



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

CAMPUS IZTACALA

ANÁLISIS COMPARATIVO DE ALGUNOS CARACTERES
FOLIARES DEL MATORRAL ESCLERÓFILO PERENNIFOLIO
(MEXICAL) DEL VALLE DE TEHUACÁN, EDO. DE PUEBLA.

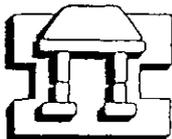
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

GUILLERMO SANCHEZ DE LA VEGA



IZTACALA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, MÉXICO.

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A MIS PADRES:

RAMÓN SÁNCHEZ SÁNCHEZ
ROSARIO DE LA VEGA OCHOA
A QUIENES TODO DEBO,
CON ADMIRACIÓN Y RESPETO

A MIS HERMANOS:

DAVID, WENCESLAO Y JOSE RAMÓN
(S.U.C.)

A AMIGOS DE HOY Y DE SIEMPRE

AGRADECIMIENTOS

A mis directores de tesis: Dr. Alfonso Valiente Banuet por su orientación, amistad y apoyo incondicional para poder terminar este trabajo, además de haberme "adoptado" con todo y tesis sin ningún problema. Al Dr. Miguel Verdú del Campo por sus consejos y su paciencia cuando iniciamos esta tesis y su apoyo total sin importar la distancia.

Al Dr. Rafael Lira Saade por su apoyo incondicional, sus consejos y su amistad, además haber revisado de esta tesis. Al Dr. Jorge Sarquís, por la revisión de esta tesis y por facilitarme información y el equipo de medición de áreas foliares. Al Biol. Francisco López Galindo por la revisión de esta tesis y su apoyo con los análisis de suelo. Al Biol. Gerardo Ortiz Montiel por la revisión de esta tesis.

Al M. En C. César Flores y al Biol. Luis Barbo Hernández del Laboratorio de Biogeoquímica de la UBIPRO por su total apoyo en las mediciones de Nitrógeno foliar en el espectrofotómetro de Infrarrojos y por facilitarme información sobre estas técnicas. Así como a la Biol. Margarita Moreno por su apoyo y paciencia en la realización de la técnica de Microkjeldhal. Al M. En C. Guillermo Horta Puga y a la Biol. Guadalupe Barba del Laboratorio de Biogeoquímica de la UBIPRO por su total apoyo en las mediciones de Calcio foliar en el espectrofotómetro de absorción atómica.

Al Biol. Gumersindo H. de la Cruz de la Unidad de morfofisiología, por facilitarme el equipo para medir área foliar. Al Biol. Noé Flores Hernández por la realización del análisis estadístico, por facilitarme información y diapositivas sobre el Mexical, así como por sus comentarios sobre este trabajo.

A Oswaldo Oliveros, Carlos Morín, Martín Paredes por apoyarme en el campo, en especial a Claudia Fabián por su apoyo durante las colectas de material y los análisis de Nitrógeno entre muchas otras cosas y a Marisol Juárez por su ayuda con las densidades estomáticas.

De Manera muy especial a la Biol. Edith López Villafranco por su amistad, afecto y sobre todo paciencia durante mi formación como botánico, por hacerme pasar más tiempo en el Herbario que en las canchas. Gracias por todo Edith, estoy en deuda contigo.

Al personal de la UBIPRO y en especial a los Dr. Julio Lemos y al Dr. Aurelio Ramírez del Laboratorio de Ecología y a Susana Gama del Laboratorio de Recursos Naturales, por su apoyo y sus consejos durante mi estancia en dicha unidad.

A mis amigos y compañeros durante la carrera por su apoyo en diferentes momentos: Marisol, Eduardo, Oswaldo, Luis, Edgar, Alma Delia, Rocío López, América, Vicente, Leticia Velásquez, Iván Rocha, Moisés, Manolo, Carlos Morín, Claudia Fabián, Martín, Juan Carlos Delabra, Alma Lilia, Marcos, Verónica Hernández, Teresa Infante, Xavier, Olga, Yadira, Sandra, Angélica Doroteo.....perdón por si me olvide de alguien.

INDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
OBJETIVOS	8
1 MATERIALES Y MÉTODOS	
Área de estudio.....	8
Colecta de material.....	9
Análisis morfológico.....	9
Análisis mineral.....	10
Análisis de Calcio.....	10
Análisis de Nitrógeno.....	12
Análisis de suelo.....	12
Comparación del Mexical con la vegetación Mediterránea.....	13
2 RESULTADOS	
Análisis morfológico.....	14
Análisis mineral.....	15
Comparación del Mexical con la vegetación Mediterránea.....	17
3 DISCUSIÓN	22
CONCLUSIÓN	25
LITERATURA CITADA	26
APÉNDICE	32

RESUMEN

El termino de Matorral Esclerófilo Perennifolio se refiere a una vegetación que se caracteriza por presentar arbustos de bajo porte con hojas perennes y esclerófilas, que se distribuye en 5 zonas del mundo recibiendo diferentes nombres de acuerdo al lugar donde se distribuye: Chaparral en California, Fynbos en Sudáfrica, Maquia en la cuenca Mediterránea, Malle en el sur y suroeste de Australia y Matorral en Chile, ubicadas entre los 30^o y 40^o de Latitud Norte y Sur. Estas regiones comparten la particularidad de un clima tipo mediterráneo caracterizado por presentar lluvias en invierno, con precipitaciones generalmente menores de 700 mm al año y con veranos secos. En esta vegetación, la frecuencia de fuegos en la mayor parte de estas regiones, junto con el clima mediterráneo han sido consideradas como las presiones de selección para explicar la convergencia de la esclerofilia y la perennifoleidad, entre otros atributos. La existencia de una vegetación similar denominada Mexical en climas no mediterráneos en México que muestra una gran similitud estructural y de composición entre otras características, parece sustentar la hipótesis de un origen histórico con la vegetación mediterránea.

Estas observaciones han conducido a realizar estudios acerca de la importancia de la disponibilidad de nutrientes como factor selectivo en la evolución de las hojas esclerófilas, sugiriendo que existen algunas características foliares exclusivas de la vegetación esclerófila perennifolia de tipo mediterráneo que supuestamente permiten diferenciarla de la vegetación esclerófila perennifolia que se presente en climas no mediterráneos.

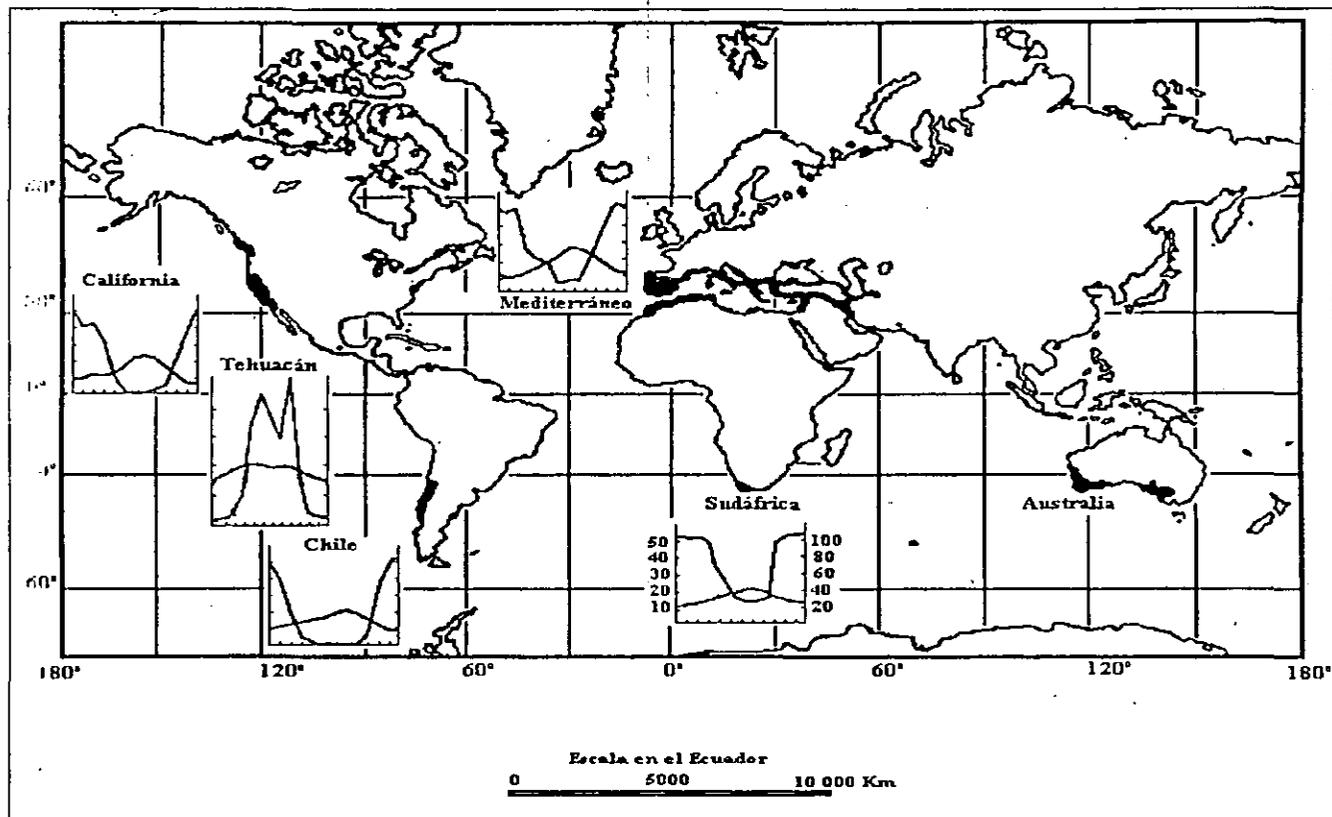
En el presente trabajo se realizó un análisis de características foliares como área foliar, densidad estomática, concentraciones de nitrógeno y calcio foliar así como concentración de nutrientes en suelo tales como nitrógeno y Calcio en los suelos de la vegetación esclerófila perennifolia del Mexical del Valle de Tehuacán, con el objeto de comparar las mismas características con las que se presentan en la vegetación mediterránea. Los resultados que se obtuvieron de las características foliares del Mexical del Valle de Tehuacán, indican que no existen diferencias significativas con la vegetación mediterránea en lo que respecta a la densidad estomática, el área foliar y las concentraciones de calcio foliar y el que se encuentra disponible en suelo. La única diferencia notable fue la elevada concentración de nitrógeno foliar, así como la disponibilidad de nitrógeno en el suelo del Mexical resultó igualmente elevada, muy por encima de los valores de la vegetación mediterránea. Estos resultados indican que los patrones foliares considerados diagnósticos de las comunidades esclerófilas mediterráneas se presentan en climas no mediterráneos. De acuerdo a las similitudes de las características foliares de las diferentes especies estudiadas, es posible afirmar que la vegetación esclerófila perennifolia del Mexical del Valle de Tehuacán no difiere de la que caracteriza los climas mediterráneos. Este estudio constituye un argumento más de apoyo para explicar el origen común de estos tipos de vegetación lo cuál sugiere la necesidad de replantear a la teoría de convergencia evolutiva basada en el clima como único factor determinante de este tipo de vegetación y de sus características fisiológicas y morfológicas.

