



**Universidad Autónoma Metropolitana
Unidad Iztapalapa**

**“Anatomía foliar funcional de *Alvaradoa
amorphoides* Liebm. (Picramniaceae) del Estado de
Morelos”**

TESIS

Que para obtener el grado de
MAESTRA EN BIOLOGÍA

PRESENTA
Ana Teresa Jaramillo Pérez

Directora: Dra. Alejandra Quintanar Isaías

Asesoras: M. en C. María Eugenia Fraile Ortega
M. en C. Angélica Martínez Bernal

México, D. F.

Diciembre, 2011.

**“La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
pertenece al Padrón Nacional de Posgrados
de Calidad del CONACyT”**

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Biól. Ana Teresa Jaramillo Pérez

8 de Diciembre de 2011

Sinodales:

Presidente: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Secretario: Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez

Vocal: M en C. Angélica Martínez Bernal

Vocal: M en C. María Eugenia Fraile Ortega

Esta tesis la dedico

A mi mamá:

Carmen Pérez Sánchez

A mi papá:

Raúl Jaramillo Morones

A mi hermano:

Daniel Jaramillo Pérez

A la memoria de mi abuelita:

Guadalupe Morones Cabrera

A mi compañera inseparable:

Alejandra Castrejón Varela

A mi guía y profesora:

Alejandra Quintanar Isaías

A mis amigos:

Dafné, Zurisadai, Jesús, Berenice y Gilberto.

Agradecimientos

Antes que nada, agradezco profundamente a mi mamá y a mi papá que creyeron en mí y me brindaron la oportunidad de seguir estudiando, que siempre me apoyaron para que pudiera salir adelante en cualquier situación y que simplemente por ellos soy quien soy en este momento, gracias de todo corazón.

Doy gracias a Alejandra Castrejón Varela, excelente compañera, amiga y colega que siempre me apoyó incondicionalmente durante todo el trabajo de campo y laboratorio. Además le agradezco profundamente los consejos, la compañía, las aventuras y las alegrías que pasamos juntas durante el desarrollo de este trabajo.

Un especial agradecimiento a la Dra. Alejandra Quintanar Isaías, por aceptar ser mi directora de tesis, por permitirme ser parte de su equipo, por el conocimiento que me ha brindado desde la primera vez que pisé el laboratorio y sobre todo por enseñarme a hacer investigación. Gracias por todo el apoyo, los ánimos, los consejos, la paciencia en momentos difíciles y por guiarme durante todo este proceso.

Agradezco a la M. en C. Maru Fraile y a la M. en C. Angélica Martínez que contribuyeron a mi formación académica, aceptaron formar parte de mi comité tutorial y me apoyaron con sus comentarios y sugerencias que sin duda contribuyeron enormemente al buen término de esta tesis.

Doy gracias al Dr. Guillermo Ángeles Álvarez del Instituto de Ecología A. C., por aceptar ser sinodal y por contribuir a mi formación académica en el campo de la hidráulica. Muchas gracias Dr. Guillermo por la amistad y los buenos momentos que pasé cuando estuve de visita en su laboratorio.

Agradezco de una manera especial al Dr. Alejandro Zavala, por haber aceptado ser sinodal y porque que sin su apoyo no hubiese podido dar este gran paso en mi formación académica. Además le agradezco las sugerencias y comentarios que enriquecieron enormemente al manuscrito.

Agradezco a la Dra. Carmen de la Paz Pérez Olvera, por sus valiosos comentarios y sugerencias durante el desarrollo de esta investigación.

Doy gracias a mis compañeros y amigos Berenice Jarquin y a Gilberto Alemán por su apoyo incondicional durante el desarrollo de esta investigación y por compartir todas esas alegrías y aventuras durante el trabajo de campo. Gracias infinitas por facilitarme gran parte de las fotografías tomadas en campo que se presentan en esta tesis.

Agradezco enormemente a los Señores Guilibaldo Roldán, Oswaldo Roldán e Hipólito Roldán de Valle de Vázquez, Morelos, por permitirme trabajar en sus tierras y por el apoyo en el trabajo de campo. También agradezco a la Señora Zoila García por su hospitalidad y calidez durante las visitas a Valle de Vázquez, Morelos.

A Dafné, Jesús, Zurisadai, Edgar, Iliana, Gaby, Noé, Edith, Julieta y José Luis les agradezco su apoyo y amistad.

Doy gracias también a todos aquellos profesores que fueron parte de mi formación académica durante la Maestría.

Finalmente pero no menos importante, agradezco a todas aquellas personas que me acompañaron, me apoyaron y me motivaron hasta el final.

GRACIAS...

Resumen

Alvaradoa amorphoides Liebm., es una especie que pertenece a la familia Picramniaceae, anteriormente ubicada en la familia Simaroubaceae. Esta especie es un elemento común de la selva baja caducifolia y es típico de la vegetación secundaria. En México, se distribuye generalmente en el centro y sur del país, aunque puede encontrarse al norte, en los Estados de Chihuahua y Sinaloa.

En el presente trabajo se estudió la fenología, la anatomía y la hidráulica de las hojas, así como el movimiento foliar que *A. amorphoides* presenta, en Valle de Vázquez, Municipio Tlaquiltenango, Estado de Morelos.

La fenología anual de *A. amorphoides* registrada en Valle de Vázquez, se asoció con la precipitación en el sitio de estudio y con la fenología de esta especie registrada en otras latitudes del Centro y Sur de América. Los resultados sugieren que esta especie presenta plasticidad para adaptar su reproducción y la permanencia de sus hojas en respuesta al estrés hídrico.

Las características morfológicas y anatómicas que ayudan a reducir la pérdida de agua en *A. amorphoides* son las siguientes: hojas compuestas, el arreglo de las

venas en el folíolo (i.e. broquidódromo festonado), epidermis papilosa, estomas hundidos y superficies foliares pubescentes.

Los parámetros hidráulicos registrados para individuos expuestos al sol y a la sombra durante un año, revelaron que estas plantas disponen de recursos hídricos durante la temporada de sequía, debido a la cercanía del sitio con el Eje Neovolcánico Transversal y con la Sierra Guerrerense. Sin embargo, esto no garantiza completamente la supervivencia de los individuos, pues es necesario el plegamiento foliar, ya que este mecanismo reduce dramáticamente la pérdida de agua en condiciones de estrés y se relaciona significativamente con el estatus hídrico de la planta.

Con todas las características antes descritas se reflexionó sobre las estrategias que *A. amorphoides* ha desarrollado ante el estrés de este ambiente, pues al ser un elemento típico de la vegetación secundaria y pionera en la sucesión para la regeneración de la comunidad vegetal, requiere de tales características que le permitan desarrollarse y establecerse en ambientes en donde la temperatura y la humedad son más extremas aunadas a la perturbación.

Abstract

Alvaradoa amorphoides belongs to Picramniaceae, previously placed in Simaroubaceae Family. This specie is very common in healthy and disturbed dry forests. It is very well distributed from South to Center of Mexico; although it is notable to be found at Sates of Chihuahua and Sinaloa.

The present study deals with features as phenology, anatomy, hydraulic architecture and the foliar movement of leaves of *A. amorphoides* grown in Valle de Vázquez, Tlaquiltenango, State of Morelos.

Annual phenology of *A. amorphoides* grown in Valle de Vázquez was associated to precipitation values in the site of study. This feature was compared in other latitudes where this species has been reported from Center and South America. Results suggest that it is as plastic as necessary to adapt its phenology in response to water stress.

Morphological and anatomical features associated to minimize water loss are: composite leaves, type of foliar architecture (i.e. festooned brochidodromous); budded-epidermal common cells, sunken stomata and foliar pubescent surfaces.

Records of hydraulic parameters for specimens of this specie exposed under sun and under shadow for a year, suggest that water-underground sources are available perhaps to the runoff waters from Sierras Nevada and Guerrerense. However foliar folding is inevitable since it is a response to a very drought habitat. This strategy reduces dramatically the water loss through leaves which represents the water status of this plant.

Reflexions on functional strategies represented by morphological, anatomical, hydraulic and phenological features were done to understand the frequent presence of populations of this specie in disturbed habitats. The latest means that it can be considered to be used as pioneer specie in communities where temperature is very high and water content in soil is less than available.

Índice

1	Introducción	13
2	Antecedentes.....	16
2.1	Figuras.....	22
3	Justificación	24
4	Objetivos.....	25
4.1	Objetivo General	25
4.2	Objetivos Particulares	25
5	Hipótesis.....	26
6	Métodos.....	27
6.1	Sitio de estudio.....	27
6.2	Fenología	28
6.3	Morfología y Anatomía Foliar	29
6.4	Índices Físicos e Hidráulicos.....	32
6.5	Movimiento Foliar.....	38
6.6	Figuras	41
6.7	Tabla	47
6.8	Anexo 1	47
7	Resultados.....	48
7.1	Aspectos Fenológicos de <i>Alvaradoa amorphoides</i>	48
7.2	Morfología y Anatomía Foliar de <i>Alvaradoa amorphoides</i>	49
7.2.1	Morfología.....	49
7.2.2	Arquitectura foliar.....	50

7.2.3	Anatomía	51
7.2.3.1	Lámina del Folíolo.....	51
7.2.3.2	Pecíolulo.....	53
7.2.3.3	Pecíolo	55
7.3	Características Hidráulicas de las hojas de <i>Alvaradoa amorphoides</i>	56
7.3.1	Flujo (F)	56
7.3.2	Conductividad Hidráulica (K_h), Conductividad Hidráulica Específica (K_s) y Conductividad Hidráulica Específica de la Hoja (K_L).	57
7.3.3	Vasos Funcionales en Pecíolos (VF).....	57
7.3.4	Potencial Hídrico (Ψ_h).....	58
7.3.4.1	Potencial Hídrico de la Hoja (Ψ_{Hoja}).....	58
7.3.4.2	Potencial Hídrico del Suelo (Ψ_{Suelo}).....	60
7.4	Movimiento foliar en <i>Alvaradoa amorphoides</i>	60
7.5	Figuras	66
7.6	Tablas	88
7.7	Anexo 2.....	98
8	Discusión	100
8.1	Fenología	100
8.2	Morfología y Anatomía Foliar	103
8.3	Características Hidráulicas Foliare.....	109
8.4	Movimiento Foliar	111
9	Conclusión	115
10	Perspectivas.....	117
11	Bibliografía.....	118

**“Anatomía foliar funcional de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. (Picramniaceae)
del Estado de Morelos”**

1 Introducción

Posterior a la conquista del medio terrestre por las plantas vasculares, la hoja se ha modificado en función de los cambios de la luz incidente y de la cantidad de agua en la atmósfera (Osborne *et al*, 2004). Esto explica por qué este órgano se considera como el más modificado, y de cuya historia evolutiva observamos la gran gama de modificaciones estructurales y fisiológicas foliares (Foster & Gifford, 1974).

Desde el punto de vista evolutivo, las plantas que poseían cutícula, sistema conductor endohídrico, estomas, espacios intercelulares para el almacenamiento de CO₂ y estructuras para extraer el agua del suelo, fueron favorecidas por la selección natural para conquistar el medio terrestre, ya que al ser plantas homoiohídricas eran capaces de sobre llevar las limitaciones de agua disponible en el sistema (Raven, 2002).

Las hojas varían mucho en su estructura interna y las diferencias están relacionadas con los grupos taxonómicos y las adaptaciones evolutivas de las plantas a los diferentes hábitats (Esau, 1972).

Con base en la disponibilidad de agua, las plantas pueden dividirse en tres grandes grupos: mesófitas, hidrófitas y xerófitas (Eames & MacDaniels, 1947). Dentro de cada grupo se incluyen familias que no necesariamente son cercanas filogenéticamente, pero que exhiben tendencias morfológicas muy similares.

Las plantas *mesófitas* son aquellas que se establecen en sitios donde el agua se encuentra disponible continuamente, por lo que sus características anatómicas y morfológicas se consideran adecuadas para climas que no son extremos en temperatura y humedad, como son: parénquima esponjoso con amplios espacios intercelulares y abundantes estomas en una o en ambas superficies para el fuerte intercambio gaseoso.

Las *hidrófitas* viven bajo extrema disponibilidad de agua, pues son plantas vasculares que se encuentran en la superficie de los cuerpos de agua o bien sumergidas a diferentes profundidades, lo que ocasiona modificaciones en las hojas para regular la evapotranspiración y la captación de luz, como son: cutícula y paredes celulares delgadas, epidermis con cloroplastos y estomas abundantes y sumergidos en las hojas flotantes.

Las *xerófitas* constituyen un grupo en el que se incluye un gran número de especies que presentan una amplia complejidad estructural y por tanto gran diversificación.

Según Maximov (1931), citado por Fahn (1978), las plantas xerófitas son las que crecen en hábitats áridos y cuya transpiración disminuye a un mínimo bajo condiciones de deficiencia hídrica. Estas plantas han desarrollado caracteres fisiológicos, morfológicos y anatómicos estructurales relevantes para adaptarse a hábitats áridos o xerófitos, esto es, carencia estacional de agua o estrés hídrico (Fahn, 1978).

Dentro de los ajustes estructurales que experimentan estas plantas, se encuentran las adaptaciones fenológicas y las fisiológico-bioquímicas. Las primeras, se refieren a la permanencia o pérdida de hojas en periodos de sequía y las segundas regulan las respuestas estomáticas y el mantenimiento de la turgencia celular por ajuste osmótico; ambos casos involucran adaptaciones internas de los tejidos (Santos Díaz & Ochoa Alejo, 1990).

Además, existen estrategias mecánicas como es el cambio del ángulo de las hojas con respecto a la luz solar, el cuál es un mecanismo frecuentemente utilizado por las plantas, que impide la pérdida excesiva de agua, cuando éstas se encuentran en déficit hídrico, pues se evita el sobrecalentamiento de las hojas y con ello se reduce la tasa de evapotranspiración (Santos Díaz & Ochoa Alejo, 1990).

2 Antecedentes

La familia Picramniaceae, se encuentra ubicada dentro de las angiospermas, en el grupo de las dicotiledóneas, clase Magnoliopsida y el orden Picramniales. Dicha familia, es básicamente tropical con dos géneros, *Alvaradoa* y *Picramnia*, con ca. 46 especies distribuidas desde el sur de Florida a través de México y América Central y el Caribe hasta el noroeste de Argentina (Kubitzki, 2007).

El género *Alvaradoa*, fue ubicado en la familia Simaroubaceae (Cronquist, 1981 y Takhtajan, 1997). Sin embargo, con base en los estudios moleculares filogenéticos se ha argumentado que *Picramnia* y *Alvaradoa* son un grupo sólido ubicado entre los clados “rosid I” y “rosid II”, lo que permitió ubicar al género *Alvaradoa* en la familia Picramniaceae (Engl.) Fernando & Quinn (Fernando & Quinn, 1995; Kubitzki, 2007).

Soltis *et al.* (2005) han comentado que la ubicación de *Alvaradoa* y *Picramnia* dentro de los clados “rosid” es incierta. Sin embargo, es claro que con los estudios moleculares se demostró que ambos géneros no parecen estar estrechamente relacionados con la familia Simaroubaceae (Fernando *et al.*, 1995).

Alvaradoa es un género americano con la presencia de 5 especies, cuatro en México y América Central (entre ellas *Alvaradoa amorphoides*), Florida y el Caribe, y

uno en Sudamérica (Bolivia y norte de Argentina). La mayoría de las especies de *Alvaradoa* prefieren hábitats rocosos, vegetación abierta y bosques secos (Kubitzki, 2007); (Figura 1).

En México, las poblaciones de *A. amorphoides* son elementos comunes de la selva baja caducifolia y típicos de la vegetación secundaria. Esta especie se distribuye en la Península de Yucatán y en los estados de Chiapas, Oaxaca, Guerrero, Morelos, Jalisco, Veracruz, Sinaloa y Chihuahua (Figura 2), localizándose entre los 800-1370 (-1750) m.s.n.m. (Riley, 1923; Graham, 1976; Rzedowski, 1981; Rebollar *et al.* 1996-1997; CATIE, 2000; Salas-Morales *et al.*, 2003 y Pennington y Sarukhán, 2005).

Los nombres comunes con los que se conoce a la especie *A. amorphoides* son: Bel-ciniché, Camarón, Cuetzé, Charagallo, Guacipil, Guetzé-guetzé, Huichipil, Palo de hormiga, Pie de gallo, Plumajillo, Ruda cimarrona, Canelillo y socón (México); Cola de ardilla, Zorillo (Honduras); Palo de sobo (El Salvador); Caratillo (Nicaragua); Ardilla, Rabo de ardilla y Zorra (Costa Rica); (CATIE, 2000; Martínez, 1994; Monroy-Ortiz y Castillo-España, 2007 y Pennington y Sarukhán, 2005).

Con base en la literatura, *A. amorphoides* incluye árboles deciduos y dioicos, aunque algunos autores citan para la región de América Central individuos de esta especie con hojas persistentes a lo largo del año (Boshier y Cordero, 2010). Los

árboles de *A. amorphoides* pueden alcanzar alturas de 4 a 20 m y diámetros de 20 a 30 cm; presentan hojas compuestas, alternas, imparipinnadas, de 5 a 32 cm de largo, con 10 a 30 pares de folíolos, alternos ovados u oblongos, redondeados en el ápice y la base, membranáceos, de 1 a 3.5 cm de largo y de 4 a 12 mm de ancho. La coloración de los folíolos es verde oscuro y brillante en el haz y verde claro en el envés, con ambas superficies pubescentes (CATIE, 2000 y Kubitzki, 2007).

Las inflorescencias son largas, finas y arqueadas o péndulas; las masculinas de 20 cm de largo y las femeninas de 15 cm de largo; flores con cinco sépalos cortos, cinco pétalos, las masculinas con cinco estambres y las femeninas con un ovario de dos a tres lóculos y dos a tres estilos (Figura 3a). Kubitzki (2007) y Ceccon & Hernández (2009) suponen que el síndrome de polinización en *Alvaradoa* es de tipo anemócora. Los frutos son sámaras, ligeramente rojizas cuando maduras y con dimensiones de 17 a 20 mm de largo y 3 mm de ancho, lanceoladas a lanceoladas-elípticas, acuminadas, con los márgenes provistos de numerosos pelos cortos y blancos a manera de cilios (Figura 3b). Cada fruto contiene una sola semilla y carece de endospermo (CATIE, 2000 y Kubitzki, 2007).

Existen pocos estudios sobre la fenología de *A. amorphoides* y gran parte de ellos han sido realizados para la región de América Central. Se ha reportado que la floración se presenta durante el mes de noviembre en El Salvador y en Guatemala, de noviembre a enero en Costa Rica, entre enero y febrero en Honduras y de abril a

agosto en Bolivia. El período de fructificación, sólo se conoce para Costa Rica el cuál se presenta de diciembre a marzo, tan sólo uno o dos meses después de la floración y al que en el supuesto de la polinización, la dispersión de los frutos se da a través del viento (CATIE, 2000 y Boshier y Cordero, 2010).

De acuerdo con las características planteadas por Raven (2002), *A. amorphoides* se considera una planta homoiohídrica y, por su corto periodo de caducidad o bien de persistencia de hojas a lo largo del año en la región de América Central, se podría sugerir una actividad fotosintética continua a pesar de que se localiza generalmente en selvas bajas caducifolias, en donde la humedad es desigual a lo largo del año, pues existen dos estaciones bien marcadas: de lluvia y de sequía (Rzedowski, 1981).

Al igual que en la fenología de esta especie, también hay escasa información sobre estudios anatómicos de *A. amorphoides*, pues sólo se tiene reportada la anatomía de la madera de especímenes de Quintana Roo y Cuba (Rebollar *et al.* 1996-1997 y Vales y Martínez, 1983); y algunos otros estudios anatómicos foliares para la familia en general (Watson & Dallwitz, 1992 y Kubitzki, 2007). Estos autores reportan que la epidermis abaxial es papilosa o no papilosa y en ocasiones mucilaginoso; los estomas son de tipo anomocíticos y confinados principalmente a la superficie abaxial y con presencia de pelos simples o glandulares en ambas superficies. En el mismo estudio se destaca que *Alvaradoa* presenta cristales de tipo estiloides y su mesófilo es semejante al del resto de los géneros de esta familia, es

decir, con idioblastos esclerenquimatosos, drusas y cristales prismáticos solitarios de oxalato de calcio.

Actualmente no existen estudios sobre el estatus hídrico de *A. amorphoides* y mucho menos sobre los movimientos foliares que experimenta esta planta, a lo largo del día y la noche (observaciones de campo, 2009). Sin embargo, existen estudios hidráulicos como los realizados por Quintanar-Isaías (2009), Quintanar-Isaías *et al.* (2009). En los que se reportan datos de índices hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* de una selva baja caducifolia del Estado de Veracruz y el estudio de Maherali *et al.* (2004) en el que se reportan valores del PLC₅₀ (Pérdida de conductividad hidráulica al 50%), de grupos funcionales que se establecen en diversos tipos de vegetación, entre ellos las selvas secas (tropical dry forest), aunque la finalidad de este estudio fue la de dar cierto valor taxonómico al PLC₅₀. Sin duda estos trabajos aportan información sobre el comportamiento hidráulico del grupo funcional de árboles deciduos de climas calurosos, al cual pertenece *A. amorphoides*.

A la fecha, no hay estudios que expliquen el movimiento foliar en esta especie; sin embargo, el movimiento foliar se ha registrado en algunas otras especies de plantas, tales como *Larrea tridentata* (Ezcurra *et al.*, 1992 y Valverde *et al.*, 1993), *Crotalaria juncea* (Ferrarotto y Jáuregui, 2008), *Macroptilium atropurpureum*, *Stylosanthes humilis* (Santos Díaz y Ochoa Alejo, 1990) y *Mimosa púdica* (Wallace *et*

al., 1987), que podrían ayudar al entendimiento de este fenómeno en *A. amorphoides*.

2.1 Figuras.



Figura 1. Árbol de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. en la selva baja caducifolia de Valle de Vázquez, Morelos.

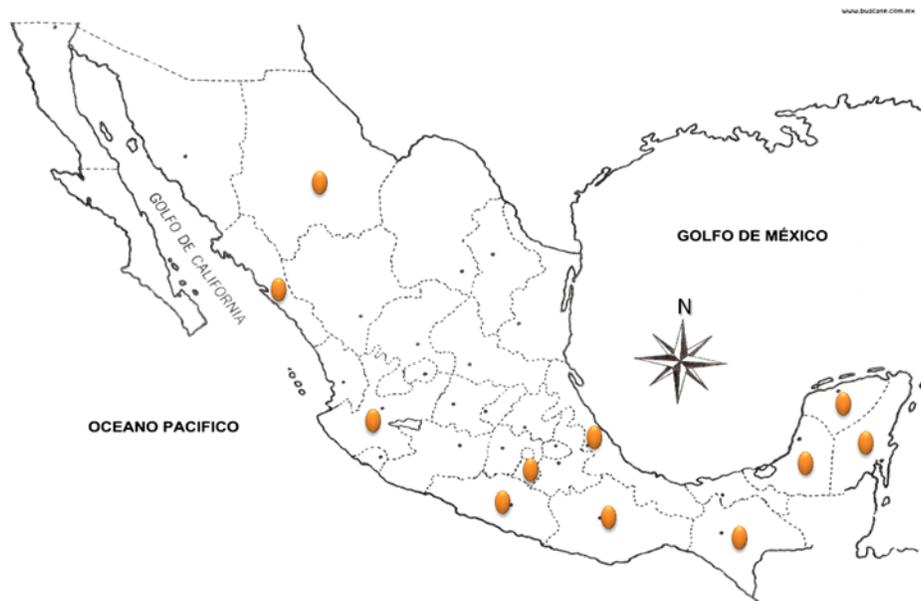


Figura 2. Mapa de distribución de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. en México.



Figura 3. Flores y frutos de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. a) Inflorescencias en donde se observan botones y flores con las anteras expuestas y; b) Infrutescencia madura.

3 Justificación

Las selvas bajas caducifolias, han sido extensamente perturbadas por actividades agropecuarias que han transformado el uso de suelo a ganadería extensiva o agricultura de monocultivo o bicultivo, lo que da lugar al establecimiento de vegetación secundaria.

Uno de los taxa representativos de estos procesos de sucesión secundaria es *Alvaradoa amorphoides*, que para algunas regiones de América Central se cita como especie de hojas persistentes a lo largo del año, a pesar de que en algunas otras descripciones a nivel de familia se incluya como árboles deciduos. Además, de acuerdo a observaciones de campo, *A. amorphoides* exhibe movimientos foliares asociados a la posición aparente del sol durante el día y el año; fenómenos que en conjunto con sus características anatómicas e hidráulicas, colocan a esta especie como resistente a condiciones adversas del ambiente tropical seco y por tanto efectiva en la creación de microclimas que favorezcan el establecimiento y desarrollo de otras especies, al considerarse como una especie pionera.

Este estudio se enfoca a comprender las estrategias morfológicas, anatómicas e hídricas que las hojas de *A. amorphoides* han desarrollado bajo las condiciones de una selva baja caducifolia.

Los resultados de este estudio contribuirán al conocimiento de los fenómenos de resistencia a la pérdida de agua en plantas que se desarrollan en selvas secas o perturbadas, para formular criterios que permitan incluirlas en programas de reforestación o restauración ecológica.

4 Objetivos

4.1 *Objetivo General*

Describir y analizar las características morfológicas, anatómicas e hidráulicas que han desarrollado las hojas de *Alvaradoa amorphoides*, en una selva baja caducifolia del Estado de Morelos.

4.2 *Objetivos Particulares*

- ☞ Realizar la descripción morfológica y anatómica de la hoja de *A. amorphoides*, con base en la forma y simetría de la hoja; tipo de ápice, base y margen; tipo de pecíolo y peciólulo; el patrón de nervaduras; tipo y arreglo de epidermis y derivados epidérmicos; mesófilo y arreglo de haces vasculares.

- ↳ Comparar anatómicamente los peciólulos de esta especie en un período de 24 horas, para analizar posibles diferencias en la turgencia celular, considerando que esta estructura aparentemente es la responsable del movimiento foliar.

- ↳ Estimar los parámetros hidráulicos de las hojas de *A. amorphoides* expuestas al sol y a la sombra cada bimestre a lo largo de un día, con el fin de comparar el estatus hídrico de ambas condiciones a lo largo del año.

- ↳ Correlacionar la anatomía, morfología y el estatus hídrico de las hojas con parámetros del microclima, para reflexionar sobre las estrategias que esta especie ha desarrollado al estrés en este ambiente.

5 Hipótesis

Las características fenológicas de *Alvaradoa amorphoides*, y las características anatómicas e hidráulicas de las hojas, así como su movimiento foliar, sugerirán gran resistencia al estrés hídrico durante el día y en los diferentes periodos estacionales en un clima tropical seco.

6 Métodos

6.1 *Sitio de estudio*

El sitio de estudio, también conocido como “Los Limoncillos”, se encuentra ubicado aproximadamente en el kilómetro 3 de la carretera a Chimalacatlán, en la localidad Valle de Vázquez, Municipio Tlaquiltenango, Estado de Morelos, a una latitud de 18° 30' 39.2” al Norte y a una longitud de 099° 05' 16.9” al Oeste; con una elevación de 930 m.s.n.m. (Figura 4).

