



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

VARIACIÓN MORFO-ANATÓMICA FOLIAR DE *Quercus
laurina* (FAGACEAE) A LO LARGO DE GRADIENTES DE
ALTITUD EN DOS LOCALIDADES DEL ESTADO DE
MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

DIANA JAQUELINE VIZCAYA CUBILLO

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. EN C. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA ESTADO DE
MÉXICO, 2023





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

A la UNAM por adoptarme desde mi paso por CCH, por darme la oportunidad de estar becada de principio a fin durante mi estancia en esta gran institución. Un goya resuena fuerte en mi corazón.

A la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por brindarme la oportunidad de conocer y aprender de extraordinarios académicos.

A la carrera de Biología que cambió por completo mi manera de ver la vida, gracias por las prácticas de campo que complementaron mi experiencia y conocimiento.

A cada uno de mis revisores, Dra. Silvia Aguilar Rodríguez, M. en C. Liliana Elizabeth Rubio Licona, M. en C. Dalia Grego Valencia, Dr. Sergio Cházaro Olvera, M. en C. Edith López Arredondo, por su dedicación y aportaciones en mi escrito.

A la Dra. Silvia Aguilar Rodríguez por confiar en mí, por su apoyo y aprendizaje compartido durante el desarrollo de mi proyecto, por darme el privilegio de trabajar con usted, por estar pendiente de mis avances y animarme a seguir adelante.

A la M. en C. Liliana Elizabeth Rubio Licona, por darme la oportunidad de desarrollar este proyecto, por proporcionarme el material vegetal, por su orientación durante el procesamiento de datos y por su apoyo para mi participación en el congreso de botánica.

A la M. en C. Dalia Grego Valencia por sus enseñanzas, apoyo y asesoría en las técnicas histológicas para el desarrollo de mi investigación. Gracias por su comprensión, las buenas charlas, las risas, las salidas del laboratorio para ir por chunches y despejarme después de largas jornadas en el microscopio.

Al Dr. Sergio Cházaro Olvera por su dedicación, amabilidad y buen ánimo, por sus clases de estadística durante la pandemia, que sin duda fundamentaron mi comprensión de los resultados en este estudio.

A la Biol. Carmen Laureano Abreo por compartir conmigo su conocimiento y aplicación de técnicas histológicas.

Al Dr. Daniel Tejero Díez, una extraordinaria persona y profesionalista, por inspirarme, por sus consejos, por las charlas en las mañanas que me llenaban de energía y buen ánimo para continuar.

A mi amiga Miriam por acompañarme cada mañana en el laboratorio, por tus consejos de vida y tus lindos detalles.

A mi compañero y amigo Jonathan Garibay Granados por las conversaciones en el laboratorio, por compartir conmigo tus guías y las horas de estudio incluso en el autobús de camino a las prácticas de campo, por tu ejemplo de dedicación y perseverancia.

Agradecimientos y dedicatorias

A mi madre Jaqueline Cubillo García, por tu amor, tus consejos, tu ejemplo de fortaleza y perseverancia aun cuando el panorama este complicado, gracias por escucharme y consolarme en mis momentos de desesperación, por confiar en mí, por recordarme mis virtudes y fortalezas, por tu compañía y tu esfuerzo en nuestro hogar. ¡Te amo mamá!

A mi padre José Enrique Vizcaya Osnaya, por tu gran corazón, por tu bondad, tu fe en Dios, tu ejemplo, tus ganas y gran esfuerzo en proporcionarnos los medios necesarios para convertirnos en profesionistas, por inspirarme ante la belleza de la vida misma, por encontrar siempre motivos y nuevas metas. ¡Lo logramos papá, te amo!

A mi hermano Pipoper, un ser maravilloso, noble y amoroso, por tu apoyo incondicional, por tu ejemplo, confianza y cariño. A mi hermanito Donovan, por las risas con tus ocurrencias, por tu ternura, amor y compañía, queremos verte ser feliz y triunfando en el futuro, recuerda que siempre estaremos para ti. Los amo profundamente, son grandes compañeros de vida.

Al amor de mi vida Alejandro, gracias por tu apoyo durante todo este camino, por escucharme, por tu sensibilidad que me permite apreciar los detalles de la vida, por la manera en que transmites, por tu ejemplo que es mi mayor inspiración para esforzarme y dar lo mejor de mí, como profesionista, compañera, hermana, hija, en fin, como persona. Gracias por tu paciencia, por siempre estar presente, por ser testigo y participe de mi crecimiento. ¡Te amo para siempre!

“Somos, ante todo, criaturas del universo:
completas, bellas y perfectas en cada detalle
siguiendo los deseos del infinito.”

Marcia Grad Powers

ÍNDICE

RESUMEN	7
INTRODUCCIÓN	8
ANTECEDENTES	9
OBJETIVOS	10
General	10
Particulares	11
MATERIAL Y MÉTODOS	11
Obtención de material	11
Trabajo de laboratorio	13
<i>Morfología</i>	13
<i>Anatomía</i>	13
Análisis estadísticos	16
RESULTADOS	17
Descripción morfo-anatómica foliar de <i>Q. laurina</i>	17
<i>Morfología</i>	17
<i>Anatomía</i>	19
Análisis estadísticos	22
<i>Contribución de los atributos estructurales en el porcentaje de variación foliar</i>	28
<i>Variación morfo-anatómica de las hojas en función del gradiente de altitud</i>	30
<i>Correlación entre caracteres morfo-anatómicos y el clima</i>	31
DISCUSIÓN	32
CONCLUSIÓN	38
REFERENCIAS	38

RESUMEN

México es el mayor centro de riqueza y evolución de encinos en el continente americano. *Quercus laurina* es una especie endémica cuya anatomía foliar, a diferencia de su madera, no ha sido estudiada y son pocos los estudios documentados que toman en cuenta atributos estructurales foliares en el género. Es sabido que las condiciones ambientales modulan los caracteres morfo-anatómicos en las plantas. Con el objetivo de conocer posibles adaptaciones morfo-anatómicas de las hojas de *Q. laurina* bajo gradientes de altitud en dos localidades del Estado de México, se realizó la descripción y comparación del área foliar (AF), área foliar específica (AFE), largo y ancho de hoja (LH-AH), índice estomático (IE), largo y ancho de estomas (LE-AE), grosor de hoja (GH) y porcentaje de parénquima en empalizada y esponjoso (PAEM-PAESP). En ambas localidades se recolectaron ejemplares cada 100 m de acuerdo con la distribución de la especie, en Sierra las Ánimas (LA/Cwb) de los 2600-3000 m s.n.m y en Sierra de Alcaparrosa (SA/ Cwa) a los 2700 y 2800. Se seleccionaron al azar tres árboles por piso altitudinal y se tomaron hojas para el estudio morfológico y anatómico. Se realizó un ANOVA de una vía en función de la altitud y se identificaron diferencias significativas en ocho de los 10 caracteres evaluados ($P < 0.05$). El análisis de componentes principales (PCA) explica en sus tres primeros ejes 72.58% de la variación foliar de *Q. laurina*. La correlación de Spearman mostró valores significativos ($P < 0.05$) entre variables climáticas de temperatura y precipitación, con algunos atributos morfo-anatómicos. Se observaron pocos cambios evidentes en la estructura anatómica básica de las hojas; su plasticidad se expresó principalmente en los estomas. Los cambios no ocurrieron de manera gradual, sino hacia los extremos del gradiente. *Q. laurina* mostró capacidad de adaptación a factores de estrés propiciados por la limitación de agua y constante exposición a temperaturas elevadas.

Palabras clave: encinos, especie endémica, variación foliar, altitud, morfología, anatomía.

INTRODUCCIÓN

Con alrededor de 161 especies, México es el mayor centro de riqueza y evolución de encinos en el continente americano. Se calcula que 109 de sus taxones son endémicos del país y corresponde al 68% de los reconocidos para el continente americano (Pérez-Mojica y Valencia, 2017; Arizaga et al., 2009). Una de las secciones más representativas de encinos en México con 46 especies es Lobatae, en la cual se encuentra *Quercus laurina* Bonpl.; una especie endémica cuya madera ha sido de las más estudiadas ya que se considera de gran importancia en la industria forestal (Pérez-Olvera y Dávalos-Sotelo, 2008). *Q. laurina* se desarrolla en bosques templados con asociaciones de pino (*Pinus* spp.) y oyamel (*Abies* spp.); se distribuye en 15 entidades federativas del país (Valencia, 2004), en un extenso gradiente altitudinal entre 1500-3200 m s.n.m (Arizaga et al., 2009; Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001; Romero-Rangel et al., 2015), en una gran variedad de condiciones ambientales, lo que acentúa su importancia (Hernández-Vital et al., 2009) ya que una amplia distribución geográfica y diversidad ambiental, propician una alteración de las características estructurales de las plantas (Gil-Pelegrín et al., 2017).

Los cambios en el gradiente altitudinal están asociados con modificaciones en la temperatura, humedad, radiación, exposición al viento y fertilidad del suelo, entre otros. Dichos cambios ambientales se encuentran asociados directamente con la distribución de las especies, quienes además expresan variabilidad en su morfología y anatomía, derivados de la presión que ejercen la combinación de todos estos factores (Cornelius et al., 2013; Jiménez-Noriega et al., 2015; Kofidis et al., 2003; Molina-Montenegro, 2008). Esta variación suele expresarse principalmente en las hojas y en los tallos (Carlquist, 1994; Cavieres y Piper, 2004; De Casas et al., 2007). En los tallos, los caracteres anatómicos de la madera han mostrado su variabilidad como una estrategia de supervivencia en respuesta a

condiciones ambientales (Carlquist, 1994; Fonti et al., 2010); para el caso de los encinos, a nivel intraespecífico existen ejemplos en la literatura (Chávez-Romero et al., 2010; Hietz et al., 2022). Por otra parte, las hojas son órganos que se encuentran expuestos y es razonable esperar que su morfología y anatomía también revelen las respuestas de las plantas a las distintas condiciones locales (Castro-Díez et al., 1997; Maya-García et al., 2020; Xu et al., 2008) y dar como resultado diferentes fenotipos (Bacilieri et al., 1995).

ANTECEDENTES

Se han realizado estudios del género *Quercus* en los cuales se han utilizado caracteres morfo-anatómicos de las hojas para resolver aspectos taxonómicos (Deng et al., 2017; Scareli-Santos et al., 2013; Shahbaz et al., 2015; Xu et al., 2008). Investigaciones experimentales demuestran que las adaptaciones foliares de diversas especies de este género son el resultado de la incidencia de luz (Aranda et al., 2004; Ashton y Berlyn, 1994; Vega et al., 2020; Ziegenhagen y Kauschb, 1995) y fuerza del viento (Wu et al., 2016) en los distintos hábitats de crecimiento. En otros estudios se ha evidenciado mediante observaciones en campo, que los parámetros ambientales como el gradiente altitudinal, la precipitación, temperatura y radiación solar, determinan los caracteres morfo-anatómicos foliares (Camarero et al., 2012; Gratani et al., 2013; Gratani et al., 2006; Grossoni et al., 1998; Maya-García et al., 2020; Zúñiga et al., 2009).

Para el caso de *Q. laurina*, pocos son los trabajos de la hoja en donde se consideren atributos estructurales. Por ejemplo, Scareli-Santos et al. (2013), utilizaron microscopía electrónica de barrido para describir estructuras micromorfológicas foliares (tricomas, ceras epicuticulares y estomas); refirieron para la especie, ceras tipo película en ambas superficies epidérmicas y estomas elevados, además de tricomas multirradiados,

fasciculados estipitados y simples, en una o ambas superficies. Por otro lado, González-Rodríguez et al. (2004), analizaron la variación morfológica foliar y genética de *Q. affinis* y *Q. laurina* a lo largo de un gradiente macrogeográfico en entidades del centro-sur del país; los resultados indicaron cambios en la composición genética de las poblaciones de una especie a otra a lo largo del gradiente, en aquellas que se superponen geográfica y genéticamente predomina la morfología foliar similar a *Q. laurina*. Más adelante, González-Rodríguez y Oyama (2005), examinaron la variación de la morfología foliar de ejemplares de *Q. affinis* y *Q. laurina* depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) correspondientes a la distribución geográfica de ambas especies, incluyendo un área de contacto secundario e hibridación; ellos encontraron que la variación es pronunciada a lo largo del gradiente para la longitud del pecíolo y el número de dientes en el margen de la hoja. Los trabajos referidos evidencian la necesidad de continuar con estudios morfo-anatómicos que evalúen, por medio de trabajo de campo, la variabilidad de la hoja en *Q. laurina* a lo largo de gradientes de altitud. En el Estado de México no existen datos de este tipo que contribuyan a entender adaptaciones de especies de importancia forestal bajo diferentes escenarios climáticos locales.

