



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

“Análisis de la estructura morfológico foliar de *Quercus crassifolia*
asociada a diferentes microambientes dentro del parque nacional El
Chico, Hidalgo”

TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN BIOLOGÍA PRESENTA:

ANTONIO ALVAREZ DELGADILLO

ASESOR: DRA. MA. DEL CARMEN SÁNCHEZ HERNÁNDEZ

PACHUCA DE SOTO, HIDALGO 2006.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
COORDINACIÓN DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGIA

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE CONTROL ESCOLAR, UAEH

P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado al pasante de Licenciatura en Biología **Antonio Alvarez Delgadillo** quien presenta el trabajo recepcional de tesis titulado "**Análisis de la estructura morfológica-foliar de *Quercus crassifolia* asociada a diferentes microambientes dentro del parque nacional El Chico, Hidalgo**", después de revisarlo en reunión de sinodales ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Jurado:

PRESIDENTE:

Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández

PRIMER
VOCAL:

Dra. María del Carmen Sánchez Hernández

SEGUNDO
VOCAL:

Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

TERCER
VOCAL:

Dr. José Arturo Silva Montellano

SECRETARIO:

M. en C. Manuel González Ledesma

PRIMER
SUPLENTE:

Dra. Maritza López Herrera

SEGUNDO
SUPLENTE:

Dr. David Sebastian Gernandt

Sin otro particular, reitero a usted la seguridad de mi atenta consideración.

ATENTAMENTE
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
Pachuca de Soto, Hidalgo a 03 de agosto de 2006

Biol. Ulises Iturbe Acosta
Coordinador Adjunto de la Licenciatura en Biología



**La amistad es un privilegio
y siempre da la casualidad
de que todos los elementos
son indispensables, para
que perdure para siempre.**

La vida es un camino de obstáculos a los que todos tenemos que enfrentarnos. El dolor te ofrece una hermosa y tentadora oportunidad: **vencerlo**. Todo peligro, toda tentación, toda angustia, te obliga a seguir tú camino, a pesar del miedo, del cansancio, o de la duda.

Aunque lo creamos desmedido e injusto, el dolor esculpe en tu ser una provechosa lección. Cuando lo vences, tu valor y tu decisión se fortalecen, y las pasiones que te dominaban quedan sujetas. Sales del dolor descubriendo gratamente que estás erguido y listo de nuevo para seguir luchando.

Después del sufrimiento se afirman las convicciones íntimas, y se arraigan más los nobles postulados del alma. Cuando se descifra la lección del sufrimiento, se le descubre un velo al misterio de la vida y de la muerte. Siéntete orgulloso de tu dolor si te hallas espiritualmente dispuesto y decidido a superarlo.

“Superar el dolor es un paso definitivo a la conquista de todo lo grande.”

El deber siempre está antes
de todo lo previsto de los
hechos.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres Gaudencio Alvarez Ostría y Ma. Concepción Delgadillo Martínez, a hermanos, Isabel, Gaude, Guille, Marce y Eric, gracias por el apoyo que me brindaron durante todo este tiempo, porque sin ustedes no hubiera logrado realizar mis estudios.

Al comité evaluador, Dr. Numa Pavón Hernández y Dr. Arturo Silva Montellano, gracias por ayudarme en el análisis de resultados, de igual manera al Dr. David Sebastián Gernandt, al Dr. Ignacio Esteban Castellanos Stturemark, Dra. Maritza López Herrera y al M. en C. Manuel González Ledesma, Dra. María del Carmen Sánchez Hernández, gracias por las sugerencias, sin las cuales no hubiera sido posible este trabajo.

A mis compañeros y amigos Lorena, Miriam, Elvis, Natalia, Horacio; Maritza y Ariana, Marisol, gracias por brindarme su amistad y escuchar mis conflictos en los últimos semestres de la carrera.

Así también, gracias a la Dra. María del Carmen Sánchez Hernández por aguantarme todo este tiempo en el laboratorio, ser mi directora de tesis y brindarme todo su apoyo durante todo el tiempo.

A PROMEP, gracias por la beca que me brindaron para la realización de este proyecto



ÍNDICE

Contenido	PÁGINA
RESUMEN	
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
2.1 El género <i>Quercus</i> en el mundo	4
2.2 El género <i>Quercus</i> en México	5
2.3 Plasticidad fenotípica como carácter adaptativo	7
2.4 Ecología del dosel en especies arbóreas	9
2.5 Variables ambientales que afectan la estructura morfológica foliar	10
A) Posición de la hoja	11
B) Altitud	11
C) Latitud	11
D) Temperatura	12
E) Precipitación	12
F) Luz	13
2.6 Descripción de la especie de trabajo (<i>Quercus crassifolia</i>)	15
3. ÁREA DE ESTUDIO	18
4. MATERIAL Y MÉTODOS	19
4.1 Recolección del material vegetal	19
4.2 Descripción de los sitios de muestreo	20
4.3 Datos morfológicos	21
4.4 Análisis estadísticos	24

4.4.1	Análisis de Correlaciones	24
4.4.2	Prueba de Tukey	24
4.4.3	Análisis Multivariados	25
4.4.3.1	Análisis Discriminante (AD)	25
4.4.3.2	Análisis de Componentes Principales (ACP)	26
4.4.4	Análisis de la Varianza Anidada (ANOVA)	26
5.	RESULTADOS	27
5.1	Análisis de Correlaciones	27
5.2	Prueba de Tukey	29
5.3	Análisis Discriminante (AD)	34
5.4	Análisis de Componentes Principales (ACP)	39
5.5	Análisis de la Varianza Anidada (ANOVA)	43
6.	DISCUSIÓN	44
7.	CONCLUSIÓN	53
8.	LITERATURA CITADA	54
9.	GLOSARIO	64
10.	ANEXOS	67
10.1	ANEXO I	67
10.2	ANEXO II	72
10.3	ANEXO III	73
10.4	ANEXO IV	75
10.5	ANEXO V	76

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Descripción	Página
Figura 1.	Mapa de distribución general del género <i>Quercus</i> en el mundo	5
Figura 2.	Mapa de distribución del género <i>Quercus</i> en México de acuerdo con los reportes de los estados con presencia de encino	6
Figura 3.	Mapa de distribución de <i>Quercus crassifolia</i>	16
Figura 4.	Ejemplar de <i>Quercus crassifolia</i>	17
Figura 5.	Ubicación del Área de Estudio (Parque Nacional El Chico)	18
Figura 6.	Esquema de una hoja donde se midieron los caracteres macromorfológicos de <i>Quercus crassifolia</i>	23
Figura 7.	Análisis Discriminante (AD) entre localidades, a partir de los caracteres que tuvieron los valores más altos	35
Figura 8.	Diagrama de ordenación de las cuatro localidades de acuerdo con los dos Componentes Principales (CP1 y CP2)	41
Figura 9.	Análisis de Clúster jerárquico de las cuatro localidades	42

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla	Página
Tabla 1. Características generales de los sitios de muestreo de <i>Quercus crassifolia</i> dentro del Parque Nacional El Chico, Hidalgo	19
Tabla 2. Lista de los 18 caracteres morfológicos examinados de <i>Q. crassifolia</i>	22
Tabla 3. Matriz de correlaciones de los 11 caracteres macromorfológicos	28
Tabla 4. Matriz de correlaciones de los caracteres combinados con los macromorfológicos	29
Tabla 5. Prueba de Tukey por estrato de las localidades de El Chico y Santiaguito	31
Tabla 6. Prueba Tukey por estrato de las localidades de San Cayetano y Peña “El cuervo”	33
Tabla 7. Análisis Discriminante entre localidades	36
Tabla 8. Análisis Discriminante por estrato en todas las localidades	37
Tabla 9. Análisis Discriminante en la variación morfológica foliad de <i>Quercus crassifolia</i> por estratos en cada una de las localidades dentro del Parque Nacional El Chico, Hgo	38
Tabla 10. Análisis de Componentes Principales de todos los caracteres foliares	40
Tabla 11. Análisis de la Varianza Anidada (ANOVA) de los dos componentes principales	43

RESUMEN

Las características foliares se encuentran sometidas a continuos procesos de selección, dada la estrecha relación que mantienen con el ambiente en el que se desarrollan. El estudio de estos atributos ha permitido encontrar patrones en la morfología foliar en función de su capacidad de ajustarse a las condiciones ambientales a través de la diferenciación adaptativa. En este estudio se analizó la variación morfológica foliar de *Quercus crassifolia* en tres diferentes estratos del dosel (basal, intermedio y apical) para cuatro localidades del Parque Nacional El Chico, Hidalgo. En total, se midieron 18 caracteres morfológicos de 3,135 hojas pertenecientes a 75 individuos adultos.

La variación morfológica encontrada fue significativa entre localidades, individuos y estratos del dosel. Cada uno de los caracteres presenta un patrón de variación diferente en cada una de las localidades.

El Análisis Discriminante (AD) muestra que los caracteres que se diferencian entre localidades son: Largo de la lámina de la base a la parte más ancha / ancho máximo (LLW/MWL), LL/MWL, NV y diámetro del pecíolo (PD); entre estratos del dosel: diámetro de la vena media (MD), PD, P%, HMW y DW%; mientras que entre individuos los caracteres que mejor discriminaron fueron: número de aristas (NA) y NV. En el Análisis de Componentes Principales (ACP) se muestra que LP y HFA fueron los dos caracteres más variables y NV fue el carácter menos variable.

Algunos de los caracteres evaluados en este trabajo parecen ser modificaciones a la morfología foliar derivadas básicamente de la influencia ambiental y condiciones de ambientes distintos, sin embargo, otros caracteres están asociados a patrones de arquitectura morfológica y, probablemente, sean el reflejo de genotipos diferenciados a nivel regional como una respuesta de cambio genético a escala local.

1. INTRODUCCIÓN

La morfología de la hoja siempre ha representado un papel importante en la clasificación taxonómica de las plantas, particularmente en la identificación de taxa, donde la variación de las estructuras florales no es informativa (es el caso del género *Quercus*). La manera más eficaz de caracterizar la variación taxonómica es probar un juego de variables o medidas como los caracteres morfológico-foliare, con la finalidad de generar una representación numérica en cada una de las muestras que pueda ser analizada con métodos cuantitativos, como la estadística multivariada (Meade y Parnell, 2003).

Sin embargo, las características foliarias se encuentran sometidas a continuos procesos de selección, dada la estrecha relación que mantienen con el ambiente en el que se desarrollan. El estudio de estos atributos ha permitido encontrar patrones en la morfología foliar en función de su capacidad de ajustarse a las condiciones ambientales a través de la diferenciación adaptativa (Givinish, 1987).

Los patrones mejor documentados están relacionados con la variación fenotípica foliar de acuerdo a gradientes altitudinales, latitudinales y condiciones edáficas (Tang y Ohsawa, 1999). Además, los patrones de variación morfológica de las hojas en particular, pueden estar afectados por la disponibilidad de agua, intensidad del viento, el régimen lumínico e interacciones intra e ínterespecíficas (Futuyma, 1998)

El género *Quercus* ha sido un grupo de interés en el estudio de la variación fenotípica foliar, porque se caracteriza por una alta variación morfológica dentro y entre las especies que lo componen. Para algunas especies de encinos la diferenciación en los caracteres foliarios ocurre entre poblaciones, entre individuos (árboles) y aún entre las ramas de un mismo individuo (estratos del dosel). Se han descrito al respecto cambios ontogénicos y estacionales que demuestran la dinámica del follaje y la capacidad de ajustarse a las condiciones del

ambiente, así como su plasticidad o diferenciación adaptativa en relación a los distintos hábitats en los que se les encuentra (González-Rodríguez y Oyama, 2005).

Se tienen reportes de diversos trabajos relacionados a la variación morfológica (foliar) en encinos, principalmente en Europa, para zonas de contacto de especies simpátricas que promueven la formación de híbridos, con características geográficas y ecológicas contrastantes; un ejemplo es el de *Q. robur* y *Q. petraea*, donde la información utilizada para la discriminación entre ambas fue la variación morfológica de la hoja, que permite una clara separación de ambas especies en función de determinados caracteres especie-específicos, a pesar de la introgresión genética constante; estos resultados fueron corroborados con marcadores moleculares, microsatélites e isoenzimas (Kremer *et al.*, 2002).

En México se han realizado pocos estudios acerca de la variación morfológica en encinos, enfocados principalmente a hibridación. Por ejemplo, entre *Q. laurina* y *Q. affinis* (González-Rodríguez y Oyama, 2005) y entre *Q. crassifolia* y *Q. crassipes* (Tovar-Sánchez y Oyama, 2004) donde se reporta que dicha variación, sobre todo de la morfología foliar, es causada principalmente por la variación ecológica y geográfica de su hábitat.

Dentro de las especies de *Quercus* que presentan amplios rangos de distribución y se distinguen como elementos dominantes en bosques mixtos dentro de México, se encuentra *Q. crassifolia*. Tovar-Sánchez y Oyama (2004) reportaron 17 caracteres morfológicos especie-específicos para *Q. crassipes* y *Q. crassifolia* dentro de un sistema híbrido en el Eje Neovolcánico, utilizando como herramientas análisis discriminantes, con lo cual se logró diferenciar entre las dos especies paternas y los híbridos, que se agrupan diferencialmente de acuerdo a las localidades en que se localizan, encontrando además que el número de aristas, longitud de la lámina dividido por el ancho máximo de la hoja, y la longitud de la lámina de la

base al ancho máximo dividido por el ancho máximo, se consideran como caracteres especie-específicos.

El presente trabajo tiene como objetivo principal es describir la variación morfológica foliar de *Quercus crassifolia*, en el Parque Nacional “El Chico”, Hidalgo, para determinar si dicha morfología varía entre: estratos del dosel (intermedio, basal y apical), individuos y localidades, utilizando caracteres morfológicos especie- específicos reportados previamente.

La hipótesis inicial supone que *Quercus crassifolia* presenta una estructura morfológica foliar determinada por diferencias en los ambientes locales, entre los individuos e inclusive dentro del estrato del dosel al cual pertenecen hojas (basal, intermedio y apical).

2. ANTECEDENTES

2.1. El género *Quercus* en el Mundo

El género *Quercus* (encinos, belloteros o robles) es el de más amplia distribución en todo el mundo dentro de la familia Fagaceae. Se encuentra en casi todos los bosques templados, así como en algunas regiones tropicales y subtropicales del Hemisferio Norte; incluso existen algunas especies en hábitats más secos, en el sureste de Asia y nororiente de África. En América se localiza desde Canadá hasta Colombia. De acuerdo con estimaciones recientes, los encinos incluyen alrededor de 450 especies en todo el mundo y lo constituyen dos subgéneros: *Quercus* y *Cyclobalanopsis* (figura 1). El subgénero *Quercus* comprende las secciones *Lobatae* (encinos rojos), *Protobalanus* (encinos intermedios) y *Quercus* (encinos blancos) *sensu stricto*. Nixon enfatiza la distinción de esta sección en dos: la subsección *Quercus* y la subsección *Cerris* (Manos *et al.*, 1999).

Dicho género es de importancia económica mundial por sus usos actuales (como leña, carbón y, a veces, como madera) y por su potencial en la obtención de celulosa; los frutos de algunas especies son consumidos por el hombre y animales, la corteza contiene una gran cantidad de taninos que son útiles en curtiduría; los árboles también son utilizados para fines de reforestación y como plantas de ornato (Zavala, 1995).

Las ramas de los encinos actúan como substrato para el desarrollo de diversas epifitas, como: musgos (Briofitas), helechos (Pteridofitas), orquídeas (*Orchidaceae*), bromélias (*Bromeliaceae*), y muérdagos (*Viscaceae*). También muchas especies de insectos y otros invertebrados habitan el follaje, frutos, ramas y raíces de estos árboles. Algunas especies de hongos micorrízicos presentan relaciones simbióticas con plantas de este género. Sin embargo, la contribución más importante de los encinos dentro de los hábitats boscosos es como regeneradores del suelo (Bacon, 1997).

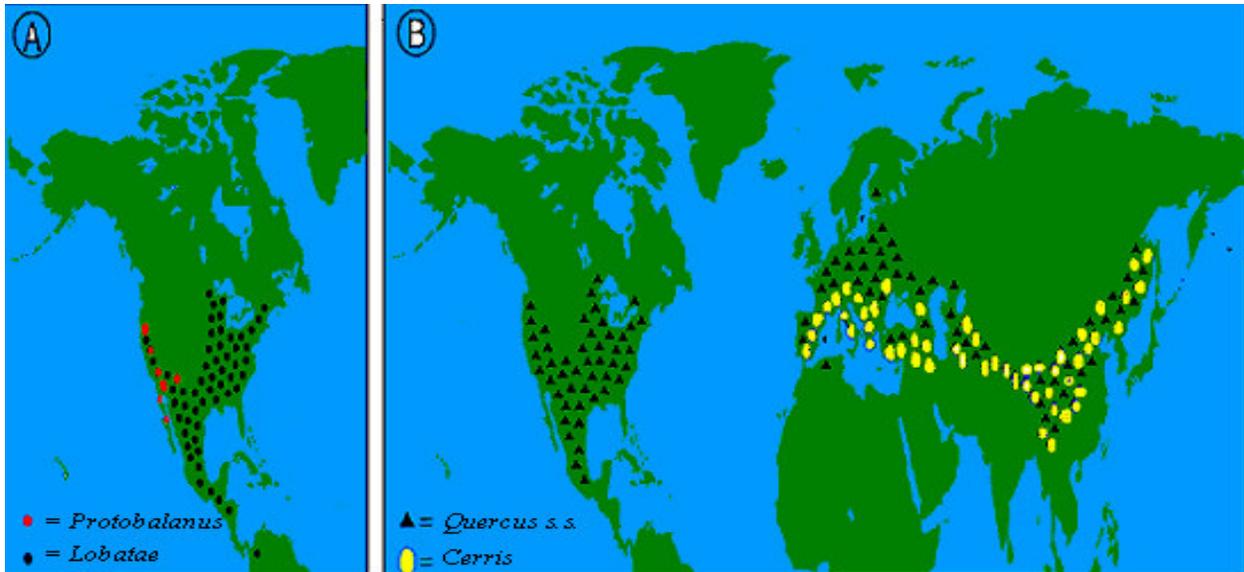


Figura 1. Distribución general del género *Quercus* en el mundo. (A) Distribución de las secciones *Lobatae* y *Protobalanus* en el Nuevo Mundo; (B) distribución en el Viejo Mundo de la sección *Quercus* (*sensu* Nixon, hace una distinción en dos grupos, subsección *Quercus* y la subsección *Cerris*), tomada de Manos *et al.* (1999).

2.2. El género *Quercus* en México

México es considerado un centro de diversificación secundaria del género *Quercus*, con un número estimado de 161 especies, de las cuales 109 (67.7%) son endémicas; 61 de las 76 especies de encinos rojos (sección *Lobatae*) son endemismos también (Valencia-Avalos, 2004). La diversidad topográfica, climática y de hábitat probablemente ejercen una influencia importante en los procesos de radiación evolutiva y en el mantenimiento de la alta diversidad de especies de *Quercus* descrita para esta región (González-Rodríguez *et al.*, 2004).

Los encinos, junto con las coníferas, ocupan casi el 21% de la superficie del país (figura 2) encontrándose a lo largo de Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur, Sierra del Norte de Oaxaca, Sierra de Chiapas, Sierra de San Pedro Mártir en Baja California, así como en algunas elevaciones de otras regiones, entre las cuales

se encuentra el Altiplano Mexicano y la Sierra de la Laguna en Baja California Sur (Zavala, 1995).

La evidencia paleobotánica sugiere que el frío, la sequía y la variación de los climas que se presentaban al final de la transición del Eoceno-Oligoceno en América del Norte fomentaron la migración y la evolución del género *Quercus*. La historia de los encinos en México probablemente se caracterizó por cambios en los intervalos de expansión y contracción como producto de las variaciones climáticas, produciéndose diferentes períodos de asociación, diferenciación y contactos secundarios entre taxa (González-Rodríguez *et al.*, 2004).



