



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN BOTÁNICA

Variaciones morfo-anatómicas de seis especies a lo largo de un gradiente altitudinal en el Cerro Tláloc, Estado de México

Mayte Stefany Jiménez Noriega

TESIS

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

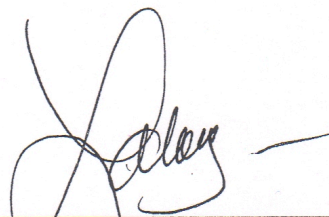
2014

La presente tesis titulada: "Variaciones morfo-anatómicas de seis especies a lo largo de un gradiente altitudinal en el Cerro Tláloc, Estado de México" realizada por el alumno: MAYTE STEFANY JIMÉNEZ NORIEGA bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS
BOTÁNICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



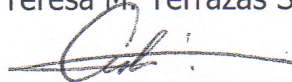
Dr. Lauro López Mata

DIRECTORA DE TESIS



Dra. Teresa M. Terrazas Salgado

ASESOR



Dr. Arturo Sánchez González

ASESOR



Dra. Heike Vibrans Lindemann

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Abril de 2014

Agradecimientos:

A los millones de mexicanos (as) que pagan impuestos, quienes, a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y el Colegio de Postgraduados, han financiado parte de mi formación.

A los miembros de mi Consejo Particular

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado por la dedicación y paciencia para la realización de este trabajo.

Al Dr. Lauro López Mata, por su apoyo y consejos para mi formación durante mi estancia en el Colegio de Postgraduados.

Y al Dr. Arturo Sánchez González y Dra. Heike Vibran, por las numerosas aportaciones realizadas, que enriquecieron este trabajo.

A mis amigo(a) s; Sandra, Judith, Citlalli, Pedro e Israel. Colpos: Rosa y Vianey. En memoria de Jacqueline Orozco.

Dedico esta tesis a:

Mi madre Silvia Noriega Morales

Mi padre José Francisco Jiménez Rosales

Mis sobrinas Zarah y Mariana Trujillo Salazar, Esperanza y Camila Jiménez.

Mi hermano: Dorian Jonathan Jiménez Noriega.

Mis abuelas Virginia Morales y Rina Jiménez.

Y con especial cariño a Gumercindo H. De la Cruz Guzmán

Contenido

Resumen	8
Capítulo 1	10
Introducción	10
Introducción	11
Antecedentes	13
Objetivo general	17
Objetivos particulares	17
Materiales y método	17
Capítulo 2	22
Morfología y anatomía de la hoja	22
Resultados	23
Características morfológicas	23
Variación morfológica a lo largo del gradiente altitudinal	24
Anatomía foliar	27
Variación anatómico foliar a lo largo del gradiente altitudinal	34
Discusión	43
Capítulo 3	47
Anatomía de la madera	47
Anatomía de madera	48
Variación anatómica de la madera	61
Discusión	69
Importancia de las descripciones anatómicas de hoja y madera	74
Conclusiones de la morfología, hoja y la madera de las especies estudiadas en el gradiente altitudinal del Cerro Tláloc, Estado de México	75
Literatura citada	77

LISTA DE FIGURA

Figura 1. Formas de vida de las seis especies estudiadas a lo largo del gradiente altitudinal en el cerro Tlálloc, Estado de México.	25
Figura 2. Hojas simples: a, <i>Ribes ciliatum</i> ; c, <i>Symphoricarpos microphyllus</i> ; e, <i>Geranium seemannii</i> ; Hojas compuestas: b, <i>Lupinus montanus</i> ; d, <i>Alchemilla procumbens</i> ; f, <i>Acaena elongata</i>	26
Figura 3. Sección transversal de la hoja de <i>Geranium seemannii</i>	28
Figura 4. Sección transversal de la hoja de <i>Alchemilla procumbens</i>	29
Figura 5. Sección transversal de la hoja de <i>Lupinus montanus</i>	30
Figura 6. Sección transversal de la hoja de <i>Ribes ciliatum</i>	31
Figura 7. Sección transversal de la hoja de <i>Acaena elongata</i>	32
Figura 8. Sección transversal de la hoja de <i>Symphoricarpos microphyllus</i>	33
Figura 9. Variación del ancho de la hoja a lo largo del gradiente altitudinal.	34
Figura 10. Variación de la epidermis adaxial en tres especies.	35
Figura 11. Variación del índice estomático de las seis especies estudiadas en el gradiente altitudinal.	37
Figura 12. Variación del número de células epidérmicas para las seis especies estudiadas a lo largo del gradiente altitudinal.	38
Figura 13. <i>Acaena elongata</i> , cortes transversal de la madera del tallo.	51
Figura 14. <i>Acaena elongata</i> , cortes tangencial de la madera del tallo.	52
Figura 15. <i>Symphoricarpos microphyllus</i> , cortes transversal de la madera del tallo.	53
Figura 16. <i>Symphoricarpos microphyllus</i> , cortes tangenciales de la madera del tallo.	54
Figura 17. <i>Lupinus montanus</i> , cortes transversales de la madera del tallo.	55
Figura 18. <i>Lupinus montanus</i> , cortes tangenciales de la madera del tallo.	56
Figura 19. <i>Ribes ciliatum</i> , cortes transversales de la madera del tallo.	57
Figura 20. <i>Ribes ciliatum</i> , cortes tangenciales de la madera.	58
Figura 21. <i>Geranium seemannii</i> , cortes transversales de la madera del tallo.	59
Figura 22. <i>Alchemilla procumbens</i> , cortes transversales del tallo.	60
Figura 23. Variación del diámetro de los vasos de la madera temprana de dos especies a lo largo del gradiente altitudinal.	61
Figura 24. Variación del diámetro de los vasos de madera tardía de las seis a lo largo del gradiente altitudinal.	62
Figura 25. Variación de la longitud de los elementos traqueales y fibras de las seis especies a lo largo del gradiente altitudinal.	64
Figura 26. Variación en el número de vasos/mm ² de las seis especies a lo largo del gradiente altitudinal.	65
Figura 27. Variación de los radios de cuatro especies a lo largo del gradiente altitudinal.	66

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Síntesis de los caracteres anatómicos de la madera que se ven afectados por la altitud.....	16
Cuadro 2. Sitios de recolecta y especies recolectadas por sitio a lo largo del gradiente altitudinal Cerro Tláloc, Estado de México.....	18
Cuadro 3. Valores de la media y desviación estándar de la longitud (cm) de las seis especies en el gradiente altitudinal en el cerro Tláloc, Estad de México.....	26
Cuadro 4. Valores de la media para área foliar y peso seco de las seis especies a lo largo del gradiente altitudinal en el cerro Tláloc.....	27
Cuadro 5. Carácter anatómico epidermis abaxial y adaxial.....	36
Cuadro 6. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica, Punto de marchitez permanente. <i>Alchemilla procumbens</i>	40
Cuadro 7. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica, Punto de marchitez permanente. <i>Symphoricarpos microphyllus</i>	41
Cuadro 8. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica, Punto de marchitez permanente. <i>Lupinus montanus</i>	41
Cuadro 9. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica, Punto de marchitez permanente. <i>Acaena elongata</i>	42
Cuadro 10. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica, Punto de marchitez permanente. <i>Geranium seemannii</i>	42
Cuadro 11. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica, Punto de marchitez permanente. <i>Ribes ciliatum</i>	42
Cuadro 12. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica. <i>Symphoricarpos microphyllus</i>	66
Cuadro 13. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica. <i>Acaena elongata</i>	67
Cuadro 14. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica. <i>Alchemilla procumbens</i>	67
Cuadro 15. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica. <i>Lupinus montanus</i>	68
Cuadro 16. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica. <i>Geranium seemannii</i>	69
Cuadro 17. Regresión múltiple por paso (stepwise) de las variables altitud, cobertura de luz, Materia orgánica. <i>Ribes ciliatum</i>	69

Resumen

Las condiciones ambientales asociadas a gradientes altitudinales inducen modificaciones de las características morfo-anatómicas de las especies que ahí se encuentran. Las variaciones morfo-anatómicas en regiones intertropicales han sido poco documentadas. Se espera que los patrones relacionados con estos gradientes altitudinales serán similares a aquellos registrados en regiones fuera de la zona intertropical. Se estudiaron seis especies (*Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*, *Lupinus montanus*, *Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus*) que se distribuyen en el gradiente altitudinal del Cerro Tláloc, Estado de México con el objetivo de reconocer y evaluar las modificaciones morfo-anatómicas asociadas al gradiente. Se recolectaron tres plantas/especie/sitio y se prepararon con la microtecnia convencional. Los caracteres cuantitativos se sometieron a análisis de varianza y de regresión múltiple. Los resultados indican que las especies tienen tres formas de vida (criptófita, hemicriptófita y fanerófita). Las hemicriptófitas y fanerófitas redujeron su talla a mayor altitud. A nivel de anatomía foliar únicamente *R. ciliatum* disminuyó en el mesofilo como ha sido registrado por otros autores. La epidermis adaxial presentó diferencias significativas entre los sitios, pero con tendencias opuestas en las especies, además de disminuir o aumentar, en los extremos del gradiente dependiendo de la especie. Para el área foliar y el peso seco de la hoja hubo diferencias significativas, pero tampoco había tendencias claras con respecto al gradiente. La altitud explicó parte de la variación para el ancho del mesofilo en *A. procumbens*, *G. seemannii*, *L. montanus* y *R. ciliatum*. En la madera el diámetro de los vasos disminuyó en los sitios de mayor altitud a excepción de *A. elongata*, en la que aumento. La densidad de vasos fue la variable más sensible al gradiente altitudinal. La altitud explicó los cambios anatómicos en la madera de *S. microphyllus*, mientras que en las otras cinco especies fueron la cobertura, la materia orgánica y la altitud. Se concluye que cada especie tiene modificaciones propias, pero que algunos caracteres de la hoja y la madera presentan una respuesta similar al gradiente altitudinal de otras especies fuera de los subtrópicos. A diferencia de otras investigaciones, los caracteres anatómicos de las especies analizadas tienden a disminuir en tamaño, pero no lo hacen gradualmente, sino hacia los extremos del gradiente, o sea, tienen un comportamiento bimodal, posiblemente relacionado con cambios en la vegetación del dosel.

Palabras clave: anatomía, morfología, variación, gradientes altitudinales, madera

Abstract.

Environmental conditions associated with altitudinal gradients induce morpho-anatomical changes in species distributed along these gradients. However, the morpho-anatomical variation in species distributed along altitudinal gradients in the inter-tropical regions is poorly documented. We expect that the patterns associated to altitudinal gradients to be similar to those recorded in regions outside the intertropics. Six species (*Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*, *Lupinus montanus*, *Ribes ciliatum*, and *Symphoricarpos microphyllus*) distributed along the altitudinal gradient at Cerro Tlaloc in Sierra Nevada, State of Mexico, Mexico, were studied with the aim to recognize and evaluate the morpho-anatomical changes associated to the altitudinal gradient. Three plants per species per site were collected and prepared with conventional microtechniques. Quantitative characters were subjected to analysis of variance and multiple regressions. The results showed that the species studied belonged to three life forms (cryptophyte, hemicryptophyte and phanerophyte). The hemicryptophytes and phanerophytes reduced their size at higher altitudes. In terms of leaf anatomy only *R. ciliatum* decreased in its mesophyll size as it has been recorded by other authors. The adaxial epidermis showed significant differences ($P < 0.05$) between sites, but with opposite tendencies in the species as well as decreasing or increasing. Leaf area and leaf dry weight also showed significant differences, but without a clear trend in relation with the gradient. Altitude predicted part of the variation in the mesophyll width of *A. procumbens*, *G. seemannii*, *L. montanus*, and *R. ciliatum*. For wood, vessel diameter decreased towards higher altitudes except for *A. elongata*, in which it increased. Vessel density was the most sensitive character to the altitudinal gradient. The altitude explained most of the anatomical changes in the wood of *S. microphyllus*, while in the other five species vegetation cover and soil organic matter also contributed to explain wood variation. In conclusion, each species has its own modifications, but some leaf and wood characters showed a similar response to altitude as other species outside the subtropics region. Unlike other studies, the anatomical characters of most species studied tend to decrease in size, but not gradually, instead they decreased towards the lowest or highest sites of the gradient; that is, they have a bimodal behavior, possibly related to changes in the canopy vegetation.

Keywords: anatomy, morphology, altitude, variation, altitudinal gradients, wood

Capítulo 1

Introducción

Introducción

El clima determina la distribución de especies; éste varía con gradientes altitudinales (Cavieres y Piper, 2004). La alta radiación, las bajas temperaturas en el aire y en el suelo y el déficit hídrico son factores que inducen modificaciones morfo-anatómicas en las plantas (Molina-Montenegro, 2008; Molina-Montenegro y Cavieres, 2010). Las modificaciones de las plantas en su estructura pueden ser muy variadas y pueden afectar sus diferentes órganos, principalmente en raíces, tallos y hojas.

Las variaciones de las hojas expuestas al sol, reflejan la expresión de su plasticidad en respuesta a la radiación fotosintéticamente activa. Pero la expresión de la plasticidad foliar en la naturaleza no se puede atribuir a un solo factor, sino que es producto de la interacción múltiple de éstos (De Casas *et al.*, 2007).

Las plantas que presentan un ciclo de vida anual y se encuentran a grandes altitudes tienen un crecimiento rápido y alta resistencia al congelamiento nocturno, mientras que las perennes tienen crecimiento lento, exhiben tallos columnares o ramificados que se originan de brotes subterráneos y no están expuestos al congelamiento diario (Briceño *et al.*, 2000).

De manera general, se ha observado que a mayor altitud se incrementan la densidad estomática y el grosor de la hoja, mientras que el área foliar disminuye. Se debe a que en las zonas de alta-montaña la radiación es mayor y la temperatura es baja, lo que produce un exceso de absorción de energía, por lo que la fotosíntesis disminuye. Este exceso de energía no puede ser utilizado por la planta y se produce un desbalance energético (Molina-Montenegro y Cavieres, 2010).

A nivel de género son diversas las investigaciones sobre la variación anatómica de caracteres cuantitativos de la madera en diferentes latitudes (Van de Oever *et al.*, 1981; Arias y Terrazas, 2004; Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2006; Romero-Chávez *et al.*, 2010) y en menor número en gradientes de altitud (Van de Oever *et al.*, 1981; Carlquist, 1994; Briceño *et al.*, 2000; Arias y Terrazas, 2004; Lens *et al.*, 2004; Yaman, 2006; Motomura *et al.*, 2007; Yaman, 2008; Noshiro *et al.*, 2010; Pourtahmasi *et al.*, 2011). De estos pocos conciernen a especies con una distribución amplia en gradientes altitudinales, y las plantas suelen tener su límite de distribución a la mitad del mismo siendo reemplazadas por especies que pueden ser o no del mismo género. Este reemplazo enmascara así la posible continuidad del comportamiento de las especies en el gradiente en donde un mismo taxón soporte

las variaciones del clima; por lo que no se podría atribuir que la variación de los caracteres anatómicos este dada por el aumento de la altitud sino por lo que en si conlleva a que sean diferentes especies. Aunado a ello, la escasez de trabajos en zonas alpinas y subalpinas de montaña en el trópico o subtrópico, impiden reconocer las adaptaciones que en estos lugares existen por la variación climática principalmente de temperatura y humedad, que podrían significar un avance importante para entender la relación estructura-función (Carlquist, 1977). En este contexto el objetivo del presente trabajo fue evaluar y comparar las variaciones morfo-anatómicas de seis especies de plantas vasculares (*Acaena elongata* L., *Alchemilla procumbens* Rose, *Geranium seemannii* Peyr, *Lupinus montanus* Kunth, *Ribes ciliatum* Bonpl. ex Roem. & Schult. y *Symphoricarpos microphyllus* Kunth) con una distribución amplia, previamente definida, a lo largo de un gradiente altitudinal en el cerro Tlálóc, Estado de México (Sánchez-González y López-Mata, 2003), con un intervalo de 1,003 metros.

El presente estudio está estructurado en tres partes. En la primera, capítulo 1, se concentra el resumen, introducción, antecedentes y los materiales y métodos que fueron empleados en el desarrollo de los capítulos subsecuentes y que a continuación se describen.

En la segunda parte (morfología y hoja), que corresponde al capítulo 2, se clasifican las especies de acuerdo a las formas de vida de Raunkiaer, se revisan las características morfológicas de la hoja y se presenta una descripción de la lámina foliar para cada una de las especies (*Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*, *Lupinus montanus*, *Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus*). Se evalúa y discute la variación morfológica (tamaño, área foliar y el peso seco foliar), así como ocho caracteres anatómicos cuantitativos de la lámina en relación al aumento de la altitud, por medio de análisis de varianza y análisis de regresión múltiple por pasos.

En la tercera parte, capítulo 3, se describe la anatomía de la madera de las mismas seis especies y se analiza la variación de los vasos (diámetro radial y tangencial de la madera tardía y madera temprana y número de vasos/mm²), la longitud de los elementos de vaso, fibras y traqueidas cuando están presentes y la altura y anchura de los radios; así como número de radios/mm a través de regresión múltiple para cada especie. Además, se incluye la discusión de los caracteres cuantitativos de la madera, la discusión general y las conclusiones del trabajo.

Antecedentes

En zonas montañosas se observan cambios en la distribución de las especies de plantas, presumiblemente relacionadas con la heterogeneidad del ambiente debido al relieve (Méndez, 2007). La exposición de laderas así como la cota altitudinal son importantes para la determinación de condiciones microclimáticas a lo largo de gradientes altitudinales (Guerrero-Campo *et al.*, 1999). También la actividad biológica del suelo está relacionada con parámetros climáticos, así como el tipo de cobertura vegetal, cantidad y calidad del suelo (Mogollón y Martínez, 2010). Dentro de los factores climáticos que más influyen en los gradientes altitudinales de zonas tropicales de acuerdo a Cavières y Piper (2004), está la temperatura, que es crítica para la formación de nuevas células y tejidos. Estos cambios ecofisiológicos no solo causan un recambio de especies, sino también variación de la morfología y anatomía dentro de las mismas.

Morfología. La morfología de las especies que se distribuyen a lo largo de gradientes altitudinales se ha estudiado en diversos trabajos. Por ejemplo, se han reportado reducciones en la longitud y diámetro de los elementos de vaso en *Lupinus eromonos*, debido a la disminución en el tamaño de la planta en altitudes de 4,200 m. *L. meridanus*, que se encuentra entre los 2,200 y 3,000 m. produce tallos fistulosos por el rompimiento de la médula que sugiere una gran velocidad de crecimiento de la planta. De manera general, en las especies de *Lupinus*, el tamaño de la lámina foliar claramente separa las plantas que crecen en áreas por debajo de los 3,000 m (sin congelamiento nocturno) de las que crecen a mayores altitudes, pues presentan una reducción en las láminas foliares como respuesta al estrés hídrico y a las bajas temperaturas (Briseño *et al.*, 2000).

En *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae) el diámetro de las rosetas aumenta significativamente con la altitud, al igual que el número de inflorescencias por individuo y la longitud de los tricomas. Adicionalmente, se menciona que existe crecimiento vertical a bajas altitudes y crecimiento horizontal a mayores altitudes como respuesta adaptativa a las condiciones frías de los ambientes de alta montaña. Esta especie se distribuye desde los 1,600 hasta los 3,400 m. (Cavières, 2000). En *Cecropia schreberiana* (Urticaceae) que habita zonas tropicales, Doria *et al.* (2010) registraron que la hoja reduce su tamaño y se vuelve más gruesa con el incremento en la altitud, lo que le confiere resistencia a la precipitación y al viento. Así mismo se reporta que a

mayor altitud hay un decremento en el área foliar específica dado por la temperatura, más que por la intensidad lumínica; mientras que la máxima difusión de la conductancia en la hoja depende de la luz y se correlaciona positivamente con la altitud, al igual que el contenido total de nitrógeno en especies con diferentes formas de vida (árboles, arbustos y herbáceas), en las zonas alpinas de Nueva Zelanda (Körner *et al.*, 2013).

Anatomía foliar. Las relaciones entre altitud y caracteres de la anatomía foliar muestran tendencia opuestas. Entre los primeros trabajos acerca de la respuesta de las plantas a gradientes altitudinales se encuentra el de *Espeletia schltzii* de Rada *et al.* (1987). Estos autores encontraron que conforme aumenta la altitud disminuye el grosor de la pared de la epidermis y el grosor del mesofilo. Pero, para zonas alpinas de ambientes tropicales, Carlquist (1994) hace referencia al engrosamiento de la pared de la epidermis así como del mesofilo, además menciona la presencia de hipodermis a mayor altitud debido a la posible acumulación de agua en la misma, para evadir el estrés hídrico.

En Venezuela, se trabajaron con tres especies de *Miconia* (Melastomataceae); dos de ellas, *M. latifolia* y *M. tinifolia*, presentan hojas típicamente xeromórficas con venación reticulada, cutícula gruesa, densidad estomática alta, epidermis de células pequeñas, hipodermis pluriestratificada y mesofilo compacto; se encuentran a una altitud de 3,500 m. *M. chionophylla*, que asciende por arriba de los 4,000 m, presenta hojas mesomórficas con mesofilo laxo, cutícula delgada, densidad estomática baja, células epidérmicas grandes y sin hipodermis. Ely *et al.* (2005b) atribuyen este comportamiento en *M. chionophylla* al hecho de que los individuos de la especie se encuentran en sitios sombreados y húmedos, asociados a los doseles de *Polylepis*, provocando microclimas favorables para esta especie; mientras que *M. latifolia* y *M. tinifolia* se encuentran creciendo en los bosques de páramo en un ambiente heliófilo. Aunque *M. chionophylla*, que tiene crecimiento procumbente, se encontró a una mayor altitud, las características anatómicas que presenta, no le permiten distribuirse ampliamente en el gradiente ya que está restringida a los bosques de *Polylepis*, mientras que *M. latifolia* y *M. tinifolia* cuyas hojas se consideran xeromórficas tienen una distribución más amplia, pero esta se limita a vegetación cerrada del páramo, asociada a su hábito arbóreo.

Distintas estructuras anatómicas de la hoja tales como el grosor y la pubescencia presentan modificaciones para hacer frente a las condiciones climáticas estresantes. A mayor altitud la longitud de los tricomas disminuye pero hay más densidad de estos, lo

que evita la incidencia de fotones (Molina-Montenegro, 2008). Además se han observado que los tricomas no glandulares de *Nepeta nuda* no se relacionan significativa con la altitud, pero si tendieron a disminuir en la superficie abaxial de la hoja en la población ubicada a 950 m, dado que a 1,480 m y 1,760 m, las plantas de esta especie se encontraban más expuestas a las radiaciones UV-B (Kofidis y Bosabalidis, 2008). En *Crocus sativa*, se registraron incrementos en el grosor de la cutícula, así como decrementos en el parénquima en empalizada a menor altitud (700 m), esto difiere con los individuos que se encontraban a los 1,400 m, dado que a los 700 m la zona era árida por lo que, el engrosamiento de la cutícula le confiere protección contra la pérdida de agua, a la vez que puede reducir la transpiración (Zarinkamar *et al.*, 2011).

Anatomía de la madera. Con este mismo enfoque de caracteres anatómicos que son sensibles a los gradientes altitudinales se encuentran los estudios de la madera que se sintetizan en el cuadro 1. En *Symplocos* disminuye el diámetro de los vasos, la longitud de los elementos de vaso y de las fibras con la altitud, y el número de vasos aumenta (Van den Oever *et al.*, 1981). Una tendencia similar se encontró en *Rhododendron arboreum* (Ericaceae), a excepción del diámetro de los vasos donde no hubo una correlación con la altitud (Noshiro *et al.*, 2010). También en *Ephedra pachyclada* reportaron una disminución en la longitud de los elementos de vaso, traqueidas y fibro-traqueidas conforme se incrementa la altitud (Motomura *et al.*, 2007). Estas tendencias anatómicas de la madera son consideradas como una adaptación a zonas secas. Se ha indicado además en *Juglans regia*, especie que se distribuye en la región occidental del Mar Negro en Turquía, una disminución en el índice de vulnerabilidad de la madera en relación al aumento de la altitud, así como un incremento en la tasa de xeromorfia (Yaman, 2008).

Los radios también presentan cambios que se relacionan con los gradientes altitudinales. Tal es el caso de los incrementos en la altura de los radios de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae) conforme aumenta la altitud (Arias y Terrazas, 2001). Otros autores han registrado una tendencia al paedomorfismo en los radios, esto es conservar radios con células predominantemente erectas o cuadradas, a medida que se incrementa la altitud (Carlquist, 1994).

Cuadro 1. Síntesis de los caracteres anatómicos de la madera que se ven afectados por la altitud. Ver si no se puede hacer más legible la tabla.

Trabajos Realizados en gradientes	Elementos de vaso			Fibras		Traqueidas		Radios	
	Diámetro	Longitud	Número de vasos	Diámetro	Longitud	Diámetro	Longitud	Multiseriados	Anillos de crecimiento
Comparative wood anatomy of <i>Symplocos</i> and latitude and altitude of Provenance L. van de Oever <i>et al.</i> , 1981.	Decremento	Decremento	Mayor	Decremento	Decremento				
Anatomy of tropical alpine plants. Carlquist, 1994.	Incremento	Decremento	Menor					Paedomorfosis	Ausencia
Características anatómicas de dos especies de <i>Lupinus</i> L. de los Andes Venezolanas Briceño. <i>et al.</i> , 2000.	Decremento	Decremento							
Variación en la anatomía de la madera de <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (Cactaceae). Arias y Terrazas, 2001.								Incremento en altura	
Ecological trends in the wood anatomy of Vaccinioideae (Ericaceae s.l.) Lens <i>et al.</i> , 2004.	Decremento						Decremento	Disminuye en altura	
Variations in quantitative vessel element characters of <i>Cerasus avium</i> (Rosaceae) in Turkey. Yaman 2006.	Decremento		Mayor						
Variable Wood Formation and Adaptation to the Alpine Environment of <i>Ephedra pachyclada</i> (Gnetales: Ephedraceae) in the Mustang district, Western Nepal. Motomura <i>et al.</i> , 2007	Incremento	Decremento		Incremento	Decremento	Incremento	Decremento	Incremento en el número de radios	
Variation in the wood anatomical structure of <i>Gmelina arborea</i> (Verbenaceae) trees at different ecological conditions in Costa Rica. Moya y Tomazello, 2007.								Incrementa en altura	
Distinct altitudinal trends in the wood structure of <i>Rhododendron arborsum</i> (Ericaceae) in Nepal. Noshiro <i>et al.</i> , 2010	Decremento	Decremento	Mayor	Decremento				Disminuye el número de radios	
Tree-ring width and vessel characteristics of oriental beech <i>Fagus orientalis</i> along an altitudinal gradient in the Caspian forests, northern Iran. Pourtahmasi <i>et al.</i> , 2011.	Decremento		Mayor						Disminuye

Los trabajos anteriores demuestran que el gradiente altitudinal tiene un efecto sobre los caracteres anatómicos de hoja y madera.

