



UNIVERSIDAD VERACRUZANA

Centro de Investigaciones Tropicales

**RESPUESTAS FUNCIONALES DE ESPECIES ARBÓREAS
DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN
AMBIENTES PERTURBADOS**

TESIS

**PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRÍA EN
ECOLOGÍA TROPICAL**

PRESENTA:

ISIS IO ORTIZ VELA

DIRECTOR: DR. NOÉ VELÁZQUEZ ROSAS

RECONOCIMIENTOS

Universidad Veracruzana

Por ser el alma mater en mi formación profesional.

Centro de Investigaciones Tropicales

A los maestros que participaron y fueron la base en mi formación académica.

CONACYT

Por la beca otorgada no. 611182.

Instituto de Ecología

Por las facilidades prestadas durante el desarrollo de este trabajo.

Director

Dr. Noé Velázquez Rosas

Comité tutorial

Dr. Guillermo Ángeles Álvarez

Dr. Jorge Alejandro López Portillo Guzmán

Comité evaluador

Dr. Odilón Sánchez Sánchez

Dra. Diana Soriano Fernández

Dr. Hugo López Rosas

Dedicatoria,

Al Demiurgo.

Por segunda ocasión agradezco con acciones, más que con palabras, el cariño, apoyo, paciencia y confianza que toda mi familia de siempre (papá Eduardo y mamá Ana María y hermanos Noot, Keb y Osiris) y nueva familia (hijito Emeth y sobrinitos Balam, Maia, Luna e Isaac) me tienen y que es mutuo. Esperando que se sientan orgullosos por compartir conmigo la realización de este trabajo. Gracias.

Con el mismo sentimiento, quiero mencionar a mis amigos que me acompañaron de diferentes formas durante esta etapa. Siempre es un gusto pasar tiempo con ustedes, sobre todo yendo a trabajar a campo, Luis, Pepe, Ivonne, Iliana, Gabriela, Tania, Jesús, Daniel y Eder, pronto les devolveré el favor. A Karen, Pamela y Andrea gracias por su amistad y consejos sobre todo.

A el técnico Fernando Ortega, nuevamente muchas gracias, siempre es un gusto trabajar con usted, su conocimiento y apoyo en esta tesis ha sido realmente indispensable.

“En algún lugar, algo increíble está esperando ser conocido”. Carl Sagan

Resumen

La relevancia de los estudios sobre rasgos funcionales de las plantas está aumentando actualmente porque ayudan a entender los mecanismos de respuesta que tienen a las presiones selectivas y sus efectos en los procesos ecosistémicos. Dentro de las experiencias de restauración ecológica en los bosques mesófilo de montaña (BMM) de nuestro país, la selección de especies para la reforestación y restauración ha sido realizada generalmente en función de algún estatus de conservación, interés comercial o disponibilidad de semillas. Sin embargo, en ningún estudio se ha considerado el criterio funcional para elegirlas e introducirlas con el objetivo de acelerar los procesos de regeneración de la estructura comunitaria y de las funciones ecológicas. En esta tesis se analizaron las características morfológicas y fisiológicas que permiten a dos especies consideradas pioneras (*Hedyosmum mexicanum* y *Miconia glaberrima*) y dos tardías (*Quercus lancifolia* y *Oreomunnea mexicana*) resistir al estrés ambiental y determinar cuáles pueden ser más útiles para utilizarse en estrategias de restauración del BBM. En zonas de acahual y bosque conservado del municipio de Cinco Palos, Coatepec, Ver., se evaluó la fotosíntesis, área foliar específica, densidad, masa seca foliar y el grosor de las capas de los tejidos foliares (cutícula y epidermis adaxial, abaxial y parénquima empalizada y esponjoso), así como la tasa de crecimiento relativo (por altura, diámetro basal y cobertura) en 10 briznales entre 0.50 y 2.50m de altura, para determinar la relación que existe respecto a la variación anual de los factores ambientales (humedad relativa, temperatura y radiación fotosintéticamente activa) de las zonas. Se encontró que *Hedyosmum mexicanum* es la que tiene un mayor crecimiento en las condiciones del acahual, por lo tanto, se concluye que es la más apta para utilizarla en las actividades de restauración del BMM ya que aceleraría la regeneración de los procesos ecosistémicos, restableciendo la zona.

Contenido

Resumen.....	0
1. Introducción	4
2. Antecedentes	5
2.1 Diversidad funcional	5
2.2 Rasgos funcionales relacionados con la productividad de las plantas	6
2.3 Rasgos funcionales para la restauración.....	8
3. Justificación.....	9
4. Objetivo general	10
5. Objetivos particulares.....	10
6. Material y método	10
6.1 Sitio de muestreo.....	10
6.2 Colecta de muestras.....	12
6.3 Tasa de crecimiento relativo	13
6.4 Estructura anatómica.....	14
6.5 Medición de fotosíntesis.....	14
7. Análisis estadístico	15
8. Resultados	15
8.1 Variables microclimáticas	15
8.2 Crecimiento relativo	18
8.3 Características funcionales	25
8.4 Características anatómicas	27
8.5 Fotosíntesis.....	29
8.6 Análisis de componentes principales	30
9. Discusión.....	32
10. Conclusiones	35
11. Bibliografía	36

Índice de figuras

- Figura 1.** Ubicación del sitio de estudio, la zona conservada y el acahuil se encuentran contiguos. Localidad Cinco Palos perteneciente al municipio de Coatepec, Veracruz. 11
- Figura 2.** Sitio de estudio con dos zonas contiguas (conservada y acahuil) en el bosque mesófilo de montaña de Cinco Palos, Veracruz. 11
- Figura 3.** Valores de importancia relativa (VIR) de las especies seleccionadas en ambas zonas, densidad relativa (DR), área basal relativa (ABR) y frecuencia relativa (FR) en Cinco Palos, Coatepec, Ver. 12
- Figura 4.** Valores promedio anual de temperatura, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa por zonas (acaahuil y conservada), Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. 16
- Figura 5.** Valores promedio mensual de temperatura, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa (a, c y e, respectivamente) y coeficiente de variación de temperatura, humedad relativa (b y d respectivamente) la zonas conservada y acahuil, en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. Las letras sobre las barras indican diferencias significativas entre los meses. 17
- Figura 6.** Tasa de crecimiento relativo anual promedio (TCR) en las cuatro especies de estudio, basado entre variables estructurales, en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. Las letras sobre las barras indican diferencias significativas entre zonas. 19
- Figura 7.** Tasa de crecimiento relativo (TCR) promedio mensual por altura en las cuatro especies de estudio y en ambas zonas, en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. 22
- Figura 8.** Tasa de crecimiento relativo promedio mensual (TCR) por diámetro basal en las cuatro especies de estudio y en ambas zonas, en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. 23
- Figura 9.** Tasa de crecimiento relativo promedio mensual (TCR) por cobertura en las cuatro especies de estudio y en ambas zonas, en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. 24
- Figura 10.** Valores promedio de la densidad foliar (DF), masa seca foliar (MSF) y área foliar específica (AFE) de las cuatro especies de estudio, en el municipio de Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre especies.... 26
- Figura 11.** Valores promedio de los grosores de las capas de los tejidos foliares en las cuatro especies en ambas zonas (conservada y acahuil), presentes en la localidad de Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. Las letras sobre las barras representan diferencias significativas entre las zonas y las especies. 28
- Figura 12.** Valores promedio de todas las mediciones de fotosíntesis, en las cuatro especies en ambas zonas (conservada y acahuil) medidas en la localidad de Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. 29
- Figura 13.** Valores promedio de las mediciones de fotosíntesis realizadas cada hora aproximadamente de 8:00 – 13:00 h, en las cuatro especies en ambas zonas (conservada y acahuil) medidas en la localidad de Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. 30
- Figura 14.** Análisis de componentes principales (ACP) basado en las características anatómicas y rasgos funcionales de *H. mexicanum* (Hm), *M. glaberrima* (Mg), *O. mexicana* (Om) y *Q. lancifolia* (Ql), en las zonas de estudio conservada (C) y acahuil (A) en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. .. 31

Índice de cuadros

Cuadro 1. Resultados del análisis de varianza factorial (mes y zona) de las variables microclimáticas y del coeficiente de variación de las mismas.....	16
Cuadro 2. Resultados de <i>t</i> de Student para la tasa de crecimiento relativo de acuerdo a los valores calculados por altura, diámetro basal y cobertura de cada especie por zona.....	18
Cuadro 3. Resultados del análisis de varianza factorial (mes y zona) de las tasas de crecimiento relativo (TCR) por especie.....	21
Cuadro 4. Resultados del análisis de varianza factorial (zona y especie) de las características funcionales en las cuatro especies.....	25
Cuadro 5. Resultados del análisis de varianza factorial (zona y especie) de las características anatómicas.....	27
Cuadro 6. Resultados del análisis de varianza factorial (especies y medición) de la tasa de fotosíntesis de las cuatro especies y de ambas zonas.....	29
Cuadro 7. Eigen valores de los dos primeros componentes del análisis de componentes principales utilizando las variables anatómicas y los rasgos funcionales de las cuatro especies en ambas zonas de estudio (conservada y acáhuil).....	31

1. Introducción

Dentro del área de ecología de la restauración los estudios de rasgos funcionales de las plantas están siendo muy relevantes, porque ayudan a entender sus mecanismos de respuesta a las presiones selectivas y sus efectos en los procesos ecosistémicos (Lavorel *et al.* 1997, Weiher *et al.* 1999). Este tipo de estudios se utilizan para reconocer los cambios en la abundancia de los rasgos funcionales en ambientes contrastantes y evaluar el efecto de los factores ambientales en la composición de las comunidades vegetales, para determinar las respuestas de las plantas ante los disturbios o condiciones de estrés (McIntyre *et al.* 1995, Lavorel *et al.* 1997). Estos rasgos aportan información sobre las especies de plantas con algún grado de importancia estructural o que participe en algún proceso ecológico fundamental dentro de la sucesión, para posteriormente proponerlas como candidatas para mejorar las estrategias de restauración (Pywell *et al.* 2003).

El bosque mesófilo de montaña mantiene una gran biodiversidad y es de vital importancia por los servicios ambientales que brinda a los humanos, esta misma razón ha provocado su devastación (Challenger 1998). Los intentos para restaurar el bosque mesófilo de montaña han sido pocos y en la mayoría de los casos no se les ha dado seguimiento. Se han realizado acciones que van desde la siembra de semillas, el establecimiento de plántulas de árboles nativos, plantaciones de restauración y empíricas (arreglos de especies que favorezcan una baja competencia y un alto establecimiento) (Suárez-Guerrero 1998, Williams-Linera *et al.* 2002, Álvarez-Aquino *et al.* 2004 y Pedraza, Williams-Linera 2005). Una de las principales prácticas para la restauración del bosque de niebla se basa en la regeneración pasiva, a partir del proceso de sucesión secundaria (Álvarez-Aquino *et al.* 2007, Hamilton *et al.* 1995). Las especies de plantas que llevan a cabo este proceso, continuamente pasan por estados de selección y competencia (sobre todo por recursos como luz y agua). Sin embargo, dentro de estas prácticas de restauración no se utilizan criterios basados en estudios ecofisiológicos para determinar cuáles son los rasgos funcionales que favorecerían el establecimiento de las plantas bajo condiciones de estrés ambiental.

Los trabajos sobre los patrones de correlación de los rasgos funcionales han contribuido para identificar algunas generalidades sobre la distribución de los rasgos de las plantas a lo largo de gradientes de perturbación en la vegetación. Sin embargo, no se han obtenido respuestas constantes o específicas para determinados tipos de perturbación o factores ambientales (McIntyre *et al.* 1999), por ello es importante describir las respuestas funcionales de las plantas a diversos tipos de vegetación y estadios de sucesión. En este trabajo estudio las respuestas funcionales (morfológicas y fisiológicas) de cuatro especies arbóreas en condiciones de estrés ambiental con el propósito de obtener rasgos funcionales específicos que respondan a presiones ambientales, además de compararlas con las de una zona conservada.

2. Antecedentes

2.1 Diversidad funcional

La diversidad funcional es la gama, tipo y ámbito de los rasgos funcionales que se encuentran presentes en una comunidad (Díaz *et al.* 2007). Los rasgos funcionales determinan fuertemente el funcionamiento de los ecosistemas, ya que la disminución de la diversidad funcional podría afectar, a corto plazo, la dinámica de los recursos y a largo plazo, la estabilidad del ecosistema (Díaz y Cabido 2001). En la actualidad, el concepto de diversidad funcional ayuda a comprender los mecanismos de relación entre procesos ecosistémicos, los servicios ambientales y la biodiversidad (Díaz *et al.* 2006), ya que muchos de los servicios ambientales fundamentales para los humanos dependen de los efectos de la biodiversidad en los ecosistemas.

Los efectos de la diversidad funcional sobre el funcionamiento de los ecosistemas han sido explicados desde dos procesos principales: 1) El “efecto de selección” es cuando a mayor riqueza de especies en una comunidad, mayor es la probabilidad de que las especies con rasgos particularmente importantes puedan dominar el funcionamiento del ecosistema y 2) El “efecto de complementariedad de nicho”, a mayor diversidad, una mayor gama de rasgos funcionales estarán representados, proporcionando oportunidades para el uso más eficiente de recursos en un entorno espacial o temporalmente variable (Díaz y Cabido 2001). Un ejemplo del efecto de complementariedad de nicho es el estudio de Hooper y Vitousek (1997) donde demostraron que la composición funcional tiene un mayor efecto en los procesos de los ecosistemas, que el número de grupos funcionales presentes en las comunidades de las praderas de California. Esto indica que, para proteger los ecosistemas naturales, no solo se debe aumentar la diversidad de especies y la riqueza funcional, sino que se deben analizar las características funcionales de las especies, para mantener los procesos y servicios de los ecosistemas.

El concepto de diversidad funcional se basa en los rasgos funcionales, los cuales son definidos como caracteres morfológicos, fisiológicos o fenológicos que pueden ser medidos en un organismo, que están relacionados con un efecto sobre algún proceso ecológico y son respuesta a los factores ambientales (Díaz y Cabido 2001, Martín-López *et al.* 2007). Ejemplos de rasgos funcionales en plantas son: el tamaño de la hoja, dureza, masa seca y longevidad entre individuos de la misma especie y que se relacionan con el estado de desarrollo de los organismos (Violle *et al.* 2007, Kattge 2011). Además, los rasgos funcionales se han clasificado en: rasgos de respuesta, que son los que se asocian a las variaciones en las presiones de selección como disponibilidad de recursos, condiciones climáticas y perturbaciones; y los rasgos de efecto que determinan el impacto de las plantas sobre las funciones del ecosistema, es decir, son aquellos rasgos que pueden afectar un proceso o una propiedad ecológica (Díaz y Cabido 2001, Lavorel *et al.* 2002).