Figura 2. Distribución del género *Quercus* en México de acuerdo con los reportes de los estados con presencia de encinos y donde se han realizado muestreos (INEGI, 1999).

2.3. La plasticidad fenotípica como carácter adaptativo

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un organismo de producir diferentes fenotipos en respuesta a cambios en el ambiente (Gianoli, 2004). El trabajo de Bradshaw (1965) influyó sobre el retorno a este tópico, considerando el valor adaptativo de la flexibilidad en las respuestas morfológicas y fisiológicas de los genotipos individuales a los ambientes que encuentran. Asimismo, el estudio de Levins (1968) enfatiza el contexto de ambientes variables donde las poblaciones naturales se desarrollan y donde la evolución tiene lugar. Si bien la plasticidad fenotípica puede estudiarse simplemente describiendo cambios morfológicos y fisiológicos de los individuos, resulta de mayor interés estudiar el valor adaptativo potencial de dichos cambios.

Se ha considerado que la plasticidad fenotípica es un carácter en sí misma, por lo que está sujeta a selección y puede evolucionar (Schlichting y Levin, 1986). Sin embargo, existe aún el debate sobre si efectivamente la plasticidad fenotípica es un carácter o es sólo un subproducto de la selección de ambientes diferentes. El significado adaptativo de la plasticidad fenotípica se puede determinar al menos desde tres aproximaciones distintas que además involucran diferentes escalas: 1) individuo, 2) población y 3) especie (Gianoli, 2004).

Existe una hipótesis general para las especies con un rango amplio de distribución, las cuales deberían presentar mayor plasticidad fenotípica que las especies con distribución limitada (Futuyma y Moreno, 1988). Para el caso de especies con amplia distribución hay dos modelos que tienden a explicar su éxito de colonizar nuevos sitios. Uno es el **modelo del ecotipo localmente adaptado**, el cual supone que cada población de la especie, una vez establecida, experimenta cambios diferenciales en sus frecuencias alélicas como resultado de las presiones de selección local. De este modo, la diferenciación en ecotipos especializados se

acomodaría a las diferencias ambientales entre hábitats, y el rango de distribución de la especie surgiría del agregado total de estas poblaciones localmente adaptadas (Dudley, 1996).

El modelo alternativo, por otro lado, considera que los individuos de especies ampliamente distribuidas conservan el potencial de responder plásticamente a una vasta gama de cambios ambientales. Así, el rango de distribución de la especie surgiría de la holgura de la tolerancia ambiental (plasticidad fenotípica) de sus individuos (Gianoli, 2004).

Así, la diferenciación intraespecífica puede ser el resultado de la plasticidad fenotípica de un número de caracteres morfológicos o fisiológicos. Para las especies que presentan variación fisiológica, morfológica y anatómica de acuerdo a su distribución ecológica (como las que comprenden el género *Quercus*), estos caracteres pueden ser el resultado de una combinación de diferentes genotipos y plasticidad de su fenotipo (Cordell *et al.*, 1998).

Dentro de las estructuras vegetales que presentan mayor plasticidad fenotípica y una variación muy diversa de morfos, se encuentran las hojas; éstas son órganos altamente sensibles en los árboles que, a su vez, están continuamente expuestos a factores ambientales, así como a ciclos fenológicos y de crecimiento. Estos cambios pueden distinguirse visualmente (anormalidades morfológicas, cambios en color, síntomas patológicos) o por modificaciones fisiológico-estructurales. Por lo anterior, las hojas han sido consideradas como el principal órgano blanco para evaluar el efecto de los cambios ambientales (Köner *et al.* 1989).

Asimismo, la calidad del suelo, la temperatura, radiación solar y humedad, han sido considerados como algunos de los factores que pueden modificar la futura estructura foliar de la vegetación en bosques templados (Futuyma, 1998). En diferentes tipos de bosques, se han realizado diversos estudios sobre los cambios en la morfología de la hoja y la concentración de nutrientes a lo largo de gradientes altitudinales y latitudinales (Kappelle y Leal, 1996), con la

finalidad de poder entender la forma y función de las estructuras foliares en relación con los factores bióticos y abióticos asociados en ecosistemas boscosos (Leal y Sean, 2003).

2.4. Ecología del dosel en especies arbóreas

Los árboles (individuos), son una mezcla compleja de hojas, tallos (troncos, ramas) y raíces. Una de las estructuras fundamentales por su función como sistema captador y convertidor de energía es el dosel, que se define como la capa superior de un árbol o del bosque mismo, constituido por hojas y ramas entrecruzadas (Lowman y Wittman, 1996).

Dentro del dosel existen procesos vitales para el individuo, como la ganancia de carbono (crecimiento), que es una consecuencia directa de la interacción de los procesos metabólicos (fotosíntesis, transpiración, respiración y transporte de nutrientes) que suceden a grandes escalas. Por ejemplo, la ganancia de carbono por la planta y la habilidad o capacidad competitiva, depende de los rangos fotosintéticos de cada una de las hojas individuales (A_L) y, aún más importante, los patrones de distribución de energía en todos los órganos, dependen de la geometría y la dinámica del dosel. Asimismo, el follaje de la planta crea variaciones microclimáticas (luz, concentraciones de CO_2 , disminución en el vapor de agua (VPD) y temperatura), lo cual influye en múltiples procesos fisiológicos del individuo. Las hojas rara vez se encuentran aisladas dentro del dosel de la planta y generalmente ejercen alguna influencia sobre las condiciones microclimáticas de las hojas vecinas (Bresse, 2004).

La complejidad espacial y temporal del dosel incluye: a) el uso diferencial del espacio dentro de la copa de los árboles por los organismos del dosel, b) la heterogeneidad de sustratos, c) la variabilidad en las clases de edad de las hojas del dosel, d) la variabilidad del microclima en la interfase atmósfera-dosel, y e) la alta diversidad de organismos con formas muy distintas; condiciones que hacen que los análisis para elucidar las relaciones estructura-

función en este complejo de hojas sean difíciles de realizar y complicados de interpretar (Lowman y Wittman, 1996).

2.5. Variables ambientales que afectan la estructura morfológica foliar

La morfología foliar está determinada inicialmente por una base genética, pero las intensas presiones de selección a las que están sometidas las hojas dan como resultado diferentes fenotipos dependientes del ambiente en el que se desarrollan, observándose un amplio intervalo de formas y tamaños foliares (Aguilar *et al.*, 2000).

Así, las características morfológicas que posee un organismo generalmente dictan su actividad fisiológica, asumiendo que: **primero**, dentro de una especie dada, la estructura de un individuo no está dictada exclusivamente por control genético, puesto que esos controles generalmente están sujetos a determinada plasticidad de expresión que depende de la respuesta a las condiciones ambientales de un sitio determinado; **segundo**, dentro de distintas especies, pueden presentarse estructuras divergentes que han evolucionado para desempeñar funciones diferentes; la gran variedad de adaptaciones de la morfología foliar en ambientes desérticos es un ejemplo de esto; **tercero**, algunas estructuras pueden existir como caracteres vestigiales, sin representar una función útil en la actualidad, pero que persisten porque no interfieren en los procesos reproductivos del organismo (Gutschick, 1999; Niklas, 1999).

En el caso particular de las hojas, entre y dentro de las especies (individuos o poblaciones) éstas pueden variar enormemente su estructura morfológica en: dimensiones lineares, tipos de márgenes, forma y tamaño del pecíolo, tipo de nervaduras, peso seco por unidad de área, contenido de nutrientes, distribución en el dosel, densidad estomática, presencia o ausencia de tricomas y composición cuticular (Parker, 1982; Press, 1999). Todas estas estructuras son susceptibles de modificarse en función de diversas interacciones de los factores ambientales: la altitud (Francisca y Torres, 2003), latitud (Rico-Gray y Palacios-Ríos,

1996; King y Mandonald, 1999), precipitación (Klich, 2000), temperatura (Reich *et al.*, 2004), las características edáficas (Mallarino *et al.*, 2001), calidad y cantidad de luz (Percy y Yang, 1998; Valladares *et al.*, 2000; Balaguer *et al.*, 2001; Gamage *et al.*, 2003; Kikuzawa, 2003; Reich *et al.*, 2004), disponibilidad de agua (McDonald *et al.*, 2003) y la posición de la hoja (Mitchell *et al.*, 1999; Valladares *et al.*, 2000); que determinan presiones selectivas a nivel foliar en diferentes ambientes.

A) Posición de la hoja

Se ha encontrado que las hojas que se desarrollan expuestas al sol presentan una menor área foliar, un mayor grosor y son más lobadas que aquellas que crecen bajo la sombra (Mitchell *et al.*, 1999; Klich, 2000; Valladares *et al.*, 2000; Taiz y Zeiger, 2002; Bruschi *et al.*, 2003).

B) Altitud

Se ha documentado que existe una reducción en el número y producción de hojas con el incremento de la altitud, por ejemplo, en poblaciones de *Pinus silvestris* (Stoll y Schmid, 1998), *Nothofagus* spp. (Cardenas-Garrido y Lusk, 2002) y *Cahaetolepsis lindeniana* (Francisca y Torres, 2003). Además la latitud tiene un efecto sobre algunos elementos del clima (temperatura del aire y presión atmosférica, los cuales disminuyen cuando aumenta la altitud), en la precipitación y velocidad del viento (son proporcionales al incremento en la altitud) (Schoettle y Rochelle, 2000).

C) Latitud

Se ha observado una reducción en el área foliar conforme se incrementa la latitud y se reporta que el área foliar y la precipitación disminuyen de sur a norte (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996); por otro lado, se ha documentado que existe un incremento de hojas dentadas y lobadas al aumentar la latitud. Por el contrario, la longitud del pecíolo disminuye, encontrando

en las regiones tropicales especies con pecíolos más grandes, en relación con las de zonas templadas (King y Mandonal, 1999).

D) Temperatura

Las bajas temperaturas son un factor limitante en la producción y distribución de las especies arbóreas, ya que pueden influir en la producción de semillas y ser un punto crítico para la germinación (Allen y Ort, 2001). La temperatura afecta la actividad enzimática y los procesos asociados a la membrana plasmática; también determina la distribución de las plantas, afectando principalmente los procesos bioquímicos y produciendo un desequilibrio en las rutas metabólicas (Bresse, 2004).

Givinish (1984) propone un modelo para determinar el tamaño foliar óptimo (que ha sido seleccionado por el ambiente) analizando costos (transpiración) contra beneficios (fotosíntesis) en la planta, por lo tanto, el tamaño foliar óptimo es el que da mayor beneficio al menor costo. De acuerdo a lo anterior, en sitios de clima árido o seco dominarán hojas pequeñas con poca superficie de transpiración, y en sitios húmedos habrá hojas con una elevada superficie de transpiración.

E) Precipitación

La disponibilidad de agua, además de modificar los caracteres morfológicos foliares, tiene un efecto sobre el desarrollo y productividad de las especies vegetales; por ejemplo, se ha observado que el área, ancho y longitud de la hoja se incrementan significativamente con el aumento de la precipitación (McDonald *et al.*, 2003). Además, en ambientes tropicales y subtropicales, en las formas de crecimiento arbóreo dominan hojas con márgenes enteros, mientras que en climas templados son más frecuentes las hojas con bordes dentados (Velásquez-Rosas *et al.*, 2002).

F) Luz

Existe una reducción del área foliar cuando se reduce la incidencia de luz dentro del dosel de la planta, dependiendo de la orientación, distribución y tamaño de las hojas (Niinemets, 1998). Las hojas de los diferentes estratos absorben, interceptan y reflejan diferentes cantidades de luz, influyendo directamente en sus diferentes procesos fisiológicos (Ellsworth y Reich, 1993).

La complejidad del dosel determina la calidad de luz que puede llegar a cada hoja; por ejemplo, la luz del ambiente consiste de complejas secuencias de períodos cortos de exposición a los rayos solares y baja intensidad de difusión de la luz (Mitchell *et al.*, 1999) que varía en el transcurso del día, del tiempo, estación del año, características del sitio y localización geográfica. Esta variación lumínica al interior del dosel implica adaptaciones específicas a nivel de hoja, individuo y estrato (Bresse, 2004).

Típicamente, las hojas se separan en dos categorías de acuerdo a la cantidad de luz que reciben: de sombra y soleadas. Esto hace referencia a las hojas que se desarrollan en altas y bajas intensidades de radiación (Pearcy *et al.*, 2004). Ambos tipos presentan características que pueden compararse en todos los estratos del dosel, tales como área de la hoja por unidad de masa y cantidad de tejido mesófilo (esponjoso y en empalizado), dichos cambios están relacionados con modificaciones en la tasa fotosintética, la conductancia estomática, la cantidad de clorofila y de la Ribulosa bifosfato-carboxilasa-oxígenoasa (RUBISCO; Ourcival y Rambal, 1999).

La distribución de las hojas soleadas y las de sombra cambia horizontal y verticalmente a lo largo de toda la planta, dependiendo de la luz incidente. También se observan cambios morfológicos y fisiológicos (Taiz y Zeiger, 2002; Gamage *et al.*, 2003; Baltzer y Thomas, 2005), que incluyen: cantidad de tejido, baja producción de pelos

auriculares, estrecha relación en el largo y ancho de la hoja; con respecto a la posición dentro del dosel (Givnish, 2002).

Fisiológicamente, los rangos fotosintéticos, el nivel de transpiración y los rangos de respiración, difieren entre hojas de sombra y soleadas principalmente con la cantidad de radiación fotosintéticamente activa que procesan; las hojas de sombra tienen altos niveles de clorofila *b* y hojas más delgadas en comparación a las hojas soleadas (Taiz y Zeiger 2002; Gamage *et al.*, 2003).

Las modificaciones en la morfología foliar pueden explicarse también como consecuencias adaptativas (adquisición de recursos) o interacciones bióticas: desarrollo de defensas contra la herbivoría, densidad de individuos, capacidad fotosintética y síntesis de metabolitos secundarios. Así, la influencia de estos factores (bióticos y abióticos) puede modificar la morfología dentro de un mismo individuo (Parker, 1982; Press, 1999).

2.6. Descripción de la especie de trabajo (*Quercus crassifolia*)

Quercus crassifolia es una especie dominante de los bosques de *Quercus* y de *Pinus-Quercus* en México, que se distribuye desde Chihuahua hasta Chiapas (figura 3), ocupando las principales cadenas montañosas del país, como son la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Eje Neovolcánico, Sierra Madre del Sur, Sierra de Oaxaca y Sierra de Chiapas (Rzedowski, 1978). *Quercus crassifolia* es una especie de encino rojo (sección *Lobatae*) que se distingue por la forma de su hoja (ovada a obovada), envés tomentoso de color anaranjado a café y borde aristado con 7-10 aristas (Figura 4).

Esta especie presenta diferencias notables en su morfología foliar dentro de su rango de distribución, lo que permite suponer que esta plasticidad fenotípica está determinada en gran medida por diferencias eco-fisiológicas y geográficas en ambientes locales. Sin embargo, algunos caracteres estarán condicionados genéticamente y otros serán sólo el resultado de un elevado potencial de plasticidad fenotípica en este taxa.



Figura 3. Mapa de distribución de *Quercus crassifolia* en la República Mexicana, los cuadros en negro (■) representan los estados muestreados de acuerdo con Valencia-Avalos (2004) y el Jardín Botánico de Missouri.



Figura 4. *Quercus crassifolia*, ejemplar del herbario de la UAEH.

3. ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional El Chico se encuentra geográficamente en las coordenadas extremas $20^{\circ}10'10''$ a $20^{\circ}13'25''$ latitud norte y los $98^{\circ}41'50''$ a $98^{\circ}46'02''$ de longitud oeste de Greenwich (figura 4); cuenta con una extensión territorial de 2,739 ha. El norte del parque es húmedo con verano fresco y una temperatura media anual entre 12 y 18°C, y un régimen pluviométrico de 1,479.5 mm anuales. Se han reportado alrededor de 26 especies de encinos para el parque, en diversas asociaciones boscosas como: bosque de *Quercus*, *Pinus-Quercus*, *Juniperus-Quercus* y *Abies* (Melo y López, 1994).

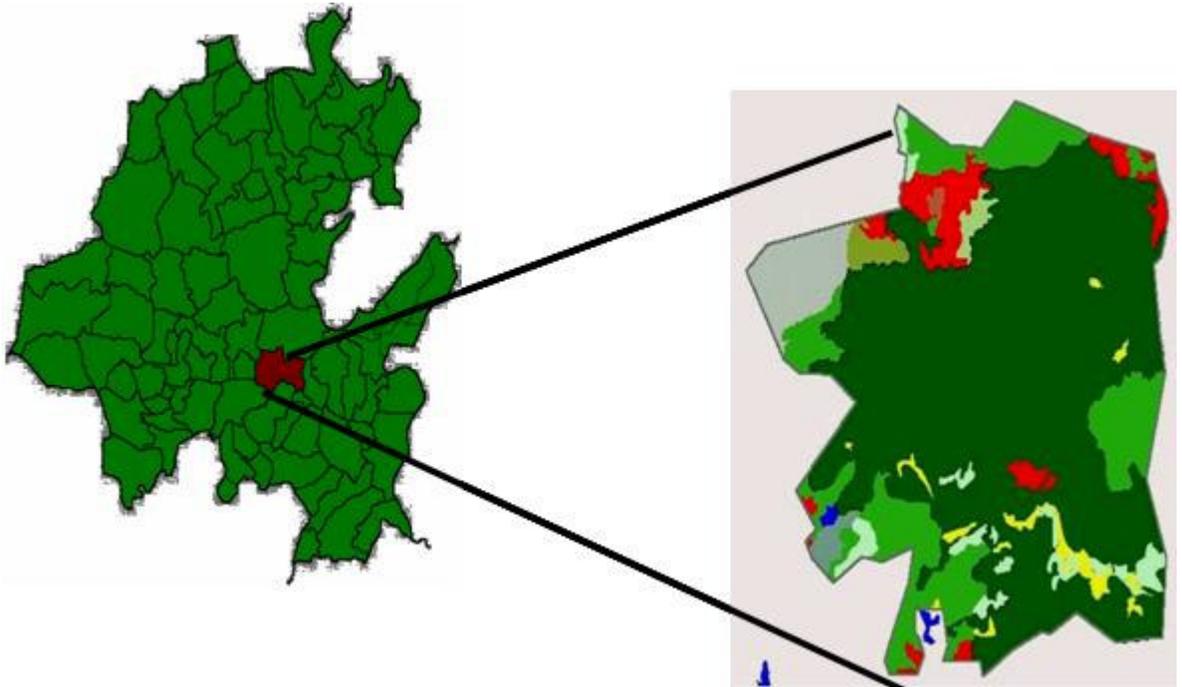


Figura 5. Ubicación del área de estudio Parque Nacional El Chico, dentro del Estado de Hidalgo.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1. Recolección del material vegetal

Se seleccionaron cuatro sitios dentro del Parque Nacional “El Chico” (PNCh), en donde se encuentra *Quercus crassifolia* (Tabla 1), con características ecológicas y geográficas contrastantes. Se establecieron trayectos de 20-50 metros en una hectárea, se eligieron 20 individuos al azar en cada uno de los sitios y se recolectaron 15 hojas maduras sin daño aparente de cada uno de los estratos (basal, intermedio y apical), para cada individuo; las hojas se colocaban en bolsas criogénicas para ser transportadas al laboratorio, se recolectaron además ejemplares para herbario, etiquetados con el estrato correspondiente, se prensaron y se colocaron en la secadora durante cinco días.