Se tiene especial interés en la variación morfológica y anatómica de las plantas a lo largo del gradiente altitudinal Cerro Tláloc, que se encuentra situado en la intersección neártica y neotropical (Dávila, 1992) con una variedad de microhábitats y con especies de amplia distribución (continua y sin ser reemplazada). Sánchez-González y López-Mata, 2004.

Las preguntas son: ¿Se presentarán cambios a nivel de la madera del tallo y del tejido dérmico-fundamental-vascular de la hoja relacionados con el gradiente altitudinal en el Cerro Tláloc, Estado de México? ¿Hay cambios en la morfología de las especies relacionados con el gradiente altitudinal en el Cerro Tláloc, Estado de México?

Objetivo general

Evaluar si la variación morfo-anatómica que presentan *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*, *Lupinus montanus*, *Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus* está asociada con el gradiente altitudinal en donde se distribuyen en el cerro El Tlálloc, Estado de México.

Objetivos particulares

- 1) Evaluar la morfología y las estructuras de perennación de *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*, *Lupinus montanus*, *Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus* a lo largo del gradiente altitudinal en el cerro El Tlálloc, Estado de México.
- 2) Evaluar las características anatómicas de la hoja y de la madera de *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*, *Lupinus montanus*, *Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus*, a lo largo del gradiente altitudinal en el cerro El Tlálloc, Estado de México.

Materiales y método

Área de estudio. El estudio se realizó dentro de la provincia morfotectónica conocida como Faja Volcánica Transmexicana, en la región norte de la Sierra Nevada, al oriente del Estado de México. El área de estudio se extiende sobre el declive oeste del Cerro Tlálloc, entre los 19° 23' 43" y 19° 28' 37" latitud norte y entre los 98° 42' 51" y 98° 48' 12" longitud oeste. El cerro Tlálloc con 4,100 m de altitud es una de las elevaciones más notables de la región montañosa conocida como Sierra Nevada. El clima es templado húmedo, con régimen de lluvias en verano, con una oscilación de la temperatura promedio anual entre 3 y 22 °C. En el cono cinerítico del Tlálloc los suelos son incipientes y de textura gruesa mientras que en el resto del área son negros, profundos, ricos en materia orgánica y de textura media (migajones o francos), el potencial de hidrogeniones (pH) oscila entre 4.9 y 7.2. Sánchez-González y López-Mata (2003) señalan además que existe un patrón en la distribución de la vegetación que está influenciado por la altitud, a través de la temperatura y precipitación así como los

siguientes atributos del suelo: punto de marchitez permanente del horizonte A₂, materia orgánica y nutrimentos.

Muestreo. Se seleccionaron siete sitios cuyo intervalo de altitud va de 2,949 m hasta 3,952 m (Cuadro 2), que corresponden al encinar arbustivo, bosque encino, bosque mixto, bosque de oyamel, bosque de pino y zacatal alpino. La recolecta del material biológico consistió en seleccionar tres individuos por especie, lo cuales se removieron completos, excepto para *Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus* ya que estas especies presentan tamaños considerables y era difícil su remoción. A cada individuo se le midió en campo la altura, el diámetro y se identificaron sus estructuras de perennación. Asimismo, se midió la densidad de follaje con un densitómetro esférico convexo (canopy-scope). Con base en las estructuras de perennación se asignó la forma de vida de acuerdo a Raunkiaer (1934).

Cuadro 2. Sitios de recolecta y especies recolectadas por sitio a lo largo del gradiente altitudinal en el Cerro Tláloc, Estado de México

Sitio	Altitud (m)	Latitud / Longitud	Especies recolectadas
1	2,949	19°26'55.4" 98°46'39.3"	<i>Geranium seemannii</i> , <i>Lupinus montanus</i> , <i>Ribes ciliatum</i> , <i>Symphoricarpos microphyllus</i>
2	3,366	19°26'16.2" 98°45'03"	<i>Acaena elongata</i> , <i>Alchemilla procumbens</i> , <i>G. seemannii</i> , <i>L. montanus</i> , <i>R. ciliatum</i> , <i>S. microphyllus</i>
3	3,386	19°26'19" 98°44'55.9"	<i>A. elongata</i> , <i>A. procumbens</i> , <i>G. seemannii</i> , <i>L. montanus</i> , <i>R. ciliatum</i> , <i>S. microphyllus</i>
4	3,545	19°24'43.3" 98°44'59.3"	<i>A. elongata</i> , <i>A. procumbens</i> , <i>G. seemannii</i> , <i>L. montanus</i> , <i>R. ciliatum</i> , <i>S. microphyllus</i> .
5	3,652	19°23'38.9" 98°43'25.5"	<i>A. elongata</i> , <i>A. procumbens</i> , <i>G. seemannii</i> , <i>L. montanus</i> , <i>R. ciliatum</i>
6	3,815	19°25'00.6" 98°43'59.1"	<i>A. procumbens</i>
7	3,952	19°24'35.3" 98°43'18"	<i>A. procumbens</i> , <i>L. montanus</i>

Para recolectar la madera de aquellas especies que son árboles se obtuvo una muestra con serrote a un máximo de 10 cm del nivel de suelo y en arbustos se cortó la rama más gruesa a nivel del suelo. Para *Acaena elongata*, *Geranium seemannii* y *Lupinus montanus* se utilizó una pala y pico para escarbar ya que sus estructuras de perennación se encontraban por debajo de suelo. Se extrajeron las plantas completas, recolectando la base de los tallos aéreos y la región cercana al cuello de la raíz del tallo subterráneo. Los tallos horizontales de *Alchemilla procumbens*, se encontraban bajo la

hojarasca y fue necesario escarbar para seguirlos hasta encontrar el punto en donde surgían las raíces. Con el serrote se cortaron cilindros del tallo de 3-4 cm de alto y se colocaron en frascos con la solución fijadora (formaldehído 40%, 5 ml; alcohol etílico al 96%, 50 ml; ácido acético glacial, 5 ml; agua, 35 ml, FAA). El resto del tallo se guardó en bolsas de papel para ser depositado en la xiloteca del Instituto de Biología de la UNAM.

Se seleccionaron quince hojas maduras por individuo por especie. Diez hojas se colocaron extendidas en bolsas de papel y las demás se fijaron en una solución de FAA. De todas las especies se preparó un ejemplar de herbario de respaldo que se depositarán en el herbario de Botánica del Colegio de Posgraduados (CHAPA).

Laboratorio. De las diez hojas recolectadas se midió el área foliar con el integrador LI-3100c LI-COR. Una vez medidas se colocaron en una estufa a 70° C por tres días, se pesaron en una balanza analítica hasta que se obtuvo peso constante. Se calculó el área foliar específica (AFE), donde $AFE = \text{área (cm}^2\text{)}/\text{peso seco (mg)}$; Garnier *et al.*, 2004).

Las muestras de hojas y madera fijadas en campo se lavaron con agua corriente. Para la mayoría de las hojas se hicieron cortes transversales a mano alzada y enseguida se deshidrataron con una serie ascendente de alcohol (50-100%). Todos los cortes transversales de hojas se tiñeron con safranina-verde rápido (Ruzin, 1999) y se montaron en resina sintética.

Para hacer las observaciones de superficie de las células de la epidermis y de los estomas se separó las epidermis de la hoja por medio de NaOH al 10% y cloro comercial. Una vez que se eliminó el exceso de cloro con agua destilada, se utilizaron series ascendentes de alcoholes (50-96%) para su deshidratación. Posteriormente se tiñó con safranina (96%), se removió el excedente con alcohol 96%, 100% y xilol y montaron en resina sintética.

Para obtener los cortes de la madera, los cilindros del tallo se dividieron a través de la médula en dos y se almacenaron en glicerina-alcohol-agua (1:1:1) hasta su ablandamiento. Se cortaron los planos transversal, radial y tangencial seriados con el micrótopo de deslizamiento (Leica 2000R) a un grosor de 20 μm , con excepción de *Lupinus montanus* que se cortó a 35 μm . Los tallos más pequeños o frágiles como los de *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii* y algunos de *Lupinus montanus* se deshidrataron en un procesador de tejidos (Leica TP1020), también en una serie

ascendente de alcohol butílico e incluidas en Paraplast (Leica, punto de fusión 56° C). Todos los cortes de la madera se tiñeron con safranina-verde rápido (Ruzin, 1999) y se montaron en resina sintética.

Para la obtención del material disociado se hicieron astillas de la madera cercana a cámbium vascular con una navaja. Las astillas se colocaron en la solución de Jeffrey (Berlyn y Miksche, 1976) hasta la separación de los elementos celulares. En el material disociado se verificó la existencia de traqueidas y se midieron las longitudes de los elementos de vaso y de las fibras, así como de las traqueidas si estaban presentes.

Las descripciones anatómicas de la hoja se realizaron siguiendo los términos empleados por Metcalfe y Chalk (1979a) y Fahn (1982). Mientras que para las descripciones anatómicas de la madera se tomaron en cuenta las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989).

En los cortes transversales de las hojas se cuantificaron la anchura de la lámina, del mesofilo, del parénquima en empalizada y del parénquima esponjoso, así como el alto y ancho de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales. En ambas superficies de la epidermis se contó el número de estomas, de tricomas y de células epidérmicas/mm². Además, se calculó el índice estomático (IE), donde $IE = [\text{Número de estomas} / (\text{número de estomas} + \text{número de células epidérmicas})] \times 100/\text{mm}^2$ (Salisbury, 1928) y el índice de tricomas (IT), donde $IT = [\text{número de tricomas} / (\text{número de tricomas} + \text{número de células epidérmicas})] \times 100$.

Para la madera se cuantificaron: densidad de vasos, diámetro tangencial y radial del lumen de vaso, longitud del elemento de vaso, de la fibra y de la traqueida, así como altura y anchura de radios (IAWA Committee, 1989). Tanto los caracteres foliar como de la madera se cuantificaron con ayuda de un analizador de imagen (Image-Pro Plus versión 3.1, Media Cybernetics).

Análisis estadísticos. A los datos se les aplicaron pruebas de normalidad y homogeneidad de varianza. Se analizó la varianza primero con el modelo general lineal seguido del modelo de análisis de comparación de medias de Tukey, para detectar diferencias significativas entre sitios para los caracteres morfológicos y anatómicos de hojas y madera para cada una de las especies. Además, a los caracteres que mostraron una tendencia con respecto al gradiente altitudinal se les aplicó un análisis de regresión múltiple por pasos (Stepwise), para detectar si los caracteres morfológicos y anatómicos en el gradiente, se encontraban relacionados con la altitud, cobertura de luz y dos variables (materia orgánica y punto de marchitez permanente) para la hoja y una

variable (materia orgánica) para la madera. Se seleccionaron estas variables edáficas ya que mostraron un efecto en la distribución de las especies en el mismo gradiente (Sánchez-González y López-Mata, 2003). Solo se reportan las R^2 de las variables seleccionadas por el modelo de regresión múltiple y las que mostraron R-parciales con $P < 0.0001$ o estaban relacionadas con la altitud. Las que no fueron significativas no se incluyeron en el modelo por la regresión.

Capítulo 2

Morfología y anatomía de la hoja

El siguiente capítulo abarca las características morfológicas presentes en *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*, *Lupinus montanus*, *Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus*, así como la anatomía foliar y las variaciones en la morfología y anatomía relacionadas la altitud. Se describe detalladamente cada una de las especies.

Resultados

Características morfológicas

Con base en las formas de vida Raunkiaer (1934, Figura 1), *Alchemilla procumbens* y *Geranium seemannii* presentaron estructuras de perennación por debajo del suelo y se clasificaron como criptófitas, pero se distinguen porque *A. procumbens* tiene estolones y *G. seemannii* raíz napiforme. *Acaena elongata* y *Lupinus montanus* son arbustos perennes y se clasificaron como hemicriptófitas ya que su yema de renuevo se encontraba por debajo de los 25 cm. *Symphoricarpos microphyllus* y *Ribes ciliatum* son fanerófitas por presentar la yema de renuevo por arriba de los 25 cm, pero *S. microphyllus* es un arbusto y *R. ciliatum* un árbol; ambas especies son caducifolias.

Geranium seemannii, *Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus* presentan hojas simples. *R. ciliatum* (Grossulariaceae) tiene hojas alternas, pecioladas, lobadas, margen irregularmente dentado, pubescente en ambas superficies y venación actinódroma marginal muy evidente en el envés (Figura 2a). *Symphoricarpos microphyllus* (Caprifoliaceae) tiene hojas opuestas, pecioladas, redondeadas, margen entero, pubescentes en el envés y venación reticulada pinnada (Figura 2c). *Geranium seemannii* (Geraniaceae) tiene hojas opuestas, pecíolo con estipulas, orbicular, lóbulos cuneado-ovados, segmentos oblongos lanceolados u oblongos ovados a triangulares, margen lobulado, pubescente en ambas caras y venación palmeada, es decir que las venas surgen del mismo punto (Figura 2e). Las tres especies con hojas compuestas son *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens* y *Lupinus montanus*. De ellas, *Alchemilla procumbens* (Rosaceae) tiene hojas alternas con peciolo insertado en el tallo, palmatilobadas o profundamente palmatipartidas en cinco, margen serrado, pubescencia en ambas caras y venación reticulada pinnada (Figura 2d). *Acaena elongata* (Rosaceae) tiene hojas con nueve foliolos o más, cada uno de ellos en forma ovalada, peciolo insertado al tallo, márgenes profundamente crenado-aserrados, pubescencia sobre la vena en el envés y venación reticulada pinnada (Figura 2f). *Lupinus montanus* (Fabaceae) tiene hojas alternas, pecioladas, palmaticompuestas, (todos los foliolos se unen en un mismo punto), de 5 foliolos a más, la forma de la hoja es ovalada

mayormente alargada hacia los extremos, márgenes enteros, pubescencia en ambas caras, venación reticulada pinnada (Figura 2b).

Variación morfológica a lo largo del gradiente altitudinal

Con respecto longitud de los individuos (Cuadro 3) en *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens* y *Ribes ciliatum* se encontró un patrón de decremento en la altura de los individuos conforme aumento la altitud. Mientras que en *Geranium seemannii* el tamaño de los individuos se incrementó con la altitud. En *Lupinus montanus* y *Symphoricarpos microphyllus* no se encontró ninguna tendencia en la longitud de los individuos con respecto al gradiente (Cuadro 3).

A pesar de que identificaron diferencias significativas para el área foliar y para el peso seco de la hoja no se detectó ningún patrón -ascendente o descendente- con respecto al gradiente altitudinal (Cuadro 4). Se observaron diferencias significativas para el área foliar a lo largo del gradiente en cinco de las seis especies a excepción de *Geranium seemannii*; sin embargo, no se detectó un patrón (Cuadro 4). *Alchemilla procumbens*, *Lupinus montanus* y *Ribes ciliatum* presentaron un incremento desproporcionado del área foliar en el sitio de mayor altitud con respecto a los demás sitios; mientras que en *Acaena elongata* este comportamiento en el aumento del área foliar se observó a partir de la mitad del gradiente. En contraste *Symphoricarpos microphyllus* presentó una disminución en el área foliar hacia los dos sitios de mayor altitud de su distribución.

Para el peso seco de la hoja solamente se observaron diferencias significativas en *Acaena elongata*, *Lupinus montanus* y *Ribes ciliatum*, aunque *R. ciliatum* solo mostró diferencias significativas a los 3,386 m y a partir de este sitio el peso seco disminuyó, hacia el sitio de mayor altitud (3,545 m). *Acaena elongata* presenta un aumento puntual con respecto al peso seco de los demás sitios. Y solamente *Symphoricarpos microphyllus* exhibió un decremento en el peso seco conforme aumento la altitud, aunque éste no fue estadísticamente significativo (Cuadro 4).





Especie	Forma de vida
	<p>Criptófita Raiznapiforme (c)</p>
	<p>Criptófita Estolón (c)</p>
	<p>Hemicriptófita (h)</p>
	<p>Fanerófita (f)</p>

Figura 1. Formas de vida de las seis especies estudiadas a lo largo del gradiente altitudinal en el cerro Tláloc, Estado de México.

Cuadro 3. Valores de la media y desviación estándar de la longitud (m) de los individuos de las seis especies en el gradiente altitudinal en el cerro Tláloc, Estado de México.

Especies	Altitud (m s.n.m.)						
	2949	3366	3386	3545	3652	3815	3952
<i>Acaena elongata</i>	–	0.78±0.23	1.15±0.13	0.71±0.26	0.44±0.20	–	–
<i>Alchemilla procumbens</i>	–	0.73±0.03	0.41±0.09	0.34±0.04	0.31±0.03	0.26±0.21	0.54±0.06
<i>Geranium seemannii</i>	0.58±0.14	0.20±0.06	0.26±0.08	0.36±0.06	0.63±0.45	–	–
<i>Lupinus montanus</i>	1.26±0.05	0.37±0.01	1.13±0.30	1.71±0.42	0.32±0.04	–	1.22±0.07
<i>Ribes ciliatum</i>	2.35±0.40	3.2±1.16	3.08±0.95	1.46±0.35	–	–	–
<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	1.56±0.19	1.86±0.05	1.56±0.38	1.74±0.29	–	–	–

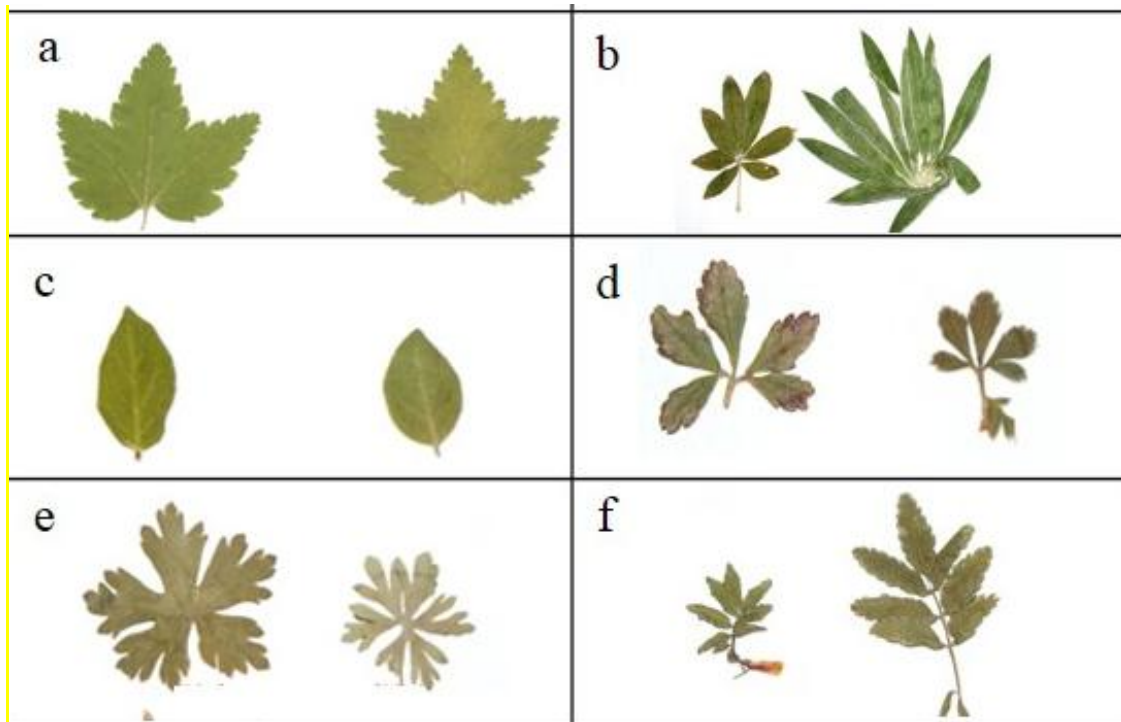


Figura 2. Hojas simples: a, *Ribes ciliatum*; c, *Symphoricarpos microphyllus*; e, *Geranium seemannii*; Hojas compuestas: b, *Lupinus montanus*; d, *Alchemilla procumbens*; f, *Acaena elongata*.

Cuadro 4. Valores de la media para área foliar y peso seco de las seis especies a lo largo del gradiente altitudinal en el cerro Tláloc. Valores con letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey, $P > 0.05$), para cada fila.

Altitud (m)/Especies		2,949	3,366	3,386	3,545	3,652	3,815	3,952
		(m s.n.m)						
Área foliar (cm ²)	<i>Alchemilla procumbens</i>	-	0.60 ^{cd}	0.29 ^d	1.05 ^b	0.50 ^d	0.88 ^{cb}	1.93 ^a
	<i>Geranium seemannii</i>	2.61 ^a	4.90 ^a	2.33 ^a	4.39 ^a	4.65 ^a	-	-
	<i>Acaena elongata</i>	-	1.53 ^b	1.41 ^b	4.40 ^a	4.55 ^a	-	-
	<i>Lupinus montanus</i>	10.64 ^d	18.55 ^{dc}	24.74 ^{bc}	29.27 ^b	20.17 ^c	-	56.04 ^a
	<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	2.87 ^b	3.89 ^a	1.02 ^c	1.94 ^{bc}	-	-	-
	<i>Ribes ciliatum</i>	9.29 ^b	11.13 ^{ab}	9.09 ^b	14.65 ^a			
Peso seco (mg)	<i>Alchemilla procumbens</i>	-	10 ^a	35 ^a	9 ^a	7 ^a	10 ^a	14 ^a
	<i>Geranium seemannii</i>	21 ^a	47 ^a	41 ^a	35 ^a	29 ^a	-	-
	<i>Acaena elongata</i>	-	40 ^{ab}	23 ^b	82 ^a	20 ^b	-	-
	<i>Lupinus montanus</i>	90 ^e	176 ^{dc}	233 ^{bc}	300 ^a	167 ^d	-	257 ^{ab}
	<i>Symphoricarpos microphyllus</i>	2 ^a	7 ^a	5 ^a	2 ^a	-	-	-
	<i>Ribes ciliatum</i>	7 ^a	7 ^a	6 ^b	4 ^a	-	-	-

Anatomía foliar

A continuación se detalla e ilustra la anatomía foliar en cortes transversales para las seis especies en estudio; solo se indicaran diferencias por sitio cuando se presenten y no se menciona la anatomía si es similar en todos los sitios.

Geranium seemannii (Figura 3). Epidermis adaxial y abaxial simple, cutícula crenada y delgada (sitio 1) o lisa y delgada (sitios 2-6), tricomas simples y glandulares, estomas en ambas superficies de la hoja, el resto de las células epidérmicas rectangulares y más cortas en la superficie abaxial (Cuadro 5). Mesofilo bifacial, parénquima en empalizada de uno o dos estratos celulares; esponjoso cerrado o laxo, no hay contenidos minerales. Haces vasculares rodeados con una vaina de células parenquimatosas sin contenidos oscuros. Vena media con epidermis simple, cutícula crenada en ambas superficies, tricomas simples (sitios 1-6) y glandulares (sitios 4-5), la epidermis adaxial con células cuadradas, mientras que la epidermis abaxial con células erectas; tejido vascular representado por un haz vascular que se encuentra rodeado por las células del mesofilo, el xilema constituido por escasos vasos, comúnmente solitarios, el floema se encuentra hacia la superficie abaxial conformado por elementos del tubo criboso y células acompañantes, algunas células de parénquima con contenidos oscuros.

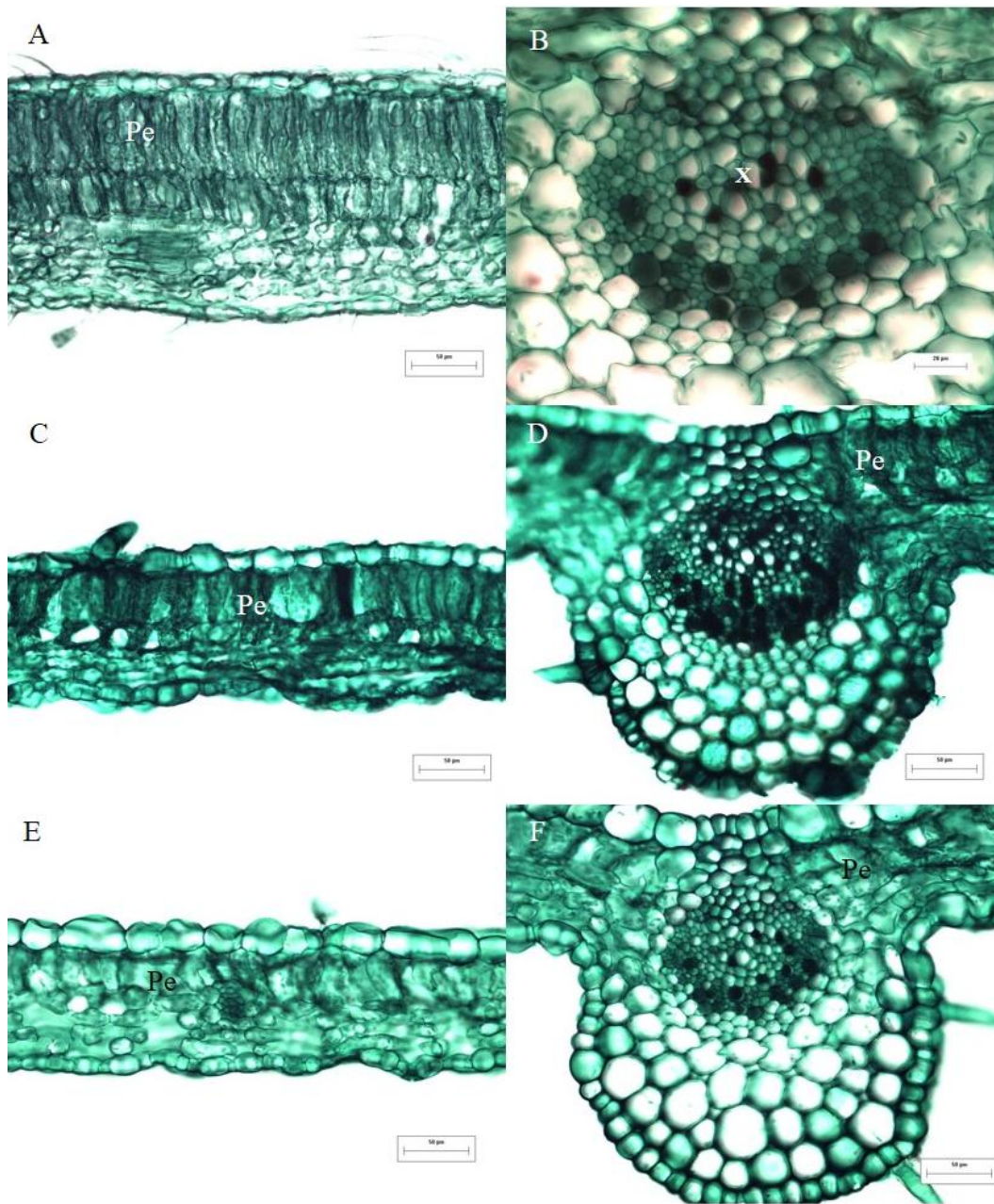


Figura 3. Sección transversal de la hoja A, C y E de *Geranium seemannii*. A: sitio 1 (2,949 m), C: sitio 3 (3,386 m) y E: sitio 4 (3,545 m). Vena media B, D y F. B: sitio 1 (2,949 m), D: sitio 3 (3,386 m) y F: sitio 4 (3,545 m). Pe = Parénquima en empalizada, X = Xilema.