2.2 Rasgos funcionales relacionados con la productividad de las plantas

Uno de los rasgos más fáciles de medir para evaluar la capacidad de las plantas para explotar ambientes ricos y pobres en recursos es la masa seca foliar ya que refleja el rendimiento de los recursos capturados. Las hojas con bajos valores de masa seca foliar son más productivas, pero también son de corta duración y generalmente tienen mayor impacto de herbivoría, funcionando mejor en ambientes ricos en recursos. De manera contraria, con una alta masa seca foliar la productividad de la hoja disminuye, pero su tiempo de vida es más largo. Además, la masa seca foliar permite entender de qué manera las variaciones anatómicas y el tamaño de la hoja cambian la estructura foliar para la captación de luz (Wilson *et al.* 1999, Poorter *et al.* 2009).

La masa seca foliar es un rasgo clave para poder determinar las estrategias que tiene la planta para conservar los recursos y sobrevivir (Poorter *et al.* 2009). La masa seca foliar tiende a estar inversamente correlacionada con el área específica de la hoja y con el espesor de la hoja. Este rasgo funcional se relaciona negativamente con la tasa de crecimiento relativo y positivamente con la vida útil de la hoja. En igualdad de condiciones ambientales la hojarasca derivada de hojas con alta masa seca foliar tiende a descomponerse más lentamente que la proveniente de hojas con baja masa seca foliar. Las hojas con alta masa seca foliar tienden a ser más duras y por lo tanto más resistentes a daños físicos (por ejemplo, a granizadas, vientos fuertes y a herbívora) que las hojas con baja masa seca foliar. Además, la masa seca foliar se encuentra asociada al aumento de la productividad en ambientes altamente perturbados u oligotróficos (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

En un meta-análisis, Niinemets y Tenhunen (1997) analizaron los componentes de la masa seca foliar por área (volumen y densidad) para determinar cómo alteran la capacidad fotosintética de la hoja en especies leñosas. Encontraron que la morfología de la hoja es más plástica que la química foliar y las tasas de asimilación, ya que la capacidad de asimilación de la hoja por unidad de área aumentó a la par con la masa foliar por unidad de área, el espesor y la densidad (Niinemets y Tenhunen 1997). Sin embargo, en las hojas con mayor densidad los compuestos fotosintéticos se utilizaron con menor eficacia. Contrariamente, la capacidad fotosintética por unidad de masa seca está correlacionada negativamente con la asimilación fotosintética foliar por unidad de área, la densidad y el espesor de la lámina foliar. Las mediciones del nitrógeno de la hoja y los datos de composición de los tejidos indican que la relación negativa entre la densidad y la capacidad de asimilación foliar por unidad de área es debida a las correlaciones negativas entre la densidad y el nitrógeno por unidad de masa seca (Poorter *et al.* 2009). Esto se debe a que la fracción volumétrica del espacio de aire interno de la hoja y la fracción simplásica de la hoja se reducen y el aumento de la densidad de la hoja produce la disminución de la asimilación de compuestos y extensas modificaciones en la anatomía de la hoja, que pueden resultar en aumentos en la resistencia a la transferencia intercelular de CO₂ (Niinemets

1999). Las hojas densas estructuralmente son más fuertes y duraderas. Una mayor densidad en la hoja proporciona defensas contra patógenos, herbívoros o daño físico causados por factores abióticos. Además de que desempeña un papel importante en el almacenamiento de carbono en el suelo debido a la hojarasca (Cornelissen *et al.* 2003).

También se ha determinado que las hojas con menos masa foliar por unidad de área tienen mayor capacidad fotosintética (Niinemets 1999), además tienen concentraciones más altas de nitrógeno, lo cual es constante en la mayoría de las especies con esta característica (Reich *et al.* 1997). Una mayor cantidad de N significa una alta concentración de Rubisco y otras proteínas fotosintéticas (Lambers *et al.* 1998). Las especies con caracteres inversos, es decir, menor cantidad de nitrógeno en hojas con alta masa foliar por unidad de área se debe al aumento de la cantidad de fibras, pared celular, etc., reduciendo espacios para el mesófilo, que es rico en N (Westoby *et al.* 2002). Además, las hojas con menos masa foliar por unidad de área, mayor capacidad fotosintética y mayor concentración de N tienen distancias de difusión más cortos de los estomas a los cloroplastos (Parkhurst 1994).

El grosor de la hoja está relacionado con las estrategias para adquirir y usar los recursos. La cantidad de luz que absorbe la hoja y la difusión del CO₂ a través de sus tejidos dependen parcialmente del espesor de la lámina foliar (Agusti *et al.* 1994). La tasa fotosintética se relaciona negativamente con el grosor de la hoja (Garnier *et al.* 1999), al igual que con la tasa de crecimiento (Poorter *et al.* 1990). También se ha encontrado que es más costoso para la planta construir hojas gruesas, pero esto aumenta el tiempo de vida de las láminas foliares (Mediavilla *et al.* 2001, Westoby *et al.* 2002). Por tanto, el grosor de la hoja a menudo se utiliza como una herramienta para detectar y/o sembrar las especies que sirvan para aumentar la productividad (siendo las hojas más delgadas las que mayor productividad aportan) (White y Montes-R 2005) y el rendimiento ecológico (e. g. activando el reciclamiento de nutrientes) (Witkowski *et al.* 1991, Díaz *et al.* 2004).

En las hojas nuevas, el grosor queda establecido en una fase de rápido engrosamiento (Maksymowych 1973). Sin embargo, se ha observado que el grosor de la hoja puede aumentar moderadamente con cambios bruscos en las temperaturas bajas, niveles muy altos de irradiación, déficit de agua y estrés por salinidad (Rawson *et al.* 1987, Nobel 1991, Evans y Poorter 2001). Esto sugiere que las hojas siguen engrosando conforme envejecen (Gausman *et al.* 1971). Además de que el contenido de agua de la hoja tiene una gran influencia sobre el grosor de la misma, por ello se ha sugerido realizar las mediciones antes del amanecer, cuando las hojas son más turgentes (White y Montes-R 2005).

Otro rasgo muy utilizado es la tasa de crecimiento relativo (TCR), la cual se define como la diferencia entre el incremento de biomasa inicial por unidad de tiempo y la biomasa final. Este rasgo puede separar en varios componentes, generalmente el más importante es el área foliar específica, explicando el 80% de la variación en el crecimiento, tanto para las

herbáceas (Poorter *et al.* 1990, Garnier 1992, Lambers y Poorter 1992, Garnier y Laurent 1994), como para las leñosas (Reich *et al.* 1992, Villar 2004). Sin embargo, existen otros factores que influencian la TCR en gran medida como: la distribución de la biomasa en los diferentes órganos, la tasa de fotosíntesis y la respiración, así como la composición química de la hoja (Villar 2004).

2.3 Rasgos funcionales para la restauración

Los estudios de los rasgos funcionales tienen como finalidad aportar información sobre las características de las especies de plantas pioneras y colonizadoras que participan en la regeneración natural de los ecosistemas y así, posteriormente poder proponerlas para el mejoramiento y aceleración de las prácticas de restauración (Pywell *et al.* 2003). Las especies pioneras o que inician los procesos de regeneración en las zonas perturbadas, se enfrentan a condiciones drásticas en comparación con las especies que se encuentran en el interior del bosque, por ejemplo, temperaturas más altas, mayor luminosidad y menos humedad (Williams-Linera *et al.* 1998, Hobbs y Norton 2004). Por lo tanto, deben contar con rasgos funcionales que les permita aumentar su capacidad para competir con especies dominantes de ambientes alterados (Oosterhoorn y Kappelle 2000, Vargas-Ríos 1997, Lavorel *et al.* 1997).

En las prácticas de restauración existen pocos datos de la influencia de los rasgos funcionales sobre las capacidades de desarrollo de las especies competitivas y colonizadoras. Por ejemplo, los rasgos que podrían ser ventajosos en ambientes con alta disponibilidad de nutrientes (e.g. crecimiento relativo alto) pueden ser una desventaja en zonas oligotróficas. Estas dependencias entre las características de las plantas y las de los sitios, se pueden predecir en las relaciones de los rasgos con el medio y pueden tener consecuencias potencialmente importantes para el éxito de la restauración (Pywell *et al.* 2003). Las mediciones de los rasgos funcionales de las especies pioneras servirían como una herramienta para seleccionar a las que tengan mejores respuestas y favorezcan la recuperación de los procesos ecosistémicos (Lavorel *et al.* 1997).

En las prácticas de restauración es común usar la tasa de crecimiento relativo (TCR), ya que en los cultivos de plantas de los viveros se suelen seleccionar las plantas con mejor crecimiento aparente, es decir, se eligen las semillas de las plantas con mejor crecimiento pues esto ayuda a establecer la calidad de la planta, dándole mayores probabilidades de adaptación al microclima de la zona a restaurar (Villar-Salvador 2003). Sin embargo, las especies manejadas en los viveros por lo regular son seleccionadas por tener algún valor económico o social y no de acuerdo a los rasgos funcionales que les ayuden a garantizar su crecimiento de acuerdo con las variables ambientales de las zonas a restaurar.

Existen varios estudios en los que se comparan diferentes estrategias sobre la elección y la implantación en campo de plántulas provenientes de viveros. Por ejemplo, Navarro *et al.* (2006) realizó una revisión sobre las prácticas de establecimiento de plántulas en ambientes mediterráneos y menciona que se prefieren las plántulas de menor tamaño para estos climas, ya que necesitan menos agua para subsistir, haciéndolas más resistentes durante las primeras sequías después de la replantación. Sin embargo, se ha demostrado que las plántulas más grandes tienen mayor probabilidad de sobrevivir. También las concentraciones de algunos compuestos químicos como nitrógeno y potasio al trasplantar, influyen en la supervivencia de los brizales (Navarro *et al.* 2006). Otra práctica común, es el endurecimiento de la planta en vivero sometiéndola a condiciones de estrés hídrico o nutricional durante su cultivo, para acondicionarla antes del trasplante, aunque de igual manera se ha encontrado que las plántulas mejor fertilizadas y con mejor crecimiento tienen mayor supervivencia (Villar *et al.* 2004).

Con base en la literatura señalada anteriormente se puede observar que los métodos de selección de especies para la restauración son un tanto subjetivos, principalmente debido a motivos de interés comercial y de disponibilidad de especies. Es por eso que es necesario incrementar los estudios sobre rasgos funcionales y así poder disponer de información contundente sobre las respuestas de las especies a seleccionar y poder asegurar la proliferación de las plantaciones para una buena y rápida restauración del bosque mesófilo de montaña, y así poder seguir disponiendo de los servicios ambientales vitales que nos brinda.

3. Justificación

Dentro de las experiencias de restauración ecológica en los bosques mesófilos de México (e. g. Álvarez-Aquino *et al.* 2005) no se ha considerado el criterio funcional para seleccionar especies e introducirlas con el objetivo de acelerar los procesos de regeneración de la estructura comunitaria y de las funciones ecológicas. Para poder entender las funciones de las especies en los procesos ecosistémicos es necesario conocer sus respuestas funcionales ante los factores ambientales, de manera particular a factores estresantes que limiten su establecimiento y desarrollo. En esta tesis se pretende analizar los rasgos funcionales que permiten a *Hedyosmum mexicanum* Cordem., *Quercus lancifolia* Schlld. y Cham., *Oreomunnea mexicana* Standl. y *Miconia glaberrima* (Schlld.) Naudin., resistir a condiciones de estrés ambiental (temperatura, luz y humedad) y determinar cuáles de estas especies pueden ser más útiles para utilizarse en estrategias de restauración ecológica en el bosque mesófilo de montaña.

4. Objetivo general

- Determinar las respuestas funcionales de *Hedyosmum mexicanum* Cordem., *Miconia glaberrima* (Schltdl.) Naudin, *Oreomunnea mexicana* Standl., y *Quercus lancifolia* Schldl. y Cham., para crecer en áreas perturbadas de bosque mesófilo de montaña y poder sugerir criterios de selección de especies para la restauración ecológica del bosque mesófilo de montaña.

5. Objetivos particulares

1. Evaluar la radiación fotosintéticamente activa, temperatura y humedad relativa de las zonas de estudio con diferentes fases sucesionales.
2. Determinar los caracteres funcionales foliares en las cuatro especies de estudio.
3. Determinar el crecimiento relativo de las especies en las dos zonas de estudio.
4. Evaluar la tasa de fotosíntesis.
5. Relacionar las respuestas funcionales de las plantas con la variación ambiental.

6. Material y método

6.1 Sitio de muestreo

El sitio de muestreo está ubicado en la población de Cinco Palos, Coatepec. En este sitio ya existen estudios estructurales que determinan la importancia relativa de las especies de estudio (Velázquez-Escamilla 2015). El sitio de estudio, tiene dos zonas con fases sucesionales contiguas, un acahual y un bosque conservado (Fig. 2). En ambas zonas (acahual y conservada) se seleccionaron individuos juveniles de las especies arbóreas *H. mexicanum*, *Q. lancifolia*, *O. mexicana* y *M. glaberrima*.

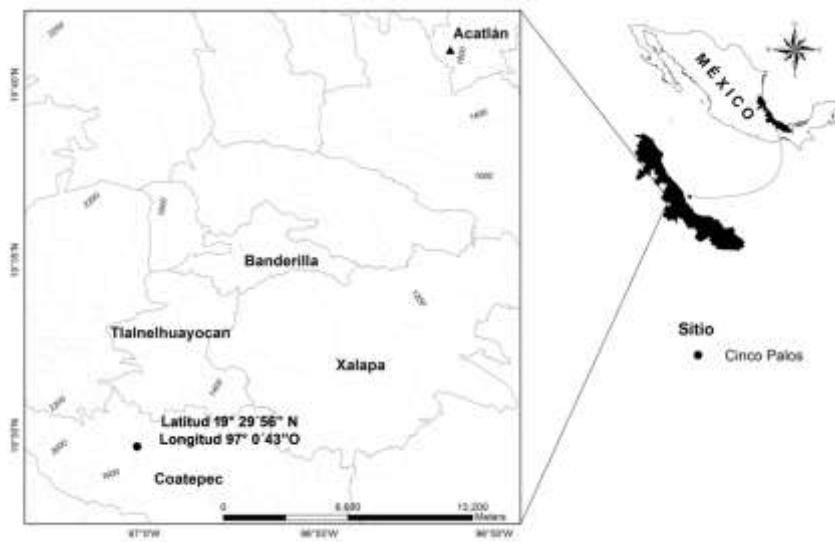


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio, la zona conservada y el acahual se encuentran contiguos. Localidad Cinco Palos perteneciente al municipio de Coatepec, Veracruz.