INTRODUCCION

La denominación de Matorral Esclerófilo Perennifolio se refiere a una vegetación arbustiva que se distribuye en 5 zonas del mundo ubicadas entre los 30^o y 40^o de Latitud Norte y Sur (Di Castri, 1981). Estas áreas del mundo comparten la particularidad de un clima tipo mediterráneo caracterizado por presentar lluvias en invierno, con una precipitación media anual que fluctúa entre los 275 y los 900 mm, siendo por lo general menor a los 700 mm anuales, y con veranos secos (Pignatti y Pignatti, 1985). El lapso de sequía oscila entre 6-7 meses, durante los cuales predominan altos niveles de radiación solar (Cuadro 1) (Aschmann, 1973; Miller, 1983; Davis y Richardson, 1995). La vegetación en las cinco zonas (Figura 1) recibe diferentes nombres como "Chaparral" en el noroeste de México y en California, "Fynbos" en Sudáfrica, "Maquia" en la cuenca Mediterránea, "Malle" en el sur y suroeste de Australia y el "Matorral" en Chile (Cody y Mooney, 1978; Di Castri, 1981; Groves, 1983; Davis y Richardson, 1995). Estas comunidades se encuentran en una posición transicional entre las zonas templado-frías y las seco-tropicales, ocupando tan solo el 5% de la superficie de la tierra y alberga a casi el 20% de la flora vascular conocida (Cowling *et al.*, 1996). En todos los casos la vegetación se caracteriza por estar dominada por arbustos de bajo porte con hojas perennes y esclerófilas (Navch, 1967; Specht, 1969; Cody y Mooney, 1978; Di Castri, 1981), siendo frecuente la ocurrencia de fuegos (excepto en Chile), por lo que la presencia de estas perturbaciones, junto con el clima mediterráneo, han sido considerados como las presiones de selección que explican la convergencia en diferentes atributos de la vegetación como son la esclerofilia, la perennifoleidad, la capacidad de rebrotamiento de muchas especies, además de una fenología característica (Mooney y Parsons, 1974; Arroyo, 1990).

Las plantas en el matorral esclerófilo perennifolio habitan un ambiente con restricciones de humedad y alta incidencia solar (Ehleringer y Comstock, 1989), por lo cual presentan características fisiológicas y morfológicas que parecen responder a dichas condiciones; como son la reducción del área fotosintética y la modificación del ángulo de las hojas (Kummerov, 1973; Grubb, 1986; Ehleringer y Comstock, 1989; Turner, 1994b; Flores-Hernández, 1996; Ceccon *et al.*, 1997). La notoria similitud de la estructura y la

FIGURA 1. UBICACIÓN DE LAS REGIONES CON CLIMA MEDITERRÁNEO, SE INCLUYE EL MEXICAL DEL VALLE DE TEHUACÁN (TOMADO DE FLORES-HERNANDEZ, 1996).



morfología de las hojas esclerófilas entre taxa no relacionados han sido consideradas como una adaptación a los ecosistemas mediterráneos (Cody y Mooney, 1978).

Si bien la evolución de la esclerofilia en estos ambientes secos y cálidos está asociada a hojas de larga duración o perennes, este tipo de hojas también se presentan en comunidades muy diferentes a éstas (Peace y Macdonald, 1981; Medina *et al.*, 1990; Turner *et al.*, 1995). Las características anatómicas y morfológicas como lo son hojas coriáceas, duras, de tamaño celular pequeño, con paredes celulares gruesas, un alto número de venas por unidad de área, cutícula gruesa, estomas protegidos área foliar pequeña, entre otras, le permiten reducir las tasas de transpiración y mantener balances positivos de carbono por periodos largos, por lo que el mayor interés ha sido ver a la esclerofilia como adaptación a la sequía (Harrison, *et al.*, 1971; Gigon, 1979; Rundel, 1988; Medina *et al.*, 1990; Aerts, 1995). Adicionalmente esto ha traído considerable atención a las hojas perennes cuando se les relaciona con estrategias para incrementar el uso de las nutrientes (Small, 1972; Peace y Macdonald, 1981; Rundel, 1982; Aerts, 1990; Choong, *et al.* 1992; Turner, 1994a; Aerts, 1995), pues las comunidades esclerófilas perennifolias que se han estudiado, se desarrollan en suelos oligotróficos, llegándose a establecer que estas condiciones son generales para los ambientes mediterráneos (Loveless, 1961; Beadle, 1966; Small, 1972; Schlesinger y Chabot, 1977; Moore, 1980), aunque también se cree que la esclerofilia es una adaptación para reducir la herbivoría (Grubb, 1986; Turner, 1994b).

CUADRO 1 | CARACTERÍSTICAS CLIMATICAS EN COMUNIDADES ESCLERÓFILAS.

REGIÓN GEOGRAFICA	PRECIPITACIÓN (mm)	TEMPERATURA PROMEDIO	PERIODO DE SEQUIA	ALTURA (MTS.)
AUSTRALIA		MENOR A 15° C		0-750
SUDAFRICA	Hasta 2000 mm	MENOR A 15° C	5-6 MESES	0-
MEDITERRÁNEO	275-900 mm	MENOR A 15° C	VERANO 5-7 MESES	0- +1000
CALIFORNIA	250-350 mm	MENOR A 15° C	VERANO 5-7 MESES	0- +1000
CHILE	250-350 mm	MENOR A 15° C	VERANO 6-7 MESES	
MEXICAL	745.2 mm	13.9° C	5-7 MESES	2350
	VERANO		INVERNAL	

El estudio de la longevidad de una hoja aporta una serie de características de la planta con respecto a su crecimiento y como respuesta a factores como la disponibilidad de luz y nutrientes, el stress hídrico, la temperatura, entre otros (Monk, 1966; Small, 1972; Chapin, 1980; Gray y Schlesinger, 1983; Reich, 1987). Asimismo es bien conocida la relación entre la duración de la hoja y las tasas fotosintéticas con el contenido de nutrientes (Chabot y Hicks, 1982; Mooney y Gulmon, 1982), las cuales pueden variar entre especies y entre diferentes comunidades. Así, comunidades perennifolias son dominadas por la estacionalidad que se caracteriza por una temporada corta favorable y una larga desfavorable. Si una hoja perenne, a diferencia de las caducifolias, cuenta con el suficiente tiempo para recuperar el costo inicial de su construcción, la hoja tendrá oportunidad de sobrevivir a los eventos deletéreos continuos como el stress hídrico, baja disponibilidad de nutrientes y daños mecánicos (Choong, *et al* 1992). Una diferencia fisiológica fundamental entre hojas perennes y caducas, además de la longevidad de los tejidos fotosintéticos (Chabot y Hicks, 1982), es que las hojas perennes son retenidas por la planta de uno a varios años, siendo lo más común 2 años en las esclerófilas mediterráneas (Grubb, 1986; Rundel, 1988). No obstante el costo característico que implican las hojas perennes, éstas lo hacen "amortizable" a largo plazo, dado que las relativamente bajas tasas fotosintéticas se balancean con su funcionalidad durante todo el año en ambientes sumamente impredecibles (Cody y Mooney, 1978; Harrison *et al.*, 1971).

Uno de los nutrientes los más importantes es el nitrógeno, el cual es de importancia crítica en la nutrición foliar, además de ser de vital importancia en la bioquímica de la fotosíntesis y por estar relacionada con la producción de proteínas y el crecimiento. De esta manera, la larga vida de las hojas permite utilizar los limitados recursos del nitrógeno por periodos más extensos permitiendo un elevado aprovechamiento de nutrientes (Small, 1972; Gigon, 1979; Rundel, 1982; Medina *et al* 1990; Aerts, 1995). Además, la naturaleza esclerófila de las hojas perennes, promueve una gradual caída de hojarasca y bajos niveles de descomposición (Schlesinger y Hasey, 1981); por lo que pulsos moderados de nutrientes regresan al suelo promoviendo ciclos ajustados con el flujo de nutrientes (Rundel, 1988). Si bien una larga duración en las hojas es ventajosa cuando el agua y los nutrientes son escasos, resulta desventajosa cuando se encuentran predeciblemente presentes por breves

flujos, aún cuando estos pueden no covariar conjuntamente, llevando a estrategias intermedias de adaptación (Mooney y Gulmon, 1982).