OBJETIVOS

General

- Evaluar la variación morfo-anatómica foliar de *Quercus laurina* a lo largo de gradientes de altitud en las localidades sierra Las Ánimas en Chapa de Mota y sierra Alcaparrosa en Tepetzotlán en el Estado de México.

Particulares

- Describir cualitativa y cuantitativamente la morfología y anatomía foliar de *Q. laurina*.
- Relacionar la morfo-anatomía foliar con las características climáticas en las dos sierras de estudio.

MATERIAL Y MÉTODOS

Obtención de material

La recolección de muestras foliares se realizó a lo largo de un gradiente altitudinal en dos localidades del Estado de México (Figura 1). Los ejemplares de respaldo corresponden a los números de colecta de L. Rubio (Tabla 1), los cuales serán depositados en el herbario IZTA. Se eligieron dos sitios con características ambientales distintas (Tabla 1), cuyas altitudes variaron entre sí. En Sierra Las Ánimas (LA) *Q. laurina* se distribuye de los 2600-3000 m, mientras que en Sierra Alcaparrosa (SA) habita de los 2700-2800 m, en ambas localidades se obtuvieron ejemplares en intervalos de 100 m; se estudiaron 15 árboles en LA y seis árboles en SA, para ello se seleccionaron al azar tres árboles por piso altitudinal y del tercio superior de sus copas se tomaron 17 hojas/individuo, maduras y sin daños; en cada caso, diez hojas se emplearon para la descripción de caracteres morfológicos, además de la determinación de área foliar/área foliar específica (AF/AFE) y largo/ancho de hojas (LH/AH). Así mismo, siete hojas se utilizaron para el estudio anatómico, por lo que se fijaron inmediatamente en FAA (formol 10%, ácido acético 5%, etanol 96° 50% y agua 35%) y después de 48 horas se cambiaron a una solución de alcohol etílico al 70%.

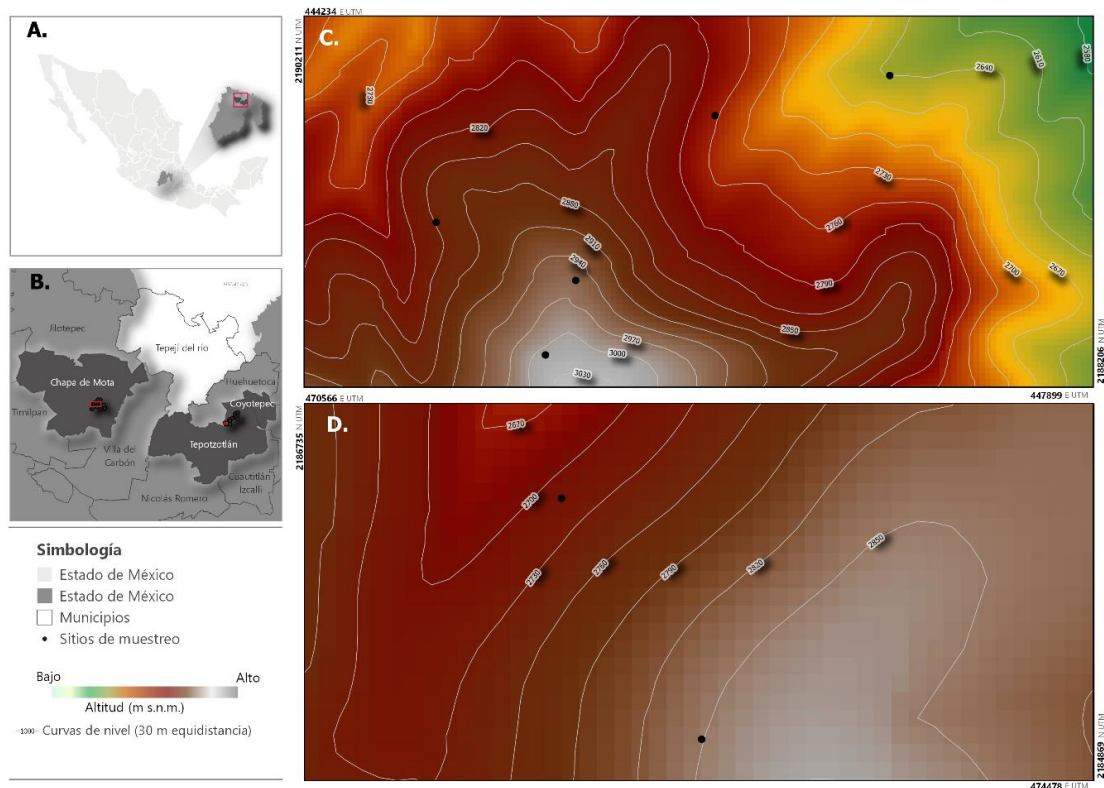


Figura 1. Área de estudio. A) Localización del Estado de México. B) Municipios de Chapa de Mota, Tepetzotlán y Coyotepec. C, D) Pisos altitudinales de distribución y sitios de muestreo (•) de *Q. laurina* C) Sierra Las Ánimas (2600-3000 m). D) Sierra Alcaparrosa (2700-2800 m).

Tabla 1. Resumen de la información geográfica y climática de las localidades donde se realizó el muestreo foliar de *Q. laurina* (¹Rzedowski et al. 1964; ²García de Miranda, 2004; ³Núñez, 1990; ⁴INEGI 2010; ⁵INEGI 2010 ⁶Trejo-Díaz y Tejero-Díez, 2017). Los números de colecta corresponden a L.E. Rubio-Licona.

Localidad	Municipio	Altitud (m)	Clima	Temperatura °C	Precipitación mm	# de colecta
Sierra Las Ánimas	Chapa de Mota	1-3 2600-3000	2 Cw ₂	4 8-16	4 700-1100	1307-1309
						1313-1315
						1349-1351
						1437-1439
						1449-1451
Sierra Alcaparrosa	Tepetzotlán	6 2250-2750	2 Cw ₁	2-1 12-18	5 700-1000	1385-1387
						1393-1396

Trabajo de laboratorio

Morfología

Para la determinación del área foliar específica ($AFE = \frac{AF}{\text{peso seco}}$), las hojas se secaron en una estufa convencional a 23°C durante 48h, se pesaron en una balanza analítica estándar; posteriormente se escanearon para la medición del área foliar (AF), así como, del largo y ancho (LH/AH) en el programa Image J 2.1. (Schneider et al., 2012). Se evaluaron ocho caracteres, entre ellos, se examinaron la forma, ápice, base y margen.

Anatomía

De las muestras fijadas en FAA y con ayuda de una perforadora de papel convencional, se obtuvieron dos discos de la parte media de la lámina de tres hojas/individuo. Los discos se sometieron a una diafanización mediante NaClO al 50% durante 48h, en seguida, se colocaron sobre una caja de Petri con agua y con ayuda de un microscopio estereoscópico se procedió a la separación y raspado de las epidermis con agujas de disección. Finalmente, los discos se tiñeron con azul de toluidina y se montaron en gelatina transparente (Megías et al., 2019). Estos montajes se utilizaron para la determinación del índice estomático (IE), mediante el conteo de número de estomas (NE) y células epidérmicas (CE) en una superficie de 250 mm², que posteriormente se extrapolaron a 1 mm²/disco, es decir, 2mm²/hoja y un total de 6 mm²/individuo. Adicionalmente, se determinó el largo y ancho de 20 estomas/hoja (LE/AE), con un total de 60 estomas/individuo.

El IE se calculó mediante el siguiente cociente diseñado por Wilkinson (1979):

$$IE = \frac{NE * 100}{CE + NE}$$

En donde:

NE= Número de estomas CE= Células epidérmicas

Por otro lado, se realizaron cortes finos a mano alzada en sección transversal de la parte media de tres hojas/individuo. Los cortes se diafanizaron mediante NaClO al 50% durante 10 minutos, en seguida, se enjuagaron con agua y posteriormente se empleó la misma técnica de tinción y montaje (Megías et al., 2019). Para la determinación del grosor de hoja (GH) se realizaron 12 mediciones/hoja, es decir, un total de 18 mediciones/individuo, estos resultados además se utilizaron para calcular la proporción en porcentaje de parénquima en empalizada y parénquima esponjoso (PAEM y PAESP), para estos tejidos se realizaron 50 mediciones/hoja obteniendo un total de 150 mediciones/individuo, mismas que se obtuvieron para el grosor de cutícula (GC).

Para la obtención del porcentaje de PAEM y PAESP se aplicó la siguiente fórmula:

$$\left(\frac{PPAEM \text{ ó } PPAESP}{PGH} \right) * 100$$

En donde:

PPAEM= promedio de parénquima en empalizada PPAESP= promedio de parénquima esponjoso
PGH= promedio del grosor de la hoja.

La hoja restante/individuo fijada en FAA se sometió a la técnica histológica de inclusión en parafina (Ruzin, 1999); se obtuvieron cortes transversales de 15 µm de grosor empleando un micrótopo de rotación; la tinción de los tejidos se realizó con safranina-verde rápido (Johansen, 1940) y se montaron en resina sintética; los montajes se utilizaron únicamente para la observación y descripción cualitativa de la anatomía de acuerdo con Metcalfe et al., (1979).

Las observaciones y digitalización de imágenes se realizaron con el software NIS- elements BR 5.21 (Nikon Corporation, 1991-2006).

Los caracteres que se han mencionado se toman en cuenta en diversos estudios realizados, debido a que son buenos indicadores de la relación entre el ambiente y las características morfo-anatómicas de las hojas (Araque et al., 2009; Esau, 2006; Gamalei, 1988; Ivanova, 2014; Peppe et al., 2011; Sack y Scoffoni, 2013; Xu et al., 2009).

Finalmente, con los datos de la representación digital de superficies climáticas para México (Cuervo-Robayo et al., 2014) y el DEM15 (INEGI, 2013), se obtuvieron superficies de las 18 variables de precipitación y temperatura (Tabla 2), para lo cual se aplicó el algoritmo de interpolación geográfica spline mediante el software ANUSPLIN versión 4.3 (Hutchinson, 2006).

Tabla 2. Variables de precipitación y temperatura consideradas para ambas localidades.