Figura 2. Sitio de estudio con dos zonas contiguas (conservada y acahual) en el bosque mesófilo de montaña de Cinco Palos, Veracruz.

La selección de especies para este estudio se realizó a partir de los valores de importancia relativa que presentaban las especies en ambas zonas (acahual y conservada, de acuerdo con Velázquez-Escamilla 2016, Fig. 3).

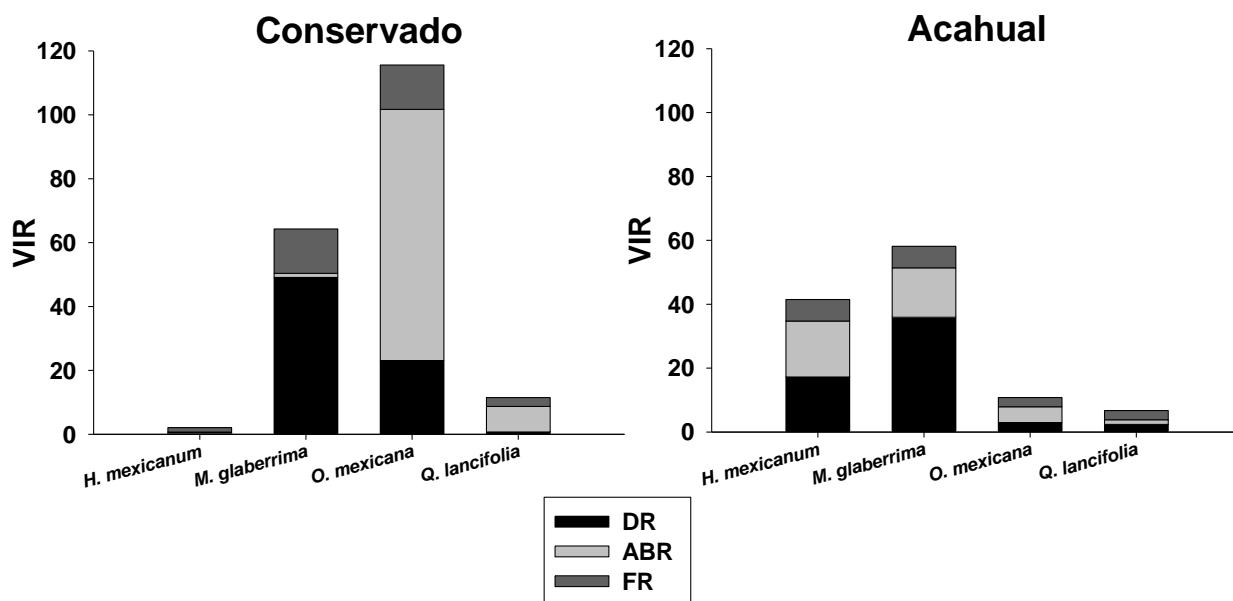


Figura 3. Valores de importancia relativa (VIR) de las especies seleccionadas en ambas zonas, densidad relativa (DR), área basal relativa (ABR) y frecuencia relativa (FR) en Cinco Palos, Coatepec, Ver.

6.2 Colecta de muestras

De cada una de las cuatro especies (*H. mexicanum*, *M. glaberrima*, *O. mexicana* y *Q. lancifolia*) se seleccionaron 10 árboles juveniles, los cuales debían tener una altura entre 0.50 y 2.50 m. A éstos se les midió el área de la copa, el área basal y la altura, esto con el fin de monitorear su crecimiento mensualmente durante un año (enero a diciembre del 2016).

De los 10 individuos seleccionados, en cinco se colectaron muestras foliares. Se obtuvieron, 10 hojas (dos de cada individuo) completamente desarrolladas, con mayor exposición al sol (fotosintéticamente activas) completamente expandidas, sin daños aparentes por herbivoría o por enfermedades. En todas las especies se colectaron las hojas ubicadas en la tercera posición de la parte apical de las ramas. Se colocaron en bolsas sellables y se transportaron en una hielera para evitar su deshidratación. Para los análisis anatómicos se colectaron tres hojas de tres individuos por especie, estas hojas fueron fijadas en FAA (Formaldehído, Alcohol y Ácido acético 10%:50%:5% + 35% agua).

A las hojas colectadas para los análisis de las rasgos funcionales, unas horas después en el laboratorio, a las hojas se les midió el área foliar con ayuda de un medidor de área foliar (Medidor Láser Portátil de Área Foliar CI-202), el grosor con un micrómetro y posteriormente se prensaron y secaron durante 72 horas en un horno a 70 °C. Además, para determinar su peso seco se utilizó una balanza analítica (220 g/0.1 mg). Estas mediciones de las muestras foliares, sirvieron para calcular el área foliar específica (m/kg), la masa seca foliar (g/m²) y la densidad de la hoja (g/cm³), de acuerdo con los métodos estandarizados de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013).

En cada zona se colocaron dos sensores de temperatura y humedad relativa (U23-001, HOBO, ONSET). Las mediciones de la radiación fotosintéticamente activa se realizaron con ayuda de un medidor cuántico (Apogee, APG-MQ-100) cada hora, colocándolo cerca de la hoja en la que se midió la tasa fotosintética (ver sección 6.5). Además, se hicieron mediciones mensuales de PAR.

6.3 Tasa de crecimiento relativo

Mensualmente se hicieron mediciones del área de la copa, el diámetro basal y la altura de los diez juveniles marcados de cada especie, en ambas zonas (acahual y conservada) para poder calcular la tasa de crecimiento relativo (TCR) por cada variable, con la siguiente formula:

$$TCR = \frac{M2 - M1}{t2 - t1}$$

Dónde:

TCR: Tasa de crecimiento relativa (por altura, diámetro basal o cobertura)

M1: medición inicial (mm, m y m²)

M2: medición final (mm, m y m²)

t1: tiempo inicial (días)

t2: tiempo final (días)

Debido a que las zonas son utilizadas como senderos para acceder a las comunidades aledañas, aunque en un principio fueron marcados 10 individuos de cada especie y en cada zona, en el transcurso del tiempo se fueron perdiendo algunos de ellos (regularmente cortados por los pobladores). Por ello, el número total de individuos utilizados para medir el crecimiento relativo quedó integrado de la siguiente forma: 5 en el acahual y 5 en el bosque conservado para *M. glaberrima*, 7 en el acahual y 5 en el conservado para *H.*

mexicanum, 5 en el acahuil y 7 en el conservado para *O. mexicana* y 5 en el acahuil y 6 en el conservado para *Q. lancifolia*.

6.4 Estructura anatómica

De las hojas colectadas en fresco para los análisis anatómicos, se utilizaron las tres hojas de cada especie y de cada zona. Posteriormente con una navaja se cortaron tres secciones de la parte media de cada hoja de aproximadamente 1 cm² (una del margen izquierdo, otra del margen derecho y de la nervadura central) y se continuaron preservando en FAA (Formaldehído Alcohol Ácido acético 10%:50%:5% + 35% agua). Estas secciones fueron incluidas en parafina para luego ser cortadas transversalmente con ayuda del micrótomo manual (Leica RM2125 RTS) con un grosor de 12µm. Posteriormente, se desparafinaron los cortes en xileno y alcohol (alcohol absoluto, 96, 90, 80, 70, 50 y 30%) para poder teñirlas con azul de toluidina y safra-blue. El exceso de colorante se eliminó según las técnicas modificadas por Sandoval (2005). Por último, se montaron con resina en portaobjetos para su observación al microscopio. Con ayuda de un microscopio óptico (Nikon Eclipse E-600) y una cámara (Nikon Coolpix 950 de 2.11 MP) adaptada se fotografiaron dos campos de cada sección de la hoja (bordes y nervadura central), cubriendo todo el grosor de la hoja, posteriormente se midió el grosor de las capas de los tejidos foliares con ayuda del programa en línea ImageJ. Las capas de los tejidos foliares medidos son el Grosor de la hoja (GH), cutícula abaxial (CAb), epidermis abaxial (EAb), parénquima esponjoso (PEs), parénquima empalizada (PEm), epidermis adaxial (EAd) y cutícula adaxial (CAd) de la hoja en los seis campos micro fotografiados de cada muestra foliar.

6.5 Medición de fotosíntesis

La tasa fotosintética se midió *in situ* con un medidor de intercambio de gases portátil (CI-340, CID Bio-Science). Se eligieron tres individuos de *O. mexicana* y tres de *Q. lancifolia*; mientras que de *M. glaberrima* y *H. mexicanum* solo dos individuos de cada especie y en cada zona. En cada individuo se seleccionaron tres hojas completamente desarrolladas, con mayor exposición al sol (fotosintéticamente activas) completamente expandidas, sin daños aparentes por herbivoría o por enfermedades. Las mediciones se realizaron cada hora a partir de las 8:00 h hasta las 13:00 h (desde el amanecer al medio día que es cuando hay mayor incidencia solar), durante un día por especie y en cada zona de estudio. Estas mediciones se hicieron del 25 de octubre y 14 de noviembre del 2016.

7. Análisis estadístico

Los promedios de las variables morfológicas y funcionales fueron comparados entre zonas y especies mediante un análisis de varianza factorial, previamente se confirmó que las variables se distribuyeran de manera normal con la prueba de Shapiro-Wilk. En los casos en donde se registraron diferencias significativas entre promedios se realizó una prueba pareada de Tukey (Zar 1998). En las tasas de crecimiento relativo se realizó una t de Student. Finalmente se realizó un análisis de componentes principales con las características anatómicas y los rasgos funcionales por especie. Todos los análisis fueron realizados con el programa JMP (8.02, SAS Institute).

8. Resultados

8.1 Variables microclimáticas

Los promedios anuales de temperatura y de humedad relativa no mostraron diferencias significativas entre zonas; mientras que, los promedios más altos para radiación fotosintéticamente activa se registraron en el acahual (Fig. 4).

Los valores de temperatura mostraron diferencias significativas por zona y por mes (cuadro 1 y figuras 5a). La zona de acahual tiene temperaturas más altas que la conservada y en ambas zonas los meses con temperaturas más altas son de mayo a agosto (Fig. 5a). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre las zonas por mes, por lo cual se decidió, calcular el coeficiente de variación. En este se observa que solo se presentan diferencias significativas por mes pero no difieren entre zonas, ni por zona por mes (cuadro 1). Se observa que los meses más fríos (enero y febrero) son los meses donde la temperatura diaria es más oscilante y el mes de mayo que es el más caluroso, tiene la temperatura más constante durante los días (Fig. 5b).

Los datos promediados de humedad relativa mostraron diferencias significativas en todos los casos (Cuadro 1). La zona de acahual es más húmeda que la conservada (Fig. 4). Los meses con menor humedad relativa son de febrero a mayo, mientras que los meses más húmedos son de septiembre a diciembre (Fig. 5c). El coeficiente de variación de esta variable muestra que los meses de lluvias (septiembre a diciembre) mantienen la humedad más constante durante los días del mes, mientras que el mes más seco (marzo), es el que tiene la mayor oscilación de la humedad durante los días del mes en ambos sitios (Fig. 5d).

La radiación fotosintéticamente activa presentó diferencias significativas por zona y por mes (Cuadro 1). La zona de acahual es la que tiene mayor incidencia solar, marzo es el mes con mayor radiación fotosintéticamente activa y mayor diferencia de luz entre zonas (Fig.

5e). Debido a que solo se tomó una medida de luz por mes, no se pudo calcular el coeficiente de variación.

Cuadro 1. Resultados del análisis de varianza factorial (mes y zona) de las variables microclimáticas y del coeficiente de variación de las mismas.

Variable	Zona			Mes			Zona x mes		
	F	df	P	F	df	P	F	df	P
Temperatura	15.80	1	<0.0001	2827.32	11	<0.0001	1.56	11	0.1018
Humedad relativa	104.06	1	<0.0001	750.20	11	<0.0001	19.42	11	<0.0001
C.V. temperatura	1.33	1	0.2476	10.79	11	<0.0001	0.64	11	0.7914
C.V. humedad relativa	14.67	1	0.0001	17.10	11	<0.0001	0.87	11	0.5694
Radiación fotosintéticamente activa	12.27	1	0.0005	5.40	9	<0.0001	1.82	9	0.0622

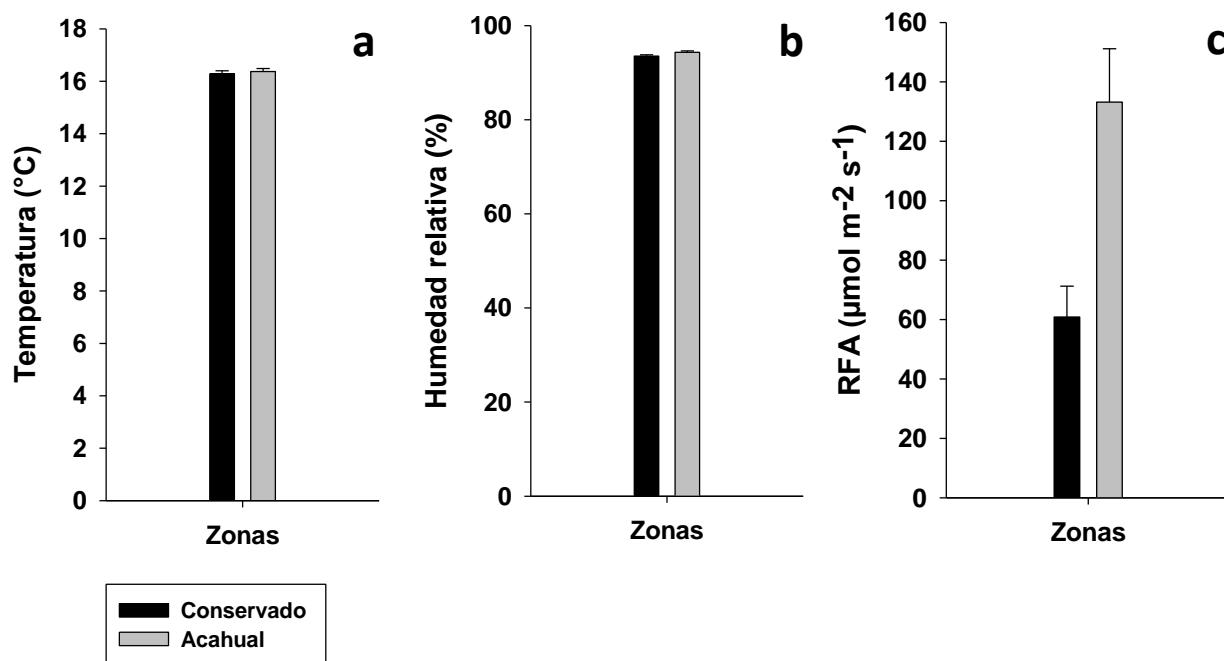


Figura 4. Valores promedio anual de temperatura, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa por zonas (acahual y conservada), Cinco Palos, Coatepec, Veracruz.