Esta localidad pertenece a la provincia fisiográfica de la Sierra Madre del Sur, en la Subprovincia de las Sierras y Valles Guerrerenses (INEGI, 2011). La unidad geológica está formada por rocas sedimentarias del Cretácico Inferior y litológicamente están clasificadas como calizas de ambiente marino. El suelo es de tipo Feozem calcárico (Hc), constituido por una capa superficial oscura rica en materia orgánica y con un enriquecimiento secundario de carbonatos (calcio) (INEGI, 2007 y IUSS, 2007). Cabe mencionar que en este sitio, el suelo es poco profundo (≤ 30 cm), debido a que se encuentra sobre una ladera.

La selva baja caducifolia perturbada domina en el sitio de estudio, debido al desmonte de tierras para el establecimiento de monocultivos o bicultivos, además de

que en ciertas regiones de Morelos (i.e. “Los Limoncillos”) y Guerrero se mantiene artificialmente un tipo de zacatal secundario o de bosque muy abierto que es utilizado para la ganadería extensiva (Rzedowski, 1981).

De acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1964), el sitio de estudio presenta un clima cálido húmedo A w(w), con lluvias de verano y con un porcentaje de lluvias invernal menor del 5 % con respecto al total anual. El promedio de temperatura y la precipitación total anual para este sitio es: 23.5 °C y 769.5 mm, respectivamente (Figura 5).

6.2 Fenología

Para determinar la fenología de la especie *Alvaradoa amorphoides* en la región de Valle de Vázquez, Morelos, se estableció un cuadrante de 20m x 20m sobre una ladera con orientación Norte. En dicho cuadrante se identificaron los individuos de *A. amorphoides* (n= 32) y se etiquetaron para darle seguimiento bimestral por un año (2010). En cada observación se tomaron datos individuales de estadio fenológico, número de estratos en el follaje y porcentaje de follaje en cada estrato, como se muestra en la Tabla 1.

La escala fenológica fue establecida con base en la revisión de ejemplares de herbario depositados en UAMIZ y en la observación directa en campo, realizada en el año 2009.

La estratificación del follaje, se estableció tomando en cuenta la diferenciación de “módulos o estratos” verticales definidos por las principales ramificaciones a lo largo de la planta (Figura 6). Este criterio se empleó de la siguiente manera: un estrato= sólo ápice; dos estratos= arriba/abajo; tres estratos= arriba/medio/abajo y cuatro estratos o más= árbol. Para el criterio árbol, sólo se reportó un porcentaje global del individuo. Lo anterior se realizó para verificar la persistencia de las hojas a lo largo del año.

Con los datos obtenidos, se realizó el fenograma de la especie para este sitio, únicamente tomando en cuenta la presencia-ausencia de los estadios fenológicos (i.e. vegetativo, floración y fructificación). Además se graficó la frecuencia de individuos de cada estadio y se comparó con la precipitación en Valle de Vázquez.

6.3 Morfología y Anatomía Foliar

El estudio anatómico y morfológico se realizó con material botánico fresco y fijado en FAA de ramas jóvenes de árboles de *Alvaradoa amorphoides*.

La coloración de la superficie adaxial y la superficie abaxial de los folíolos, se registró con base en las tablas de Munsell para tejidos vegetales (Anónimo, 1954).

Parte del material fresco se prensó y se herborizó para realizar la descripción morfológica de la hoja, cuantificándose las dimensiones máximas y mínimas del pecíolo, el peciólulo, la lámina del folíolo y el número de pares de folíolos. El material herborizado fue etiquetado y ahora forma parte de la colección del Herbario Metropolitano (UAMIZ); (Anexo 1).

Las hojas maduras que fueron fijadas en FAA, se emplearon para la elaboración de cortes transversales, longitudinales y paradermales, para la posterior descripción anatómica del pecíolo, peciólulo y lámina.

Los pecíolos se seccionaron transversalmente en la parte media. La lámina de cada folíolo y el peciólulo se dividió en tres segmentos: basal, medio y apical (Figura 7). Estas muestras se lavaron en dH₂O y embebieron en una solución de PEG al 5% (Quintanar-Isaías *et al.*, 2009). Se elaboraron secciones transversales y longitudinales de 20 µm y paradermales de 5 µm de grosor con un criostato Marca Leica a -20 °C. Para el contraste del material ergástico y las características de la pared celular se usaron las técnicas de safranina-azul alciano y azul de toluidina. Las muestras se deshidrataron y se montaron en resina Entellán (Ruzin, 1999).

En las secciones transversales se midieron el diámetro mayor y el menor de los pecíolos y peciólulos. En las láminas de los folíolos, para cada segmento, se midieron: el grosor total de la lámina, la anchura y la altura de células epidérmicas adaxiales y abaxiales, longitud de los pelos; la anchura y altura de las células que forman el parénquima en empalizada y el grosor total del esponjoso.

De cada variable se obtuvieron las medias y la desviación estándar; y además fueron analizadas por medio de procedimientos estadísticos exploratorios y confirmatorios: pruebas de Anderson-Darling y de Levene para asegurar o descartar normalidad e igualdad de varianzas, respectivamente. Se hicieron análisis de varianza (ANOVA) de una vía con pruebas a posteriori de Tukey-Kramer con un nivel de significancia al 5% ($\alpha=0.05$). Si las varianzas eran desiguales entonces se usaron pruebas de Kruskal-Wallis seguido de comparaciones múltiples con el criterio de Bonferroni (Zar, 1984). El análisis de los datos fue realizado con el software estadístico NCSS 2007 (Hintze, 2009).

Para determinar si el folíolo destina porciones estratégicas de mayor actividad fotosintética o de mayor intercambio gaseoso a lo largo del folíolo, en cada segmento, de los anteriormente definidos, se calculó el porcentaje de parénquima en empalizada y el porcentaje de parénquima esponjoso en el mesófilo, tomando como referencia el grosor total de la lámina.

La descripción de la arquitectura foliar se realizó en folíolos provenientes de la parte central de las hojas maduras y diafanizados según la técnica de Dilcher (1974), modificada por Flores-Cruz *et al.* (2004). Para la descripción de los patrones de nervadura se utilizó la terminología de Hickey (1974) y Ash *et al.* (1999).

Para elaborar muestras permanentes, los folíolos diafanizados se deshidrataron en alcoholes graduales hasta xilol y se montaron en resina Entellán. Las fotografías se obtuvieron con un microscopio estereoscópico (AO-Modelo 2000) y con un microscopio de campo claro Axiophot (Modelo 7882, Carl Zeiss).

6.4 Índices Físicos e Hidráulicos

Para calcular los parámetros físicos e hidráulicos de la hoja de *Alvaradoa amorphoides*, se tomaron muestras haciendo distinción entre hojas expuestas al sol de las expuestas a la sombra.

La medición de los potenciales hídricos de la hoja (Ψ_{Hoja}) se realizó con ayuda de una cámara de presión (Modelo PMS 1000 Pressure Chamber Instrument), en la que se incorporó de manera controlada, gas nitrógeno a presión hasta que se observó la primera gota de agua en el pecíolo y a su vez se registraron los MPa que se requirieron para extraer dicha gota de agua del xilema (i.e. Ψ_h); (Figura 8).

Para la medición de los potenciales hídricos del suelo (Ψ_{suelo}), se emplearon tensiómetros de tres longitudes (i.e. 18 cm, 23 cm y 32 cm), que fueron colocados a diferentes profundidades alrededor de individuos seleccionados de *A. amorphoides*.

Para el Contenido de Humedad (CH), se recolectaron hojas expuestas al sol y expuestas a la sombra; fueron pesadas inmediatamente después de ser cortadas (peso fresco). Posteriormente estas mismas hojas se envolvieron en bolsas de papel y se secaron en una estufa a una temperatura de 56° C hasta llegar a peso constante (peso seco). Finalmente, el contenido de humedad (CH) se calculó con base en la siguiente ecuación (Pallardy, 2008):

Ec. (1)

$$\text{Contenido de Humedad} = \frac{\text{Peso Fresco}}{\text{Peso Seco}} \times 100$$

Para el cálculo de vasos funcionales (VF) y de otros índices hidráulicos, tales como el Flujo (F), la Conductividad Hidráulica (K_h), la Conductividad Hidráulica Específica (K_s) y la Conductividad Hidráulica Específica de la Hoja (K_L), se realizó lo siguiente:

Cada bimestre, se cortaron bajo el agua, 20 ramillas jóvenes de individuos de *A. amorphoides*, 10 expuestos al sol y 10 de individuos expuestos a la sombra. Dichas ramillas se colocaron en recipientes con solución acuosa de fucsina básica al 0.1% y se colocaron al sol, para que por evapotranspiración el colorante ascendiera

hasta los pecíolos de las hojas (Figura 9). La idea de hacer pasar fucsina básica a través de las ramillas, fue únicamente la de contrastar los vasos que en ese momento transportaban agua (vasos funcionales; VF) en el pecíolo para su posterior conteo (Hargrave *et al.*, 1994). A dichos pecíolos teñidos, se les calculó el flujo (F ; kg s^{-1}), con ayuda de un sistema de mangueras (Sperry *et al.*, 1988) (Figura 10). El mecanismo de ese sistema de mangueras fue el de aplicar presión hidrostática positiva y de manera constante, hasta que el agua pasara a través del pecíolo en dirección opuesta al flujo del agua durante la transpiración, de manera similar a la técnica empleada por Tyree *et al.* (1994), en raíces de especies tropicales y templadas.

Una vez conocido el flujo (F), los pecíolos se fijaron en FAA y a cada uno se les midió la longitud total del segmento. De cada pecíolo, se realizaron cortes transversales en la región media y se tomaron medidas del diámetro total, diámetro de la corteza primaria y diámetro de la médula; además en esos mismos cortes se contaron los vasos teñidos de color rosa (VF) en un Microscopio Leica CME Modelo: 1349521x.

Con los datos anteriores, se estimó la conductividad hidráulica (K_h), conductividad hidráulica específica (K_s) y la conductividad específica de la hoja (K_L).

La conductividad hidráulica (K_h), que es la razón entre el flujo a través del segmento de pecíolo y el gradiente de presión causante del flujo, se calculó siguiendo la siguiente expresión matemática:

Ec. (2)

$$k_h = F / (dP/dx);$$

En donde (dP/dx), es el gradiente de presión representado por la longitud del segmento del pecíolo a través del cual fluye el agua (Tyree & Ewers, 1996).

La conductividad hidráulica específica (K_s), que es la razón entre la conductividad hidráulica y un área transversal del xilema dada, se estimó de acuerdo a:

Ec. (3)

$$k_s = k_h / (A_x);$$

En donde (A_x) es el área transversal del xilema del pecíolo (Tyree & Ewers, 1996);

Finalmente, la conductividad hidráulica específica de la hoja (K_L), que es la razón entre la conductividad hidráulica y el área foliar distal del segmento en cuestión, se evaluó de la siguiente manera:

Ec. (4)

$$k_l = k_h/A_l;$$

En donde (A_l) es el área foliar soportada por el pecíolo en cuestión (Tyree & Ewers, 1996).

Debido a que las hojas de *A. amorphoides* son de tipo compuestas y la forma de los folíolos es elipsoidal, el área foliar total se calculó de la siguiente manera:

Ec. (5)

$$\text{Área foliar total} = \sum_{i=1}^n (\pi \cdot a \cdot b)$$

En donde ($\pi \cdot a \cdot b$), es la ecuación para calcular el área de la elipse (Leithold, 2009), por lo que el área foliar total se traduce como la suma de las áreas de los folíolos que componen a la hoja.

Cada parámetro e índice hidráulico fue analizado estadísticamente con pruebas exploratorias y confirmatorias de normalidad y homoscedasticidad (i. e. pruebas de Anderson-Darling y de Levene, respectivamente). Se aplicaron pruebas de ANOVA de una vía, seguido de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer con un nivel de significancia al 5% ($\alpha=0.05$), con el fin de comparar la dinámica total anual y

por condición (i.e. plantas expuestas al sol y plantas expuestas a la sombra), de cada variable (Zar, 1984).

Además, se generaron dos índices, el primero incluyó la razón entre el flujo y el diámetro de los vasos, ambos de los pecíolos y fue denominado “Índice Relativo del Flujo”. El segundo, incluyó el diámetro de los vasos del pecíolo y el Ψ_h de las hojas, y se denominó “Índice Relativo del Potencial Hídrico” (Quintanar, com. pers.). Lo anterior se realizó con el fin de observar si existen diferencias significativas en la dinámica total anual y por condición del F y Ψ_h de las hojas. Esto representaría un análisis más completo, pues se ponderan los parámetros físicos en relación con las medidas biológicas (i.e. diámetro de los vasos).

Finalmente, se realizaron análisis de regresión y correlación, en los que se obtuvo de cada par de variables: el coeficiente de correlación (r) y el coeficiente de determinación (R^2) (Zar, 1984). Es importante mencionar, que a los datos de conductividad y flujo, se les aplicó la transformación \log_{10} , debido a que son medidas que tienden a cero y difícilmente se apreciaba su comportamiento gráfico y estadísticamente. Todos los análisis estadísticos se realizaron con los software NCSS 2007 (Hintze, 2009), JMP 7 (SAS Institute Inc., 2007) y STATA 7 (StataCorp., 2001).

6.5 *Movimiento Foliar*

Para el análisis de movimiento, se midieron los ángulos internos de 96 hojas en cuatro individuos (i.e. dos expuestos al sol y dos expuestos a la sombra) en un periodo de 24 horas, esto es seis muestreos cada cuatro horas (i.e. 15:00, 19:00, 23:00, 3:00, 7:00 y 11:00).

Los ángulos foliares se midieron con un transportador, y en cada medición el centro del transportador se colocó perpendicular al raquis y la horizontal (0°) era representada por los folíolos (Figura 11). Estos ángulos foliares se registraron dividiendo a la planta en cuatro sectores definidos por cuatro puntos cardinales de acuerdo a la brújula Brunton (N, S, E y O); (Figura 12a), y en cada uno de estos puntos el dosel se subdividió en 3 regiones (ápice, medio y base); (Figura 12b). Lo anterior se realizó con el fin de obtener muestras significativas de los ángulos foliares de cada individuo.

En cada hora de muestreo, se recolectaron hojas y unas se fijaron en FAA con el fin de observar la anatomía del peciólulo en cada posible evento de movimiento foliar y otras se guardaron en bolsas de plástico negras para su posterior medición de Ψ_h . En todos los casos se recolectaron hojas para la medición del Ψ_h , excepto para el mes de Junio, debido a que los individuos de *Alvaradoa amorphoides* estaban en periodo de caducidad, y por tanto se tomaron pequeñas ramas para dicha medición.

Una vez obtenidos los ángulos foliares, se obtuvo la media angular de para hora de muestreo y se analizaron y compararon las distribuciones, direcciones y concentraciones de los datos angulares a lo largo del día y durante un año. Lo anterior se realizó con pruebas de uniformidad de datos (i.e. igualdad de distribuciones), pruebas de F Watson-Williams (i.e. igualdad de direcciones) y las pruebas de homogeneidad de concentración (i.e. igualdad de concentraciones). Dichos análisis se realizaron con el paquete estadístico NCSS 2007 (Hintze, 2009).

De las hojas fijadas en FAA se tomaron los peciólulos de la parte media de la hoja, se lavaron en dH_2O y embebieron en una solución de PEG al 5% (Quintanar *et al.*, 2009). Con base en la metodología planteada por Ferrarotto y Jáuregui (2008), los peciólulos se dividieron en dos regiones: 1) región distal a la lámina y, 2) región proximal a la lámina, ambos con respecto al folíolo (Figura 13). De cada región se realizaron cortes transversales de 20 μm de espesor con un criostato Marca Leica a -20 °C, los cuales se tiñeron con safranina-azul alciano y se deshidrataron para posteriormente ser montados en resina Entellán (Ruzin, 1999). En cada preparación fija, se midieron dos diámetros principales de las células del parénquima (i. e. diámetro mayor y diámetro menor) con el fin de apreciar los cambios de geometría de las células en ambas regiones del peciólulo a lo largo del día (Figura 14). Los diámetros fueron medidos con una reglilla micrométrica montada en un Microscopio Leica CME Modelo: 1349521x.

El cambio geométrico de las células se analizó con el “Índice de Isodiametría”. Este índice adimensional, consistió en dividir el diámetro menor entre el diámetro mayor de cada célula del parénquima medida, logrando así un solo valor que integró ambas mediciones obtenidas en una sola célula (Quintanar, com. pers.). Los valores obtenidos del “Índice de Isodiametría” fueron analizados por medio de procedimientos estadísticos exploratorios y confirmatorios para asegurar o descartar normalidad e igualdad de varianzas (pruebas de Anderson-Darling y de Levene, respectivamente), y se hicieron pruebas de ANOVA de una vía con pruebas a posteriori de Tukey-Kramer con un nivel de significancia al 5% ($\alpha=0.05$). Por último, se realizaron análisis de correlación de los ángulos foliares con el estatus hídrico de *A. amorphoides* (i. e. CH y Ψ_p). Los paquetes estadísticos que se utilizaron para realizar los análisis anteriormente mencionados fueron: NCSS 2007 (Hintze, 2009), JMP 7 (SAS Institute Inc, 2007) y ORIANA 3 (Kovach Computing Services, 1994-2010).

6.6 Figuras

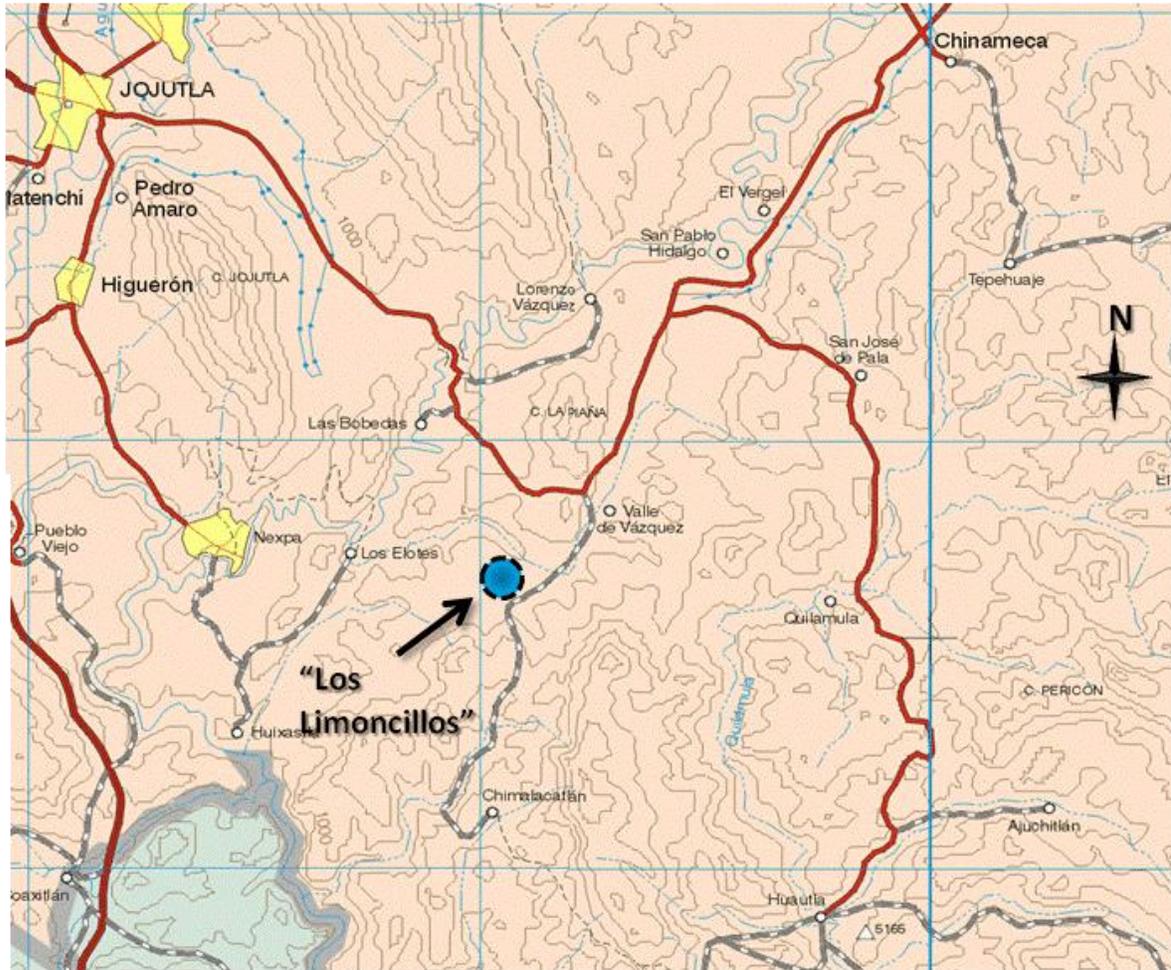


Figura 4. Mapa del sitio de estudio (Tomado de www.maps-of-mexico.com/morelos-state-mexico/morelos-state-mexico-map-main.shtml, 2011).

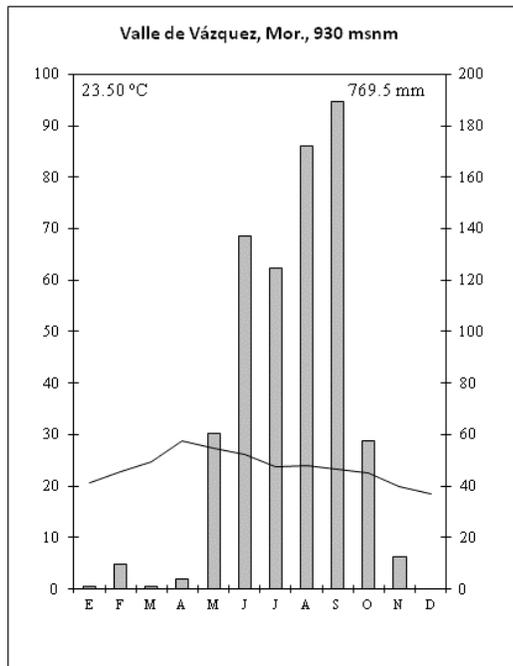


Figura 5. Diagrama ombrotérmico de la región Valle de Vázquez, Estado de Morelos (promedio de los años 2008-2010).

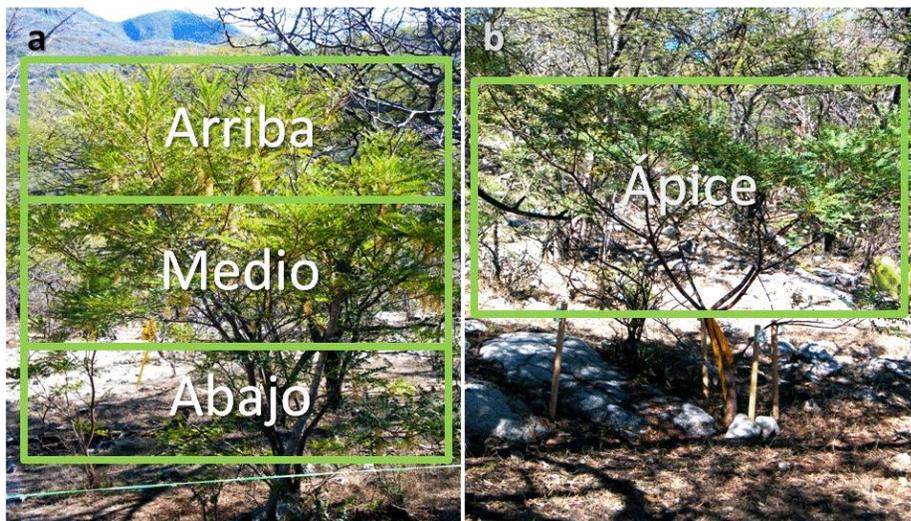


Figura 6. Estratificación del follaje en individuos de *Alvaradoa amorphoides*. a) Ejemplo de un individuo de tres estratos y en donde se señala cada uno de los módulos muestreados y; b) Ejemplo de un individuo de un solo estrato.

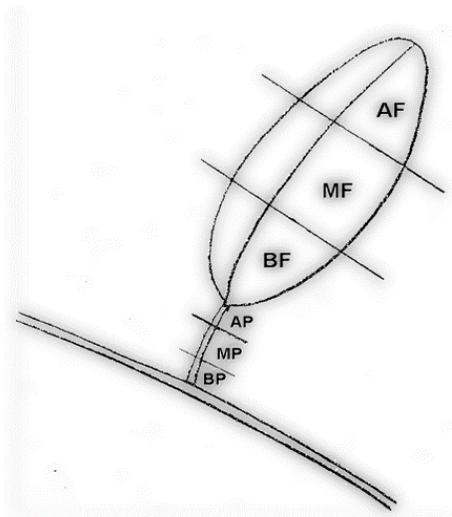


Figura 7. Regionalización del folíolo y del peciólulo, para el estudio anatómico. Nomenclatura: BP= Segmento del peciólulo adjunto al raquis, MP= Segmento medio del peciólulo, AP= Segmento del peciólulo adjunto a la base del folíolo; BF= Base del folíolo MF= Segmento medio del folíolo y AF= Ápice del folíolo.

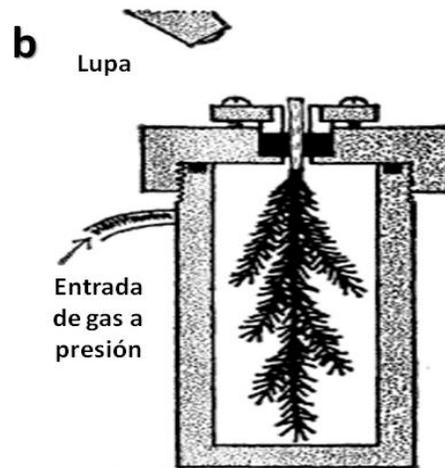
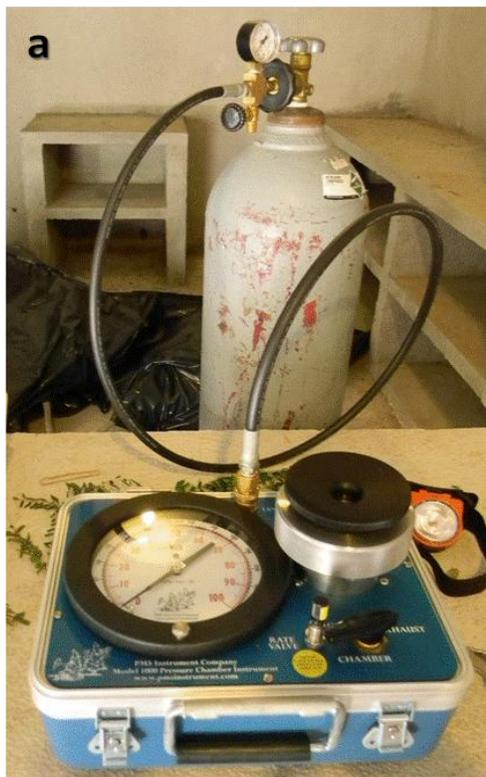


Figura 8. Equipo empleado para la medición de los ψ_h de la hoja. a) Cámara de presión (Modelo PMS 1000 Pressure Chamber Instrument) empleada en este estudio y; b) Estructura interna de la cámara de presión (Scholander *et al.*, 1965).