Variable	Unidades	Significado
PP_TC	mm	Precipitación del trimestre cálido
PP_TS	mm	Precipitación del trimestre seco
PP_TH	mm	Precipitación del trimestre húmedo
E_PP	CV	Estacionalidad de la precipitación
PP_PS	mm	Precipitación del periodo seco
PP_PH	mm	Precipitación del periodo húmedo
PP_A	mm	Precipitación anual
PP_TF	mm	Precipitación del trimestre frío
TM_TF	°C	Temperatura media del trimestre frío
TM_TC	°C	Temperatura media del trimestre cálido
TM_TS	°C	Temperatura media del trimestre seco
TM_TH	°C	Temperatura media del trimestre húmedo
RAT	°C	Rango anual de temperatura
TMN_PF	°C	Temperatura mínima del periodo frío
TMX_PC	°C	Temperatura máxima del periodo cálido
TMA	°C	Temperatura media anual
ISOT	%	Isotermalidad
RDMA	°C	Rango diurno medio anual de temperatura

Análisis estadísticos

Se obtuvieron promedios por hoja para de las mediciones realizadas de los atributos morfológicos y anatómicos. Debido a la diferencia en el número de pisos altitudinales en dónde se distribuye la especie, los datos obtenidos de ambas sierras se analizaron de manera conjunta. Se utilizó la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk, 1965) para evaluar la normalidad de las variables; a excepción del AF, PAEM y PAESP, el resto de los atributos se sometieron a una transformación Box-cox. Se aplicó ANOVA de una vía complementando con la prueba post-hoc de Fisher para identificar diferencias significativas entre las variables anatómicas y morfológicas en función de las altitudes de ambas localidades. Adicionalmente, se incluyó un Análisis de Componentes Principales (PCA) para identificar qué atributos morfo-anatómicos contribuyeron a explicar el mayor porcentaje de variación en las hojas de *Q. laurina*. De la medición de las variables ambientales se obtuvo un promedio de los datos registrados por las estaciones meteorológicas más cercanas a las coordenadas de cada individuo y posteriormente se determinó la relación con las variables morfo-anatómicas; debido a que algunas de las variables ambientales utilizadas no cumplieron con el supuesto de normalidad, se procedió con un análisis de correlación no paramétrico de Spearman. Los análisis estadísticos se realizaron en el software Infostat (2008) y en el software R versión 4.2 (R Core Team, 2022).

RESULTADOS

Descripción morfo-anatómica foliar de *Q. laurina*

Morfología

Hojas maduras, rígidas, coriáceas y lustrosas, de forma elíptica o lanceolada, de 12 ± 4 cm de largo y 5 ± 2 cm de ancho; ápice agudo, escasamente acuminado; base simétrica, en ocasiones asimétrica, redondeada, rara vez aguda; margen entero o dentado aristado, con 1-3 aristas por lado, a veces se presentan solo de un lado de la hoja, en tales casos, 1-3; generalmente las aristas se encuentran ubicadas hacia el tercio superior de la hoja; nervaduras secundarias prominentes en ambas superficies; de 4-12 de cada lado, rectas a ligeramente arqueadas; pubescencia más abundante en la superficie abaxial, con tricomas estrellados estipitados, que por lo general se encuentran restringidos a las axilas de las nervaduras primarias. La frecuencia de hojas con el margen entero y dentado-aristado varía entre localidades; el margen dentado muestra un elevado porcentaje en LA a los 2600 y 2800 m, mientras que en SA es a los 2800, pero no más que las hojas con margen entero (Figura 3).



Figura 2. Variación morfológica foliar de *Q. laurina*. Hojas con margen dentado-aristado y entero.

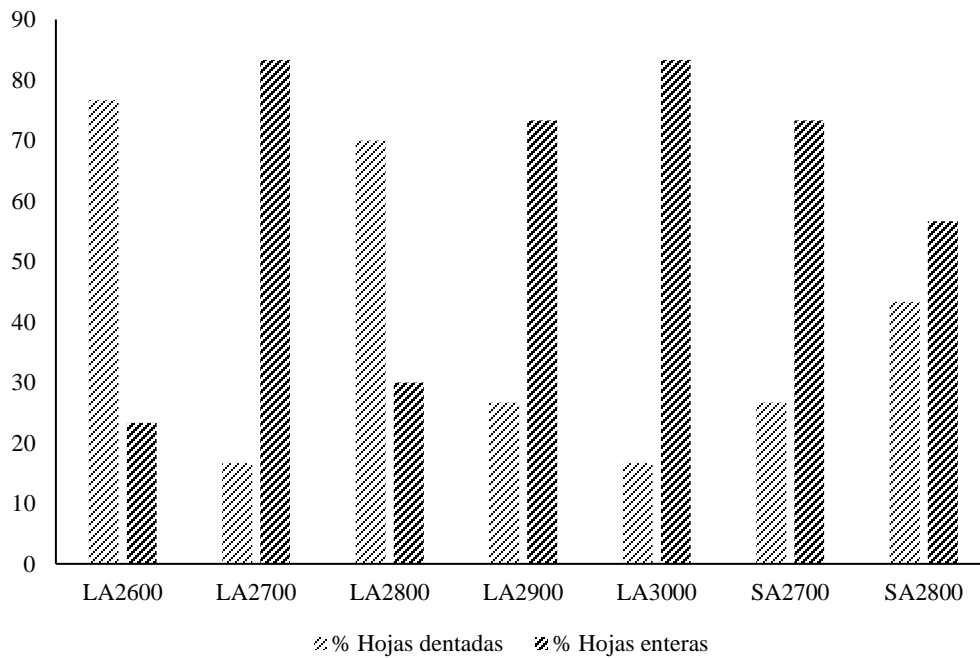


Figura 3. Porcentaje de hojas de margen entero y margen dentado-aristado en diferentes altitudes. Sierra Las Ánimas (LA-2600-3000) y Sierra Alcaparrosa (SA-2700-2800).

Anatomía

Tricomas estrellados estipitados (Figura 4A). En vista superficial, células de la epidermis adaxial y abaxial de forma poligonal con paredes anticlinales rectas y gruesas; hojas hipostomáticas, estomas ciclocíticos, de $31 \pm 21 \mu\text{m}$ de largo y $27 \pm 19 \mu\text{m}$ de ancho (Figura 4B). En sección transversal, epidermis simple, con células de forma cuadrangular (Figura 4C), las abaxiales más pequeñas, en ambos casos con paredes tangenciales externas más gruesas que las internas; cutícula lisa de $6 \pm 3 \mu\text{m}$ de grosor, notablemente más desarrollada en la superficie adaxial; mesofilo bifacial de $315 \pm 208 \mu\text{m}$ de ancho (Figura 4D), con extensiones de la vaina del haz bien desarrolladas en las venas secundarias y terciarias, rodeadas por parénquima esclerosado y con extensiones de esclerénquima en contacto con ambas epidermis, distribuidas regularmente a lo largo de la lámina foliar, las cuales se alternan con columnas angostas de colénquima, esclerénquima y parénquima, que pueden o no contener haces vasculares que corresponden a las venas de mayor orden, otros haces que en ocasiones semejan nudos de vasos xilemáticos, solo presentan vainas del haz formadas de células de parénquima sin extensiones (Figura 4E); parénquima en empalizada formado por 2-3 estratos de $142 \pm 82 \mu\text{m}$ de amplitud, con células densamente apiladas de paredes delgadas y rectas, disminuyendo en longitud hacia el parénquima esponjoso, el primer estrato se observa con mayor cantidad de cloroplastos; parénquima esponjoso formado por 4-6 estratos de $156 \pm 84 \mu\text{m}$ de grosor, con células de forma irregular con tendencia a ordenarse de manera vertical, sobre todo las más cercanas a la superficie abaxial, dispuestas laxamente (Figura 4E).

Vena media (Figura 4F)

Con crestas convexas en ambas superficies, la superior más elevada y angosta, contorno redondeado algo sinuoso; cutícula lisa en ambas superficies; epidermis simple, con las mismas características que las de la lámina, pero de menor tamaño; por debajo de la epidermis adaxial, hasta con 12 estratos de células esclerosadas, seguidos por una vaina de parénquima que encierra a un par de casquetes de esclerénquima, los cuales flanquean a los tejidos vasculares y que pueden o no unirse en sus extremos laterales; el superior a veces mejor desarrollado. El haz vascular algo elipsoidal bicolateral, en ocasiones con una placa de floema en el centro del xilema y otras con parénquima.

Cristales (Figura 5A y B)

Se reconocen dos tipos, drusas y cristales prismáticos; las primeras son comunes en el parénquima en empalizada y/o esponjoso, en ocasiones asociadas a las venas en donde, además, pueden concentrarse en el floema (Figura 5A); mientras que los segundos se vinculan más frecuentemente con los haces vasculares (Figura 5B).

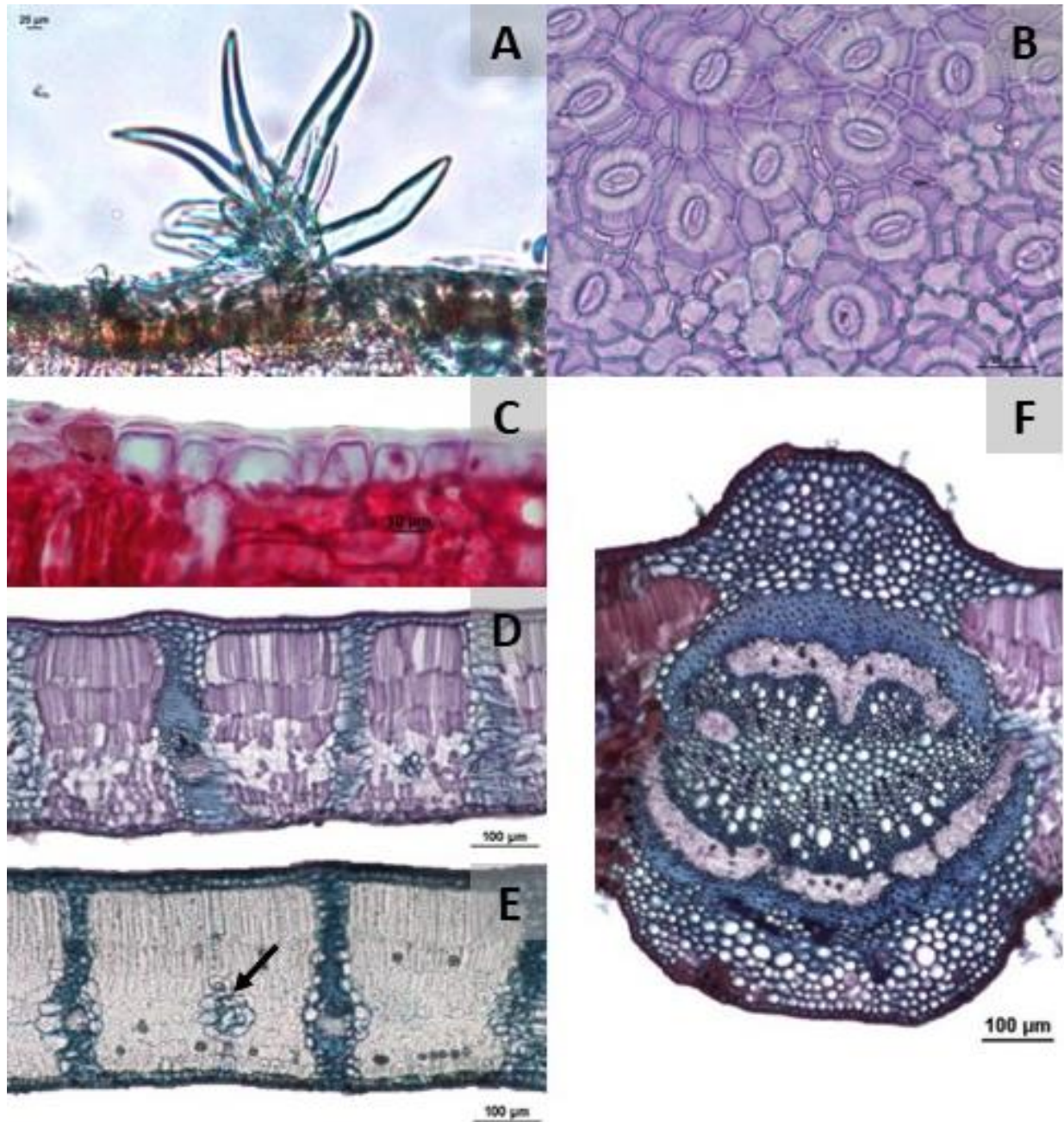


Figura 4. Caracteres anatómicos de la hoja de *Quercus laurina*. A) Tricoma estrellado estipitado. B) Estomas cicloclíticos, células de la epidermis con paredes anticlinales rectas. C) Epidermis simple con paredes tangenciales externas gruesas y cutícula lisa. D) Mesofilo bifacial. E) Vainas del haz formadas de células de parénquima sin extensiones con vasos xilemáticos que semejan nudos (flecha). F) Vena media con crestas convexas en ambas superficies, haz vascular elipsoidal bicolateral.