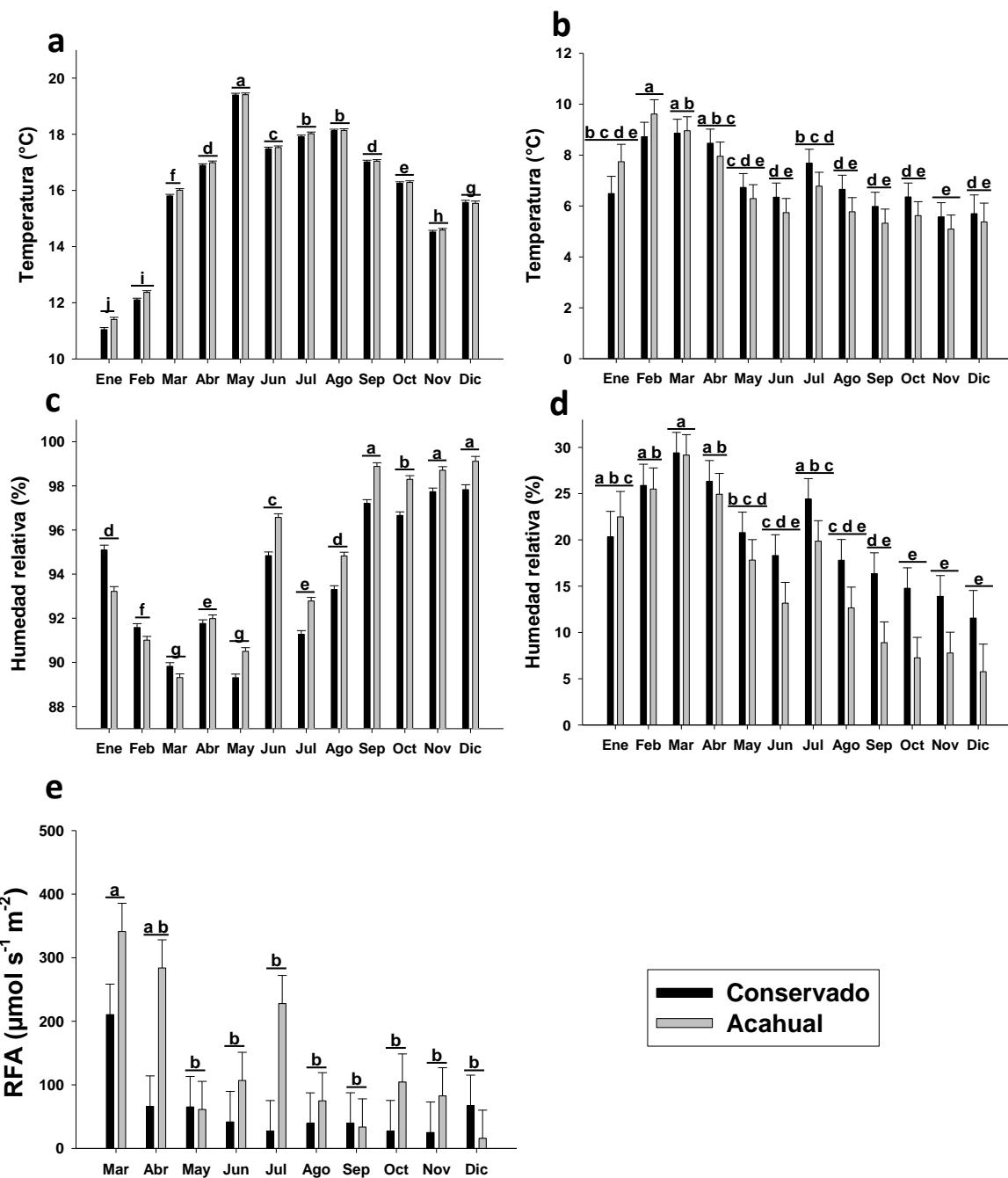


Figura 5. Valores promedio mensual de temperatura, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa (a, c y e, respectivamente) y coeficiente de variación de temperatura, humedad relativa (b y d respectivamente) en la zona conservada y el acahuil, en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. Las letras sobre las barras indican diferencias significativas entre los meses.

8.2 Crecimiento relativo

En los promedios anuales del crecimiento relativo sólo se encontraron diferencias significativas en la TCR por altura y por diámetro basal en *H. mexicanum* por zona (Cuadro 2, Fig. 6a y 6b).

Cuadro 2. Resultados de *t* de Student para la tasa de crecimiento relativo de acuerdo a los valores calculados por altura, diámetro basal y cobertura de cada especie por zona.

Especies	TCR por altura			TCR por diámetro basal			TCR por cobertura		
	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
<i>Hedyosmum mexicanum</i>	0.02	9.7	0.01	0.10	10.85	0.05	0.33	8.97	0.16
<i>Miconia glaberrima</i>	0.64	5.11	0.32	0.92	6.55	0.53	0.13	5.95	0.06
<i>Oreomunnea mexicana</i>	0.47	4.82	0.76	0.82	9.87	0.41	0.17	9.55	0.91
<i>Quercus lancifolia</i>	0.57	8.53	0.71	0.60	4.51	0.30	0.96	8.07	0.48

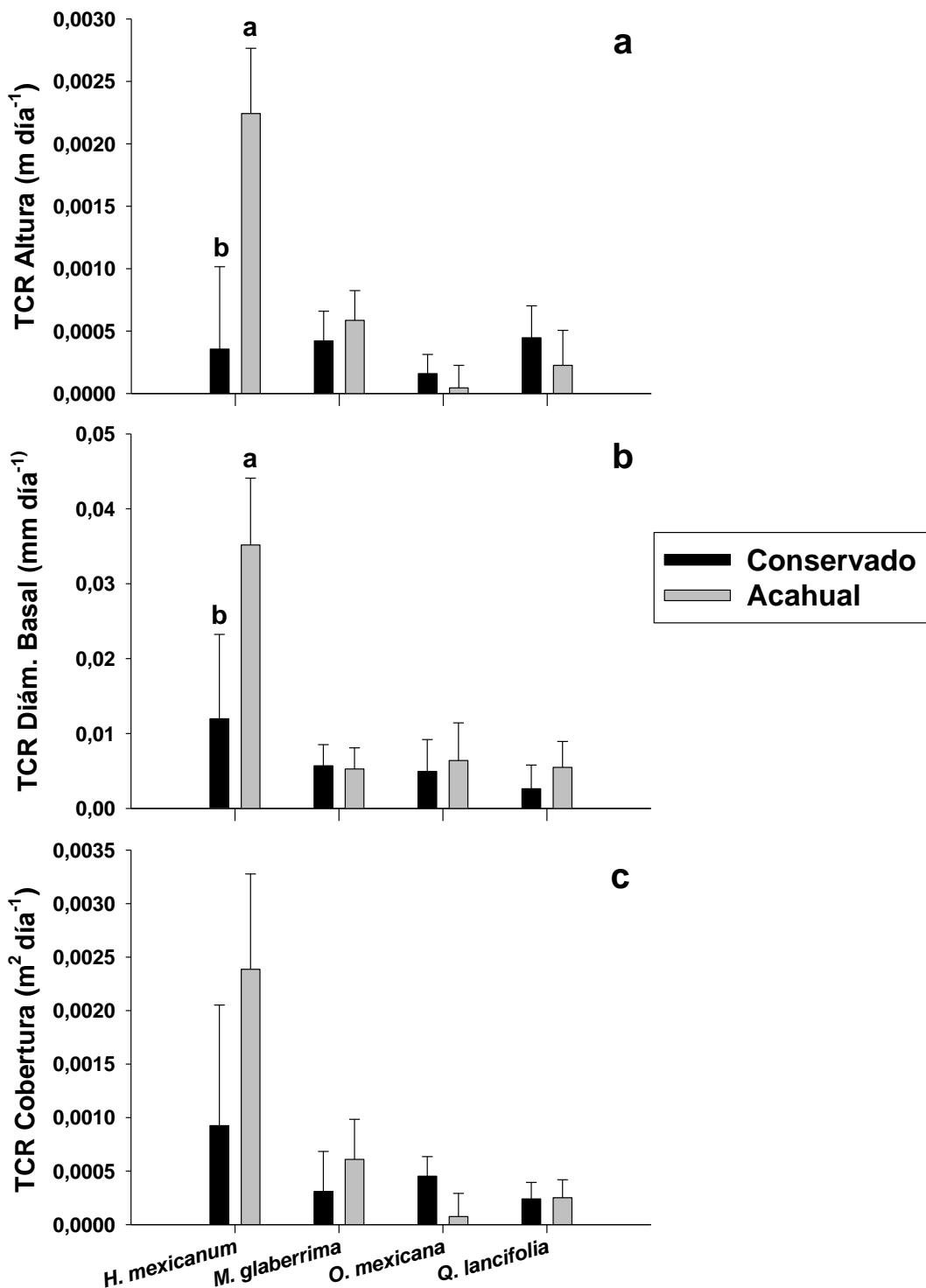


Figura 6. Tasa de crecimiento relativo anual promedio (TCR) en las cuatro especies de estudio, basado entre variables estructurales, en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. Las letras sobre las barras indican diferencias significativas entre zonas.

En las figuras 7, 8 y 9 se muestran los datos mensuales de las TCR por altura, diámetro basal y cobertura de las cuatro especies. Se encontraron diferencias significativas entre zonas, pero no se observaron diferencias entre meses, ni entre zona por mes en ninguna de las especies (Cuadro 3). En crecimiento por altura se puede apreciar que *H. mexicanum* y *O. mexicana* tienen diferencias significativas, los valores de mayor crecimiento se registraron en febrero, julio y diciembre, para ambas especies. En *H. mexicanum* los individuos del acahuil tuvieron el mayor crecimiento y en *O. mexicana* los de la zona conservada (Fig. 7a y c).

En la TCR por diámetro basal solo se observaron diferencias significativas por zona en *H. mexicanum*, *O. mexicana* y en *Q. lancifolia* (Cuadro 3). *H. mexicanum* tuvo cambios temporales, durante enero y febrero los valores de la zona conservada fueron más altos y durante abril, agosto y diciembre el incremento del diámetro fue mayor para los individuos del acahuil (Fig. 8a). En *O. mexicana* solo los individuos del acahuil lograron engrosar su tallo durante los meses de marzo, julio y noviembre (Fig. 8c). En *Q. lancifolia* el mayor incremento de diámetro se registró en agosto en los individuos del acahuil (Fig. 8d). En tres de las especies se observó una reducción del grosor durante el mes de febrero y en *H. mexicanum* ocurrió en marzo. En *H. mexicanum* y *M. glaberrima* este decremento se observó solo en el acahuil, mientras que en *O. mexicana* y *Q. lancifolia* en ambas zonas (Fig. 8a, b, c y d).

La TCR por cobertura tuvo diferencias significativas entre zonas en *H. mexicanum* y en *O. mexicana* (Cuadro 3) Los individuos del acahuil de *H. mexicanum* tuvieron mayor variación de cobertura durante el año, aumentando de tamaño en cinco meses (abril, julio, septiembre, noviembre y diciembre), pero durante febrero y agosto la cobertura decreció. Para los individuos de la zona conservada el mayor aumento de la cobertura se observó en enero y el decremento más notable en octubre (Fig. 9a). Los ejemplares de *O. mexicana* de la zona conservada no modificaron el área de su copa durante todo el año, los del acahuil aumentaron en abril y julio y disminuyeron en septiembre y noviembre (Fig. 9c).

Cuadro 3. Resultados del análisis de varianza factorial (mes y zona) de las tasas de crecimiento relativo (TCR) por especie.