Figura 9. Tinción de vasos funcionales (VF) en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides*.

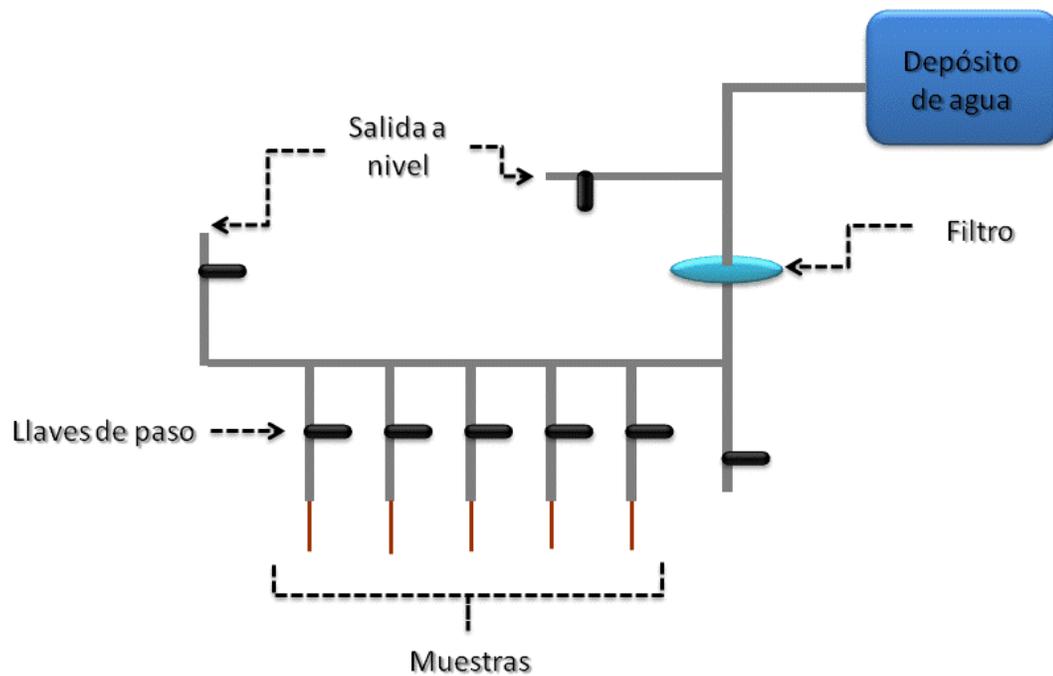


Figura 10. Modelo simplificado del sistema de mangueras (Sperry *et al.*, 1988 y Tyree *et al.*, 1994).



Figura 11. Medición de ángulos internos foliares. a) Panorama general de la medición de ángulos foliares y; b) Criterio para la medición de ángulos internos de las hojas, en donde el raquis se hizo coincidir con el centro del transportador y la horizontal (0°) era representada por los foliolos.

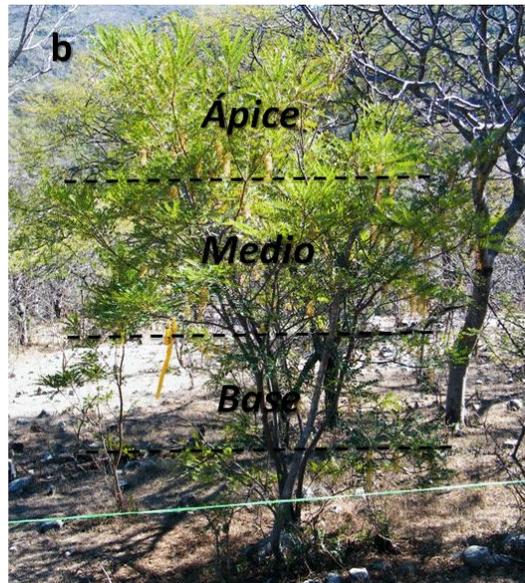
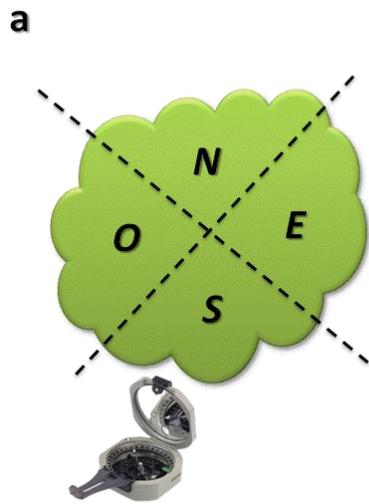


Figura 12. Regionalización de los individuos de *Alvaradoa amorphoides*. a) Vista aérea en donde se muestra la división del dosel de acuerdo a los cuatro puntos cardinales; b) Vista frontal que muestra la subdivisión vertical del dosel.

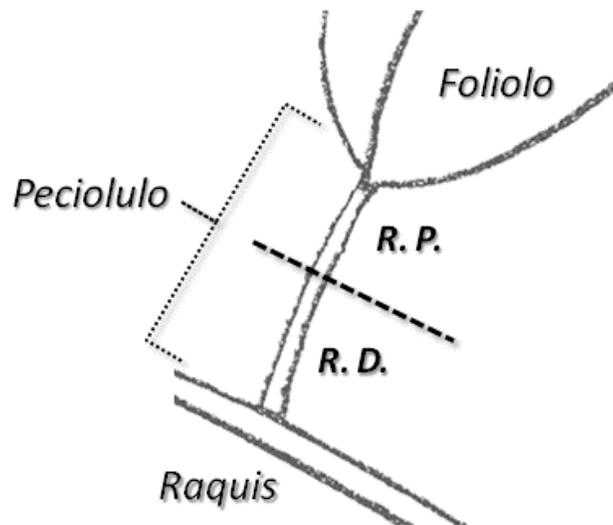


Figura 13. Regionalización del peciólulo, para el estudio anatómico de movimiento foliar. Nomenclatura: R.P.= Región proximal a la lámina y R.D.= Región distal a la lámina.

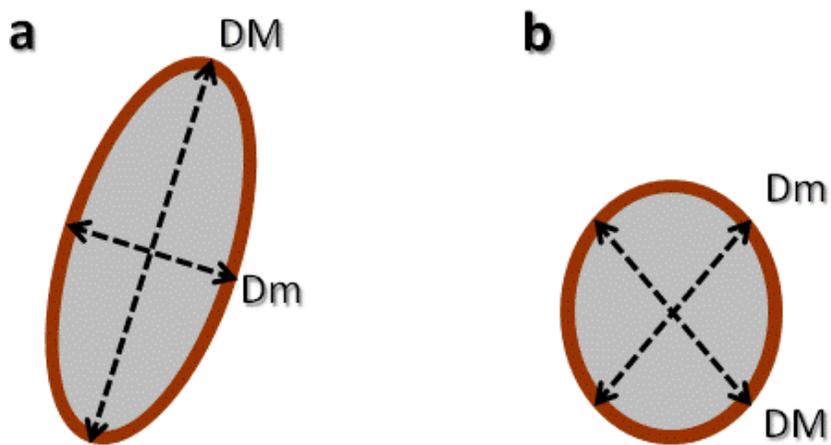


Figura 14. Criterio para la medición de diámetros en las dos formas celulares generalmente encontradas a lo largo del día en las células del parénquima de los peciólulos de *Alvaradoa amorphoides*. a) Células anisodiamétricas o alargadas radialmente y b) células aparentemente isodiamétricas. Nomenclatura: DM= Diámetro mayor y Dm= Diámetro menor.

6.7 Tabla

Tabla 1. Datos registrados en cada individuo marcado en el sitio de estudio (n=32). En cada columna se presentan las diferentes categorías establecidas (i. e. escala fenológica y estratificación del follaje), para la posterior evaluación fenológica.

Individuo	Estadio fenológico	Estratificación	%
n=32	1. <i>Vegetativo (sin presencia de estructuras reproductoras)</i>	1 estrato = sólo ápice 2 estratos = arriba/abajo 3 estratos = arriba/medio/abajo ≥ 4 estratos = árbol	Porcentaje de follaje en cada estrato
	2. <i>Botón</i>		
	3. <i>Flor con las anteras expuestas</i>		
	4. <i>Fruto sin semilla desarrollada (amarillo)</i>		
	5. <i>Fruto con semilla verde</i>		
	6. <i>Fruto maduro (rojo)</i>		

6.8 Anexo 1

Anexo 1. Ejemplares de respaldo depositados en la colección del Herbario Metropolitano UAMIZ.

Taxón	Colector y Número de Colecta	Número de registro en el Herbario UAMIZ	Fecha de colecta
<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.	ATJP 86	72290	03/Abril/2010
	ATJP 86	72291	03/Abril/2010
	ATJP 86	72292	03/Abril/2010
	AMB 906	72289	14/Enero/2007
	AMB 958	72288	14/Agosto/2007
	AMB 970	72284	4/Enero/2008
	AMB 970	72285	4/Enero/2008
	AMB 971	72286	4/Enero/2008
	AMB 971	72287	4/Enero/2008

7 Resultados

7.1 Aspectos Fenológicos de *Alvaradoa amorphoides*

La fenología de *Alvaradoa amorphoides* durante un año de muestreo, reveló que en este sitio de estudio las hojas de los individuos de esta especie no son persistentes, ya que en el mes de Junio no se registraron hojas en los individuos (Tabla 2 y 3).

Se observó que el estadio de floración ocurre durante el último bimestre del año, al igual que la fructificación, salvo que éste último estadio se continua en los meses Febrero y Abril del año siguiente (Tabla 2 y 3). Cabe mencionar que durante todo el año se registraron individuos en estado vegetativo (i.e. sin presencia de flores ni frutos), a pesar de que otros individuos ya se encontraban en periodo reproductivo (Tabla 2 y 3).

Los estadios fenológicos y la curva de precipitación para la región Valle de Vázquez, Morelos; muestran que el mes más seco es Abril y que las hojas se caen al término de este (Figura 15).

Los mayores pulsos de agua se registraron en los meses Agosto y Octubre (Figura 15).

La floración ocurre durante los meses Noviembre y Diciembre, período en el cuál se inicia la temporada de sequía.

El mayor evento de fructificación registrado fue durante los meses Enero y Febrero (Figura 15).

7.2 *Morfología y Anatomía Foliar de Alvaradoa amorphoides*

7.2.1 Morfología

Los árboles de esta especie son dioicos, de 6-8 m de alto. Las hojas son compuestas, imparipinnadas y arregladas helicoidalmente sobre el tallo; miden (16.5-) 19.0-29 cm de largo, pecíolo de 2.5-4.0 (-6.0) cm de largo y raquis de (12.0-) 14.0-24.0 cm de largo. Los folíolos son alternos y de 12-23 pares por hoja, son: pubescentes en ambas superficies, papiráceos, oblongos y elípticos, de 20.1 ± 2.84 mm de largo, 8.01 ± 0.86 mm de ancho y con un espesor que va desde $162.67 \pm 8.57 \mu\text{m}$ a $166.31 \pm 13.94 \mu\text{m}$.

El color de los folíolos distingue levemente entre las hojas expuestas al sol y las expuestas a la sombra. Para la superficie adaxial, la coloración corresponde a verde oscuro brillante (hojas expuestas al sol: 7.5 GY 4/4 y a la sombra: 7.5 GY 3/4), y para la superficie abaxial el color cambia a verde claro cenizo (al sol: 7.5 GY 6/4 y a la sombra: 7.5 GY 5/4).

7.2.2 Arquitectura foliar

Folíolos oblongos, ovados o elípticos; ápice subagudo, emarginado o mucronulato (Figura 16a); base atenuada a aguda (Figura 16b); margen ciliado; lámina pubescente (Figura 16c). Patrón de nervadura broquidódromo festonado, es decir, se presenta un segundo juego de arcos por fuera del arco principal broquidódromo, los arcos son anisonervados, participando venas de segundo y tercer orden (Figura 16d). Vena principal o media con recorrido recto, de tamaño masivo (Figura 16d); venas intersecundarias bien desarrolladas (Figura 16d); venas secundarias sinuosas; modelo de venas terciarias reticulado al azar (Figura 16d); venas de último orden de 4º y 5º; areolas cuadradas, rectangulares, poligonales, a veces incompletas; vénulas simples o bifurcadas (Figura 16e). Cristales prismáticos abundantes (Figura 16a y 16f) en la vena principal desde la base hasta el ápice, ausentes en las venas últimas; drusas en el parénquima del mesófilo (Figura 16g).

7.2.3 Anatomía

7.2.3.1 Lámina del Folíolo

La epidermis es hipostomática y presenta una densidad estomática de 201 ± 1.7 estomas/mm². La superficie abaxial es uniestratificada, con estomas pequeños, hundidos y anomocíticos (Tabla 4; Figura 17).

Se pueden distinguir dos tipos de células epidérmicas:

- 1) tipo papila redondeada o pequeña, con cavidades ocluidas por depósitos de origen polifenólico y asociadas a pelos (Tabla 4 y Figura 17a) y,
- 2) tipo papila alargada e inclinadas, sin extractivos en sus cavidades y se encuentran asociadas generalmente a los estomas al formar cámaras pre-estomáticas (Tabla 4 y Figura 17a).

Las cámaras pre-estomáticas se encuentra formadas por 5 ó 6 células epidérmicas del tipo 2, permitiendo así la condición de estomas hundidos (Figura 17b).

La superficie adaxial es uniestratificada, de cutícula delgada y al igual que la superficie abaxial, las células epidérmicas se encuentran modificadas en papilas redondeadas con depósitos de origen polifenólico (tipo 1); (Figura 18).

Los pelos son simples y uniseriados con una célula de soporte y son más abundantes en la superficie abaxial y a lo largo de la vena media (Tabla 4). Alrededor de la base del tricoma se observaron siete células epidérmicas de contorno poligonal dispuestas radialmente a modo de roseta (Tabla 17c).

Las hojas son bifaciadas y el mesófilo está compuesto por parénquima en empalizada, de un solo estrato (Tabla 4 y Figura 19a).

El parénquima esponjoso está formado por dos a tres estratos de células procumbentes, con lóbulos que se unen formando circuitos horizontales (Tabla 4 y Figura 19). Los haces vasculares se arreglan en circuito paralelo al parénquima esponjoso y se distribuyen entre el estrato de empalizada y el estrato superior del esponjoso o entre el estrato medio y superior del esponjoso (Tabla 4 y Figura 19c).

El porcentaje de ambos parénquimas en cada segmento del folíolo, muestra que hay mayor proporción de empalizada en los segmentos basal y medio que hacia la parte apical donde el esponjoso es más abundante (Tabla 5). Aunque el

parénquima empalizada es similar entre los segmentos base y medio (Tabla 6), se observa mayor porcentaje de empalizada en éste último (Tabla 5).

El grosor del folíolo y la anchura del parénquima en empalizada no mostraron diferencias significativas en ninguna de las tres regiones de la lámina (Tabla 6). Sin embargo, el grosor del esponjoso sólo mostró diferencias significativas entre el segmento medio y el ápice del folíolo (Tabla 6). Finalmente, en la altura del parénquima en empalizada, el ápice del folíolo fue significativamente diferente del segmento medio y la base.

7.2.3.2 **Peciólulo**

El peciólulo mide de 1 a 2 mm de largo y su forma es casi terete transversalmente (Figura 20).

La epidermis es uniestratificada (Tabla 4), de cutícula delgada y toda la superficie está cubierta por pelos simples y uniseriados similares a los de las superficies de los folíolos (Figura 21 y Tabla 4).

Debajo de la epidermis se encuentran dos o tres estratos de colénquima anular, el cual contiene en sus cavidades depósitos de origen polifenólico.

Posterior a las capas de colénquima, se encuentran de tres a cuatro estratos de células de parénquima que contienen en sus cavidades drusas de dos tamaños o bien cristales romboidales (Figura 21 y Figura 22a). Estos cristales además se distribuyen axialmente y asociados a la vena principal del folíolo.

El xilema secundario está formado por vasos de perímetro circular, arreglados en series múltiples radiales de 11 vasos en promedio, separadas por radios uniseriados.

Los elementos de tubo criboso del floema se alternan con células de parénquima que contienen depósitos de origen polifenólico (Figura 20).

Los diámetros del peciólulo mostraron diferencias significativas en cada uno de los segmentos (Tabla 4 y Tabla 6), encontrándose mayores en el segmento adjunto al raquis.

En el diámetro mayor del peciólulo, el segmento adjunto a la base del folíolo fue significativamente diferente a las dos regiones siguientes (Tabla 6). Mientras que en el diámetro menor del peciólulo, el segmento adjunto al raquis fue significativamente diferente al segmento medio y al segmento adjunto a la base del folíolo (Tabla 6).

7.2.3.3 Pecíolo

El pecíolo mide 28.29 ± 5.73 mm de longitud y la forma transversal en el segmento adjunto al tallo es alada y con tres cordones vasculares leñosos (Figura 22b), mientras que los segmentos medio y adjunto al raquis la forma es casi terete (Figura 22c y 22d); en el segmento medio el pecíolo mide 1.36 ± 0.19 mm de diámetro, y al igual que el arreglo de los tejidos en el peciólulo, la epidermis es uniestratificada y con pelos simples y uniseriados.

Hacia el interior de la epidermis se ubican de dos a tres estratos de colénquima anular con depósitos de origen polifenólico, seguido por tres o cuatro capas de parénquima cortical con drusas y/o cristales romboidales en sus cavidades. Reforzando a esta estructura de parénquima, se localiza hacia el centro una banda de fibras corticales finas de 87 ± 34.01 μm de grosor y que rodea al sistema vascular, dichas fibras tienen paredes celulares de 5.14 ± 1.07 μm de espesor (Figura 23).

El cilindro vascular, que es contiguo a la banda de fibras corticales, es un anillo cerrado y está formado de fuera hacia dentro por floema seguido por series de tres o cuatro vasos dispuestos radialmente. Al centro, se localiza la médula formada por células de parénquima. Dicha médula tiene un área de 0.31 ± 0.12 mm^2 , ocupando aproximadamente el 20.71% del área total del pecíolo (Figura 23).

7.3 Características Hidráulicas de las hojas de *Alvaradoa amorphoides*

Las características hidráulicas de *Alvaradoa amorphoides*, como son el Flujo (F), la Conductividad Hidráulica (K_h), la Conductividad Hidráulica Específica (K_s), la Conductividad Hidráulica Específica de la Hoja (K_L), los Vasos Funcionales en Pecíolos (VF) y el Potencial Hídrico (Ψ_h), mostraron los siguientes resultados para la dinámica total anual y por condición (i.e. plantas expuestas al sol y plantas expuestas a la sombra):

7.3.1 Flujo (F)

En la dinámica total anual del F , la prueba de ANOVA mostró que existen diferencias significativas entre meses ($F= 7.55$, $p=0.0001$; $\alpha= 0.05$), aunque el único mes que marca estas diferencias significativas es el mes de Agosto, el cual es significativamente menor al resto del año (Figura 24).

Para el caso de la dinámica anual del F por condición (Figura 25), no se obtuvieron diferencias significativas entre condiciones de cada mes (Tabla 7). A pesar de lo anterior, se puede observar que en el mes Febrero (perteneciente a la temporada de sequía), el flujo en la condición sol es ligeramente mayor que en la sombra. Caso contrario ocurre para el resto de los meses (la mayoría de ellos

pertencientes a la temporada de lluvias; Figura 5), en donde se aprecia el flujo ligeramente mayor en la condición sombra y menor en las plantas expuestas al sol.

Gráficamente, la dinámica anual del Índice Relativo del Flujo por condición en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides*, mostró un comportamiento similar a la dinámica anual del F (Figura 26).

7.3.2 Conductividad Hidráulica (K_h), Conductividad Hidráulica Específica (K_s) y Conductividad Hidráulica Específica de la Hoja (K_L).

La dinámica total anual y la dinámica anual por condición de la K_h , K_s y la K_L mostraron un comportamiento similar a la dinámica del F , aunque con ligeras variaciones, ya que K_h , K_s y K_L dependen directamente del F , al ser cocientes claros de éste con respecto a una longitud y un área determinada (Figuras 26-32; Tabla 8, 9 y 10).

7.3.3 Vasos Funcionales en Pecíolos (VF)

La dinámica total anual de los vasos funcionales del pecíolo ($F= 3.00$, $p= 0.0284$; $\alpha= 0.05$), registra durante el mes Abril, un aumento significativo en los vasos

funcionales, aún cuando este mes pertenece a la temporada de menor precipitación (Figura 33 y Figura 5).

En la dinámica anual de vasos funcionales por condición, no se obtuvieron diferencias significativas entre condiciones de cada mes (Tabla 11); aunque sí se logran observar tendencias en el caso de la condición sol del mes Agosto, la cual aparentemente presenta una mayor cantidad de vasos funcionales con respecto a la condición sombra del mismo mes y viceversa en Octubre (Figura 34).

7.3.4 Potencial Hídrico (Ψ_h)

El potencial, es la fuerza sobre área que se requiere para realizar un trabajo. En hidráulica, es la fuerza requerida para mover una molécula de agua en el interior de la planta y la diferencia de estos potenciales desde el suelo hasta las hojas, son la fuerza motora del ascenso del agua en las plantas vasculares (Pallardy, 2008).

7.3.4.1 Potencial Hídrico de la Hoja (Ψ_{Hoja})

La dinámica total anual del Ψ_{Hoja} de *Alvaradoa amorphoides* en la selva baja caducifolia de Valle de Vázquez, expuso diferencias significativas a lo largo del año ($F= 69.85$, $p < 0.0001$; $\alpha= 0.05$), presentándose los menores Ψ_{Hoja} en los meses Abril y Junio; y los mayores Ψ_{Hoja} durante el de Agosto (Figura 35).

La dinámica anual por condición no mostró diferencias significativas entre condiciones de cada mes (Tabla 12), aunque en la mayoría de estos se observa la tendencia de Ψ_h más negativos en plantas expuestas al sol y menos negativos en plantas expuestas a la sombra, excepto en los meses Abril y Junio, en los cuales no se observa un patrón definido (Figura 36). Sin embargo, esto quizás esté determinado por los factores físicos del ambiente y por la carencia de sombra asociada a la falta de follaje de las demás especies que conforman a esta selva baja caducifolia.

La dinámica anual del Índice Relativo del Ψ_h por condición, en una visión general, se comporta de la misma manera que la dinámica anual por condición del Ψ_h a lo largo del año; sin embargo, al incluir la variable biológica de los elementos de conducción, se logra observar una clara diferencia entre los potenciales de cada condición en algunos meses, como es el caso del mes Agosto y Diciembre, a pesar de que los diámetros de los vasos permanecen constantes a lo largo del año (Figura 37).

El Ψ_{Hoja} se ve correlacionado negativamente con el F , K_h , K_s y la K_L , siendo estas últimas las variables dependientes en un análisis de regresión (Tabla13), Lo anterior se expresa en mayor F , K_h , K_s y la K_L cuando los potenciales hídricos de la hoja (Ψ_{Hoja}) son más negativos (Figura 38). El Ψ_{Hoja} , de acuerdo al Coeficiente de

Determinación, explican un 18.07% de la variabilidad del F , un 10.96% de la K_h , un 8.17% de K_s y un 12.01% de K_L , (Tabla 13).

7.3.4.2 Potencial Hídrico del Suelo (Ψ_{Suelo})

El potencial hídrico del suelo (Ψ_{Suelo}), muestra valores, siempre menos negativos que el Ψ_{Hoja} . En cada profundidad, se observaron diferencias significativas a lo largo del año (Tabla 14), siendo los potenciales menos negativos los registrados en Octubre y Diciembre y los más negativos los registrados durante el mes de Junio (Figura 39). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre las profundidades de cada mes (Tabla 15), aunque se aprecian ligeras tendencias de Ψ_{Suelo} menos negativos en profundidades mayores del suelo en los meses más secos y en los meses más húmedos, los Ψ_{Suelo} menos negativos tienden a encontrarse hacia la superficie (Figura 40).

7.4 *Movimiento foliar en Alvaradoa amorphoides*

El peciólulo de *Alvaradoa amorphoides* Liebm., es el responsable del movimiento foliar en esta especie, pues se observaron cambios en la turgencia de las células a lo largo del día.

Se identificaron tres eventos principales de movimiento foliar: 1) En condición de sol: Cuando las hojas se encuentran expuestas a los rayos directos del sol y el

plegamiento de los folíolos se da hacia el haz, quedando expuesta la superficie abaxial (Figura 41a); 2) En condición de sombra: Cuando las hojas de *A. amorphoides* se encuentran inmersas en la sombra de árboles aledaños o bien cuando los rayos directos del sol ya no son perceptibles (i.e., tarde-noche) y los folíolos se encuentran alineados paralelamente al raquis exponiendo la superficie adaxial (Figura 41b) y; 3) En condición de plena oscuridad: Los folíolos aparentan estar “marchitos” al estar completamente relajados, pues se pliegan hacia el envés dejando expuesta la superficie adaxial (Figura 41c).

Los ángulos foliares registrados durante el cenit del sol en la selva baja de Valle de Vázquez (i.e. 15:00 horas) son diferentes entre condiciones, puesto que se encontraron diferencias significativas en la distribución y dirección de los ángulos de sol y los de sombra (Tabla 16 y 17 Figuras 42). Estas diferencias se hicieron evidentes todo el año, excepto para el mes de Abril (Tabla 17 y Figura 42b).

Los datos registrados del movimiento foliar además mostraron diferencias significativas en la distribución, dirección y concentración de los ángulos a lo largo del día durante todo el año (Anexo 2, Figuras 43 y Tablas 18 y 19,).

Además, los ángulos foliares registrados en la condición sol de cada hora de muestreo, se compararon a lo largo del año y resultaron ser significativamente diferentes (Tabla 20 y Figuras 44).

Anatómicamente se identificaron dos estados morfológicos diferentes de las células parenquimáticas de los peciólulos: 1) las isodiamétricas y, 2) las anisodiamétricas o alargadas radialmente (Figura 14).

La dinámica del “índice de isodiametría”, en hojas de individuos de *A. amorphoides* expuestas a la condición de **sol**, radiación directa en horas día, mostró en la región **distal a la lámina** del peciólulo diferencias significativas en las células del parénquima de la superficie adaxial en un período de 24 horas ($F= 11.4306$, $p < 0.0001$; $\alpha= 0.05$). Estas diferencias se marcan principalmente porque saltan a la vista un par de picos; el primero representado por el mayor número de células isodiamétricas (19:00 horas) y el segundo caracterizado por el mayor número de células anisodiamétricas o bien, alargadas radialmente (3:00 horas); (Figura 45a). Estos máximos y mínimos en la curva permiten ver un claro patrón de oscilación de tipo senoidal, que se complementa con la gráfica obtenida para la superficie abaxial de esa misma región del peciólulo, puesto que en la superficie abaxial también se encontraron diferencias significativas, aunque menos notables, entre cada hora de muestreo ($F= 2.7507$, $p= 0.0220$; $\alpha= 0.05$) (Figura 45b).

Esta complementariedad se hace evidente cuando en una de las superficies se presenta el mayor número de células isodiamétricas, mientras que en la otra se presenta un mayor número de células alargadas radialmente; sin embargo, conforme transcurren las horas del día, los resultados se invierten gradualmente pasando por

un punto en el cual la isodiametría de las células en ambas superficies no es significativamente diferente (i. e. 23:00 horas: $F= 0.6092$, $p= 0.4399$; $\alpha= 0.05$ y 7:00 horas: $F= 0.8258$, $p= 0.3692$; $\alpha= 0.05$); (Figura 45 y Tabla 21).