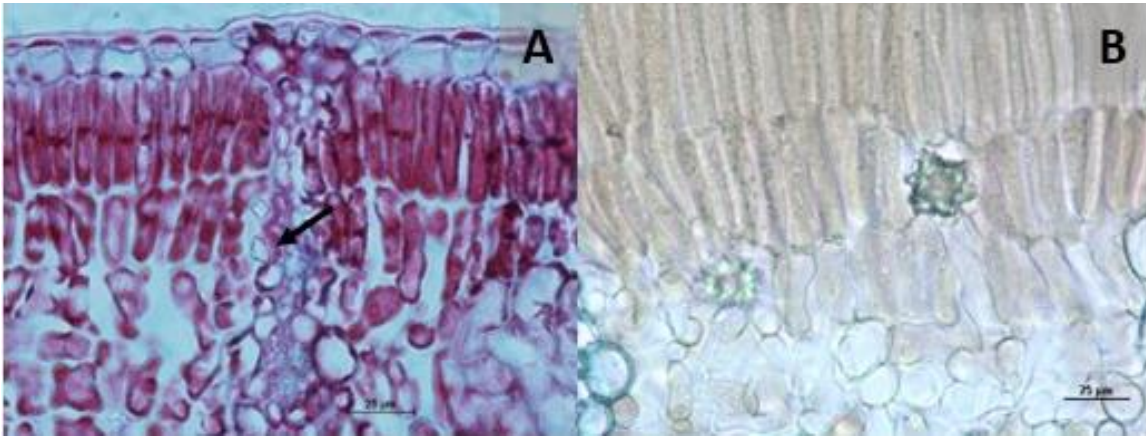


Figura 5. A) Cristales prismáticos asociados a los haces vasculares (flecha). B) Drusas en el mesófilo.

Análisis estadísticos

Los valores de la media y su desviación estándar de los caracteres morfológicos y anatómicos promedio se muestran en las tablas 3 y 4. Las poblaciones se arreglan de menor a mayor a lo largo de un gradiente de elevación.

Tabla 3. Estadística descriptiva de los caracteres morfológicos foliares medidos en las altitudes de Sierra Las Ánimas (LA-2600-3000) y Sierra Alcaparrosa (SA-2700-2800). Los valores de AH y LH se realizaron en centímetros, mientras que el AF cm² y el AFE en cm²/gr. n= número de hojas por piso D.E.= desviación estándar E.E.= error estándar.

Ancho de hoja (AH, cm)						
Grupo	n	Media	D.E.	E.E.	Mín	Máx
LA2600	30	3.58	0.75	0.14	2.65	5.85
LA2700	30	2.11	0.27	0.05	1.67	2.65
LA2800	30	2.96	0.54	0.1	1.83	4.32
LA2900	30	2.67	0.47	0.09	1.93	3.66
LA3000	30	2.86	0.45	0.08	2.03	3.87
SA2700	30	2.91	0.97	0.18	1.32	5.4
SA2800	30	2.96	0.54	0.11	1.83	4.32
Largo de hoja (LH, cm)						
LA2600	30	8.76	1.65	0.3	5.58	11.96
LA2700	30	6.47	1.1	0.2	4.02	8.96
LA2800	30	7.82	1.61	0.29	5.03	11.54
LA2900	30	8.16	1.65	0.3	5.19	11.2
LA3000	30	7.97	1.83	0.33	4.74	11.59
SA2700	30	7.47	2.65	0.48	4.02	13.53
SA2800	30	7.82	1.61	0.25	5.03	11.54
Área foliar (AF, cm²)						
LA2600	30	21.84	7.43	1.36	12.95	41.49
LA2700	30	10.06	2.22	0.41	6.08	14.85
LA2800	30	16.46	5.5	1	7.15	29.4
LA2900	30	15.82	5.77	1.05	7.16	28.62
LA3000	30	16.01	4.93	0.9	7.25	25.87
SA2700	30	15.96	10.02	1.83	4.05	42.76
SA2800	30	16.46	5.5	1.04	7.15	29.4
Área foliar específica (AFE, cm²/gr)						
LA2600	30	60.2	5.95	1.09	47.72	73.14
LA2700	30	56.6	6	1.1	45.24	75.82
LA2800	30	53.7	6.32	1.15	44.19	69.35
LA2900	30	51.9	6.07	1.11	39.96	67.74
LA3000	30	54.35	3.82	0.7	49.53	66.38
SA2700	30	53.51	6.67	1.22	44.74	72.79
SA2800	30	53.7	6.32	1.14	44.19	69.35

Tabla 4. Estadística descriptiva de los caracteres anatómicos foliares medidos en las altitudes de Sierra Las Ánimas (LA-2600-3000) y Sierra Alcaparrosa (SA-2700-2800). Las mediciones de grosor de hoja (GH), ancho de estoma y largo de estoma (AE/LE) se realizaron en μm y el índice estomático (IE) en una superficie de $6\text{mm}^2/\text{individuo}$. n= número de hojas por piso D.E.= desviación estándar E.E.= error estándar.

Grosor de hoja (GH, μm)						
Grupo	n	Media	D.E.	E.E.	Mín	Máx
LA2600	9	277.22	23.42	7.81	235.73	309.96
LA2700	9	274.89	38.21	12.74	221.09	327.79
LA2800	9	298.42	19.35	6.45	276.83	332.49
LA2900	9	296.77	28.59	9.53	263.71	354.43
LA3000	9	270.47	36.07	12.02	188.79	325.55
SA2700	9	261.76	37.86	12.62	211.71	312.61
SA2800	9	243.14	27.98	9.33	195.07	273.41
Parénquima en empalizada (PAEM)						
LA2600	9	41.24	3.48	1.16	36.41	47.6
LA2700	9	40.87	4.3	1.43	34.51	48.43
LA2800	9	41.04	3.91	1.3	33.51	47.91
LA2900	9	43.18	4.18	1.39	38.6	51.83
LA3000	9	40.21	4.5	1.5	33.32	50.43
SA2700	9	43.29	5.81	1.94	33.55	53.55
SA2800	9	40.85	2.88	0.96	35.78	45.34
Parénquima esponjoso (PAESP)						
LA2600	9	41.19	4.4	1.47	35.88	51.37
LA2700	9	38.83	4.48	1.49	29.46	43.52
LA2800	9	40.58	3.69	1.23	34.52	47.58
LA2900	9	42.19	3.28	1.09	38.62	47.9
LA3000	9	40.95	4.15	1.38	30.76	44.98
SA2700	9	38.57	4.17	1.39	32.4	45.83
SA2800	9	40.48	2.87	0.96	35.04	43.47
Grosor de cutícula (GC, μm)						
LA2600	9	4.17	1.09	0.36	2.35	5.39
LA2700	9	4.20	0.61	0.2	3.39	4.86
LA2800	9	5.28	1.43	0.48	3.23	7.4
LA2900	9	4.17	1.16	0.39	2.82	6.3
LA3000	9	3.97	0.76	0.25	2.73	4.85
SA2700	9	4.21	0.66	0.22	3.27	5.39
SA2800	9	3.87	0.55	0.18	3.29	5.15
Ancho de estoma (AE, μm)						
LA2600	9	24.74	0.89	0.3	23.29	25.95
LA2700	9	22.59	1.24	0.41	20.91	25
LA2800	9	24.7	0.97	0.32	22.62	25.96

LA2900	9	25.62	1.1	0.37	23.69	26.84
LA3000	9	25.12	1.18	0.39	22.78	26.73
SA2700	9	24.1	0.62	0.21	23.37	24.96
SA2800	9	21.88	1.96	0.65	18.92	24.09
Largo de estoma (LE, μm)						
LA2600	9	26.18	1.36	0.45	24.04	27.88
LA2700	9	23.08	1.25	0.42	21.1	24.6
LA2800	9	27.87	0.95	0.32	26.39	29.19
LA2900	9	27.08	1.15	0.38	25.4	28.95
LA3000	9	27.65	1.85	0.62	25.21	31.15
SA2700	9	25.07	1.4	0.47	23.67	27.77
SA2800	9	23.12	1.81	0.6	20.82	26.14
Índice estomático (IE, μm)						
LA2600	9	15.13	2.75	0.92	11.41	19.7
LA2700	9	15.29	2.14	0.71	12.28	20.06
LA2800	9	12.48	2.62	0.87	9.01	16.35
LA2900	9	14.39	3.11	1.04	9.64	19.82
LA3000	9	16.48	3.05	1.02	12.41	20.5
SA2700	9	17.01	1.19	0.4	15.56	18.93
SA2800	9	18.91	4.66	1.55	12.5	26.5

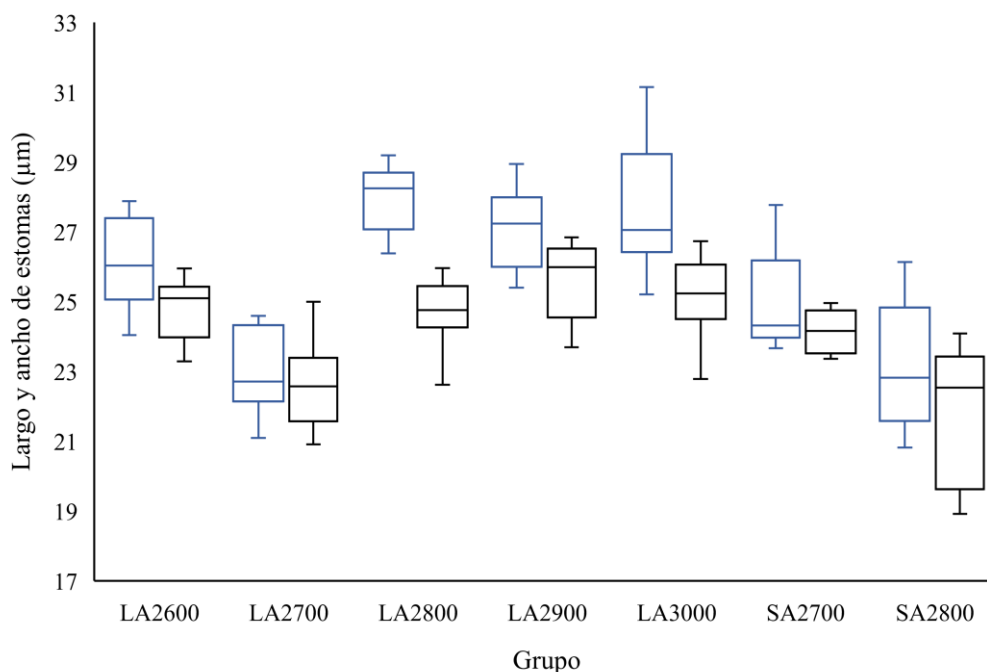


Figura 6. Mediciones del largo y ancho de los estomas de las hojas recolectadas en diferentes altitudes de la Sierra Las Ánimas (LA-2600-3000) y Sierra Alcaparrosa (SA-2700-2800). Color azul= el largo (LE); color negro= el ancho (AE). La línea de las barras corresponde al error estándar.