Tabla 1. Características generales de los sitios de muestreo para *Quercus crassifolia* y (#) indica el número de individuos recolectados en cada una de las localidades; los datos del clima se tomaron como referencia a Melo y López, (1998), y el tipo de asociación se estableció de acuerdo a la vegetación que predominaba en las localidades dentro del Parque.

Localidad	# Ind.	Asociación	Coordenadas	Altitud	Pendiente	Clima
1) El Chico	20	<i>Quercus-Abies</i>	20°12'55.5" N 98°43'52" O	2,500 m s.n.m	12°	Subhúmedo
2) Santiaguito	20	<i>Quercus</i>	20°13'43.4" N 98°42'41.9" O	2,500 m s.n.m	12°	Húmedo
3) San Cayetano (km 1.5)	20	<i>Quercus</i>	20°09'15.7" N 98°41'33.01" O	2,700 m s.n.m	8°	Seco
4) Peña El Cuervo	15	<i>Abies-Quercus</i>	20°11'12" N 98°44'17" O	3,600 m s.n.m	23°	Subhúmedo

4.2. Descripción de los sitios de muestreo

El Chico: El tipo de asociación que presenta es *Abies-Quercus*, también se encuentran *Viscaceae spp.* y *Pinus spp.*; es uno de los lugares más húmedos del Parque de acuerdo con Melo y López (1994). Se hizo un cuadrante de 100 m de largo x 50 m de ancho y 2 trayectos de 25 m. al interior, donde se eligieron 10 individuos al azar en cada uno de los trayectos; en algunos casos se tomaban 10-15 hojas en cada uno de los estratos; en esta localidad se recolectaron un total de 745 hojas.

Santiaguito: Pertenece al bosque de *Quercus*, se integra por *Quercus laurina*, *Q. rugosa*, *Q. mexicana* y *Q. crassifolia* (identificación de acuerdo con Valencia); presenta una alta población de encinos y los individuos se encuentran muy cercanos unos de otros. En este lugar existe un camino de terracería que es poco transitado. El transecto de muestreo fue de 50 m de ancho por 100 metros de largo, donde se realizaron cuatro trayectos (dos en cada lado de la división de la hectárea); en esta localidad los árboles presentaban señales evidentes de herbivoría, lo cual impedía en algunos casos recolectar las 15 hojas de los tres estratos del dosel, por lo que a veces se obtenían sólo 10 hojas en cada uno de los estratos, con un total de 793 hojas para este sitio.

San Cayetano: Región donde predomina *Quercus crassifolia* como especie arbórea, el muestreo se hizo en el Km. 1.5 a un lado de la carretera que accede al PNCh; esta localidad presenta una baja densidad de individuos adultos de encinos, los individuos se encuentran muy alejados y se tuvo que aumentar el tamaño del cuadrante (100 m * 100 m) y el muestreo se hizo en ambos lados de la carretera. Se eligieron 20 individuos al azar y se tomaron 15 hojas en cada uno de los estratos, recolectando un total de 900 hojas.

Peña El Cuervo: Este lugar pertenece al bosque de *Abies-Quercus*, la vegetación que se encuentra es *Abies spp.*, y *Quercus spp.*; en este sitio se hicieron tres transectos en toda la hectárea, debido a que la densidad de individuos de *Quercus crassifolia* es baja. Los individuos se encontraban muy separados y el terreno presenta una pendiente muy pronunciada, por lo que sólo se seleccionaron 5 individuos en cada uno de los trayectos, con un total de 15 individuos y 785 hojas recolectadas.

4.3. Datos morfológicos

Se midieron 18 caracteres morfológicos (Tabla 2) por el lado del envés de las hojas (Figura 5), con un vernier electrónico de la marca Truper, en un total de 75 individuos, obtenidos de las cuatro localidades de estudio. Se midió un total de 3,135 hojas.

Estos caracteres morfológicos describen atributos morfométricos de la hoja (Figura 5) tales como: **longitud:** largo de la lámina (LL), largo total de la hoja (TLL), largo de la lámina de la base al ancho máximo (HMW), largo de la lámina a la primera arista (HFA); **venación:** diámetro de la vena media (MD), número de venas (NV); **sopORTE de la hoja-pecíolo:** largo del pecíolo (LP), diámetro del pecíolo (PD); **forma parcial de la hoja:** ancho máximo (MWL), ancho de la lámina del primer tercio basal (LWB), ancho de la lámina del primer tercio apical (LWA); **forma total de la hoja** (caracteres combinados): largo del pecíolo *100/total de lámina (P%), altura de la base al ancho máximo* 100/total de la lámina (HW%), largo de la lámina de la base al ancho máximo* 100/total de la lámina (DW%), largo de la lámina /ancho máximo (LL/MWL) y largo de la lámina de la base a la parte más ancha/ ancho máximo (LLW/MWL). Estos caracteres aportan información adicional referente a la forma de la hoja y son también importantes en la clasificación taxonómica y en la diferenciación entre especies, un ejemplo de ello es la descripción morfométrica del complejo híbrido entre *Q. crassifolia-Q. crassipes* (Tovar-Sánchez y Oyama, 2004).

Tabla 2. Lista de los 18 caracteres morfológicos que se midieron en *Quercus crassifolia*, en el Parque Nacional “El Chico”, Hidalgo, de los cuales 13 son macromorfológicos y 5 son caracteres combinados.

Carácter	Descripción
Caracteres macromorfológicos	
LP	Largo del pecíolo
LL	Largo de la lámina
TLL	Largo total de la hoja
MWL	Ancho máximo
HMW	Largo de la lámina de la base al ancho máximo
HFA	Largo de la lámina a la primera arista
PD	Diámetro del pecíolo
MD	Diámetro de la vena media
NV	Número de venas
LWB	Ancho de la lámina del primer tercio basal
LWA	Ancho de la lámina del primer tercio apical
NA	Número de aristas
LLW	Largo de la lámina - largo de la lámina de la base al ancho máximo
Caracteres combinados	
P%	Largo del pecíolo *100/Total de la lámina
HW%	Altura de la base al ancho máximo *100/Total de la lámina
DW%	Largo de la lámina de la base al ancho máximo *100/ Total de la lámina
LL/MWL	Largo de la lámina /Ancho máximo
LLW/MWL	Largo de la lámina de la base a la parte más ancha / Ancho máximo

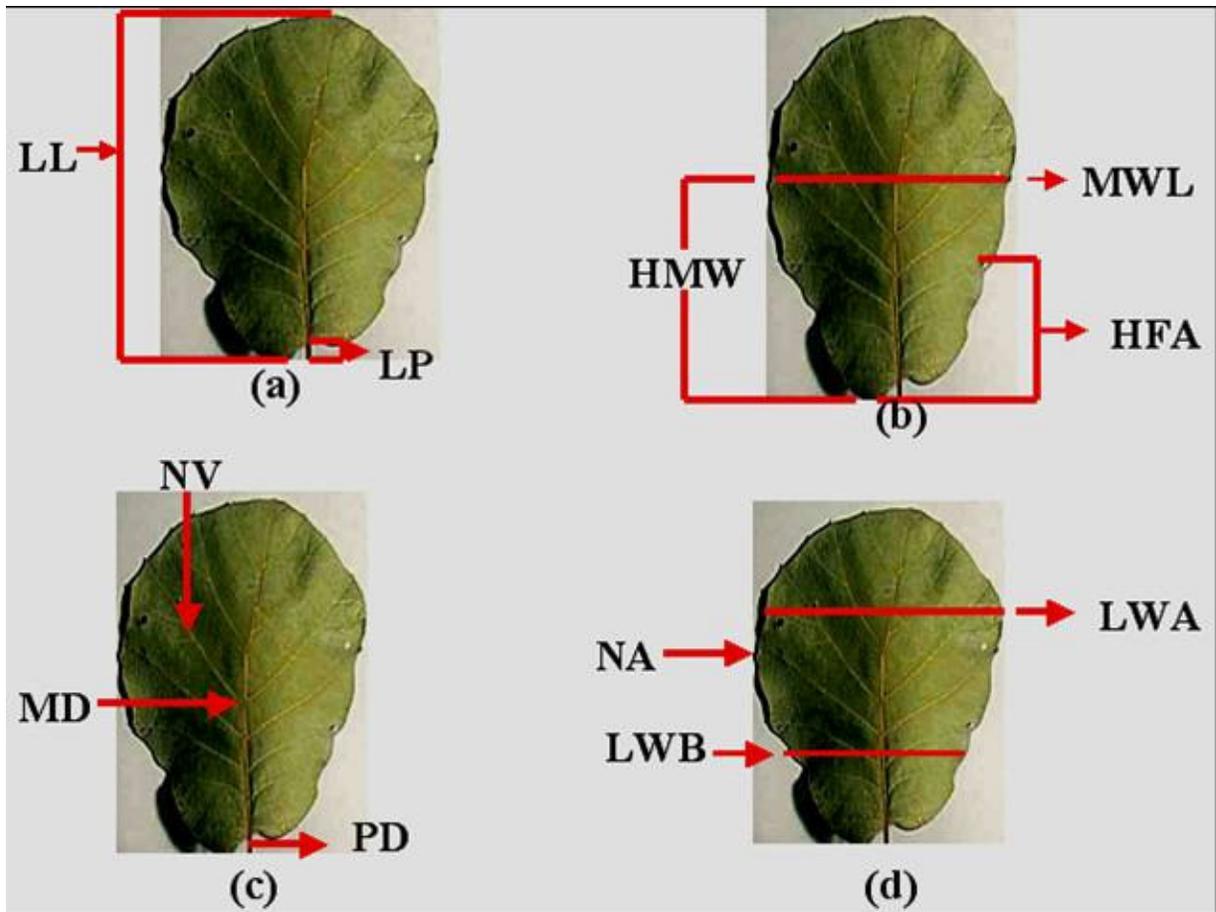


Figura 6. Esquema de una hoja donde se realizaron las diferentes mediciones de los caracteres macromorfológicos de *Quercus crassifolia*: (a) medición de la longitud de la lámina (LL) y longitud del pecíolo (LP), y el largo total de la lámina (TLL) está dado por la suma LP y LL; (b) medición del ancho máximo de la lámina (MWL), el largo de la base de la lámina al ancho máximo (HMW), y el largo de la base a la primera arista (HFA); (c) el diámetro del pecíolo (PD) se tomó aproximadamente a la mitad de (LP), la medición de el diámetro de la vena media (MD) se midió aproximadamente a la mitad de la lámina; se contó el número de pares de venas (NV) en el envés de la lámina; (d) medición del largo del primer tercio basal (LWB) y el largo del primer tercio apical (LWA); se contó el número de aristas (NA) en toda la lámina.

4.4. Análisis estadísticos

4.4.1 Análisis de Correlaciones

Estos métodos se emplean para conocer las relaciones y significación entre series de datos o cuando, simultáneamente, se usan dos variables continuas, aunque también se pueden emplear para variables discretas cuantitativas. Este estadístico se representa mediante el coeficiente de correlación (r) de Pearson. Algunas veces, se suele usar (r^2), es el coeficiente de determinación y da una medida entre 0 y 1, que corresponde a la cantidad de información compartida por dos características o variables continuas en los datos muestrales (Johnson, 2000).

4.4.2. Prueba de Tukey

Proceso de comparación múltiple desarrollado por Tukey, se utiliza frecuentemente para probar la hipótesis nula respecto a la igualdad de todos los posibles pares de medias del tratamiento, en este caso sería a nivel de estrato y localidad, cuando todas las muestras son del mismo tamaño. Esta prueba generalmente se conoce como Prueba DVS (Diferencia Verdaderamente Significativa), utiliza un solo valor contra el que se comparan todas las diferencias (Daniel, 1999). La prueba de Tukey está determinada para localidad y por estrato de acuerdo a los caracteres que fueron significativos en el análisis de ANOVA anidada, este análisis se realizó utilizando el programa STATISTICA 6.0 para Windows (Statsoft, 1998).

4.4.3. Análisis Multivariados

Para verificar cuál o cuáles caracteres morfológicos separaban a las localidades, a los individuos y a los estratos, en grupos, se utilizaron métodos multivariados (Análisis Discriminante y Análisis de Componentes Principales), los cuales son útiles para determinar la relevancia de los datos con una gran cantidad de variables. La importancia y la utilidad de estos métodos aumentan cuando se incrementa el número de variables que se están midiendo y el número de unidades experimentales, en este caso el número de localidades que se están evaluando (Johnson, 2000).

El objetivo principal de estos análisis es resumir grandes cantidades de datos por medio de pocos parámetros. El interés de los análisis multivariados es encontrar relaciones entre las variables de respuesta (caracteres significativos), las unidades experimentales (localidades), y las relaciones entre las variables de respuesta y dichas unidades experimentales.

4.4.3.1. Análisis Discriminante (AD)

Es un método estadístico que se usa principalmente para clasificar individuos o unidades experimentales (localidades) en dos o más poblaciones definidas de manera única (McCune y Grace, 2002). En este análisis se utilizaron todos los caracteres morfológicos para verificar cual de los caracteres era el más consistente para la discriminación entre localidades, individuos y estratos; se introdujo un valor de tolerancia de 0.001, un valor de $F= 4.00$ y una $p < 0.05$, esto con la finalidad de que el análisis incorpore las variables que cumplan con este requisito. En este modelo la técnica empleada fue la de paso a paso (*forward*), ya que permite evaluar variable por variable; se utilizaron los valores propios estandarizados. Este análisis se realizó utilizando el programa STATISTICA 6.0 para Windows (Statsoft, 1998).

4.4.3.2. Análisis de Componentes Principales (ACP)

El objetivo principal de este método es reducir la dimensionalidad del conjunto de datos e identificar las nuevas variables significativas. La técnica de PCA se utilizó para verificar la agrupación y el grado de semejanza entre localidades, utilizando todos los caracteres morfológicos; este análisis se realizó empleando el programa estadístico JMP (Instituto SAS, 1995).

4.4.4 Análisis de la Varianza Anidada (ANOVA)

Se realizó un Análisis de Varianza Anidada (ANOVA), para determinar la variación foliar por localidad, por individuo y por estrato, para cada uno de los 18 caracteres estudiados (Tabla 1), tomando únicamente dos de los 10 componentes principales (CP1 y CP2). Se anidaron los estratos dentro de los individuos y los individuos dentro de las localidades. El modelo de anidación fue: los estratos dentro de los individuos y éstos dentro de las localidades. En el modelo, las localidades y el estrato fueron tratados como un factor fijo, mientras que los individuos dentro de las localidades fueron tratados como un factor al azar, ya que son representativos de cada una de las poblaciones.

Los datos de porcentaje de los caracteres (largo del pecíolo *100/total de la lámina (P%), altura de la base al ancho máximo *100/total de la lámina (HW%), largo de la lámina de la base al ancho máximo *100/ total de la lámina (DW%) fueron corregidos como $X = \arcsen(\%)^{1/2}$ y los datos discontinuos [número de venas (NV) y número de aristas (NA)] fueron transformados como $X = (X)^{1/2} + 0.5$, según Zar(1999); para estos datos se confirmó una distribución normal y que cumplieran con los supuestos del ANOVA. El porcentaje de la varianza para cada nivel de asociación, se determinó para cada uno de los factores anidados; este análisis se realizó utilizando el programa estadístico JMP (Instituto SAS, 1995).

5. RESULTADOS

5.1. Análisis de Correlaciones

Las variables macromorfológicas se correlacionaron positivamente entre ellas (Tabla 3), con excepción del primer tercio apical (LWA) y el número de aristas (NA), que se correlacionaron negativamente con LP y a su vez el número de aristas se correlacionó negativamente con la distancia de la base a la primera arista (HFA). Sin embargo, los cinco caracteres combinados y los caracteres macromorfológicos se correlacionaron negativamente (Tabla 4).

Tabla 3. Matriz de correlación de los 11 caracteres morfológicos (únicamente de los caracteres que se midieron, sin tomar en cuenta los caracteres combinados) de *Quercus crassifolia* en cuatro localidades en el Parque Nacional El Chico (para 75 individuos y N= 3135 hojas). *= p<0.05; ** =p<0.01; *** =p<0.001; ns= no significativo.

Variable	LP	LL	TLL	MWL	HMW	HFA	PD	MD	NV	LWB	LWA
LL	0.51 ***										
TLL	0.65 ***	0.98 ***									
MWL	0.39 **	0.84 ***	0.82 ***								
HMW	0.48 ***	0.89 ***	0.88 ***	0.80 ***							
HFA	0.58 ***	0.60 ***	0.65 ***	0.49 ***	0.60 ***						
PD	0.10 ns	0.52 ***	0.48 ***	0.51 ***	0.51 ***	0.29 **					
MD	0.31 ***	0.52 ***	0.52 ***	0.44 ***	0.47 ***	0.34 **	0.62 ***				
NV	0.25 **	0.12 ns	0.05 ns	0.08 ns	0.00 ns	- 0.17 *	-0.02 ns	0.04 ns			
LWB	0.43 ***	0.77 ***	0.76 ***	0.88 ***	0.69 ***	0.47 ***	0.47 ***	0.41 ***	0.01 ns		
LWA	-0.41 ***	0.83 ***	0.81 ***	0.95 ***	0.77 ***	0.49 ***	0.48 ***	0.45 ***	0.12 ns	0.86 ***	
NA	-0.32 ***	-0.01 ns	-0.08 ns	0.05 ns	0.00 ns	- 0.57 ***	0.07 ns	-0.00 ns	0.32 ***	-0.04 ns	0.05 ns

Tabla 4. Matriz de correlación de los caracteres combinados de *Quercus crassifolia* en cuatro localidades en el Parque Nacional El Chico (en 75 individuos y N= 3135 hojas). *= p<0.05; **= p<0.01; ***= p<0.001; ns= no significativo.

Variable	LLW	P%	HW%	DW%	LL/MWL	LLW/MWL
LP	0.39 ***	0.83 ***	-0.17 *	-0.37**	0.14 *	0.17 *
LL	0.82 ***	0.005 ns	0.07 ns	-0.17*	0.13 *	0.15 *
TLL	0.8 ***	0.17*	0.02 ns	-0.22**	0.14 *	0.17 *
MWL	0.63 ***	-0.03 ns	0.16 *	0.34 **	-0.31***	-0.18 *
HMW	0.49 ***	0.04 ns	0.46 ***	-0.10ns	0.05 ns	0.33 ***
HFA	0.42 ***	0.31 **	0.08 ns	-0.21**	0.11 ns	0.20 **
PD	0.38 ***	-0.17 *	0.17 *	0.06 ns	-0.01 ns	0.04 ns
MD	0.42 ***	0.07 ns	0.01 ns	-0.11ns	0.09 ns	0.09 ns
NV	0.23 **	-0.39***	-0.09 ns	0.06 ns	0.02 ns	-0.12 ns
LWB	0.63 ***	0.05 ns	0.02 ns	0.24 **	-0.20 **	-0.15 *
LWA	0.64 ***	-0.01ns	0.12 ns	0.27 **	-0.22 **	-0.12 ns
NA	-0.03	-0.35***	0.15 *	0.19 *	-0.09 ns	-0.05 ns
LLW		-0.04 ns	-0.44 ***	-0.20**	0.19 *	-0.12 ns
P%			-0.24 **	-0.33***	0.07 ns	0.11 ns
HW%				0.20 **	-0.14 *	0.42 **
DW%					-0.79 ***	0.63 ***
LL_MWL						0.80 ***

5.2. Prueba de Tukey

En la localidad **El Chico**, de acuerdo con la Prueba de Tukey (**Tabla 5**), los caracteres que fueron significativos a nivel de estrato fueron: LP (largo del pecíolo 11.1- 12.77 mm), P% (largo del pecíolo * 100 dividido entre el total de la lámina; 97.4-114.4), y el largo de la base a la primera arista (HFA; 53.2-55.12 mm), que aumentan en el estrato apical con respecto al estrato basal, mientras que MWL (ancho máximo; 62.56- 58.65 mm), NV (número de venas; 3.5-3.4), NA (número de aristas; 3.7- 3.5), HW% (Altura de la base al ancho máximo *100 dividido entre el total de la lámina; 45.5-44.8), DW% (largo de la lámina de la base al ancho máximo *100 dividido entre el total de la lámina; 47.79-46.48) disminuyen en el estrato apical

con respecto al estrato basal (ver gráficas de la Prueba de Tukey del anexo 10.2, se muestran las diferencias de los caracteres que fueron significativos en el estadístico de ANOVA).

