asteraceae sp. 21	3.18	1.63	0.27017	55.295	0.00490	S	NE
Asteraceae sp. 11	1.58	0.81	0.68027	105.950	0.00656	S	NE
Solanaceae sp. 1	1.56	0.80	0.23003	26.360	0.00905	S	E
2600 m							
<i>Pinus herrerae</i>	58.96	30.79	0.01112	0.492	0.02447	S	E
<i>Pinus montezumae</i>	33.30	17.39	0.04073	1.498	0.02755	S	E
<i>Pinus ayacahuite</i>	23.16	12.09	0.01083	0.597	0.01908	S	E
<i>Quercus laurina</i>	21.60	11.28	0.28800	17.614	0.01638	S	E
<i>Arbutus xalapensis</i>	16.91	8.83	0.93735	52.628	0.01780	S	E
<i>Pinus pseudostrobus</i>	12.28	6.41	0.04705	1.704	0.02801	S	E
<i>Arbutus sp.</i>	9.29	4.85	0.24020	14.089	0.01687	S	NE
<i>Alnus jorullensis</i>	9.07	4.73	0.46047	64.331	0.00723	S	NE
<i>Cercocarpus macrophyllus</i>	5.37	2.81	0.46600	23.476	0.02041	S	NE
<i>Quercus rugosa</i>	1.58	0.83	1.44307	84.688	0.01768	S	E

Especies	VIR	VP	Peso (g)	Área (cm²)	MFE (g cm⁻²)	CH	Borde
2800 m							
<i>Pinus pseudostrobus</i>	189.18	94.59	0.04823	1.717	0.02828	S	E
<i>Alnus jorullensis</i>	7.90	3.95	0.65703	62.016	0.01065	S	NE
<i>Arbutus xalapensis</i>	2.93	1.46	0.71165	38.135	0.01878	S	E
3000 m							
<i>Pinus pseudostrobus</i>	135.81	67.91	0.02737	1.063	0.02660	S	E
<i>Pinus sp. 2</i>	15.12	7.56	0.02460	2.052	0.01248	S	E
<i>Ceanothus caeruleus</i>	13.58	6.79	0.08258	6.761	0.01272	S	NE
<i>Arbutus xalapensis</i>	13.47	6.74	0.38890	26.964	0.01431	S	E
<i>Pinus sp.</i>	8.22	4.11	0.02005	0.605	0.03533	S	E
<i>Pinus ayacahuite</i>	5.57	2.79	0.02000	0.579	0.03770	S	E
<i>Lupinus jaimehintoniana</i>	5.47	2.74	0.03242	5.298	0.00607	C	E
<i>Alnus jorullensis</i>	2.75	1.38	0.70278	71.797	0.00971	S	NE
3200 m							
<i>Pinus rudis</i>	120.77	60.39	0.03262	1.447	0.02286	S	E
<i>Arbutus xalapensis</i>	64.57	32.28	0.58343	28.417	0.02036	S	E
<i>Nolina longifolia</i>	7.36	3.68	5.24150	115.990	0.04411	S	NE
<i>Alnus jorullensis</i>	5.53	2.77	0.37935	33.388	0.01111	S	NE
<i>Ceanothus caeruleus</i>	1.76	0.88	0.06300	3.556	0.01796	S	NE
3400 m							
<i>Pinus rudis</i>	125.81	62.90	0.02675	1.140	0.02509	S	
<i>Arbutus xalapensis</i>	40.45	20.22	0.95082	43.962	0.02165	S	E
<i>Ageratina pringlei</i>	18.30	9.15	0.04903	3.671	0.01428	S	NE
<i>Lupinus jaimehintoniana</i>	13.19	6.59	0.02185	2.033	0.01083	C	E
<i>Verbesina macdonaldii</i>	2.25	1.13	0.63003	30.880	0.02050	S	NE
3600 m							
<i>Pinus rudis</i>	175.48	87.74	0.02222	0.997	0.02288	S	E
<i>Lupinus jaimehintoniana</i>	24.52	12.26	0.01512	1.687	0.01055	C	E

Anexo 2. Modelos lineales generalizados construidos para describir la relación entre los atributos foliares (variable dependiente) y los factores ambientales (variables descriptivas) en las comunidades vegetales ubicadas a lo largo de un gradiente altitudinal extenso en la Sierra Sur de Oaxaca, México. Para cada modelo se presenta el AIC, el valor de ΔAIC respecto el AIC más bajo y el ajuste (R^2). En negritas se presenta el modelo seleccionado de acuerdo con los criterios descritos en el texto.