Debido a las condiciones de sequía prolongadas en los ambientes mediterráneos, el carácter de la esclerofilia es importante pues le permite a la planta mantener la turgencia de las hojas a pesar de encontrarse bajo stress hídrico, conservando la misma superficie fotosintética durante toda la vida útil de la hoja (Medina et al., 1990). Para que esto ocurra es fundamental la presencia de calcio, ya sea como oxalato o como pectato que se acumula en las paredes celulares de la hoja, dándole rigidez y evitando que éstas pierdan turgencia (Armstrong y Kirby, 1979). De esta manera, la cantidad de calcio en las hojas es un buen estimador del grado de esclerofilia en las hojas (Rundel, 1988).

A pesar de que la adaptación al stress hídrico es el punto más estudiado con relación a la esclerofilia, por mucho tiempo se ha sabido que la esclerofilia se encuentra presente en ecosistemas no mediterráneos. Así, vegetación con afinidades mediterráneas tanto florísticas como estructurales se extienden en regiones con lluvias en verano en Australia (Specht, 1979) y el este de África. Asimismo, elementos florísticos del Chaparral Californiano se extienden dentro de áreas con dos temporadas de lluvias en Arizona. Adicionalmente, existe una vegetación similar en climas no mediterráneos a lo largo de las cadenas montañosas de México denominada Mexical (Valiente-Banuet et al., 1998), que muestra una gran similitud estructural y de composición, además de poseer una capacidad de rebrotamiento después del fuego, a pesar de que éste no se presenta en la zona (Lloret *et al.*, 1999); en conjunto, estos elementos sustentan la hipótesis de un origen histórico común con la vegetación de las zonas mediterráneas (Valiente-Banuet et al., 1998).

Este tipo de observaciones biogeográficas han conducido a realizar estudios acerca de la importancia de la disponibilidad de nutrientes como factor selectivo en la evolución de la morfología de las hojas esclerófilas, sugiriendo que existen patrones en algunas características foliares de la vegetación esclerófila perennifolia de tipo mediterráneo (Cuadro 2), que supuestamente permiten diferenciarla de la vegetación esclerófila perennifolia que se presenta en climas no mediterráneos y que tienen lluvias en verano (Kumerow, 1973; Grubb, 1986). Entre estas características están las bajas concentraciones de nitrógeno, que oscilan entre 0.5 y 1.3 % (Specht y Moll, 1983; Rundel, 1988), con altas concentraciones de calcio, siendo de entre 0.7 y 2.5% (Rundel, 1988), que se pueden

encontrar en forma de oxalato, asociado a las paredes celulares (Armstrong y Kirby, 1979) y áreas foliares menores de 25 cm² en la vegetaciones mediterráneas (Kumerow, 1973; Grubb, 1986; De Lillis, 1991). Además, diferencias en las densidades estomáticas, las cuales son bajas, siendo de entre 130 y 300 estomas/mm² para las especies de comunidades mediterráneas, a excepción de algunas especies de Proteáceas que tienen menos de 50 estomas /mm² (Kumerow, 1973; Mitrakos y Christodoulakis, 1981; De Lillis, 1991). Obviamente, la densidad estomática está relacionada, por una parte, con la transpiración y la consecuente pérdida de agua en la hoja, y por otra a la irradiación a la que se exponen estas hojas así como también la densidad, el tamaño y ubicación de los estomas (De Lillis, 1991).

CUADRO 2	RANGOS DE ALGUNOS CARACTERES FOLIARES EN LAS COMUNIDADES ESCLERÓFILAS PERENNIFOLIAS
-----------------	--

TIPO DE VEGETACIÓN	NITRÓGENO (%)	CALCIO (%)	AREA FOLIAR (Cm ²)	DENSIDAD ESTOMÁTICA (mm ²)
MEDITERRÁNEA	0.5-1.3	0.7-2.5	Menos de 25	(<50) 130 - 300
TROPICAL	1.0-2.7	0.2-0.7	Más de 40	300 - 1000 ó más

Todo lo anterior esta íntimamente relacionado con las tasas fotosintéticas que estas hojas pueden presentar y al estar sometida la planta a altas temperaturas, la transpiración se puede convertir en un factor importante de perdida de agua; por otro lado, la apertura de estomas puede agravar el stress hídrico y su cierre al mismo tiempo limitaría el ingreso de CO₂ y por tanto la ganancia de carbono (Salisbury y Ross, 1994; De Lillis, 1991).

Estudios morfológicos y anatómicos pueden probar la importancia y naturaleza de las características foliares de la vegetación esclerófila perennifolia, las cuales son reflejo de la necesidad de mantener el agua en sus tejidos, evitando y resistiendo el stress hídrico.

El propósito de este trabajo fue realizar un análisis de características foliares tales como área foliar, densidad estomática, concentraciones de nitrógeno y calcio foliar así como nutrientes en los suelos de la vegetación esclerófila perennifolia del Mexical del Valle de Tehuacán, con el objeto de comparar las mismas características con las que están

presentes en la vegetación mediterránea. Con este análisis se pretende determinar: (i) si las hojas en el Mexical difieren significativamente con las presentes en clima mediterráneo en cuanto al grado de esclerofilia (estimada por la concentración de calcio); (ii) cuantificar el nutrientes en suelo y planta para corroborar si el Mexical es un ambiente oligotrófico y (iii) definir si las áreas foliares y densidad de estomas son similares considerando el compromiso entre retener agua y la asimilación de carbono. Asimismo, se asume que una estrecha similitud en el grado de esclerofilia, área foliar y densidad estomática apoyaría un mismo origen de esta vegetación con la encontrada en las regiones mediterráneas.

OBJETIVOS

- Obtener las concentraciones de Nitrógeno y Calcio, densidad estomática y área foliar para cada especie esclerófila perennifolia del Mexical.
- Obtener las concentraciones de Nitrógeno y Calcio disponible en el suelo del Mexical.
- Comparar estos datos con los existentes para vegetación esclerófila perennifolia con influencia de clima mediterráneo.
- Determinar la existencia de una relación entre el Mexical del valle de Tehuacán, Puebla y la vegetación mediterránea del mundo.

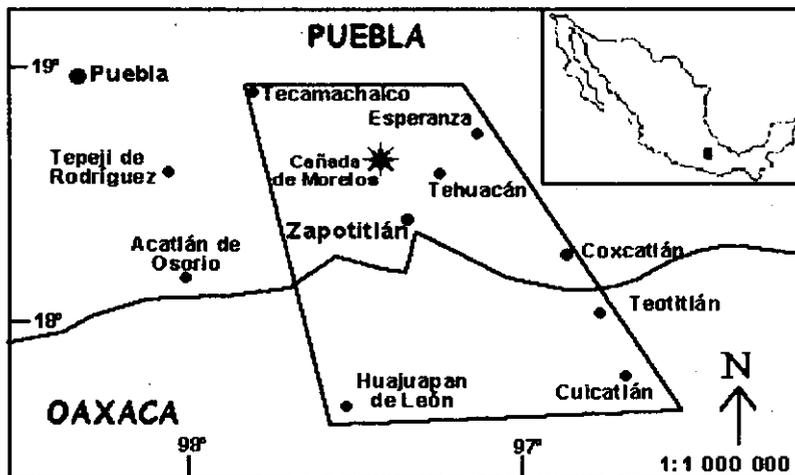
MATERIALES Y MÉTODOS

AREA DE ESTUDIO

El Valle de Tehuacán, Puebla forma parte de la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán. Esta se localiza en la zona Sureste del estado de Puebla y Noroeste de Oaxaca, entre los 17° 39' y 18° 53' N y entre los 96° 55' y 97° 44' O (Figura 2). Con alrededor de 10,000 km² de superficie, abarca varios valles internos separados por serranías pequeñas. Su clima es semiárido con una precipitación media anual de 400 mm. y una canícula entre julio y agosto. Las condiciones áridas del valle se deben principalmente al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental y a la desecación de los mantos freáticos (Villaseñor *et al*, 1990; Dávila *et al*, 1993).

La zona de estudio se encuentra localizada en el cerro Zotoltepec, a los 18° 38' Latitud Norte y 97° 27' Longitud Oeste, dentro del municipio de Cañada de Morelos. Su altura oscila entre 2350 y 3100 m.s.n.m. Con una precipitación de 715.8 mm y una temperatura promedio de 14.6 °C siendo más templado y con mayor humedad que el resto del Valle de Tehuacán. El cerro Zotoltepec forma parte de un macizo montañoso, presentando roca caliza del Cretácico inferior (INEGI, 1987).

FIGURA 2	LOCALIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO, UBICADA EN EL CERRO ZOTOLTEPEC.
----------	---



COLECTA DE MATERIAL

Se realizaron 3 visitas a la zona de estudio entre los meses de Febrero a Septiembre de 1998, durante las cuales se colectaron hojas maduras (de acuerdo a los criterios de Grubb, 1986) de 3 a 5 individuos de las 11 especies de plantas esclerófilas perennifolias (Apéndice). Las muestras fueron almacenadas en bolsas de papel y etiquetadas para su transporte al laboratorio y posterior análisis.

ANÁLISIS MORFOLÓGICO

Para obtener el área foliar, se midieron en fresco de 5 a 10 hojas por individuo de cada especie, utilizando un medidor de área foliar portátil (LICOR 3000 A, Lincoln NE), obteniendo un promedio por cada especie.