En esta misma condición, pero en la región **proximal a la lámina** del peciólulo, también se encontraron diferencias significativas en la isodiametría de las células de ambas superficies (adaxial: $F= 4.0663$, $p= 0.0020$; $\alpha= 0.05$ y abaxial: $F= 3.6508$, $p= 0.0042$; $\alpha= 0.05$), sólo que en esta región no se observa un patrón claro de complementariedad entre las superficies (Figura 46).

En las hojas de los individuos expuestos a la condición de **sombra**, las células del parénquima situadas en la superficie adaxial de la región **distal a la lámina** del peciólulo, mostraron diferencias significativas en el índice de isodiametría analizado en un período de 24 horas ($F= 9.5799$, $p < 0.0001$; $\alpha= 0.05$) y el resultado gráfico se comporta similar a la curva senoidal obtenida en la condición de sol (Figura 47a). Cabe destacar, que en la superficie abaxial no se presentaron diferencias significativas ($F= 0.3961$, $p= 0.8507$; $\alpha= 0.05$), además de que los datos se encuentran muy cercanos a la unidad ($\mu= 0.9106$), lo que indicaría células isodiamétricas (Figura 47b).

Los individuos de *A. amorphoides* que no están expuestos a la radiación directa del sol en horas día, únicamente presentan dos eventos de movimiento foliar: el

evento de condición de sombra y el evento de plena oscuridad, en los cuales el denominador común son las células isodiamétricas en la superficie abaxial, razón por la cual no se presentaron diferencias significativas en ninguna hora de muestreo.

En la región **proximal a la lámina** de esta misma condición, sí se encontraron diferencias significativas tanto en la superficie adaxial ($F= 6.7357$, $p < 0.0001$; $\alpha= 0.05$), como en la superficie abaxial ($F= 2.4377$, $p= 0.0387$; $\alpha= 0.05$), aunque al igual que en la condición sol, no se presentó un patrón de complementariedad entre superficies (Figura 48).

Con las evidencias anteriores se pudo observar que: en condición de radiación directa del sol las células isodiamétricas se encontraron mayormente en la superficie adaxial y las células alargadas radialmente se encontraron mayormente en la superficie abaxial (Figura 49a); en condición de sombra se encontraron células isodiamétricas en ambas superficies (Figura 49b), y en condición de absoluta oscuridad se encontraron células alargadas radialmente en la superficie adaxial y en la superficie abaxial se encontraron principalmente células isodiamétricas (Figura 49c), siendo esto último el evento contrario a la condición de sol.

El movimiento foliar de *A. amorphoides* mostró depender en cierta medida del estatus hídrico, pues se correlacionó tanto con el Contenido de Humedad ($r=0.373$, $p=0.002$), como con el Ψ_h ($r=0.677$, $p=1.31 \times 10^{-10}$) y en ambos casos existió relación

significativa. También se probó la correlación del ángulo foliar con los parámetros hidráulicos y únicamente se obtuvo relación con el número de vasos funcionales en los pecíolos (Tabla 22).

7.5 Figuras

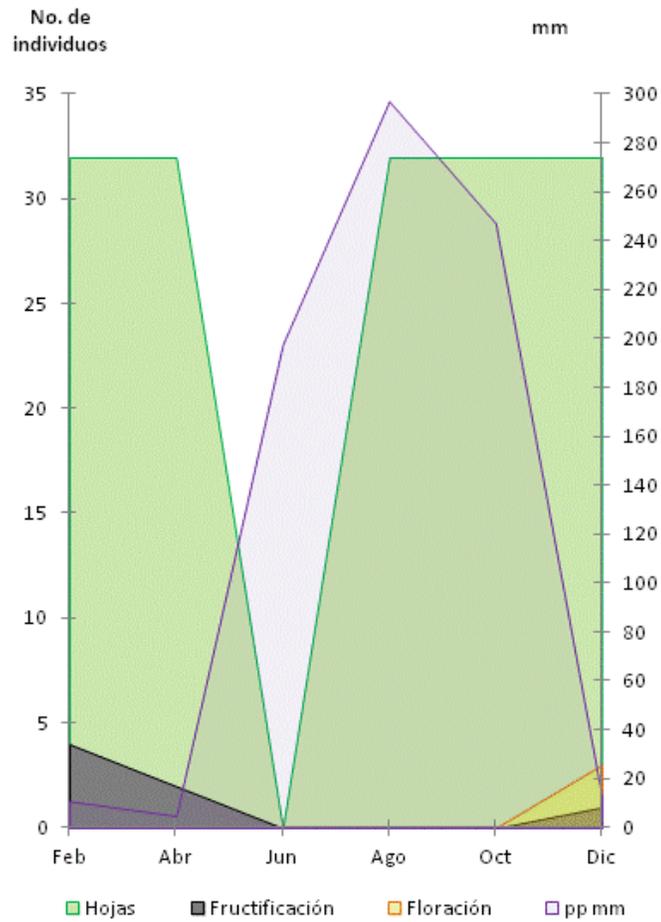


Figura 15. Diagrama que muestra la curva de precipitación (pp mm) en el sitio de estudio (Valle de Vázquez, Morelos) y la fenología anual de *Alvaradoa amorphoide*.

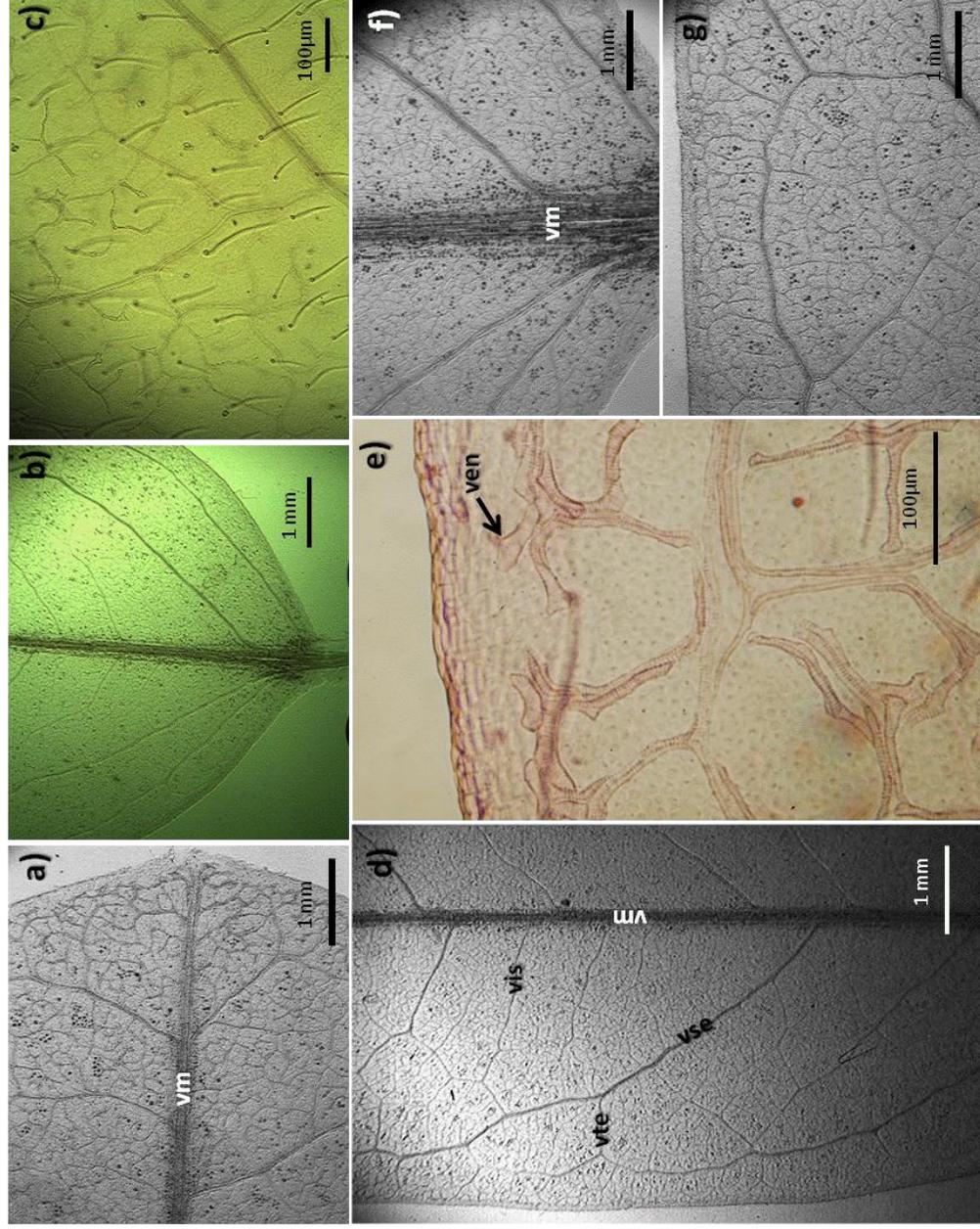


Figura 16. Arquitectura foliar de *Alvaradoa amorphoides*. a) Ápice mucronulato del folíolo. b) Base atenuada del folíolo. c) Superficie foliar pubescente. d) Patrón de nervadura del folíolo. e) Vénulas. f) Cristales prismáticos en la base del folíolo. g) Drusas en el parénquima del mesófilo. Nomenclatura: ven= vénulas, ves= venas secundarias, vis= venas intersecundarias, vm= vena media y vte= venas terciarias.

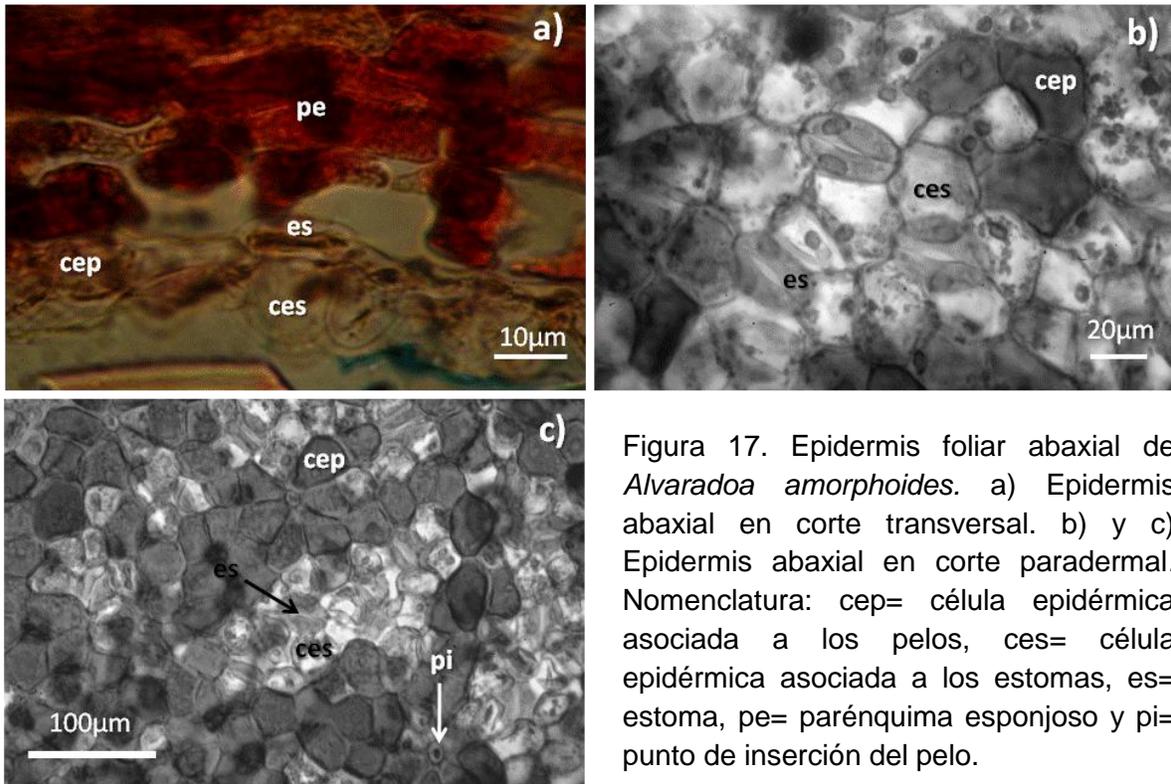


Figura 17. Epidermis foliar abaxial de *Alvaradoa amorphoides*. a) Epidermis abaxial en corte transversal. b) y c) Epidermis abaxial en corte paradermal. Nomenclatura: cep= célula epidérmica asociada a los pelos, ces= célula epidérmica asociada a los estomas, es= estoma, pe= parénquima esponjoso y pi= punto de inserción del pelo.

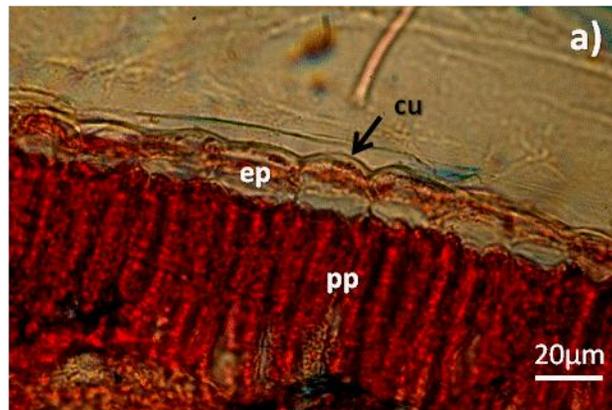


Figura 18. Epidermis foliar adaxial en corte transversal de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: cu= cutícula, ep= epidermis y pp= parénquima empalizada.

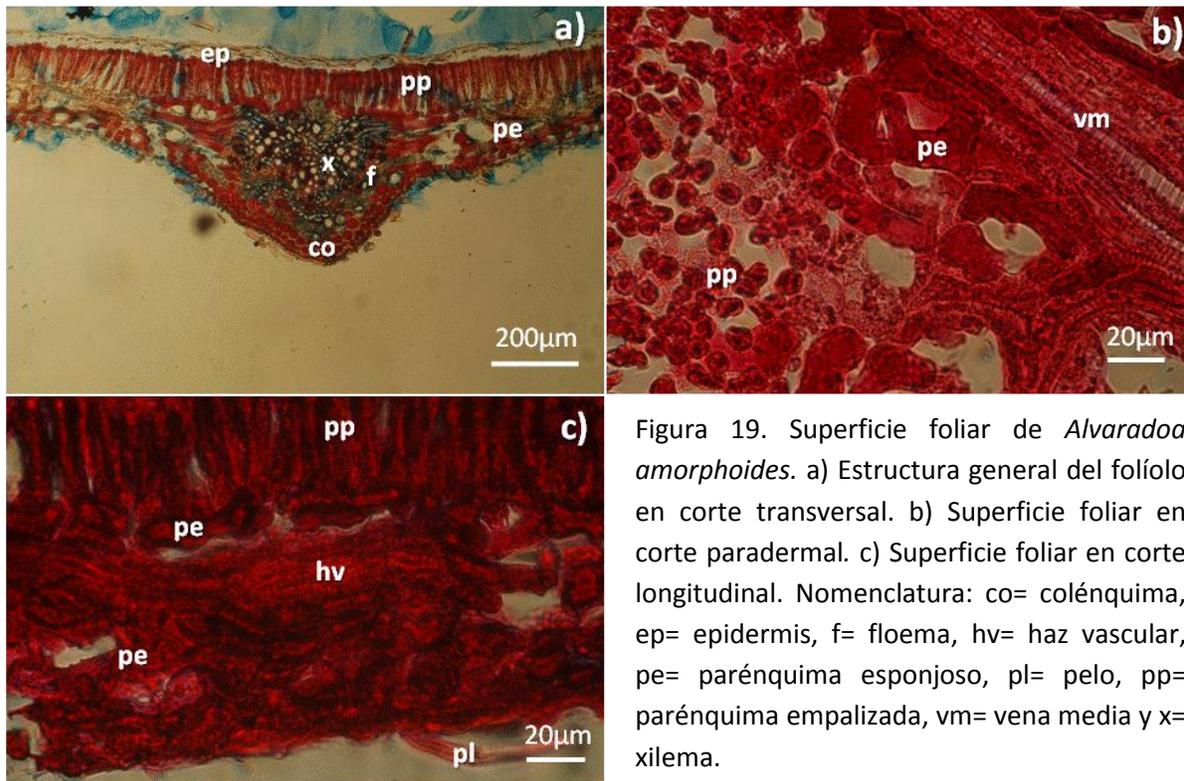


Figura 19. Superficie foliar de *Alvaradoa amorphoides*. a) Estructura general del folíolo en corte transversal. b) Superficie foliar en corte paradermal. c) Superficie foliar en corte longitudinal. Nomenclatura: co= colénquima, ep= epidermis, f= floema, hv= haz vascular, pe= parénquima esponjoso, pl= pelo, pp= parénquima empalizada, vm= vena media y x= xilema.

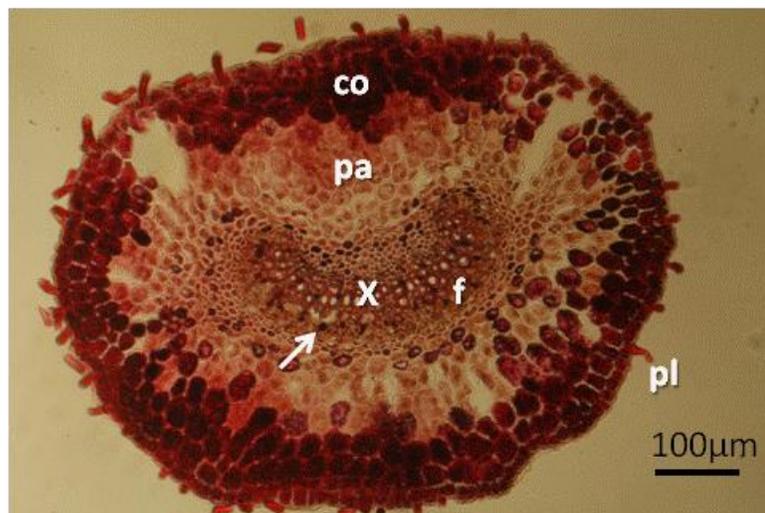


Figura 20. Estructura morfológica del peciólulo de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: co= colénquima, f= floema, pa= parénquima, pl= pelo y x= xilema. La flecha señala célula de parénquima con depósitos de origen polifenólico.

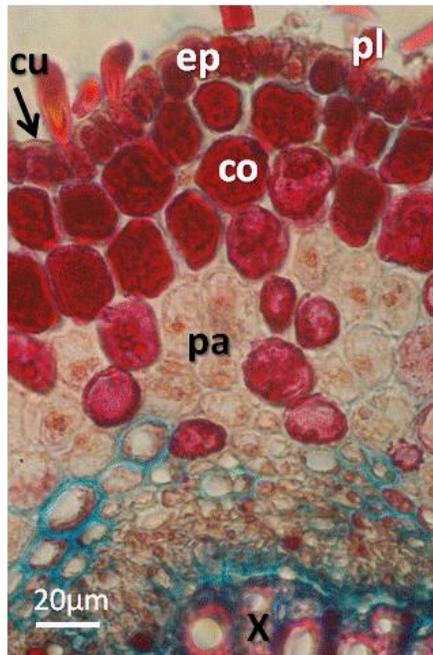


Figura 21. Estructura detallada de los tejidos que conforman al peciólulo de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: co= colénquima, cu= cutícula, ep= epidermis, pa= parénquima, pl= pelo y x= xilema.

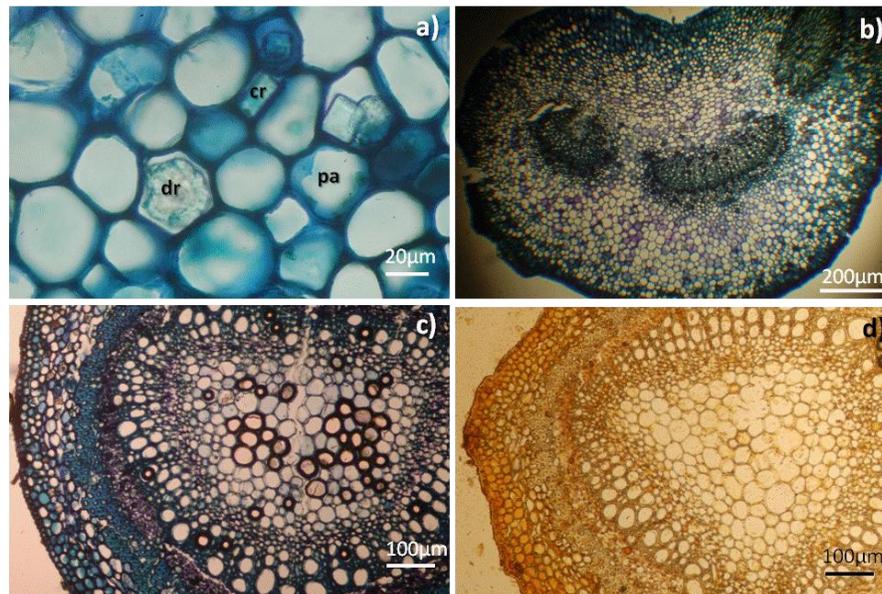


Figura 22. Cristales y estructura morfológica del peciolo de *Alvaradoa amorphoides*. a) Presencia de cristales en el peciolo y en el peciólulo. b) Morfología del peciolo en el segmento adjunto al tallo. c) Morfología del peciolo en el segmento medio. d) Morfología del peciolo en el segmento adjunto al raquis. Nomenclatura: cr= cristal romboidal, dr= drusa y pa= parénquima cortical.

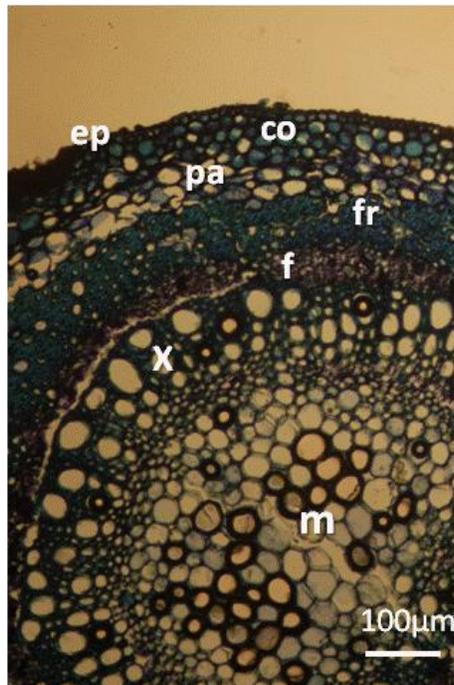


Figura 23. Estructura detallada de los tejidos que conforman al pecíolo de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: co= colénquima, ep= epidermis, f= floema, fr= fibras corticales, m= médula, pa= parénquima cortical y x= xilema.

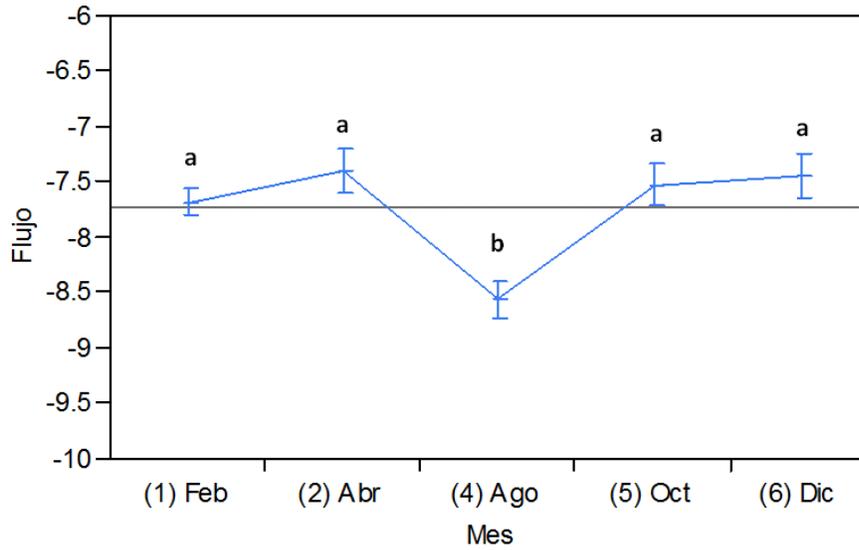


Figura 24. Dinámica total anual del Flujo en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides* ($F= 7.55$, $p=0.0001$; $\alpha= 0.05$). En esta gráfica no se registra el Junio debido a que no hubo presencia de hojas durante ese período. Línea horizontal representa la media de medias.

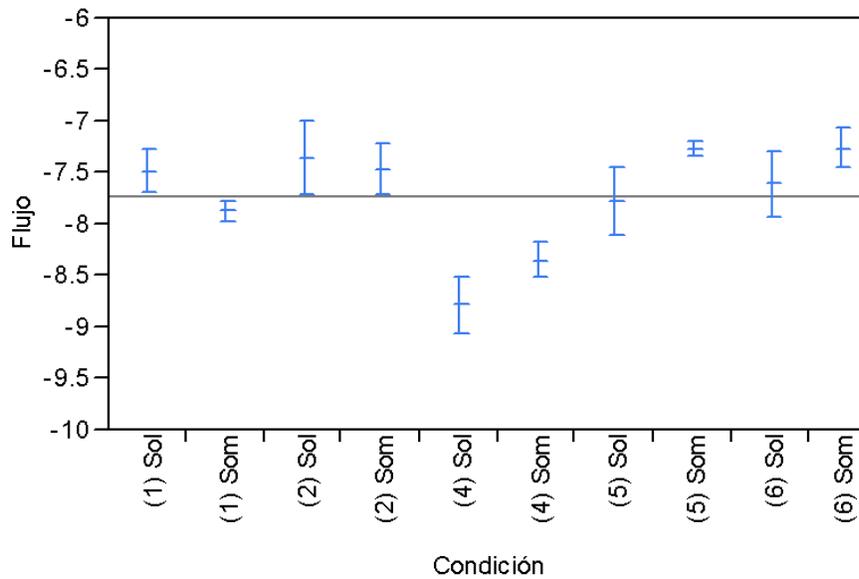


Figura 25. Dinámica anual del Flujo por condición en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: (1)= Febrero, (2)= Abril, (4)= Agosto, (5)= Octubre y (6)= Diciembre. En esta gráfica no se registra el mes Junio debido a que no hubo presencia de hojas durante ese período. Línea horizontal representa la media de medias.