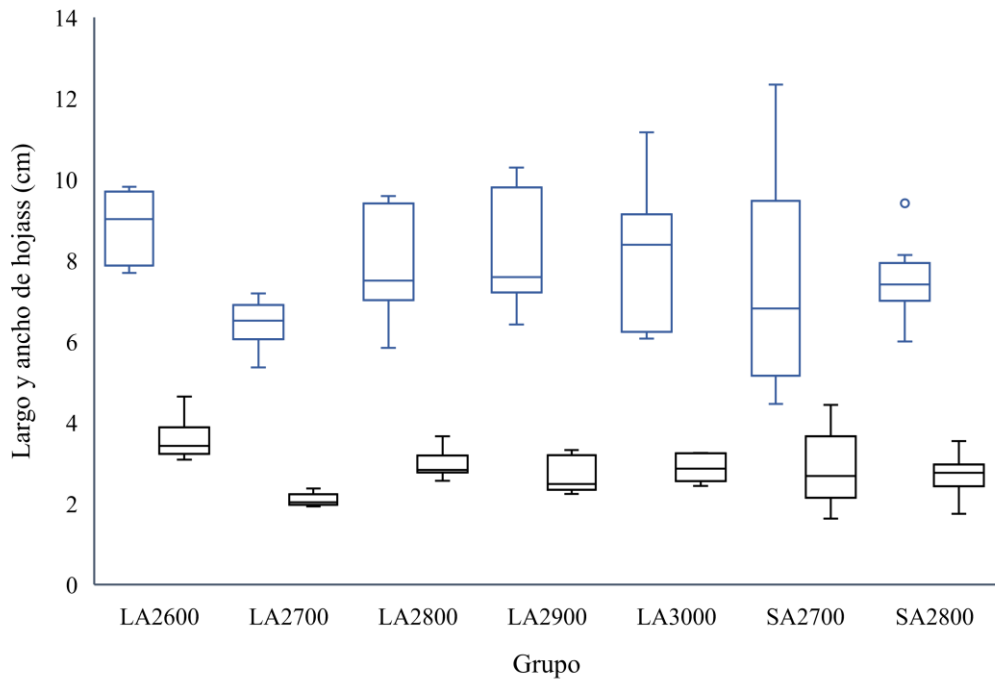


Figura 7. Mediciones del largo y ancho (cm) de las hojas recolectadas a diferentes altitudes en la Sierra Las Ánimas (LA-2600-3000) y Sierra Alcaparrosa (SA-2700-2800). Color azul= el largo (LH); color negro= el ancho (AH). La línea de las barras corresponde al error estándar.

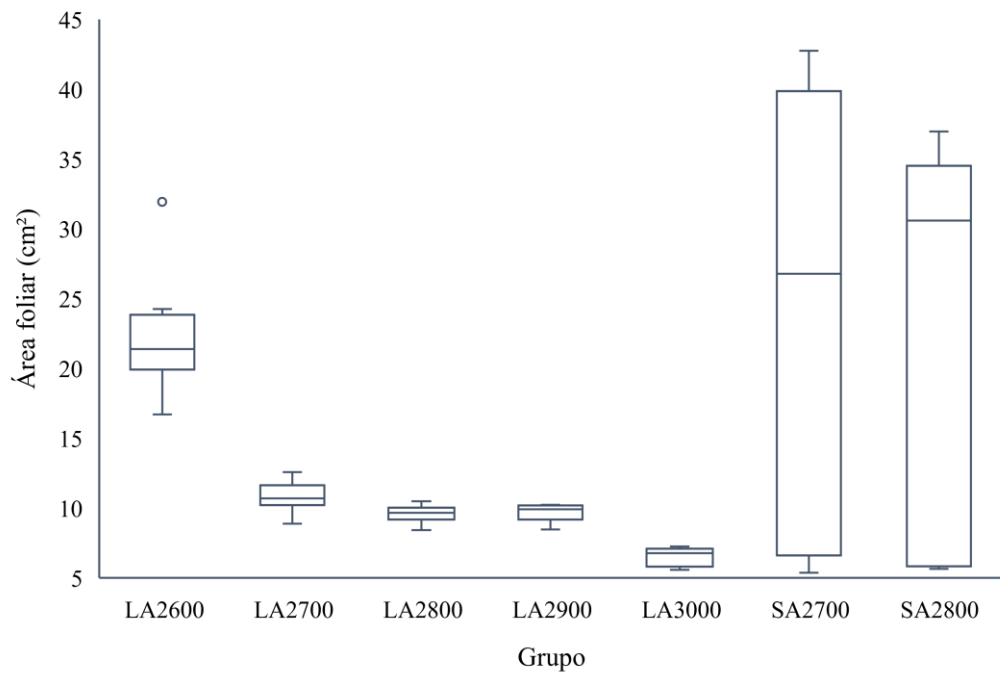


Figura 8. Mediciones del área foliar (AF) de las hojas recolectadas en las altitudes de Sierra Las Ánimas (LA-2600-3000) y Sierra Alcaparrosa (SA-2700-2800). La línea de las barras corresponde al error estándar.

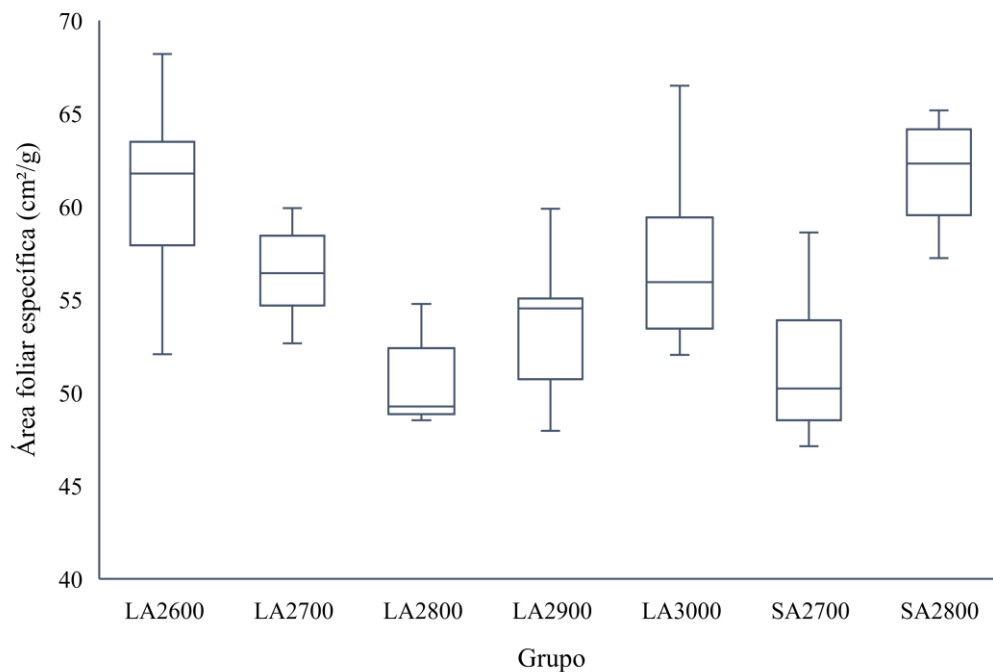


Figura 9. Mediciones del área foliar específica (AFE) de las hojas recolectadas en las altitudes de Sierra Las Ánimas (LA-2600-3000) y Sierra Alcaparrosa (SA-2700-2800). La línea de las barras corresponde al error estándar.

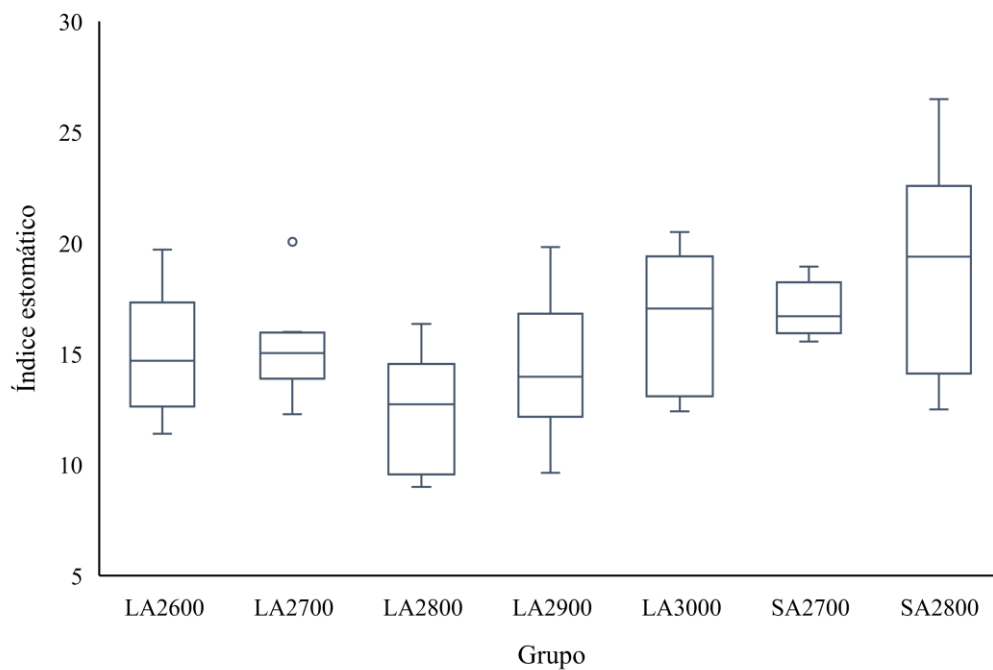


Figura 10. Mediciones del índice estomático (IE) de las hojas recolectadas en las altitudes de Sierra Las Ánimas (LA-2600-3000) y Sierra Alcaparrosa (SA-2700-2800). La línea de las barras corresponde al error estándar.

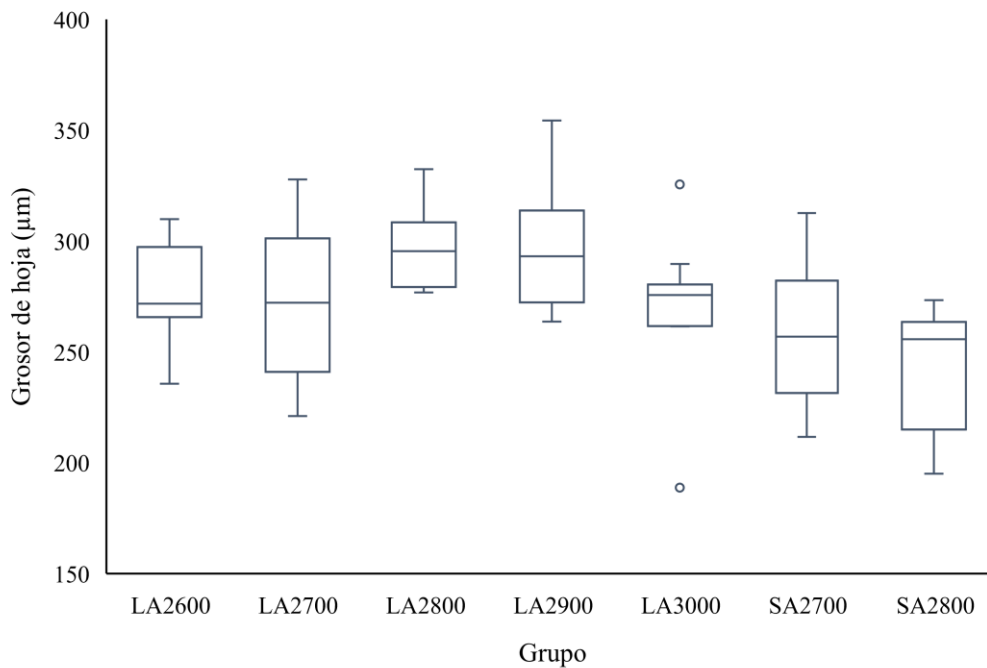


Figura 11. Mediciones del grosor de las hojas (GH) recolectadas en las altitudes de Sierra Las Ánimas (LA-2600-300) y Sierra Alcaparrosa (SA-2700-2800). La línea de las barras corresponde al error estándar.

Contribución de los atributos estructurales en el porcentaje de variación foliar

El análisis de componentes principales (PCA; Tabla 5), mostró que los tres primeros componentes explican el 72.58% de la variación total de las hojas de *Q. laurina*. El primer componente explicó 34.22% de la varianza total, siendo los parámetros, largo de estoma (LE), ancho de estoma (AE) e índice estomático (IE) los de mayor contribución. El segundo componente explicó 25.9% de la varianza y son el largo y ancho de hoja (LH, AH) los que más contribuyeron. El tercer componente explicó 12.46% de la varianza remanente y los caracteres parénquima en empalizada (Paem), área foliar específica (AFE) y grosor de hoja (GH) son los de mayor contribución (Tabla 5). La Figura 12 muestra la representación gráfica de la contribución de las variables morfo-anatómicas a los componentes uno y dos, representada por la longitud del vector y el gradiente de color. En el primer componente se

observa una correlación positiva de los caracteres AE y LE, quienes a su vez muestran una correlación inversa con el IE (Figura 12), por lo que, cuanto más pequeños son los estomas, mayor es el valor de IE (Figura 6).