La densidad estomática se determinó usando una película delgada de barniz en la superficie foliar (Peace y Macdonald, 1981) la cual se aplicó al menos a tres individuos de cada especie, con esto, se obtuvo un negativo de la superficie, que posteriormente fue revisada bajo el microscopio óptico.

ANÁLISIS MINERAL

Una vez en el laboratorio, las muestras foliares fueron secadas a 50⁰C por 24 hrs, y maceradas en un mortero de porcelana. Cada muestra fue tamizada (<100 µm) y colocada en recipientes debidamente cerrados y etiquetados para proceder a los análisis de Calcio y Nitrógeno.

Análisis de Calcio

Se pesaron aproximadamente 0.3 g. de macerado de hoja que se colocaron en vasos de digestión de teflón. Para llevar a cabo la digestión se utilizó la técnica AG-1 (CEM, 1994) estandarizada para hojas de diferentes especies de cítricos, de consistencia en apariencia similar a las de las especies consideradas en el presente estudio. A cada muestra se le añadieron 2 ml de agua deionizada, 5 ml de ácido nítrico (HNO₃) concentrado y 1 ml de ácido fluorhídrico (HF) concentrado. Cada vaso se cerró herméticamente y se llevó a cabo una digestión del material a presión controlada (Cuadro 3) en un horno de microondas (MDS 2100 CEM, Corp.) con el siguiente programa de digestión por etapas por cada lote de 12 muestras, incluyendo un blanco como control (Cuadro 3).

CUADRO 3	PROGRAMACIÓN DEL HORNO DE MICROONDAS		
ETAPA	1	2	3
% Poder	100	100	100
Presión (psi)	40	85	150
Rampa (min)	6.0	6.0	10.00
Tiempo a la presión establecida (Min)	6	6	10

Una vez concluida la digestión cada muestra fue trasladada a un matraz volumétrico y la solución se llevó a un volumen final de 25 ml con agua deionizada. Tanto las muestras de las diferentes especies como los blancos se procesaron por duplicado.

Análisis instrumental. La evaluación de la concentración de Ca foliar se elaboró instrumentalmente por espectrofotometría de absorción atómica. Dado que se esperaban concentraciones muy altas de Ca (>1000 ppm = 1%) (Rundel, 1988; Specht, 1988) y debido a que el rango de trabajo instrumental es de 1-3 ppm (0.00000-0.0003 %), cada muestra se diluyó hasta obtener una concentración dentro del rango de trabajo mencionado. Después de varias pruebas el factor de dilución adecuado fue de 1:40 (muestra: agua deionizada). Así, de cada muestra se tomó una alícuota de 125 μ l que se diluyó en 4.875 ml de agua deionizada para obtener un volumen final de 5 ml, esta se colocó en un frasco de polietileno debidamente cerrado y etiquetado. El Calcio es un elemento que fácilmente presenta interferencias químicas en su evaluación a la flama (acetileno-aire) que disminuyen ostensiblemente la absorción en la banda principal (422.7 nm) que se utiliza en la medición. Para evitar este problema tanto a las muestras, como a los estándares de calibración se les añadió una cantidad de Lantano suficiente para obtener una concentración final al 1 % (10,000 μ g/ml). Se preparó una solución stock al 3% (30,000 μ g/ml) de Lantano en agua deionizada, a partir de óxido de Lantano (La_2O_3). La solución stock se elaboró añadiendo 3.5185 g de La_2O_3 (peso molecular 325.81 g/mol) en un matraz volumétrico y llevando a un volumen final de 100 ml. De cada muestra, así como del estándar de calibración y los blancos, se tomó una alícuota de 2 ml y se mezcló con 1 ml de la solución stock de Lantano y se colocaron en envases de polietileno debidamente cerrados y etiquetados.

La evaluación instrumental de Calcio se llevó a cabo en un espectrofotómetro de absorción atómica Varian SpectraAA 800 en el Laboratorio de Biogeoquímica de la UBIPRO, ENEP Iztacala, UNAM. Se utilizó el método de atomización en una flama de acetileno- aire en el modo de absorción de la banda de 422.7 nm. El límite de detección del método fue de 0.05 ppm.

Análisis de Nitrógeno

Procedimiento de referencias químicas. Se emplearon 24 muestras para el análisis de Nitrógeno foliar por el método de Microkjeldhal (González y Peñaloza, 1984). El valor de Nitrógeno total fue multiplicado por un factor de 5.7 que se emplea para muestras vegetales, estos valores fueron empleados para realizar el espectro de refractancia difusa obtenido en el espectrofotómetro, se eligió esta técnica por la rapidez y exactitud, además de su bajo costo.

Obtención de espectros de IR. Se obtuvieron los espectros de infrarrojo, con las muestras analizadas por el método de Microkjeldhal. Estos fueron analizados con la técnica de refractancia difusa, empleando las microcopas con una capacidad de 100 mg. En el rango empleado de 7800 a 600 cm^{-1} con una resolución de 4 cm^{-1} y realizando 16 barridos por cada espectro.

Curva de validación. Se realizó una curva de validación de los valores obtenidos con la técnica de Microkjeldhal y los espectros de cada muestra, empleando el programa QUANT para realizar la calibración usando algoritmos de mínimos cuadrados parciales (MCP-PLS). Este algoritmo nos permite tomar como información puntos del espectro los cuales pueden ser tratados matemáticamente, se realiza una normalización del espectro, asimismo, una suavización a 19 puntos. La corrección del espectro se realiza sacando la derivada de segundo orden con una amplitud de 13 puntos. La correlación obtenida fue del 99.4%, con un error estándar para la predicción de 0.06553 y un error estándar estimado de 0.03394.

Los datos de todos los espectros fueron obtenidos por medio de un espectrofotómetro FT-IR (Spectrum-2000, Perkin-Elmer), con la técnica de refractancia difusa utilizando el programa QUANT, en el Laboratorio de Biogeoquímica de la UBIPRO, ENEP Iztacala, UNAM.

ANALISIS DE SUELO

Las muestras de suelo fueron obtenidas en las mismas fechas en que se colectó el material vegetal (Febrero a Septiembre de 1998), la recolección fue dirigida hacia aquellas zonas donde se encontraban los manchones de vegetación en la zona de estudio. Las muestras de suelo corresponden a la superficie del terreno donde se colectó el material vegetal, a una profundidad de 0-20 cm. Una vez colectadas, las muestras fueron colocadas

en bolsas de polietileno y etiquetadas para su transporte al laboratorio. Posteriormente fueron secadas a 50° por 24 hrs.

Análisis de Nitrógeno total y Calcio intercambiable.

Las muestras de suelo fueron analizadas por el método de Microkjeldhal (González y Peñaloza, 1984) para la determinación del Nitrógeno total, mientras que para determinar el Calcio intercambiable las muestras de suelo fueron analizadas por el método Volumétrico del Versenato por Cheng, Bray y Kurtz. (López y Muñoz, 1995).

COMPARACIÓN DEL MEXICAL CON LA VEGETACIÓN MEDITERRÁNEA.

Para la comparación de los resultados de los caracteres foliares obtenidos del Mexical (área foliar, densidad estomática, contenidos de Nitrógeno y Calcio) con los datos correspondientes en vegetaciones con influencia de clima mediterráneo se tomaron datos de los siguientes trabajos: Specht (1988), De Lillis (1991), Mitrakos y Christodoulakis (1981), Barbour y Minnich (1990). La selección de especies fue debido a su parentesco a nivel genérico o de familia con las especies del Mexical; adicionalmente se obtuvieron los datos disponibles de clima y suelo (Calcio y Nitrógeno) para las diferentes regiones.

Para determinar la correlación de los datos del Mexical con los de otras zonas de clima mediterráneo se llevó a cabo una ordenación matemática indirecta (Gauch, 1982) a partir de un Análisis de Componentes Principales (PCA), en el cual se transforman los ejes de un espacio multidimensional, de manera que el primer eje transformado explica la cantidad máxima de varianza, el segundo explica el máximo de la varianza restante y así sucesivamente. Para ello se utilizó el paquete estadístico SAS V 6.07 (SAS, Institute, Inc, 1995).

RESULTADOS

ANÁLISIS MORFOLÓGICO

Área foliar

De acuerdo con el Cuadro 4, Los promedios de área foliar encontrados para el Mexical son bajos, en algunas casos incluso menores a 1 cm² y en su mayoría no sobrepasaron los 15 cm², con la excepción de dos especies *Calia secundiflora* y *Rhus virens*, cuyas hojas que son compuestas fueron medidas íntegramente, para ambos casos en dicho cuadro se indica en paréntesis el tamaño de cada foliolo.