Especie	TCR por altura			TCR por diámetro basal			TCR por cobertura			
	Zona (df=1)	Mes (df=12)	Zona x mes (df=12)	Zona (df=1)	Mes (df=12)	Zona x mes (df=12)	Zona (df=1)	Mes (df=12)	Zona x mes (df=12)	
<i>Hedyosmum mexicanum</i>	F	131.3066	1.0335	0.6699	103.1582	1.2484	0.6244	18.3493	0.9653	0.4361
	P	<0.0001	0.4216	0.7780	<0.0001	0.2561	0.8189	<0.0001	0.4848	0.9465
<i>Miconia glaberrima</i>	F	0.0109	0.3472	0.0963	0.5326	0.2943	0.0957	0.7389	0.8626	0.5836
	P	0.9170	0.9779	1.000	0.4672	0.9891	1.0000	0.3920	0.5867	0.8510
<i>Oreomunnea mexicana</i>	F	17.5054	0.3029	0.0743	28.9801	0.7040	0.1845	50.4752	0.6511	0.3307
	P	<0.0001	0.9880	1.0000	<0.0001	0.7453	0.9988	<0.0001	0.7948	0.9824
<i>Quercus lancifolia</i>	F	2.6348	0.3108	0.0982	65.9787	0.5921	0.3087	0.1957	0.8570	0.7772
	P	0.1072	0.9864	1.0000	<0.0001	0.8449	0.9868	0.6591	0.5921	0.6727

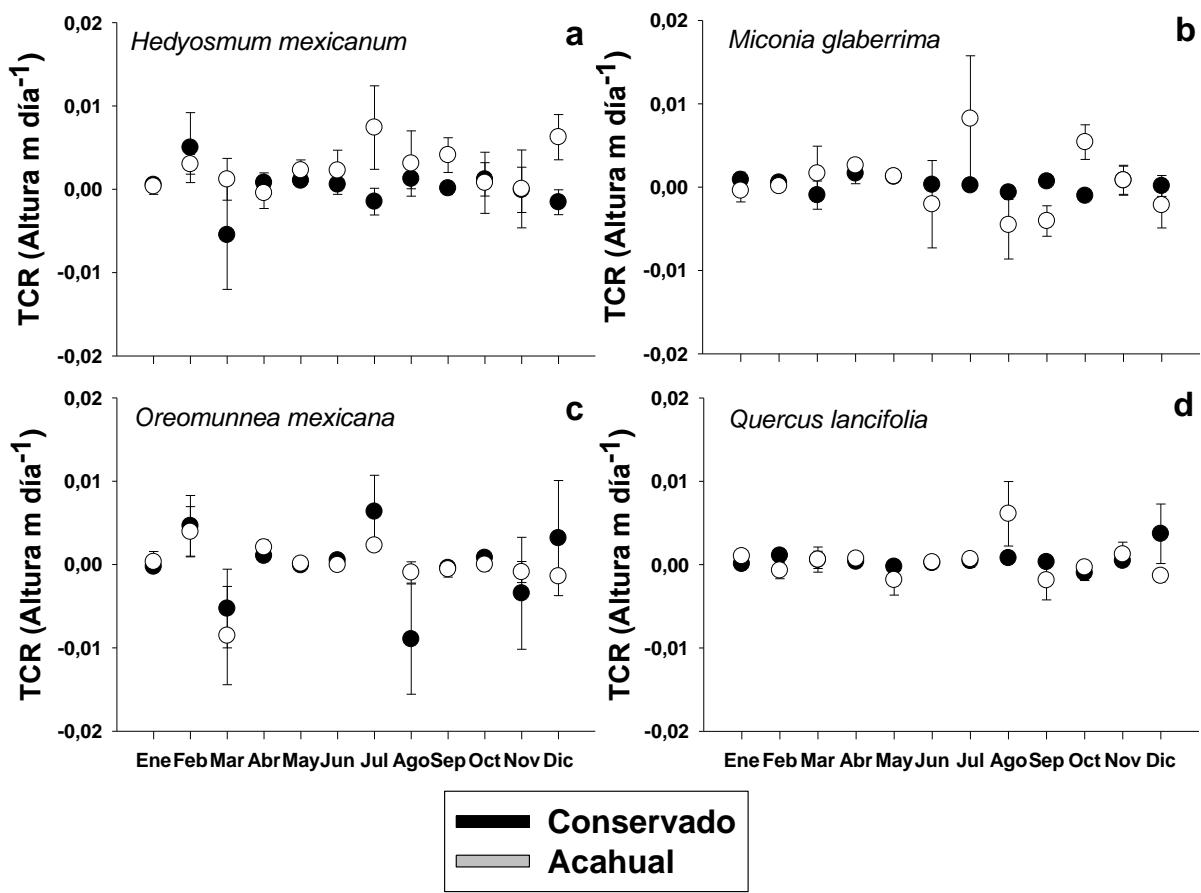


Figura 7. Tasa de crecimiento relativo (TCR) promedio mensual por altura en las cuatro especies de estudio y en ambas zonas, en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz.

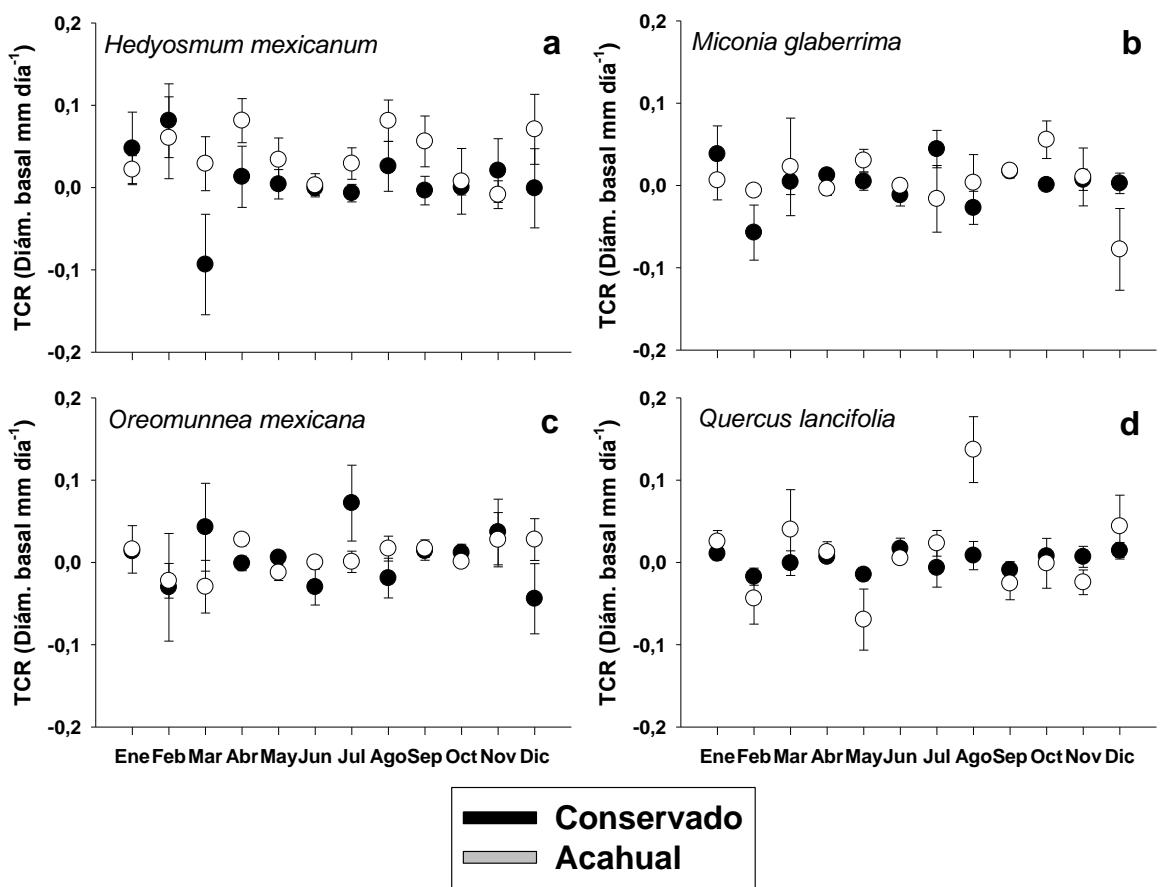
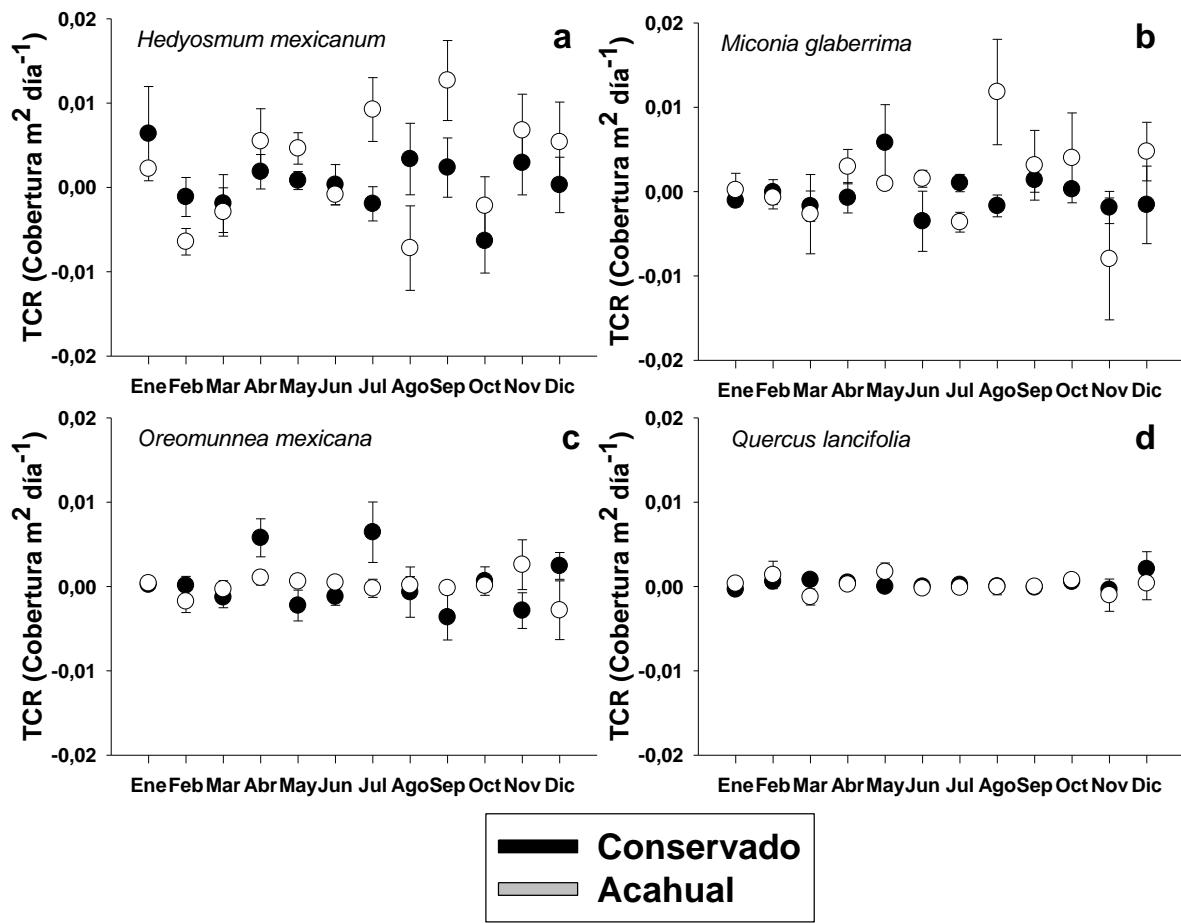


Figura 8. Tasa de crecimiento relativo promedio mensual (TCR) por diámetro basal en las cuatro especies de estudio y en ambas zonas, en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz.



8.3 Características funcionales

En la figura 10 se observa que la masa seca foliar y el área foliar específica presentan diferencias significativas entre zonas (Cuadro 4) de manera inversa, ya que el aumento de la masa seca foliar se da en el acahual y el del área foliar específica en la zona conservada para todas las especies (Fig. 10). Los tres rasgos funcionales tuvieron diferencias significativas entre especies (Cuadro 4). En la densidad foliar los valores son más altos en *Q. lancifolia* y *H. mexicanum* presenta los valores más bajos (Fig. 10a). En la masa seca foliar se presenta la misma tendencia que el caso anterior (Fig. 10b) y para el área foliar específica la tendencia es inversa (Fig. 10c). El área foliar específica es el único rasgo que presentó diferencias significativas entre zona por especie (Cuadro 4) En ambas zonas la tendencia es igual con respecto a la especie, los valores más altos los tiene *H. mexicanum* y los más bajos *Q. lancifolia* (Fig. 10c).

Cuadro 4. Resultados del análisis de varianza factorial (zona y especie) de las características funcionales en las cuatro especies.

Variables		Zona (df=1)	Especie (df=3)	Zona x especie (df=3)
<i>Densidad foliar</i>	<i>F</i>	0.8008	70.7605	1.3850
	<i>P</i>	0.3714	<0.0001	0.2069
<i>Masa seca foliar</i>	<i>F</i>	14.4446	34.2926	0.5557
	<i>P</i>	0.0002	<0.0001	0.6446
<i>Área foliar específica</i>	<i>F</i>	144.3038	242.8693	16.0981
	<i>P</i>	<0.0001	<0.0001	<0.0001

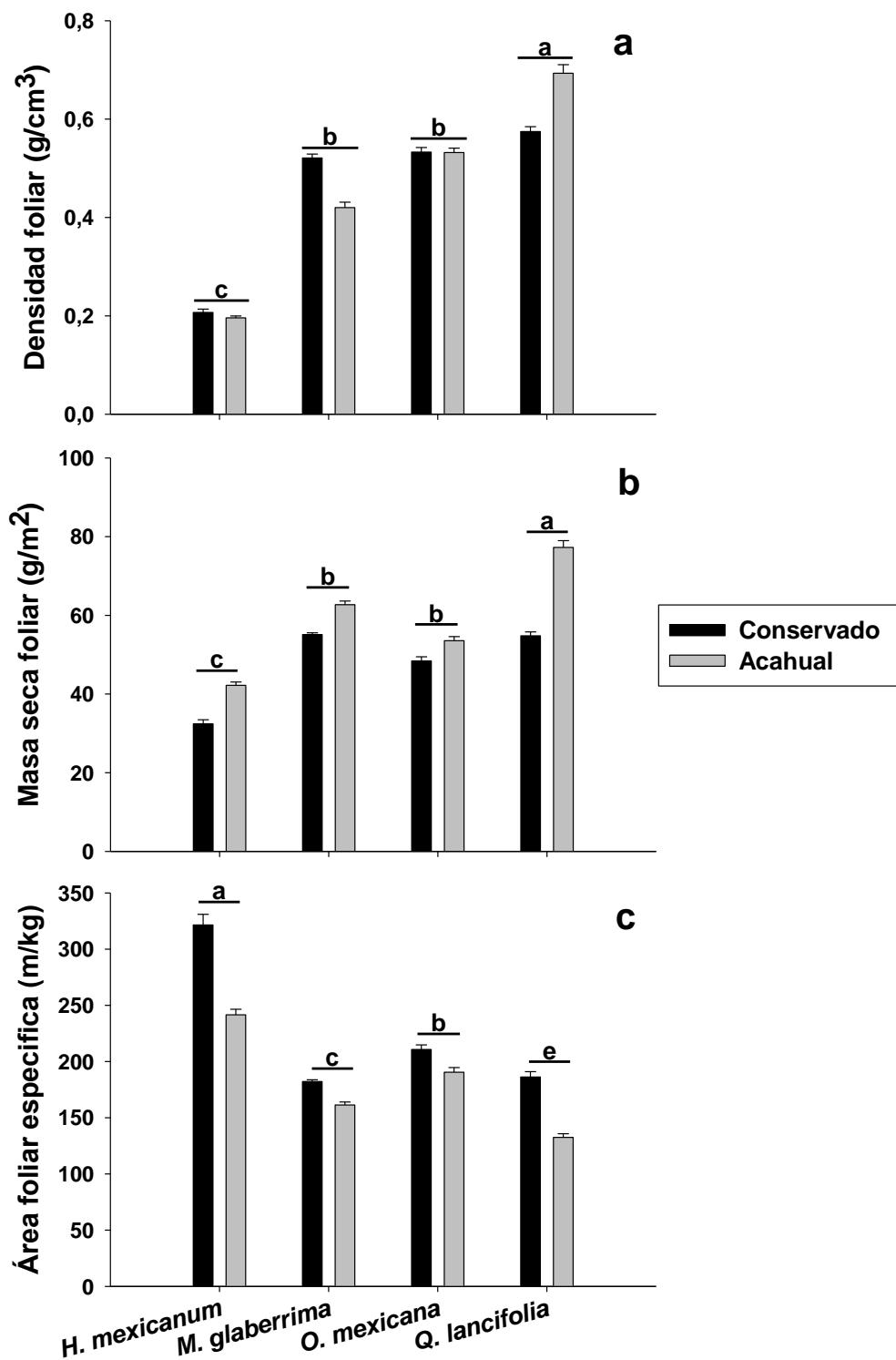


Figura 10. Valores promedio de la densidad foliar (DF), masa seca foliar (MSF) y área foliar específica (AFE) de las cuatro especies de estudio, en el municipio de Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre especies.