Tabla 5. Análisis de Componentes Principales (PCA) de las variables morfo-anatómicas. Los valores marcados con * son aquellos que contribuyen en mayor proporción al porcentaje de la varianza explicada por cada componente.

Características morfo-anatómicas	PC1	PC2	PC3
GH	0.670	-0.471	0.435*
Paem	0.202	-0.578	0.665*
Paesp	0.346	0.638	0.244
Gc	0.651	-0.338	-0.351
LE	0.872*	0.100	0.056
AE	0.840*	0.063	0.152
IE	-0.714*	0.096	0.363
AFE	-0.414	0.473	0.512*
LH	0.344	0.836*	-0.056
AH	0.355	0.756*	0.092
Porcentaje de la varianza explicada	34.22	25.9	12.46
Porcentaje acumulado de la varianza	34.22	60.12	72.58

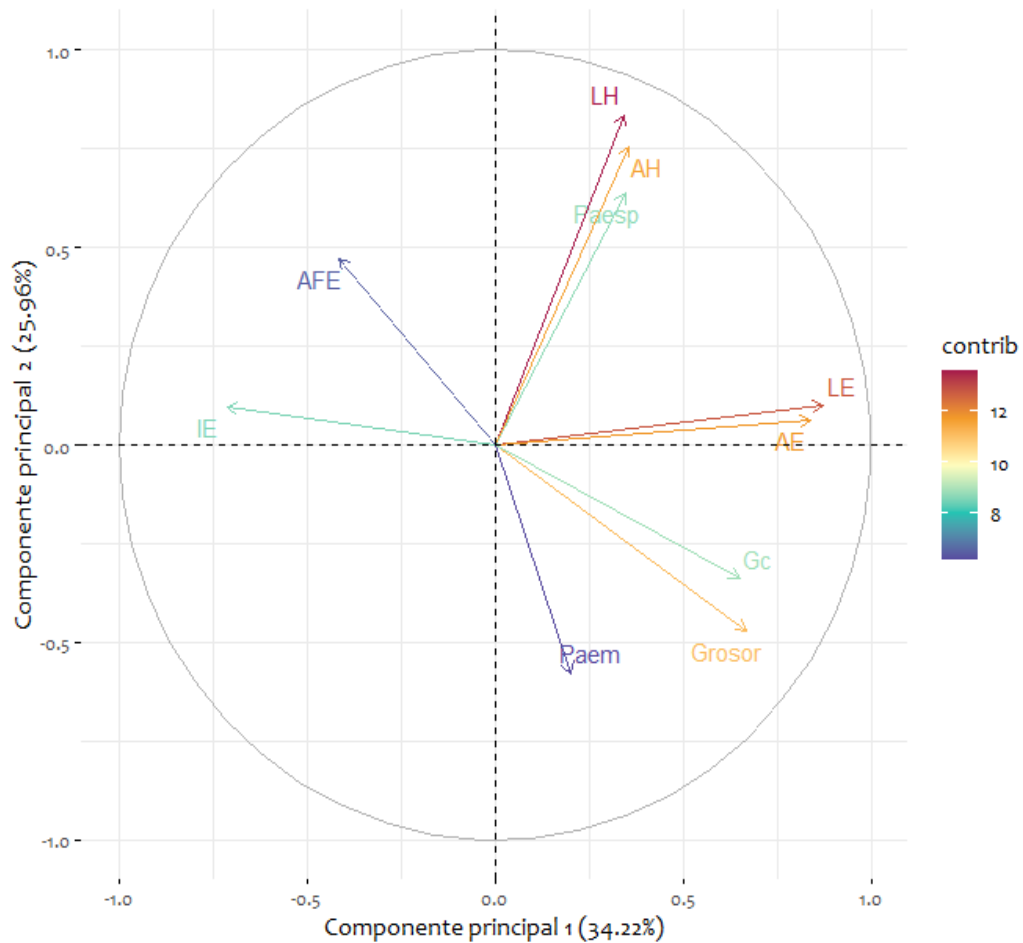


Figura 12. Representación gráfica de la contribución de los atributos morfológicos y anatómicos a la variación de las hojas. En los componentes principales uno y dos se representan las variables de acuerdo con el grado de contribución; los tonos rojo-naranja contribuyen en mayor proporción. La cercanía entre los vectores muestra una correlación positiva.

Variación morfo-anatómica de las hojas en función del gradiente de altitud

El análisis de varianza mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) en ocho de los 10 caracteres morfo-anatómicos evaluados en las altitudes de ambas localidades (Tabla 6). Los valores más bajos en cuatro de los ocho caracteres se presentaron en LA2700, por el contrario, los valores más altos se presentaron en LA2600 para tres caracteres (Figuras 7-

11). A mayores altitudes en LA, los estomas se mostraron de mayor tamaño, mientras que en SA fueron los más pequeños y sus hojas mostraron un mayor IE (Figuras 8, 9).

Tabla 6. Valores de F y P (ANOVA) para las variables morfológicas y anatómicas foliares de *Q. laurina* en ambos sitios de estudio. Se consideran significativamente diferentes los valores $P \leq 0.05$.

Morfología		
Variable	F-valor	P-valor
LH	5.37	<0.0001
AH	16.15	<0.0001
AF	10.13	<0.0001
AFE	9.56	<0.0001
Anatomía		
Variable	F-valor	P-valor
AE	11.96	<0.0001
LE	17.41	<0.0001
IE	4.38	0.0011
GH	3.5	0.0052
Paem	0.73	0.6238
Paesp	0.98	0.4457
Gc	1.61	0.1620

Correlación entre caracteres morfo-anatómicos y el clima

El análisis de Spearman (Tabla 7) mostró correlaciones altas ($r_s \geq 0.6$ con una $P < 0.05$) entre variables de precipitación y temperatura con algunos caracteres morfo-anatómicos (Tabla 7). Se establecieron correlaciones negativas entre el área foliar (AF) y las variables de precipitación, lo que indica que a mayor precipitación los individuos presentan menor AF, por el contrario, esta misma característica morfológica establece una correlación positiva con las variables de temperatura. Por otro lado, el largo de estomas correlaciona de manera positiva con la precipitación y de forma inversa con la temperatura mínima del periodo frío

Tabla 7. Coeficientes de correlación de Spearman de variables ambientales/variables morfo-anatómicas foliares. Se presentan las variables que mostraron una correlación ≥ 0.6 . AF= promedio del área foliar; LE= Promedio de largo de estoma-

Variable1	Correlación Spearman (rs)	Variable2	P-valor
PP_TF	-0.61	AF	0.0067
PP_TC	0.62	LE	0.0054
PP_TS	-0.64	AF	0.0044
PP_TH	-0.63	AF	0.0046
PP_PS	-0.64	AF	0.0041
PP_PH	-0.64	AF	0.0040
PP_A	-0.64	AF	0.0044
TM_TF	0.66	AF	0.0033
TM_TC	0.66	AF	0.0033
TM_TS	0.61	AF	0.0068
TM_TH	0.66	AF	0.0033
RAT	0.60	AF	0.0079
TMN_PF	0.61	AF	0.0067
TMX_PC	0.69	AF	0.0021
RDMAT	0.60	AF	0.0079
TMA	0.66	AF	0.0033

DISCUSIÓN

La hoja es el órgano vegetal más susceptible de modificar sus caracteres estructurales influenciados por el ambiente donde la planta crece. Dichas modificaciones han sido documentadas en diversos trabajos (Camarero et al., 2012; Gratani et al., 2013; Maya-García et al., 2020 y Radice y Arena, 2015). Para el caso de *Q. laurina*, la hoja mostró pocos cambios evidentes en su estructura anatómica básica, su plasticidad morfo-anatómica se expresó principalmente en el AF, tipo de margen y en el tamaño de estomas e IE. La

variación observada se interpreta como una estrategia de esta especie para sobrevivir en diferentes ambientes de altitud en ambas sierras, lo cual se discute a continuación.

La descripción morfológica foliar de *Q. laurina* se ha revisado extensamente en trabajos previos (González-Rodríguez et al., 2004; González-Rodríguez y Oyama, 2005). De los estudios realizados para encontrar en *Q. laurina* caracteres que la distinguan de otras especies con las que se traslapa en ciertas áreas de su distribución, como *Q. affinis*, González-Rodríguez et al. (2004) reportan que fuera de la zona de traslape, las especies exhiben caracteres que permiten distinguirlos. En ese sentido, Romero-Rangel et al. (2002) registraron que la base de la hoja atenuada o redondeada, nervaduras realzadas y mechones de tricomas en las axilas de las venaciones principales, son caracteres que diferencian a *Q. laurina*. Esos caracteres se muestran constantes (o con poca variación) en las hojas de las poblaciones estudiadas en este trabajo; en donde además se observó, la presencia de márgenes de tipo entero y dentado, lo cual concuerda con la revisión de ejemplares del Estado de México realizada por Romero-Rangel et al. (2002). Sin embargo, las diferencias en el tipo de margen no se han estudiado bajo una perspectiva ambiental. Para tal caso los resultados de este trabajo muestran que en ambas localidades la mayoría de las hojas presentaron margen entero; no obstante, en LA2600, aunque se presentaron las dos condiciones, predominaron las hojas de margen dentado. Gil-Peigrín et al. (2001) destacaron que las hojas con mayor grado de lobulación en especies templadas del género *Quercus*, tienen una menor resistencia hidráulica. La relación entre la resistencia y la lobulación puede interpretarse como un rasgo adaptativo en entornos donde el suministro de agua es limitante. La reducción de la resistencia hidráulica mejora la eficiencia del flujo de agua a través de las hojas, por lo que resulta un rasgo ventajoso en condiciones que

inducen pérdidas de agua considerables debido al alto flujo de transpiración (Sisó et al., 2001). El piso altitudinal de LA2600 presentó los valores más altos de temperatura (TMA 16.8°), por lo que, de manera potencial *Q. laurina* enfrenta constantes pérdidas de agua a través de la transpiración, lo que además se conjunta con los valores más bajos de precipitación, que en consecuencia limitaría la disponibilidad de agua. De acuerdo con lo anterior, la predominancia de margen dentado en LA2600, podría ser una estrategia de adaptación para reducir la posible resistencia hidráulica y, en consecuencia, mejorar el flujo de agua a través de las hojas.

La hoja de *Q. laurina* presenta caracteres anatómicos que comparte con otros representantes del género *Quercus*, como son las extensiones de la vaina del haz distribuidas a lo largo de la hoja en vista transversal. Esta característica parece tener una función mecánica, por lo que Bačić y Miličić (1985), las denominan “paredes de soporte”. Sin embargo, la descripción anatómica foliar de la especie se ha dirigido solo a ciertos atributos como tricomas, ceras y estomas (Scareli-Santos et al., 2013), por lo que una descripción detallada y completa se presenta por primera vez en este estudio.

De los caracteres anatómicos estudiados se considera que algunos de ellos pueden reflejar el ambiente donde *Q. laurina* se desarrolla. Por ejemplo, de acuerdo con Shields (1950), las células de la epidermis con paredes anticlinales rectas y gruesas, incrementa la rigidez de la hoja, a la vez que regula el paso de luz al parénquima en empalizada; el cual se mostró denso. En este aspecto, Ely (2005b) comenta que el parénquima en empalizada tan desarrollado y compacto, observado en algunas especies de Melastomataceae, refleja una adaptación a ambientes con una intensa radiación; mientras que parénquimas esponjosos laxos, como en *Nassauvia lagascae* (Compositae), aumentan la superficie interna de la hoja

y posiblemente, amortigua las fluctuaciones diarias de temperatura (Ragonese, 1990). Con respecto a la presencia de esclerénquima en la vena media, Ely et al. (2005a) mencionan que puede considerarse como un mecanismo de almacenamiento de agua, además de incrementar su conducción y difusión en el resto de la hoja. Estas últimas funciones se han reportado, también para las extensiones de la vaina del haz con terminación en ambas superficies epidérmicas (Wylie, 1952); como las que aquí se describen. Las características mencionadas de los atributos anatómicos se pudieron observar en todas las poblaciones a lo largo del gradiente de altitud en ambas localidades, lo que nos sugiere que, en general la especie se ha adaptado a condiciones de alta radiación, que propician una constante pérdida de agua en un ambiente con limitaciones hídricas. Algunas especies como *Q. suber* y *Q. coccifera* han demostrado como estrategia adaptativa en condiciones climáticas calurosas y con poca o nula disponibilidad de agua, la acumulación de ceras cuticulares, con el propósito de evitar la pérdida descontrolada de agua a través de la transpiración (Simões et al., 2022; Bueno et al., 2020). *Q. laurina* mostró un grosor cuticular de 3.87-5.28 μm , sin embargo, parece no haber una aportación significativa de dicho carácter en la variación foliar.