En la localidad de **Santiago**, los caracteres que fueron significativos por estrato (**Tabla 5**) fueron largo del pecíolo (LP; 16.40-14.50 mm. Presenta el patrón intermedio>apical>basal), largo total de la lámina (TLL; 109.28-115.57 mm., con el patrón apical>basal>intermedio).

El largo de la lámina (LL; 94.15- 100.45 mm), el ancho máximo de la lámina (MWL; 52.6-57.87 mm), largo de la lámina de la base al ancho máximo (HMW; 53.23-59.11 mm), largo de la lámina a la primera arista (HFA; 60.15-65.52 mm), diámetro del pecíolo (PD; 1.73-1.84 mm), número de venas (NV; 3.35-3.41), ancho de la lámina del primer tercio basal (LWB; 42.62-44.81 mm), ancho de la lámina del primer tercio apical (LWA; 48.51-53.28 mm), altura de la base al ancho máximo*100 dividido por el largo total de lámina (HW%; 44.56-46.06), largo de la lámina de la base al ancho máximo*100 dividido por el largo total de la lámina (DW%; 44.18-45.52), disminuyen en el estrato apical con respecto al estrato basal.

El largo del pecíolo *100 dividido por el largo total de la lámina (P%; 14.01-12.38, presenta el patrón intermedio>apical>basal; en las pruebas de Tukey se muestran estas diferencias (**Tabla 5**). Ver también anexo 10.3, donde se muestran las gráficas de cada uno de los caracteres que fueron significativos por estrato en la localidad de Santiago, de acuerdo a la prueba de Tukey.

Tabla 5. Prueba de Tukey para las localidades de El Chico y Santiaguito, se representa la media de cada uno de los estratos (B= basal, I= Intermedio y A= apical). Los estratos del dosel que no presentan diferencia significativa en el carácter, comparten la misma letra, y el efecto significativo se indica como: *= (p< 0.05); **= (p< 0.01); ***= (p< 0.001); NS = diferencias no significativas.

PRUEBA DE TUKEY						
Carácter	Media B	Media I	Media A	Media B	Media I	Media A
	El Chico			Santiaguito		
LP	11.10 ^a	11.54 ^a *	12.77 ^b ***	14.50 ^a ***	16.40 ^b *	15.06 ^a
LL	102.95 ^a	100.78 ^a	99.39 ^a	100.45 ^a **	99.17 ^a *	94.15 ^b
TLL	114.04 ^a	112.32 ^a	112.15 ^a	114.93 ^a *	115.57 ^a *	109.28 ^b
MWL	62.56 ^a	60.21 ^a	58.65 ^b *	57.87 ^a ***	55.81 ^a *	52.60 ^b
HMW	58.65 ^a	58.04 ^a	56.00 ^a	59.11 ^a ***	57.63 ^a **	53.23 ^b
HFA	53.20 ^a	56.16 ^a	55.15 ^a	65.52 ^a *	65.26 ^a *	60.15 ^b
PD	2.00 ^a	1.96 ^a	1.91 ^a	1.84 ^a ***	1.73 ^b	1.73 ^b
MD	1.32 ^a	1.31 ^a	1.32 ^a	1.24 ^a	1.22 ^a	1.23 ^a
NV	3.53 ^a	3.50 ^{ab}	3.46 ^b **	3.41 ^a *	3.34 ^b	3.35 ^b
LWB	48.35 ^a	47.05 ^a	47.38 ^a	44.81 ^a *	45.24 ^a **	42.62 ^b
LWA	58.44 ^a	56.83 ^a	55.18 ^a	53.28 ^a **	52.50 ^a **	48.51 ^b
NA	3.75 ^a ***	3.61 ^b **	3.57 ^b	3.24 ^a	3.24 ^a	3.15 ^a
LLW	44.30 ^a	42.73 ^a	43.39 ^a	41.35 ^a	41.53 ^a	40.93 ^a
P%	9.74 ^a ***	10.40 ^a **	11.44 ^b	12.38 ^a ***	14.01 ^b	13.64 ^b
HW%	45.56 ^a	45.70 ^a	44.82 ^a	46.06 ^a ***	45.09 ^b	44.56 ^b
DW%	47.79 ^a ***	47.11 ^a	46.48 ^b	45.52 ^a **	44.43 ^b	44.18 ^b
LL_MWL	1.67 ^a	1.69 ^a	1.72 ^a	1.76 ^a	1.82 ^a	1.83 ^a
LLW_MWL	0.94 ^a	0.94 ^a	0.96 ^a	1.03 ^a	1.06 ^a	1.03 ^a

Para la localidad de **San Cayetano**, los caracteres que cambiaron entre estratos fueron: longitud del pecíolo (LP; 6.73-7.66 mm), diámetro del pecíolo (PD; 1.60-1.71 mm), diámetro de la vena media (MD; 1.10-1.17 mm), largo del pecíolo*100 dividido por el largo total de la lámina (P%; 7.00-9.00), que aumentan en el estrato apical con respecto al basal, mientras que el largo de la lámina de la base a la primera arista (HFA; 28.51-31.33 mm), número de venas (NV; 3.87-3.90), y altura de la base al ancho máximo*100 dividido por el largo total de lámina (HW%; 44.74-45.73) disminuyen en el estrato apical con respecto al estrato basal, esto de acuerdo con la Prueba de Tukey (**Tabla 6**). Las gráficas de Tukey por estrato para los caracteres que fueron significativos, se encuentran en el anexo 10.4.

En la **Peña El Cuervo**, los caracteres que presentaron diferencias significativas a nivel de estrato, fueron: longitud del pecíolo (LP; 6.73-7.66 mm) y el largo del pecíolo *100 dividido entre el largo total de la lámina (P%; 7.90-9.00 %), que aumentan en el estrato apical con respecto al estrato basal. El número de venas (NV; 3.92-3.87) presenta el siguiente patrón: intermedio> basal> apical; estos resultados se obtuvieron a partir del análisis de ANOVA y con la prueba de Tukey (**Tabla 6**). Las gráficas de la prueba de Tukey para esta localidad por estrato se muestran en el anexo 10.5.

Tabla 6. Prueba de Tukey para las localidades de San Cayetano y Peña “El Cuervo”, se representa la media de cada uno de los estratos (B= basal, I= Intermedio y A= apical). Los estratos del dosel que no presentan diferencia significativa en el carácter, comparten la misma letra, y el efecto significativo se indica como: *= (p< 0.05); **= (p< 0.01); ***= (p< 0.001); NS = diferencias no significativas.

PRUEBA DE TUKEY						
Carácter	Media B	Media I	Media A	Media B	Media I	Media A
	San Cayetano			Peña “El Cuervo”		
LP	6.73 ^a ***	7.47 ^b	7.66 ^b	7.96 ^a **	8.34 ^{ab}	9.02 ^b
LL	80.06 ^a	79.49 ^a	78.35 ^a	96.13 ^a	94.99 ^a	95.16 ^a
TLL	86.80 ^a	86.96 ^a	86.02 ^a	104.09 ^a	103.33 ^a	104.18 ^a
MWL	48.49 ^a	47.44 ^a	46.64 ^a	60.96 ^a	59.77 ^a	59.83 ^a
HMW	44.36 ^a	43.23 ^a	42.69 ^a	52.56 ^a	52.03 ^a	52.02 ^a
HFA	31.33 ^a **	30.23 ^b	28.51 ^b	45.11 ^a	45.10 ^a	47.22 ^a
PD	1.60 ^a ***	1.62 ^a	1.71 ^b	1.56 ^a	1.55 ^a	1.58 ^a
MD	1.10 ^a **	1.14 ^b	1.17 ^b ***	1.04 ^a	1.07 ^a	1.06 ^a
NV	3.90 ^{ab}	3.92 ^a **	3.87 ^b	3.90 ^a *	3.86 ^{ab}	3.84 ^b
LWB	37.62 ^a	37.25 ^a	36.57 ^a	45.61 ^a	45.91 ^a	45.82 ^a
LWA	45.65 ^a	45.33 ^a	44.22 ^a	56.24 ^a	55.96 ^a	56.05 ^a
NA	4.04 ^a	4.06 ^a	4.11 ^a	3.65 ^a	3.61 ^a	3.53 ^a
LLW	35.70 ^a	36.26 ^a	35.67 ^a	43.57 ^a	42.96 ^a	43.14 ^a
P%	7.90 ^a ***	8.63 ^b	9.00 ^b	7.69 ^a ***	8.11 ^{ab}	8.53 ^b
HW%	45.53 ^a ***	44.86 ^b	44.74 ^b	45.27 ^a	45.09 ^a	44.92 ^a
DW%	48.44 ^a	47.80 ^a	47.70 ^a	50.24 ^a	49.79 ^a	49.68 ^a
LL_MWL	1.67 ^a	1.70 ^a	1.70 ^a	1.59 ^a	1.61 ^a	1.61 ^a
LLW_MWL	0.92 ^a	0.92 ^a	0.93 ^a	0.87 ^a	0.88 ^a	0.88 ^a

5.3. Análisis Discriminante (AD)

El AD muestra que los caracteres morfológicos que excluyen a las localidades son: el Número de venas (NV), largo de la lámina dividido entre el ancho máximo de la lámina (LL/MWL), largo de la lámina de la base al ancho máximo dividido entre el ancho máximo (LLW/MWL), el número de venas (NV) y diámetro del pecíolo (PD). Estos caracteres tienen los valores más altos para el primer eje de ordenación ($p < 0.01$), explicando el 81% de variación (Figura 6). Para el segundo eje de ordenación fueron: el largo de la lámina de la base al ancho máximo dividido entre el ancho máximo (LLW/MWL), el diámetro del pecíolo (PD), el diámetro de la vena media (MD) y el número de aristas (NA); que explican el 13% de la variación ($p < 0.01$, ver Tabla 7).

Entre estratos del dosel, el diámetro de la vena media (MD), el diámetro del pecíolo PD, el largo del pecíolo*100 dividido entre el largo total de la lámina (P%), el largo de la lámina de la base al ancho máximo (HMW) y largo de la lámina de la base al ancho máximo*100 dividido por la el largo total de la lámina (DW%); explicando el 91% de la variación (Tabla 8) y entre individuos: el número de aristas (NA) y número de venas (NV) explicaron el 43.79% de la variación en el primer eje de ordenación.

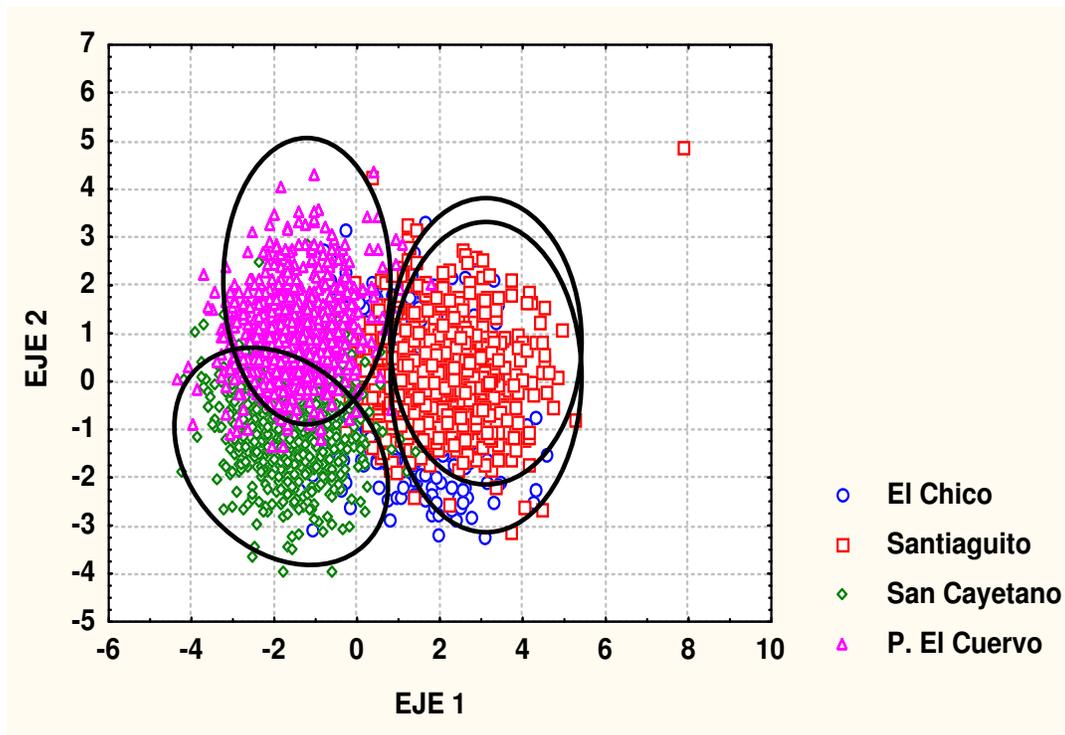


Figura 7. Análisis discriminante entre localidades, a partir de los caracteres que tuvieron los valores más altos, donde la localidad de El Chico y Santiaguito formarían una sola agrupación, mientras que la localidad de San Cayetano y la Peña El Cuervo se separan claramente. Esta separación está determinada de acuerdo con los valores propios de cada una de las funciones discriminantes (DF) y de acuerdo con las variables que obtuvieron los valores más altos en este análisis.

Tabla 7. Análisis discriminante entre localidades, en negrita se muestran los caracteres que obtuvieron los valores más altos y que apoyan al primer eje de ordenación. DF corresponde a la Función Discriminante; DF1 y DF2, están determinados por los valores propios, los cuales explican la mayor variación y determinan cuáles variables contribuyen más en la función discriminante y consecuentemente para la separación en grupos. El valor relativo dentro de cada (DF) indica las variables que son más importantes para la exclusión entre localidades.

Localidades		
Variable	DF 1	DF 2
NV	3.5	-0.15
HFA	-0.01	-0.008
MD	-0.33	-1.43
DW%	0.04	-0.009
MWL	0.005	0.11
LP	-0.11	-0.21
PD	-1.22	-1.66
NA	-0.03	-1.24
P%	-0.08	0.15
LWA	0.02	-0.01
LLW/MWL	6.91	2.04
LLW	-0.01	0.04
HW%	-0.26	0.008
LL/MWL	-3.87	-0.46
LWB	-0.001	-0.008
Constante	1.81	2.59
V. Propios	2.63	0.43
% Varianza	81	13
Significancia	<0,01	<0,01

Tabla 8. Análisis discriminante (AD) por estrato en todas las localidades, donde se reportan los valores propios para cada función discriminante (DF). Se indica el porcentaje de la varianza (% Varianza) para cada (DF) y el valor de P (Significancia).

Estrato		
Variable	Df 1	Df 2
P%	0.18	0.07
HMW	-0.04	0.05
MD	0.99	-0.47
DW%	-0.06	-0.02
PD	0.65	-2.08
Constante	1.31	1.64
V. Propios	0.03	0.002
% Varianza	91	9
Significancia	<0,001	0.05

La función del análisis discriminante para la variación morfológica muestra en general que el ancho máximo (MWL) contribuye con los valores más altos en el modelo de ordenación para el primer eje en Santiaguito, San Cayetano y en la Peña El Cuervo, mientras que en la localidad de El Chico es el largo de la lámina de la base al ancho máximo dividido entre el ancho máximo (LLW/ MWL), el carácter excluyente.

En el segundo eje de ordenación, los caracteres que contribuyeron con los valores más altos son: el largo de la lámina de la base al ancho máximo dividido entre el ancho máximo (LLW/ MWL), para la localidad de El Chico; en Santiaguito, el ancho máximo de la hoja (MWL); el largo del pecíolo (LP) en San Cayetano y el diámetro de la vena media (MD) para la Peña El Cuervo (Tabla 9).

Tabla 9. Análisis Discriminante en la variación morfológica de *Q. crassifolia* por estrato en cada una de las localidades dentro del PNCh. Cada función discriminante (DF) está dada por los valores propios estandarizados (V. Propios), el porcentaje de la varianza y el valor de *p* (significancia).

Variable	DF 1	DF 2	Variable	DF 1	DF 2
El Chico			Santiaguito		
P%	-0.05	0.31	P%	0.46	-0.04
NA	0.47	-1.14	HMW	0.44	3.89
DW%	-0.41	-0.73	NV	-0.72	0.06
NV	0.99	-0.65	TLL	1.27	-0.25
LWB	-0.05	-0.03	MWL	-2.98	-4.63
LWA	0.04	0.08	LWB	0.83	0.42
LP	-0.07	-0.31	DW%	0.98	2.21
HW%	0.51	0.69	LWA	0.52	1.18
LLW_MWL	-16.13	-18.34	HW%	-0.45	-2.05
Constante	8.02	24.55	MD	0.12	-0.29
V. Propios	0.07	0.02	PD	-0.29	0.02
% Varianza	78	22	NA	0.16	0.52
Significancia	<0.001	<0.001	HFA	0.14	0.52
			Constante	7.9	-7.08
			V. Propios	0.09	0.06
			% Varianza	60	40
			Significancia	< 0.001	< 0.001
San Cayetano (km 1.5)			Peña El Cuervo		
P%	-0.46	2.42	P%	1.11	1.19
PD	0.69	0.46	NV	0.38	-0.14
LWA	-0.19	-1.08	LLW_MWL	-0.45	0.05
NV	-0.3	-0.69	PD	-0.43	-0.79
NA	0.37	0.16	MD	-0.03	1.24
MD	0.31	-0.2	MWL	1.1	-1.62
HMW	0.59	2.73	LWB	-0.5	1.1
LP	1.22	-2.91	LP	-2.41	-1.93
HW%	-0.34	-0.81	TLL	1.79	1.19
MWL	-1.91	0.27	HFA	-0.23	-0.33
DW%	1.04	0.24	LWA	-0.62	0.35
Constante	3.66	15.58	V. Propios	0.066	0.025
V. Propios	0.14	0.03	Constante	-6.32	-2.47
% Varianza	79	21	% Varianza	72.2	27.8
Significancia	< 0.001	< 0.001	Significancia	< 0.001	< 0.0 1

5.4. Análisis de Componentes Principales (ACP)

En el análisis de componentes principales, al utilizar el total de variables morfológicas, se observa que todos los caracteres son altamente variables, y los caracteres con el mayor porcentaje en el coeficiente de la varianza son: el largo del pecíolo (LP) con el 51.59% y el largo de la base a la primera arista (HFA) con el 48.70%, mientras que el número de venas (NV), con el 9.29%, fue el carácter menos variable (Tabla 10), donde el primer componente principal (CP1, tabla 10) contiene el 42.55% del total de la varianza. El segundo componente (CP 2, tabla 10) explica el 21.42% del total de la varianza.

Tabla 10. Análisis de componentes principales, donde se muestra el coeficiente de variación. Éste está dado por la desviación estándar (DS/media *100), indicando que los 12 caracteres macromorfológicos son altamente variables.