CUADRO 4 VALORES PROMEDIO Y ERROR ESTANDAR DE CARACTERES FOLIARES ESTUDIADOS EN 11 ESPECIES DEL MEXICAL				
CARACTERÍSTICAS ESPECIES	AREA FOLIAR (cm ²)	% N	% Ca	ESTOMAS /mm ²
<i>Coutapotlla ghesbregthiana</i>	2.58 ± .38	2.87 ± .18	0.635 ± .04	92 ± .96 E
<i>Cercocarpus fothergilloides</i>	3.22	3.48 ± .14	2.59 ± .06	
<i>Rhus standleyi</i>	8.85 ± .63	3.19 ± .22	2.51 ± .35	132 ± 1.14 E
<i>Calia secundiflora</i>	52.88 (6.81) ± 1.81	3.19 ± .23	2.15 ± .45	128 ± 1.14 H
<i>Ceanothus greggi</i>	0.49 ± .19	3.08 ± .09	2.17 ± .27	
<i>Mortonia diffusa</i>	0.34 ± .01	3.22 ± .11	2.82 ± .21	44 ± 1.04 H/E
<i>Quercus sebifera</i>	6.24 ± .30	2.77 ± .21	0.755 ± .09	382 ± 3.40 E
<i>Garrya ovata</i>	13.71 ± 1.26	3.165 ± .10	1.98 ± .28	88 ± 2.36 E
<i>Citharexylum oleinum</i>	2.32 ± .32	3.11 ± .05	1.39 ± .11	127 ± 1.24 E
<i>Rhus virens</i>	20.32 (0.9) ± 1.81	3.25 ± .11	1.5 ± .33	199 ± 2.34 E
<i>Comarostaphylis polifolia</i>	1.4 ± .03	3.63 ± .18	1.16 ± .15	196 ± 2.81 E
PROMEDIO	10.21	3.17	1.78	154.22
DESV.EST.	15.46	0.24	0.74	98.71
H- Ubicación en el Haz				
E- Ubicación en el Envés				

Densidad estomática

En el Cuadro 4 se presentan las diferentes densidades estomáticas para las especies del Mexical, donde con excepción de las densidades de *Quercus sebifera* (382) y *Mortonia diffusa* (44) existe un rango de 88 a 196, el cual no es muy amplio. Los datos en promedio en el Mexical son similares a los registrados para la vegetación de tipo mediterránea, no encontrándose diferencias notables (Cuadro 5). Cabe mencionar que con excepción de *Calia secundiflora*, todas presentaron los estomas por el envés, siendo 8 hipostomáticas y una anfistomática (*Mortonia difusa*). En las especies *Cercocarpus fothergilloides* y

Ceanothus greggi no fue posible obtener las densidades estomáticas debido a las pilosidades que presentan sus hojas.

ANALISIS MINERAL

Nitrógeno

Las concentraciones de nitrógeno encontradas para las especies del Mexical resultaron ser elevadas puesto que los valores fueron muy superiores al 2.5%, llegando incluso a más de 3.5% en caso de *Comarostaphylis polifolia*. Estos datos en conjunto, son mucho más altos que los registrados para otras comunidades esclerófilas perennes de tipo mediterráneo (Cuadro 5).

Calcio

Por otro lado, las concentraciones de calcio foliar del Mexical se ubicaron 1.1% a 2.8% excepto para *Quercus sebifera* y *Coutaportia ghiesbreghtiana* las cuales también mostraron valores por debajo del 1.0% (Cuadro 1). Estos valores en promedio son muy similares a los registrados en zonas con clima mediterráneo. (Cuadro 5).

CUADRO 5 RANGOS DE LOS CARACTERES FOLIARES ESTUDIADOS EN LAS COMUNIDADES ESCLEROFILAS PERENNIFOLIAS				
TIPO DE VEGETACIÓN	NITRÓGENO (%)	CALCIO (%)	AREA FOLIAR (Cm ²)	DENSIDAD ESTOMÁTICA (mm ²)
MEDITERRÁNEA	0.5-1.3	0.7-2.5	Menos de 25	(<50) 130 - 300
TROPICAL	1.0-2.7	0.2-0.7	Más de 40	300 - 1000 ó más
MEXICAL	2.77 - 3.63 (3.17)	0.63 - 2.82 (1.78)	0.34 - 52.88 (10.21)	44 - 382 (154)

ANALISIS DE SUELO

Nitrógeno

Los datos obtenidos del análisis de suelo del Mexical (Cuadro 6) muestran que el Nitrógeno es un elemento abundante en el suelo, pues las muestras se encontraron en el

intervalo de extremadamente rico, lo que difiere de otros datos reportados para vegetación mediterránea (Cuadro 7).

CUADRO 6	VALORES DE CALCIO Y NITRÓGENO DISPONIBLE EN SUELO DEL MEXICAL
-----------------	--

CALCIO		NITROGENO (%)
MUESTRA	Meq/ 100g	
1	6.64	0.742 ++++
2	39.78	0.350 +++
3	26.26	0.277 +
CATEGORIA : Bajo < 40		CATEGORÍA: Extremadamente rico (> 0.221)

Calcio

En lo que respecta al Calcio intercambiable en suelo (Cuadro 6), se encontraron valores que entran en la categoría de bajos y que son similares a los registrados en otras comunidades mediterráneas (Cuadro 7).

CUADRO 7	CONCENTRACIONES DE NITROGENO Y CALCIO EN SUELOS DE COMUNIDADES ESCLEROFILAS
-----------------	--

REGIÓN GEOGRAFICA	NITROGENO (%)	CALCIO MEQ/ 100g	COMUNIDADES
AUSTRALIA	0.045-0.127	0.39-6.43	4
SUDAFRICA	0.005-0.50		3
MEDITERRÁNEO	0.1-0.55		-
CALIFORNIA	0.05-0.15		-
CHILE	0.04-0.25		-
MEXICAL	0.277-0.742	6.64-26.26	1

COMPARACIÓN DEL MEXICAL CON LA VEGETACIÓN MEDITERRÁNEA

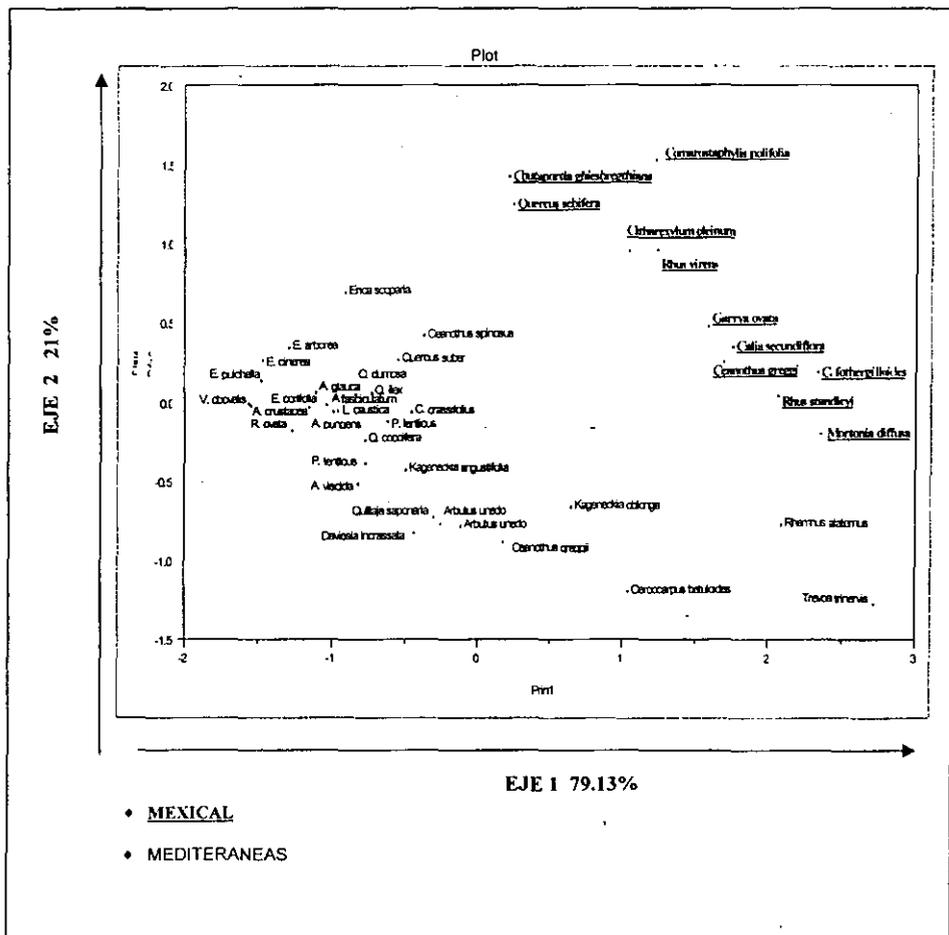
El primer análisis de componentes principales se realizó utilizando las 22 especies (11 especies del Mexical y 11 especies mediterráneas) y los caracteres foliares elegidos (Cuadro 8), concentrando en los dos ejes los componentes Nitrógeno y Calcio respectivamente. A partir de una descomposición de valores, el primer eje (Nitrógeno) explica el 79.13 % de la variación total, mientras que el segundo eje (Calcio) explica el 20.86%. Es clara la separación de las especies del Mexical en relación a las comunidades mediterráneas es debido principalmente al componente que arregla las especies en relación a los contenidos de Nitrógeno (Figura 3).