Las diferencias en los atributos morfo-anatómicos foliares de *Q. laurina* en función del gradiente de altitud dentro de la localidad LA, no sucedieron de manera gradual sino hacia los extremos, por lo que las condiciones ambientales en las altitudes menores y mayores, parecen producir un estrés relevante que contribuye en mayor medida en la variabilidad del desarrollo foliar de *Q. laurina*, dando como resultado hojas con características particulares en estas altitudes, dicha condición se reportó anteriormente para *Fagus sylvatica* (Adamidis et al., 2021). Este comportamiento en la adaptación foliar hacia los extremos del gradiente,

podría explicarse debido a que los árboles en altitudes menores se encuentran expuestos a un mayor grado de perturbación por las actividades humanas, además, de un intenso calor y evapotranspiración (Adamidis et al., 2021). Por otro lado, los árboles que crecen en altitudes mayores se encuentran expuestos a una mayor radiación solar, vientos intensos (mayor evapotranspiración) y temperaturas frías (Meier y Leuschner, 2008).

De acuerdo con Corcuera et al. (2002), los valores de AFE dependen de la cantidad de tejido mecánico (principalmente lignina), por lo que se puede concluir que las hojas con mayor grado de esclerofilia fueron las de LA2600, SA2800 y LA3000, ya que esta característica se considera como el grado de resistencia constitucional de la hoja (Pérez, 1994), se puede considerar que las hojas de estas altitudes adquieren esta variación para resistir en condiciones elevadas de temperatura, pero también en condiciones de frío.

Como pudimos observar, el tamaño de los estomas y el índice estomático de *Q. laurina*, aportaron en mayor proporción en la variación foliar de ambas localidades, lo que se atribuye como estrategia de adaptación de la especie a un ambiente con poca disponibilidad de agua. Es sabido que el tamaño y la cantidad de estomas son características anatómicas que tienen un papel importante en el sistema de conducción del agua ya que la tasa de pérdida de vapor de la misma en una hoja a través de los estomas, logra alcanzar hasta un 70% (Aasamaa et al. 2001). Además, el número y la apertura de los estomas, son factores que regulan el intercambio de gases entre las hojas y la atmósfera, por lo que controlan la eficiencia del uso del agua en la fotosíntesis, es decir, el equilibrio entre la pérdida de agua y la absorción de CO₂ (Hetherington y Woodward, 2003). En detalle, se encontró que los estomas más largos y anchos corresponden a las altitudes mayores en LA. Se ha demostrado que la longitud de estomas en especies de ambientes templados se correlaciona

de manera positiva con el gradiente de altitud (Hollan y Richardson, 2009), de acuerdo con las observaciones de Gratani et al. (2013) en especies que incluyen al género *Quercus* en clima mediterráneo, estas características se relacionan con las condiciones climáticas de temperatura y precipitación. Por otro lado, los estomas en SA resultaron ser de los más pequeños pero los de mayor IE, estos resultados coinciden con los de Gratani et al. (2013), quienes señalaron a estas características anatómicas como adaptaciones en condiciones de menor humedad y mayor temperatura en *Quercus ilex*, debido a que favorecen las ganancias de carbono sobre las pérdidas por transpiración. Aunque se ha mencionado un aumento en el GH como una adaptación importante en condiciones de menor humedad (Gratani y Varone, 2004), en el caso de *Q. laurina* en SA que es la localidad con menor precipitación, se observó el grosor más bajo, lo que nos indica que la especie utiliza otras estrategias para enfrentar esta condición.

Tanto la teoría ecológica como la evolutiva, sugieren que la temperatura y la precipitación son los principales determinantes de las características de las plantas a escala global (Moles et al., 2014), de manera particular, se ha demostrado una correlación entre estos factores ambientales y la variación de los rasgos foliares en diferentes especies de *Quercus* (Camarero et al., 2012; Gratani et al., 2013). En el presente estudio el AF, es un carácter morfológico que se correlacionó negativamente con la precipitación y positivamente con la temperatura a lo largo del gradiente de ambas localidades, algunos estudios han demostrado resultados contrarios (Bussotti et al., 2000; Eamus 2003; Prior et al., 2005), sin embargo, Meier y Lauschner (2008) reportaron para *Fagus sylvatica* que cuando más seco era el clima, más grandes y delgadas eran las hojas, por lo que al obtener resultados similares, deducimos que el área foliar de *Q. laurina* se modifica en relación con la temperatura y

posiblemente con otros factores abióticos como el nitrógeno en el suelo y la radiación solar, debido a que son factores que se sabe influyen en la expansión de las hojas (Harrington et al., 2001).

CONCLUSIÓN

En este estudio se presenta por primera vez una descripción detallada de la anatomía foliar de *Q. laurina* y se subraya de manera evidente una variabilidad foliar hacia los extremos del gradiente de altitud en la localidad de sierra Las Ánimas (SA) y entre las altitudes compartidas en ambas localidades, estos cambios se observan principalmente en el tamaño de los estomas (PC1) y de la hoja (PC2), así como en el grosor del mesofilo (PC3). En donde los más influenciados por el ambiente son los estomas, lo cual se relaciona con su capacidad de adaptación a los factores de estrés, propiciados por la limitación en la disponibilidad de agua, constante exposición a temperaturas elevadas, además de temperaturas bajas en altitudes mayores.

REFERENCIAS

- Aasamaa, K., Sõber A. y Rahi M. (2001). Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance, and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Functional Plant Biology*, 28(8): 765–774.
- Adamidis, G.C.; Varsamis G.; Tsiripidis I.; Dimitrakopoulos P.G. y Papageorgiou A.C. (2021). Patterns of Leaf Morphological Traits of Beech (*Fagus sylvatica* L.) along an Altitudinal Gradient. *Forests*, 12(10):1297.

- Aranda, I., Aldea A., Pardos-Miguez M., Puértolas J., Jiménez M.D. y Pardos-Carrión J.A. (2004). Efecto de la luz y la sequía sobre la anatomía foliar de plantas de alcornoque (*Quercus suber* L.). *Cuadernos de La Sociedad Española de Ciencias Forestales* 20: 117-121.
- Araque, O., Jaimez R.E., Azócar C., Espinoza W. y Tezara W. (2009). Relaciones entre anatomía foliar, intercambio de gases y crecimiento en juveniles de cuatro especies forestales. *Interciencia* 34(10): 725-729.
- Arizaga, S., Martínez-Cruz J., Salcedo-Cabrales M. y Bello-González M.A. (2009). Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), México, D.F.
- Ash, A., Ellis B., Hickey L.J., Johnson K., Wilf P. y Wing S. (1999). Leaf Architecture Working Group. *Manual of Leaf Architecture-morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms*, E.U.A., Washington D.C.: Leaf Architecture Working Group.
- Ashton, P. M. S. y Berlyn, G. P. (1994). A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (section *Erythrobalanus* -Fagaceae) species in different light environments *American Journal of Botany*, 81(5): 589–597.
- Baćić, T. y Miličić, D. (1985). Contribution to the Leaf Anatomy of *Quercus ilex* L. *Acta Botanica Croatica*, 44 (1), 23-31.
- Bacilieri, R., Ducouso A. y Kremer A. (1995). Genetic, morphological, ecological and phenological differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. in a mixed stand of northwest of France. *Silvae Genética*, 44(1): 1-10.

- Bueno, A., Sancho-Knapik D., Gil-Peagrín E., Leide J., Peguero-Pina J.J., Burghardt M., Riederer M. (2020). Cuticular wax coverage and its transpiration barrier properties in *Quercus coccifera* L. leaves: does the environment matter? *Tree Physiology* 40(7): 827–840.
- Bussotti, F., Borghini F., Celesti C., Leonzio C. y Bruschi P. (2000). Leaf morphology and macronutrients in broadleaved trees in central Italy. *Trees Struct Funct*, 14:361–8.
- Calderón de Rzedowski, G. y Rzedowski J. (2001). Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C.-Centro Regional del Bajío/CONABIO. Pátzcuaro, Mich. México. pp. 34-89.
- Camarero, J. J., Olano J. M., Arroyo-Alfaro S. J., Fernández-Marín B., Becerril J. M. y García-Plazaola J. I. (2012). Photoprotection mechanisms in *Quercus ilex* under contrasting climatic conditions. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207(8): 557–564.
- Carlquist S. (1994). Anatomy of tropical alpine plants. En: Rundel P.W., Smith A.P. y Meinzer F.C. Eds. *Tropical Alpine Enviroments: Plant Form and Function*, pp. 111-125, Cambridge University Press, Cambridge
- Castro-Díez, P., Villar-Salvador P., Pérez-Rontomé C., Maestro-Martínez M. y Montserrat-Martí G. (1997). Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees*, 11: 127-134.
- Cavieres L.A. y Piper F.I. (2004). Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. En: Cabrera H.M. Ed. *Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*, pp. 221-234, Ediciones de la Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.

- Corcuera, L., Camarero J.J. y Gil-Pelegrín E. (2002). Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure–volume curves. *Trees*, 16: 465-472.
- Cornelius C., Estrella N., Franz H. y Menzel A. (2013). Linking altitudinal gradients and temperature responses of plant phenology in the Bavarian Alps. *Plant Biology*, 15: 57-69.
- Cuervo-Robayo, A.P., Téllez-Valdés O., Gómez-Albores, M.A., Venegas-Barrera C.S., Manjarrez J. y Martínez-Meyer Enrique. (2014). An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*, 34(7): 2427–2437.
- Chávez-Romero, D., Aguilar-Rodríguez S. y Terrazas T. (2010). Variación anatómica de la madera de *Quercus obtusata* (Fagaceae). *Madera y bosques*, 16(2): 69-87.
- De Casas R.R., Vargas P., Pérez-Corona E., Manrique E., Quintana J.R., García-Verdugo C. y Balaguer L. (2007). Field patterns of leaf plasticity in adults of the long-lived evergreen *Quercus coccifera*. *Annals of Botany*, 100: 325-334.
- Deng, M., Jiang X. L., Song Y. G., Coombes A., Yang X. R., Xiong Y. S. y Li Q. S. (2017). Leaf epidermal features of *Quercus* Group Ilex (Fagaceae) and their application to species identification. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 237: 10–36.
- Eamus, D. (2003). How does ecosystem water balance affect net primary productivity of woody ecosystems? *Funct Plant Biol*, 30:187–205
- Ely, F., Torres F. y Gaviria J. (2005) a. Morfología foliar de *Monochaetum meridense* (Melastomataceae). *Acta Botánica de Venezuela*, 28(2): 197-2012.