8.4 Características anatómicas

Hedyosmum mexicanum presentó los valores más altos en el grosor de todos los tejidos y grosor de la lámina foliar de las cuatro especies estudiadas (Cuadro 5). En tres de las especies el GH es mayor en la zona de acahuil, excepto en *O. mexicana* que es igual en ambas zonas. La CAd en tres especies aumentan en la zona conservada y en *H. mexicanum* se observa lo contrario (Fig. 9b). En *M. glaberrima* en la zona acahuil el grosor de CAB es mayor y en las demás especies no se observaron diferencias significativas entre las zonas (Fig. 9c). La capa de PEm en *H. mexicanum* y en *O. mexicana* es igual de gruesa en ambas zonas y en *M. glaberrima* y *Q. lancifolia* es mayor en los individuos del acahuil (Fig. 9d). El PEs de *H. mexicanum* y *Q. lancifolia* es más grueso en los individuos del acahuil, mientras que para *M. glaberrima* y *O. mexicana* es igual de grueso en ambas zonas (Fig. 9e). En la epidermis adaxial y abaxial en la mayoría de casos no hubo diferencias entre zonas para todas las especies, excepto en la EAd de *M. glaberrima* donde es más gruesa en la zona conservada (Fig. 9f y g).

Cuadro 5. Resultados del análisis de varianza factorial (zona y especie) de las características anatómicas.

Variables		Zona (df=1)	Especie (df=3)	Zona x especie (df=3)
<i>Grosor hoja (GH)</i>	<i>F</i>	135.6076	1852.507	19.4571
	<i>P</i>	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>Cutícula adaxial (CAd)</i>	<i>F</i>	10.2032	139.7815	17.0618
	<i>P</i>	0.0015	<0.0001	<0.0001
<i>Epidermis adaxial (EAd)</i>	<i>F</i>	3.3782	610.7963	0.6982
	<i>P</i>	<0.0001	<0.0001	0.5533
<i>Parénquima empalizada (PEm)</i>	<i>F</i>	29.9881	323.7130	8.5518
	<i>P</i>	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>Parénquima esponjoso (PES)</i>	<i>F</i>	77.1627	975.9291	27.3547
	<i>P</i>	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>Epidermis abaxial (EAb)</i>	<i>F</i>	0.0233	439.4434	4.3516
	<i>P</i>	0.8788	<0.0001	0.0048
<i>Cutícula abaxial (CAB)</i>	<i>F</i>	14.8037	629.7740	3.0472
	<i>P</i>	0.0001	<0.0001	0.0281

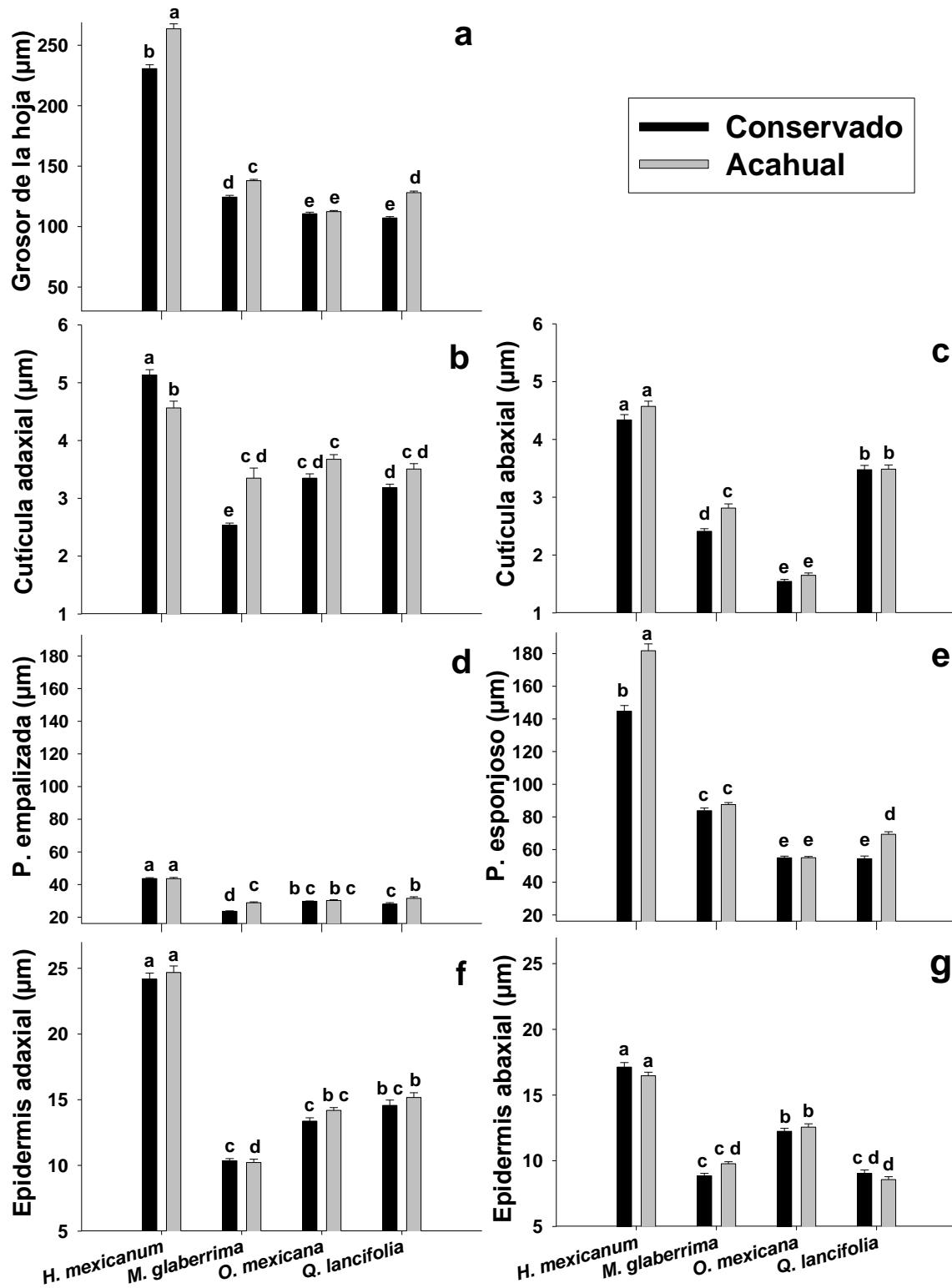


Figura 11. Valores promedio de los grosores de las capas de los tejidos foliares en las cuatro especies en ambas zonas (conservada y acahuil), presentes en la localidad de Cinco Palos, Coatepec, Veracruz. Las letras sobre las barras representan diferencias significativas entre las zonas y las especies.

8.5 Fotosíntesis

En la respuesta fotosintética hubo diferencias significativas entre zonas en *H. mexicanum* y *O. mexicana* y entre zona por hora en *Q. lancifolia* (Cuadro 6). Los promedios de las tasas de fotosíntesis muestran que *H. mexicanum* y *M. glaberrima* presentan los valores promedio más altos en la zona de acahuil y mientras que para *O. mexicana* y *Q. lancifolia* en el bosque conservado. *M. glaberrima* tuvo la tasa más alta de las cuatro especies, registrada en la zona de acahuil, mientras que en *O. mexicana* se registró en la zona conservada (Fig. 12).

Cuadro 6. Resultados del análisis de varianza factorial (especies y medición) de la tasa de fotosíntesis de las cuatro especies y de ambas zonas.

Especie	Fotosíntesis		
	Zona (df=1)	Hora (df=4)	Zona x hora (df=4)
<i>Hedyosmum mexicanum</i>	<i>F</i> 6.3020	0.3333	0.4529
	<i>P</i> 0.0138	0.8549	0.7701
<i>Miconia glaberrima</i>	<i>F</i> 2.7342	0.9872	1.9047
	<i>P</i> 0.1015	0.4183	0.1158
<i>Oreomunnea mexicana</i>	<i>F</i> 6.3735	1.2425	0.8547
	<i>P</i> 0.0127	0.2959	0.4931
<i>Quercus lancifolia</i>	<i>F</i> 1.3927	1.2505	2.9862
	<i>P</i> 0.2397	0.2919	0.0207

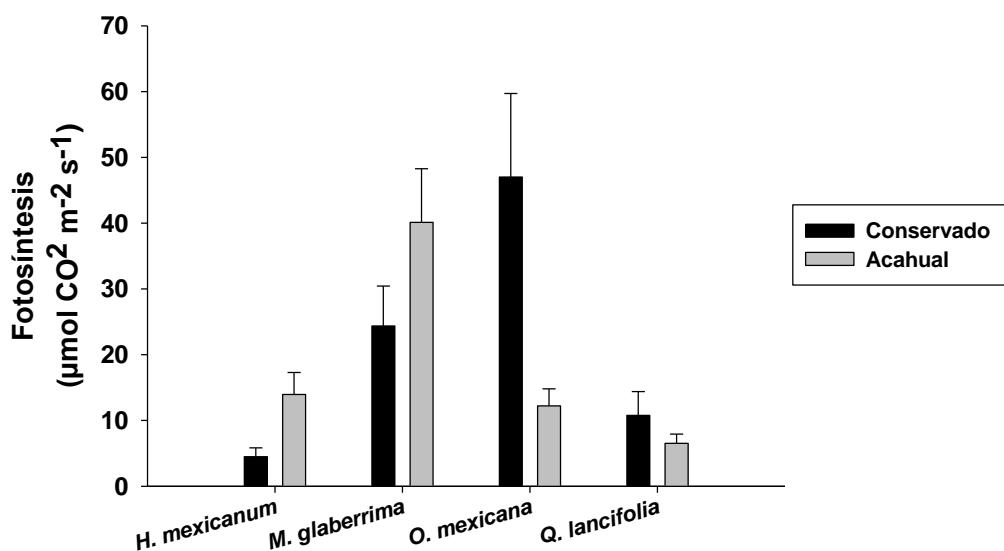


Figura 12. Valores promedio de todas las mediciones de fotosíntesis, en las cuatro especies en ambas zonas (conservada y acahuil) medidas en la localidad de Cinco Palos, Coatepec, Veracruz.

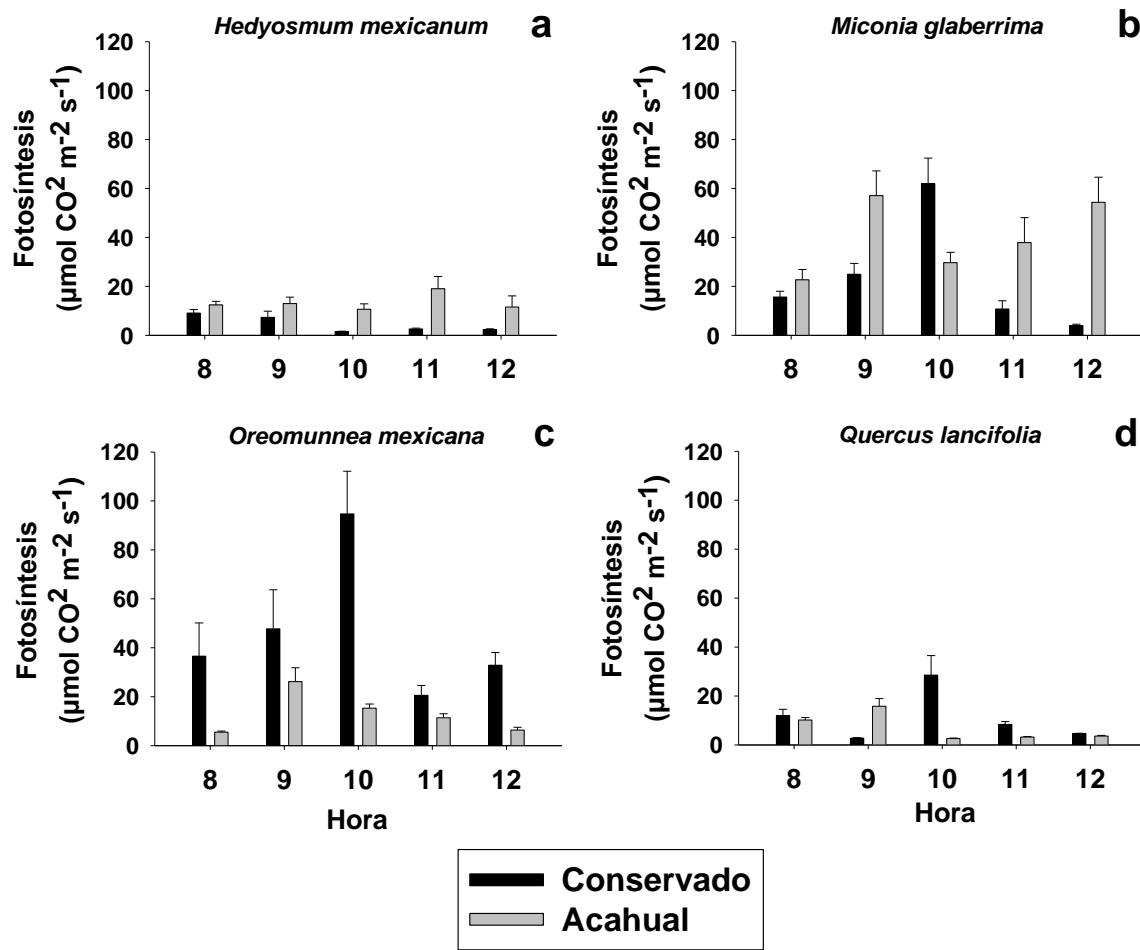


Figura 13. Valores promedio de las mediciones de fotosíntesis realizadas cada hora aproximadamente de 8:00 – 13:00 h, en las cuatro especies en ambas zonas (conservada y acahuil) medidas en la localidad de Cinco Palos, Coatepec, Veracruz.