Alchemilla procumbens (Figura 4). Epidermis adaxial y abaxial simple, cutícula lisa y delgada, tricomas simples, largos y escasos; estomas presentes en ambas superficies; el resto de las células epidérmicas rectangulares y más cortas en la superficie abaxial (Cuadro 5). Mesofilo bifacial, parénquima en empalizada de uno o dos estratos celulares; parénquima esponjoso laxo o compacto; abundantes contenidos oscuros en todo el mesofilo y drusas exclusivamente en algunas células del

parénquima en empalizada. Haces vasculares con una vaina de células parenquimatosas con contenidos oscuros, la vaina a veces con extensiones a la superficie adaxial. No hay esclerénquima. Al nivel de la vena media cutícula lisa, sin tricomas, con un epidermis adaxial cóncava y con células rectangulares a cuadradas, la epidermis abaxial con células erectas; tejido vascular representado por un haz vascular rodeado por células de parénquima con contenidos, en la superficie adaxial es interrumpido por el parénquima en empalizada; el xilema representado por elementos traqueales con lúmenes muy parecidos, floema formando un arco hacia la epidermis abaxial.

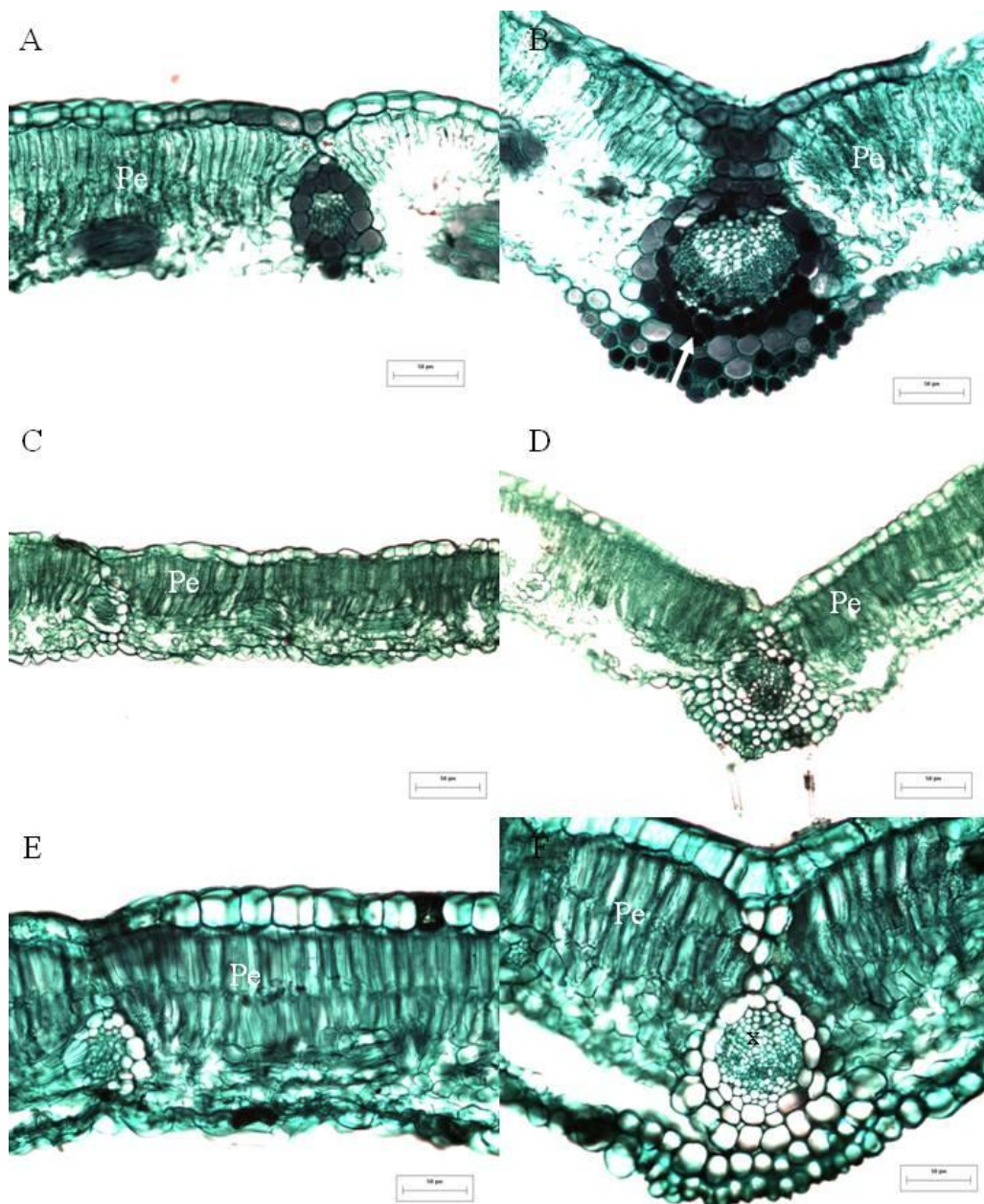


Figura 4. Sección transversal de la hoja A, C de *Alchemilla procumbens*. A: sitio 2 (3,366 m), C: sitio 4 (3,545 m), E: sitio 7 (3,952 m). Vena media B, D y F. B: sitio 2 (3,366 m), D: sitio 4 (3,545 m), F: sitio 7 (3,952 m) Pe = Parénquima en empalizada, X = Xilema.

Lupinus montanus (Figura 5). Epidermis adaxial y abaxial simple, cutícula lisa y delgada, tricomas simples, estomas en ambas superficies de la hoja, el resto de las células epidérmicas papilosas, volviéndose más pronunciadas (sitios 1, 7) y más cortas en la superficie abaxial. Mesofilo bifacial, parénquima en empalizada de dos o tres estratos celulares, parénquima esponjoso laxo de cuatro a cinco estratos. No hay contenidos minerales, haces vasculares con una vaina parenquimatosa. Vena media con epidermis simple, cutícula crenada en la superficie abaxial, sin tricomas, epidermis adaxial plana con células papilosas mientras que la abaxial con células cuadradas; tejido vascular representado por un haz vascular en forma de arco rodeado por abundantes células de parénquima sin contenido en la superficie abaxial, en la superficie adaxial el parénquima en empalizada continuó con el de la lámina; el xilema constituido por elementos traqueales distribuidos en hileras radiales; el floema con elementos de tubo criboso escasos y pequeños.

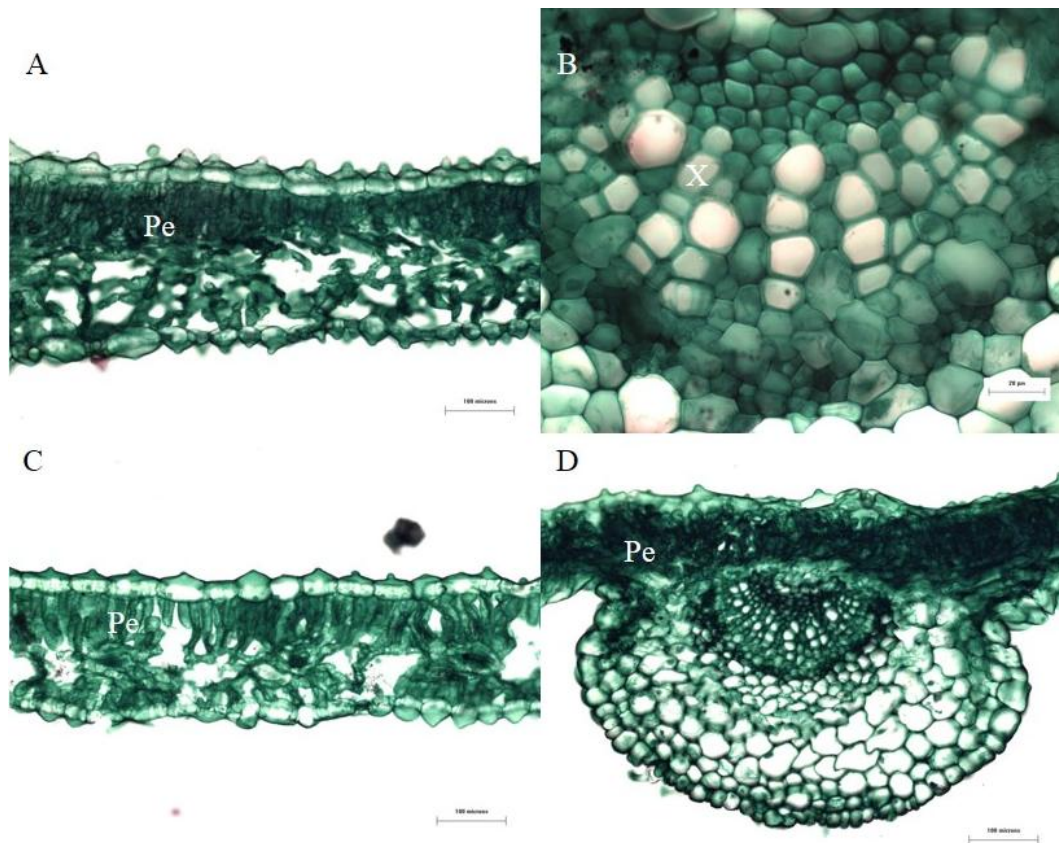


Figura 5. Sección transversal de la hoja A y C de *Lupinus montanus*. A: sitio 1 (2,949 m), C: sitio 3 (3,386 m). Vena media B y D. B: sitio 1 (2,949 m), D: sitio 3 (3,386 m). Pe = Parénquima en empalizada, X = Xilema.

Ribes ciliatum (Figura 6). Epidermis adaxial y abaxial simple con contenidos oscuros, cutícula lisa y delgada, tricomas simples, estomas en ambas superficies de la hoja, el resto de las células epidérmicas rectangulares y más cortas en la superficie abaxial (Cuadro 5). Mesofilo bifacial, parénquima en empalizada discontinuo de 1 (sitio 3) y 2 estratos celulares, parénquima esponjoso cerrado o laxo con abundantes contenidos oscuros y drusas en algunas células del parénquima en empalizada. Haces vasculares colaterales con una vaina parenquimatosa y contenidos oscuros. Vena media con epidermis simple, cutícula lisa y delgada; epidermis abaxial pronunciadamente cóncava con tricomas simples células de forma rectangular, epidermis adaxial con células cuadrangulares, con pared periclinal externa colenquimatoso; tejido vascular representado por un haz vascular de arco abierto, rodeado por parénquima con contenidos de taninos y drusas, el xilema con elementos traqueales arreglados en hileras radiales, el floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes que se encuentran hacia la superficie abaxial y abundante parénquima con taninos tanto en xilema como floema.

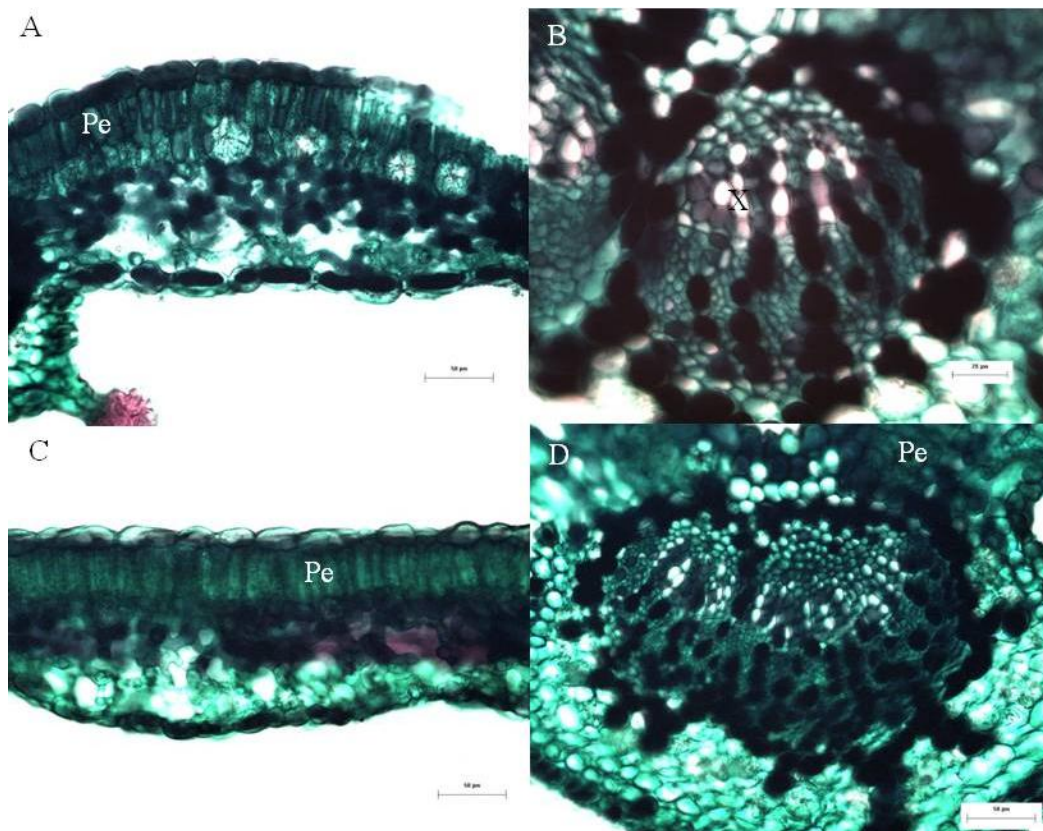


Figura 6. Sección transversal de la hoja A y C de *Ribes ciliatum*. A: sitio 1 (2,949 m), C: sitio 3 (3,386 m). Vena media B y D. B: sitio 1 (2,949 m), D: sitio 3 (3,386m). Pe = Parénquima en empalizada, X = Xilema.

Acaena elongata (Figura 7). Epidermis adaxial y abaxial simple, cutícula delgada, tricomas simples, estomas en ambas superficies de la hoja, el resto de las células epidérmicas rectangulares, siendo más pequeñas las células de la superficie abaxial. El mesofilo bifacial, el parénquima en empalizada con dos estratos celulares, parénquima esponjoso compacto. Haces vasculares pequeños sin esclerénquima, rodeados de una vaina con células parenquimatosas extendiéndose hacia la cara adaxial de la hoja (figura 7E). Vena media epidermis simple, cutícula estriada y delgada, la epidermis adaxial cóncava, sin tricomas, epidermis abaxial de células más pequeñas que la adaxial. Subyacente a la epidermis abaxial colénquima angular de dos estratos, haz vascular colateral con vaina parenquimatososa con extensiones hacia la superficie adaxial que interrumpe el parénquima en empalizada, xilema con elementos traqueales en hileras radiales cortas; floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes muy pequeños hacia la superficie abaxial.

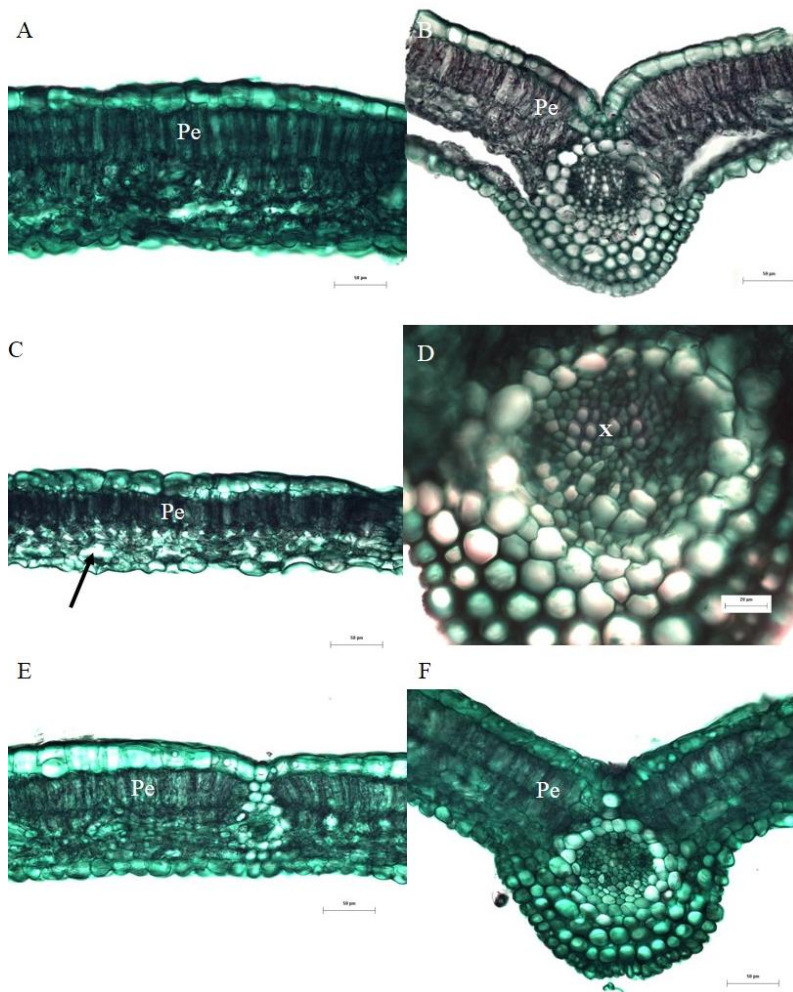


Figura 7. Sección transversal de la hoja A, C y E de *Acaena elongata*. A: sitio 2 (3,366 m), C: sitio 4 (3,545 m) y E: sitio 5 (3,652 m). Vena media B, D y F. B: sitio 2 (3,366 m), D: sitio 4 (3,545 m) y F: sitio 5 (3,652 m). Pe = Parénquima en empalizada, X = Xilema.

Symphoricarpos microphyllus (Figura 8). Epidermis adaxial y abaxial simple, cutícula delgada, tricomas glandulares, estomas en ambas superficies, el resto de las células epidérmicas rectangulares papilosas y más cortas en la superficie abaxial (Cuadro 5). Mesofilo bifacial, parénquima en empalizada de uno (sitio 4) y dos estratos celulares; parénquima esponjoso compacto, sin contenidos minerales. Haces vasculares pequeños rodeados de una vaina de células parenquimatosas. Vena media con epidermis simple, cutícula crenada en la superficie abaxial, tricomas simples; epidermis adaxial y abaxial con células erectas, siendo más grandes las de la superficie adaxial. Tejido vascular representado por un haz vascular en forma de arco abierto, rodeado por las células de parénquima o esclerenquima (sitio 4) y la empalizada interrumpida; xilema constituido por escasos vasos en hileras radiales o en una banda tangencial continua (sitio 4), floema con elementos de tubo criboso y células acompañantes muy pequeños hacia la superficie abaxial.

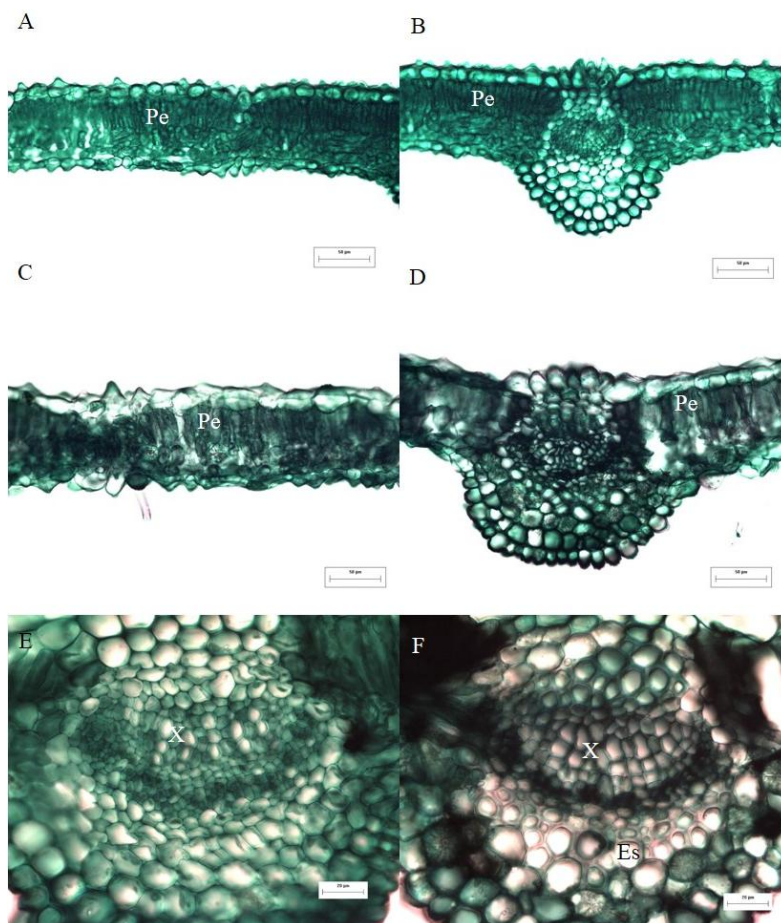


Figura 8. Sección transversal de la hoja A y C de *Symphoricarpos microphyllus*. A: sitio 1 (2,949 m), C: sitio 4 (3,545 m). Vena media B, D, E y F. B: sitio 1 (2,945 m), D: sitio 4 (3,545 m), E: sitio 1 (2,945 m) F: sitio 4 (3,545 m). Pe = Parénquima en empalizada, X = Xilema, Es = Esclerenquima.

Variación anatómico foliar a lo largo del gradiente altitudinal

Análisis de varianza. La variación en el ancho de la hoja, determinado por el ancho del parénquima en empalizada y esponjoso se mantiene más o menos constante en todas las especies (Figura 9). En *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens* y *Geranium seemannii* el ancho de la hoja disminuyó de manera significativa a partir de la mitad del gradiente altitudinal; solo en *Ribes ciliatum* se observó un decremento significativo en el ancho de la hoja con incrementos en la altitud. *Lupinus montanus* y *Symphoricarpos microphyllus*, no mostraron ningún patrón con respecto al gradiente.

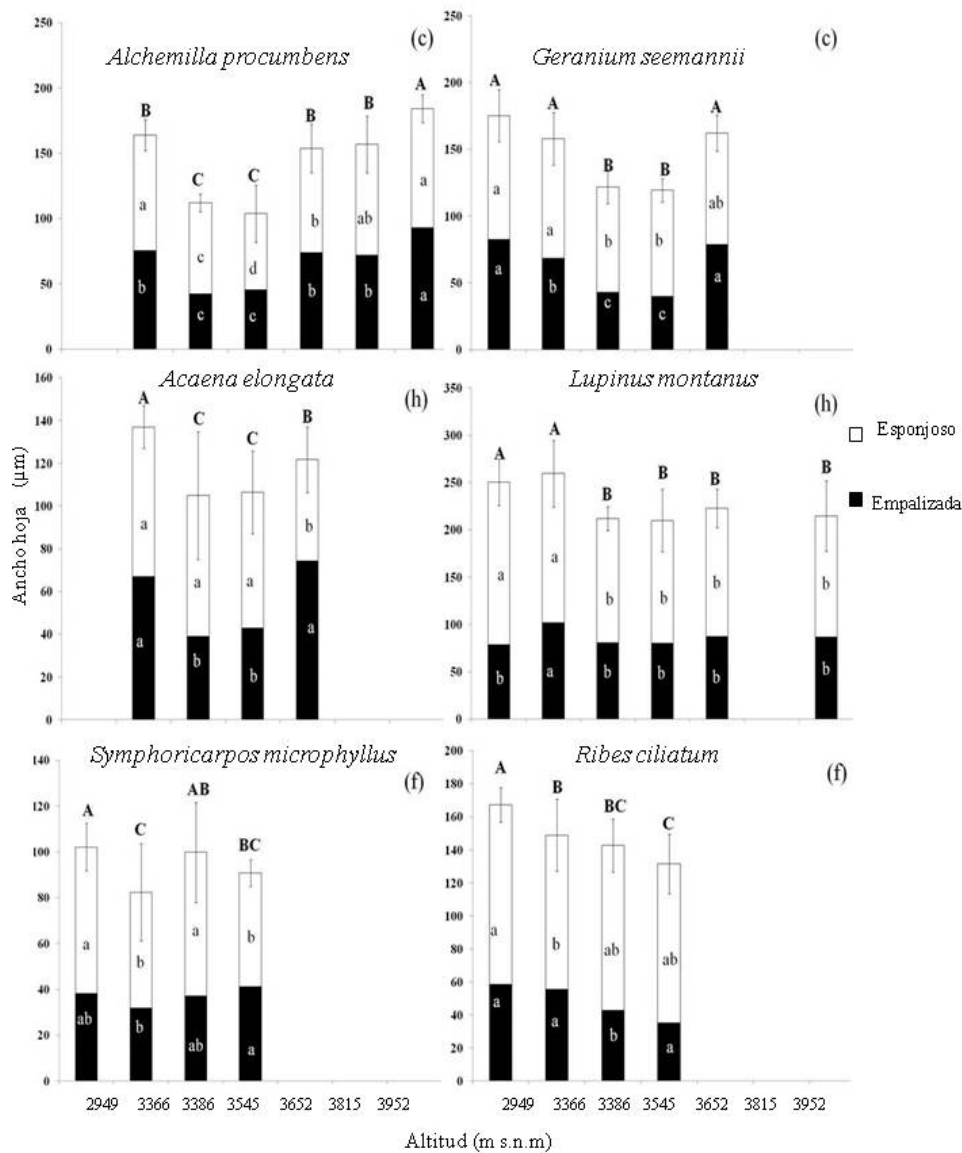


Figura 9. Variación del ancho de la hoja a lo largo del gradiente altitudinal. En negro Ancho empalizada; en blanco Ancho esponjoso. Valores con letras diferentes muestra diferencia significativas con $\alpha = 0.05$; Letras mayúsculas muestran las diferencias del ancho de la hoja, minúsculas blancas diferencia significativa por fila del parénquima en empalizada, minúsculas negras diferencias significativa por filas del parénquima esponjoso.