Variable	Unidades	Media	DS	CV	CP 1	CP 2
LP	mm	10.7	5.52	51.59	0.244	0.287
LL	mm	92.79	23.69	25.53	0.391	.009
TLL	mm	103.74	23.22	22.38	-0.284	0.067
MWL	mm	55.39	14.83	26.77	0.384	-0.217
HMW	mm	52.12	15.27	29.30	0.375	0.013
HFA	mm	48.07	23.41	48.70	0.289	0.188
PD	mm	1.73	0.37	21.39	0.261	-0.103
MD	mm	1.19	0.27	22.69	0.259	0.019
NV	no	3.66 (no)	0.34	9.29	0.001	-0.178
LWB	mm	43.33	11.08	25.57	0.364	-0.150
LWA	mm	51.89	14.11	27.19	0.38	-0.182
NA	no	3.64 (no)	0.66	18.13	-0.04	-0.249
(%) Varianza					42.55%	21.42%
Total					63.97%	

Todos los caracteres foliares permitieron una separación clara de las cuatro localidades (figura 8) y al hacer un análisis de agrupación jerárquico de estas localidades, se obtuvieron 3 grupos, el primero integrado por la localidad de El Chico y Santiaguito con el 96.6% de similitud, el segundo la Peña El Cuervo con el 87.5% de similitud y el tercer grupo conformado por la localidad de San Cayetano, la cual no tiene ninguna similitud con las otras tres localidades (figura 9).

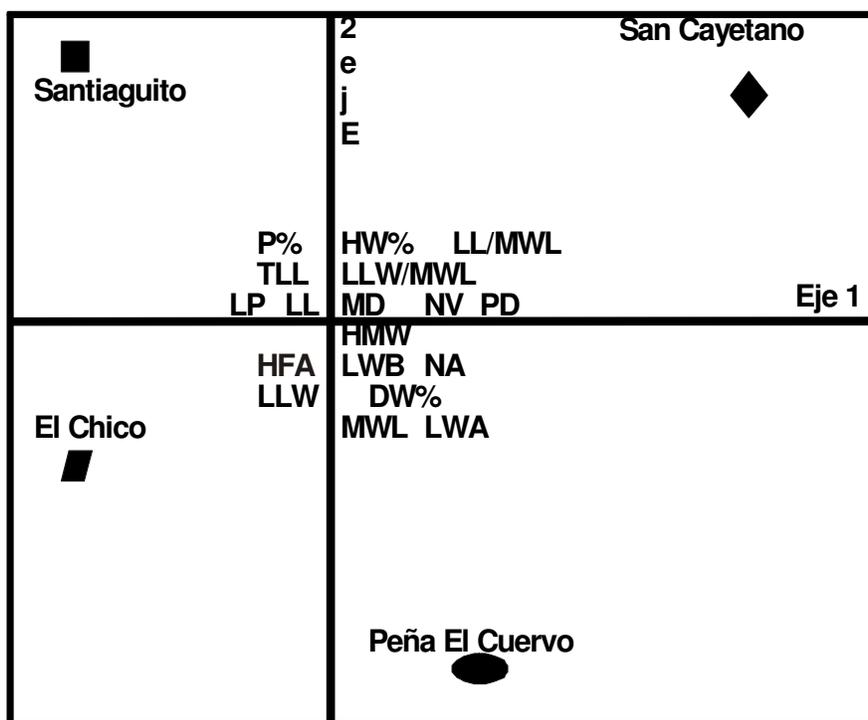


Figura 8. Diagrama de ordenación donde se muestran los dos primeros CP y la distribución de las localidades de acuerdo con todos los caracteres morfológicos analizados (que se encuentran en el centro de los dos componentes), proporcionando el 65.05% de la variación para el CP1 y con el 26.59% de la variación en el CP2.

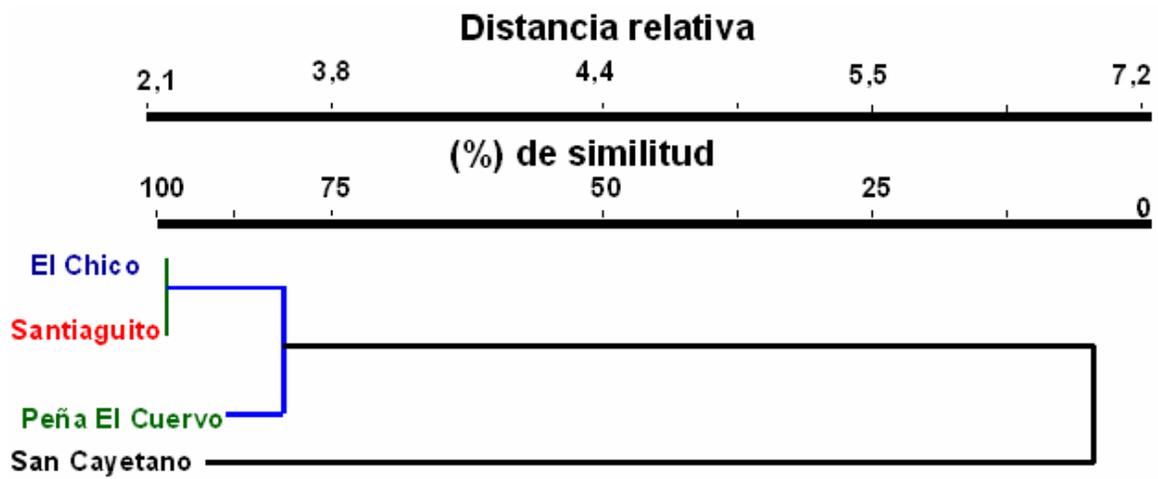


Figura 9. Análisis de clúster jerárquico, donde se muestra que la localidad El Chico y la localidad de Santiaguito son parecidas en morfología (96.6%), seguidas por la Peña El Cuervo (87.5%) y la localidad de San Cayetano, que sería la localidad menos afín morfológicamente.

5.5. Análisis de la Varianza Anidada (ANOVA)

Con el análisis estadístico de ANOVA anidada, utilizando los Componentes Principales CP1 y CP2 (Tabla 11), se observa que el individuo (como unidad de estudio) dentro de las localidades, contiene el mayor porcentaje de la varianza; en el caso del PC1 con el 27.63% y 24.83% en el PC2; después la localidad, con el 19.24% de la varianza en el CP1 y en el CP2 del 10.06% de la varianza y un efecto menor en el estrato con el 8.47 %.

Tabla 11. ANOVA anidada de los dos componentes principales (CP1 y CP2), para los factores Localidad; individuo [Localidad]; Estrato [Localidad; Individuo] en cuatro localidades donde se encuentra *Quercus crassifolia* (Loc=localidad; Ind.= individuo; gl= grados de libertad; SC= suma de cuadrados; %Var.= porcentaje de la varianza para cada valor de F).

Variable	Factor	gl	SC	F (% Var.)	p
CP 1	Localidad	3	3430.97	15.93 (19.24)	< 0.0001
	individuo [Loc]	71	4927.11	24.37 (27.63)	< 0.0001
	Estrato [Loc; Indv]	150	1510.44	3.68 (8.47)	< 0.0001
	Modelo	224	9865.05	15.78(55.34)	< 0.0001
	error	2911			
	Total	3135	17828.47		
CP 2	Localidad	3	587.41	37.9 (10.06)	< 0.0001
	individuo [Loc]	71	1448.81	39.5 (24.83)	< 0.0001
	Estrato [Loc; Indv]	150	365.72	4.72 (6.26)	< 0.0001
	Modelo	224	4293.41	37.09(73.6)	< 0.0001
	error	2911			
	Total	3135	5834.11		

6. DISCUSIÓN

En la mayor parte de las características estudiadas, se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones, indicando diferenciación y una probable adaptación a escala local, de acuerdo con los resultados obtenidos para el Análisis Discriminante y Análisis de Componentes Principales. Estos resultados permiten proponer entonces un **Modelo de variación morfológico-foliar para *Quercus crassifolia***; con base en las diferencias que se registraron para cada uno de los niveles de análisis.

Diferencias entre estratos del dosel. El dosel fue uno de los factores que presentó el menor porcentaje de la varianza (8.47%) en el CP1, y el 6.26% en el CP2; esto indica que la variación de la morfología es producto de la plasticidad fenotípica (Tabla 11); estableciéndose, sin embargo, gradientes de variación para algunos caracteres cuando se considera la posición relativa de las hojas (basal, intermedia o apical) dentro del dosel.

Las principales diferencias encontradas fueron para los caracteres de **forma parcial de la hoja**: ancho máximo (MWL), ancho de la lámina del primer tercio basal (LWB) y el ancho de la lámina del primer tercio apical (LWA), que se encuentra correlacionada negativamente con los caracteres anteriores; y **longitud**: largo de la lámina (LL) y longitud total de la lámina (TLL), que se correlacionaron positivamente. Los caracteres de **soporte de la hoja**: el largo del pecíolo (LP) y el diámetro del pecíolo (PD), se correlacionaron positivamente entre ellos, mientras que $\text{largo del pecíolo} \times 100 / \text{total de la lámina (P\%)}$ se correlacionó negativamente con PD, NV y NA.

Por otro lado, los caracteres relacionados con la **venación de la hoja**: diámetro de la vena media (MD) y número de venas (NV), se correlacionaron positivamente con los caracteres macromorfológicos, mientras que con los caracteres combinados se correlacionaron negativamente, presentando una marcada diferencia para cada uno de los

estratos. Lo cual indica que la forma de la hoja cambia de acuerdo a los caracteres anteriores. Esta discriminación es relevante cuando se clasifican complejos de especies con elevada variabilidad foliar (Valencia, 2004 y Zavala, 2003); en el caso de *Q. crassifolia* todos los caracteres evaluados permiten discernir inclusive entre individuos de la misma especie, en función de un ambiente particular, como en el presente estudio.

De manera similar el LWA y LWB, son caracteres de gran importancia taxonómica y se pueden generar, a partir de ellos, grupos de caracteres combinados que permiten inferir formas parciales (tercios de la lámina), forma total y proporción de pecíolo contenida en la forma total de la hoja. Además, caracteres como el ancho máximo y el número de aristas son informativos para la identificación de especies de la sección *Lobatae* (Zavala, 2003).

Para la discriminación morfológica entre estratos del dosel, se estima como una tendencia general que las hojas del estrato basal tienden a ser más grandes, con pecíolos más cortos y gruesos, menor número de venas por hoja y un número de aristas significativamente diferente para, al menos, tres de las localidades estudiadas.

De acuerdo a lo anterior, pueden influir en este sentido factores abióticos más o menos estables, como la calidad y cantidad de luz (que puede reducir el área foliar cuando se reduce la incidencia de luz dentro del dosel de la planta, dependiendo de la orientación, distribución y tamaño de las hojas; Niinemets, 1998) lo que contribuye a determinar morfotipos en función del tipo de luz incidente en cada uno de los estratos del dosel (Roth-Nebelsick *et al.*, 2001).

Así, las hojas de los diferentes estratos absorben, interceptan y reflejan cantidades de luz específicas, que influyen en distintos procesos fisiológicos (Ellsworth y Reich, 1993). Por otro lado, la complejidad del dosel también determina la calidad de luz que puede llegar a cada hoja (Mitchell *et al.*, 1999). Otros factores que presentan homogeneidad

local, como: la humedad, la temperatura, el tipo de vegetación, la altitud, el tipo de suelo y la existencia de organismos asociados a las hojas (herbívoros o parásitos), pueden ser los condicionantes que expliquen las diferencias encontradas entre los estratos y dentro de las localidades (Ackerly *et al.*, 2000).

Los factores que presentan variación estocástica, como el patrón de crecimiento de la copa y la ramificación secundaria, la influencia del dosel de los árboles vecinos, las variaciones micro-climáticas o la adquisición diferencial de nutrimentos dentro de los individuos, podrían estar condicionando la respuesta a nivel de fenotipo (morfotipos con mayor variabilidad), que se reflejan en la forma y tamaño relativos de la hoja para cada estrato del dosel, así como las diferencias entre estratos para cada localidad (Ackerly *et al.*, 2000; Fair y Breshears, 2005).

Estos resultados son consistentes con todos los estadísticos utilizados; la localidad que mayor plasticidad fenotípica (morfotipos foliares) presenta es Santiaguito, mientras que las localidades que mantienen una respuesta predominante de diferenciación local, son: San Cayetano y la Peña El Cuervo. Ambas localidades mantienen patrones ambientales prácticamente opuestos; mientras que Santiaguito es un sitio húmedo, con manchones mixtos de encinos, pendiente ligeramente inclinada y densidad alta de individuos (ambiente homogéneo), San Cayetano es la zona más seca del Parque, con poca pendiente, con densidad mínima de individuos y con un alto índice de perturbación por las actividades humanas (ambiente heterogéneo) y la Peña El Cuervo, con una mayor pronunciación en la pendiente, una zona subhúmeda y la mayor altitud dentro del parque. Estas diferencias extremas ilustran claramente las condiciones que pueden determinar una respuesta de plasticidad fenotípica o ecotipos locales de la especie (Gianoli, 2004).

Diferencias entre los individuos. Como se mencionó anteriormente, la variación foliar en *Quercus* se observa aún dentro de un mismo individuo (dentro y entre localidades), encontrando así que la mayoría de los caracteres tienden a formar un componente de variación, registrado principalmente en las diferencias entre los individuos, con el mayor porcentaje de la varianza (27.63%) en el CP1 y con el 24.83% en el CP2 (Tabla 11) dentro de cada una de las poblaciones.

A nivel individual se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la longitud y la forma de la lámina en cada una de las localidades (Tabla 5 y 6), lo que sugiere morfotipos particulares determinados probablemente por las condiciones micro-ambientales locales (Sultan y Spencer, 2002).

Así, dentro de cada individuo se encuentran hojas con formas parciales distintas, con cambios en el primer tercio basal y apical de la hoja, con tamaño y forma de pecíolo, determinado básicamente por la posición de las hojas dentro del dosel. Esto se observa con la muestra total y dentro de cada localidad analizada (Figura 7).

De acuerdo a lo anterior, esto puede indicar una plasticidad morfológica para cada uno de los posibles genotipos establecidos dentro de cada localidad, tal vez como respuesta a la selección natural (condiciones ambientales). Desafortunadamente no se tiene un análisis genético de esta diferenciación morfológica, por lo que es necesario considerar nuevas propuestas e incorporar otras fuentes de datos, como los marcadores moleculares, que permitan sugerir modelos de respuesta con base no sólo en información morfológica, sino también en evidencia genética directa.

Diferencias entre las localidades. La localidad fue el segundo factor en mostrar el mayor porcentaje de la varianza (19.24%) en el CP1 y en el CP2 con el 10.06%. A pesar de que las localidades seleccionadas se encuentran relativamente cercanas entre sí dentro del

Parque, el análisis discriminante de todos los caracteres analizados permitió verificar que existen diferencias morfológicas evidentes en, al menos, tres de estas localidades (Figura 7). Al considerar sólo aquellos caracteres que presentan la mayor variación mediante el análisis de componentes principales (Figura 8), se observó que, mientras en El Chico y Santiaguito existe la mayor variación y ésta es predominantemente fenotípica, San Cayetano (Entrada al Parque) y la Peña del Cuervo, son las que presentan la menor variación morfológica foliar.

Los caracteres que permiten diferenciar entre sí a las localidades (Análisis Discriminante; Figura 7) son caracteres que están asociados a procesos fisiológicos vitales dentro de la planta, como: **el número de venas (NV)**; que juega un papel importante dentro del sistema hidráulico para la determinación del balance hídrico de la planta, maximizando los rangos de intercambio gaseoso sin que se cause una excesiva desecación por evapotranspiración, determinando además una relación estrecha con la eficiencia del transporte de agua a través de los diferentes órganos (Nardini *et al.* 2005) y proporcionándole, al mismo tiempo, soporte físico a la lámina, manteniendo su estructura tridimensional y orientación en el espacio, así mismo, las venas proveen alimento a los diferentes tejidos de la hoja, mediante el transporte de agua y carbohidratos (Zwienieck *et al.*, 2002).

El soporte de la hoja: el diámetro del pecíolo (PD) y longitud del pecíolo (LP) son caracteres con un papel importante en la cantidad de luz que llega a cada uno de los estratos. Reich y colaboradores (2004), observaron que en *Hyronima alchorneoides* los pecíolos más largos permiten tener una mejor posición para la captación de luz, minimizando la intercepción ocasionada por otras hojas y en su distribución espacial; así,

entre más pequeño sea el pecíolo habrá mayor superposición de las hojas y menor captación de luz y viceversa (González-Rodríguez *et al.*, 2004).

Los pecíolos más largos producen un aumento en la altura global en las ramas primarias (Reich *et al.*, 2004) y se ha visto también que las concentraciones de CO₂ y oxígeno condicionan la longitud de esta estructura (Bidwell, 1979); finalmente, **la forma total de la lámina**: largo de la lámina /ancho máximo (LL/LWL) y el largo de la lámina de la base a la parte más ancha/ ancho máximo (LLW/MWL), son los caracteres que contribuyen con el 81% de la variación morfológica foliar en el primer eje en el Análisis Discriminante (AD); los caracteres con mayor variabilidad (reportados en el Análisis de Componentes Principales (Figura 8) están asociados con una respuesta de plasticidad fenotípica foliar, que condiciona la forma y el largo de la hoja (estructuras altamente variables).

Algunos de estos caracteres asociados a la respuesta exclusivamente fenotípica son altamente cambiantes entre las localidades (Tabla 3), como reflejo de factores eco-geográficos diferenciales a escala local, tal vez asociados a clinas geográficas o ecológicas, lo que promueve una mayor variación de los ecotipos al establecer gradientes genéticos y morfológicos dentro de ellas (Ackerly *et al.*, 2000).

En el nivel de semejanza morfológica entre localidades, de acuerdo con el análisis de agrupamiento jerárquico (Análisis de Cluster), las localidades con mayor similitud son El Chico y Santiaguito, mientras que las localidades de San Cayetano y Peña El Cuervo, que presentan el clima más seco, una mayor inclinación de la pendiente y mayor altitud, respectivamente, son las menos parecidas en morfología, siendo San Cayetano la más distinta. Este análisis refleja que, a pesar de las diferencias locales encontradas, cuando se

considera la morfología foliar en conjunto, las diferencias y semejanzas estarán condicionadas primordialmente por el ambiente local.

Se pueden describir entonces formas de hoja características de cada localidad (posibles ecotipos), encontrando que para El Chico y Santiaguito, predomina una forma obovada, anchas en la parte apical y basal (LWA y LWB con valores grandes) y pecíolos cortos en el Chico y grandes en Santiaguito. En la Peña “El Cuervo” hay hojas con forma ovada y reducidas en el primer tercio basal y anchas en la parte apical (LWB pequeño y LWA grande) y pecíolos largos, mientras que San Cayetano tiene hojas con forma elíptica, angostas en la parte basal y anchas en la parte apical (LWB pequeño y LWA grande), con forma obtusa hacia el vértice y pecíolo ligeramente largo.

En el modelo analizado para *Quercus crassifolia*, es evidente la existencia de patrones de variación morfológica en los distintos niveles analizados (estrato del dosel, individuos y localidades) y es posible inferir la adquisición de estrategias de respuesta genéticas y fenotípicas. Las implicaciones de estos resultados sugieren la necesidad de realizar otros estudios comparativos para determinar la divergencia adaptativa de poblaciones coespecíficas en ambientes locales.

Las diferencias de la respuesta al ambiente entre poblaciones proporcionan el material para los procesos de diferenciación y especiación dentro y entre especies (Ellison, 2004); al mismo tiempo, la interfaz entre la variación intra e interespecífica provee un enlace crítico para definir los procesos microevolutivos al interior de dichas poblaciones (Görür, 2001, González-Rodríguez *et al.*, 2004). Sin embargo, son pocos los estudios que tratan de elucidar diferencias de respuesta a nivel local para especies únicas.

Los cambios en la morfología foliar de *Quercus crassifolia*, reflejan una respuesta adaptativa de la plasticidad fenotípica a la variación espacio-temporal de los factores

ambientales, los cuales suelen afectar la distribución espacial de un organismo y por lo tanto la estructura de la población, al grado que la especie es dividida o separada en poblaciones (Futuyma, 1998). También la plasticidad juega un papel importante en la especiación y evolución de las poblaciones, actuando como un factor de diversidad y diferenciación, que contribuye al origen de nuevas características (Görür, 2001).