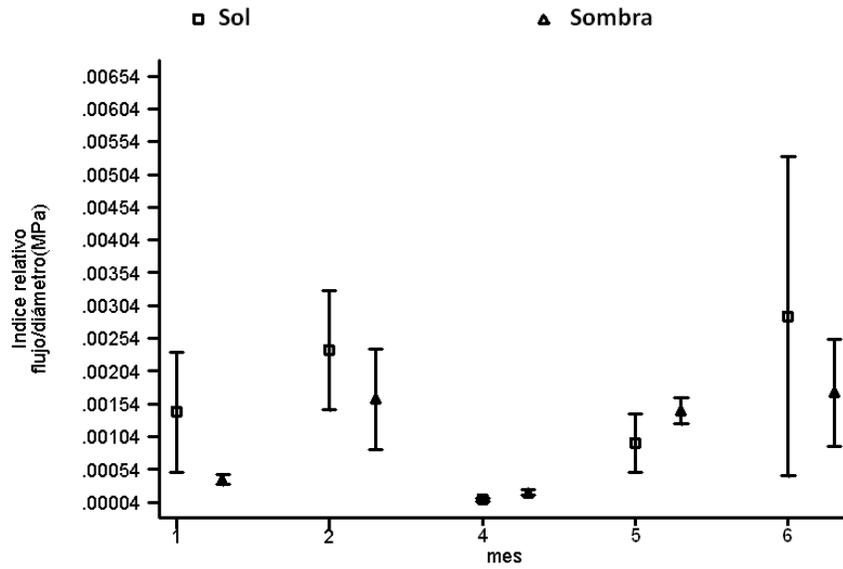


Figura 26. Dinámica anual del Índice Relativo del Flujo por condición en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: 1= Febrero, 2= Abril, 4= Agosto, 5= Octubre y 6= Diciembre.

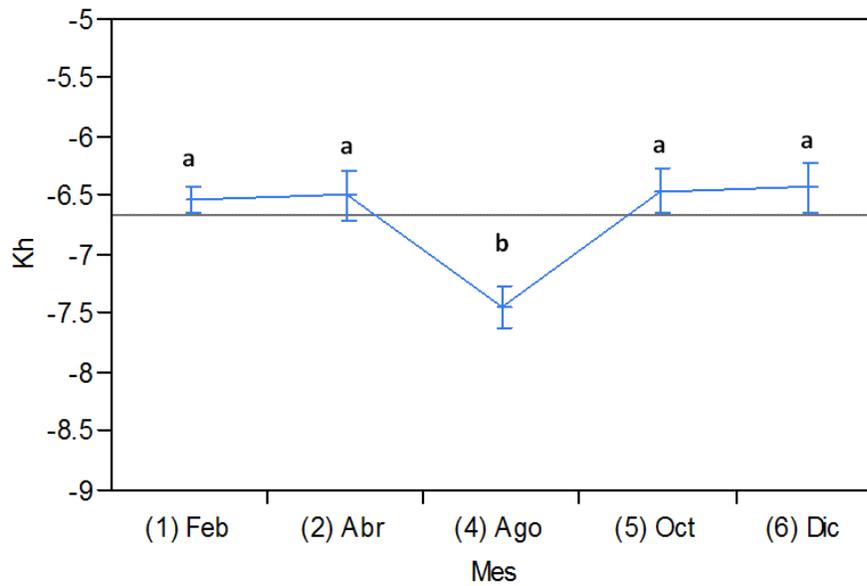


Figura 27. Dinámica total anual de la K_h en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides* ($F= 5.6708$, $p= 0.0009$; $\alpha= 0.05$). En esta gráfica no se registra el mes de Junio debido a que no hubo presencia de hojas durante ese período. Línea horizontal representa la media de medias.

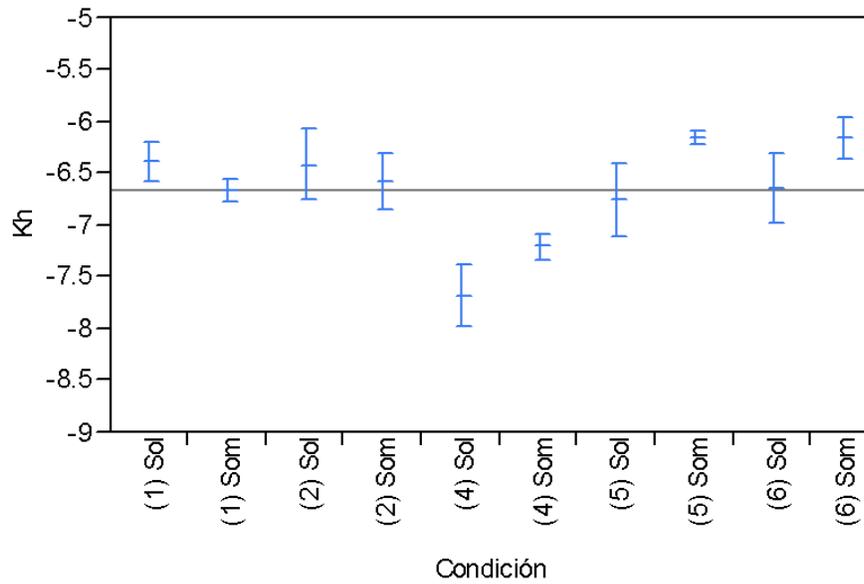


Figura 28. Dinámica anual de la K_h por condición en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: (1)= Febrero, (2)= Abril, (4)= Agosto, (5)= Octubre y (6)= Diciembre. En esta gráfica no se registra el mes de Junio debido a que no hubo presencia de hojas durante ese período. Línea horizontal representa la media de medias.

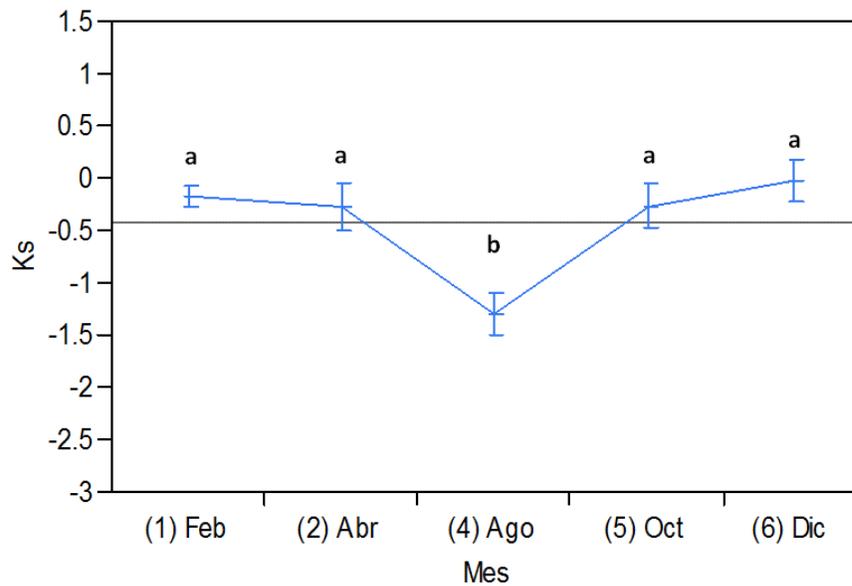


Figura 29. Dinámica total anual de la K_s en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides* ($F= 6.7449$, $p= 0.0003$; $\alpha= 0.05$). En esta gráfica no se registra el mes de Junio debido a que no hubo presencia de hojas durante ese período. Línea horizontal representa la media de medias.

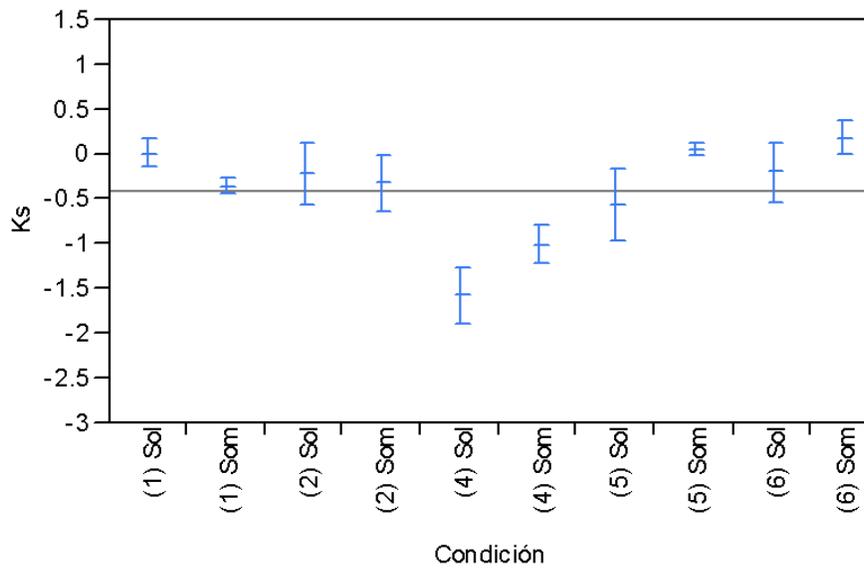


Figura 30. Dinámica anual de la K_s por condición en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: (1)= Febrero, (2)= Abril, (4)= Agosto, (5)= Octubre y (6)= Diciembre. En esta gráfica no se registra el mes de Junio debido a que no hubo presencia de hojas durante ese período. Línea horizontal representa la media de medias.

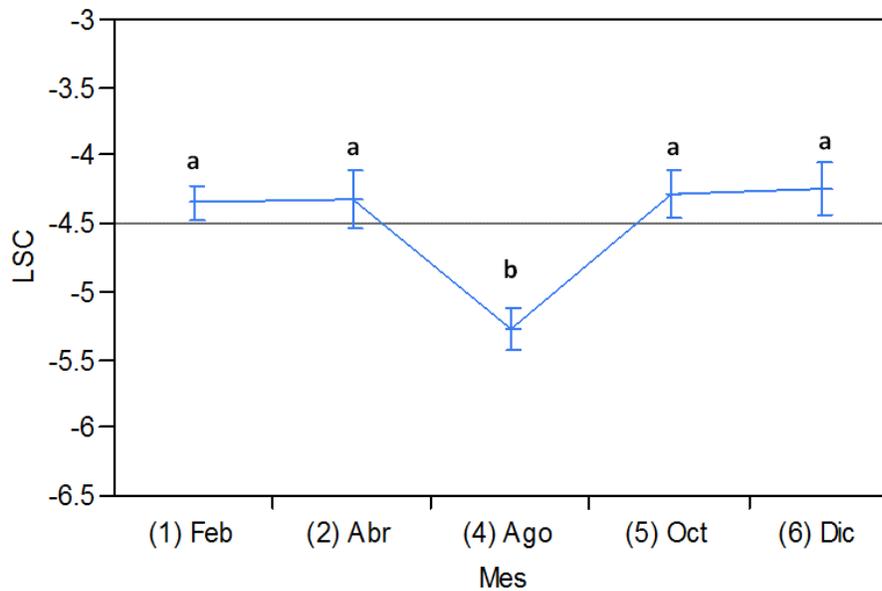


Figura 31. Dinámica total anual de la K_L (LSC) en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides* ($F= 6.7449$, $p= 0.0003$; $\alpha= 0.05$). En esta gráfica no se registra el mes de Junio debido a que no hubo presencia de hojas durante ese período. Línea horizontal representa la media de medias.

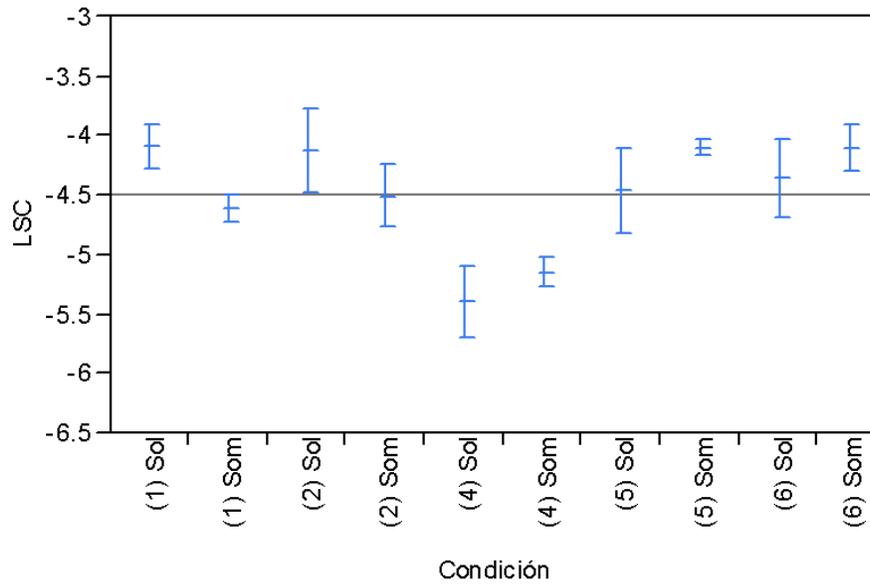


Figura 32. Dinámica anual de la K_L (LSC) por condición en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: (1)= Febrero, (2)= Abril, (4)= Agosto, (5)= Octubre y (6)= Diciembre. En esta gráfica no se registra el mes de Junio debido a que no hubo presencia de hojas durante ese período. Línea horizontal representa la media de medias.

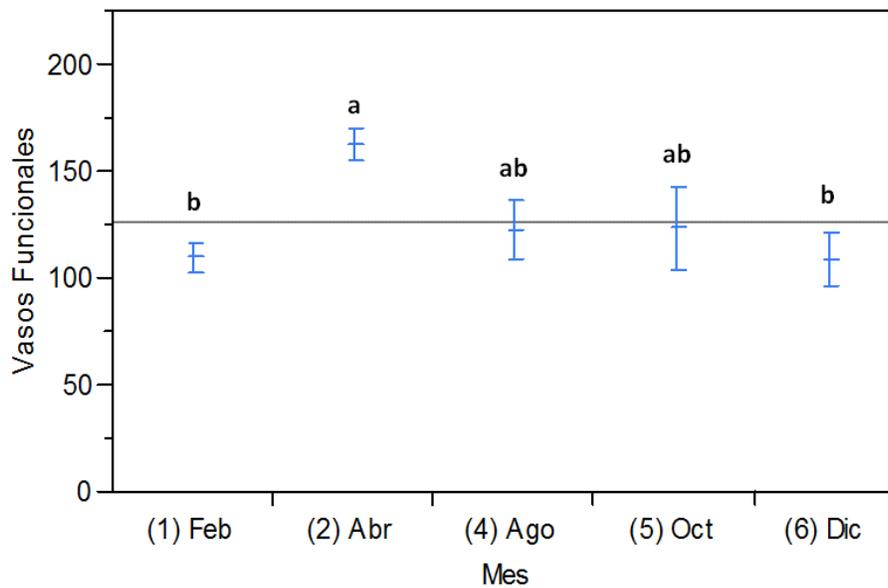


Figura 33. Dinámica total anual de los VF en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides* ($F= 2.9979$, $p= 0.0284$; $\alpha= 0.05$). En esta gráfica no se registra el mes de Junio debido a que no hubo presencia de hojas durante ese período. Línea horizontal representa la media de medias.

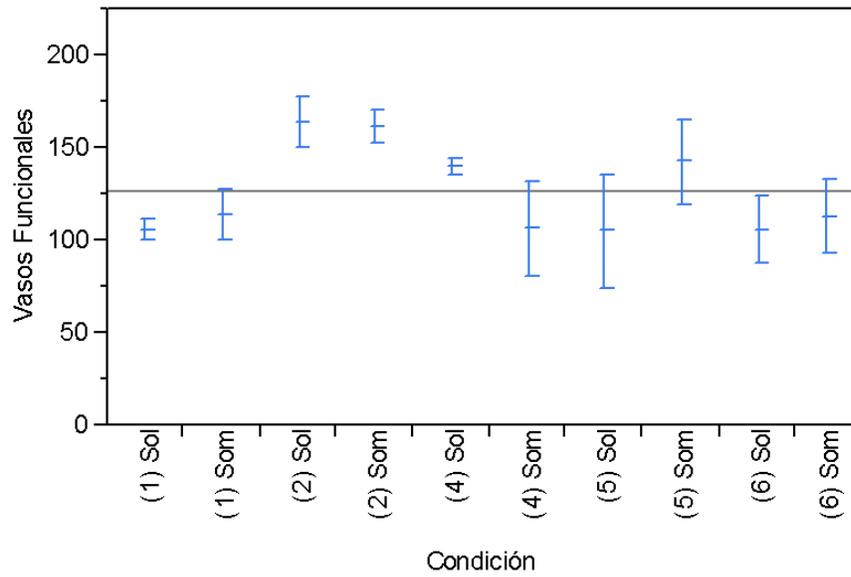


Figura 34. Dinámica anual de los VF por condición en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: (1)= Febrero, (2)= Abril, (4)= Agosto, (5)= Octubre y (6)= Diciembre. En esta gráfica no se registra el mes de Junio debido a que no hubo presencia de hojas durante ese período. Línea horizontal representa la media de medias.

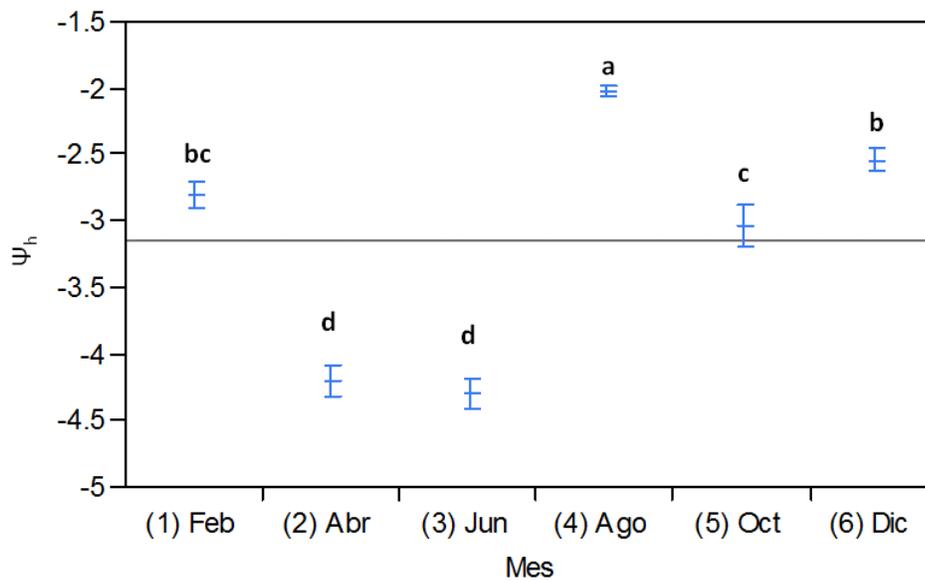


Figura 35. Dinámica total anual del Ψ_{hoja} en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides* ($F= 69.8451$, $p < 0.0001$; $\alpha= 0.05$). Línea horizontal representa la media de medias.

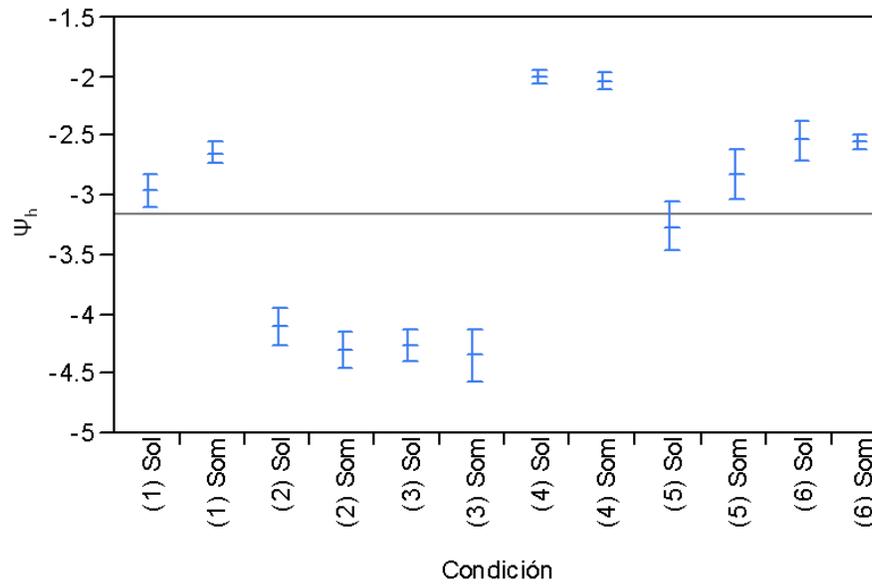


Figura 36. Dinámica anual del Ψ_{hoja} por condición en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: (1)= Febrero, (2)= Abril, (3)= Junio (4)= Agosto, (5)= Octubre y (6)= Diciembre. Línea horizontal representa la media de medias.

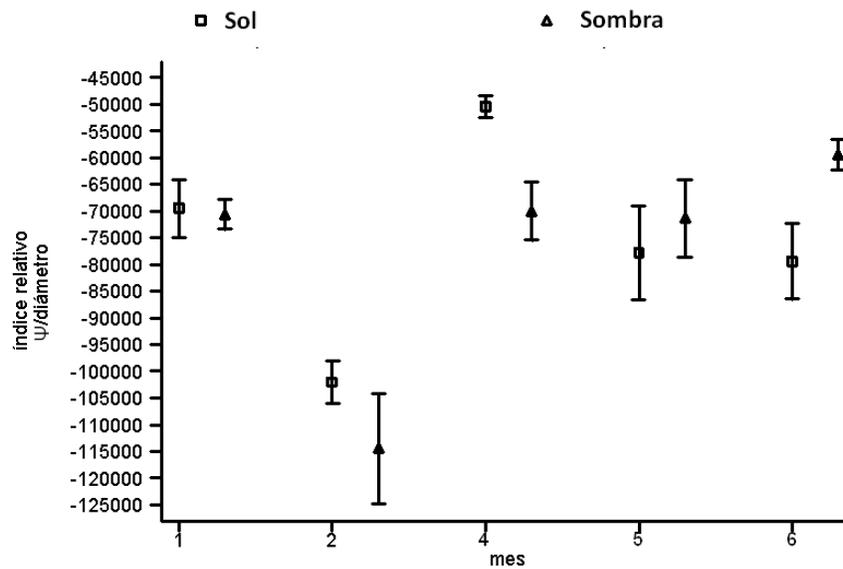


Figura 37. Dinámica anual del Índice Relativo del Ψ_h por condición en pecíolos de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: 1= Febrero, 2= Abril, 4= Agosto, 5= Octubre y 6= Diciembre.

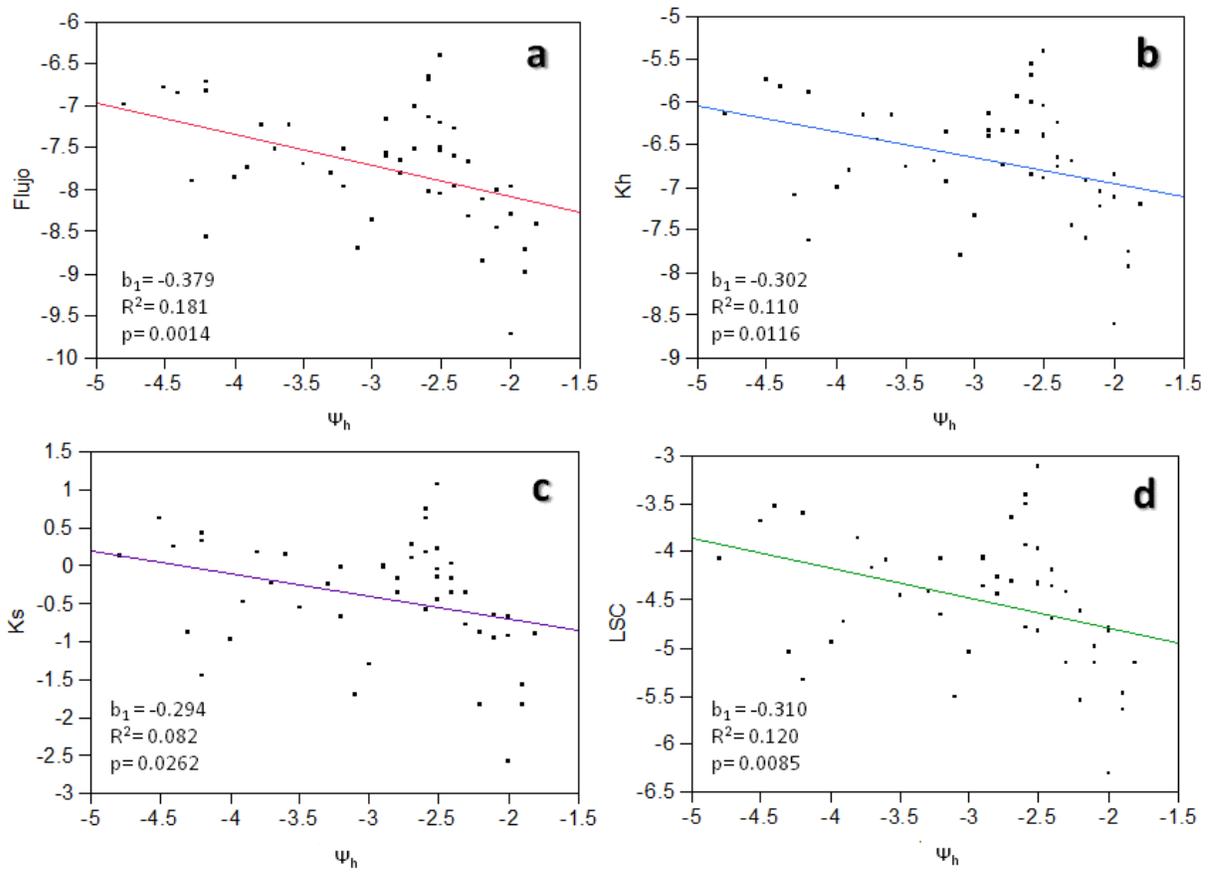


Figura 38. Gráficas resultantes del análisis de regresión lineal del Ψ_h con el F, K_h , K_s y la K_L (LSC).

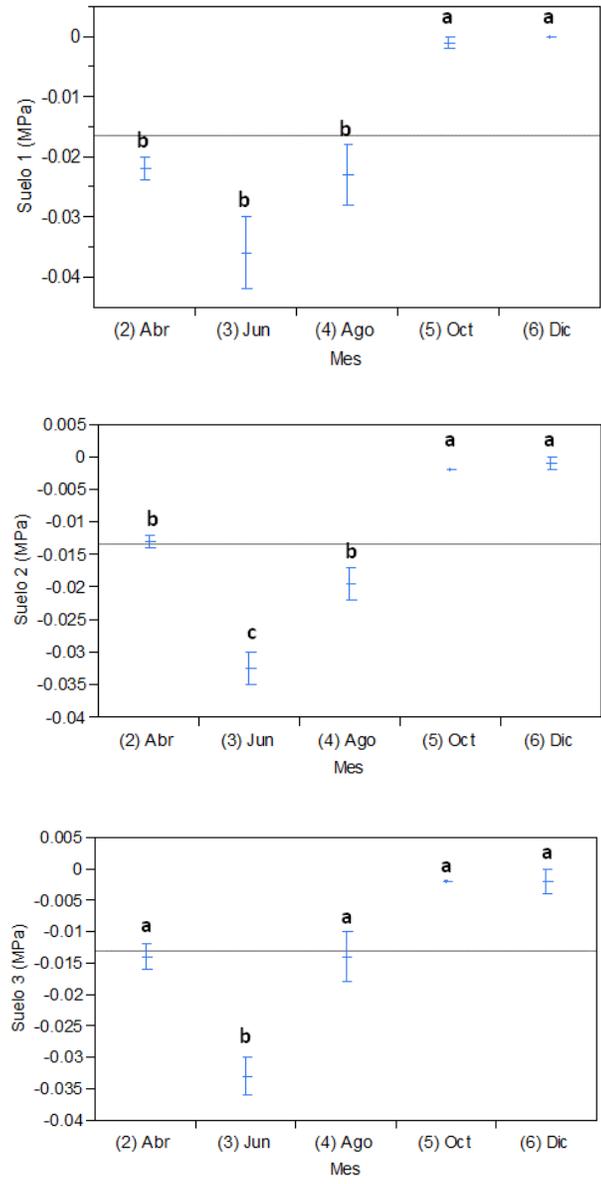


Figura 39. Dinámica anual del Ψ_{suelo} en cada una de las diferentes profundidades cercanas a los individuos de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: Suelo 1= A 18 cm de la superficie; Suelo 2= A 23 cm de la superficie y Suelo 3= A 32 cm de la superficie. Línea horizontal representa la media de medias.