8.6 Análisis de componentes principales

En el análisis de componentes principales (ACP) se observa que el primer eje explica la mayor parte de la variabilidad (80.1%), donde las características más importantes son el PEm, el GH y la EAd. El segundo eje explica con el 11.2% de la variabilidad y las variables más relevantes en este eje fueron CAB, MSF y AFE (Cuadro 7). El ACP separa en dos grupos a las especies, el primero incluye a tres especies (*M. glaberrima*, *O. mexicana* y *Q. lancifolia*) y el segundo grupo está conformado por los individuos tanto del acahuil como de la zona conservada de *H. mexicanum* (Fig. 12).

Cuadro 7. Eigen valores de los dos primeros componentes del análisis de componentes principales utilizando las variables anatómicas y los rasgos funcionales de las cuatro especies en ambas zonas de estudio (conservada y acahual).

Variables	Eje 1	Eje 2
Grosor de la hoja	0.33695	0.20723
Cútícula abaxial	0.25454	0.57643
Epidermis abaxial	0.33090	-0.25814
Parénquima esponjoso	0.32021	0.23453
Parénquima empalizada	0.33866	0.14150
Epidermis adaxial	0.33319	0.13618
Cútícula adaxial	0.32659	0.03432
Área foliar específica	0.30864	-0.39033
Masa seca foliar	-0.27622	0.54397
Densidad foliar	-0.32515	0.12302

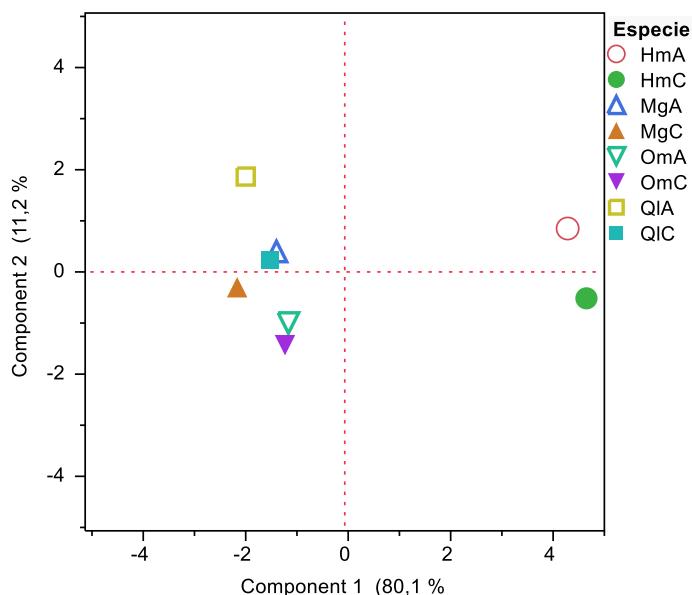


Figura 14. Análisis de componentes principales (ACP) basado en las características anatómicas y rasgos funcionales de *H. mexicanum* (Hm), *M. glaberrima* (Mg), *O. mexicana* (Om) y *Q. lancifolia* (Ql), en las zonas de estudio conservada (C) y acahual (A) en Cinco Palos, Coatepec, Veracruz.

9. Discusión

Los resultados sobre las variaciones microclimáticas mostraron que las zonas difieren principalmente en la radiación fotosintéticamente activa, la cual fue más alta en el acahual durante todo el año; mientras que la humedad relativa y la temperatura fueron similares en ambas zonas y solo cambiaron estacionalmente. Lohbeck *et al.* (2015) señalan que la radiación fotosintéticamente activa es uno de los factores de estrés ambiental más relevantes en las zonas perturbadas de los bosques húmedos, afectando los procesos de la regeneración natural y restauración de las zonas. En la sucesión de bosques húmedos las especies con estrategias adquisitivas tienen alta área foliar específica, lo que les permite mejorar la captura de luz, tener una capacidad fotosintética alta y por lo tanto una mayor tasa de crecimiento relativo (King 1994, Poorter *et al.* 2009). Estas especies, durante la sucesión, son cambiadas por especies con estrategias conservadoras, las cuales presentan valores altos de densidad y masa seca foliar. Esto les confiere una mayor resistencia a los daños, tiempo de vida de la hoja más largo y menor pérdida de turgencia con bajos niveles de agua (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

En los resultados de este trabajo se pudo distinguir que las especies analizadas pueden clasificarse dentro de las dos categorías que manejan Poorter *et al.* (2009) y Lohbeck *et al.* (2015), arriba señaladas. Esta clasificación entre especies adquisitivas y conservadoras queda reforzada en el análisis de componentes principales, donde *H. mexicanum* está separada completamente de las demás. Esta especie presenta rasgos adquisitivos como una alta área foliar específica y parénquimas gruesos, lo que le confiere altas tasas de crecimiento relativo, con una corta vida útil de las hojas y una baja resistencia contra daños físicos y herbívoros (Grime 1979, Reich *et al.* 1997, Dahlgren 2006). De manera contraria, *M. glaberrima*, *O. mexicana* y *Q. lancifolia* se comportan como especies conservadoras. Éstas presentaron valores altos de masa seca y densidad foliar, bajos valores de área foliar específica, así como un bajo crecimiento relativo. Las diferencias foliares entre especies que habitan en un mismo ecosistema, reflejan la diversidad de respuestas de establecimiento y crecimiento a lo largo de gradientes sucesionales (Roth 1984, Gómez 1986).

En varios estudios se comprueba que la variación morfológica de las hojas es más plástica que la química foliar y las tasas de asimilación de CO₂, como respuesta a la variación ambiental (Niinemets y Tenhunen 1997). En este estudio se observó que la diferenciación de especies entre zonas está determinada por los cambios anatómicos foliares. En el caso de *H. mexicanum*, presentó el mayor grosor de hoja, lo cual es consecuencia de los espesores de sus parénquimas. Estos se modifican en función de la radiación fotosintéticamente activa, en el acahual el parénquima esponjoso fue más grueso en comparación con lo registrado en las hojas del bosque conservado. Este cambio podría mostrar una aclimatización estructural de la hoja al ambiente lumínico como se menciona en otros

estudios (Chazdon y Kaufmann en 1993), además se pueden registrar cambios en los contenidos de nitrógeno y agua, los cuales se relacionan con hojas gruesas y con altos valores de área foliar específica. En conjunto, estos cambios anatómicos y bioquímicos pueden favorecer mayores tasas de asimilación de CO₂ en los lugares con mayor radiación (Givnish 1979, Reich *et al.* 1992, Agusti *et al.* 1994, Syvertsen *et al.* 1995, Vile *et al.* 2005). Lo anterior puede explicar porque *H. mexicanum* tuvo las tasas fotosintéticas más altas en el acahuall y que finalmente se reflejó en su alto crecimiento relativo.

En el caso de las especies conservadoras, las variaciones anatómicas no fueron tan grandes como los registrados en *H. mexicanum*, además los cambios entre zonas fueron distintos para cada especie. En *O. mexicana* el espesor de sus tejidos no se modificó entre zonas; sin embargo, su tasa de asimilación de CO₂ y de crecimiento relativo por altura y cobertura fue mayor en la zona conservada. *Oreomunnea mexicana* tuvo una plasticidad morfológica limitada para responder a los factores ambientales del acahuall, pero esto no limita su supervivencia. Las especies primarias pueden mantener la misma tasa de crecimiento a través del tiempo, permitiéndoles fortalecer sus características conservadoras para sobrevivir a largo plazo (Westoby *et al.* 1998). *Oreomunnea mexicana* y *M. glaberrima* tuvieron valores similares de densidad, masa seca foliar, TCR por diámetro basal, así como de tasa de asimilación de CO₂; sin embargo, la anatomía de *M. glaberrima* cambió entre zonas, siendo mayores los grosores de los tejidos en el acahuall, es decir, tienen diferentes maneras de resistir a las condiciones de estrés.

Generalmente *M. glaberrima* es considerada como una especie secundaria (Leal y Kappelle 1994 y Marqués *et al.* 2000); pero, en este estudio sus respuestas funcionales están asociadas a las de las especies conservadoras o primarias. Esta especie mostró un aumento en el espesor del parénquima en empalizada, en ambas cutículas y en la epidermis adaxial en la zona con mayor radiación, lo cual implica un mayor costo de construcción para el mejoramiento de la captación de luz y de la tasa de asimilación de CO₂ (Mediavilla *et al.* 2001, Westoby *et al.* 2002). Thompson *et al.* (1992) registraron que una mayor radiación fotosintéticamente activa induce el desarrollo de los parénquimas en empalizada y esponjoso, produciendo hojas más gruesas con espacios aéreos más pequeños. Esto se ve reflejado en la masa seca de la hoja, debido al aumento del grosor de las paredes celulares y/o capas celulares (Turner *et al.* 1993 y Garnier y Laurent 1994). Además, las cutículas abaxiales más gruesa en zonas con mayor radiación fotosintéticamente activa sirven para disminuir la transpiración cuticular y mejorar el movimiento del agua en la lámina, mientras que el aumento en la cutícula adaxial ayuda a reflejar la radiación (Kersteins 1996 y Goodwin 2005). *M. glaberrima* tuvo una mayor densidad y área foliar específica en la zona conservada. Las hojas de zonas con baja radiación fotosintéticamente activa pueden presentar una alta densidad foliar debido a que tienen células más pequeñas y densamente empaquetadas en los parénquimas, esto influye su capacidad de fijación de carbono (Nobel *et al.* 1975, Valladares *et al.* 1997, Swenson y Enquist 2007).

En *Q. lancifolia* la mayor masa seca foliar se registró en acahuall, este aumento podría estar influenciado por un mayor espesor tanto del parénquima empalizada como del esponjoso, también afecta la densidad y el grosor foliar. Estos cambios han sido reportados para otras especies del mismo género en los robledales montanos de Costa Rica, además ambos parénquimas siempre cambian simultáneamente ante las variaciones lumínicas (Leal y Kappelle 1994). Estos cambios anatómicos permiten a las hojas tener una capacidad de resistencia alta ante el estrés ambiental y mantener tasas de asimilación de carbono constantes (Arntz y Delph 2001, Pimienta-Barrios 2011). El género *Quercus* se caracteriza por tener altos valores de masa seca foliar y bajos niveles de plasticidad fenotípica en sus atributos morfológicos y fisiológicos, debido a sus restricciones genéticas (Westoby *et al.* 1998, Villar *et al.* 2008, Aranda *et al.* 2014); por ejemplo, en poblaciones de *Q. wislizenii* se registró una baja sensibilidad del sistema hidráulico frente a la cavitación (Matzner *et al.* 2001). La limitada plasticidad morfológica y fisiológica no permite que las especies de este género tengan altas tasas de crecimiento relativo (Aranda *et al.* 2014). Esto coincide con lo registrado en *Q. lancifolia* para los cambios anatómicos, tasas de asimilación fotosintética y su consecuente crecimiento relativo. En esta especie se registró un cambio en área foliar específica entre zonas, siendo más alta en el bosque conservado, que refleja una compensación del área foliar para la captura de CO₂ en sitios con menor radiación fotosintéticamente activa, sin que se altere su tasa asimilación de CO₂ (Roussel *et al.* 2009; Arend *et al.* 2011).

Las tasas de crecimiento relativo mostraron diferencias significativas sobre todo en dos especies, *H. mexicanum* y *O. mexicana* entre zonas. *Hedyosmum mexicanum* creció más tanto en altura, diámetro basal y cobertura en la zona de acahuall y *O. mexicana* en la zona conservada; sin embargo, su tasa de crecimiento fue relativamente baja. Las bajas tasas de crecimiento relativo son una característica distintiva de las especies conservadoras, que garantiza su supervivencia a largo plazo (Hubbell y Foster 1987, Condit *et al.* 1993, Kitajima 1994, Kobe 1999, Poorter y Bongers 2006).

El crecimiento relativo de las especies está asociado a sus respuestas funcionales y depende de la estrategia de regeneración (Milla y Reich 2007, Poorter *et al.* 2009, Martínez-Garza *et al.* 2013). En especies pioneras o secundarias de las selvas altas perennifolias, las tasas de crecimiento y la supervivencia están influenciadas principalmente por la longitud de la copa y la masa de la semilla, pero no por las características funcionales de las hojas (Givnish 1984). En cambio, para las especies primarias o tardías la masa seca foliar es el predictor más fuerte en el establecimiento de las plantas. Sin embargo, este patrón se modifica en función de la etapa de desarrollo (Martínez-Garza *et al.* 2013). En los casos de *H. mexicanum* y *M. glaberrima* las tasas de crecimiento relativo estuvieron asociadas a cambios anatómicos y morfológicos. En *H. mexicanum* el crecimiento relativo más alto se registró en el acahuall, lo cual estuvo asociado con incrementos en el área foliar específica y el parénquima esponjoso; mientras que, en *M. glaberrima* estuvo determinado por la masa

seca, la densidad foliar y los espesores de los parénquimas. Las relaciones entre las respuestas funcionales de las hojas y las características anatómicas que las determinan están reguladas por las inversiones energéticas y mantenimiento del desarrollo del área foliar para la captura de radiación. Generalmente, las mayores inversiones se registran en hojas con áreas foliares grandes para mantener un crecimiento relativo alto (Milla y Reich 2007). Esto puede explicar los cambios en la relación del crecimiento relativo y características anatómicas y funcionales asociadas, registradas en el *H. mexicanum* y *M. glaberrima*.

10. Conclusiones

La radiación fotosintéticamente activa fue el factor ambiental que cambió entre zonas conservadas y acahuales del bosque mesófilo de montaña (dominados por *O. mexicana*), tal como lo sugieren otros autores. Este factor selectivo puede ser determinante en las respuestas funcionales de las especies y condicionar la regeneración de la vegetación.

Las respuestas funcionales de las especies estudiadas están asociadas con su estrategia de regeneración, que en este caso las clasificamos como conservadoras (*O. mexicana*, *Q. lancifolia* y *M. glaberrima*) y adquisitivas (*H. mexicanum*). Sin embargo, en el caso de *M. glaberrima*, aunque se asoció a las especies conservadoras, su tasa de asimilación de CO₂ fueron mejores en el acahual, al igual que *H. mexicanum*.