Considerando la información reportada por Tsukaya (2005) y Ackerly y colaboradores (2000), quienes argumentan que dentro de la morfología foliar los caracteres relacionados con el soporte de la hoja (longitud y diámetro del pecíolo) y los relacionados a la venación (número de venas y diámetro de la vena media), son caracteres que están condicionados genéticamente, se puede entonces inferir que las localidades de San Cayetano y la Peña “El Cuervo” tendrían un tipo de respuesta predominantemente genética, como resultado de factores geográficos locales, lo que probablemente promueva una diferenciación regional de ecotipos que, a su vez, pueden distribuirse dentro de gradientes genéticos, permitiendo así una expresión más diversa de fenotipos (morfortipos) dentro de ellos (Tsukaya, 2005; Ackerly *et al.*, 2000).

Así, *Quercus crassifolia*, al ser una especie de amplia distribución y que habita en ambientes distintos, presenta entonces una capacidad de respuesta inmediata y generalista a cambios bruscos, asincrónicos o estocásticos del ambiente (Ackerly *et al.*, 2000) por medio del establecimiento local de morfortipos altamente variables y este potencial (plasticidad fenotípica) puede calificarse como un carácter por sí mismo, aunque no este condicionado genéticamente (Dudley, 1996). Al mismo tiempo, la especie puede determinar la optimización de genotipos localmente adaptados (ecotipos) como respuesta a condiciones ambientales específicas que pueden establecer ambientes locales homogéneos (Joshi *et al.*, 2001; Volis *et al.*, 2002).

Los resultados obtenidos para la totalidad de caracteres analizados sugieren que es posible encontrar respuestas tanto fenotípicas (plasticidad foliar) como genotípicas (establecimiento de ecotipos) dentro de los tres niveles biológicos analizados, que presentan patrones de tamaño, de forma y de arreglo espacial (entre estratos) característicos para cada localidad. Ambas estrategias le permitirán a esta especie sobrevivir en ambientes extremos, con variaciones bióticas y abióticas y, al mismo tiempo, mantener su plasticidad foliar como una estrategia potencial de respuesta rápida a cambios súbitos a nivel de micro-hábitat (Sultan y Bazzaz, 1993).

7. CONCLUSIÓN

- Los la variación en la morfología foliar de *Quercus crassifolia* para los cuatro ambientes analizados, cambia entre: localidades, individuos y estratos del dosel (basal intermedio y apical).
- El patrón de cambio dentro de los estratos para cada uno de los caracteres es diferente, verificando como tendencia general que las hojas del estrato basal tienden a ser más grandes, con pecíolos más cortos y gruesos, menor número de venas y un número de aristas significativamente diferente para, al menos, tres de las localidades estudiadas.
- De acuerdo con la hipótesis, se encontró que *Q. crassifolia* presenta una estructura morfológica foliar determinada para cada uno de los niveles analizados, siendo los individuos los que presentaron mayor variación morfológica.
- Dentro de los estratos y entre individuos se observa una respuesta predominantemente de plasticidad fenotípica, mientras que entre localidades las diferencias se deben, probablemente, a caracteres determinados genéticamente, que pueden presentar diferenciación local.
- Se tienen formas de hoja características para cada localidad: hojas obovadas, anchas en la porción apical y basal y con pecíolos cortos, para El Chico y Santiaguito; en la Peña “El Cuervo” hay hojas con forma ovada, reducidas en el primer tercio basal y anchas en la parte apical, con pecíolos largos; finalmente en San Cayetano hay hojas con forma elíptica, angostas en la parte basal, anchas en la parte apical, con un vértice obtuso y pecíolo ligeramente largo.

8. LITERATURA CITADA

1. Ackerly, D., S. A. Dudley, S. E. Sultan, J. Schmitt, J. S. Coleman, C. R. Linder, D. R. Sandquist, M. A. Geber, S. A. Evans, T. e. Dawson y M. j. Lechowicz. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions. *BioScience* **50**: 979-995.
2. Aguiar, M. O., R. R. de Moraes, R. da C. Araújo, M. Skatulla and H. Preisinger. (2000). Morphological traits and ecological behavior of selected secondary forest tree. En: Lieberei, R., H-K Bianchi, V. Boehm, C. Reisdorff (Eds.). 2002. Species in the Central Amazon. *German-Brazilian Workshop on Neotropical Ecosystems* **3**(8):965-968.
3. Allen, D. M. y D. R. Ort. (2002). Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. *Trends in plant science* **6**: 36-42.
4. Bacon, J. R. (1997). Los Encinos: Importantes Elementos de la Biodiversidad Latinoamericana. Universidad Juárez del Estado de Durango. <http://jrbacon.hontestead.com/jeff.html>.
5. Balaguer L., E. Martínez-Ferri, F. Valladares, M. E. Pérez-Corona, F. J. Baquedano, F. J. Castillo and E. Manrique. (2001). Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology* **15**: 124-135.
6. Baltzer, J. L. y S. C. Thomas. (2005). Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees. *American Journal of Botany* **92**(2): 214–223.
7. Bidwell, R. G. S. (1979). Fisiología vegetal. 1ª edición. Editorial. AGT. México. 784.

8. Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances Genetic* **13**:115-155.
9. Bresee, M. K. (2004). Photosynthetic characteristics of the dominant tree species in two climatically different landscapes. **Tesis de Maestría**. Universidad de Toledo.
10. Bruschi, P., G. Vendramin, F. Bussotti and P. Grassoni. (2000). Morphological and Molecular differentiation between *Quercus petraea* (Matt.)Liebl. And *Quercus pubescens* Willd. (Fagaceae) in Northern and Central Italy. *Annales Botany* **85**:325-333.
11. Cardenas-Garrido, C. y C. H. Lusk. (2002). Juvenile height growth rates and salting of three nothofagus species on an altitudinal gradient. *Gayana Botany* **59**(1):21-25.
12. Cordell, S., G. Goldstein y D. Mueller-Dombois. (1998). Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia***113**:188-196.
13. Daniel, W. W. (1999). Bioestadística: base para el análisis de las ciencias de la salud. 3ª edición. Editorial. UTEHA. Pp. 878.
14. Dudley, S. A. (1996). The response to differing selection on plant physiological traits: evidence for local adaptation. *Evolution* **50**:103-110.
15. Ellison, A. M., H. L. Buckley, T. E. Miller y N. J. Gotelli. (2004). Morphological variation in *Sarracenia purupurea* (Sarraceniaceae): Geographic, environmental, and taxonomic correlates. *American Journal of Botany* **91**(11): 1930-1935.
16. Ellsworth, D. S. y P. B. Reich. (1993). Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* **96**: 169-178.

17. Fair, J. M y D. D. Breshears. (2005). Drought stress and fluctuating asymmetry in *Quercus undulata* leaves: confounding effects of absolute and relative amounts of stress? *Journal of Arid Environments* **62**: 235-249.
18. Francisca, E. y F.Torres. (2003). Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindenina* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *PLANTULA* **3**(2): 101-115.
19. Futuyma, D. J. y G. Moreno. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* **45**: 1218-1228.
20. Futuyma, D. J. (1998). Evolutionary biology. 3^a edición. Edt. Sinauer Associates, Inc. U. S. A.
21. Gamage, H. K., M. S. Ashton and B. M. P. Singhakumara. (2003). Leaf structure of *Syzygium spp.* (Myrtaceae) in relation to site affinity within a tropical rain forest. *Botanical Journal of the Linnean Society* **141**: 365-377.
22. Gianoli, E. (2004). Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. *Revista Chilena Historia Natural*.
23. Givnish, T. J. (1984). Leaf and canopy adaptations in tropical forest. En: E. Medina, H. Mooney y C. Vázquez-Yañez (Eds). Physiological ecology of plants of the wet tropics. New Cork. U. S. A.
24. Givnish, T. J. (1987). Comparative studies of leaf form: assessing the roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New phytologist* **106**: 131-160.
25. Givnish, T. J. (2002). Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* **36**(3): 703–743.

26. González-Rodríguez, A. y K. Oyama. (2005). Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* y *Q. laurina* (Fagaceae), two hybridizing Mexican red oaks. *Botanical Journal of the Linnean Society* **147**: 427-435
27. González-Rodríguez, A., D. M. Arias, S. Valencia and K. Oyama. (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.
28. Görür, G. (2001). The role of phenotypic plasticity in host RACE formation and sympatric speciation in phytophagous insects, particularly in Aphids. *Turk Journal Zoology* **24**: 63-68.
29. Gutschick, V.P. (1999). Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist* **143**: 3-18.
30. Instituto Nacional de Geografía e Informática (INEGI, 1999).
31. Jardín Botánico de Missouri (Missouri Botanical Garden). <http://www.mobot.org>. TROPICOS: Botanical Databases of maps *Quercus crassifolia*.
32. Johnson, D. E. (2000). Métodos: multivariados aplicados al análisis de datos. Edt. Thomson. México. pp. 553.
33. Joshi, J., B. Schmid, M. C. Caldera, P. G. Dimitrakopoulos, J. Good, R. Harris, A. Hector, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, A. Minns, C. P. H. Mulder, J. S. Pereira, A. Prinz, M. Scherer-Lorenzen, A.S.D. Siamantziouras, A. C. Terry, A. Y. Troumbis y J. H. Lawton. (2001). Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* **4**: 536-544.

34. Kappelle, M. y M. E. Leal. (1996). Changes in leaf morphology and foliar nutrient status along a successional gradient in a Costa Rican upper Montane *Quercus* forest. *Biotropica* **28** (3): 331-344.
35. Kikuzawa, K. 2003. Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Functional Ecology* **17**: 29–38.
36. King, D. y J. Mandonald. (1999). Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree stature in relation to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. *Journal of Ecology* **87**: 1012-1024.
37. Klich, M. G. (2000). Leaf variation in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany* **44**: 171-183.
38. Köner, C., M. Neumayer, S. Pelaez y A. Smeet-Schee. (1989). Functional morphology of mountain plants. *Flora* **182**: 353-383.
39. Kremer, A., J. L. Dupouey, J. D. Deans, J. Cottrell, U. Csikl, R. Finkeldey, S. Espinel, J. Jensen, J. Kleinschmit, B. Van Dam, A. Ducousso, I. Forrest, L. A. J. Lopez de Heredia, M. Tutkova, R. C. Munro, S. Steinhoff y V. Badeau. (2002). Leaf morphological differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* is stable across western European mixed oak stands. *Annals Forest Science* **59**: 777-787.
40. Leal, D. B. y T. C. Sean. (2003). Vertical gradients and tree-to tree variation in shoot morphology and foliar nitrogen in an old-growth *Pinus strobes* stand. *Canadian Journal of forest Research* **33**:1304-1314.
41. Levins, R. (1968). Evolution in Changing Environments. Princeton University Press. Princeton.

42. Lowman, M. D. y P. K. Wittman. (1996). Forest canopies: Methods hypotheses and future directions. *Annual Review Ecology Systematic* **27**:55-81.
43. Mallarino, A. P., M. U. Haq, D. Wittry and M. Bermudez. (2001). Variatio in soyben response to early season foliar fertilization among and within fields. *Agronomy journal* **93**:1220-1226.
44. Manos, P. S., J. J. Doyle y K. C. Nixon. (1999). Phylogeny, Biogeografy, and proceses of Molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular phylogenetics and Evolution* **12**(3):333-349.
45. McCune, B y J. B. Grace. (2002). Analysis of Ecological communities. Editorial. MjM Software Desing. USA. pp. 300.
46. McDonald, P. G., C. R. Fonseca, J. M. Overton y M. Westoby. (2003). Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: Is the method size reduction common among clades. *Functional Ecology* **17**:50-57.
47. Meade, C. y J. Parnell. (2003). Multivariate analysis of leaf shape patterns in Asian of the *Uvaria* group (Annonaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **143**:231-242.
48. Melo, G. C., y G. J. López. (1994). Parque Nacional, El Chico, Marco geográfico y propuesta de zonificación para su manejo operativo. En: Investigaciones geográficas. Boletín del instituto de Geografía. Núm 28. Universidad Autónoma de México, México.
49. Mitchell, K. A., P. V. Bolstad y J. M. C. Vose. (1999). Interspecific and environmentally induced variation in foliar dark respiration among eighteen southeastern deciduous tree species. *Tree physiology*. **19**:861-870.

50. Nardini, A., S. Salleo y S. Andri. (2005) Circadian regulation of leaf hydraulic conductance in sun flower (*Helianthus annuus* cv Margot). *Plant, Cell and Environment* **28**:750-759.
51. Niinemets, U. (1998). Distribution patterns of carbon and nitrogen as affected by tree dimensions and relative light conditions in the canopy of *Picea abies*. *Trees* **11**:144-154.
52. Niklas, C. (1999). A mechanical perspective on foliage leaf form and function. *New Phytologist* **143**: 19-31.
53. Ourcival, J. M. y S. Rambal. (1999). Exploring the relationships between reflectance and anatomical and biochemical properties in *Quercus ilex* leaves. *New phytologist* **143**:351-364.
54. Parker, A. J. (1982). The use of forest structure and function for interpreting vegetation-environment relationships. *Professional Geographer* **34** (3):305-312.
55. Pearcy, R. W. y W. Yang. (1998). The functional morphology of light capture and carbon gain in the Redwood forest understory plant *Adenocaulon bicolor* Hook. *Functional Ecology* **12**: 543-552.
56. Pearcy, R. W., H. Muraoka, y F. Valladares. (2004). Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New phytologist* **166**:791-800.
57. Press, M.C. (1999). The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. *New Phytologist* **143**: 213-219.
58. Reich, A., N. M. Holbrook y J. J. Ewel. (2004). Developmental and physiological correlates of leaf size in *Hyronima alchorneoides* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany* **91**(4):582-589.

59. Rico-Gray, V. and M. Palacios-Rios. (1996). Leaf area variation in *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) along a latitudinal gradient in Mexico. *Global Ecology Biogeography* **5**:30-35.
60. Rzedowski, J. (1978). Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D. F., México.
61. SAS (1995). JMP statistics and graphics guide. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
62. Schlichting, C. D y D. A. Levin.. (1986). Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biological Journal of the Linnean Society* **29**:37-47.
63. Schoettle, a. W. and S. G. Rochelle. (2000). Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae) a bird dispersed pine, across a range of elevations. *American Journal of Botany* **87**:1797-1806.
64. Statsoft. (1998). STATISTICA for Windows. Manual version 6.0. Statsoft, Tulsa, Oklahoma, U. S. A.
65. Stoll P. y B. Schmid. (1998). Plant foraging and dynamic competition between of *Pynus sylvestris* in contrasting light environments. *Journal of Ecology* **86**: 934-945.
66. Sultan, S. E. y Bazzaz. (1993).
67. Sultan, S. E. y H. G. Spenser. (2002). Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist* **160**(2): 1-13.
68. Taiz, L. y E. Zeiger. (2002). Plant physiology. 3ª edición. Editorial. Sinauer Associates. Sunderland, Masachusetts, USA. Pp. 690.
69. Tang, C. Q. y M. Oshawa. (1999). Altitudinal distributions of evergreen broad leaved tree and their leaf-size pattern a humid subtropical mountain Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology* **145**: 221-233.

70. Tovar-Sánchez, E. y K. Oyama. (2004). Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: Morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany* **91**(9):1352-1363.
71. Tsukaya, H. (2005). Leaf shape: genetic controls and environmental factors. *International Journal Development Biology* **49**:547-555.
72. Valencia-Avalos. S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad botánica de México* **75**:33-53.
73. Valladares, F., J. B. Skillman y R. W. Pearcy. (2000). Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany* **89**(8):1275-1284.
74. Velásquez-Rosas, N., J. Meave y S. Vázquez. (2002). Elevational variation of leaf traits in Montane rain forest tree species at Chinantla southern México. *Biotropica* **34**:534-546.
75. Volis, S., S. Mendlinger, y D. Ward. (2002). Adaptive traits of wild barley plants of Mediterranean and desert origin. *Oecologia* **133**: 131-138.
76. Zar, J. H. (1999). Biostatistical analysis. 4^a edición. Editorial. Prentice Hall. Englewood Cliff, New Jersey, USA.
77. Zavala, C. F. (1995). Encinos y Robles: notas fitogeográficas. Universidad Autónoma de Chapingo, México.
78. Zavala, C. F. (2003). Identificación de encinos de México. 2^a edición. Editorial Universidad Autónoma Chapingo, México.

79. Zwieniecki, M. A., P. J. Melcher, C. K. Boyce, L. Sack y N. M. Holbrook. (2002).
Hydralulica architecture of leaf venation in *Laurus nobilis* L. *Plant, Cell and Environment* **25**: 1445-1450.

9. GLOSARIO

Alometría: Estudia cómo dependen ciertas magnitudes (energía consumida, superficie de la piel, la forma, estructura y dinámica foliar o floral) con el tamaño de un árbol.

Análisis de componentes principales (ACP): Es una técnica estadística de la síntesis o reducción de la dimensión (número de variables). Es decir, ante un banco de datos con muchas variables, el objetivo será reducirlas a un menor número perdiendo la menor cantidad de información posible.

Análisis discriminante (AD): Es una técnica estadística apropiada cuando la variable dependiente es categórica (nominal o no métrica) y las variables independientes son métricas.

Elementos de vaso: Células que forman una tráqueida o vaso uniéndose por los polos mediante amplias perforaciones que afectan tanto a la pared secundaria como a la primaria. Suelen tener un gran diámetro y estar cubiertas de puntos.

Error estándar (Muestral o de estimación): Es la diferencia entre un estadístico y su parámetro correspondiente. Es una medida de la variabilidad de las estimaciones de muestras repetidas en torno al valor de la población, nos da una noción clara de hasta dónde y con qué probabilidad una estimación basada en una muestra se aleja del valor que se hubiera obtenido por medio de un censo completo. Siempre se comete un error, pero la naturaleza de la investigación nos indicará hasta qué medida podemos cometerlo (los resultados se someten a error muestral e intervalos de confianza que varían de muestra a muestra). Varía según se calcule al principio o al final. Un estadístico será más preciso en cuanto y tanto su error es más pequeño. Podríamos decir que es la desviación de la distribución muestral de un estadístico y su fiabilidad.

Estadística multivariada: Es una herramienta para analizar datos de campo que contienen un elevado número de variables y de unidades de muestreo.

Estadístico. Los datos o medidas que se obtienen sobre una muestra y por lo tanto una estimación de los parámetros.

Fenotipo: es cualquier total de la apariencia física y constitución, o una manifestación específica de un determinado rasgo, como el tamaño o el color de ojos; esto varía entre los diferentes individuos. El fenotipo está determinado, en cierta medida por el genotipo, o por la identidad de los alelos, los cuales, individualmente, cargan una o más posiciones en los cromosomas. Algunos fenotipos están determinados por los múltiples genes, y además influenciados por factores del medio. De esta manera, la identidad de uno, o de unos pocos alelos conocidos, no siempre permite una predicción del fenotipo.

Filotaxia: Disposición de las hojas sobre el tallo o en las ramas.

Floema: tejido vegetal encargado del transporte de una solución de sacarosa y otras muchas sustancias orgánicas, conocida tradicionalmente como savia elaborada.

Heliofílico: Organismos o comunidades de plantas que requieren mucha luz solar para su óptimo desarrollo.

Hoja o lámina: La hoja es un órgano con crecimiento lateral y externo a la axila del tallo el cual es comúnmente el órgano fotosintético primario y que tiene como segunda función la transpiración.

Nivel de Confianza: Probabilidad de que la estimación efectuada se ajuste a la realidad. Cualquier información que queremos recoger está distribuida según una ley de probabilidad (Gauss o Student), así llamamos nivel de confianza a la probabilidad de que el intervalo construido en torno a un estadístico capte el verdadero valor del parámetro.