Los caracteres alto y ancho de las células epidérmicas abaxiales no presentaron una tendencia significativa con respecto al gradiente altitudinal (Cuadro 5). Por otra parte solamente. En *Alchemilla procumbens*, *Lupinus montanus* y *Symphoricarpos microphyllus* mostraron diferencias significativa en el gradiente altitudinal ($P > 0.05$); se registraron patrones en los atributos alto y ancho de la epidermis adaxial con el aumento en la altitud (Figura10). En *A. procumbens* se repitió la tendencia a incrementar hacia los extremos del gradiente, como el que se observó en el carácter ancho de la hoja; mientras que en *L. montanus* hay un correlación negativa en alto y ancho de las células epidérmicas adaxiales conforme se incrementa la altitud y una correlación positiva para *S. microphyllus* (Figura 10).

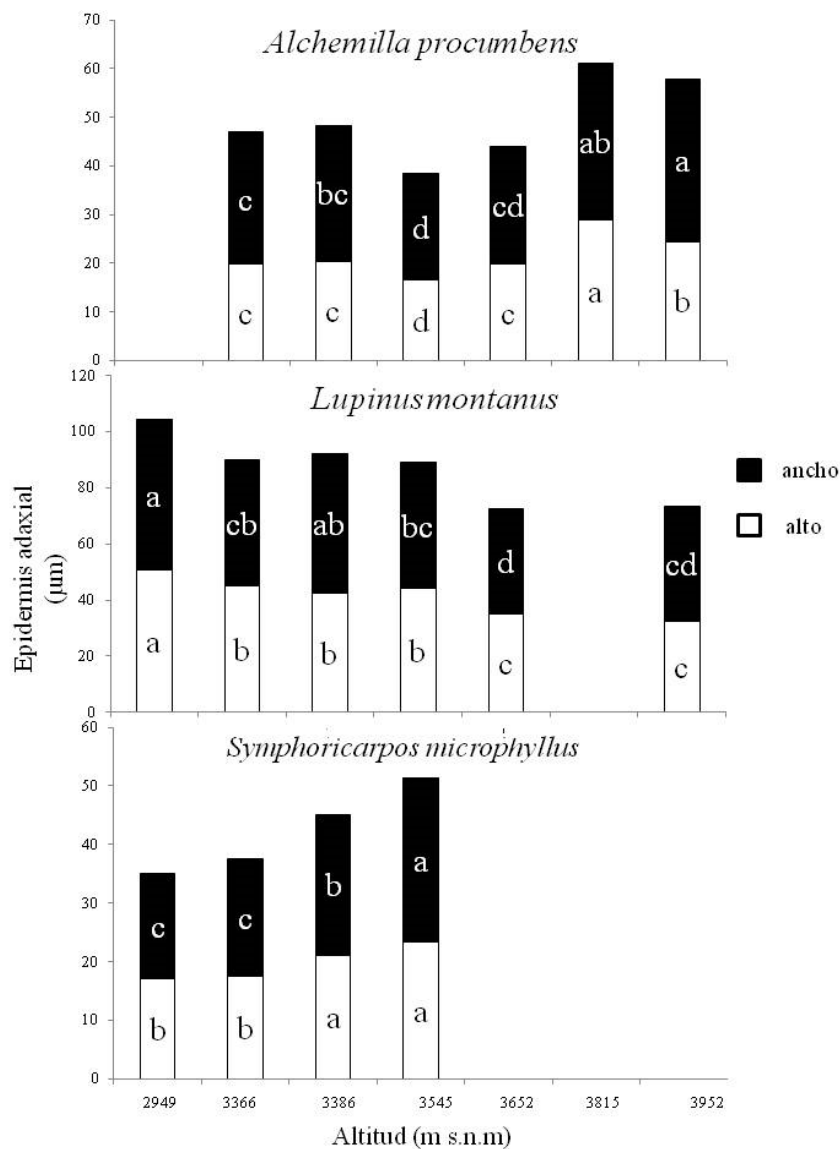


Figura 10. Variación de la epidermis adaxial en tres especies. Alto epidermis adaxial (blanco), ancho de la epidermis adaxial (negro). Valores con letras diferentes indican diferencias significativas con $\alpha = 0.05$.

Cuadro 5. Valores de la media de los caracteres anatómico de la epidermis abaxial (aba) y adaxial (ada) por sitio y por especie. * Ver la figura 10.

Especie	Carácter anatómico	Altitud (m s.n.m)						
		2949	3366	3386	3545	3652	3815	3954
<i>Acaena elongata</i>	Ancho ada	-	23.24 ^a	25.67 ^a	24.32 ^a	26.04 ^a	-	-
	Alto ada	-	22.25 ^a	18.28 ^b	19.85 ^{ab}	20.77 ^{ab}	-	-
	Ancho aba	-	21.57 ^b	25.03 ^a	20.86 ^b	18.36 ^b	-	-
	Alto aba	-	16.04 ^a	16.36 ^a	15.44 ^a	15.26 ^a	-	-
<i>Geranium seemannii</i>	Ancho ada	27.24 ^b	33.93 ^a	27.39 ^b	31.22 ^{ab}	27.54 ^a	-	-
	Alto ada	21.63 ^a	23.20 ^a	21.61 ^a	22.30 ^a	21.03 ^a	-	-
	Ancho aba	23.16 ^a	18.87 ^b	17.97 ^{bc}	15.61 ^{cd}	14.60 ^{cd}	-	-
	Alto aba	15.69 ^a	14.48 ^{ab}	14.47 ^{ab}	11.34 ^c	13.48 ^b	-	-
<i>Ribes ciliatum</i>	Ancho ada	33.52 ^a	29.63 ^{ab}	26.14 ^b	32.02 ^a	-	-	-
	Alto ada	22.30 ^a	21.41 ^a	17.61 ^b	18.53 ^b	-	-	-
	Ancho aba	23.50 ^{ab}	22.66 ^{ab}	20.79 ^{ab}	25.85 ^a	-	-	-
	Alto aba	18.12 ^a	15.31 ^b	15.48 ^b	18.60 ^a	-	-	-
* <i>Alchemilla procumbens</i>	Ancho aba	-	23.44 ^{bc}	25.44 ^{ab}	19.48 ^{cd}	16.81 ^d	23.84 ^b	28.67 ^a
	Alto aba	-	16.04 ^b	17.01 ^b	14.94 ^b	16.04 ^b	11.56 ^{ab}	20.76 ^a
* <i>Lupinus Montanus</i>	Ancho aba	33.83 ^{abc}	36.69 ^{ab}	37.86 ^a	37.90 ^a	31.79 ^{ac}	-	29.14 ^c
	Alto aba	31.42 ^{ab}	35.90 ^a	35.77 ^{ab}	30.90 ^{bc}	31.42 ^{ab}	-	26.28 ^c
* <i>Symphoricarpos microphyllus</i>	Ancho aba	16.62 ^b	16.97 ^b	19.24 ^a	21.54 ^a	-	-	-
	Alto aba	15.65 ^a	12.83 ^b	15.93 ^a	16.58 ^a	-	-	-

Valores con letras diferentes muestra diferencia significativas con $\alpha = 0.05$.

El índice estomático (Figura 11) tiende a disminuir en *Acaena elongata* y *Ribes ciliatum* conforme se incrementa el gradiente altitudinal, aunque en esta última especie no se observaron diferencias significativas. En *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii* y *Symphoricarpos microphyllus* el índice estomático no presentó tendencia lineal con respecto al gradiente pero si hubo diferencias significativas entre los sitios ($P > 0.05$). Por otra parte en *Lupinus montanus* se duplico el índice estomático, una vez a la altitud de 3,386 m y por segunda vez a los 3,952 m.

El número de tricomas tampoco exhibió un patrón lineal de variación conforme aumento la altitud, en cambio *Alchemilla procumbens* y *Geranium seemannii* aumento abruptamente en el sitio de mayor altitud en ambas especies (Figura 12). El número de estomas en *Ribes ciliatum* disminuyó conforme aumentaba la altitud y en *Lupinus montanus* también se registró esta tendencia, excepto a 3,552 m de altitud en donde el número de estomas fue bajo. Asimismo en *Acaena elongata* se redujo el número de estomas hacia la parte media del gradiente de distribución de la especie.

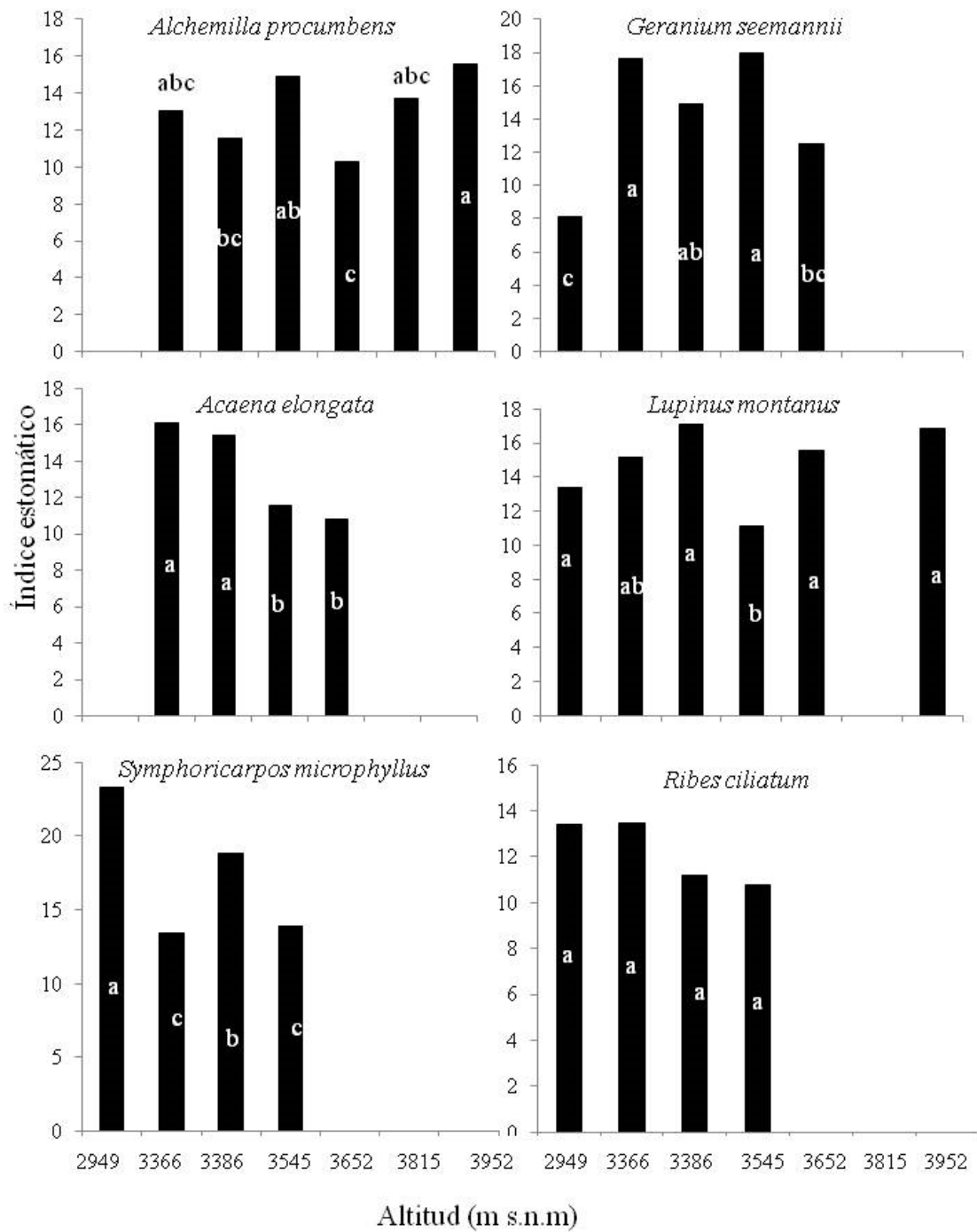


Figura 11. Variación del índice estomático de las seis especies estudiadas en el gradiente altitudinal. Valores con letras distintas indican diferencias significativas con $\alpha = 0.05$

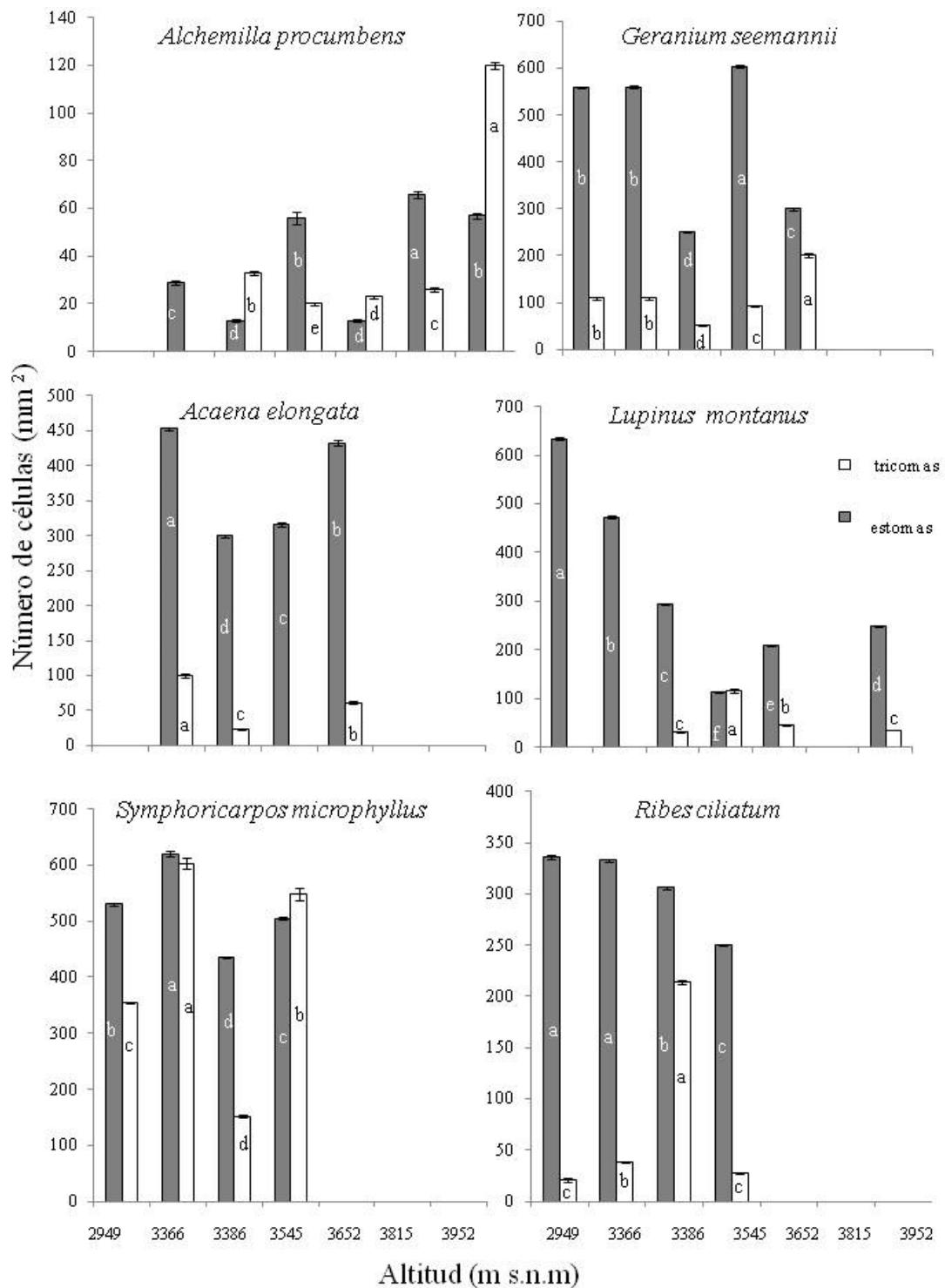


Figura 12. Variación del número de células epidérmicas para las seis especies estudiadas a lo largo del gradiente altitudinal. Tricomas (blanco), estomas (gris).

El análisis de regresión múltiple indicó que la altitud fue la variable que mejor explicó la variación en el ancho de la hoja en *Lupinus montanus* R^2 -parcial=0.10 $P<0.0001$, *Acaena elongata* $R^2=0.16$, $P<0.0001$, *Geranium seemannii* $R^2=0.11$, $P<0.0001$ y la única variable en *Ribes ciliatum* $R^2=0.32$, $P<0.0001$ (Cuadros 8, 9, 10,

11). En el caso de *Geranium seemannii* y *Lupinus montanus*, los cambios en el ancho de la hoja estuvieron correlacionados con las variables cobertura de luz, materia orgánica y punto de marchitez permanente, que aportaron valores de R^2 -parciales más bajos (Cuadros 8, 10). Para *Alchemilla procumbens* $R^2=0.28$, $P<0.0001$ (Cuadro 6) la variable predictora más importante fue la cobertura, seguida de la materia orgánica. En *Symphoricarpos microphyllus* la cobertura fue la variable más relacionada con el ancho de la hoja con una R-parcial de 0.11 (Cuadro 7).

La variable altitud fue la que más aportó en el ancho y alto de la epidermis adaxial en las especies *Alchemilla procumbens*, *Symphoricarpos microphyllus* y *Ribes ciliatum* se observó un patrón al respecto (Cuadros 6,7, 11).

Otras variables que también se incluyeron en el modelo de regresión múltiple fueron el índice estomático y el área foliar, aunque éstas no mostraron un patrón en el gradiente altitudinal. Se observó que el índice estomático está más influenciado por la cobertura en especies como *Alchemilla procumbens*, *Symphoricarpos microphyllus* y *Geranium seemannii* (Cuadros 6, 7, 10); mostrando la bondad del ajuste de mayor número de datos (56%) en el índice estomático para *S. microphyllus*. El punto de marchitez permanente en *Lupinus montanus* y la altitud en *Ribes ciliatum* presentaron un nivel de incertidumbre muy bajo para el criterio índice estomático (Cuadros 8, 11). El área foliar únicamente fue explicada por la variable punto de marchitez permanente en *L. montanus*, *Acaena elongata*, *R. ciliatum*, (Cuadros 8, 9, 11), mientras que *A. procumbens* (Cuadro 6) y *G. seemannii* fue la cobertura (Cuadro 10). Además, el punto de marchitez permanente representó el 16% de los datos para área foliar en *S. microphyllus* (Cuadro 7).

Cuadro 6. Regresión múltiple sobre cinco variables de la hoja de *Alchemilla procumbens*. Variables altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo₁), Punto de marchitez permanente (Pmp₂). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂, respectivamente.

		R ²	R ² -parcial	β	P
Ancho de la hoja		0.59	-	-	<0.0001
	Mo ₁		0.283	12.73	0.0001
	Cober		0.313	-1.57	0.0001
Alto epidermis adaxial		0.59	-	-	<0.0001
	Altitud		0.281	0.02	0.0001
	Cober		0.154	0.25	0.0001
	Pmp ₂		0.161	-0.50	0.0001
Ancho epidermis adaxial		0.32	-	-	<0.0001
	Altitud		0.122	0.03	0.0001
	Pmp ₂		0.165	0.79	0.0001
	Cober		0.038	0.14	0.0019
Índice estomático		0.15	-	-	<0.0003
	Cober		0.12	-0.15	0.0006
Área foliar		0.48	-		<0.0001
	Cober		0.386	-0.1085	0.0001
	Altitud		0.072	0.002	0.0001
	Mo ₁		0.025	0.1335	0.0036

Cuadro 7. Regresión múltiple sobre cinco variables de la hoja de *Symphoricarpos microphyllus*. Variables altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo₁), Punto de marchitez permanente (Pmp₂). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂, respectivamente.

		R ²	R ² -parcial	β	P
Ancho de la hoja		0.19	-	-	<0.0001
	Cober		0.111	2.50	0.0002
	Pmp ₂		0.053	2.70	0.0072
	Mo ₁		0.026	3.45	0.0333
Alto epidermis adaxial		0.28	-	-	<0.0001
	Altitud		0.113	0.02	0.0002
	Cober		0.131	0.76	0.0001
	Pmp ₂		0.036	0.25	0.0170
Ancho epidermis adaxial		0.37	-	-	<0.0001
	Altitud		0.269	0.19	0.0001
	Mo ₁		0.060	-20.3	0.0031
	Pmp ₂		0.041	60.54	
Índice estomático		0.56	-	-	<0.0001
	Cober		0.56	0.74	0.0001
			0.06	0.35	0.0018
Área foliar		0.28	-	-	<0.0001
	Pmp ₂		0.163	0.54	0.0001
	Cober		0.031	0.28	0.0349
	Mo ₁		0.086	0.70	0.0003

Cuadro 8. Regresión múltiple sobre cinco variables de la hoja *Lupinus montanus*. Variables altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo₁), Punto de marchitez permanente (Pmp₂). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂, respectivamente.

		R ²	R ² -parcial	β	P
Ancho de la hoja		0.23	-	-	<0.0001
	altitud		0.104	-0.26	0.0001
	cober		0.022	-3.91	0.0339
	Mo ₁		0.080	12.91	0.0001
	Pmp ₂		0.028	2.27	0.0116
Alto epidermis adaxial		0.44	-	-	<0.0001
	altitud		0.418	-0.15	0.0001
	Mo ₁		0.026	-0.84	0.0042
Ancho epidermis adaxial		0.22	-		<0.0001
	altitud		0.164	0.0009	0.0001
	Pmp ₂		0.040	-1.48	0.0028
Índice estomático		0.05	-		<0.0001
	Pmp ₂		0.05	-0.18	0.0311
Área foliar		0.52	-	-	<0.0001
	cober		0.52	-1.15	0.0001

Cuadro 9. Regresión múltiple Sobre tres variables de la hoja de *Acaena elongata*. Variables altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo₁), Punto de marchitez permanente (Pmp₂). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂, respectivamente.

		R ²	R ² -parcial	β	P
Ancho de la hoja		0.30	-	-	<0.0001
	Mo ₁		0.067	9.16	0.0042
	cober altitud		0.069 0.167	-4.27 -0.11	0.0027 0.0001
Índice estomático		0.34	-	-	<0.0001
	Pmp ₂		0.34	-0.36	0.0001
Área foliar		0.62	-	-	<0.0001
	Pmp ₂		0.624	0.23	0.0001

Cuadro 10. Regresión múltiple Sobre dos variables de la hoja de *Geranium seemannii*. Variables altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo₁), Punto de marchitez permanente (Pmp₂). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂, respectivamente.

		R ²	R ² -parcial	β	P
Ancho de la hoja		0.76	-	-	<0.0001
	altitud		0.111	-0.24	0.0001
	Mo ₁		0.153	12.31	0.0001
	Pmp ₂ cober		0.382 0.120	3.36 -2.97	0.0001 0.0001
Índice estomático		0.33	-	-	<0.0001
	cober Pmp ₂		0.227 0.106	-0.45 -0.83	0.0001 0.0001

Cuadro 11. Regresión múltiple Sobre tres variables de la hoja de *Ribes ciliatum*. Variables altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo₁), Punto de marchitez permanente (Pmp₂). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂, respectivamente.

		R ²	R ² -parcial	β	P
Ancho de la hoja		0.32	-	-	<0.0001
	altitud		0.32	-0.05	0.0001
Índice estomático		0.07	-	-	<0.0001
	altitud		0.07	-0.004	0.306
Área foliar		0.10	-	-	<0.0001
	Pmp ₂		0.10	0.38	0.0003

Discusión

La disminución en el tamaño de los individuos se considera como una de las estrategias más visibles de las especies para la resistencia al estrés que confiere el aumento en la altitud, lo cual se ve reflejado en el denominado límite arbóreo (Cavieres y Piper, 2004). Autores como Kofidis *et al.* (2003) mencionan una correlación negativa en la altura y el tamaño de hoja en *Origanum vulgare* en relación a la altitud. En el presente estudio *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens* y *Ribes ciliatum* especies con formas de vida hemicriptófita, criptófita y fanerófita, respectivamente, presentaron decremento en el tamaño de los individuos a lo largo del gradiente de altitud analizado, por lo que esta estrategia, no se restringe solamente a los árboles o especies de mayor tamaño. En cambio, las especies *Lupinus montanus* y *Symphoricarpos microphyllus* no presentaron ninguna tendencia en el tamaño de los individuos a lo largo del gradiente altitudinal, esto difiere con lo reportado por Briceño *et al.* (2000), quienes mencionan una disminución tanto en la altura como en el área foliar conforme se incrementó la altitud en dos especies de *Lupinus*. Además *L. montanus* fue la única especie que presentó propensión a aumentar el área foliar a lo largo de gradiente, teniendo una respuesta diferente a otra especies de *Lupinus* (Briceño *et al.*, 2000).

Por otra parte, *Geranium seemannii* mostró un incremento en el tamaño de los individuos conforme aumentaba la altitud. Esto coincide con lo registrado por Molina-Montenegro y Cavieres (2010) para *Taraxacum officinale*, atribuyendo el incremento del tamaño de las plantas a estrategias basadas en su fisiología, más que a su morfología. Cabe mencionar que *G. seemannii* es criptófita en su forma de vida y presentó una raíz napiforme, permitiéndole almacenar suficiente agua como estrategia de resistencia para preservar su hojas hidratadas.

A pesar de que el área foliar y el peso seco exhibieron diferencias significativas entre los sitios por especie, no mostraron algún patrón de comportamiento como el reportado en *Phacelia secunda* (Molina-Montenegro y Cavieres, 2010) En esta especie hay una mayor área foliar a menor altitud, lo que se considera como una estrategia morfológica de la planta. La ausencia de este fenómeno indica que la resistencia al estrés se encuentra en las estructuras internas, no tanto en la morfología.