Los rasgos funcionales de *H. mexicanum* (área foliar específica, densidad foliar baja y mayor espesor en el parénquima esponjoso) determinan que sea la especie con mejor tasa de crecimiento relativo en el acahual. Por ello, podría ser utilizada en las actividades de restauración del bosque mesófilo de montaña en las etapas tempranas. Mientras que *M. glaberrima* puede ser incluida en etapas posteriores al crecimiento de especies con respuestas similares a *H. mexicanum*.

Los rasgos funcionales de *O. mexicana* y *Q. lancifolia* determinan que tenga un crecimiento relativo bajo y su mejor desempeño se registre en zonas conservadas, por ello no es recomendable utilizarlas en zonas abiertas con alta radiación solar, en proyectos de restauración del bosque mesófilo de montaña. Sin embargo, estas especies podrían introducirse en las etapas más avanzadas de la restauración, en donde el desarrollo del dosel establezca ambientes lumínicos favorables para estas especies.

Por último, es importante seguir realizando estudios sobre ecología de la restauración para conocer los rasgos funcionales de las especies locales de las distintas comunidades que puedan acelerar la regeneración natural de la zona y recobrar los procesos ecosistémicos y servicios ambientales del bosque mesófilo de montaña.

11. Bibliografía

1. Agustí, S., Enríquez, S., Frost-Christensen, H., Sand-Jensen, K. y Duarte, C. M. 1994. Light harvesting among photosynthetic organisms. *Functional Ecology*, 8, 273-279.
2. Álvarez-Aquino, C., Williams-Linera, G. y Newton, A. C. 2004. Experimental native tree seedling establishment for the restoration of a Mexican cloud forest. *Restoration Ecology*, 12, 412-418.
3. Álvarez-Aquino, C., G. Williams-Linera y Newton, A. C. 2005. Disturbance Effects on the Seed Bank of Mexican Cloud Forest Fragments *Biotropica* 37, 337-342.
4. Álvarez-Aquino, C., Williams-Linera, G. y Pedraza, R. A. 2007. Experiencias sobre restauración ecológica en la región del bosque de niebla del centro de Veracruz. *Ecología, Manejo y Conservación de los Ecosistemas de Montaña en México*. Labioteca. Universidad Veracruzana. México.
5. Aranda, I., Ramírez-Valiente, J. A., y Rodríguez-Calcerrada, J. 2014. Características funcionales que influyen en la respuesta a la sequía de las especies del género *Quercus*: variación inter e intraespecífica. *Revista Ecosistemas*, 23(2), 27-36.
6. Arend, M., Kuster, T., Günthardt-Goerg, M. S., y Dobbertin, M. 2011. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). *Tree Physiology*, 31(3), 287-297.
7. Arntz, M. A., y Delph, L. F. 2001. Pattern and process: evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations. *Oecologia*, 127(4), 455-467.
8. Challenger, A. 1998. Utilización de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. UNAM Agrupación Sierra Madre, S. C. México, D.F. 847.
9. Chazdon, R. L. y Kaufmann, S. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology*, 7(4), 385-394.
10. Condit, R., Hubbell, S.P. y Foster, R.B., 1993. Identifying fast-growing native trees from the neotropics using data from a large, permanent census plot. *Forests Ecology Management*, 62, 123–143.
11. Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E. y Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335-380.
12. Dahlgren, J. P., Eriksson, O., Bolmgren, K., Strindell, M. y Ehrlén, J. 2006. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science*, 17(5), 577-582.

13. Díaz, S. y Cabido, M. 2001. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology, Systematic and Evolution*, 16, 646-655.
14. Diaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A. y Zak, M. R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 295-304.
15. Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F. S., y Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS One Biology*, 4(8), 277.
16. Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S. U. E., Falcuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G. y Landsberg, J. 2007. Plant trait responses to grazing—a global synthesis. *Global Change Biology*, 13(2), 313-341.
17. Evans, J.R., Poorter, H., 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environmental*, 24, 755–767.
18. Garnier, E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 80, 665-675.
19. Garnier, E., y Laurent, G. 1994. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist*, 128(4), 725-736.
20. Garnier, E., Salager, J. L., Laurent, G., y Sonié, L. 1999. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytologist*, 143(1), 119-129.
21. Gausman, H.W., Allen, W.A., Escobar, D.E., Rodriguez, R.R., Cardenas, R., 1971. Age effects of cotton leaves on light reflectance, transmittance, and absorptance and on water content and thickness. *Agronomy Journal*. (63), 465–469.
22. Givnish, T. 1979. On the adaptive significance of leaf form. En: *Topics in plant population biology*. Solbrig O.T., Jain S., Johnson G.B. y Raven P.H. (editores) Macmillan Education UK. Pp. 375-407.
23. Givnish, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. En: *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. E. Medina, H. A. Mooney, and C. Vazquez Yañes (editores)., Dr. W. Junk Publishers, The Hague, the Netherlands. pp. 51–54.
24. Gómez, L.D. 1986. Características foliares. En: *Vegetación de Costa Rica*. Gómez L.D. (editor), Universidad Estatal a Distancia, San José.) pp. 175-183.
25. Goodwin, S. M. y Jenks, M. A. 2005. Plant cuticle function as a barrier to water loss. En: *Plant Abiotic Stress*. Jenks M.A. y Hasegawa P.M. (editores). Blackwell Publishing, Oxford. pp. 14-36.
26. Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, London, UK.
27. Hamilton, L.S., Juvik J.O. y Scatena F.N... 1995. Tropical Montane Cloud Forests. *Ecological Studies* 110, Springer Verlag, New York.

28. Hobbs, R. J., y Norton, D. A. 2004. Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice* 72-95.
29. Hooper, D. U. y Vitousek, P. M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277(5330), 1302-1305.
30. Hubbell, S. P. y Foster, R. B. 1987. The spatial context of regeneration in a neotropical forest. En: *Colonization, succession and stability*. J. A. Gray, M. J. Grawley y P. J. Edwards (editores.). The 25th Symposium of the British Ecological Society. London. Pp.395-412.
31. Hubbell, S. P. y Foster, R. B. 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos*, (63), 48-61.
32. Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G. y Ford, H. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), 2905-2935.
33. Kerstiens, G. 1996. Cuticular water permeability and its physiological significance. *Journal of Experimental Botany*, 47(12), 1813-1832.
34. King, D.A., 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *American Journal of Botany*. (81), 948–957.
35. Kitajima, K., 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, (98), 419–428.
36. Kobe, R. K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, 80(1), 187-201.
37. Lambers, H, y Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 34(23), 187-261.
38. Lambers H, Chapin FS III y Pons TL. 1998. *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer-Verlag.
39. Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., y Forbes, T. D. A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12(12), 474-478.
40. Lavorel, S., y Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545-556.
41. Leal, M. E. y Kappelle, M., 1994. Leaf anatomy of a secondary montane *Quercus* forest in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical/International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 42(3), 473-478.
42. Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L. y Bongers, F. 2015. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests

are similar but differ in their consequences for succession. PloS one, 10(4), e0123741

43. Maksymowych, R., 1973. *Analysis of Leaf Development*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
44. Marqués, A. R., García, Q. S., Rezende, J. L. P. y Fernández, G. W. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of Miconia in the Brazilian cerrado under different light intensities. *Tropical Ecology*, 41(1), 47-60.
45. Martín-López, B., González, J. A., Díaz, S., Castro, I., y García-Llorente, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Revista Ecosistemas*, 16(3), 69-80.
46. Martínez-Garza C., Bongers F. y Poorter L. 2013. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *Forest Ecology and Management*, 303, 35–45.
47. Martínez Romero, E. 1996. La restauración ecológica. *Ciencias*, 43, .
48. Matzner, S., y Comstock, J. 2001. The temperature dependence of shoot hydraulic resistance: implications for stomatal behavior and hydraulic limitation. *Plant, Cell & Environment*, 24(12), 1299-1307.
49. McIntyre, S., Lavorel, S., y Tremont, R. M. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 83(1), 31-44.
50. McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., y Forbes, T. D. A. 1999. Disturbance response in vegetation—towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 10(5), 621-630.
51. Mediavilla, S., Escudero, A., y Heilmeier, H. 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree physiology*, 21(4), 251-259.
52. Milla, R., y Reich, P. B. 2007. The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1622), 2109-2115.
53. Navarro, R. M., Villar-Salvador, P. y Del Campo, A. 2006. Morfología y establecimiento de los plantones. En: *Calidad de planta forestal para la restauración en ambientes mediterráneos, Estado actual de conocimientos*. Cortina, J., Peñuelas, J.L., Puertolas, J., Savé, R., Vilagrosa, A. (editores). Madrid, España. Ministerio de Medio Ambiente, Serie Forestal, pp. 67-88.
54. Niinemets U. y J.D. Tenhunen. 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species Acer saccharum. *Plant, Cell and Environment*, 20, 845-866.
55. Niinemets, Ü. 1999. Research review. Components of leaf dry mass per area—thickness and density—alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 144(1), 35-47.

56. Nobel, P.S., L.J. Zaragoza y W.K. Smith. 1975. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. *Plant Physiology* 55, 1067-1070.
57. Nobel, P.S., 1991. *Physiochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego.
58. Oosterhoorn, M., y Kappelle, M. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management*, 126(3), 291-307.
59. Parkhurst, D. F. 1994. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. *New Phytologist*, 126(3), 449-479.
60. Pedraza Pérez, R. A., y Williams Linera, G. 2005. Microhabitat conditions for germination and establishment of two tree species in the Mexican montane cloud forest. *Agrociencia*, 39(4), 83-99.
61. Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W.K., Craine J.M., Gurvich D.E., Urcelay C., Veneklaas E.J., Reich P.B., Poorter L., Wright I.J., Ray P., Enrico L., Pausas J.G., de Vos A.C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J.G., Thompson K., Morgan H.D., ter Steege H., van der Heijden M.G.A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaineretti M.V., Conti G., Staver A.C., Aquino S. y Cornelissen J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234.
62. Pimienta-Barrios, E., Zañudo-Hernández, J. y Gallegos-Rodríguez, A. 2011. Variación estacional en la asimilación neta diaria de CO₂ en *Quercus magnoliaefolia* Née. *Agrociencia*, 45(6), 711-718.
63. Poorter, H., Remkes, C. y Lambers, H. 1990. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology*, 94(2), 621-627.
64. Poorter, L. y Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 7(7), 1733-1743.
65. Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J. y Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565-588.
66. Pywell, R. F., Bullock, J. M., Roy, D. B., Warman, L. I. Z., Walker, K. J., y Rothery, P. 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, 40(1), 65-77.
67. Rawson, H.M., Gardner, P.A., Long, M.J., 1987. Sources of variation in specific leaf area in wheat grown at high temperature. *Australian Journal Plant Physiology*, 14, 287-298.
68. Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among Diverse. *Ecological Monographs*, 62(3), 365-392.

69. Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 94(25), 13730–13734.
70. Roth, I. 1984. Stratification on tropical forests as seen in leaf structure. *Task of Vegetation Science* (6), 155-6.
71. Sandoval, E. 2005. Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal Vol. 38. UNAM, México.
72. Roussel, M., Le Thiec, D., Montpied, P., Ningre, N., Guehl, J. M., y Brendel, O. 2009. Diversity of water use efficiency among *Quercus robur* genotypes: contribution of related leaf traits. *Annals of Forest Science*, 66(4), 1-10.
73. Suárez-Guerrero, A. I. 1998. *Germinación y crecimiento de encinos en ambientes inducidos por la fragmentación del bosque mesófilo en Veracruz* (Doctoral dissertation, Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
74. Swenson, N. G., Enquist, B. J., Thompson, J., y Zimmerman, J. K. 2007. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 88(7), 1770-1780.
75. Syvertsen, J. P, Lloyd, J., McConchie, C., Kriedemann, P. E. y Farquhar, G. D. 1995. On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. *Plant, Cell y Environment* 18(2), 149-157.
76. Thompson, W.A., L.K. Huang and y P.E. Kriedemann. 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rain forest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Australian Journal Plant Physiology*, (19), 19–42.
77. Turner, J.M., N.F. Choong, H.T.W. Tan y P.W. Lucas. 1993. How tough are sclerophylls? *Annals of Botany*, (71), 343-345.
78. Valladares, F., Allen, M. T. y Pearcy, R. W., 1997. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*, 111(4), 505-514.
79. Vargas-Ríos, O. 1997. Un modelo de sucesión-regeneración de los páramos después de quemas. *Caldasia*, 19(1-2), 331-345.
80. Velázquez-Escamilla T. L. 2016. *Síndromes de Dispersión de Semillas en tres Comunidades de Bosque Mesófilo de Montaña en la Zona Centro de Veracruz*. Tesis de Maestría, Ecología Tropical. Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz.
81. Vile, D., Garnier, E., Shipley, B., Laurent, G., Navas, M. L., Roumet, C. y Midgley, G. F. 2005, Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany*, 96(6), 1129-1136.
82. Villar-Salvador, P. 2003. Importancia de la calidad de planta en los proyectos de revegetación. En: *Restauración de Ecosistemas en Ambientes Mediterráneos*.

- Benayas R., J. M. Espigares Pinilla, T. Nicolau, y J. M Ibarra (editores). Publicaciones de la Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares. pp. 65-86.
83. Villar, R., Ruiz-Robleto, J., Quero, J. L., Poorter, H., Valladares, F. y Marañón, T. 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante, 191-227.
 84. Villar, R., González Rodríguez, V., y Navarro, R. M. 2008. Regeneration of four *Quercus* species. Mother and microsite effect. In Congresos y Jornadas. Serie Pastos y Forrajes-Junta de Andalucía (España). JA, CAP.
 85. Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos, 116(5), 882-892.
 86. Weiher, E., Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., y Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. Journal of vegetation science, 10(5), 609-620.
 87. Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and soil, 199(2), 213-227.
 88. Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., y Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. Annual review of ecology and systematics, 33, 125-159.
 89. White, J. W., y Montes-R, C. 2005. Variation in parameters related to leaf thickness in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Field crops research 91(1), 7-21.
 90. Williams-Linera, G., Manson, R. H., y Isunza-Vera, E. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. Madera y bosques 8 (1), 73-89.
 91. Williams-Linera, G. W. y Pérez, R. A. P. 2005. Microhabitat conditions for germination and establishment of two tree species in the Mexican montane cloud forest. Agrociencia, 39 (4), 457-464.
 92. Wilson, P. J., Thompson, K. E. N., y Hodgson, J. G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. The New Phytologist 143(1), 155-162.
 93. Witkowski, E. T. F., y Lamont, B. B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. Oecologia, 88(4), 486-493.
 94. Zar, J. H. 1998. Spearman rank correlation. Encyclopedia of Biostatistics.