Pecíolo: Es el rabillo que une la lámina de una hoja a su base foliar o al tallo. El pecíolo puede ser una característica determinante para la identificación de la planta.

Plasticidad fenotípica: Es la capacidad de un organismo de producir fenotipos diferentes en respuesta a cambios en el ambiente.

Prueba de Tukey: Es una herramienta estadística que se utiliza frecuentemente para probar la hipótesis nula respecto a la igualdad de todos los posibles pares de medias del tratamiento o estudio.

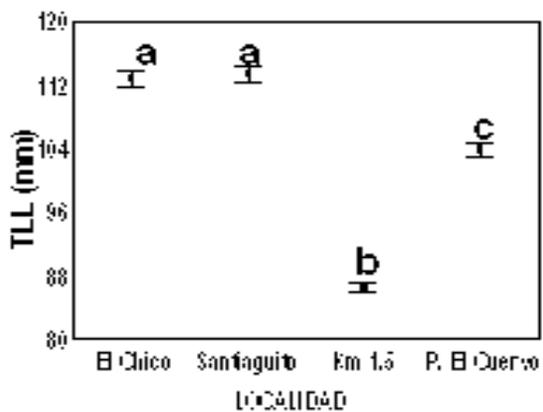
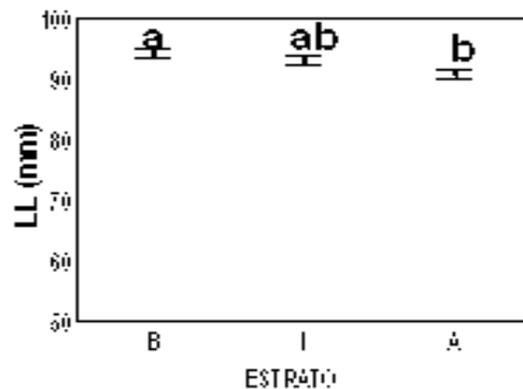
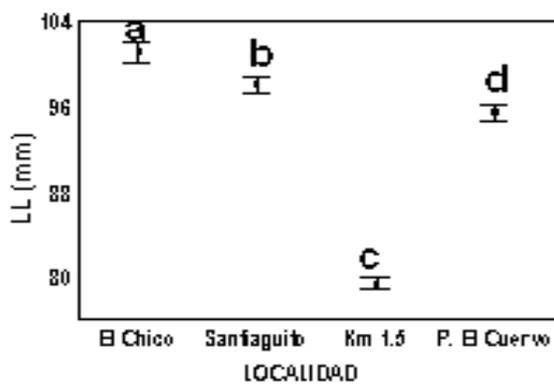
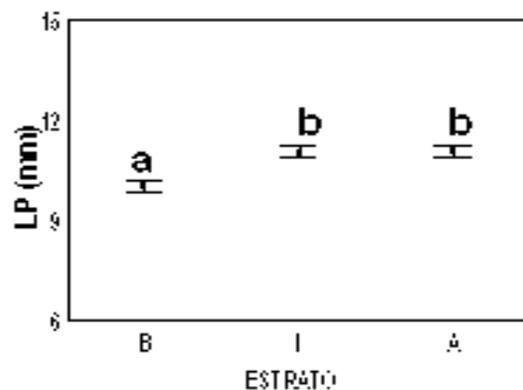
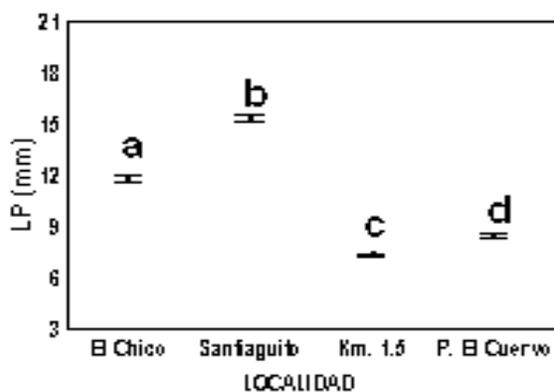
Tejido mesófilo: Es el tejido fundamental de la hoja, constituye el tejido fotosintético. En la mayoría de las dicotiledóneas se presenta en el mesófilo dos tipos de parénquima: de empalizada y esponjoso

Traqueida: Célula conductora alargada, fusiforme, no perforada. Considerada como primitiva en cuanto a elemento conductor. Las gimnospermas solo tienen traqueidas.

Xilema: el tejido vegetal especializado en el transporte de agua y sales minerales desde las raíces al resto de la planta.

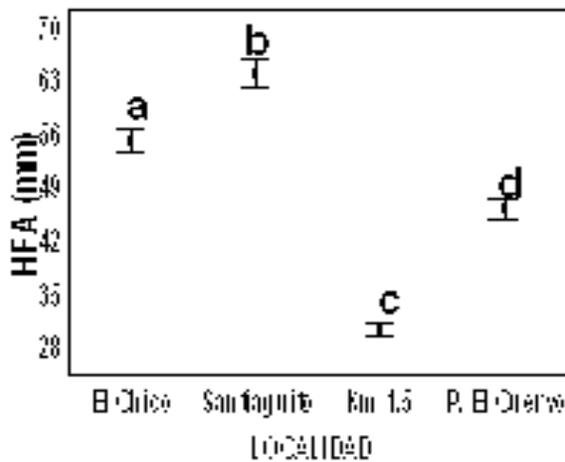
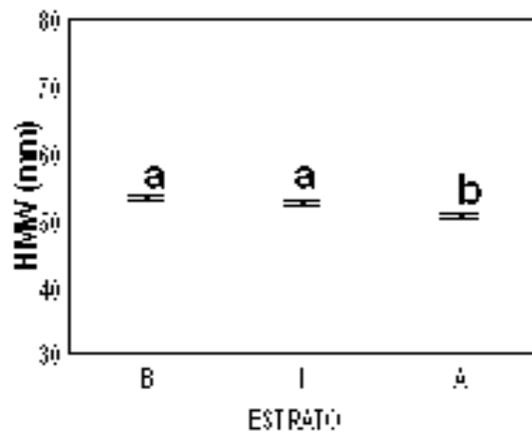
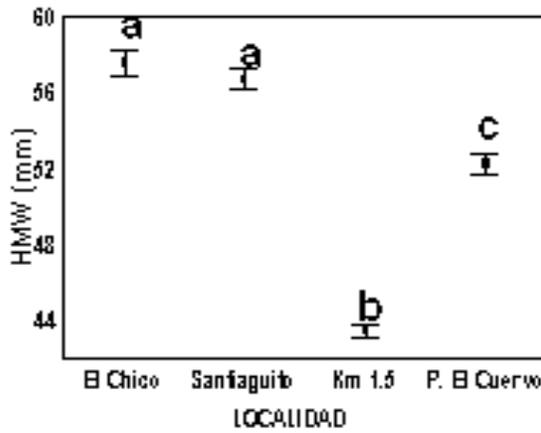
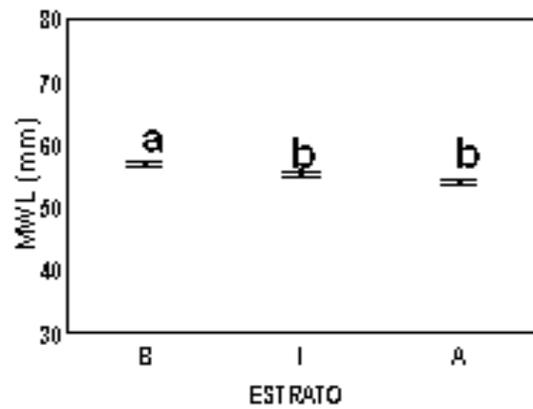
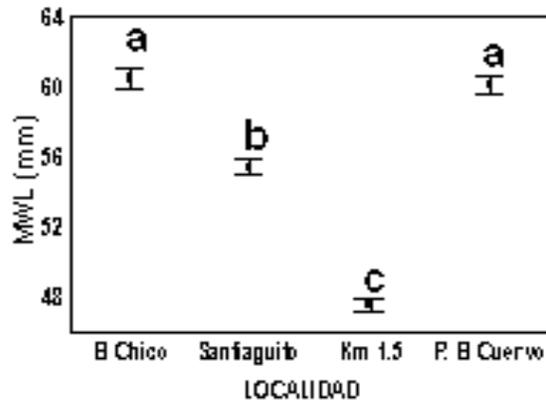
10. ANEXOS

10.1 ANEXO I. Pruebas de Tukey. Efecto de la localidad y del estrato en cada uno de los caracteres de acuerdo con la prueba de ANOVA de una vía, letras distintas representan diferencias significativas con $p < 0.05$



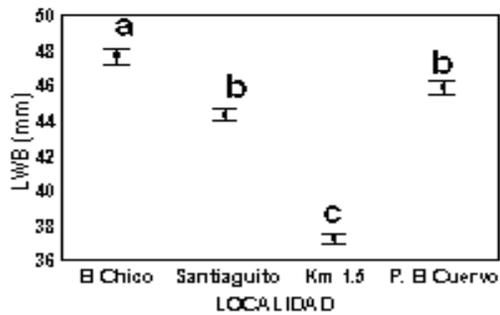
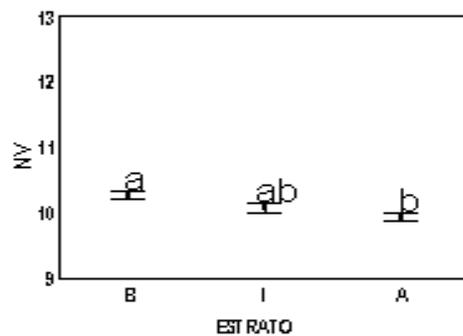
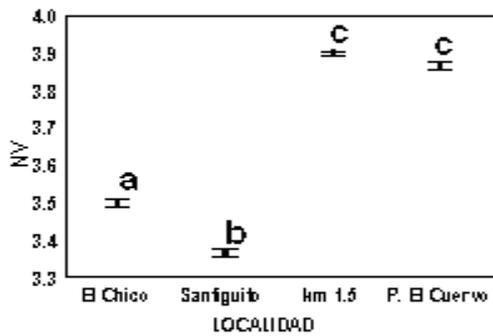
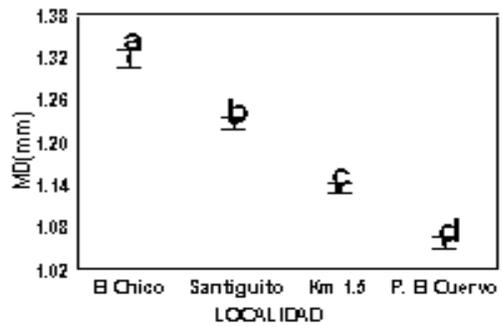
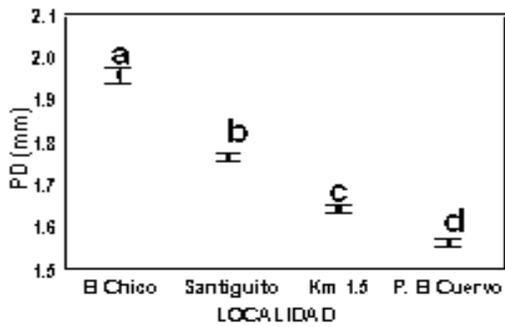
■ Media \pm Error estándar

Continuación anexo I. Prueba de Tukey por localidad y estrato de los caracteres que fueron significativos de la prueba de ANOVA, con $p < 0.05$



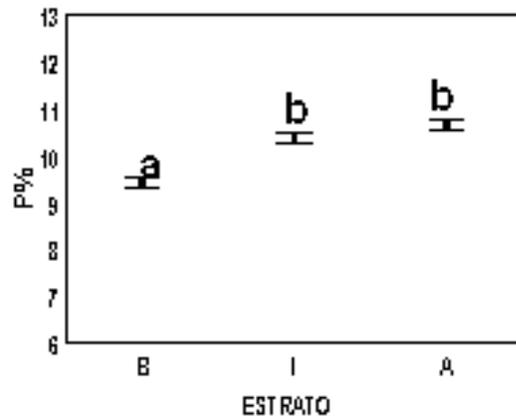
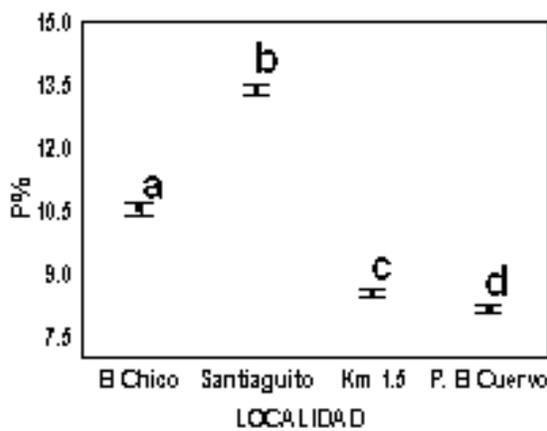
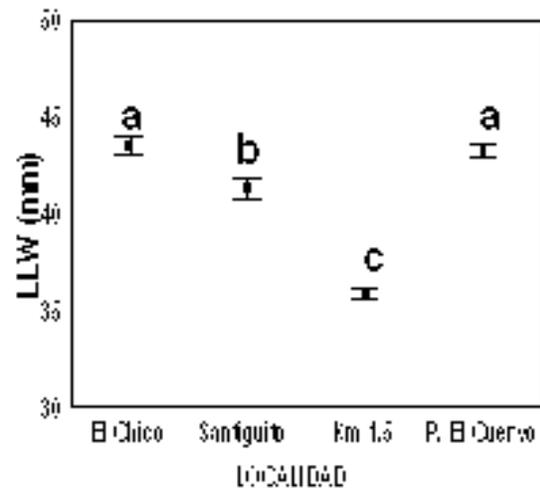
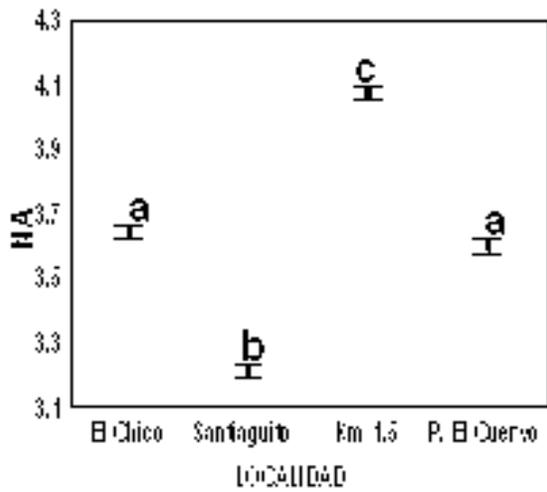
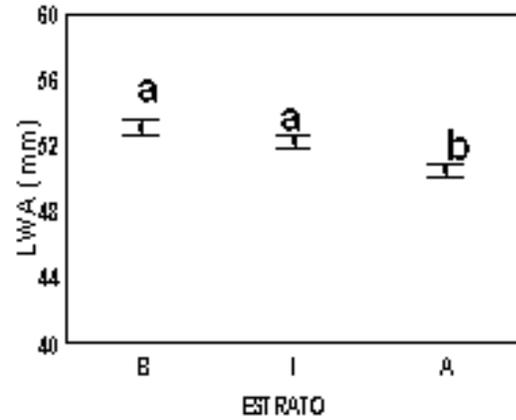
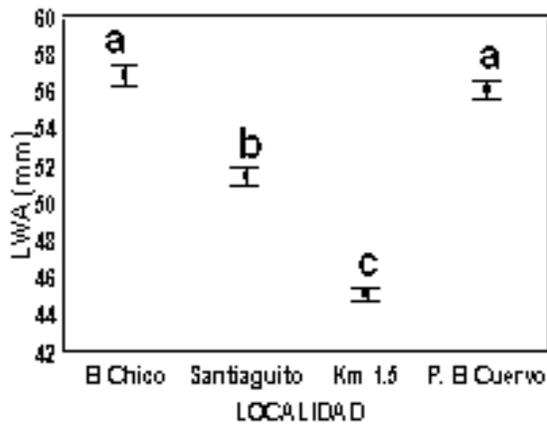
■ Media $\bar{x} \pm \text{Error estándar}$

Continuación anexo I. Prueba de Tukey por localidad y estrato de los caracteres que fueron significativos de la prueba de ANOVA, con $p < 0.05$



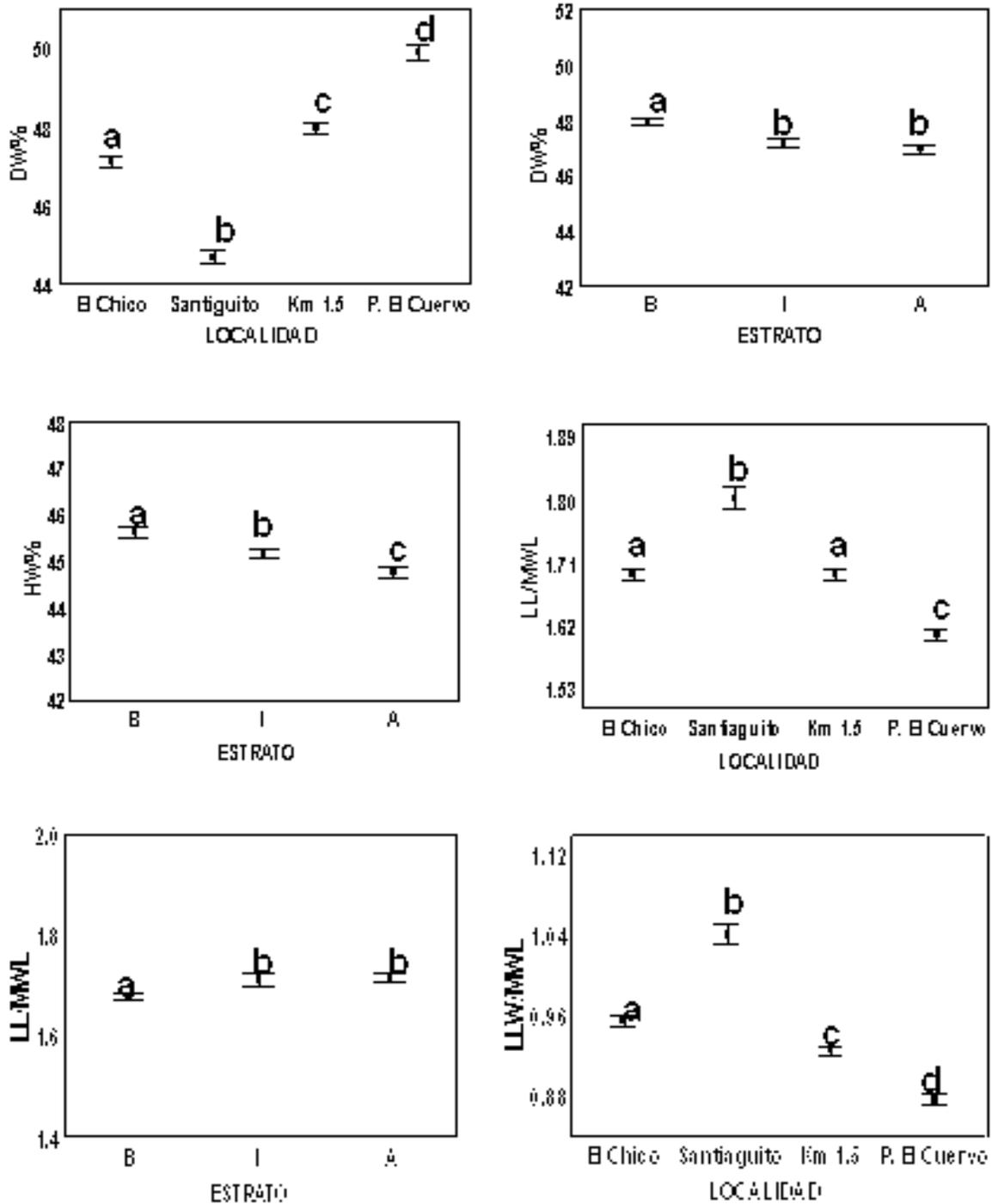
■ Media \pm Error estándar

Continuación anexo I. Prueba de Tukey por localidad y estrato de los caracteres que fueron significativos de la prueba de ANOVA, con $p < 0.05$