CUADRO 8 VALORES DE LOS CARACTERES FOLIARES ELEGIDOS DE LAS DIFERENTES COMUNIDADES DE TIPO MEDITERRÁNEO Y EL MEXICAL

ESPECIE	N (%)	Ca (%)	AF (cm ²)	ESTOMAS mm ²	REGIÓN
1 <i>Adenostoma fasciculatum</i>	1.028	0.811	0.7	311	E.U.
2 <i>Arctostaphylos glauca</i>	1	0.66	7	300	E.U.
3 <i>Quillaja seponaria</i>	1.05	1.6	6	488	CHILE
4 <i>Lithraea caustica</i>	1	0.8	7	355	CHILE
5 <i>Arbutus unedo</i>	1.02	1.635	12	311	GRECIA
6 <i>Pistacia lentiscus</i>	0.92	1.115	5	222	GRECIA
7 <i>Arbutus unedo</i>	1.105	1.635	12	311	FRANCIA
8 <i>Pistacia lentiscus</i>	1.21	1.115	5	222	FRANCIA
9 <i>Rhamnus alaternus</i>	2.635	3	4	266	FRANCIA
10 <i>Quercus ilex</i>	1.26	0.88	9	266	FRANCIA
11 <i>Coutaportia ghiesbreghtiana</i>	2.87	0.635	2.58	92	MEXICAL
12 <i>Cercocarpus fothergilloides</i>	3.48	2.59	3.22		MEXICAL
13 <i>Rhus standleyi</i>	3.19	2.51	8.85	132	MEXICAL
14 <i>Calia secundiflora</i>	3.19	2.15	52.88	128	MEXICAL
15 <i>Ceanothus greggi</i>	3.08	2.17	0.49		MEXICAL
16 <i>Mortonia diffusa</i>	3.22	2.82	0.34	44	MEXICAL
17 <i>Quercus sebifera</i>	2.77	0.755	6.24	382	MEXICAL
18 <i>Garrya ovata</i>	3.165	1.98	13.71	88	MEXICAL
19 <i>Citharexylum oleinum</i>	3.11	1.39	2.32	127	MEXICAL
20 <i>Rhus virens</i>	3.25	1.5	20.32	199	MEXICAL
21 <i>Comarostaphylis polifolia</i>	3.63	1.16	1.4	196	MEXICAL
22 <i>Ceanothus greggi</i>	1.3	1.95			E.U.

FIGURA 3

CORRELACIÓN DE CALCIO - NITRÓGENO DE LAS DIFERENTES ESPECIES
ESCLERÓFILAS PERENNIFOLIAS



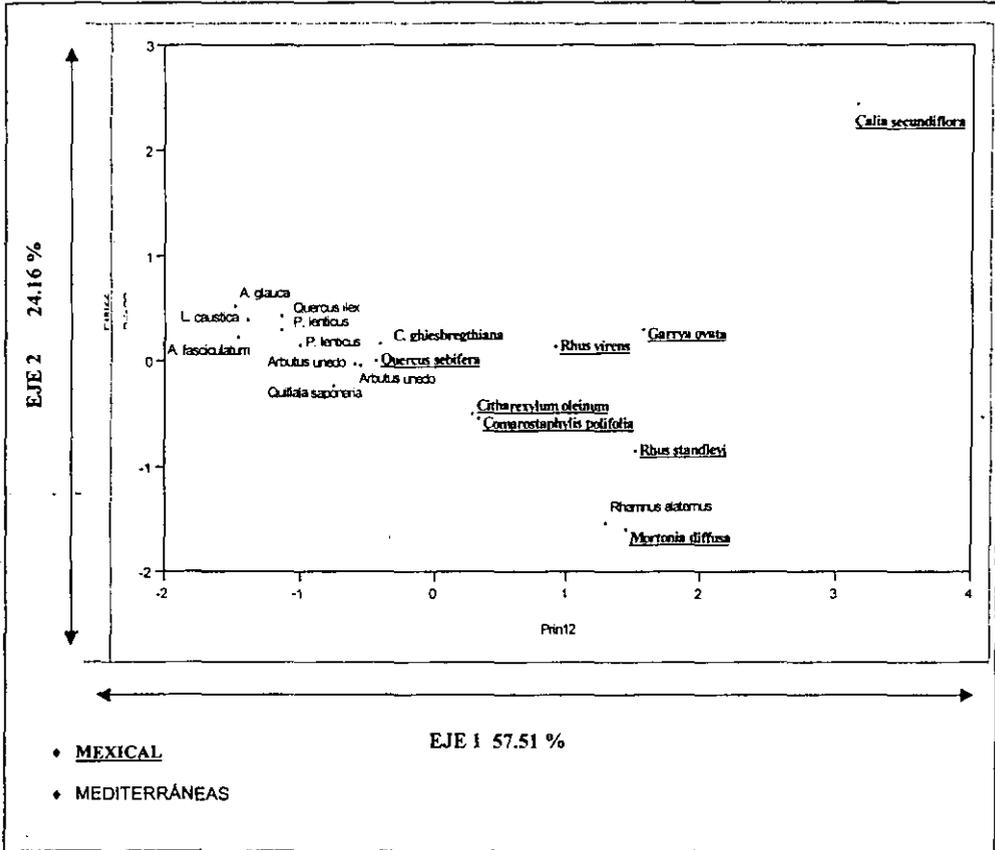
La segunda correlación (Figura 4) se realizó utilizando las variables Nitrógeno, Calcio, área foliar y estomas; a partir de una descomposición de valores. El primer eje (Nitrógeno) explica el 52.97 % de la variación total, mientras que el segundo eje (Calcio) explica el 22.90%, el tercero (área foliar) 16.35% y el cuarto (estomas) solo el 7.70%. La separación de las especies del Mexical con relación a las comunidades mediterráneas es clara con relación al primer eje, excepto por *Quercus sebifera* el cual se agrupó con las especies de comunidades mediterráneas y por *Rhamnus alaternus*, especie mediterránea que se encuentra ubicada entre las especies del Mexical. En lo que respecta al segundo eje, este es menos contrastante en el acomodo que guardan las especies, excepto por *Calia secundiflora*, que se encuentra alejada de todas las especies.

La tercera correlación (Figura 5) utilizó las variables Nitrógeno, Calcio, y un cociente estomas/área foliar. A partir de una descomposición de valores, el primer eje (Nitrógeno) explica el 57.51% de la variación total, mientras que el segundo eje (Calcio) explica el 24.16%, el tercero (estomas/área foliar) 18.32%. Al igual que en las otras correlaciones, la separación de las especies del Mexical con relación a las comunidades mediterráneas está dada por el primer eje, excepto por *Quercus sebifera*, ubicada con las especies de comunidades mediterráneas y por *Rhamnus alaternus*, especie mediterránea que se ubicó entre las especies del Mexical; en el segundo eje, las diferencias son menores, excepto por *Calia secundiflora*, que se encuentra separada completamente de todas las especies en la parte superior derecha y *Mortonia diffusa* (Mexical) y *Rhamnus alaternus* (mediterránea) en la parte inferior.

Es claro que el Mexical se relaciona de forma estrecha con las comunidades mediterráneas en cuanto a las densidades estomáticas, el área foliar y en cierto grado, con las concentraciones de Calcio, pero también es notorio que la principal diferencia entre el Mexical y las comunidades esclerófilas perennifolias mediterráneas se establece a partir de las concentraciones de nitrógeno foliar en las diferentes especies, lo cual se observa en las diferentes correlaciones.

FIGURA 5

CORRELACIÓN DE NITRÓGENO, CALCIO Y ESTOMAS/ÁREA FOLIAR DE LAS DIFERENTES ESPECIES ESCLERÓFILAS PERENNIFOLIAS



DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos de las características foliares del Mexical, una vez comparadas con las correspondientes de la vegetación esclerófila perennifolia mediterránea, indican que no existen diferencias significativas con dicha vegetación en lo que respecta a la densidad estomática, el área foliar y las concentraciones de calcio foliar y el disponible en suelo. La única diferencia notable fue la elevada concentración de nitrógeno del Mexical; asimismo la disponibilidad de nitrógeno en el suelo del Mexical resultó igualmente elevada, muy por encima de los valores de la vegetación mediterránea.

Estos resultados indican que los patrones foliares considerados diagnósticos de las comunidades esclerófilas mediterráneas se presentan en climas no mediterráneos, lo cuál sugiere la necesidad de replantear a la teoría de convergencia evolutiva basada en el clima como único factor determinante de este tipo de vegetación y de sus características fisiológicas y morfológicas (Cody y Mooney, 1978; Cowling y Campbell, 1980; Rundel, 1988; Cowling y Witkowski, 1994).

Los resultados referentes a las concentraciones de nitrógeno foliar y del suelo fueron más elevadas en el Mexical (este trabajo) y en Chile (Grooves, 1983; Gray y Schlesinger, 1983; Specht y Moll, 1983; Rundel, 1988). En ambas zonas se han reportado ausencia de fuegos. Lo cual contrasta con las comunidades mediterráneas en donde la presencia de fuegos es un fenómeno común. Diversos autores han señalado que la ausencia de fuegos beneficia la conservación de nutrientes en la planta y en el suelo, pues se ha visto que la presencia de fuegos en las diferentes comunidades mediterráneas si bien recicla nutrientes, generalmente provoca pérdidas: 2/3 del nitrógeno total se puede perder durante un fuego intenso (De Bano *et al*, 1979), llevando a fallas en la retención y reincorporación de nitrógeno en un sitio y potencialmente a la degradación del mismo como sucede en California (Davis y Richardson, 1995).

Por otro lado, aunado a la ausencia de fuegos en el Mexical (Valiente-Banuet *et al*, 1998), es notable el acomodo que guardan los individuos, los cuales se agrupan en pequeños manchones donde habitan pocos individuos de diferentes especies, semejando pequeñas islas fértiles en las cuales se pueden crear microhabitats, esta distribución especial, favorece entre otras cosas, la reducción de la insolación y la luz directa, además de la infiltración de lluvia, disminuyendo el escurrimiento y con ello la consecuente erosión

y pérdida de nutrientes por arrastre (Schlesinger 1990). En estos parches de vegetación se forman redes con las raíces y tallos que fijan el sustrato alrededor de los individuos que ahí se ubican, además en estos sitios crecen especies como *Ceanothus greggi* con capacidad de fijar nitrógeno en el suelo (Mc Master, 1982), el cual puede ser utilizado por otras plantas; de esta forma las elevadas concentraciones de nitrógeno en el Mexical podrían favorecer el aumento en las tasas fotosintéticas, y una alta productividad de la comunidad, que se puede traducir en un crecimiento rápido, mayor cantidad de follaje y una madurez temprana de las hojas (Miller, 1981).