Con respecto al índice estomático, aunque se observaron diferencias significativas entre especies y sitios no hubo tendencias de variación con respecto al gradiente altitudinal. Sin embargo, si presento valores bajos en diferentes sitios, como lo

mencionado por Briceño *et al.* (2000) para *Lupinus meridanus*, donde el índice fue más bajo a los 3,000 m de altitud. *Acaena elongata* fue la única especie que presentó un decremento en el índice estomático conforme incrementaba la altitud, esto quizás se deba a que hacia las partes más altas del gradiente las plantas se encuentran bajo estrés hídrico y la disminución de estomas podría ser una respuesta para evitar la pérdida de agua (Ely *et al.*, 2005b).

Otro carácter morfológico donde no se encontró aumento o decremento lineal fue el número de tricomas, ya que solo a mayor altitud para *Alchemilla procumbens* y *Geranium seemannii* aumentó significativamente su número. Esto podría deberse a que en el extremo superior del gradiente existen factores estresantes como por ejemplo la radiación solar en donde los tricomas podrían estar funcionando como barreras protectoras, además de evitar la pérdida de calor y la pérdida de agua (Meinzer *et al.*, 1985; Cavieres 2000; Molina-Montenegro, 2008; Molina-Montenegro y Cavieres, 2000).

El número de estomas en *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*, *Lupinus montanus* y *Symphoricarpos microphyllus* disminuyó justo a la mitad del intervalo de distribución en el gradiente de cada especie. Este comportamiento difiere del mencionado por Kofidis y Bosabalidis (2008) para *Nepeta nuda*, en donde el mayor número de estomas se encontró en los extremos del gradiente altitudinal, lo que se atribuye al microclima, dado que en la mitad del gradiente *Nepeta nuda* que se encontraba en sitios abiertos, con ambientes xéricos. Pero comúnmente se reportan correlaciones positivas en la densidad estomática con respecto al aumento en la altitud (Chapolagh *et al.*, 2012; Körner *et al.*, 2013).

Dentro de los caracteres asociados al gradiente altitudinal, se encontró el cambio en el ancho de la hoja, a su vez modificado por el parénquima en empalizada y esponjoso. Este último es más laxo, con mayor abundancia de espacios intercelulares en los que se acumula el aire. Dichos espacios intercelulares pueden contribuir a que las plantas soporten los cambios bruscos de temperatura. Esta modificación está relacionada con ambientes mesomórficos (Ely *et al.*, 2005a). El mismo comportamiento se observó en *Lupinus montanus* y *Ribes ciliatum* a menor altitud, ya que el parénquima esponjoso es más laxo en los sitios 1 y 2. Esto coincide con el decremento que se percibe en el mesofilo de *R. ciliatum* al incrementar la altitud, debido a las modificaciones que presentan las hojas xeromórficas (Briceño *et al.*, 2000), siendo esta la única especie que presenta un patrón de decremento continuo. Mientras que

Symphoricarpos microphyllus y *L. montanus* no mostraron un patrón, contrastando con los resultados de Briceño *et al.*, 2000 y Zamora-Natera y Terrazas (2012) quienes mencionan que las especies que crecen en altitudes elevadas, entre ellas *L. montanus* tienen un menor espesor en el tamaño del mesofilo, lo que atribuyen principalmente a la intensidad lumínica.

En *Alchemilla procumbens*, *Acaena elongata* y *Geranium seemannii* se observó un parénquima compacto, que se asocia a plantas xeromórficas, en ambientes con una fuerte radiación solar (Ely *et al.*, 2005a) y con frecuencia se reporta hacia los extremos del gradiente (Briceño *et al.*, 2000; Cavieres y Piper, 2004; Ely *et al.*, 2005a; Molina-Montenegro, 2008, 2010; Cáceres y Rada, 2011; Zarinkamar *et al.*, 2011; Zamora-Natera y Terrazas, 2012; Mallníkova *et al.*, 2013). *Alchemilla procumbens*, *Acaena elongata* y *Geranium seemannii* exhibieron el decremento hacia la mitad de su distribución, lo que aparentemente haría inferir que justamente en estos sitios, se encuentran bajo más estrés, por transpiración asociado a una mayor radiación. Sin embargo, los sitios en donde se presentaron reducciones del mesofilo se encontraron en el bosque de oyamel que es húmedo y presenta temperaturas anuales de 10 a 12° C (Sánchez-González, 2004), lo que contrasta con las condiciones anatómicas presentes en *Alchemilla procumbens*, *Acaena elongata* y *Geranium seemannii*. Una posible causa es que algunas especies perennifolias, que se encuentran en sitios con una alta iluminación y vientos deshidratantes, pueden desarrollar característica xeromórficas; aun al encontrarse en ambientes húmedos (Roth, 1984). Además la presencia de parénquima en empalizada con la reducción de capas y parénquima esponjoso con pocos espacios intercelulares asociado a especies tolerantes a salinidad del suelo (Arambarri *et al.*, 2011).

Los resultados de las regresiones múltiples para cada especie confirmaron que la variabilidad anatómica en el ancho de la hoja, alto y ancho de la célula epidérmica adaxial, así como el índice foliar, área foliar y tamaño de los individuos se ven influenciadas por la altitud y la cobertura; y en menor proporción por la materia orgánica y otros atributos edáficos. Estas propiedades del suelo junto con la altitud también fueron importantes para explicar el patrón de distribución y estructura de la vegetación a través del gradiente altitudinal que menciona Sánchez-González (2004) para los sitios aquí estudiados. A pesar de que los valores de pH se escalan negativamente con respecto a la altitud (Mogollón y Martínez, 2010) y que se considera

una de las variables que interactúa de forma compleja con otros factores edáficos a lo largo de gradientes de elevación determinantes para la distribución de las especies (Mazzola *et al.*, 2008), para este trabajo no se observó ninguna relación significativa con respecto a los caracteres anatómicos de la hoja analizados.

La morfo-anatomía de la hoja puede ser un indicador importante de la cantidad de radiación que reciben las plantas, los cambios que se presentan en este órgano a lo largo de un gradiente altitudinal podrían ser un claro ejemplo de los intervalos que pueden ocupar las plantas en un hábitat determinado (Carlquist, 1977). Además, se ha encontrado que las hojas de las herbáceas son más susceptibles a tener cambios en su estructura y función asociados a los gradientes altitudinales con respecto a las hojas de arbustos y árboles (Körner *et al.*, 2013), estos hallazgos podrían explicar el por qué *Alchemilla procumbens* y *Geranium seemannii* presentan un cambio más notable en su anatomía foliar.

Las especies aquí estudiadas no mostraron una respuesta uniforme en los caracteres morfológicos y anatómicos al incremento de la altitud. Esto se puede deber a:

- 1) La variabilidad de la vegetación, sobre todo del dosel, del gradiente altitudinal; durante todo el transecto se observan cambios contrastantes en el tipo de vegetación desde Encinar arbustivo hasta Zacatal alpino, además de presentar el bosque de oyamel que tiene una cobertura y un microclima distinto y más húmedo.
- 2) El intervalo aquí estudiado, a pesar de que no fue el más grande, como el registrado por Ely *et al.* (2005a); Zhang *et al.* (2007) y Chapolagh *et al.* (2013), si es el único en el que se recolectaron individuos cada 100 m, aproximadamente, lo que permitió tener un seguimiento más continuo de los cambios presentes en el gradiente. Otros trabajos (Kofidis *et al.*, 2003; Ely *et al.*, 2005b; Kofidis y Bosabalidis, 2008; Zarinkamar *et al.*, 2011; Ran *et al.*, 2013) solo registraron el cambio en poblaciones puntuales en dos o tres sitios en gradientes altitudinales más amplios. El hecho de tener más sitios de muestreo resalta el papel de los cambios debidos al ambiente vegetal, los cuales interactúan con los factores climáticos asociados a la altitud.

Capítulo 3

Anatomía de la madera

A continuación se presentan los resultados del análisis de la anatomía de la madera de *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Lupinus montanus*, *Geranium seemannii*, *Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus*, así como las variaciones anatómicas presentes a lo largo del gradiente altitudinal y los factores ambientales que se relacionan con los mismos. Se discuten los caracteres anatómicos en función a su interacción con el ambiente y conclusiones de la morfo-anatomía de hoja y madera en relación al gradiente.

Anatomía de madera

Acaena elongata (Figura 13). Anillos de crecimiento delimitados únicamente por decremento en los diámetros de las fibras. Los anillos de crecimiento, sin variación, entre sitios. Porosidad difusa con 69-148 vasos/mm². Vasos principalmente solitarios y algunos agrupados en dos o más, vasos ovalados y ligeramente hexagonales, con diámetro tangencial desde 13.17±2.44 µm hasta 24.32±4.93 µm y diámetro radial de 20.48±3.73 µm hasta 33.94±7.34 µm. Elementos de vaso con placa de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas y longitud promedio de 223.77±52.71 µm a 316.37±54 µm. Fibrotraqueidas no septadas, gelatinosas, de 360.15±80.70 µm hasta 410.63±117.49 µm de longitud; sin traqueidas vasculares. Parénquima apotraqueal difuso con contenidos rojizos (sitios 3, 5, Figura 13). Radios heterogéneos (Figura 14), uni y multiseriados, los uniseriados escasos (sitio 2) o ausentes (sitios 3-5), multiseriados 3-28 radios/mm, de 3 a 10 series. El ancho de los radios fue de 24.08±6.21 µm hasta 48.28±13.38 µm, la altura sobrepasa 18 mm del alto del corte, de 15 a 32, con células erectas (sitio 2-5) y procumbentes (sitio 5).

Symphoricarpos microphyllus (Figura 15). Anillos de crecimiento conspicuos, delimitados en la madera temprana por vasos con mayor diámetro y parénquima marginal y en la madera tardía con fibras de diámetros radiales reducidos. Los anillos, fueron más amplios en el sitio 3 (Figura 15). Porosidad anular. Vasos solitarios, agrupados en la madera temprana, diámetro tangencial de 31.70±5.69 µm hasta 34.32 ± 6.67 µm y diámetro radial de 38.88±8.21 µm hasta 52.27 ± 10.79 µm. En la madera tardía 122-174 vasos/mm²; vasos principalmente solitarios (sitio 4) y algunos agrupados en dos, redondos a ligeramente ovalados, diámetro tangencial de 17.56±4.11 µm hasta 21.70 ± 4.77 µm y diámetro radial de 23.11±4.63 µm hasta 29.45 ± 6.29 µm. Elementos de vaso con placas de perforación simples, punteaduras intervasculares escalariformes y longitud promedio de 284.40±63.04 µm a 315.12±74 µm.

Fibrotraqueidas no septadas con longitud de 560 ± 95.58 μm hasta 688 ± 73.65 μm . Parénquima apotraqueal difuso en la madera tardía y paratraqueal escaso en la madera temprana. Radios heterogéneos (Figura 16) uni y multiseriados, 18-25 radios/mm, los uniseriados son más abundantes (sitio 1 y 4), mientras que predominan los multiseriados de 3-6 series (sitio 2 y 3). El ancho de los radios fue de 31.78 ± 5.57 μm hasta 41.59 ± 11.97 μm , la altura de los radios fue de 454.44 ± 105.21 μm hasta 684.51 ± 237.88 μm con 5 a 38 células erectas hacia los extremos y procumbentes hacia el centro del radio.

Lupinus montanus (Figura17). Anillos de crecimiento inconspicuos. Porosidad difusa con 139-532 vasos/ mm^2 . Vasos agrupados de 2 a más, generalmente ovalados o cuadrados (sitio 5 y 7), diámetro tangencial de 19.49 ± 5.07 μm hasta 32.78 ± 11.80 μm y diámetro radial de 22.67 ± 7.37 μm hasta 37.48 ± 14.94 μm . Elementos de vaso con placas de perforación simples, punteaduras escalariformes y longitud promedio de 137.48 ± 31.25 μm a 213.78 ± 48.07 μm . Fibrotraqueidas no septadas, gelatinosas en su mayoría, de 391 ± 151.41 μm hasta 551.31 ± 133.91 μm de longitud. Radios heterogéneos (Figura18), uni y multiseriados, 4-7 radios/mm, los uniseriados más escasos (sitio 1, 2 y 7), porque predominan los multiseriados de 2- 7 series (sitio3-5). El ancho de los radios fue de 45.25 ± 13.94 μm hasta 107.93 ± 45.53 μm , la altura los radios mayor a los 14 mm del alto del corte, con 18 a 25 células erectas.

Ribes ciliatum (Figura19). Anillos de crecimiento delimitados en la madera temprana por las fibras que se vuelven más angostas con lúmenes más pequeños de forma rectangular. Los anillos de crecimiento son amplios (sitios 1 y 3) y angostos (sitios 2 y 4). Porosidad anular. En la madera temprana vasos agrupados (sitio 1 y 3), pocos agrupados y solitarios (sitio 2 y 4), ligeramente ovalados, diámetro tangencial 19.91 ± 5.72 μm hasta 24.44 ± 5.77 μm y diámetro radial de 24.80 ± 4.75 μm hasta 30.36 ± 8.72 μm . En la madera tardía 78-279 vasos/ mm^2 , vasos ligeramente ovalados o circulares, el diámetro tangencial de 14.89 ± 3.42 μm hasta 20.65 ± 5.77 μm y diámetro radial de 18.73 ± 3.71 μm hasta 23.82 ± 6.35 μm . Elementos de vasos con placas de perforación escalariformes y simples, punteaduras intervasculares alternas y longitud de 368 ± 152.63 μm a 479 ± 72.28 μm con una amplia variación entre los individuos de los sitios. Fibrotraqueidas de 393 ± 171.90 μm hasta 598 ± 99.99 μm de longitud. Radios

multiseriados (Figura 20), 8-11 radios/mm y de 5 -17 series. La altura de los radios de $569 \pm 165.92 \mu\text{m}$ hasta $723 \pm 169.54 \mu\text{m}$ con 30 a 34, hacia los extremos células erectas y hacia el centro procumbente (sitio 1-3) y únicamente erectas-paedomórficos (sitio 4).

Geranium seemannii (Figura 21). Anillos de crecimiento inconspicuos. Porosidad difusa con 162-200 vasos/ mm^2 . Vasos principalmente solitarios (sitio 1-3, 5) y algunos en hileras radiales cortas (sitio 4), diámetro tangencial que va desde $25 \pm 7.48 \mu\text{m}$ hasta $39.53 \pm 8.35 \mu\text{m}$ y diámetro radial de $24.36 \pm 8.28 \mu\text{m}$ hasta $56.41 \pm 9.16 \mu\text{m}$, Elementos de vaso con placas de perforación escalariforme, punteaduras intervasculares alternas y de $111.45 \pm 42.41 \mu\text{m}$ hasta $284.78 \pm 114.63 \mu\text{m}$ de longitud. Fibras libriformes $198.40 \pm 48.46 \mu\text{m}$ hasta $299.52 \pm 92.63 \mu\text{m}$ de longitud y traqueidas $106.70 \pm 30.40 \mu\text{m}$ hasta $247.82 \pm 55.40 \mu\text{m}$ de longitud. Parénquima que extiende desde la médula hacia el córtex, atravesando los fascículos de crecimiento secundario (Figura 21A-C). Parénquima paratraqueal vasicéntrico (sitio 2 y 5) y escaso (3) con contenidos rojos. Los radios medulares solo fueron visibles en el sitio 4, en sección transversal.

Alchemilla procumbens (Figura 22). No presenta anillos de crecimiento. Porosidad difusa con 148-345 vasos/ mm^2 . Vasos principalmente solitarios y algunos en hileras tangenciales (sitio 5), diámetro tangencial de $13.27 \pm 2.99 \mu\text{m}$ hasta $24.45 \pm 6.06 \mu\text{m}$ y diámetro radial de $15.86 \pm 6.24 \mu\text{m}$ hasta $26.80 \pm 8.18 \mu\text{m}$, rodeados por fibras con paredes delgadas (sitio 5-7). Elementos de vaso con placa de perforación escalariforme y punteaduras intervasculares escalariformes de $176.21 \pm 34.15 \mu\text{m}$ a $413.05 \pm 41.67 \mu\text{m}$ de longitud. Fibras libriformes de $247.43 \pm 69.59 \mu\text{m}$ hasta $500.07 \pm 49 \mu\text{m}$ de longitud. Los elementos de vasos se encuentran embebidos, en parénquima axial con contenidos (sitio 2, 3,4). Delimitando el crecimiento secundario (Figura 22B, D) se observa una banda de células de parénquima con contenido (sitio 7), sin contenido (sitio 3). No presenta radios.

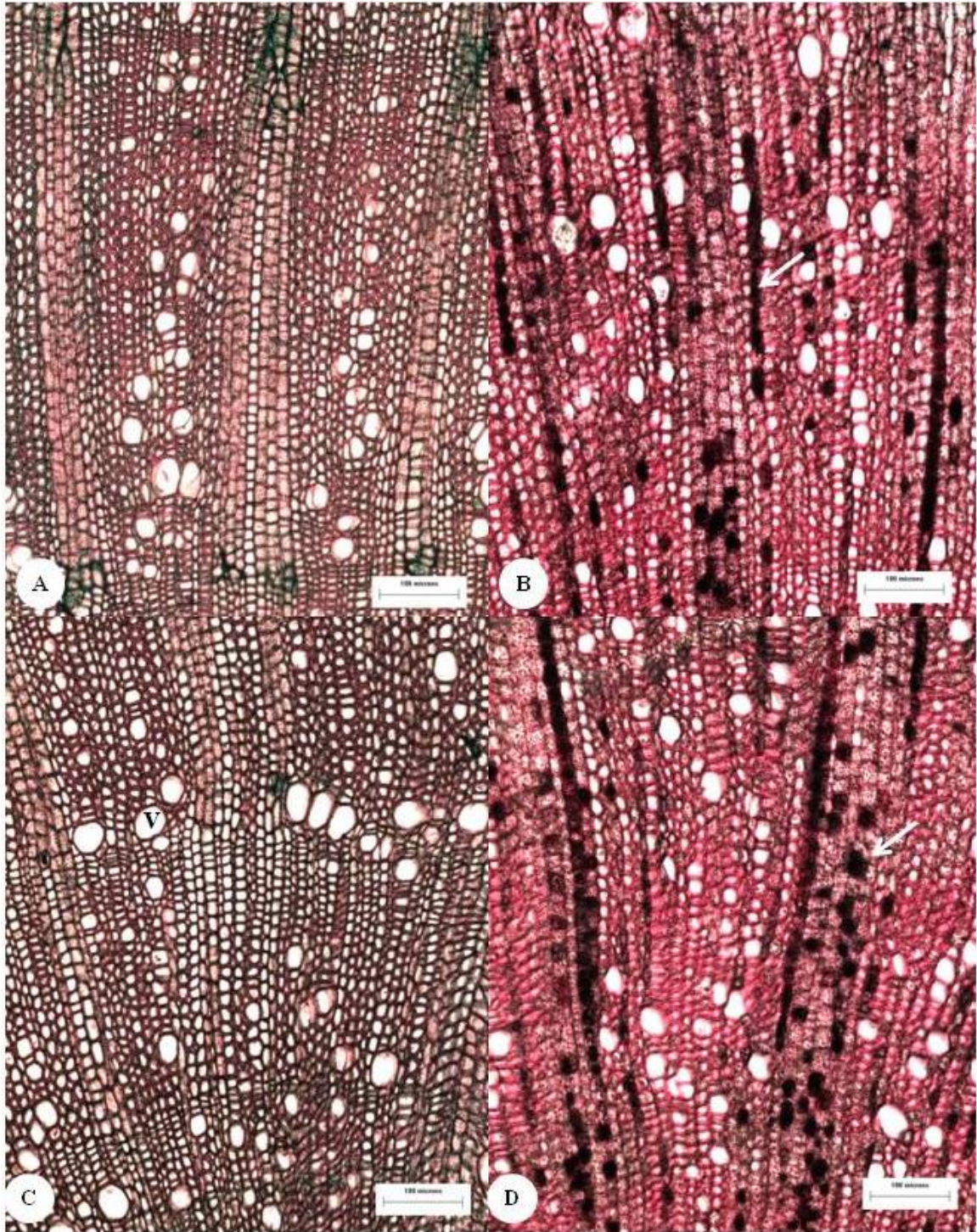


Figura 13. *Acaena elongata*, cortes transversal de la madera del tallo. Anillos de crecimiento inconspicuos. A: sitio 2 (3,366 m), B: sitio 3 (3,386 m), C: sitio 4 (3,545 m), D: sitio 5 (3,652 m). Flecha blanca contenidos oscuros. V = vaso.

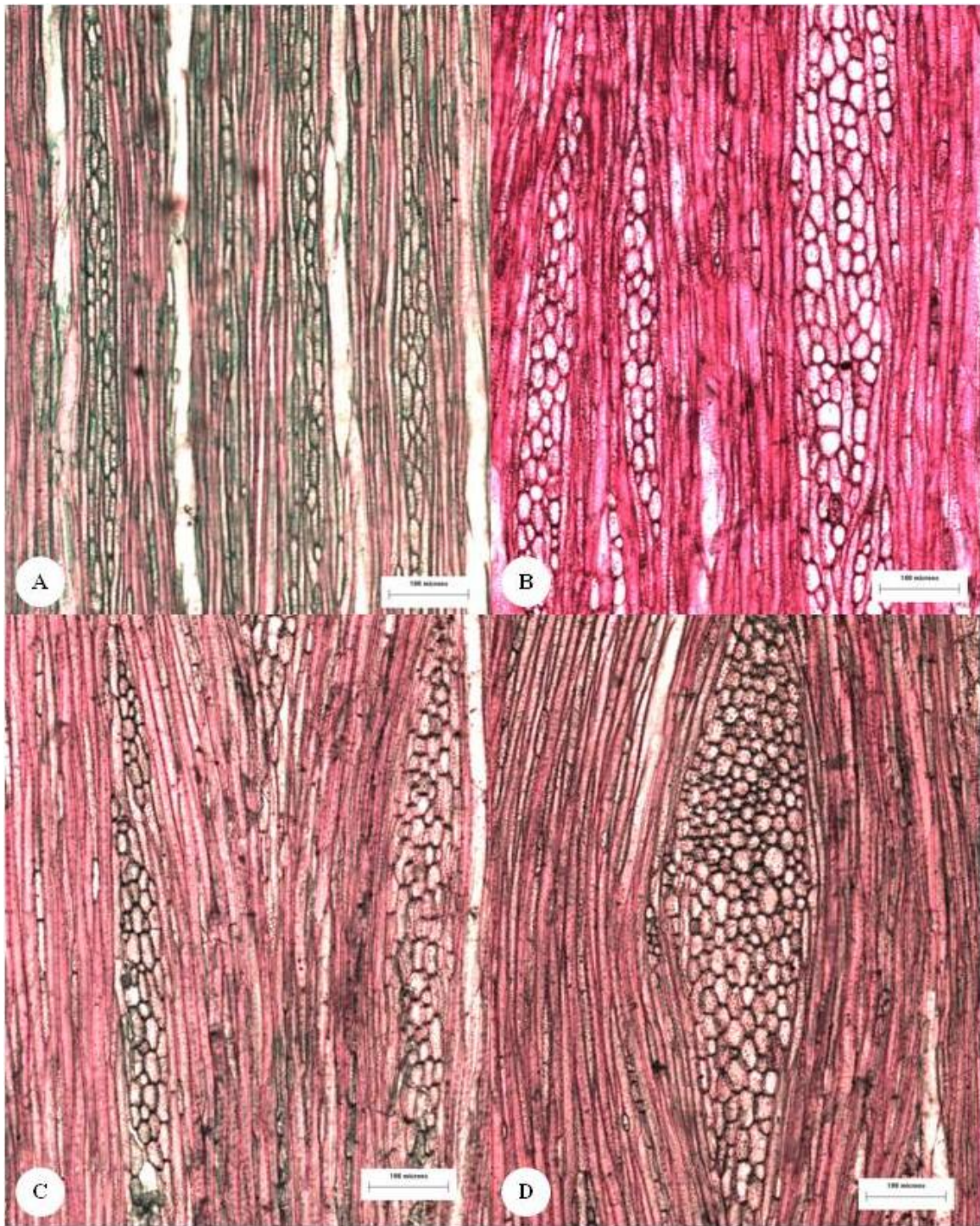


Figura 14. *Acaena elongata*, cortes tangencial de la madera del tallo. A: sitio 2 (3,366 m), B: sitio 3 (3,386 m), C: sitio 4 (3,545 m), D: sitio 5 (3,652 m).



Figura 15. *Symphoricarpos microphyllus*, cortes transversal de la madera del tallo. Porosidad anular. A: sitio 1 (2,949 m), B: sitio 2 (3,366 m), C: sitio 3 (3,386 m), D: sitio 4 (3,545 m).