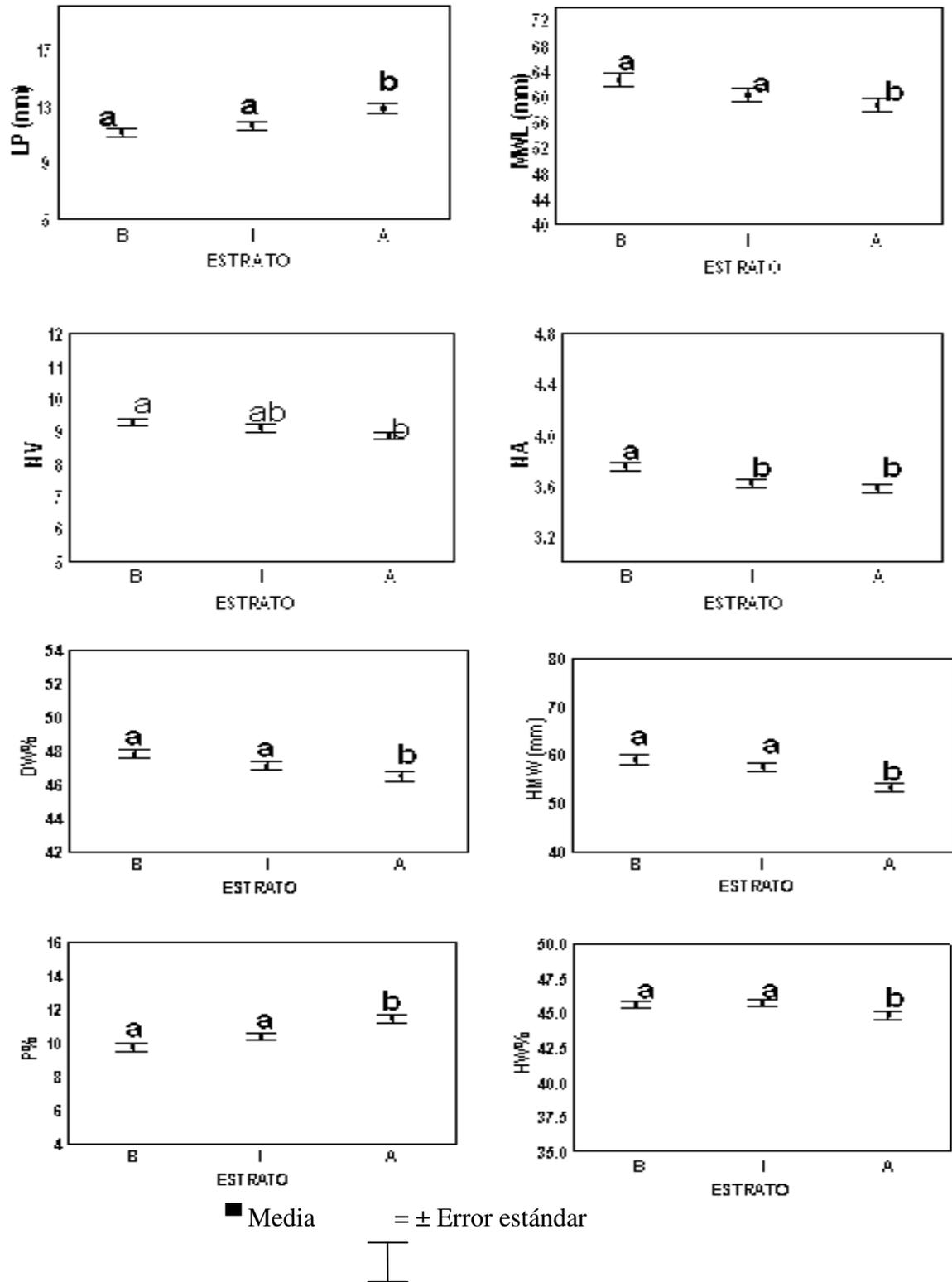
■ Media \pm Error estándar

Continuación anexo I. Prueba de Tukey por localidad y estrato de los caracteres que fueron significativos de la prueba de ANOVA, con $p < 0.05$

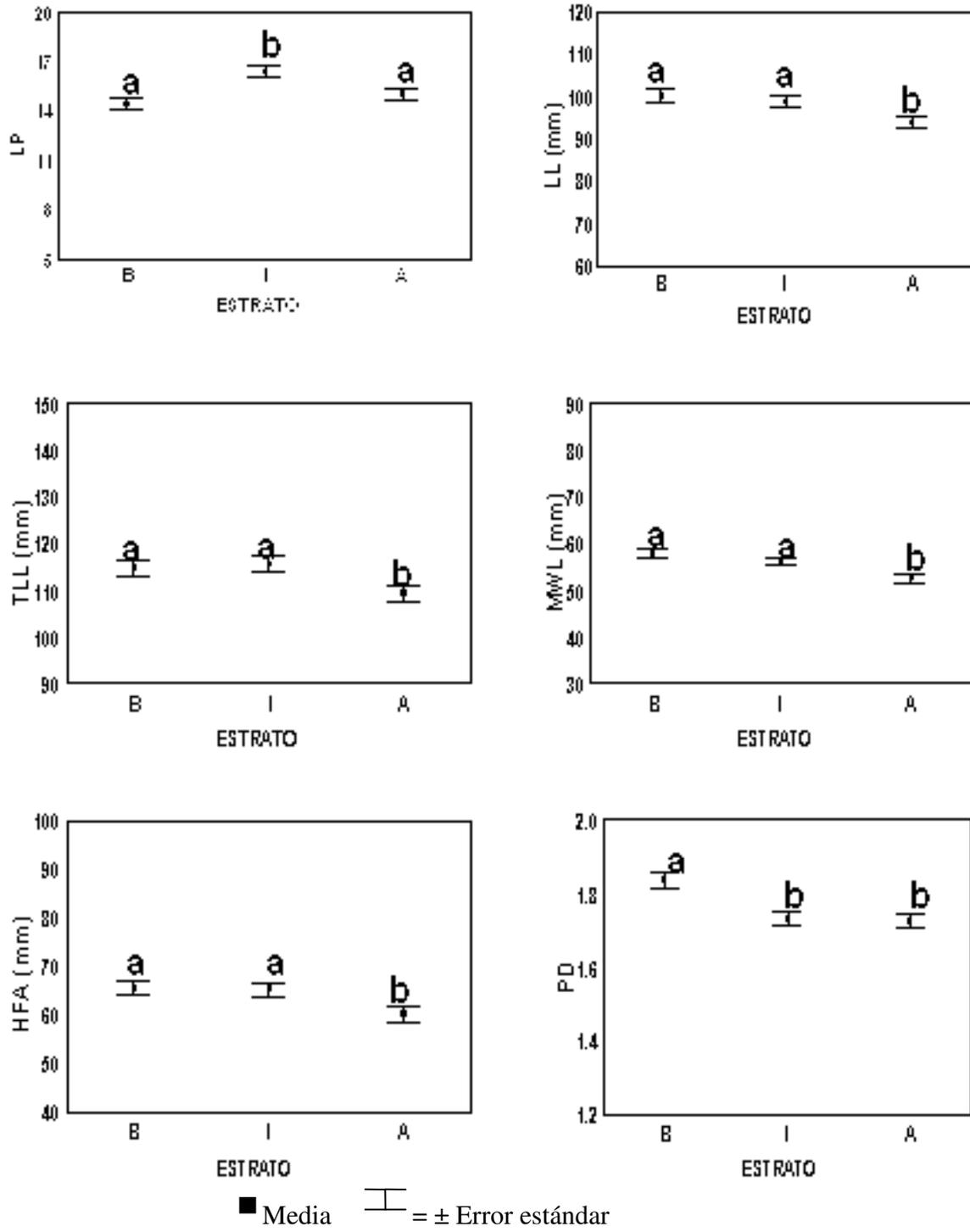


■ Media |± Error estándar

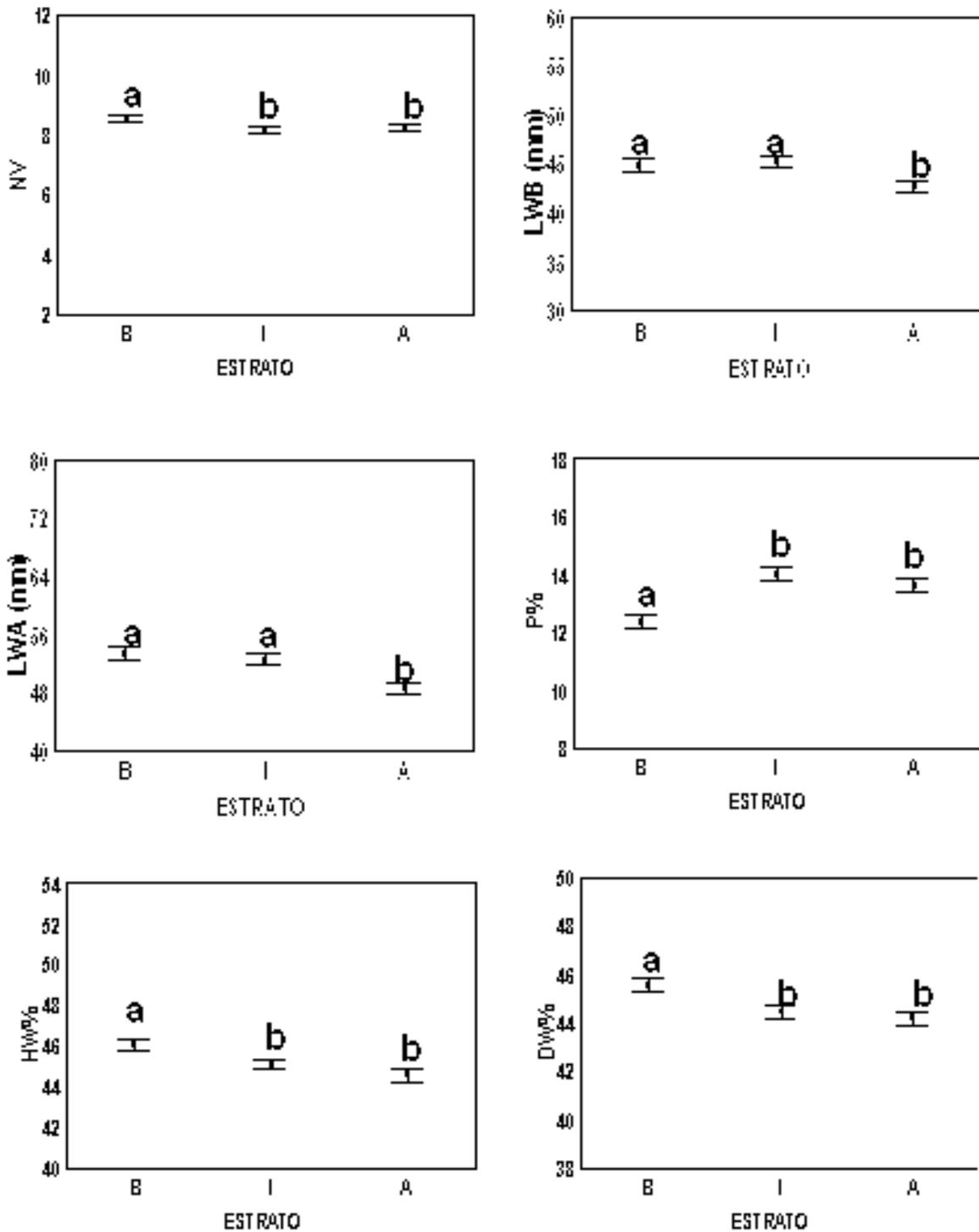
10.2 ANEXO II. Prueba de Tukey de la localidad de El Chico por estratos, letras distintas denotan diferencias significativas ($p < 0.05$).



10.3 ANEXO III. Prueba de Tukey de la localidad de Santiaguito por estratos, letras distintas denotan diferencias significativas ($p < 0.05$).



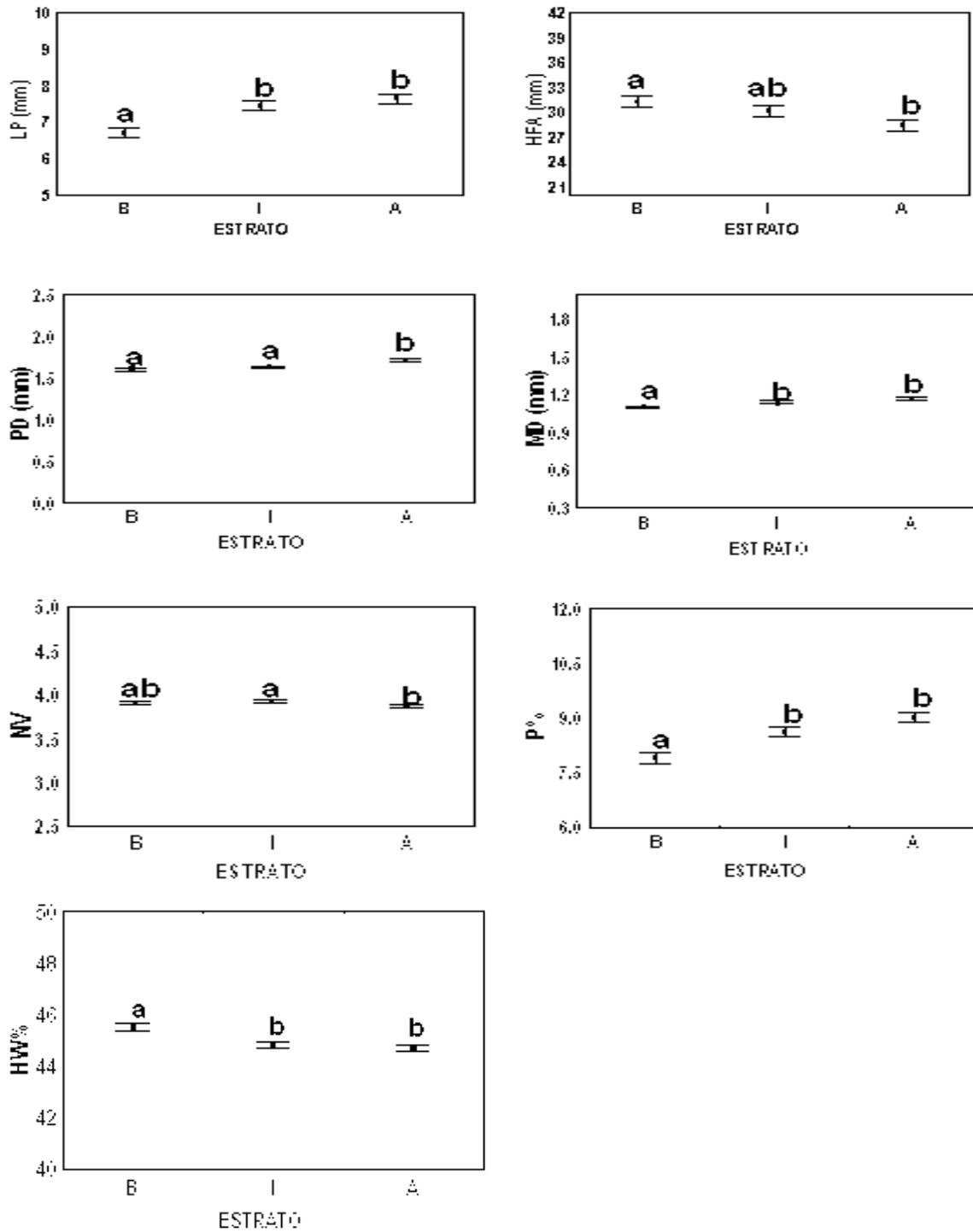
Continuación del Anexo III. Prueba de Tukey de la localidad de Santiaguito por estratos, letras distintas denotan diferencias significativas ($p < 0.05$).



■ Media \pm Error estándar

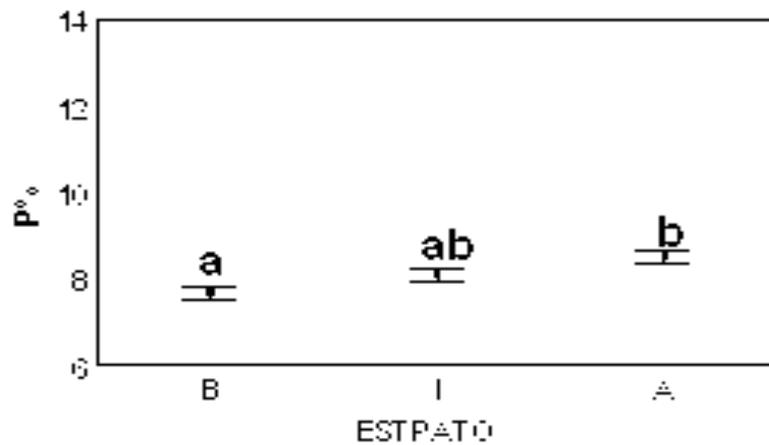
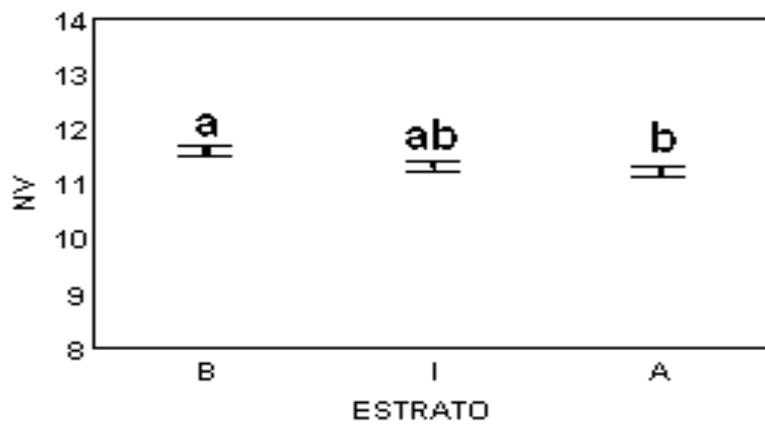
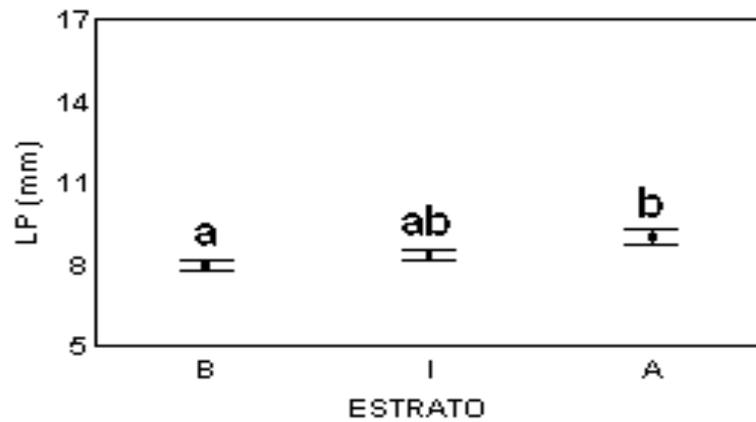
10.4 ANEXO IV. Prueba de Tukey por estrato de la localidad de San Cayetano (Km 1.5)

letras distintas denotan diferencias significativas ($p < 0.05$).



■ Media \pm Error estándar

10.5 ANEXO V. Prueba de Tukey por estrato de la localidad Peña “El Cuervo” letras distintas denotan diferencias significativas ($p < 0.05$).



■ Media \pm Error estándar