Así, las concentraciones de nitrógeno foliar encontradas en el Mexical, no concuerdan con la teoría que menciona que las plantas perennes son una adaptación hacia hábitats limitados por nutrientes (Loveless, 1961; Beadle, 1966; Small, 1972; Schlesinger y Chabot, 1977; Specht, 1979; Moore, 1980; Medina, 1984) y que son poco competitivas en lugares con alta concentración de nutrientes (Grime, 1979; Chapin, 1980).

Las concentraciones altas de calcio foliar, fueron muy similares a las de las plantas esclerófilas mediterráneas, lo cual puede deberse, sin tomar en cuenta su disponibilidad, a que el calcio es un elemento insoluble en las hojas esclerófilas, de difícil translocación hacia las hojas jóvenes a través del floema. Al paso del tiempo, sobre todo en hojas perennes cuya duración puede ser de varios años, se acumulan cantidades considerables de Calcio en la hoja en forma de pectato u oxalato asociado a las paredes celulares (Armstrong y Kirby, 1979) y sólo en caso de deficiencia extrema pudiese darse cierta reabsorción.

En lo que respecta al suelo, las concentraciones de nitrógeno en el Mexical fueron muy altas, lo cual difiere completamente de que se ha registrado para los suelos de las comunidades mediterráneas, los cuales han sido catalogados en general como oligotróficos o bajos en contenido de nutrientes (Specht, 1979; Rundel, 1988). Esta característica ha sido asociada consistentemente con las comunidades esclerófilas perennifolias. La abundancia en el Mexical puede deberse a que en las porciones donde se concentran las plantas el suelo puede tener de 10 a 20 cm de profundidad, además de una capa de hojarasca que le permite la reincorporación del nitrógeno al suelo en flujos constantes. Esto es importante si se toma en cuenta que las hojas perennes no son tan efectivas para reabsorber nutrientes por medio de la translocación como lo haría una hoja caducifolia (Aerts, 1996). Por otro lado, las bajas concentraciones de calcio asimilable en el suelo son similares a las de las

comunidades esclerófilas mediterráneas, en las cuales también pueden presentar suelos calcáreos (Specht y Moll, 1983). Si bien la concentración de calcio asimilable es baja, este elemento se encuentra siempre disponible, dada la presencia de un horizonte petrocálcico en la zona de estudio.

La similitud en los valores de área foliar entre el Mexical y las comunidades mediterráneas podría explicarse, en parte, como una tendencia de reducción gradual que han experimentado las plantas esclerófilas perennifolias al pasar de hojas mesófilas a micrófilas, como producto de respuestas adaptativas similares que están relacionadas a un incremento de la aridez a partir del Terciario (Axelrod, 1958, 1975). Según este mismo autor, las tendencias a la aridez de los paleoclimas pudiesen explicar muchos patrones florísticos y ecomorfológicos detectados en estos ambientes.

La posible explicación a la similitud de los caracteres foliares estudiados puede no estar dada solamente por cuestiones climáticas, sino también por elementos históricos relacionados a la flora Madro-Terciaria de (Axelrod, 1958, 1977; Raven, 1973). Las características foliares de las vegetaciones esclerófilas perennifolias posiblemente se deben a formas preadaptadas y no de la evolución real de estas características en respuesta a una selección ejercida por el clima mediterráneo (Herrera, 1985), con lo cual se puede explicar también la distribución actual, en conjunto, de la vegetación esclerófila perennifolia, ya que muchos taxa actuales existían antes de que aparecieran los patrones climáticos que hoy se observan.

Es indispensable el reconocimiento de la simultaneidad espacio-temporal para comprender patrones naturales que solo describen estados instantáneos dentro de un proceso de cambio gradual. Para ello, es necesario la realización de otros estudios ecofisiológicos en la vegetación esclerófila del Mexical, que permitan conocer mejor aspectos tales como: los mecanismos de adquisición de recursos del medio externo, y sus variaciones frente a la distribución heterogénea de éstos en el ambiente, las relaciones hídricas, las tasas fotosintéticas, metabolismo del nitrógeno y productividad, resistencia al stress ambiental, entre otros.

CONCLUSIONES

De acuerdo a las similitudes de las características foliares de las diferentes especies estudiadas, es posible sugerir que la vegetación esclerófila perennifolia del Mexical del Valle de Tehuacán no difiere de la que caracteriza los climas mediterráneos. Estas características consideradas como diagnósticas del matorral Chileno, el Fynbos sudafricano, la Maquia de la Cuenca Mediterránea o el Chaparral californiano, están presentes también en el Mexical. Este estudio constituye un argumento más de apoyo para explicar el origen común de estos tipos de vegetación, aunado a los ya existentes en la literatura.

Los factores abióticos como el clima y la disponibilidad de nutrientes no son los únicos determinantes de las características foliares de la vegetación esclerófila perennifolia en el Mexical del Valle de Tehuacán; asimismo, las características foliares estudiadas se deben a formas preadaptadas y no a la evolución real de éstas en respuesta al clima de mediterráneo exclusivamente.

LITERATURA CITADA

- ◆ Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia* 84: 391-397
- ◆ Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Tree* 10 (10): 402-407.
- ◆ Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns?. *Journal of Ecology* 84: 597-608.
- ◆ Armstrong, M. J. & Kirby, E. A. 1979. The influence of humidity on the mineral composition of tomato plants, with special reference to Calcium distribution. *Plant and Soil* 52: 427-435.
- ◆ Arroyo, J. 1990. Ritmos climáticos y de floración en matorrales del SW de España. *Lagascalia* 16 (1): 25-50.
- ◆ Aschmann, H. 1973. Distribution and peculiarity of mediterranean ecosystems. En: Di Castri, F. And Mooney, H.A. (eds.) *Mediterranean type ecosystems, origin and structure*. Springer-Verlag, Heidelberg. Pp 11-20.
- ◆ Axelrod, D.I. 1958. Evolution of the Madro-tertiary Geoflora. *Botanical Review* 24: 433-509.
- ◆ _____. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62 : 280-334.
- ◆ _____. 1977. Outline history of Californian vegetation In M.G. Barbour and J. Major (eds.). *Terrestrial vegetation of California*, 139-193. John Wiley, New York, New York
- ◆ Barbour, M.G. and Minnich , R.A. 1990. The myth of chaparral convergence. *Israel Journal of Botany* 39: 453-463.
- ◆ Beadle, N.C.W. 1966. Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* 47: 992-1007.
- ◆ Ceccon, E., Nava, Y., Paz, L. Y José, R. 1997. Efecto de intercepción de luz, temperatura foliar y potencial hídrico en plantas del matorral Esclerófilo perennifolio en Tehuacán, Puebla. Curso de Campo, Instituto de Ecología.

- ◆ CEM. 1994. Microwave sample preparation system. Applications manual, CEM Corporation, U.S.A.
- ◆ Cody, M.L., y Mooney, H.A. 1978. Convergence versus non convergence in mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 265-321.
- ◆ Cowling, R.M., & Campbell, B.M. 1980. Convergence in vegetation structure in the mediterranean communities of California, Chile and South Africa. *Vegetatio* 43: 191-197.
- ◆ _____ y Witkowski, E.T.F. 1994. Convergence and non convergence of plant traits in climatically and edaphically matched sites in Mediterranean Australia and South Africa. *Australian Journal of Ecology* 19: 220-232.
- ◆ _____, Rundel, W.P., Lamont, B.B., Arroyo, K.M. y Arianoutsou, M. 1996. Plant diversity in mediterranean-climate regions. *Tree* 11: 362-266.
- ◆ Chabot, B.F. and Hicks, D. J. 1982. The Ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 229-259.
- ◆ Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 233-260.
- ◆ Chapin, F. S. And Kendrowski, R.A. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn translocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology* 64: 376-391.
- ◆ Choong, M.F., Lucas, P.W., Ong, J.S.Y., Pereira, B., Tan, H.T.M. y Turner, I.M. 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications *New Phytologist*. 121: 597-610.
- ◆ Dávila, A.P., Villaseñor, R.J.L., Medina, L.R., Ramírez, R.A., Salinas, T.A., Sánchez-Ken, J. y Tenorio, L.P. 1993. Listados Florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología UNAM. México. 185 p.
- ◆ Davis, G. W.; Richardson, D. M. 1995. Mediterranean type ecosystems: the function of biodiversity. *Ecological studies*; Vol. 109. Springer, Alemania.
- ◆ De Bano, L. F., Ebereein, G. E. & Dunn, P. H. 1979. Effects of burning on chaparral soils: I soil nitrogen. *Soil Science Society of America Journal* 43: 504-509.
- ◆ De Lillis, M. 1991. An ecomorphological study of the evergreen leaf. *Braun-Blanquetia*, vol. 7. Universidad de Camerino, Italia.