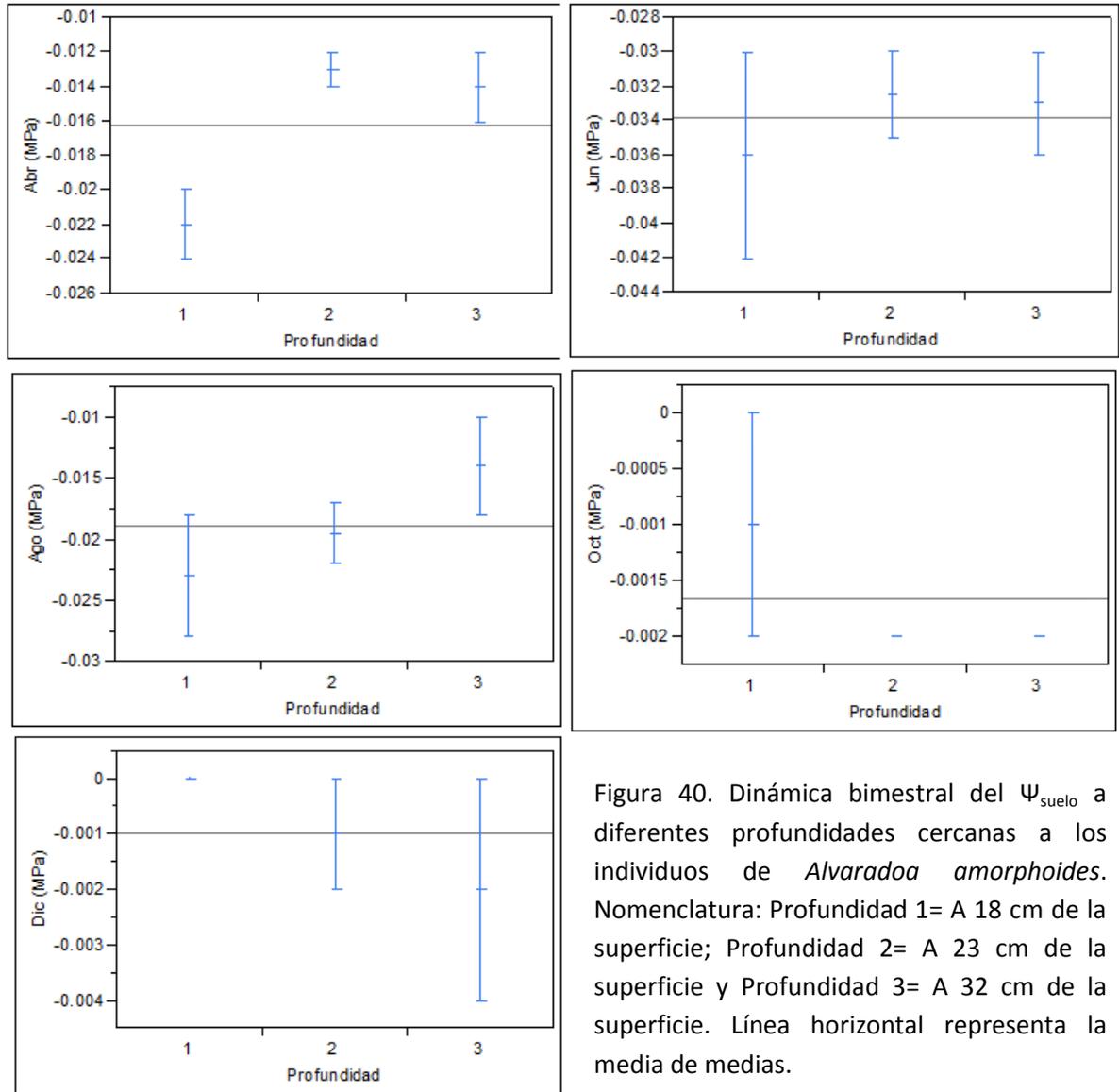


Figura 40. Dinámica bimestral del Ψ_{suelo} a diferentes profundidades cercanas a los individuos de *Alvaradoa amorphoides*. Nomenclatura: Profundidad 1= A 18 cm de la superficie; Profundidad 2= A 23 cm de la superficie y Profundidad 3= A 32 cm de la superficie. Línea horizontal representa la media de medias.

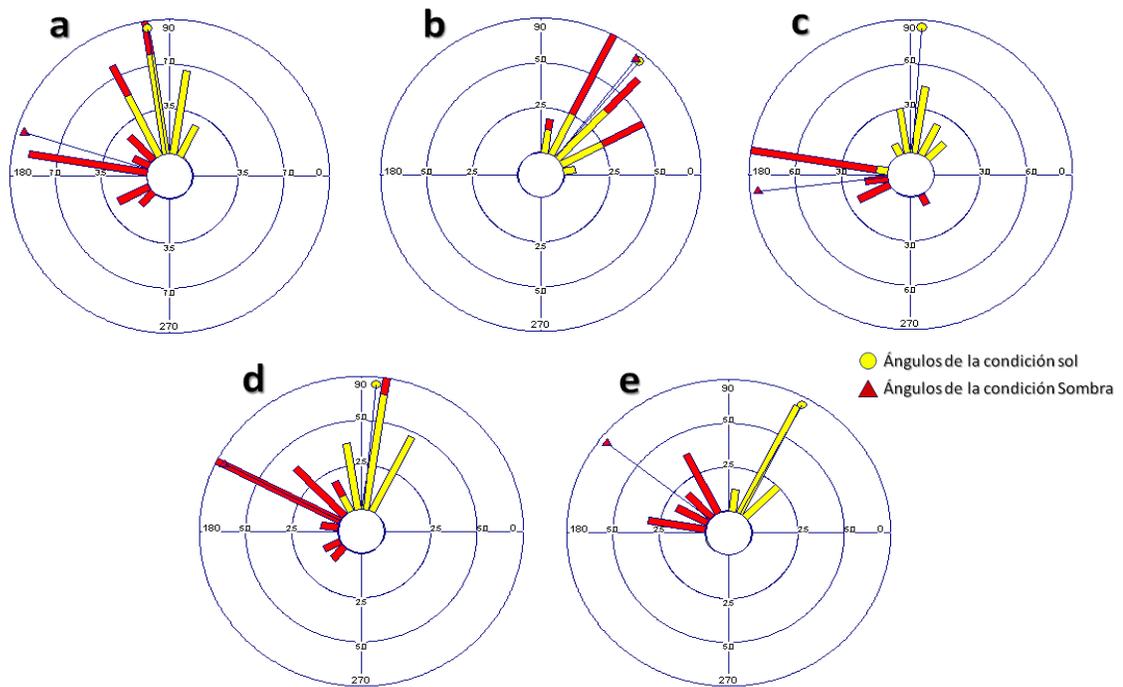


Figura 42. Histogramas circulares de frecuencia de ángulos foliares por mes. a) Febrero, b) Abril, c) Agosto, d) Octubre y e) Diciembre. Líneas radiales con símbolo en un extremo, representan la media angular.

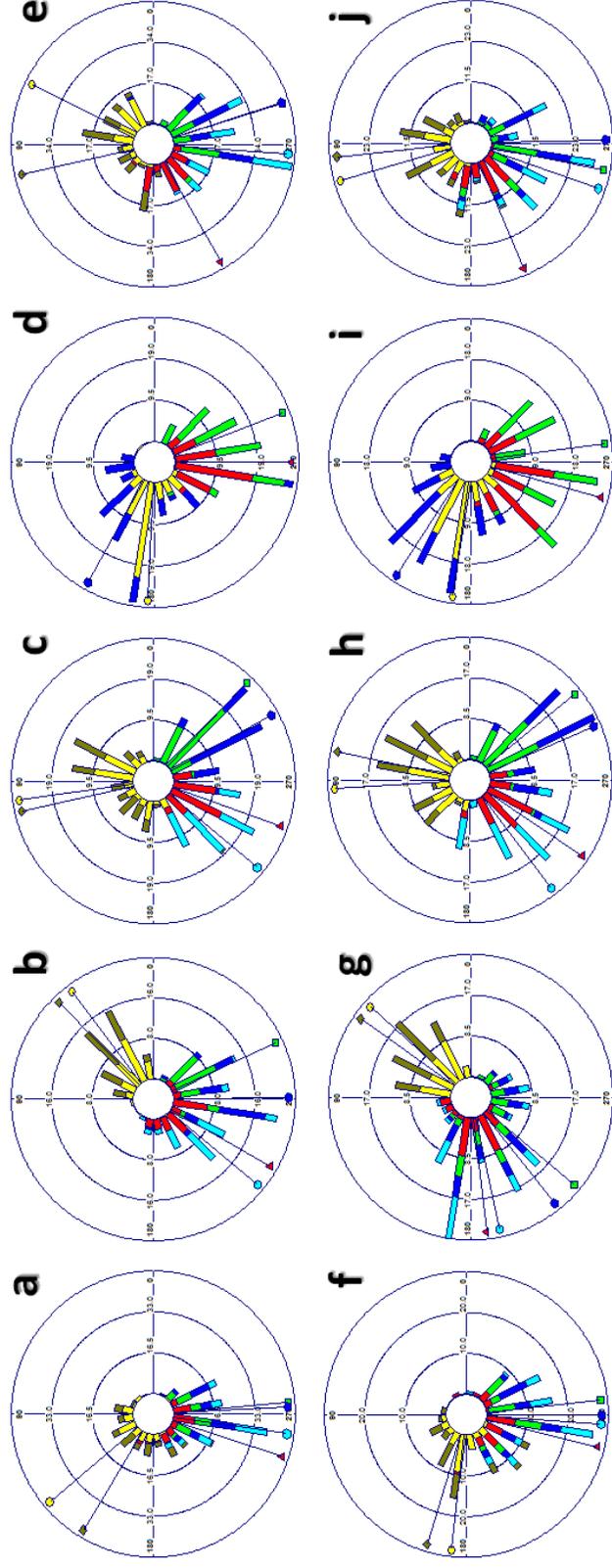


Figura 43. Histogramas circulares de frecuencia de ángulos de foliares tomados en un periodo de 24 horas de hojas de individuos de *Alvaradoa amorphoides*. Incisos (a-e) representan individuos expuestos a la condición sol e incisos (f-g) representan individuos expuestos a la condición sombra. a) y f) Febrero. b) y g) Abril. c) y h) Agosto. d) e) i) Octubre. e) y j) Diciembre. Nomenclatura de colores excepto para los incisos (d) e (i): amarillo= 15:00 horas, rojo= 19:00 horas, verde= 23:00 horas, azul oscuro= 3:00 horas, azul agua= 7:00 horas y amarillo oro= 11:00 horas. Nomenclatura para los incisos (d) e (i): amarillo= 15:00 horas, rojo= 6:00 horas y azul oscuro= 11:00 horas. Líneas radiales con símbolo en un extremo, representan la media angular. La estadística circular descriptiva de cada histograma se incluye en el Anexo 2.

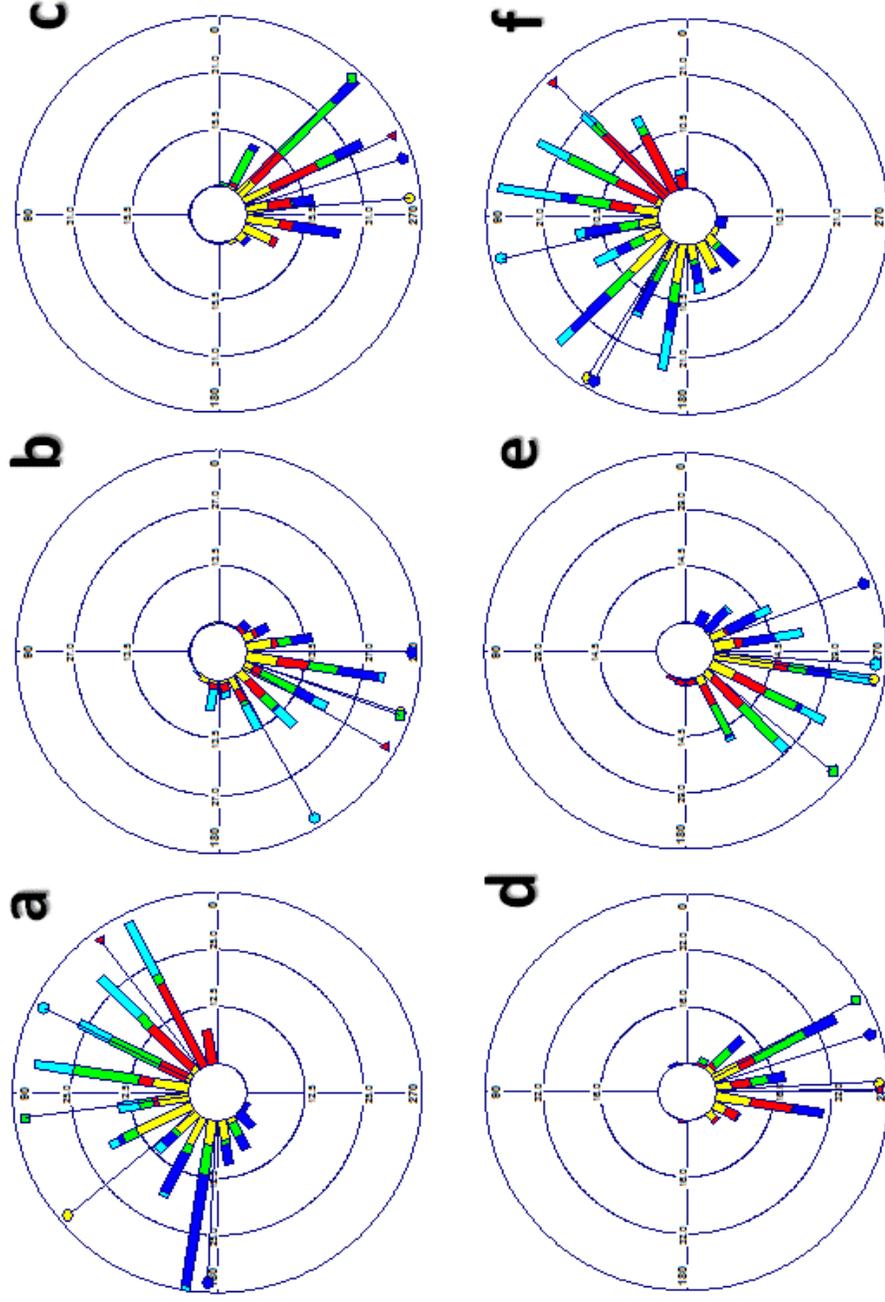


Figura 44. Histogramas circulares de frecuencia de ángulos foliares de individuos de *Alvaradoa amorphoides* expuestos al sol, registrados en cada hora de muestreo a lo largo del año. a) 15:00 horas, b) 19:00, c) 23:00 horas, d) 3:00 horas, e) 7 horas y f) 11:00 horas. Nomenclatura de colores, excepto para los incisos (c) y (d): amarillo= Febrero, rojo= Abril, verde= Agosto, azul oscuro= Octubre y azul agua= Diciembre. Nomenclatura de color para los incisos (c) y (d): amarillo= Febrero, rojo= Abril, verde= Agosto, azul oscuro= Diciembre. Líneas radiales con símbolo en un extremo, representan la media angular.

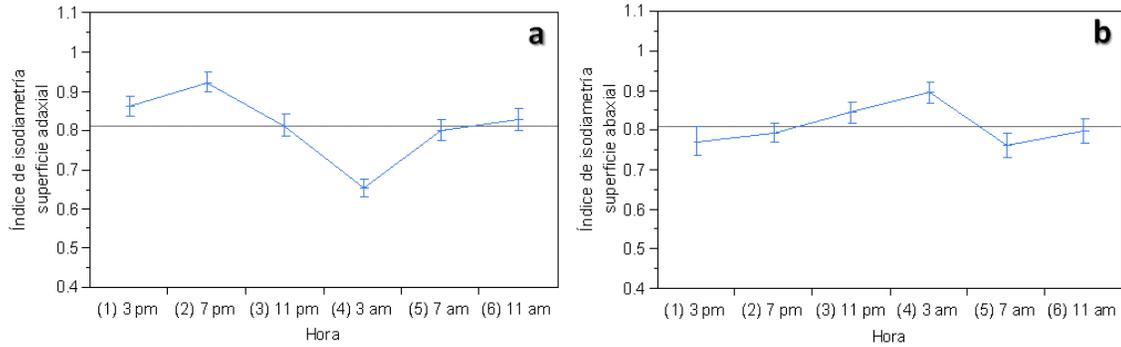


Figura 45. Dinámica del “índice de isodiametría” en la región distal a la lámina del peciólulo de hojas de *A. amorphoides* expuestas a la condición de sol. a) Superficie adaxial ($F= 11.4306$, $p<0.0001$; $\alpha= 0.05$) y; b) Superficie abaxial ($F= 2.7507$, $p= 0.0220$; $\alpha= 0.05$). Línea horizontal representa la media de medias.

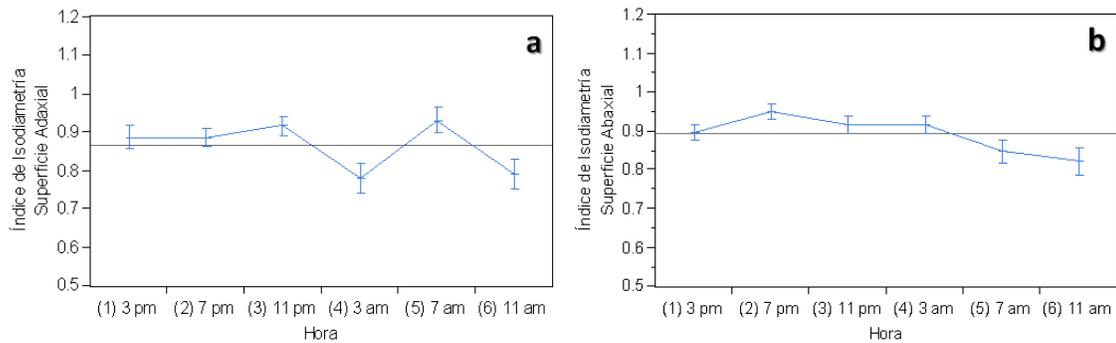


Figura 46. Dinámica del “índice de isodiametría” en la región proximal a la lámina del peciólulo de *A. amorphoides* expuestas a la condición de sol. a) Superficie adaxial ($F= 4.0663$, $p= 0.0020$; $\alpha= 0.05$) y; b) Superficie abaxial ($F= 3.6508$, $p= 0.0042$; $\alpha= 0.05$). Línea horizontal representa la media de medias.

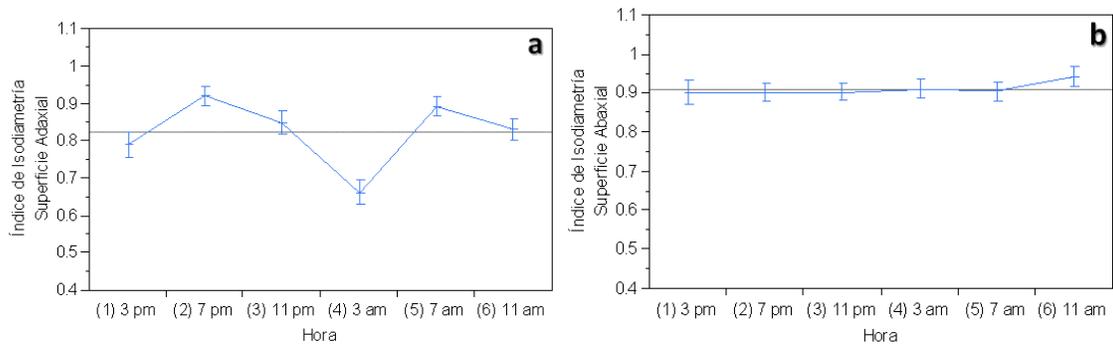


Figura 47. Dinámica del “índice de isodiametría” en la región distal a la lámina del peciólulo de hojas de *A. amorphoides* expuestas a la condición de sombra. a) Superficie adaxial ($F= 9.5799$, $p<0.0001$; $\alpha=0.05$) y; b) Superficie abaxial ($F= 0.3961$, $p= 0.8507$; $\alpha= 0.05$). Línea horizontal representa la media de medias.

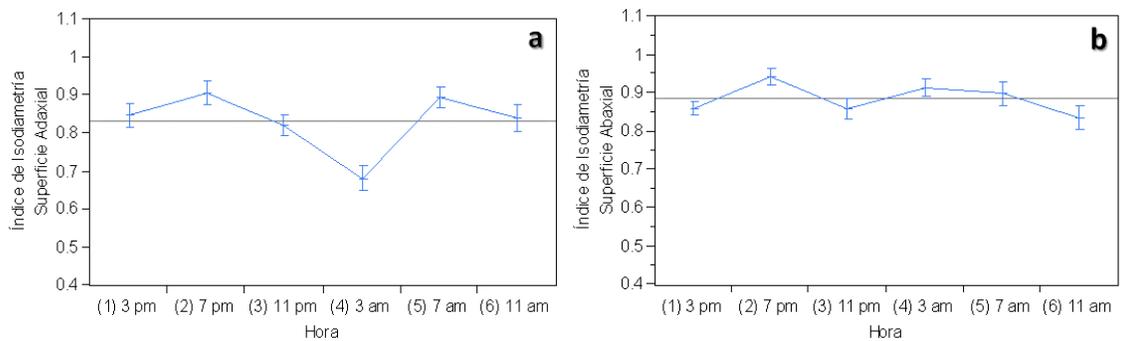


Figura 48. Dinámica del “índice de isodiametría” en la región proximal a la lámina del peciólulo de hojas de *A. amorphoides* expuestas a la condición de sombra. a) Superficie adaxial ($F= 6.7357$, $p<0.0001$; $\alpha= 0.05$) y; b) Superficie abaxial ($F= 2.4377$, $p= 0.0387$; $\alpha= 0.05$). Línea horizontal representa la media de medias.

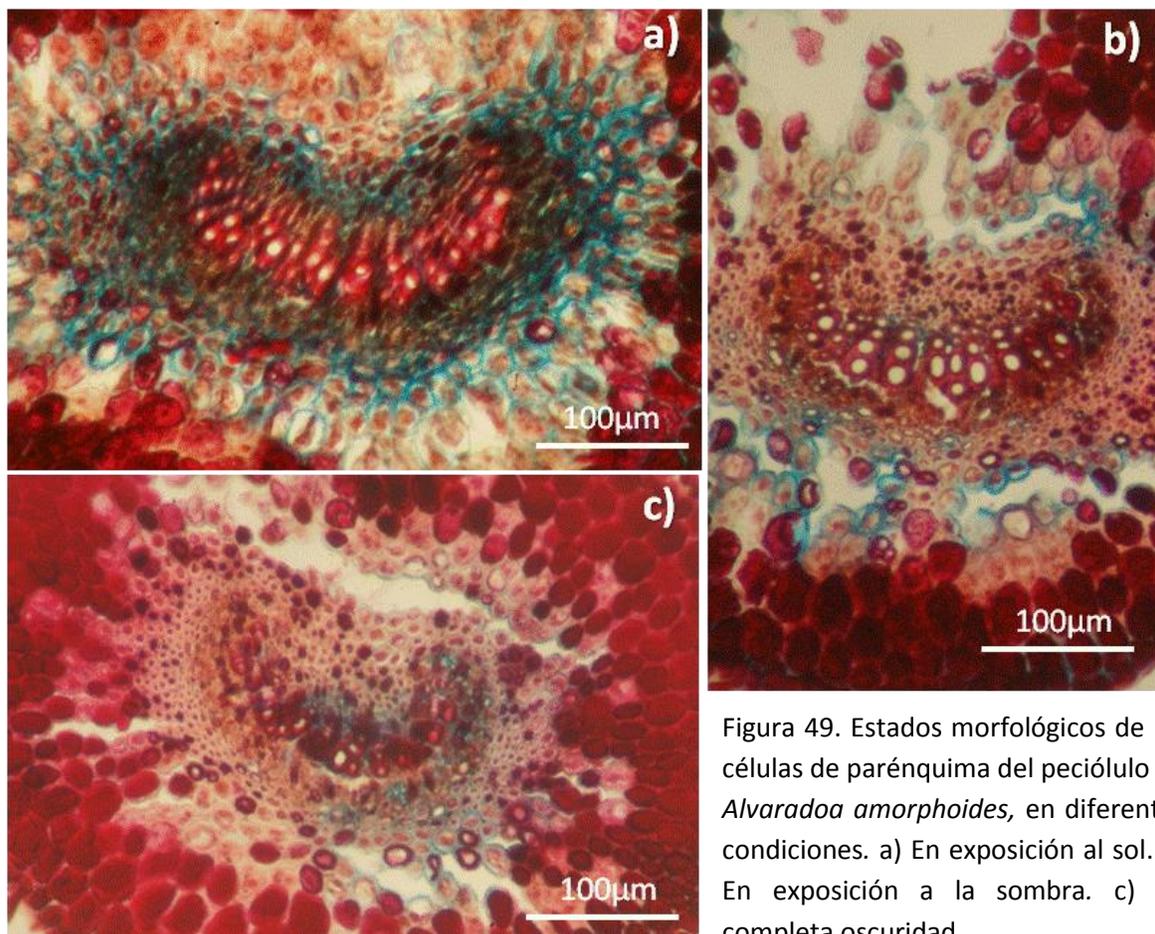


Figura 49. Estados morfológicos de las células de parénquima del peciólulo de *Alvaradoa amorphoides*, en diferentes condiciones. a) En exposición al sol. b) En exposición a la sombra. c) En completa oscuridad.

7.6 Tablas

Tabla 2. Tabla de frecuencias que se empleó para la construcción del fenograma de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. en la localidad Valle de Vázquez, Morelos, México.

Mes	Vegetativo	Floración		Fructificación			Presencia de hojas
	1	2	3	4	5	6	7
Febrero	23	0	0	4	0	0	32
Abril	30	0	0	0	2	0	32
Junio	32	0	0	0	0	0	0
Agosto	32	0	0	0	0	0	32
Octubre	32	0	0	0	0	0	32
Diciembre	29	2	1	1	0	0	32

Tabla 3. Fenograma de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. en la localidad Valle de Vázquez, Morelos, México.

FENOGRAMA
Alvaradoa amorphoides Liebm.