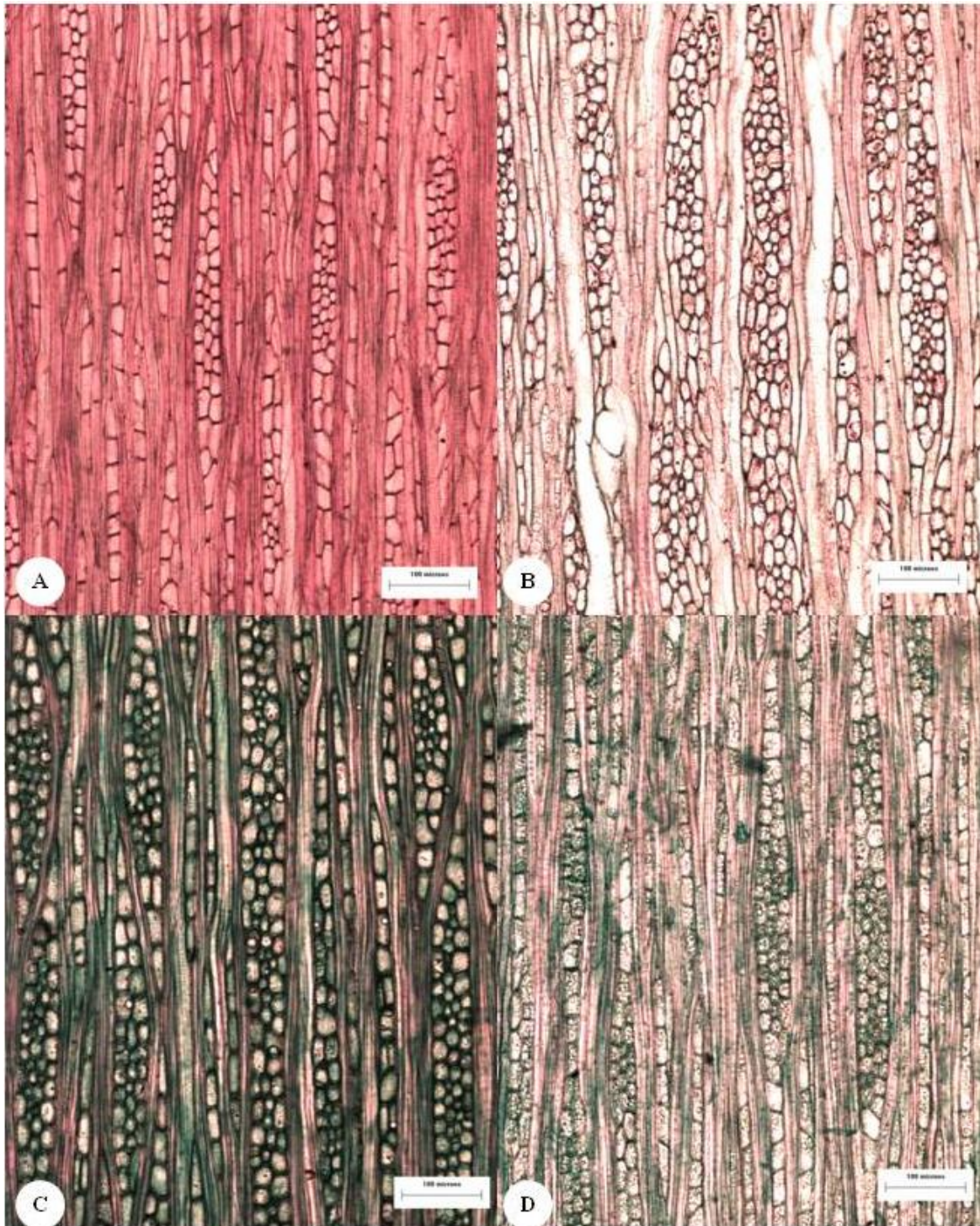


Figura 16. *Symphoricarpos microphyllus*, cortes tangenciales de la madera del tallo. A: sitio 1 (2,949 m), B: sitio 2 (3,366 m), C: sitio 3 (3,386 m), D: sitio 4 (3,545 m).

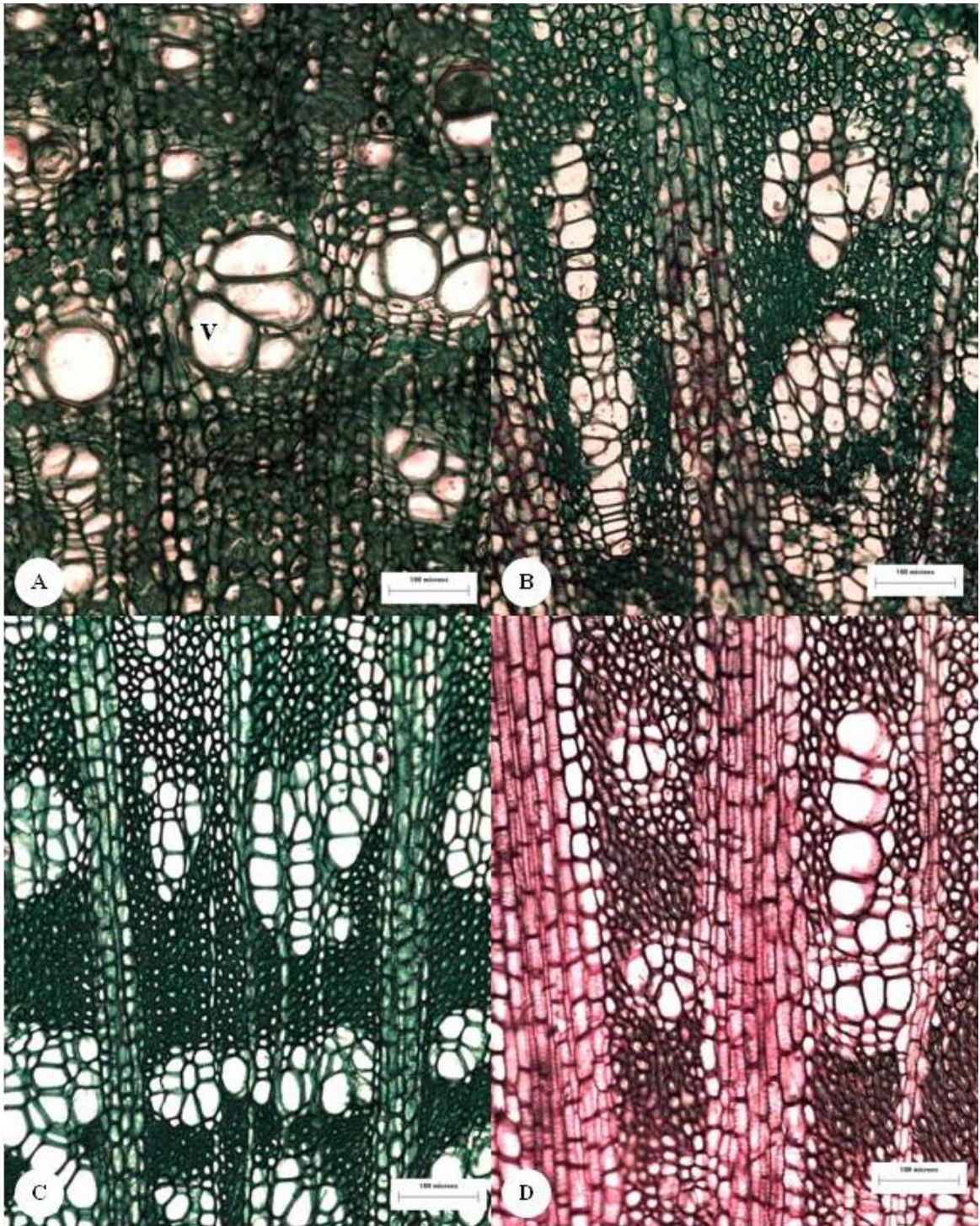


Figura 17. *Lupinus montanus*, cortes transversales de la madera del tallo. Porosidad difusa y vasos agrupados en cúmulos A: sitio 1 (2,949 m), B: sitio 3 (3,386 m), C: sitio 5 (3,652 m), D: sitio 7 (3,952 m). V = vaso.

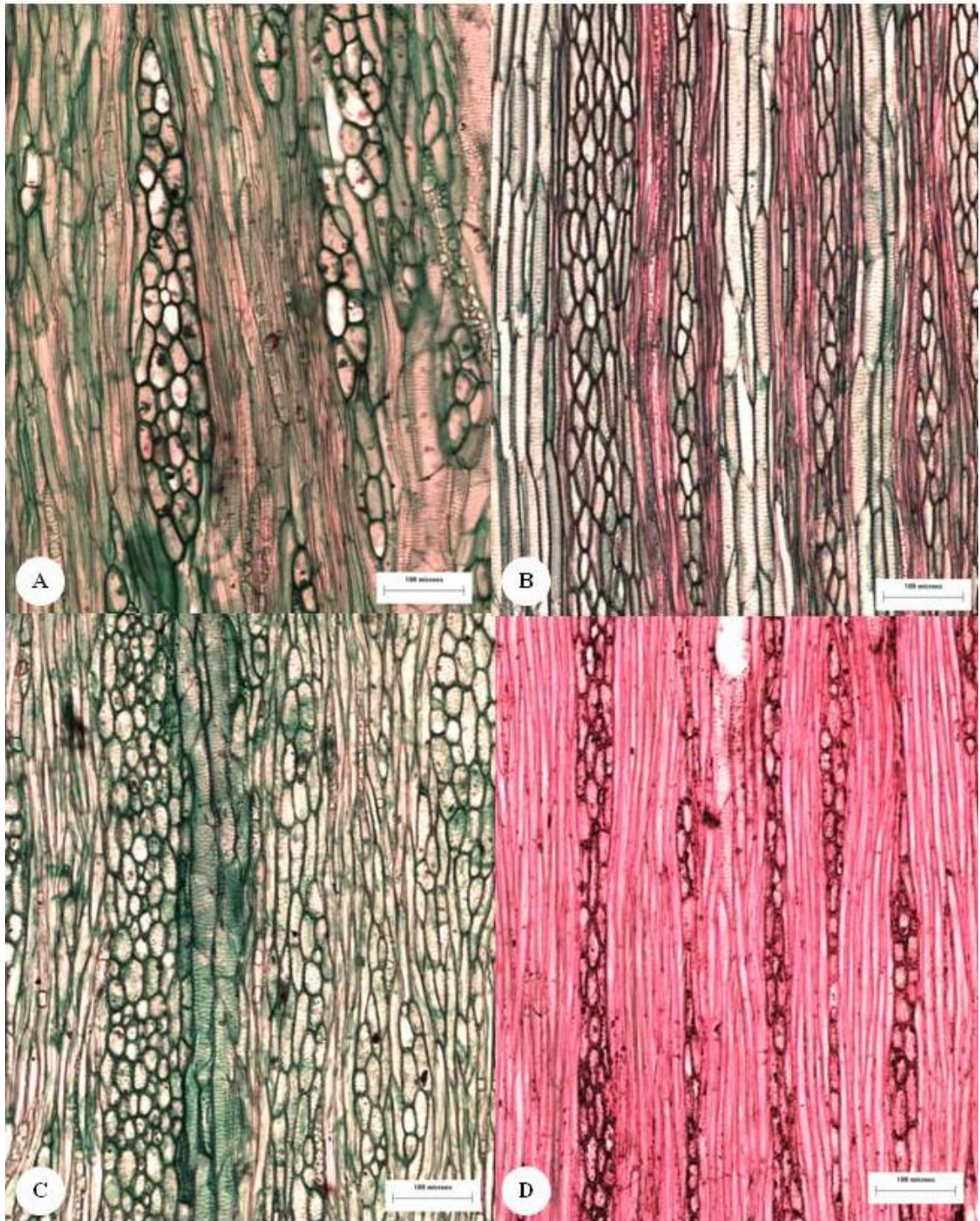


Figura 18. *Lupinus montanus*, cortes tangenciales de la madera del tallo. A: sitio 1 (2,949 m), B: sitio 3 (3,386 m), C: sitio 5 (3,652 m), radios uniseriados D: sitio 7 (3,952 m).

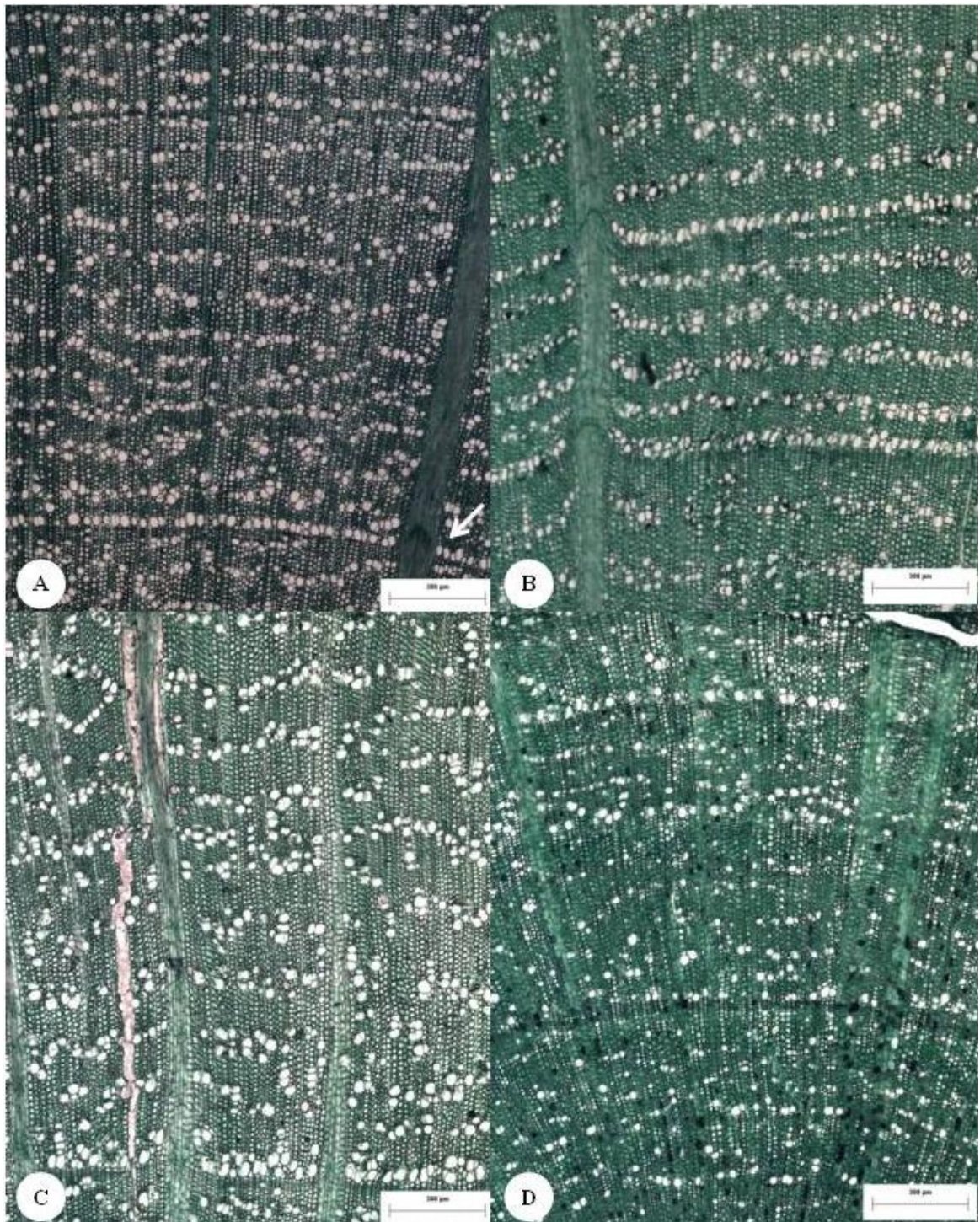


Figura 19. *Ribes ciliatum*, cortes transversales de la madera del tallo. Porosidad anular. A: sitio 1 (2,949 m), B: sitio 2 (3,366 m), C: sitio 3 (3,386 m), D: sitio 4 (3,545 m).

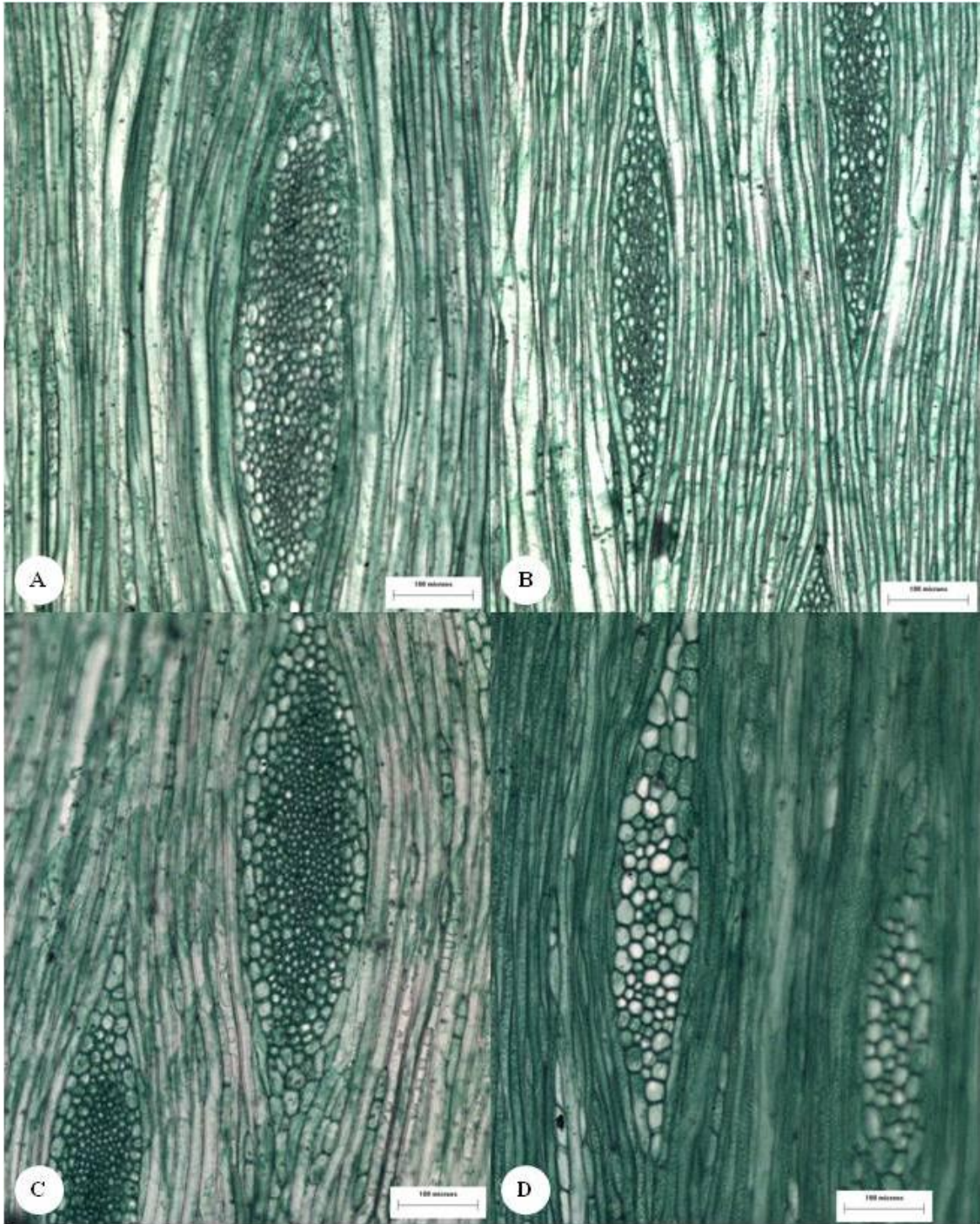


Figura 20. *Ribes ciliatum*, cortes tangenciales de la madera. Radios multiseriados. A: sitio 1 (2,949 m), B: sitio 2 (3,366 m), C: sitio 3 (3,386 m), D: sitio 4 (3,545 m).

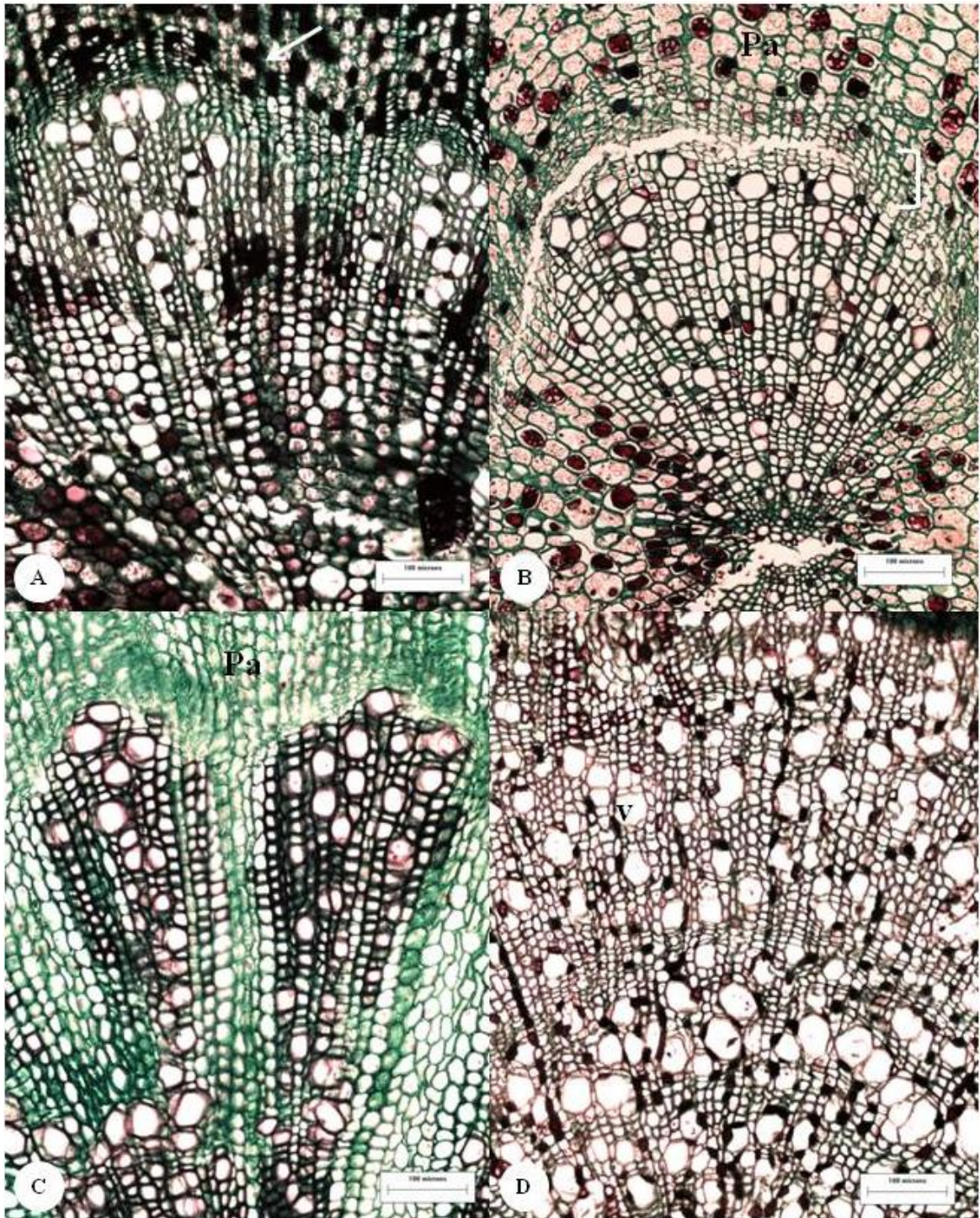


Figura 21. *Geranium seemanii*, cortes transversales de la madera del tallo. Anillos inconspicuos. A: sitio 1 (2,949 m), B: sitio 3 (3,386 m), C: sitio 4 (3,545 m), D: sitio 5 (3,652 m). Pa: parénquima; Flecha blanca parénquima con contenidos oscuros.

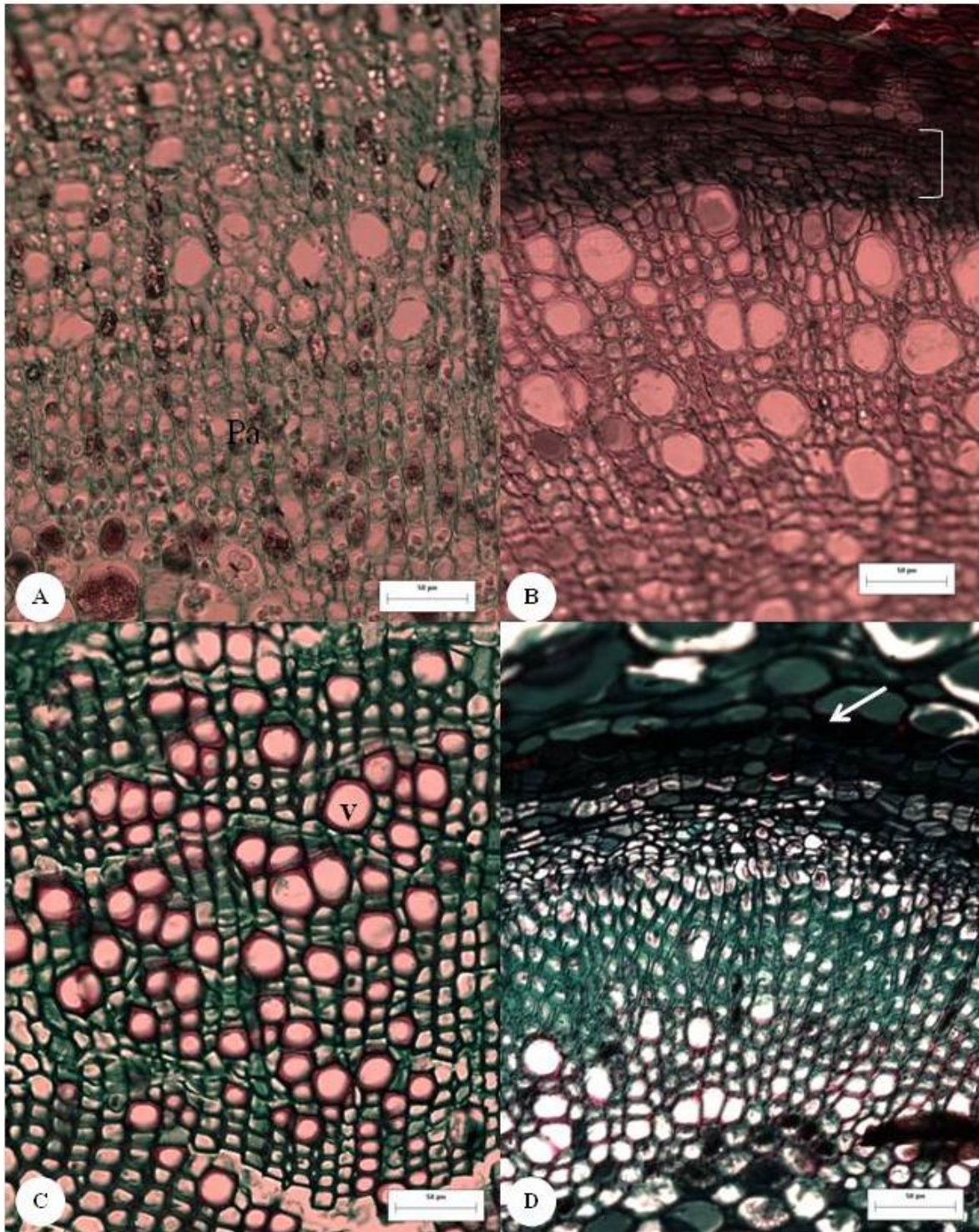


Figura 22. *Alchemilla procumbens*, cortes transversales del tallo. Anillos inconspicuos. A: sitio 2 (3,366 m), B: sitio 3 (3,386 m), C: sitio 5 (3,652 m), D: sitio 7 (3,952 m). Pa = parénquima; V = elemento de vaso. Corchete blanco = cámbium vascular, flecha blanca: banda de células de parénquima con contenidos oscuros.