- Ely, F., Torres F. y Gaviria J. (2005) b. Relación entre la morfo-anatomía foliar de tres especies de *Miconia* (Melastomataceae) con su hábitat y distribución altitudinal en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. *Acta Botánica de Venezuela*, 29: 275-300.
- Esau, K. (2006). *Plant Anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*, E.U.A., New York: Wiley.
- Fonti, P., Von Arx G., García-González I., Eilmann B., Sass-Klaassen U., Gärtner H. y Eckstein D. (2010). Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185: 42-53
- Gamalei, Y.U.V. (1988). Plant structure in the Trans-Altai Gobi. En: Gamalei, Y.U.V., Gunin P.D., Kamelin R.V. y Sleminev, N.N. (Eds.). *Leningrad. Pustyni Zaaltaiskoi Gobi (Deserts of the Trans-Altai Gobi)*, pp. 44–107.
- García de Miranda, E. (2004). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana (5ª ed.)*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Gil-Peegrín E., Peguero-Pina J.J. y Sancho-Knapik D. (2017). Oaks and People: A Long Journey Together. In: Gil-Peegrín, E., Peguero-Pina J., Sancho-Knapik D. (Eds.), *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* Disponible en: https://doi-org.pbidi.unam.mx:2443/10.1007/978-3-319-69099-5_1.
- Gil-Peegrín, E., Camarero J. J. y Siso S. (2001). Un nuevo medidor de flujo de alta presión para la estimación de la resistencia hidráulica en brotes completos de plantas leñosas. *Forest Systems*, 10(1): 127-139.

- González-Rodríguez, A., Arias D.M., Valencia S. y Oyama K. (2004). Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two Mexican red oaks. *American Journal of Botany*, 91(3): 401-409.
- González-Rodríguez, A. y Oyama K. (2005). Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two hybridizing mexican red oaks. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 147: 427–435.
- Gratani, L., Catoni R. y Varone L. (2013). Morphological, anatomical and physiological leaf traits of *Q. ilex*, *P. latifolia*, *P. lentiscus*, and *M. communis* and their response to Mediterranean climate stress factors. *Botanical Studies*, 54(35): 1–12.
- Gratani, L., Covone E. y Larcher W. (2006). Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Springer*, 20: 549–558.
- Gratani, L. y Varone L. (2004). Adaptive photosynthetic strategies of the Mediterranean maquis species according to their origin. *Photosynthetica*, 42(4): 551–558.
- Grossoni, P., Bussotti F., Tani C., Gravano E., Santarelli S. y Bottacci A. (1998). Morpho-anatomical alterations in leaves of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus Ilex* L. in different environmental stress condition. *Chemosphere*, 36(4–5): 919–924.
- Harrington, R.A., Fownes J.H. y Vitousek P.M. (2001). Production and resource use efficiencies in N- and P-limited tropical forests: a comparison of responses to long-term fertilization. *Ecosystems*, 4:646–57.
- Hernández-Vital, C.R., Álvarez-Moctezuma J.G., Zavala-Chávez F. y Espinosa-Robles P. (2009). Estudio Cariológico de *Quercus laurina* Humb. & Bonpl. *Revista Ciencia Forestal en México*, 34(105): 175-186.

- Hetherington, A. y Woodward F. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424: 901–908.
- Hietz, P., Rungwattana K., Scheffknecht S. y George J.P. (2022). Effects of Provenance, Growing Site, and Growth on *Quercus robur* Wood Anatomy and Density in a 12-Year-Old Provenance Trial. *Front Plant Sci.*13:795941. doi: 10.3389/fpls.2022.795941.
- Holland, N. y Richardson A.D. (2009). Stomatal Length Correlates with Elevation of Growth in Four Temperate Species. *Journal of Sustainable Forestry*, 28: 63-73.
- Hutchinson MF. (2006). ANUSPLIN Version 4.36 User Guide. Centre for Resource and Environmental Studies: Canberra, Australia.
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía y Estadística). (2010). “Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Tepetzotlán, México”. Clave geoestadística 15095. Disponible en: <https://n9.cl/0juxq>.
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía y Estadística). (2010). “Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Chapa de Mota, México”. Clave geoestadística 15026. Disponible en: <https://n9.cl/wf5im>.
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía y Estadística). (2013). Continuo de Elevaciones Mexicano, Estado de México, México.<https://www.inegi.org.mx/app/geo2/elevacionesmex/>
- InfoStat (2008). InfoStat versión 2008. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Ivanova, L.A. (2014). Adaptive features of leaf structure in plants of different ecological groups. *Russian Journal of Ecology*, 45: 107-115.

Jiménez-Noriega, M.S., Terrazas T. y López-Mata L. (2015). Variación morfo-anatómica de *Ribes ciliatum* a lo largo de un gradiente altitudinal en el norte de la Sierra Nevada, México. *Botanical Sciences*, 93(1): 23-32.

Johansen D.A. (1940). *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, Nueva York.

Kofidis G., Bosabaldis A.M y Moustakas M. (2003). Contemporary seasonal and altitudinal variations of structural features in Oregano (*Origanum vulgare* L.). *Annals of Botany*, 92: 635-645.

Maya-García, R., Torres-Miranda A., Cuevas-Reyes P. y Oyama K. (2020). Morphological differentiation among populations of *Quercus elliptica* Née (Fagaceae) along an environmental gradient in Mexico and Central America. *Botanical Sciences*, 98(1): 50-66.

Megías M, Molist P, Pombal MA. (2019). *Atlas de histología vegetal y animal*. Técnicas histológicas. Recuperado de: <http://mmegias.webs.uvigo.es/6-tecnicas/1-introduccion.php>. Consulta: 25/02/2022.

Meier, I.C. y Leuschner C. (2008). Leaf size and leaf area index in *Fagus sylvatica* forests: Competing effects of precipitation, temperature, and nitrogen availability. *Ecosystems*, 11: 655–669.

Moles, A.T., Perkins S.E., Laffan S.W., Flores-Moreno H., Awasthy M., Tindall M.L., Sack L., Pitman A., Kattge J., Aarssen L.W., Anand M., Bahn M., Blonder B., Cavender-Bares J., Hans J., Cornelissen C., Cornwell W.C., Díaz S., Dickie J.B., Freschet G.T., Griffiths J.G., Gutierrez A.G., Hemmings F.A., Hickler T., Hitchcock T.D., Keighery M., Kleyer M., Kurokawa H., Leishman M.R., Liu K., Niinemets U., Onipchenko V., Onoda Y., Peñuelas J., Pillar V.D., Reich P.B., Shiodera S., Siefert A., Sosinski Jr E.E., Soudzilovskaia N.A.,

Swaine E.K., Swenson N.G., van Bodegom P.M., Warman L., Weiher E., Wright I.J., Zhang H., Zobel M. y Bonser S.P.(2014). Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science*, 25: 1167-1180.

Molina-Montenegro M. (2008). Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas*, 17(1):146-154.

Metcalfé, C. R., Chalk L., Cutler D. F. y Gregory M. (1979). *Anatomy of the dicotyledons*, Inglaterra, Oxford: Clarendon Press.

Metcalfé, C.R. and Chalk, L. (1979). *Anatomy of Dicotyledons. Systematic Anatomy of Leaf and Stem, with a Brief History of the Subject. 2nd Edition, Vol. 1*, Clarendon Press, Oxford.

Nikon Corporation. 1991-2006. NIS- Elements, versión 5.21.

Núñez, R.J.E. (1990). Estudio florístico de la vertiente oriental de la Sierra de Alcaparrosa, en el Estado de México. Tesis profesional. ENEP-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, CDMX. 122p.

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. y Wright I. (2011). Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190: 724-739.

Pérez, C. (1994). Índices de esclerofilia en relación a la calidad química de la hojarasca y el grado de mineralización potencial del nitrógeno del suelo superficial del bosque de “olivillo”

(*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67, 113-109.

Pérez-Mojica, E. y Valencia A.S. (2017). Estudio preliminar del género *Quercus* (Fagaceae) en Tamaulipas México. *Acta Botánica Mexicana*, 120: 59-111.

Pérez-Olvera, C. y Dávalos-Sotelo R. (2008). Algunas características anatómicas y tecnológicas de la madera de 24 especies de *Quercus* (encinos) de México. *Madera y Bosques*, 14(3):43-80.

Prior, L.D., Bowman D.M.J.S. y Eamus D. (2005). Intra-specific variation in leaf attributes of four savanna tree species across a rainfall gradient in tropical Australia. *Aust J Bot*, 53:323–35.

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Radice, S. y Arena, ME (2015). Efecto ambiental sobre la morfología y anatomía de la hoja de *Berberis microphylla* G. Forst. *Revista Internacional de Biología Vegetal*, 6(1). doi:10.4081/pb.2015.5677

Ragonese, A. M. (1990). Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). *Darwiniana*, 30: 1-10.

Romero-Rangel, S., Rojas-Zenteno E.C. y Rubio-Licona L.E. (2015). *Encinos de México (Quercus, Fagaceae) 100 especies*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala.

Romero-Rangel, S., Rojas-Zenteno E.C. y Aguilar-Enríquez M.L. (2002). El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. *Missouri Botanical Garden*, 89(4): 551-593.

Ruzin, S.E. (1999). *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press, Nueva York.

- Rzedowski, J., Guzmán G. Hernández C. y Muñíz R. (1964). Cartografía de los principales tipos de vegetación de la mitad septentrional del Valle de México. *Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México*, 13:31-57.
- Sack, L. y Scoffoni C. (2013). Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 198: 983-1000.
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, desarrollo Rural, Pesca y Alimentos), (2003).
Disponible en: <https://n9.cl/qrrgi>.
- Scareli-Santos, C., Sánchez-Mondragón M.L. y Oyama K. (2013). Foliar micromorphology of mexican oaks (*Quercus*: Fagaceae). *Acta Botánica Mexicana* 104: 31-52.
- Schneider, C., Rasband W. y Eliceiri, K. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Methods* 9, 671–675 (2012). <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>.
- Shahbaz, S. E., Abdulrahman S. S. y Abdulrahman H. A. (2015). Use of leaf anatomy for identification of *Quercus* L. species native to Kurdistan-Iraq. *Journal University of Zakho*, 3(2): 222-232.
- Shapiro, S. S. y Wilk M. B. (1965). An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*, 52(3/4), 591–611. <https://doi.org/10.2307/2333709>.
- Shields, L.M. (1950). Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Botanical Review*, 16(8): 399-447.
- Simões, R., Miranda I. y Pereira H. (2022). Effect of Seasonal Variation on Leaf Cuticular Waxes' Composition in the Mediterranean Cork Oak (*Quercus suber* L.) *Forests*, 13:123.

- Sisó, S., Camarero J. y Gil-Pelegrín E. (2001). Relationship between hydraulic resistance and leaf morphology in broadleaf *Quercus* species: a new interpretation of leaf lobation. *Springer*, 15(6): 341–345.
- Trejo-Díaz, C.C. y Tejero-Díez J.D. (2017). Flora de plantas vasculares en la Sierra de las Ánimas, Chapa de Mota, Estado de México, México. *Polibotánica*, 43: 1-35.
- Valencia, A.S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75: 33-53.
- Vega, C., González G., Bahamonde H. A., Valbuena-Carabaña M., Gil, L. y Fernández V. (2020). Effect of irradiation and canopy position on anatomical and physiological features of *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, 152: 232–242.
- Wilkinson, H. (1979). The plant superface (mainly leaf). In: Metcalfe, C.R. y Chalk, L. (Eds.). *Anatomy of Dicotyledons*. London. Oxford, Clarendon Press. pp. 97-165.
- Wylie, R.B. (1952). The Bundle Sheath Extension in Leaves of Dicotyledons. *American Journal of Botany*, 39(9), 645-651.
- Wu, T., Zhang P., Zhang L., Wang G. G. y Yu M. (2016). Morphological response of eight *Quercus* species to simulated wind load. *PLoS ONE*, 11(9): 15–16.
- Xu, F., Weihua G., Weihong X. y Renqing W. (2008). Habitat effects on leaf morphological plasticity in *Quercus acutissima*. *Acta Biológica Cracoviensia Series Botanica*, 50(2): 19-26.

Xu, F., Guo W., Xu W., Wei Y. y Wang, R. (2009). Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science*, 19(12): 1789-1798.

Ziegenhagen, B. y Kauschb W. (1995). Productivity of young shaded oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. *Forest Ecology and Management*, 72: 97-108.

Zúñiga, E.A., Sánchez-González A. y Granados-Sánchez D. (2009). Análisis de la variación morfológica foliar en *Quercus laeta* Liebm. en el Parque Nacional los Mármoles, Hidalgo, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 15(2): 87-9.