	Feb.	Abr.	Jun.	Ago.	Oct.	Dic.
HOJAS	X	X		X	X	X
FLORACIÓN						X
FRUCTIFICACIÓN	X	X				X
VEGETATIVO	X	X	X	X	X	X

Tabla 4. Características anatómicas mesurables de *Alvaradoa amorphoides* Liebm.

Lámina del folíolo							
Longitud	20.1 ± 2.84 mm						
Anchura	8.01 ± 0.86 mm						
	Base	Medio	Ápice				
Grosor	166.31 ± 13.94 µm	162.67 ± 11.87 µm	162.67 ± 8.57 µm				
Peciólulo							
	Segmento adjunto al raquis	Segmento medio	Segmento adjunto a la base del folíolo	Células epidérmicas			
Diámetro mayor	509.76 ± 77.85 µm	525.07 ± 38.69 µm	556.36 ± 3.09 µm	Altura	13.75 ± 2.12 µm		
Diámetro menor	502.29 ± 55.28 µm	467.79 ± 80.15 µm	426.88 ± 32.69 µm	Anchura	12.75 ± 2.49 µm		
Epidermis							
Pelos			Célula epidérmica adaxial	Célula epidérmica abaxial			
				Asociada a los pelos	Asociada a los estomas		
Pelos/mm²	Longitud	Anchura	26.51 ± 3.24 µm	20.34 ± 3.04 µm	19.00 ± 4.03 µm		
97 ± 17.03 µm	155.2 ± 11.31 µm	Altura	23.5 ± 2.26 µm	21.28 ± 2.12 µm	20.30 ± 2.45 µm		
Estoma							
Células oclusivas			Poros estomáticos				
Largo	Ancho		Largo	7.875 ± 1.67 µm			
24.50 ± 1.69 µm	7.125 ± 0.60 µm						
Mesófilo							
	Parénquima empalizada			Parénquima esponjoso			
	Base	Medio	Ápice		Base	Medio	Ápice
Anchura	6.60 ± 0.48 µm	7.02 ± 1.42 µm	7.13 ± 1.72 µm	Grosor	54.33 ± 4.98 µm	52.56 ± 7.96 µm	56.17 ± 4.15 µm
Altura	56.60 ± 3.06 µm	57.79 ± 6.63 µm	54 ± 5.56 µm				
Sistema Vascular							
	Xilema			Floema			
	Vasos del Protoxilema		Vasos del Metaxilema	Elementos de Tubo Criboso			
Diámetro	11.4 ± 1.13 µm		6.5 ± 0.71 µm	7.9 ± 1.56 µm			

Tabla 5. Porcentaje de espacio ocupado por el parénquima (esponjoso y empalizada) y epidermis en el folíolo de *Alvaradoa amorphoides* en vista transversal.

	Ápice	Medio	Base
Grosor total del folíolo	162.80	162.67	166.31
% esponjoso	34.53	32.31	32.67
% empalizada	33.20	35.53	34.04
% cel. Ep. Adaxiales	14.14	14.57	14.51
% cel. Ep. Abaxiales	11.32	13.37	11.75
% Total	93.19	95.78	92.97

Tabla 6. Comparación de características selectas del folíolo y del peciólulo de *Alvaradoa amorphoides* entre los segmentos ápice, medio y base.

	Grosor del folíolo	Grosor del esponjoso	Anchura del parénquima en empalizada	Altura del parénquima en empalizada	Diámetro menor del peciólulo	Diámetro mayor del peciólulo
Ápice/adjunto a la base del folíolo	172.09	55 ^a	7.5	55 ^a	426.4 ^a	551.2 ^a
Medio	176.58	52.5 ^b	7.5	57.5 ^b	478.4 ^a	520 ^b
Base/adjunto al raquis	192.84	55	7.5	57.5 ^b	426.4 ^b	540.8 ^b
	F=2.70; P=0.0684	H=9.9813; P=0.0068	H=3.3295; P=0.1892	H=15.6064; P=0.0004	H=25.5770; P=0.000003	H=21.5691; P=0.00002

Valores de las medias y las medianas (expresado en micrómetros) de los caracteres anatómicos. F (ANOVA) y H (Kruskal-Wallis) es el valor del estadístico; a y b representan diferencias significativas. Las descripciones que se encuentran después de la línea diagonal sólo aplican a las características diámetro mayor y diámetro menor del peciólulo.

Tabla 7. Valores estadísticos de la dinámica anual del F por condición (i. e. plantas expuestas al sol y plantas expuestas a la sombra).

Mes	g. l.	valor del estadístico F	p ($\alpha = 0.05$)
Febrero	9	2.8758	0.1284
Abril	9	0.0768	0.7887
Junio	-	-	-
Agosto	9	1.7973	0.2169
Octubre	9	2.2783	0.1696
Diciembre	8	0.7639	0.4111

Todos los valores de probabilidad tienen un valor de significancia mayor a 0.05 y por lo tanto las medias de cada condición no son significativamente diferentes.

Tabla 8. Valores estadísticos de la dinámica anual de la K_h por condición.

Mes	g. l.	valor del estadístico F	p ($\alpha = 0.05$)
<i>Febrero</i>	9	1.6463	0.2354
<i>Abril</i>	9	0.1302	0.7275
<i>Junio</i>	-	-	-
<i>Agosto</i>	9	2.1049	0.1849
<i>Octubre</i>	9	2.7054	0.1386
<i>Diciembre</i>	8	1.3558	0.2824

Todos los valores de probabilidad tienen un valor de significancia mayor a 0.05 y por lo tanto las medias de cada condición no son significativamente diferentes.

Tabla 9. Valores estadísticos de la dinámica anual de la K_s por condición.

Mes	g. l.	valor del estadístico F	p ($\alpha = 0.05$)
<i>Febrero</i>	9	4.3343	0.0709
<i>Abril</i>	9	0.0520	0.8253
<i>Junio</i>	-	-	-
<i>Agosto</i>	9	2.1538	0.1804
<i>Octubre</i>	9	2.3792	0.1615
<i>Diciembre</i>	8	0.9017	0.3740

Todos los valores de probabilidad tienen un valor de significancia mayor a 0.05 y por lo tanto las medias de cada condición no son significativamente diferentes.

Tabla 10. Valores estadísticos de la dinámica anual de la K_L por condición.

Mes	g. l.	valor del estadístico F	p ($\alpha = 0.05$)
<i>Febrero</i>	9	5.4681	0.0475*
<i>Abril</i>	9	0.7864	0.4011
<i>Junio</i>	-	-	-
<i>Agosto</i>	9	0.5580	0.4764
<i>Octubre</i>	9	1.0240	0.3412
<i>Diciembre</i>	8	0.3760	0.5592

Los valores de probabilidad que presentan un asterisco (*) tiene un valor de significancia menor a 0.05 y por lo tanto las medias de cada condición son significativamente diferentes.

Tabla 11. Valores estadísticos de la dinámica anual de los VF por condición.

Mes	g. l.	valor del estadístico F	p ($\alpha = 0.05$)
<i>Febrero</i>	9	0.2853	0.6078
<i>Abril</i>	9	0.0213	0.8876
<i>Junio</i>	-	-	-
<i>Agosto</i>	9	1.6865	0.2302
<i>Octubre</i>	9	0.9624	0.3553
<i>Diciembre</i>	8	0.0659	0.8047

Todos los valores de probabilidad tienen un valor de significancia mayor a 0.05 y por lo tanto las medias de cada condición no son significativamente diferentes.

Tabla 12. Valores estadísticos de la dinámica anual del Ψ_{Hoja} por condición.

Mes	g. l.	valor del estadístico F	p ($\alpha = 0.05$)
Febrero	9	4.0635	0.0786
Abril	9	0.7843	0.4017
Junio	9	0.0912	0.7704
Agosto	9	0.2105	0.6586
Octubre	9	2.2000	0.1763
Diciembre	8	0.0025	0.9615

Todos los valores de probabilidad tienen un valor de significancia mayor a 0.05 y por lo tanto las medias de cada condición no son significativamente diferentes.

Tabla 13. Tabla en donde se muestra el coeficiente de determinación (R^2), el coeficiente de correlación (r) y la probabilidad del Ψ_h con el F, K_h , K_s y la K_L .

	r	R^2	p ($\alpha=0.05$)	Gráfica
F vs. Ψ_h	-0.4447	0.180672	0.0014*	38a
K_h vs. Ψ_h	-0.3580	0.109600	0.0116*	38b
K_s vs. Ψ_h	-0.3175	0.081693	0.0262*	38c
K_L vs. Ψ_h	-0.3720	0.120056	0.0085*	38d

Los valores de probabilidad que presentan un asterisco (*) tiene un valor de significancia menor a 0.05 y por lo tanto existe relación entre ambas variables.

Tabla 14. Valores estadísticos de la dinámica anual del Ψ_{suelo} a diferentes profundidades muestreada alrededor de los individuos de *Alvaradoa amorphoides*.

Profundidad	g. l.	valor del estadístico F	p ($\alpha = 0.05$)
Suelo 1	9	18.2803	0.0035*
Suelo 2	9	59.1121	0.0002*
Suelo 3	9	24.3939	0.0018*

Los valores de probabilidad que presentan un asterisco (*), tiene un valor de significancia menor a 0.05 y por lo tanto las medias de cada mes son significativamente diferentes.

Tabla 15. Valores estadísticos de la dinámica bimestral del Ψ_{suelo} en tres diferentes profundidades muestreadas alrededor de los individuos de *Alvaradoa amorphoides*.

Mes	g. l.	valor del estadístico F	p ($\alpha = 0.05$)
Abril	5	8.1111	0.0617
Junio	5	0.2098	0.8217
Agosto	5	1.3069	0.3907
Octubre	5	1.0000	0.4648
Diciembre	5	0.6000	0.6037

Todos los valores de probabilidad tienen un valor de significancia mayor a 0.05 y por lo tanto las medias de cada profundidad no son significativamente diferentes.

Tabla 16. Estadística descriptiva de los ángulos foliares durante el cenit del sol de individuos de *Alvaradoa amorphoides* expuestos a condiciones de sol y de sombra.

Mes	Media angular (θ)		Varianza circular (V)		Concentración de los datos (Longitud de la barra R)	
	Sol	Sombra	Sol	Sombra	Sol	Sombra
Febrero	98.3165	162.9183	0.0305	0.1733	0.9695	0.8267
Abril	49.5901	51.2168	0.0536	0.0325	0.9464	0.9675
Agosto	85.8326	186.5197	0.1119	0.1004	0.8881	0.8996
Octubre	84.4051	152.9318	0.0349	0.1095	0.9651	0.8905
Diciembre	61.3806	142.0428	0.0255	0.0772	0.9745	0.9228

Tabla 17. Valores estadísticos resultantes de pruebas comparativas de distribución, dirección y concentración de ángulos foliares entre condiciones durante el cenit del sol (i.e. 15:00 horas) a lo largo del año.

Mes	H ₀	Valor de estadístico	p ($\alpha=0.05$)
Febrero	Distribuciones iguales	17.8496	0.0001*
	Direcciones iguales	49.9776	<0.0001*
	Concentraciones iguales	10.4910	0.0012*
Abril	Distribuciones iguales	2.1883	0.3348
	Direcciones iguales	0.0739	0.7874
	Concentraciones iguales	0.9693	0.3249
Agosto	Distribuciones iguales	26.9477	<0.0001*
	Direcciones iguales	123.5872	<0.0001*
	Concentraciones iguales	0.0112	0.9158
Octubre	Distribuciones iguales	23.8515	<0.0001*
	Direcciones iguales	81.8647	<0.0001*
	Concentraciones iguales	4.8275	0.0280*
Diciembre	Distribuciones iguales	28.2045	<0.0001*
	Direcciones iguales	164.6628	<0.0001*
	Concentraciones iguales	4.5355	0.0332*

Los valores de probabilidad que presentan un asterisco (*) tiene un valor de significancia menor a 0.05 y por lo tanto se rechaza la H₀.

Tabla 18. Valores estadísticos resultantes de pruebas comparativas de distribución, dirección y concentración de ángulos foliares entre condiciones a lo largo del día en individuos expuestos a la condición sol.

Mes	H ₀	Valor de estadístico	p (α=0.05)	Grupos
Febrero	Distribuciones iguales	202.6909	<0.0001*	Grupo A: 2 y 5; Grupo B: 3 y 4
	Direcciones iguales	192.6566	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	13.2948	0.0208*	
Abril	Distribuciones iguales	321.9426	<0.0001*	Grupo A: 1 y 6
	Direcciones iguales	505.4030	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	<0.0001	1.0000	
Agosto	Distribuciones iguales	417.1666	<0.0001*	Grupo A: 1 y 6
	Direcciones iguales	390.9738	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	79.1503	<0.0001*	
Octubre	Distribuciones iguales	180.3575	<0.0001*	
	Direcciones iguales	266.0162	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	13.0367	0.0046*	
Diciembre	Distribuciones iguales	348.4555	<0.0001*	Grupo A: 3 y 4
	Direcciones iguales	393.9070	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	49.8505	<0.0001*	

Los valores de probabilidad que presentan un asterisco (*) tiene un valor de significancia menor a 0.05 y por lo tanto se rechaza la H₀. Cada grupo formado, representa grupos pareados de datos que no presentaron diferencias significativas en distribución y dirección de los datos angulares. La nomenclatura empleada en la columna de Grupos es: 1= 15:00 horas; 2= 19:00 horas; 3= 23:00 horas; 4= 3:00 horas; 5= 7:00 horas; 6= 11:00 horas.

Tabla 19. Valores estadísticos resultantes de pruebas comparativas de distribución, dirección y concentración de ángulos foliares entre condiciones a lo largo del día en individuos expuestos a la condición sombra.

Mes	H ₀	Valor de estadístico	p (α=0.05)	Grupos
Febrero	Distribuciones iguales	150.9792	<0.0001*	Grupo A: 1, 6; Grupo B: 3, 4; Grupo C: 3, 5; Grupo D: 4, 5
	Direcciones iguales	93.6422	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	3.5464	0.6164	
Abril	Distribuciones iguales	186.5174	<0.0001*	Grupo A: 1 y 6; Grupo B: 2 y 5; Grupo C: 3 y 4
	Direcciones iguales	225.8973	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	78.3131	<0.0001*	
Agosto	Distribuciones iguales	393.7071	<0.0001*	
	Direcciones iguales	665.3079	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	92.8889	<0.0001*	
Octubre	Distribuciones iguales	159.9975	<0.0001*	
	Direcciones iguales	194.1761	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	0.3256	0.9551	
Diciembre	Distribuciones iguales	285.1326	<0.0001*	Grupo A: 1 y 6; Grupo B: 3 y 4; Grupo C: 3 y 5
	Direcciones iguales	255.3119	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	54.3365	<0.0001*	

Los valores de probabilidad que presentan un asterisco (*) tiene un valor de significancia menor a 0.05 y por lo tanto se rechaza la H₀. Cada grupo formado, representa grupos de datos pareados que no presentaron diferencias significativas en distribución y dirección de los datos angulares. La nomenclatura empleada en la columna de Grupos es: 1= 15:00 horas; 2= 19:00 horas; 3= 23:00 horas; 4= 3:00 horas; 5= 7:00 horas; 6= 11:00 horas.

Tabla 20. Valores estadísticos resultantes de pruebas comparativas de distribución, dirección y concentración de los ángulos foliares en cada hora de muestreo a lo largo del año en individuos expuestos a la condición sol.

Horas	H ₀	Valor de estadístico	p (α=0.05)	Grupos
15:00	Distribuciones iguales	179.8329	<0.0001*	
	Direcciones iguales	133.9759	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	16.4011	0.0025*	
19:00	Distribuciones iguales	74.5616	<0.0001*	Grupo A: 1 y 2; Grupo B: 1 y 4; Grupo C: 2 y 4
	Direcciones iguales	30.9973	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	31.1079	<0.0001*	
23:00	Distribuciones iguales	57.4180	<0.0001*	Grupo A: 1 y 6; Grupo B: 2 y 6
	Direcciones iguales	31.9935	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	24.9331	<0.0001*	
3:00	Distribuciones iguales	37.9204	<0.0001*	Grupo A: 1 y 2
	Direcciones iguales	20.1034	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	12.3473	0.0063*	
7:00	Distribuciones iguales	115.8319	<0.0001*	Grupo A: 1 y 6; Grupo B: 2 y 4
	Direcciones iguales	55.7130	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	4.5422	0.3376	
11:00	Distribuciones iguales	107.0258	<0.0001*	Grupo A: 1 y 5; Grupo B: 4 y 6
	Direcciones iguales	55.3453	<0.0001*	
	Concentraciones iguales	19.0873	<0.0001*	

Los valores de probabilidad que presentan un asterisco (*) tiene un valor de significancia menor a 0.05 y por lo tanto se rechaza la H₀. Cada grupo formado, representa grupos de datos pareados que no presentaron diferencias significativas en la dirección de los datos angulares. La nomenclatura empleada en la columna de Grupos es: 1= Febrero; 2= Abril; 4= Agosto; 5= Octubre; 6= Diciembre.

Tabla 21. Comparación del “índice de isodiametría” entre superficies de la región distal a la lámina del peciólulo de hojas de *A. amorphoides* expuestas a la condición de sol.

Horas	Valor del estadístico F	p ($\alpha= 0.05$)
15:00	4.1709	0.0481*
19:00	13.3671	0.0008*
23:00	0.6092	0.4399
3:00	44.4091	<0.0001*
7:00	0.8258	0.3692
11:00	0.5424	0.4660

Los valores de probabilidad que presentan un asterisco (*) tiene un valor de significancia menor a 0.05 y por lo tanto las medias de cada superficie son significativamente diferentes.

Tabla 22. Correlación de los ángulos foliares con los parámetros hidráulicos.

	r	p ($\alpha= 0.05$)
Ángulos vs. F	0.150	0.356
Ángulos vs. K_s	0.144	0.383
Ángulos vs. K_L	0.202	0.153
Ángulos vs. K_h	0.137	0.422
Ángulos vs. VF	0.264	0.041*
Ángulos vs. Ψ_{hoja}	0.677	1.31×10^{-10} *
Ángulos vs. CH	0.373	0.002*

Los valores de probabilidad que presentan un asterisco (*) tiene un valor de significancia menor a 0.05 y por lo tanto existe relación entre ambas variables.

7.7 Anexo 2

Anexo 2. Estadística circular descriptiva de los histogramas mostrados en la Figura 43. Incisos correspondientes a cada histograma circular.

a)

Horas	Media angular (θ)	Varianza circular (V)	Concentración de los datos (Longitud de la barra R)
15:00	130.0710	0.1945	0.8055
19:00	251.7645	0.1727	0.8273
23:00	275.1238	0.1036	0.8964
3:00	273.0497	0.0693	0.9307
7:00	261.6426	0.0718	0.9282
11:00	148.6979	0.2627	0.7373

b)

Horas	Media angular (θ)	Varianza circular (V)	Concentración de los datos (Longitud de la barra R)
15:00	36.9216	0.0652	0.9348
19:00	240.2383	0.1768	0.8232
23:00	294.8057	0.0553	0.9447
3:00	270.5774	0.0874	0.9126
7:00	230.6078	0.1153	0.8847
11:00	44.3722	0.0538	0.9462

c)

Horas	Media angular (θ)	Varianza circular (V)	Concentración de los datos (Longitud de la barra R)
15:00	97.8306	0.3230	0.6770
19:00	250.6588	0.0481	0.9519
23:00	316.3618	0.0243	0.9757
3:00	298.9922	0.0310	0.9690
7:00	230.3715	0.0661	0.9339
11:00	102.9444	0.2987	0.7013

d)

Horas	Media angular (θ)	Varianza circular (V)	Concentración de los datos (Longitud de la barra R)
15:00	177.2754	0.0899	0.9101
19:00	269.9065	0.0608	0.9392
6:00	290.9958	0.0882	0.9118
11:00	150.7890	0.2829	0.7171

e)

Horas	Media angular (θ)	Varianza circular (V)	Concentración de los datos (Longitud de la barra R)
15:00	63.7254	0.1742	0.8258
19:00	209.8871	0.0986	0.9014
23:00	287.3264	0.0849	0.9151
3:00	287.8527	0.0638	0.9362
7:00	265.8112	0.0783	0.9217
11:00	102.7808	0.3087	0.6913

f)

Horas	Media angular (θ)	Varianza circular (V)	Concentración de los datos (Longitud de la barra R)
15:00	173.8606	0.1404	0.8596
19:00	256.3069	0.2096	0.7904
23:00	275.9035	0.1344	0.8656
3:00	269.6957	0.1182	0.8818
7:00	265.8866	0.1205	0.8795
11:00	163.0606	0.2185	0.7815

Anexo 2 (Cont.)

g)

Horas	Media angular (θ)	Varianza circular (V)	Concentración de los datos (Longitud de la barra R)
15:00	48.0951	0.0806	0.9194
19:00	186.6772	0.2117	0.7883
23:00	229.9709	0.3533	0.6467
3:00	218.3820	0.3237	0.6763
7:00	192.3891	0.2711	0.7289
11:00	54.8962	0.0500	0.9500

h)

Horas	Media angular (θ)	Varianza circular (V)	Concentración de los datos (Longitud de la barra R)
15:00	93.5841	0.1986	0.8014
19:00	236.1307	0.0918	0.9082
23:00	308.9263	0.0481	0.9519
3:00	293.3525	0.0586	0.9414
7:00	216.9367	0.1005	0.8995
11:00	78.1053	0.1476	0.8524

i)

Horas	Media angular (θ)	Varianza circular (V)	Concentración de los datos (Longitud de la barra R)
15:00	172.2807	0.1296	0.8704
19:00	254.6260	0.1663	0.8337
6:00	277.5042	0.1548	0.8452
11:00	146.7639	0.1521	0.8479

j)

Horas	Media angular (θ)	Varianza circular (V)	Concentración de los datos (Longitud de la barra R)
15:00	105.7697	0.1443	0.8557
19:00	202.9161	0.0820	0.9180
23:00	258.7349	0.1600	0.8400
3:00	271.3991	0.1509	0.8491
7:00	250.3824	0.1730	0.8270
11:00	95.7758	0.2900	0.7100

8 Discusión

8.1 Fenología

Pocos autores han descrito la fenología de la especie *Alvaradoa amorphoides*. Sin embargo, se ha reportado que son árboles deciduos, aunque resulta ser interesante que para ciertas regiones de América Central se haya reportado la persistencia de sus hojas a lo largo del año a pesar de establecerse en ambientes de selva seca.

Para el caso de la selva baja caducifolia de Valle de Vázquez, Morelos, se pudo observar que las hojas de *A. amorphoides* no son persistentes a lo largo del año (Tabla 3), tal como lo reporta Kubitzki (2007) para la familia Picramniaceae; pues pierde sus hojas durante el mes de Junio. Gordon *et al.* (1974), reportan que la especie *A. amorphoides* en Costa Rica pierde sus hojas durante la estación más seca (Marzo-Abril). Sin embargo, en el sitio de estudio, se pudo observar que los individuos de esta especie durante el año 2010, perdieron sus hojas un bimestre después a la temporada de sequía, justo cuando ya se han iniciado las primeras lluvias (Figura 15). Lo anterior, sugiere que los individuos de esta especie pierden sus hojas debido al fuerte estrés hídrico pasado durante la temporada seca de la selva. Esta pérdida tardía de las hojas, puede definirse como un retraso en la

respuesta fenológica de la planta al ambiente, sugiriendo que obtiene agua de algún medio durante la estación seca.

Algunos autores como Borchert (1994), mencionan que la fenología de las especies depende de la interacción de la densidad de la madera y la disponibilidad de agua en el suelo. Otros autores mencionan que la cantidad de parénquima en el tallo es crucial para aumentar el contenido de humedad de la madera (Schulze *et al.* 1988). Sin embargo, Rebollar *et al.* (1996-1997) y Webber (1936), mencionan que el tallo de esta especie carece completamente de parénquima axial, lo que sugiere que los individuos de *A. amorphoides* no son capaces de almacenar agua en sus tallos y por lo tanto se ven obligados a acceder únicamente al agua del suelo más profundo.

Por fortuna, Valle de Vázquez se caracteriza por ser una zona de manantiales (Gobierno del Estado de Morelos, 2005), que muy probablemente sean abastecidos por el escurrimiento de agua proveniente del Eje Neovolcánico Transversal y la Sierra Guerrerense, cantidades importantes de agua aportadas al subsuelo de la selva baja en esta región, permite a *A. amorphoides* llevar a cabo las funciones necesarias durante la temporada de sequía. Sin embargo, esta condición no disminuye del todo el estrés hídrico en esta especie, pues la obliga a una fuerte desecación (i.e Tallo: -3.7 MPa y Hoja: -4.11), y por lo tanto a perder las hojas un bimestre después. Cabe mencionar, que ese importante estrés hídrico es breve a lo

largo del año, pues inmediatamente después inicia la temporada de lluvias (Figura 15).

De acuerdo con Gordon *et al.* (1974), el florecimiento de muchas especies se restringe a una estación climática en particular, y para los sitios de bosque seco sólo se registran dos estaciones: el largo periodo de sequía (de la mitad de noviembre hasta finales de mayo), y el largo periodo de humedad (de finales de mayo hasta mediados de noviembre) (Gordon *et al.*, 1974 y Rzedowski, 1981). Estos mismos autores reportan que los individuos de *A. amorphoides* en Costa Rica florecen durante la mitad del mes de octubre y la mitad del mes de noviembre y fructifican durante los meses Marzo y Abril, justo cuando se caen las hojas. Además menciona que *A. amorphoides* se considera una especie rara, debido a que florece durante el periodo de humedad. Sin embargo, para Valle de Vázquez la floración y la fructificación inician cuando empieza la temporada de sequía (Tabla 3 y Figura 15), salvo que la fructificación permanece hasta el mes de Abril del siguiente año, datos que concuerdan con los registros de CATIE (2000) y con lo publicado por Boshier y Cordero (2010), para las regiones de América Central incluidos algunos resultados en sitios de Costa Rica. Esta estrategia de florecer y fructificar durante la temporada de sequía es importante debido a que asegura frutos maduros y semillas dispersadas para cuando se inicien las primeras lluvias.

Por último, se observó un traslape en el mes de Diciembre entre la floración y la fructificación, lo que probablemente esté indicando una asincronía en la fenología de esta especie (Tabla 3 y Figura 15).

Todas estas variantes en los resultados de la fenología de *A. amorphoides* en las diferentes regiones en las que se distribuye, nos hablan de la plasticidad de la especie para adaptar sus periodos de reproducción y de permanencia de hojas, en respuesta al estrés hídrico. Lo anterior es característico de especies típicas de vegetación secundaria, pues sugiere que su principal papel es el de regenerar los sistemas perturbados y a su vez resistir las adversidades del ambiente y propiciar microclimas favorables para el establecimiento de otras especies.

8.2 Morfología y Anatomía Foliar

Las hojas de *Alvaradoa amorphoides* son compuestas, imparipinnadas y arregladas helicoidalmente sobre el tallo, lo que concuerda con la descripción propuesta por CATIE (2000) y Kubitzki (2007). Bidwell (1979) ha reportado que la reducción del tamaño de la hoja, tal como ocurre en las hojas compuestas, limita la pérdida de agua por evapotranspiración en condiciones xerofíticas, ya que reduce la superficie expuesta a la radiación solar.