Variación anatómica de la madera

Ribes ciliatum y *Symphoricarpos microphyllus*, especies con forma de vida fanerófitas, no exhibieron una tendencia clara en el diámetro radial y tangencial de los vasos de la madera temprana con relación al gradiente altitudinal (Figura 23). Ambas especies disminuyeron abruptamente los diámetros radiales de la madera temprana a mayor altitud, siendo diferente significativamente en *R. ciliatum* en el extremo superior del gradiente y en *S. microphyllus* en los sitios 3 (3,385 m) y 4 (3,545 m).

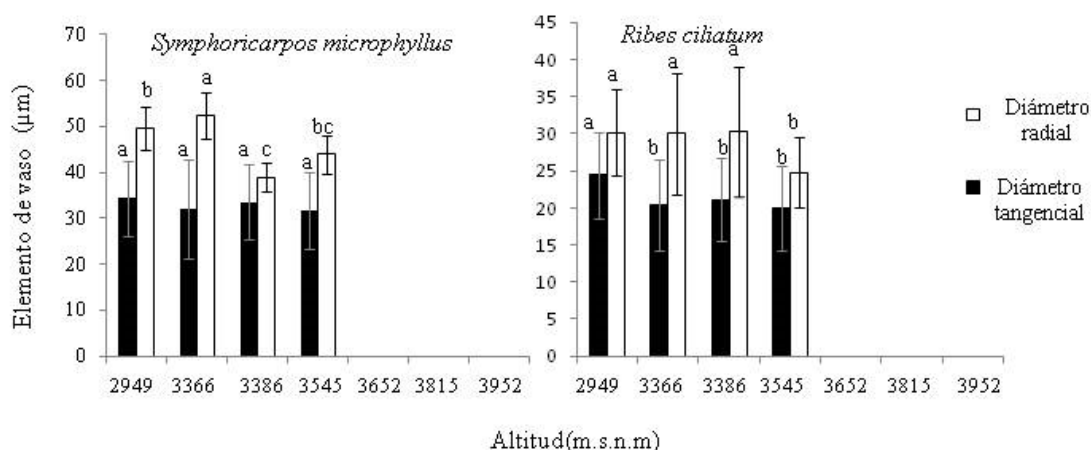


Figura 23. Variación del diámetro de los vasos de la madera temprana de dos especies a lo largo del gradiente altitudinal. (blanco) diámetro radial; (negro) diámetro tangencial. Valores con letras diferentes muestra diferencia significativas con $\alpha = 0.05$.

La madera tardía (Figura 24) de *Symphoricarpos microphyllus* presentó un disminución gradual y continua en el diámetro radial y tangencial conforme aumento la altitud, siendo significativamente diferente para los sitios 3 (3,386 m) y 4 (3,545 m). *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*, *Lupinus montanus* y *Ribes ciliatum* presentaron el decremento del diámetro de los vasos en el sitio de mayor altitud para cada especie.

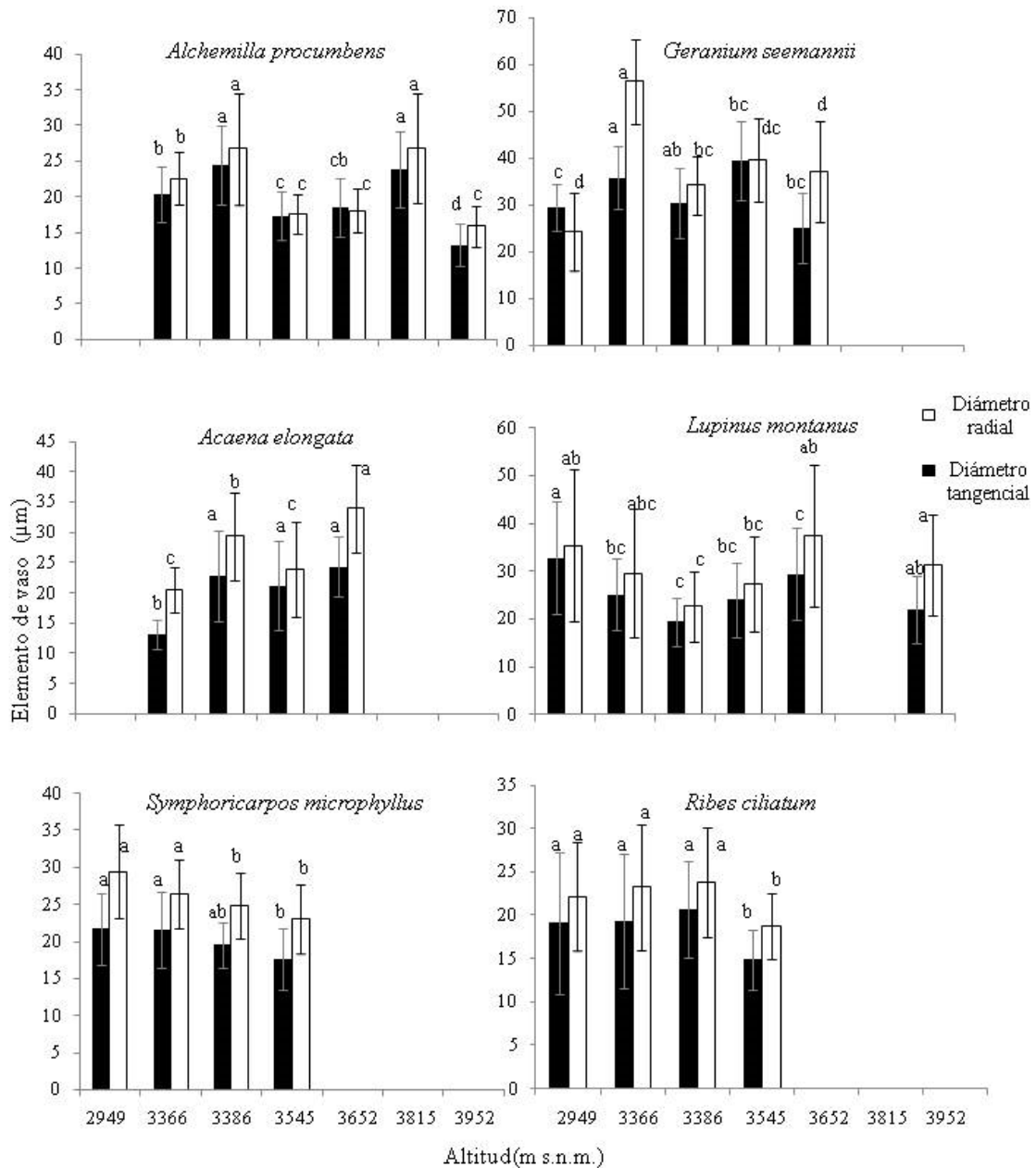


Figura 24. Variación del diámetro de los vasos de madera tardía de las seis a lo largo del gradiente altitudinal. (blanco) diámetro radial; (negro) diámetro tangencial. Valores con letras diferentes muestra diferencia significativas con $\alpha = 0.05$.

Las especies con forma de vida criptófita, *Alchemilla procumbens* y *Geranium seemannii* y hemicriptófita *Acaena elongata* y *Lupinus montanus*, mostraron distribución bimodal en la longitud de los elementos de vaso y fibras en relación al gradiente altitudinal, es decir un incremento y decremento en la longitud en diferentes sitios del gradiente, disminuyendo en el sitio de mayor altitud; excepto en la longitud de las fibras para *L. montanus* que exhibió un decremento gradual conforme aumentaba la altitud (Figura 25). *Geranium seemannii* fue la única especie que presentó traqueidas, también para este tipo de células se observó una distribución bimodal en su longitud

incrementándose en el sitio 5 (3,652 m). De las dos especies con porosidad anular (*Ribes ciliatum* y *Symphoricarpos microphyllus*), *R. ciliatum* presentó en la longitud de los elementos de vaso y de fibras un decremento significativo en el sitio 4 (3,545 m), mientras que la longitud de los elementos de vaso en *S. microphyllus* no mostraron ningún comportamiento claro en respuesta al gradiente, pero las fibras aumentaron su longitud conforme aumentaba la altitud.

El número de vasos/mm² disminuyó conforme aumenta la altitud en todas las especies (Figura 26). Sin embargo, en *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii* y *Lupinus montanus* hay un incremento a la mitad de su distribución en el gradiente altitudinal.

Los radios se observaron únicamente en cuatro de las seis especies estudiadas. *Alchemilla procumbens* y *Geranium seemannii* no presentaron radios en la madera. En *Acaena elongata* hay un incremento en el ancho de los radios a mayor altitud, mientras que en *Lupinus montanus* esto ocurre hacia la mitad del gradiente (Figura 27). En *Symphoricarpos microphyllus* no se encontró un patrón con respecto a la altitud, tanto para altura como ancho de los radios, este último solo mostro diferencias significativas en el sitio 1 (2,949 m). La altura de los radios en *Ribes ciliatum* se incrementó hasta la mitad de gradiente, para disminuir a mayor altitud y la menor anchura se encontró a la altitud más baja (Figura 27).

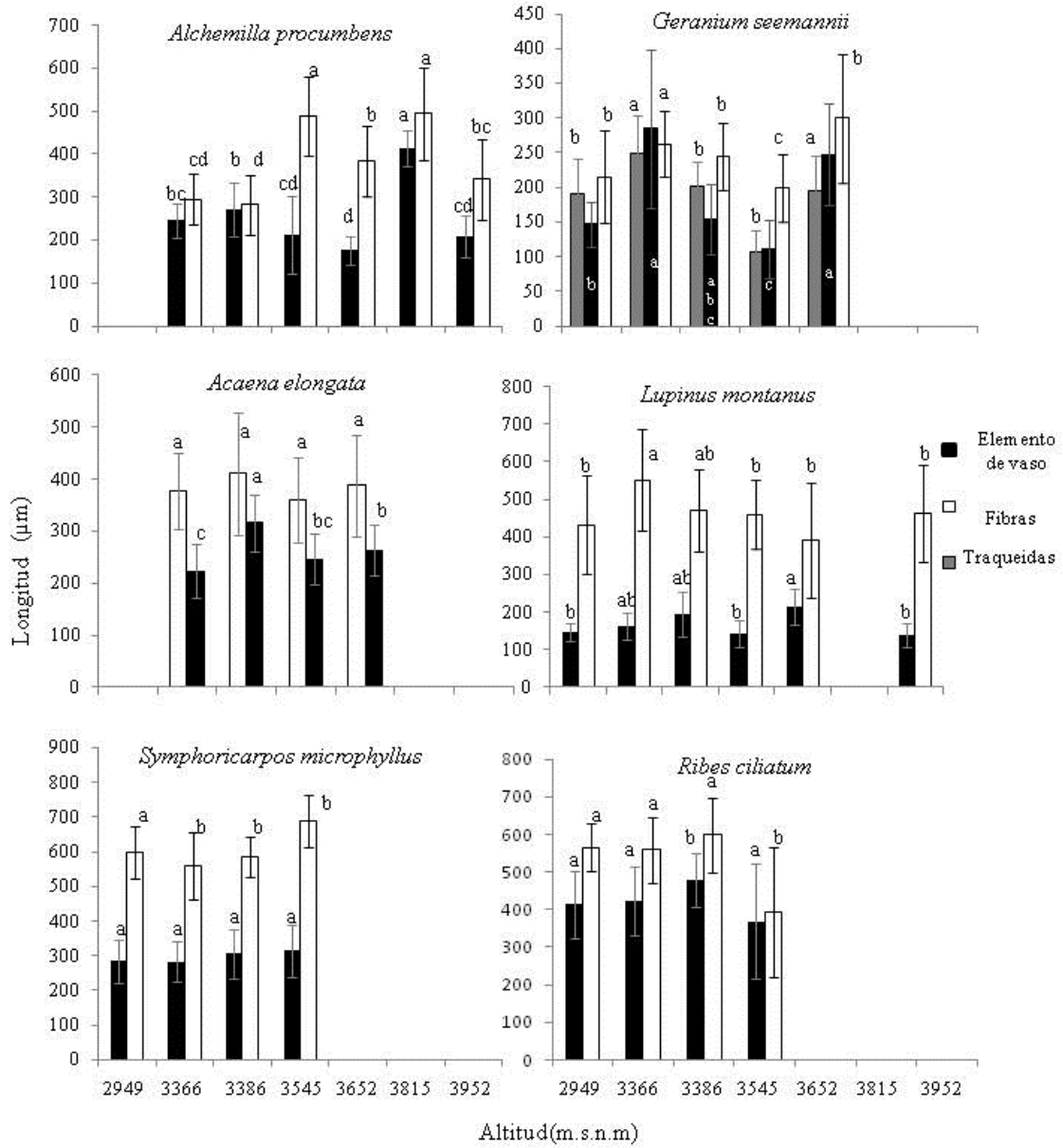


Figura 25. Variación de la longitud de los elementos traqueales y fibras de las seis especies a lo largo del gradiente altitudinal longitud del elemento de vaso (negro); longitud de las fibras; (blanco); traqueidas (gris). Valores con letras diferentes muestran diferencias significativas con $\alpha = 0.05$.

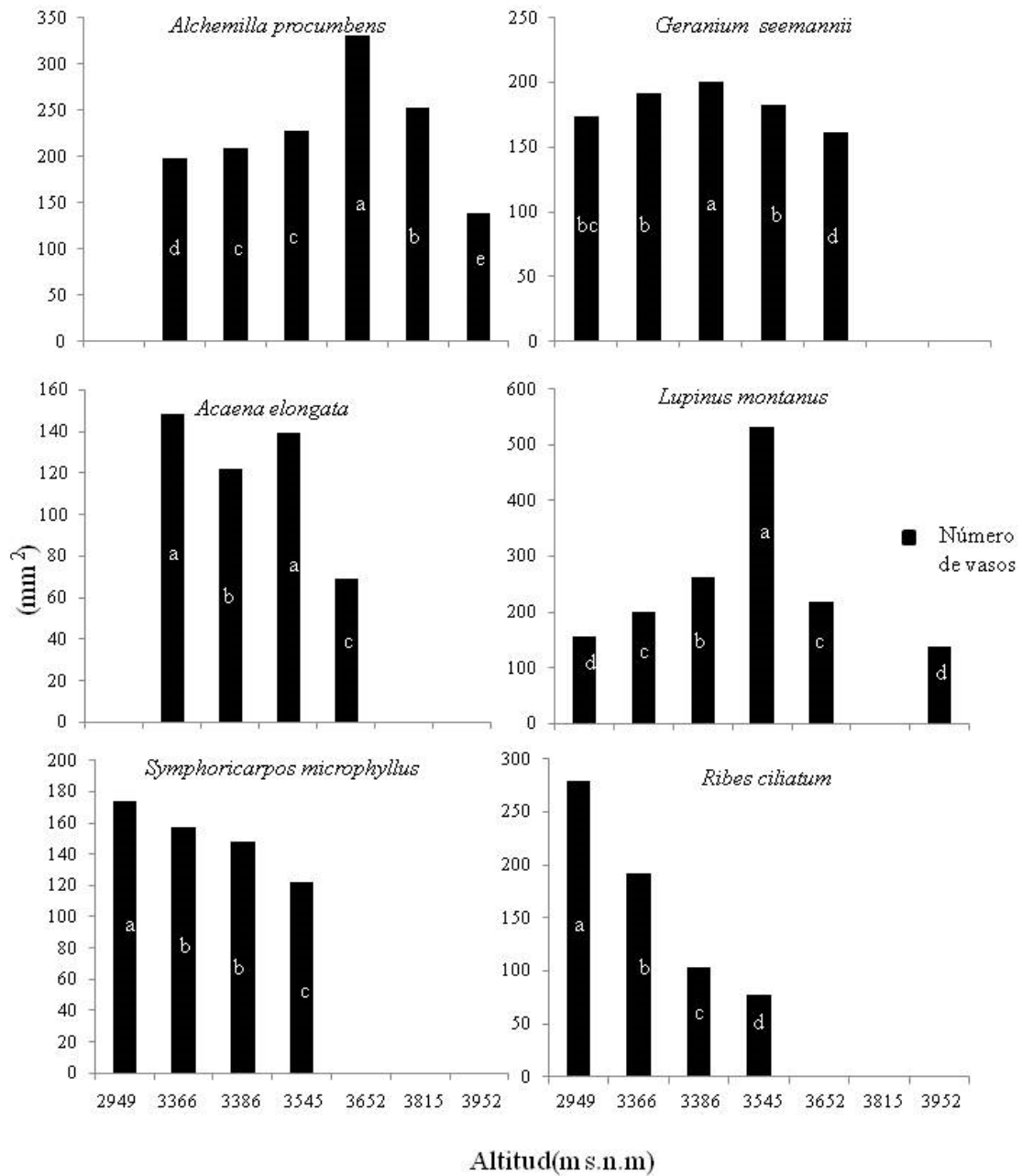


Figura 26. Variación en el número de vasos/mm² de las seis especies a lo largo del gradiente altitudinal. Valores con letras diferentes muestra diferencia significativas con $\alpha = 0.05$.

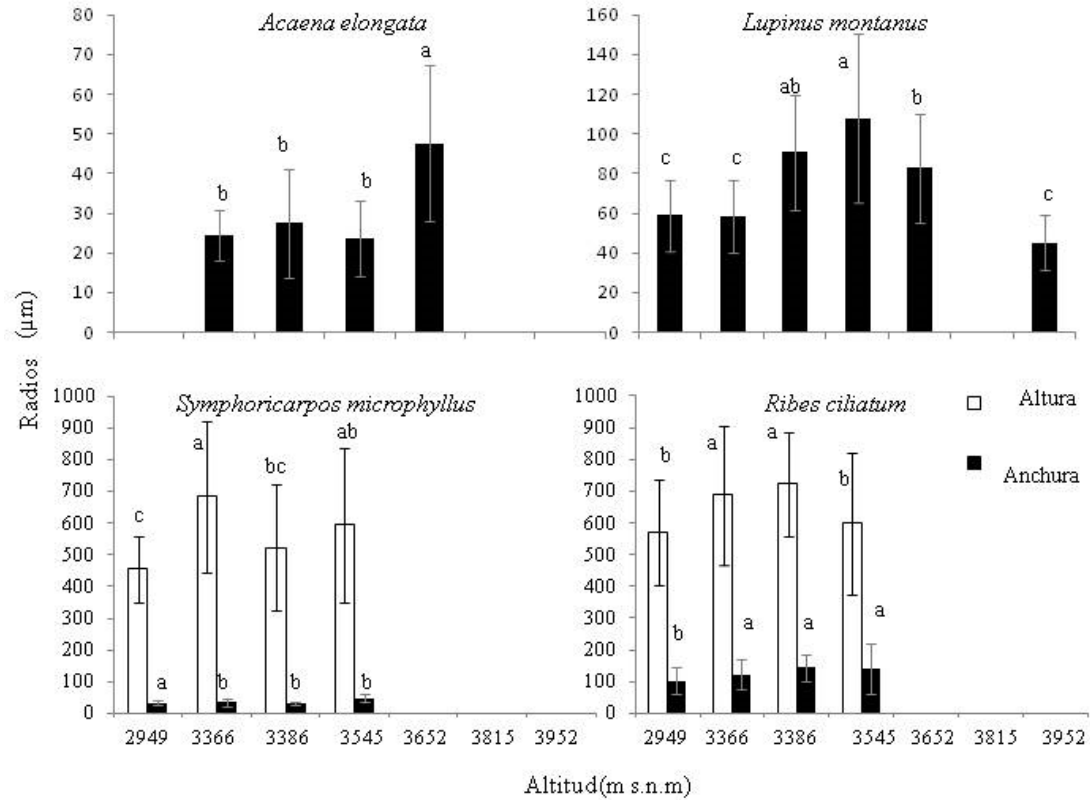


Figura 27. Variación de los radios de cuatro especies a lo largo del gradiente altitudinal. Altura de los radios (blanco); Anchura de los radios (negro). Valores con letras diferentes muestra diferencia significativas con $\alpha = 0.05$.

Del conjunto de variables (altitud, cobertura y materia orgánica) que se utilizaron para realizar el análisis de regresión múltiple, se observó que la altitud fue la variable más significativa para explicar el diámetro tangencial de los vasos en *Acaena elongata* y *Symphoricarpos microphyllus*, además del diámetro radial (Cuadros 13, 12), de esta última especie (Cuadro 12).

Cuadro 12. Regresión múltiple sobre tres variables de los vasos de la madera tardía de *Symphoricarpos microphyllus*; altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo_1). Los subíndices $_1$ y $_2$ indican los horizontes del suelo A_1 y A_2 , respectivamente.

Vasos		R^2	R^2 -parcial	β	P
Diámetro tangencial		0.10	-	-	<0.0001
	altitud Mo_1		0.06 0.04	-0.007 0.59	0.0004 0.0011
Diámetro radial		0.16	-	-	<0.0001
	Altitud		0.16	-0.009	0.0001
Número/mm ²		0.27	-	-	<0.0001
	altitud Mo_1		0.233 0.034	-0.009 0.42	0.0001 0.0041

Sin embargo, el diámetro radial del vaso de *Acaena elongata* se encontró más correlacionado con la materia orgánica (Cuadro 13). En el caso de *Alchemilla procumbens* la cobertura fue la variable predictora que presentó correlación significativa con el diámetro radial y tangencial de los vasos (Cuadro 14).

Cuadro 13. Regresión múltiple sobre tres variables de los vasos de la madera tardía de *Acaena elongata*; altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo₁). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂, respectivamente.

Vasos		R ²	R ² -parcial	β	P
Diámetro tangencial		0.27	-	-	<0.0001
	Altitud		0.114	0.05	0.0001
	Cober		0.081	1.25	0.0002
	Mo ₁		0.084	-1.60	0.0001
Diámetro radial		0.32	-	-	<0.0001
	Mo ₁		0.112	-0.18	0.0001
	altitud		0.108	0.05	0.0001
	cober		0.101	1.13	0.0001
Número/mm ²		0.63	-	-	<0.0001
	cober		0.63	-0.69	0.0001

Cuadro 14. Regresión múltiple sobre tres variables de del diámetro de los vasos de la madera tardía de *Alchemilla procumbens*; altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo₁). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂, respectivamente.

Vasos		R ²	R ² -parcial	β	P
Diámetro tangencial		0.48	-		<0.0001
	cober		0.475	0.28	0.0001
	Mo ₁		0.008	0.31	0.0260
Diámetro radial		0.35	-		<0.0001
	cober		0.323	0.21	0.0001
	Mo ₁		0.029	0.83	0.0002
	Altitud		0.0005	-0.003	0.1220
Número/mm ²		0.33	-		<0.0001
	cober		0.084	0.59	0.0001
	Mo ₁		0.134	-.359	0.0001
	altitud		0.115	0.02	0.0001

Para *Lupinus montanus* la altitud fue la variable que mejor explicó la variación en el diámetro radial y la longitud de los elementos de vasos (Cuadro 15), en este último con un 92% de los datos. El diámetro tangencial no presentó correlación, ya que ninguna variable fue significativa ($P < 0.15$). La cobertura explicó un mayor número de datos para anchura de los radios y número de vasos/mm² (Cuadro 15).

Cuadro 15. Regresión múltiple sobre cuatro variables de la madera tardía de *Lupinus montanus*; altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo₁). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂, respectivamente.

		R ²	R ² -parcial	β	P
Diámetro radial del vaso		0.08	-	-	<0.0001
	cober		0.01	-0.95	0.0697
	altitud		0.05	-0.03	0.0001
	Mo ₁		0.01	1.08	0.0226
Anchura de los radios		0.37	-	-	<0.0001
	cober		0.07	4.69	0.0001
	Altitud		0.06	0.21	0.0001
	Mo ₁		0.23	-12.4	0.0001
Longitud de los elementos de vaso		0.39	-	-	<0.0001
	altitud		0.92	-0.65	0.0001
	Cober		0.06	-16.90	0.0001
	Mo ₁		0.002	4.00	0.0001
Número/mm ²		0.54	-	-	<0.0001
	Mo ₁		0.05	-4.71	0.0002
	altitud		0.04	0.08	0.0003
	cober		0.44	1.73	0.0001

Solo en *Geranium seemannii* se observó que la variación en la longitud de los elementos traqueales y de las fibras está relacionada con las tres variables independientes analizadas (altitud, cobertura y Mo₁). Aunque la materia orgánica fue la variable que más datos aportó a la explicación de la longitud de las fibra y los elementos de vaso. La longitud de los elementos traqueales y el número de vasos/mm² fueron mejor explicados por la altitud (Cuadro 16). Únicamente la variable altura de los radios en *Ribes ciliatum* pudo ser explicada por la materia orgánica (Cuadro 17).

Cuadro 16. Regresión múltiple sobre cuatro variables de la madera tardía de *Geranium seemannii*; altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica. (Mo₁). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂ respectivamente.

		R ²	R ² -parcial	β	P
Longitud del elemento de vaso		0.50	-	-	<0.0001
	Mo ₁		0.32	-39.29	0.0001
	altitud		0.02	-0.59	0.0001
	Cober		0.15	-15.97	0.0552
Longitud de fibra		0.23	-	-	<0.0001
	Mo ₁		0.23	15.35	0.0001
Longitud de la traqueida		0.53	-	-	<0.0001
	Mo ₁		0.22	25.23	0.0001
	altitud		0.29	-0.29	0.0001
	Cober		0.01	-4.09	0.0552
Número vasos/mm ²		0.22	-	-	<0.0001
	altitud		0.22	25.03	0.0001

Cuadro 17. Regresión múltiple sobre la variable altura de los radios de la madera en *Ribes ciliatum*; altitud, cobertura de luz (cober), Materia orgánica (Mo₁). Los subíndices ₁ y ₂ indican los horizontes del suelo A₁ y A₂, respectivamente.