- ◆ Di Castri, F. 1981 Mediterranean-type shrublands of the world En: Di Castri, F., Goodall D.W. and Specht, R.L. (eds) *Ecosystems of the world*. Vol. 11 Mediterranean type shrublands. Elsevier, Amsterdam. 1-52 pp.
- ◆ Ehleringer, J. R. And Comstock, J.P. 1989. Stress tolerance and adaptative variation in leaf absorbance and leaf angle In: Keeley, S. C. (ed.) *The California Chaparral, paradigms reexamined*. Science series No. 34. Natural History Museum of Los Angeles Country. USA. 21-24 pp.
- ◆ Flores Hernández Noé 1996. Caracterización del matorral esclerófilo perennifolio del Valle de Tehuacán, Puebla: Una comparación con los existentes en el clima mediterráneo. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM. México, D.F. 42 p.
- ◆ Gauch, H.G. 1982. *Multivariate Analysis in Community*. Ecology Cambridge University Press, Cambridge.
- ◆ Gígon, A. 1979. CO₂-gas exchange, water relations and convergence of mediterranean shrub-types from California and Chile *Oecologica. Plantarum*. 14 (2): 129-150.
- ◆ González, S., Peñaloza, I. 1984. Manual de biomoléculas. ENEP Iztacala, UNAM, México.
- ◆ Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Ltd. New York.
- ◆ Gray, J. T. & Schlesinger, W. H. 1983. Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. II. Experimental investigations of the relationships between growth, nitrogen uptake and nitrogen availability. *Journal of Ecology* 71: 43-56.
- ◆ Groves, R. H. 1983. Nutrient cycling in Australia heath and South African fynbos. En: Kruger F. J., Mitchell, D. T., Jarvis, J.U.M. (eds) *Mediterranean type ecosystems. The role of nutrients*. Ecological studies 43. Springer, New York, pp 179-191.
- ◆ Grubb, P.J. 1986. Sclerophylls, pachyphylls and picnophylls: the nature and significance of hard leaf surfaces En B.E. Juniper and T. R. E. Southwood (eds.) *Insects and the plant surface*. pp 137-150. Edward Arnold Publishers, Ltd, London, England.
- ◆ Harrison, A. T., Small, E. And Mooney, H.A. 1971. Drought relationships and distribution of two mediterranean-climate California communities. *Ecology* 52: 869-875.

- ◆ Herrera, M.C. 1985. Tipos morfológicos y funcionales en plantas del Matorral Mediterráneo del Sur de España. Ediciones, Universidad de Salamanca, España. 33 p..
- ◆ INEGI 1987. Cartas Orizaba 1: 250, 000 Edafológica y Geológica del Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática. México.
- ◆ Kummerow, J. 1973. "Comparative anatomy of sclerophylls of Mediterranean climate areas" En: F. di Castri & H. A. Mooney (eds.) *Mediterranean-type ecosystems: "Origin and structure*. Ecological Studies No. 7. Springer, New York pp 157-167.
- ◆ Lloret Francisco., Verdú Miguel., Flores-Hernández Noe., and Valiente-Banuet Alfonso. 1999. Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems: insights from an external biogeographical region, the Mexical shrubland. *American journal of Botany* 86 (12): 1655-1661.
- ◆ López, G. F., Muñoz, I. D. 1995. Manual de prácticas de edafología. ENEP Iztacala, UNAM, México.
- ◆ Loveless, A. R. 1961. A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytics leaves. *Annals of Botany* 25: 168-184.
- ◆ McMaster, G; Jow, W., Kummerow, J. 1982. Response of *Adenostoma fasciculatum* and *Ceanothus greggii* chaparral to nutrient additions. *Journal of Ecology* 70: 745-756.
- ◆ Medina, E., García, V. y Cuevas, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: Relationships between leaf structure, mineral nutrition content and drought resistance in Tropical Rain Forest of the upper Río Negro region. *Biotropica* 22 (1): 51-64.
- ◆ Miller, P. C. (ed.) 1981. Resource use by chaparral and matorral . Springer-Verlag, New York. 455 p.
- ◆ Miller, P. C. 1983. Canopy structure of Mediterranean-type shrubs in relation to heat and moisture En: Kruger F. J., Mitchell, D. T., Jarvis, J.U.M. (eds) *Mediterranean type ecosystems. The role of nutrients*. Ecological studies 43. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp 133-166.
- ◆ Mitrakos, K. & Christodoulakis, N. 1981. Leaf structural diversity in Mediterranean evergreen sclerophylls. En: Margaris, N.S. and Mooney, H.A. (eds) *Components of productivity of Mediterranean-climate regions – Basic and applied aspects*. Dr. W Junk Publishers, Boston, USA.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

- ◆ Monk, C. D. 1966. An ecological significance of evergreenness. *Ecology* 47: 504-505.
- ◆ Mooney, H.A. and Gulmon, S. L. 1982. Constraints on leaf structure and function *Bioscience* 32: 198-206.
- ◆ Mooney, H.A. & Parsons, D.J. 1974. Structure and function of the California Chaparral an example from St. Dimas. En: Di Castri, F. And Mooney, H.A. (eds.) *Mediterranean type ecosystems, origin and structure*. Ecological Studies No.7 Springer-Verlag, Heidelberg. Pp 11-20.
- ◆ Moore, P. 1980. The advantages of being evergreen. *Nature* 285: 1168.
- ◆ Naveh, Z. 1967. Mediterranean ecosystem and vegetation types in California and Israel. *Ecology* 48: 445-459.
- ◆ Peace, W.J.H. y Macdonald, F.D. 1981. An investigation of the leaf anatomy, foliar mineral levels, and water relations of trees of a Sarawak forest. *Biotropica* 13 (2) : 100-109.
- ◆ Pignatti, E. y Pignatti S. 1985. Mediterranean type vegetation of SW Australia, Chile and the Mediterranean Basin, a comparison. *Annali Di Botanica* 43: 227-243.
- ◆ Raven, P.H. 1973. The evolution of mediterranean floras In: Di Castri y Mooney, H.A. (eds.) *Mediterranean type ecosystems, origin and structure*. Ecological Studies No. 7, Springer-Verlag.
- ◆ Reich, P. B. 1987. Quantifying plant response to ozone: a unifying theory. *Tree Physiology* 3: 63-91.
- ◆ Rundel, P. W. 1982. Nitrogen utilization efficiencies in Mediterranean-climate shrubs of California and Chile. *Oecologia* 55: 409-413.
- ◆ Rundel, P.W. 1988. Leaf structure and nutrition in *mediterranean-climate sclerophylls* En: *Specht, R.L.(ed.) Mediterranean-Type Ecosystems, a data source book*. Tasks for vegetation science 19. Kluwer Academic publishers, Netherlands, 248 p.
- ◆ Salisbury, F. B. & Ross, C. 1994. Fisiología vegetal. Grupo Editorial Iberoamericana. México.
- ◆ S.A.S. 1995. SAS user guide for personal computers: statistics, version 6.08. SAS Institute Inc. Cary. MC, USA.
- ◆ Schlesinger, W.H. 1990. Nutrient use efficiency of woody plants on contrasting soils in the western Great Basin. *Ecology* 70: 105-113.

- ◆ Schlesinger, W.H. & Chabot, B.F. 1977. The use of water and minerals by evergreen and deciduous shrubs in okefenokee swamp. *Botanical Gazette* 138: 490-497.
- ◆ Schlesinger, W. H. & Hasey, M. M. 1981. "Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves. *Ecology* 62: 762-774.
- ◆ Small, E. 1972. Photosynthetic rates in relation to nitrogen recycling as an adaptation to nutrient deficiency in peat bog plants. *Canadian Journal of Botany* 65: 1491-1510.
- ◆ Specht, R. L. 1969. A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristic of Mediterranean type climates in France, California, and Southern Australia. *Australian Journal of Botany* 17: 277- 292.
- ◆ Specht, R. L. 1979. The sclerophyllous (Heath) vegetation of Australia: The eastern and central states. pp 125-210. In: Specht, R. L. Ed. "Heathlands and related shrublands" Descriptive studios. 2 vols. Elseivier, Amsterdam, Holanda.
- ◆ Specht, R. L. 1988. Mediterranean-type ecosystems, a data source book. Task for vegetation science 19. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 248 p.
- ◆ Specht, R. L. y Moll, E. J. 1983. Mediterranean-type Heathlands and sclerophyllous shrublands of the world: an overview. En: Kruger F. J., Mitchell, D. T., Jarvis, J.U.M. (eds) *Mediterranean type ecosystems. The role of nutrients. Ecological studies* 43. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp 41-65.
- ◆ Turner, I.M. 1994 (a). A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. *Journal of Biogeography* 21, 413-419
- ◆ Turner, I.M. 1994 (b). Sclerophylly: primarily protective?. *Functional Ecology*, 8, 669-675.
- ◆ Turner, I.M., Ong, B. L., Tan, T. W. 1995. Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malaysian heath Community. *Biotropica* 27 (1): 2-12.
- ◆ Valiente-Banuet, A., Flores-Hernández, N., Verdú, M. y Dávila, A. P. 1998. The chaparral vegetation in México under non-Mediterranean climate: convergence and Madrean-Tethyan Hypotheses reconsidered. *American Journal of Botany*. 85 (10): 1398-1408.
- ◆ Villaseñor, J. L., Dávila, A. P. y Chiang, F. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.. *Boletín de la sociedad Botánica de México* 50: 135-149.

APENDICE

Listado de las especies utilizadas del Mexical del cerro Zotoltepec, en el Valle de Tehuacán.

ANACARDIACEAE

Rhus standleyi Barkley

Rhus virens Lindh.

CELASTRACEAE

Mortonia diffusa Rose & Standl.

ERICACEAE

Comarostaphylis polifolia (Kunth) Zucc. Ex Klotzsch

FABACEAE

Calia secundiflora (Ortega) Yakovlev

FAGACEAE

Quercus sebifera Trel.

GARRYACEAE

Garrya ovata Benth.

RHAMNACEAE

Ceanothus greggi A. Gray

ROSACEAE

Cercocarpus fothersgilloides Kunth.

RUBIACEAE

Coutaportia ghiesbregthiana (Baill.) Urb.

VERBENACEAE

Citharexylum oleinum (Benth.) Moldenke