El arreglo broquidódromo festonado de las nervaduras de *A. amorphoides* tiene un particular ajuste con el parénquima esponjoso, puesto que crean un perfecto ensamble para formar circuitos que cubren toda la superficie foliar. Lo anterior sugiere que las hojas de esta especie tienen una buena irrigación hídrica a lo largo y ancho del folíolo y, como resultado de esto, el efectivo enfriamiento de las hojas. *A. amorphoides* presenta abundantes vénulas libres simples y/o bifurcadas que, de acuerdo con Luckow (2002), tienen la función de almacenar y distribuir agua, contribuyendo también a la regulación de la temperatura del folíolo. Además, la misma autora menciona que existe una tendencia a incrementar la especialización de idioblastos y del número de esclereidas conforme se incrementa la aridez en el ambiente.

A. amorphoides, presentó modificaciones tanto en la estructura externa de sus folíolos como en la estructura interna.

Dentro de las modificaciones externas, se encuentran las células epidérmicas modificadas en papilas. Fahn (1986), argumentó que esta modificación de las células epidérmicas se presenta en hojas de plantas xerófitas y podrían estar funcionando como superficies que refractan el exceso de luz, contribuyendo a la regulación de la temperatura en las hojas. Cabe destacar que esta modificación se presentó en ambas superficies foliares, posiblemente porque la especie presenta movimientos foliares en los que se logran exponer ambas caras a los rayos solares durante el día,

por lo que se requieren de superficies refractoras tanto en la cara adaxial como en la abaxial. Algunos otros autores como Ely & Torres (2003), sugieren que la epidermis papilosa asegura el efectivo aprovechamiento de la luz absorbida. Sin embargo, cabe mencionar que las papilas asociadas a los pelos en *A. amorphoides*, presentan depósitos polifenólicos que sugieren la función de evitar el exceso de radiación solar en el interior de la lámina, permitiendo así una regulación en la absorción de luz, ya que generalmente dichos compuestos se sintetizan en la planta a causas del estrés hídrico, luminoso o de algún otro factor que provoque tensión en la planta.

Las características de los complejos estomáticos de ser anomocíticos, hundidos y confinados a la superficie abaxial, coinciden con lo reportado por Watson & Dallwitz (1992) y Kubitzki (2007) para la familia Picramniaceae. Bidwell (1979) y Roth (1966), mencionan que tener los estomas hundidos en cámaras, sugiere una adaptación para retener la humedad cerca de los estomas y de esta manera disminuir la transpiración. Además, Eames & MacDaniels (1947) y Taiz & Zeiger (2006), argumentan que la cámara pre-estomática provee protección a la región del poro estomático. Cabe destacar que en *A. amorphoides*, las células que forman la cámara pre-estomática no contienen compuestos polifenólicos, por lo que ofrecen protección al estoma reflejando el exceso de luz cuando la superficie abaxial se encuentra expuesta a la intensa radiación solar debido al plegamiento foliar.

Las hojas de *A. amorphoides* se encuentran cubiertas por abundantes pelos uniseriados que, de acuerdo con Ely & Torres (2003) y Fahn (1986), aportan protección a las hojas ante la intensa radiación, la excesiva temperatura y la escasez hídrica en el ambiente, permitiendo un incremento de la capa límite, al disminuir el movimiento del aire en la superficie del folíolo para crear zonas en donde el vapor de agua se concentra, y así evitar el libre escape del agua a la atmósfera y facilitando la difusión hacia el interior del folíolo, para reducir las tasas de transpiración.

Las hojas bifaciadas de *A. amorphoides*, presentaron una distribución del parénquima desigual a lo largo del folíolo, puesto que el parénquima empalizada se encontró mayormente en la parte media del folíolo (Tabla 5), lo que sugiere que en esta región se lleva a cabo la mayor actividad fotosintética ya que, según Esau (1972), se expone una mayor superficie para la fotosíntesis; mientras que el porcentaje del parénquima esponjoso fue mayor en el ápice del folíolo, fomentando un mayor intercambio gaseoso en esa región al presentar un mayor espacio intercelular (Tabla 5).

El peciólulo, responsable del movimiento foliar en esta especie, presentó de dos a tres estratos de colénquima con depósitos de origen polifenólico en sus cavidades que, de acuerdo con Ferrarotto y Jáuregui (2008), la abundancia de estos compuestos es característico de las células motoras en los pulvínulos y aunque no es claro, se cree que intervienen en el almacenamiento y liberación de iones. *A.*

amorphoides carece completamente de pulvínulo, pues el movimiento foliar no se da en el pecíolo; sin embargo, las células del parénquima presentes en el peciólulo son las responsables de dicho movimiento; por lo que en este sentido, los compuestos polifenólicos localizados en el colénquima además del posible almacenamiento de iones, sugieren protección al parénquima motor ante la excesiva radiación solar a la que se encuentra expuesto.

El pecíolo, como se mencionó anteriormente carece de movimiento, ya que se presentan pocos estratos de parénquima y una ancha banda de fibras alrededor del anillo vascular, que lo hacen una estructura rígida. Según Luckow (2002), el incremento de las proporciones de esclerénquima (fibras corticales) alrededor del cilindro vascular, se considera una respuesta a las condiciones xéricas. Además, se presentó una médula de dimensiones importantes que quizá funcione como reservorio de agua y la dirija a las células responsables del movimiento foliar en el peciólulo.

En las hojas de esta especie abundan los cristales de oxalato de calcio. Finley (1999), ha sugerido que los cristales son un mecanismo de defensa contra la herbivoría. Además de lo anterior, en *A. amorphoides* esta condición sugiere un incremento de la resistencia mecánica de las hojas a fracturas producidas por las ráfagas de viento, y en el caso del peciólulo, la presencia de estos cristales sugiere

un incremento de la resistencia al agotamiento ocasionado por el movimiento foliar que esta especie presenta durante el día y la noche.

Asimismo, Ely & Torres (2003) y Zindler-Frank (1987), señalan que los cristales pueden ser reabsorbidos bajo condiciones de deficiencia de calcio. Por ello en *A. amorphoides*, esta abundancia de drusas también podría sugerir un recurso que al reabsorberse ayude a cambiar la osmolaridad de las células del parénquima de los peciólulos para llevar a cabo el movimiento foliar a lo largo del día. Sin embargo, esto no ha sido demostrado.

Esas características como movimientos foliares, hojas compuestas, nervaduras con arreglo broquidódromo festonado, epidermis papilosa, abundantes compuestos polifenólicos, estomas hundidos en cámaras pre-estomáticas, superficies foliares ampliamente pubescentes y cuantiosos cristales de oxalato de calcio depositados en el pecíolo, peciólulo y a lo largo de la vena media del folíolo, son características que según Bidwell (1979) y Santos Díaz & Ochoa Alejo (1990), reducen la pérdida de agua en plantas xerófitas y le permiten a la especie sobre llevar las adversidades de ambientes secos. Además, de que nos dan idea de las estrategias fotosintéticas y de resistencia a la desecación que las hojas de *A. amorphoides* presentan ante claros períodos de sequía en esta selva baja caducifolia.

8.3 Características Hidráulicas Foliare

Las características hidráulicas de *Alvaradoa amorphoides* mostraron una clara correspondencia inversa entre la dinámica total anual del F y la dinámica total anual del Ψ_h (Figura 24, Figura 35 y Tabla 13), pues se observa como a Ψ_h más negativos, el F será mayor durante la temporada de sequía (Abril); ya que si se comparan las demandas hídricas atmosféricas de la temporada húmeda y la seca, se tiene que en sequía las demandas son mayores y por tanto tensiona más el agua ($HR_{Abr.} = 29.861\%$; $HR_{Ago.} = 77.929\%$). Sin embargo, el comportamiento del F y el Ψ_h en temporada de humedad (Agosto), el Ψ_h es menos negativo y por lo tanto el F es relativamente menor.

En la Figura 25, se observa que durante el mes de Abril, los F no presentaron diferencias significativas y tampoco se observa una fuerte tendencia a que uno sea mayor que otro como en el resto del año, esto debido a que durante ese mes el resto de los elementos arbóreos que conforman la selva seca se encontraban en su periodo de caducidad foliar y no había sombra. Evidentemente, ambos flujos del mes Abril son iguales al flujo de la condición sol en Febrero, demostrando para este caso que el movimiento foliar de esta especie mantiene un flujo similar durante toda la temporada más seca en la condición de sol.

También se observa que las plantas expuestas al sol claramente evaporan más que las plantas expuestas a la sombra durante el mes de Febrero (i.e., temporada de sequía). Sin embargo, durante la temporada húmeda se invierten las estrategias, pues las plantas expuestas al sol tienden a presentar una menor evaporación que las plantas expuestas a la sombra (Figura 25). Esto pareciera insólito, pero cabe mencionar que los ángulos de los individuos expuestos a la sombra durante la temporada húmeda, son excesivamente más abiertos que los ángulos de la condición sol (Figura 42 y Tabla 16), lo que sugiere que a pesar de encontrarse bajo la sombra de árboles aledaños o bien de su propio dosel, no disminuirá su evaporación mientras no pliegue sus folíolos; sin embargo, los potenciales hídricos del suelo y de las hojas no muestran un fuerte estrés sobre esas plantas, pues disponen de agua “suficiente” para abastecer sus necesidades hídricas (Figura 36 y Figura 39). Lo anterior demuestra que el plegamiento foliar es una estrategia efectiva para evitar la excesiva pérdida de agua en *A. amorphoides*.

La dinámica de la K_h , K_s y K_L se comportó de la misma manera que la dinámica del *F*. Sobrado (1997), menciona que las grandes K_L representan una considerable inversión de la planta en su estructura vascular que le permite abastecer de agua a las hojas cuando el agua se encuentra disponible. Además, Tyree *et al.* (1991), mencionan que los valores altos de K_L son necesarios para prevenir el excesivo estrés hídrico en los tallos, ya que es aquí en donde se presentan los embolismos. Lo anterior podría explicar los altos valores de K_L presentes durante la temporada de

sequía en la selva baja caducifolia de Valle de Vázquez (Figura 31), que además se ven reflejados en el CH de las hojas en la temporada de sequía, pues es similar al CH de las hojas en la época de lluvias. Evidentemente, la especie en este sitio de estudio le apuesta todo al agua que puede obtener del suelo más profundo, el cual durante esta temporada presenta los potenciales hídricos menos negativos (Figura 40; Marzo-Abril), debido al probable aporte de agua de las cadenas montañosas que rodean a la región de Valle de Vázquez. Esto último, también da razón del por qué se registró gran cantidad de VF durante este periodo, mientras que el resto del año se mantuvo constante su número.

8.4 *Movimiento Foliar*

El fenómeno de movimiento foliar de *Alvaradoa amorphoides*, presentó tres eventos principales (Figura 41). Sin embargo, según McMillen & McClendon (1979), los movimientos foliares como los que presenta esta especie son tratados como excepciones, y que la razón de esta excepción probablemente esté dada por la excesiva insolación sobre dicho órgano vegetal. Dichos autores mencionan que la orientación preferencial de las hojas, con respecto a la luz, es perpendicular a la fuerte iluminación; como es el caso de los movimientos foliares de *Crotalaria juncea* (Ferrarotto y Jáuregui, 2008), los cuáles permanecen en posición horizontal durante el día, y por la noche en posición vertical exhibiendo su superficie abaxial.

En la Figura 42, se observa claramente que existen diferencias entre los ángulos de las hojas expuestas al sol con respecto a los ángulos de las hojas expuestas a la sombra. Sin embargo, estas diferencias no se hicieron evidentes en Abril. Lo anterior, se debió a que durante este período las especies que rodean a los individuos de *A. amorphoides* se encontraban en su periodo de caducidad foliar y por lo tanto no existía sombra sobre los individuos.

Los patrones observados en las Figura 43, demuestran que las hojas de *A. amorphoides*, presentan movimiento foliar no únicamente en las horas de luz, si no también en las horas de oscuridad, pues la distribución y orientación de los ángulos son diferentes a lo largo de 24 horas, exceptuando las 15:00 horas y las 11:00 horas, ya que en estos horarios los rayos solares se encontraban directamente sobre las hojas y la respuesta de estas fue similar (Tabla 18 y Tabla 19).

La distribución y dirección del movimiento foliar a las 15:00 horas y a las 11:00 horas fue diferente a lo largo del año (Figura 44a y 44f), presentándose los ángulos más cerrados en los mese Abril y Diciembre. Si se observa la Figura 5, son los periodos con menos precipitación y por ende con menor humedad relativa ($HR_{Abr} = 29.86\%$; $HR_{Dic} = 56.93\%$) y para Abril, además de lo anterior se suma una mayor insolación al tener el máximo de temperatura y por tanto un mayor estrés hídrico (Figura 35). Además, existe una clara relación de los ángulos foliares con el CH y con el Ψ_{hojas} (Tabla 22). Esto demuestra que el ángulo foliar en esta especie está

muy relacionado con evitar en lo más posible la pérdida de agua, especialmente durante los meses de mayor estrés hídrico para la planta, pues en condiciones de sol el CH es menor, los Ψ_{hojas} son más negativos y como consecuencia el ángulo de apertura foliar es menor; mientras que en condiciones de sombra el CH será mayor, los Ψ_{hojas} serán menos negativos y por lo tanto los ángulos de apertura foliar serán mayores.

Anatómicamente, el movimiento foliar se registró como cambios en la forma de las células del parénquima y aunque esta especie carece de pulvínulo en el pecíolo para dar el movimiento foliar, es capaz de permitir dicho fenómeno a partir de sus peciólulos.

Se pudo observar que el motor del movimiento foliar se da justo en la región distal a la lámina del peciólulo pues es aquí en donde se observa una correspondencia entre las superficies adaxial y abaxial del peciólulo. Lo anterior es mecánicamente coherente, pues el movimiento incluye desde el peciólulo y no únicamente a la lámina.

Finalmente, cabe destacar que el movimiento foliar en esta especie es una estrategia que le ayuda a disminuir considerablemente la incidencia de luz por unidad de área foliar, permitiéndole así retrasar la pérdida excesiva de agua y a su vez regular la temperatura de la hoja, lo que concuerda con los estudios realizados por

McMillen & McClendon (1979), Ezcurra *et al.* (1992), Valverde *et al.* (1993), Smith *et al.* (1998) y Ely & Torres (2003).

9 Conclusión

Las características analizadas que presenta esta especie:

- Plasticidad para adaptar sus periodos de reproducción y de permanencia de hojas en respuesta al estrés hídrico;
- Hojas compuestas, nervaduras con arreglo broquidódromo festonado, epidermis papilosa, abundantes compuestos polifenólicos, estomas hundidos en cámaras pre-estomáticas, superficies foliares ampliamente pubescentes, cuantiosos cristales de oxalato de calcio depositados en el pecíolo, peciólulo y a lo largo de la vena media;
- Altos valores de K_L y VF y valores muy negativos de Ψ_{Hoja} durante la temporada de sequía y;
- Movimientos foliares dependientes del CH y del Ψ_{Hoja} que le permiten retrasar la pérdida excesiva de agua cuando se encuentra expuesta a los rayos directos del sol;

son características que según Bidwell (1979) y Santos Díaz & Ochoa Alejo (1990) reducen la pérdida de agua en plantas xerófitas y le permiten a la especie sobrellevar las adversidades del ambiente de la selva baja caducifolia del estado de Morelos, además de que nos dan idea de las estrategias fotosintéticas y de resistencia a la desecación que las hojas de *Alvaradoa amorphoides* presentan ante claros períodos de sequía y humedad, ya que esta especie al ser típica de la vegetación secundaria y por tanto pionera en la sucesión para la regeneración de la comunidad vegetal, requiere de características que le permitan desarrollarse y establecerse en ambientes en donde los factores físicos son más extremos aunado a la perturbación.

10 Perspectivas

- Realizar un estudio fenológico mensual que abarque un periodo mayor a dos años, para definir claramente la posible asincronía fenológica de la especie.
- Determinar si las células epidérmicas modificadas en papilas de los folíolos de esta especie intervienen con algún movimiento para evitar la pérdida excesiva de agua.
- Construir la curva de vulnerabilidad a nivel de pecíolos.
- Ampliar el estudio de los ángulos foliares y su dependencia con el potencial hídrico del suelo y;
- Estudiar el mecanismo de cambio de forma de las células del parénquima del peciólulo que dan lugar al movimiento foliar.

11 Bibliografía

Anónimo. 1954. Munsell color charts for Plant Tissues. Munsell, Baltimore, Maryland.
17 pp.

Ash, A., B. Ellis, L. J. Hickey, K. Johnson, P. Wilf y S. Wing. 1999. Manual of Leaf Architecture. Morfological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Leaf Architecture Working Group.
65 p.

Bidwell, R. G. S. 1979. Plant Physiology. 2a ed. Macmillan Publishing Co., Inc. New York. 726 pp.

Borchert, R. 1994. Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology* 75 (5): 1437-1449.

CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, CR). 2000. Manejo de semillas de 75 especies forestales de América Latina. Volumen II. Serie Técnica, Nota técnica No. 133. Cartago, CR, CATIE. p. 65-66.

- Ceccon, E. y P. Hernández. 2009. Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Revista Biología Tropical* 57 (1-2): 257-269.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York, USA. 1262 pp.
- Dilcher, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperms leaf remains. *Bot Rev.* 40: 1-157.
- Eames, A. J. & L. H. MacDaniels. 1947. An Introduction to Plant Anatomy. 2a ed. Ed. McGraw-Hill Book Company, INC. New York, EUA. p. 380-396.
- Ely, F. & F. Torres. 2003. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeni* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plant* 3 (2): 101-115.
- Esau, K. 1972. Anatomía vegetal. Omega. Barcelona. 779 pp.

- Ezcurra, E., S. Arizaga, P. L. Valverde, C. Mourelle y A. Flores-Martínez. 1992. Foliole movement and canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov. in Mexican deserts. *Oecologia* 92: 83-89.
- Fahn, A. 1978. Anatomía Vegetal. Ed. H. Blume Ediciones. Madrid, España. p. 258-309.
- Fahn, A. 1986. Structural and Functional Properties of Trichomes of Xeromorphic Leaves. *Annals of Botany* 57: 631-637.
- Fernando, E.S., P.A. Gadek y C. J. Quinn. 1995. Simaroubaceae, an artificial construc: evidence from *rbcL* sequence variation. *American Journal of Botany* 82(1): 92-103.
- Fernando, E. S. & C. J. Quinn. 1995. Picramniaceae, a new family, and a recircumscription of Simaroubaceae. *Taxon* 44 (2):177-181.
- Ferrarotto, M. y D. Jáuregui. 2008. Relación entre aspectos anatómicos del pecíolo de *Crotalaria juncea* L. (Fabacea) y el movimiento nástico foliar. *Polibotánica* 26: 127-136.

Finley, D. S. 1999. Patterns of calcium oxalate crystals in young tropical leaves: a possible role as anti-herbivory defence. *Revisita de Biología* 47: 27-31.

Flores-Cruz, M., D. H. Santana-Lira, S. Koch y R. Grether. 2004. Taxonomic significance of leaflet anatomy in *Mimosa* series *Quadrivalves* (Leguminosae, Mimosoideae). *Systematic Botany*. 29(4): 892-902.

Foster, A. S. & E. M. Gifford. 1974. Comparative morphology of vascular plants. Freeman & Co. San Francisco, EUA. p. 27-33.

García, E. 1964. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Ed. Offset Larios. México. s/p.

Gobierno del Estado de Morelos. 2005. Enciclopedia de los Municipios de México. Estado de Morelos. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/morelos/medi.htm>

Gordon, W. F., H. G. Baker y P. A. Opler. 1974. Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical Wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62 (3): 881-919.

Graham, A. 1976. Studies in Neotropical Paleobotany. II. The Miocene Communities of Veracruz, Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63 (4): 787-842.

Hargrave, K. R., K. J. Kolb., F. W. Ewers y D. Davis. 1994. Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Green (Labiata). *New Phytologist* 126: 695-705.

Hickey, L. J. 1974. Arquitectura de las hojas dicotiledóneas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 16:1–26.

Hintze, J. 2009. NCSS. NCSS, LLC. Kaysville, Utah. Copyright © All Rights Reserved. www.ncss.com

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2007. Carta Edafológica Jojutla de Juárez. E-14-A-69, escala 1:50 000 Km. INEGI, México.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2011. Fisiografía de Morelos. <http://mapserver.inegi.org.mx/geografia/espanol/estados/mor/fisio.cfm?c=444&e=02>

IUSS Grupo de Trabajo WRB. 2007. Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. 1ª actualización. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos No. 103. FAO. Roma. 130 pp.

Kovach Computing Services. ORIANA Version 3.21. Copyright © 1994-2010.

Kubitzki, K. 2007. Picramniaceae. Picramniaceae (Engl.) Fernando & Quinn, Taxon 44:177 (1995) in The Families and Genera of Vascular. Springer Berlin Heidelberg. Volume 9. p 301-303

Leithold, L. 2009. El cálculo. 7a ed. Oxford University Press. New York. 1383 pp.

Luckow, M. 2002. Anatomical Features of the Leaves in the *Dichrostachys* Group (Leguminosae: Mimosoideae) and their Utility for Phylogenetic Studies. Systematic Botany 27 (1): 29-40.

McMillen, G. G. y J. H. McCledon. 1979. Leaf Angle: An adaptative feature af sun and shade leaves. Botanical Gazette 140 (4): 437-442.

Maherali, H., W. T. Pockman y R. B. Jackson. 2004. Adaptative variation in the vulnerability of wood plants to xylem cavitation. Ecology 85 (8): 2184-2199.

Boshier, D. y J. Cordero. 2010. Manual de Árboles de Centroamérica. Última actualización: sábado, 26 de septiembre del 2010.

<http://www.arbolesdecentroamerica.info/cms/index.php>

Martínez, M. 1994. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México. 1247 pp.

Monroy-Ortiz, C y P. Castillo-España. 2007. Plantas medicinales utilizadas en el estado de Morelos. Universidad del Estado de Morelos y CONABIO. México. 293-294 pp.

Osborne, C. P., W. G Chaloner & D. J. Beerling. 2004. Falling atmospheric CO₂ – the key to megaphyll leaf origins. *In*: Hemsley, A. R. & I. Poole. p. 197-215. The Evolution of Plant Physiology from Whole Plants to Ecosystems. Published for the Linnean Society of London by Elsevier Academic Press. Number 21.

Pallardy, S. G. 2008. Physiology of Wood Plants. 3a Ed. Academic Press is an imprint of Elsevier. USA. 288-294.

Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la indentificación de las principales especies. 3a ed. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica. México. D. F. p. 40-47.

- Quintanar-Isaías, P. A. 2009. Efecto de la inducción de tálides por cavitación en la arquitectura hidráulica del cocuite, *Gliricidia sepium* (Fabaceae). Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma Metropolitana. 146 pp.
- Quintanar-Isaías, A., G. Ángeles y J. A. Zavala-Hurtado. 2009. Anatomía, índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. *Madera y Bosques* 15 (2): 71-91.
- Raven, J. A. 2002. Selection pressures on stomatal evolution. *Tansley Review* no. 131. *New Phytologist* 153: 371-386
- Rebollar-Domínguez Silvia, C. De la Paz Pérez-Olvera y P. A. Quintanar-Isaías. 1996-1997. Anatomía de la madera de ocho especies de la selva mediana subperennifolia de Quintana Roo, México. *Revista Biología Tropical* 44(3)/45(1): 66-77
- Roth, I. 1966. Anatomía de las plantas superiores. Universidad central de Venezuela, ediciones de la biblioteca. Caracas. p. 245-249 y 264-270.
- Ruzin, S. E., 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press. New York. 322 pp.

- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Ed. Limusa, México. p. 189-203.
- Riley, L. A. M. 1923. Contributions to the Flora of Sinaloa: II. Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Gardens, Kew) 1923 (4): 163-175.
- Salas-Morales, S. H., A. Saynes-Vásquez y L. Schibli. 2003. Flora de la Costa de Oaxaca, México: Lista Florística de la región de Zimatán. Boletín de la Sociedad Botánica de México 72: 21-58.
- Santos Díaz, M. S y N. Ochoa Alejo. 1990. Adaptación de las plantas al déficit hídrico. Ciencia. 41: 333-344.
- SAS Institute Inc., JMP ® 7.0. Copyright © 2007. All rights reserved.
- Schulze, E. D., H. A. Mooney, S. H. Bullock & A. Mendoza. 1988. Water contents of wood of tropical deciduous forests during the dry season. Boletín de la Sociedad Botánica de México 48: 113-118.
- Smith, W. S., D. T. Bell y K. A. Shepherd. 1998. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australia communities. American Journal of Botany 85 (1): 56-63.

- Sobrado, M. A. 1997. Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Oecológica* 18 (4): 383-391.
- Soltis, D.E., P.S. Soltis, P.K. Endress y M.W.Chase. 2005. *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA. 370 pp.
- Sperry, J. S., J. R. Donnelly & M. T. Tyree. 1998. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11: 35-40.
- StataCorp. 2001. *Stata Statistical Software: Release 7.0* College Station, TX: Stata Corporation.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. 4a ed. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. 764 pp.
- Takhtajan, A. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press. New York, USA. 643 pp.
- Tyree, M. T., D. A. Snyderman, T. R. Wilmot, J-L. Machado. 1991. *Water Relations and Hydraulic Architecture of a Tropical Tree (Schefflera morototoni) Data*,

- Models, and a Comparison with Two Temperate Species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiology* 96 (4): 1105-1113.
- Tyree, M. T., S. Yang, P. Cruiziat y B. Sinclair. 1994. Novel Methods of Measuring Hydraulic Conductivity of Tree Root Systems and Interpretation Using AMAIZED a Maize-Root Dynamic Model for Water and Solute Transport. *Plant Physiology* 104 (1): 189-199.
- Tyree, M. T. y F. W. Ewers. 1996. Hydraulic Architecture of Woody Tropical Plants. *In: Mulkey, S. M., R. L. Chazdon y A. P. Smith. p. 217-243. Tropical Forest Plant Ecophysiology. Chapman and Hall. New York.*
- Vales, M. A. y C. Martínez. 1983. Contribución al estudio anatómico del xilema de la familia Simarubaceae en Cuba, I. *Acta Botánica Hungarica*, 29 (1-4): 231-240.
- Valverde, P. L., S. Arizaga y E. Ezcurra. 1993. Movimiento foliar en *Larrea tridentata* (Sesse & Moc. Ex DC.) Cov. en relación con la sequía y a edad de la hoja. *Acta Botánica Mexicana*. 21: 15-21.
- Wallace, L. L., P. Timpano y P. During. 1987. Leaf Folding in *Mimosa pudica* (Fabaceae); a Nutrient Conservation Mechanism?. *American Journal of Botany* 74(1): 132-135.

Watson, L. y M. J. Dallwitz. 1992. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification and information retrieval. Version: 30th April 2009.
<http://delta-intkey.com>

Webber, I. E. 1936. Systematic Anatomy of the Woods of the Simarubaceae. American Journal of Botany 23 (9): 577-587.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. 2a ed. Prentice Hall. New Jersey. 718 pp.

Zindler-Frank, E. 1987. Calcium oxalate crystals in legumes. *In* Advances in legume systematics. Part 3. Ed C. H. Stirton. Kew: Royal Botanic Gardens. p. 279-316.