		R ²	R ² -parcial	B	P
Altura de los radios		0.09	-		<0.0001
	Mo ₁		0.09	31.56	0.0001

Discusión

Dentro de los caracteres anatómicos de la madera que han sido más estudiados con respecto a la influencia que puede tener al aumento en la altitud, se encuentra el diámetro de los vasos. En este trabajo se observó que *Acaena elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*, *Lupinus montanus* y *Ribes ciliatum* disminuyeron el diámetro radial y tangencial de los vasos de la madera en sitios de mayor altitud. Resultados semejantes fueron registrados en diferentes especies de plantas a lo largo de gradientes altitudinales (Van de Oever *et al.*, 1981; Lens *et al.*, 2004; Yaman, 2006; Motomura *et al.*, 2007; Noshiro *et al.*, 2010; Pourtahmasi *et al.*, 2011). Esto se le atribuye a los factores estresantes tales como escasez de agua en el suelo que puede provocar que el potencial hídrico disminuya, lo que hace que las plantas sean más

susceptibles de sufrir embolismo. Los diámetros más pequeños de los vasos tienden a ser menos propensos al embolismo (Martínez-Vilalta *et al.*, 2002), por lo que le confieren más seguridad. Sin embargo, el decremento gradual en los diámetros de los vasos conforme aumenta la altitud, solo fue observado en *Symphoricarpos microphyllus*, ya que en *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii* y *Lupinus montanus* se presentó un patrón bimodal de este atributo en los extremos del gradiente altitudinal. Los diámetros más pequeños se encontraron en los sitios de la parte intermedia del gradiente de distribución de estas especies. Esta respuesta en el diámetro de los vasos resulta ser diferente incluso en especies del mismo género. Por ejemplo, en *L. montanus* se observó también el patrón bimodal, lo que contrasta con lo reportado por Briceño *et al.*, (2000) para dos especies del mismo género en los Andes Venezolanos. Estos autores, mencionan que en *L. meridanus* y *L. eromonos*, la disminución de los diámetros ocurrió en los sitios de mayor altitud. Es importante mencionar que quizás el decremento no fue bimodal por el tamaño del intervalo de altitud en donde se distribuye *L. meridanus*, ya que únicamente llega a los 3,550 m s.n.m. y en la parte más alta es remplazada por *L. eromonos*; por lo tanto, la distribución de ambas especies no es continua a lo largo del gradiente como el caso de *L. montanus* aquí estudiada y que está presente en el intervalo de 2,949 a 3,952 m de altitud.

Por otra parte, en *Acaena elongata* se observó el efecto opuesto: fue la única especie que presentó una correlación positiva con el gradiente altitudinal, es decir, los diámetros radial y tangencial de los vasos de la madera se incrementaron conforme aumento la altitud. Este escalamiento positivo coincide con los resultados obtenidos por Motomura *et al.* (2007) en para *Ephedra pachyclada*, especie que se encuentra adaptada a zonas alpinas del occidente de Nepal y que se caracteriza por tener un tipo de punteaduras diferente en sus elementos de vaso.

La porosidad es difusa en cuatro de las seis especies y en *Symphoricarpos microphyllus* y *Ribes ciliatum* es anular. Los patrones de porosidad tiene implicaciones fisiológicas para el transporte de agua (Zimmermann, 1983); ya que en la porosidad anular, el transporte de agua se realiza en la madera temprana del último anillo, mientras que en las porosidades difusas la conducción es a través de varios anillos (Moglia, López, 2001), por lo que se sugiere que hay un mejor transporte de agua en éstas. En especies con porosidad anular se ha observado que la madera tardía es muy sensible a los cambios de precipitación (Valencia, Barajas, 1995) lo que podría estar limitando la distribución de *S. microphyllus* y *R. ciliatum* a 3,545 m de altitud en el gradiente.

Uno de los caracteres anatómicos que resultó ser más sensible al incremento de la altitud fue el número de vasos/mm². Se detectó una disminución en el número de vasos a mayor altitud para todas las especies y únicamente en *Symphoricarpos microphyllus* y *Ribes ciliatum* (fanerófitas) el decremento fue gradual. Resultados similares se han mencionado en *Lobelia gibberoa* dado que esta especie se distribuye en zonas de alpinas, y se ha interpretado como un indicador de xeromorfismo (Carlquist, 1994). Además de lo anterior, se encontró una correlación negativa entre el número y el diámetro de los vasos en *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii* (criptófitas), *Lupinus montanus* y *Acaena elongata* (hemicriptófitas). Aunque esta relación ha sido mencionada previamente en otros estudios realizados a lo largo de gradientes de altitud (Van de Oever *et al.*, 1981; Carlquist, 1994; Yaman, 2006; Noshiro *et al.*, 2010), el incremento en el número de vasos se ha reportado hacia los sitios de mayor altitud pues el diámetro disminuye como estrategia de seguridad para los factores estresantes de las zonas alpinas (Van de Oever *et al.*, 1981; Lens *et al.*, 2004; Yaman, 2006; Noshiro *et al.*, 2010; Pourtahmasi *et al.*, 2011). Sin embargo, en este trabajo las especies que presentaron esta tendencia solo exhibieron esta correlación a la mitad del gradiente. Mientras que en *R. ciliatum* y *S. microphyllus*, el diámetro de los vasos y el número de vaso disminuyeron en los sitios de mayor altitud. El comportamiento de los vasos la madera en ambas que tienen porosidad anular puede estar relacionado también con ser caducifolias y ser sensibles a disponibilidad de agua durante la última fase de crecimiento en su madera tardía.

Dentro de los caracteres anatómicos que se reportan relacionados con la altitud destaca la longitud de las fibras (Van de Oever *et al.*, 1981; Motomura *et al.*, 2007; Prasad y Al-Sagheer, 2012). En *Alchemilla procumbens* (criptófito), *Ribes ciliatum* (fanerófito) y *Acaena elongata* y *Lupinus montanus* (hemicriptófito), especies con diferentes formas de vida, se presentó un decremento en los sitios de mayor altitud. Sin embargo, únicamente en *L. montanus* se observó un decremento continuo conforme aumentó la altitud, lo que concuerda con lo mencionado por Van de Oever *et al.* (1981) y Motomura *et al.* (2007) en otras especies de plantas. Mientras que en especies como *Geranium seemannii* y *Symphoricarpos microphyllus* la respuesta de la longitud de la fibra fue inverso, es decir, que el incremento se encontró en los sitios de mayor altura. El tamaño de las fibras se ha relacionado con la forma de vida, sobre todo por la capacidad de almacenamiento de agua asociado a las fibras delgadas y cortas en arbustos tuberosos (Olson y Carlquist, 2000), que podría ser el caso de las especies aquí

estudiadas. Se podría inferir que el decremento en el tamaño de las fibras que se encuentra en los sitios que marcadamente han mostrado decremento en otras estructuras de la madera, sea parte de una de las estrategias que presentan las especies a factores estresantes, como poca humedad del suelo y que está asociado con su forma de vida.

Con respecto a la longitud de los elementos de vaso se presentó el mismo comportamiento que en las fibras. Esto es una tendencia a la reducción a mayor altitud en *Alchemilla procumbens* (criptófita), *Ribes ciliatum* (fanerófita) y *Lupinus montanus* (hemcriptófita) como ha sido reportado también en diferentes especies (Van de Oever *et al.*, 1981; Carlquist, 1994; Briceño *et al.*, 2000; Motomura *et al.*, 2007; Noshiro *et al.*, 2010). Esta disminución en la longitud de los elementos de vaso con el incremento en altitud es atribuida al decremento en el tamaño de los individuos, ya que la reducción en la talla sin importar la forma de vida es una de las principales estrategias que han adquirido las plantas para mitigar las condiciones estresantes (Van de Oever *et al.*, 1981; Carlquist, 1994; Briceño *et al.*, 2000; Motomura *et al.*, 2007; Noshiro *et al.*, 2010); principalmente de escasez de agua (Carlquist, 1994) en ambientes subalpinos y alpinos.

Se mencionan correlaciones positivas para la altura de los radios con respecto a la altitud (Arias y Terrazas, 2001; Moya y Tomazello, 2007), lo que sugiere ser una estrategia para la seguridad en la conductividad, que se infiere en la variabilidad de disponibilidad de agua a lo largo del gradiente altitudinal (Moya y Tomazello, 2007) y a tener un mayor área de sitios de contactos para movilizar eficientemente las reservas que se almacenan en las células de los radios. Pese a esto, *Symphoricarpos microphyllus* y *Ribes ciliatum* presentaron el incremento a la mitad del gradiente. Notoriamente ambas especies presentaron radios paedomórficos a mayor altitud, comportamiento semejante se observó en *Espelatia* y *Lobelia*, especies arborescentes, que se interpretó con un mayor el almacenamiento de agua (Carlquist, 1994). Además los radios paedomórficos son un indicador de que las especies alcanzan dentro de su ciclo de vida la etapa reproductiva pero en su madera los radios son juveniles. En el caso de *Acaena elongata* y *Lupinus montanus*, que presentaron radios muy largos, el incremento se observó en el ancho de los radios, en la primera especie hacia el sitio de mayor altitud y en *L. montanus* hacia la mitad del gradiente, lo que podría relacionarse con estrategias variadas, para el transporte de agua y de señales así como para almacenamiento.

La anatomía de la madera de las especies aquí estudiadas exhibió diferente comportamiento con relación a su forma de vida. Esto se puede observar en *Alchemilla*

procumbens y *Geranium seemannii*, ambas criptófitas, tienen una gran cantidad de parénquima en la madera, lo que les permite almacenar diferentes productos metabólicos, principalmente almidón; además de los productos acumulados en sus raíces tipo estolón y napiforme, respectivamente. La presencia de estas estructuras internas, aunado a una estrategia de lento crecimiento les permite sobrevivir durante todo el año; lo cual explica por qué la materia orgánica y la cobertura de luz resultaron ser las variables más relacionadas con los diámetros de los vasos, encargados del transporte de agua en relación al número (correlacionados) en *Alchemilla procumbens* y *Geranium seemannii*.

Los caracteres anatómicos de la madera que presentaron una tendencia de cambio a lo largo del gradiente altitudinal analizado en las seis especies están relacionados principalmente con las variables altitud, materia orgánica y cobertura. Sin embargo, cada una de las variables influyó de diferente forma. Por ejemplo, la materia orgánica contribuyó en la explicación del cambio en la longitud de traqueidas, fibras y elementos de vaso para *Geranium seemannii* así como en el número de vasos en *Lupinus montanus* y en el diámetro radial de los vasos en *Acaena elongata* a lo largo del gradiente. La materia orgánica es uno de los componentes, que aunque se encuentra en pequeñas proporciones en el suelo, aporta una materia rica de reserva de nutrientes para las plantas. De tal forma que la distribución de las especies no únicamente está delimitada por la altitud, que es una variable ambiental indirecta. Representa en distintas combinaciones de variables climáticas, edáficas, topográficas e interacciones ecológicas y fisiológicas, dentro de las cuales los nutrientes juegan un papel relevante (Prasad y Al-Sagheer, 2012). Además, para el número de vasos en *A. elongata* y longitud de las fibras en *L. montanus*, la cobertura resultó ser la variable más significativa y es un indicador de la tolerancia a la luz de estas especies. Esto contrasta con lo reportado Prasad y Al-Sagheer, (2012), para *Dipterocarpus indicus*, quienes indican que la variación en la longitud de las fibras está asociada a la humedad disponible en el suelo, además Olson y Carlquist, (2000), mencionan que esta variación también se encuentra relacionado con sus raíces tuberosas en arbustos de la familia Moringaceae.

Importancia de las descripciones anatómicas de hoja y madera

La mayoría de los trabajos sobre anatomía se enfocan a especies que presentan problemas taxonómicos (Carlquist, 1994) o de recursos maderables, por lo que son escasas aquellas que no representan tener una importancia económica. Las descripciones anatómicas de las hojas y madera de este estudio son novedosas para el entendimiento de especies con distintas formas de vida. En algunos casos como en *Alchemilla procumbens* y *Geranium seemannii*, el desconocimiento de la existencia de madera en especies de talla tan pequeñas. Con respecto a las descripciones anatómicas de las especies de esta investigación, solo se han reportado aquellas concernientes al género *Geranium* de hoja (Carlquist y Bissing, 1976) y tallo (Salimpour *et al.*, 2009). Sin embargo, en ninguno de estos dos trabajos se hace mención a la descripción anatómica de *G. seemannii*, aquí estudiada por primera vez. Briceño *et al.* (2000) hacen mención de los caracteres anatómicos de dos especies de *Lupinus*, pero no presentan descripciones anatómicas como tal. Ya existía un precedente con respecto a la anatomía de *L. montanus* (Zamora-Natera; Terrazas, 2012) para la hoja, que difiere con la presencia de tricomas en la superficie abaxial, que para este estudio se describió con tricomas en ambas superficies de la hoja. Además no hay una descripción anatómica de la madera de esta especie, ya que la mayoría de los trabajos solo se enfocan a un órgano de la planta. El aporte de las descripciones anatómicas de estas especies permite tener conocimiento previo para futuras investigaciones., y que podrían aportar junto con la morfología información más precisa de las especies.

Conclusiones de la morfología, hoja y la madera de las especies estudiadas en el gradiente altitudinal del Cerro Tláloc, Estado de México

Los caracteres anatómicos de la hoja y madera de las seis especies de plantas presentaron cambios a lo largo del gradiente altitudinal. En algunos de los caracteres se observó un patrón de decremento (ancho de la hoja: *Lupinus montanus*; epidermis adaxial: *L. montanus*, *Ribes ciliatum*; diámetro de los vasos: *Symphoricarpos microphyllus*, longitud de la fibra: *L. montanus*; número de vaso/mm²: *S. microphyllus*) incremento (diámetro de los vasos: *Acaena elongata*; longitud de las fibras: *S. microphyllus*; ancho de los radios: *A. elongata*) o bimodal (ancho de la hoja: *A. elongata*, *Alchemilla procumbens*, *Geranium seemannii*; índice estomático y diámetro de los vasos: *A. procumbens*, *G. seemannii*, *L. montanus*; longitud de fibra: *A. procumbens*, *G. seemannii*; longitud de traqueidas *G. seemannii*). Este último no se encontraba reportado. La disminución en el tamaño de los caracteres anatómicos podría estar asociada con factores estresantes, lo que sugiere que no solamente en los extremos del gradiente existen condiciones ambientales adversas para las plantas aunado a los tipos de vegetación contrastantes y la particularidad del bosque de oyamel presente en este gradiente. La variación abrupta en los valores de los caracteres anatómicos de las especies que presentan amplia distribución a lo largo del gradiente altitudinal puede considerarse como un indicador de condiciones estresantes en determinados puntos del mismo. Las dos especies que solo se localizaron hasta la mitad del gradiente (*S. microphyllus* y *R. ciliatum*), son fanerófitas, por lo que sus yemas de renuevo se encuentran más expuestas a los cambios en la precipitación y temperatura existentes a lo largo de gradiente altitudinal, lo que posiblemente limita su distribución. Además, las hojas no mostraron cambios significativos entre los sitios, por lo que al ser especies caducifolias, su estrategia, se base en la pérdida de las hojas para evadir los factores estresantes. Ambas especies tuvieron un comportamiento muy similar en los caracteres anatómicos de la madera y también presentaron el mismo tipo de porosidad. Cabe señalar que la regresión múltiple arrojó que *S. microphyllus* fue la especie que estuvo más influenciada por la altitud para el diámetro radial, tangencial y número de vasos. Una de las variables que se fue más sensible al incremento de la altitud fue el número de vaso en todas las especies, el ancho de la hoja y el índice estomático. Estudios sobre aspectos ecofisiológicos y de arquitectura hidráulica permitirán apoyar los resultados

aquí obtenidos para las especies cuyo comportamiento es particular a lo largo del gradiente altitudinal.

Literatura citada

- Aguilar-Rodríguez S., Terrazas T. y López-Mata L. 2006. Anatomical wood variation of *Buddleja cordata* (Buddlejaceae) along its natural range in Mexico. *Trees* 20: 253-261.
- Aguilar-Rodríguez, S., y Barajas–Morales J. 2005. Anatomía de la madera de especies arbóreas de un bosque mesófilo de montaña: un enfoque ecológico–evolutivo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 77: 51-58.
- Arambarri A.M., Novoa M.C., Bayón N.D., Hernández M.P., Colares M.N y Monti C. 2011. Ecoanatomía foliar de árboles y arbustos de los distritos chaqueños occidental y serrano (Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina Botánica* 46: 251- 270.
- Arias S. y Terrazas T. 2001. Variación en la anatomía de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 72: 157-169.
- Berlyn G.P. y Miksche J.P. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Iowa State University Press, Iowa. 326.
- Bravo S., Giménez A. y Moglia J. 2006. Caracterización anatómica del leño y evolución del crecimiento en ejemplares de *Acacia aroma* y *Acacia furcatispina* en la región Chaqueña, Argentina. *Bosque* 27: 146-154.
- Briceño B., Azocar A., Fariñas M. y Rada F. 2000. Características anatómicas de dos especies de *Lupinus L.* de los Andes venezolanos. *Pittieria* 29: 21-31.
- Cáceres Y. y Rada F. 2011. ¿Cómo responde la especie leñosa *Vaccinium meridionale* a la temperatura en su límite altitudinal de distribución en los Andes Tropicales. *Journal Ecotrópicos*. Caracas 24: 80-91.
- Carlquist S y Bissing D.R. 1976. Leaf anatomy of Hawaiian Geraniums in relation to ecology and taxonomy. *Biotropica* 8: 248-259
- Carlquist S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64: 887-896.
- Carlquist S. 1994. Anatomy of tropical alpine plants. In: Rundel P. Smith A. Meinzer F. (Ed.) *Tropical alpine environment, Plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge. 111-125 pp.

- Cavieres L.A. 2000. Variación morfológica de *Phacelia secunda* J.F. Gmel. (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. *Gayana Botanica* 57: 89-96.
- Cavieres A.L. y Piper L.F. 2004. Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. en: Cabrera H.M. Ed. *Fisiología Ecológica en Plantas. Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*, pp.221-234. Ediciones de la Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- Chapolagh P.F., Gholamali J.S., Mehrdad Z.A.S. y Bruschi P. 2013. Leaf macro-and micro-morphological altitudinal variability of *Carpinus betulus* in the Hyrcanian forest (Iran). *Journal of Forestry Research* 24: 301-307.
- Dávila P.D. 1992. Un análisis de los herbarios mexicanos. *Ciencias* 6:57-61.
- De Casas R. R., Vargas P., Pérez-Corona E., Manrique E. y García-Verdugo C. 2007. Field patterns of leaf plasticity in adults of the long-lived evergreen *Quercus coccifera*. *Annals of Botany* 100: 325-334.
- Doria G., Fernández-Burgos M., Powell D. y Schmidt J. 2010. Altitudinal leaf variation in *Cecropia Schreberiana* (Urticaceae) in the Luquillo experimental forest, Puerto Rico. *Acta Científica* 24: 35-45.
- Ely F., Torres F. y Gavira J. 2005a. Morfología y anatomía foliar de *Monochaetum meridense* (Melastomataceae). *Acta Botánica de Venezuela* 28: 197-212.
- Ely F., Torres F. y Gavira J. 2005b. Relación de la morfo-anatomía foliar de tres especies de *Miconia* (Melastomatacea) con su hábitat y distribución altitudinal en el parque nacional Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. *Acta Botánica de Venezuela* 28: 275-300.
- Fahn A. 1982. *Anatomía vegetal*. Pirámide. Madrid, España. 599.
- Garnier E., Shipley B., Roumet C. y Laurent G. 2004. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Ecological Society of America. Ecology* 15: 688-695.
- Guerrero-Campo J., Alberto F., Hodgson J., García-Ruiz J.M. y Montserrat-Martí G. 1999. Plant community patterns in a gypsum area of NE Spain. I. Interactions with topographic factors and soil erosion. *Journal of Arid Environments* 41: 401-410.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin (new series)* 10: 219-332.
- Kofidis G. y Bosabalidis A.M. 2008. Effects of altitude and season on glandular hairs

- and leaf structural traits of *Nepeta nuda* L. *Botanical Studies* 49: 363-372.
- Kofidis G., Bosabalidis A.M. y Moustakas M. 2003. Contemporary seasonal and altitudinal variations of leaf structural features in Oregano (*Oregarum vulgare* L.). *Annals of Botany* 92: 635-645.
- Körner Ch., Bannister P. y Mark A.F. 2013. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia* 69: 575-588.
- Lens F., Luteyn J.L., Smets E. y Jensen S. 2004. Ecological trends in the wood anatomy of Vaccinioideae (Ericaceae s. l.). *Flora* 199: 309-319.
- Martínez Vilalta J. Piñol J. y Beven K. 2002. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in wood plants: an application to climate in the Mediterranean. *Ecological Modelling*. 155: 127-147.
- Mazzola M.B., Kin A.G., Morici E.F., Babinec F.J. y Tamborini G. 2008. Efecto del gradiente altitudinal sobre la vegetación de las sierra de Lihue Calel (La Pampa, Argentina). *Boletín Sociedad Argentina Botánica* 43: 103-119.
- Mallníková E., Kukla J., Kuklová M. y Balázová M. 2013. Altitudinal variation of plant traits: morphological characteristics in *Fragaria vesca* L. (Rosaceae). *Annals of Forest Research* 56: 79-89.
- Meinzer F.C., Goldstein G. y Rundell P.W. 1985. Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an andean giant rosette plant. *Oecologia*.65:278-238.
- Méndez E. 2007. La vegetación de los Altos Andes II. Las vegas del flanco oriental del Cordón del Plata (Mendoza, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina Botánica* 42: 273-294.
- Metcalfé C.R. y Chalk L. 1979a. Anatomy of the dicotyledons. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. Vol I. Second edition. Clarendon, Oxford. 294 pp.
- Metcalfé C.R. y Chalk L. 1979b. Anatomy of the dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction. Vol. II. Second edition. Clarendon, Oxford. 283pp.
- Mogollón P.J. y Martínez A. 2010. Variación de la actividad biológica del suelo en un transecto altitudinal de la sierra de San Luís, Estado Falcón. *Agronomía Tropical* 59: 269-479.
- Moglia J.G. y López C.L. 2001. Estrategia adaptativas del leño *Aspidosperma*

- quebracho blanco. *Madera y Bosques* 7: 13-25.
- Molina-Montenegro M.A. 2008. Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas* 17: 146-154.
- Molina-Montenegro M.A. y Cavieres L.A. 2010. Variación altitudinal de los atributos morfo-fisiológicos en dos especies de plantas alto- andinas y sus implicaciones contra la fotoinhibición. *Gayana Botánica* 67: 1-11.
- Motomura H., Noshiro S. y Mikage M. 2007. Variable wood formation and adaptation to the alpine environment of *Ephedra pachyclada* (Gnetales: Ephedraceae) in the Mustang District, Western Nepal. *Annals of Botany* 100: 315-324.
- Moya R. y Tomazello M. 2007. Relationship between anatomical features and intra-ring wood density profiles in *Gmelina arborea* applying X-ray densitometry. *Cerne* 13: 384-392.
- Noshiro S., Ikeda H. y Joshi L. 2010. Distinct altitudinal trends in the wood structure of *Rhododendron Arboreum* (Ericaceae) in Nepal. *IAWA Journal* 31: 443-456.
- Olson M.E. y Carlquist S. 2000. Stem and root anatomical correlations with life form diversity, ecology, and systematic in *Moringa* (Moringaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 135: 315-318.
- Pourtahmasi K., Lotfi N., Bräuning A. y Parsapajouh D. 2011. Tree-ring width and vessel characteristic of oriental beech (*Fagus orientalis*) along altitudinal gradient in the Caspian forests, northern Iran. *IAWA Journal* 32: 461-473.
- Prasad D.A.G. y Al-Sagheer A.N. 2012. Variation in wood fibre among eight population of *Dipterocarpus indicus* in Western Ghats, India. *Journal of Environmental Biology* 33: 215-221.
- Rada F., Goldstein G., Azocar A. y Torres F. 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany* 38: 491-497.
- Ran F., Zhang X., Zhang Y., Korpelainen H. y Li. C. 2013. Altitudinal variation in growth, photosynthetic capacity and water use efficiency of *Abies faxoniana* Rehd. et Wils. seedlings as revealed by reciprocal transplantations. *Trees* 27:1405-1416.
- Raunkiaer C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford University Press, Oxford.

- Romero-Chávez D.M., Aguilar-Rodríguez S. y T. Terrazas 2010. Variación anatómica en la madera de *Quercus obtusata* (Fagaceae). *Madera y Bosques* 16: 69-87.
- Roth I. 1984. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure. Junk Publications., The Hague. Boston Lancaster.
- Ruzin S.E. 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press. Oxford.
- Sánchez-González A. y López-Mata L. 2003. Clasificación y ordenación de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 74: 47-71.
- Sánchez-González A. 2004. Análisis sinecológico, florístico y biogeográfico de la vegetación del norte de la Sierra Nevada México. Tesis, Doctorado en ciencias. Colegio de Postgraduados. 153 pp.
- Salimpour F., Mazooji A. y Samira O. 2009. Stem and leaf of ten *Geranium* L. species in Iran. *African Journal of Plant Science* 3: 238-244.
- Salisbury E.J. 1928. On the causes and ecological significance of stomatal frequency with special reference to wood land flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 216: 1-65.
- Valencia A.S y Barajas-Morales.1995. Comparación de la anatomía de la madera de *Quercus affinis* y *Q. Laurina* (Fagaceae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 66: 113-131.
- Van den Oever L., Bass P. y Zandee M. 1981. Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *IAWA Bulletin (new series)* 2: 3-24.
- Yaman B. 2006. Variations in quantitative vessel element characters of *Cerasus avium*, (Rosaceae) in Turkey. In: *Plant, Fungal and habitat Diversity and Conservation, Proc. 4th Balkan Botanical Congress, Sofia*, 59-64.
- Yaman B. 2008. Variation in quantitative vessel element of *Junglans regia* wood in the western black sea region of Turkey. *Agrociencia* 42: 357-365.
- Zamora-Natera J.F. y Terrazas T. 2012. Anatomía foliar y de pecíolo de cuatro especies de *Lupinus* (Fabaceae). *Revista mexicana de biodiversidad* 83: 687-697.

- Zarinkamar F., Tajik S. y Soleimanpar S. 2011. Effects of altitude on anatomy and concentration of crocin, pricrocin and safranal in *Crocus sativus* L. Australian Journal of Crop Science 5: 831-838.
- Zhang S.B., Zhou Z.K., Hu H. y Xu K. 2007. Gas exchange and resource utilization in two alpine oaks at different altitudes in the Hengduan Mountains. Canadian journal of forest research 37: 1184-1193.
- Zimmermann M.H. 1983. Xylem structure and the ascent of Sap. Springer, Berlin. 143.