Modelo	AIC	ΔAIC	R^2
<i>Peso seco foliar</i>			
pes~TMA	45.59	0.00	0.747
pes~TMA*HRMA	46.01	0.42	0.844
pes~HRMA2+TMA	46.13	0.54	0.105
pes~HRMA2*TMA	46.22	0.63	0.872
pes~TMA+HRMA	46.28	0.69	0.133
pes~HRMA2*HRMA*TMA	46.34	0.75	0.873
pes~HRMA2*HRMA	46.53	0.94	0.625
pes~HRMA2	46.54	0.95	0.608
pes~HRMA	46.57	0.98	0.576
pes~HRMA2+TMA+HRMA	47.97	2.38	0.075
pes~HRMA2+HRMA	48.35	2.76	0.345
<i>Área foliar</i>			
are~HRMA2*HRMA	41.52	0.00	0.625
are~HRMA2	41.67	0.15	0.608
are~HRMA	42.20	0.68	0.576
are~HRMA2*HRMA*TMA	42.90	1.38	0.873
are~HRMA2*TMA	43.19	1.67	0.872
are~HRMA2+HRMA	43.23	1.71	0.632
are~HRMA2+TMA	43.33	1.81	0.736
are~TMA+HRMA	43.78	2.26	0.721
are~TMA*HRMA	43.95	2.43	0.844
are~HRMA2+TMA+HRMA	44.84	3.32	0.767
are~TMA	45.51	3.99	0.747
<i>Masa foliar específica</i>			
mf~HRMA2*HRMA*TMA	24.00	0.00	0.873
mf~HRMA2*TMA	24.15	0.15	0.872
mf~HRMA2+TMA+HRMA	25.91	1.91	0.886
mf~TMA*HRMA	27.89	3.89	0.844
mf~HRMA2+TMA	28.51	4.51	0.855
mf~TMA+HRMA	30.55	6.55	0.838
mf~TMA	37.03	13.03	0.747
mf~HRMA2*HRMA	44.50	20.50	0.625
mf~HRMA2	45.36	21.36	0.608
mf~HRMA2+HRMA	46.16	22.16	0.632
mf~HRMA	46.84	22.84	0.576

Modelo	AIC	ΔAIC	R^2
<i>Proporción de hojas simples</i>			
Simp.~TMA	162.50	0.00	0.747
Simp.~TMA+HRMA	163.25	0.75	0.646
Simp.~HRMA2+TMA	163.46	0.96	0.649
Simp.~HRMA2+TMA+HRMA	164.82	2.32	0.673
Simp.~TMA*HRMA	165.54	3.04	0.844
Simp.~HRMA2*TMA	168.07	5.57	0.872
Simp.~HRMA2*HRMA*TMA	170.10	7.60	0.873
Simp.~HRMA2*HRMA	182.10	19.60	0.625
Simp.~HRMA2	182.16	19.66	0.608
Simp.~HRMA	182.31	19.81	0.576
Simp.~HRMA2+HRMA	184.07	21.57	0.631
<i>Proporción de hojas de borde entero</i>			
Ent.~HRMA2*HRMA	162.21	0.00	0.625
Ent.~HRMA2	162.58	0.37	0.608
Ent.~HRMA	163.24	1.03	0.576
Ent.~HRMA2*HRMA*TMA	163.71	1.50	0.873
Ent.~HRMA2+TMA	163.92	1.71	0.753
Ent.~TMA+HRMA	164.13	1.92	0.736
Ent.~HRMA2*TMA	164.20	1.99	0.872
Ent.~HRMA2+HRMA	164.59	2.38	0.632
Ent.~TMA*HRMA	165.25	3.04	0.844
Ent.~HRMA2+TMA+HRMA	165.39	3.18	0.784
Ent.~TMA	167.44	5.23	0.747