



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

**ALOMETRÍA DE *Fouquieria splendens* Engelm. (FOQUIERIACEAE)
EN DOS TIPOS DE VEGETACIÓN EN LA RESERVA DE LA
BIOSFERA BARRANCA DE METZTITLÁN, HIDALGO.**

T E S I S

PARA OBTENER EL TÍTULO DE
MAESTRA EN CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

P R E S E N T A:

PILAR SAINOS PAREDES

CO-DIRECCION:

Dr. Numa P. Pavón Hernández

Dr. Armando J. Martínez Chacón

SEPTIEMBRE 2010

DEDICATORIAS

A Ernesto por su amor, paciencia, apoyo, por ser parte de mi vida y principalmente por creer en mí y por ser un gran esposo...Te amo.

A mis padres que aún en la distancia siguen siendo mi fuente de inspiración, por su amor y apoyo y por estar conmigo en todo momento...los quiero mucho.

A Pau por ser una hermana única, por su cariño, por escucharme y por compartir conmigo todos sus logros...Te quiero mucho pavis.

A Armando J. por su amistad, por su confianza y por todas las lecciones compartidas durante estos siete años de conocernos...Gracias por tu apoyo.

A Milena por ser una gran amiga, por esa confianza que me diste desde que llegaste, por tu entusiasmo para salir adelante y por todo tu cariño...Gracia amiguita.

A mis amigos Milena, Esmeralda, G. Nallely, Berenice, Ariadna, Génesis, Carmen, Felipe, Cristian I y J.J y José Luis, por su cariño y apoyo en todo momento, por aquellos días vividos y por hacer más grata mi vida durante la maestría...Gracias por su amistad

Detrás de cada línea de llegada, hay una de partida

Detrás de cada logro, hay otro desafío

Toda meta es el comienzo de otro camino

AGRADECIMIENTOS

A Neto por todo su apoyo para la conclusión de este trabajo tanto en campo como en hacerme más fácil la comprensión de algunas cosas que me eran complicadas, gracias por tu paciencia.

A Milena, Felipe y Cristian Cornejo por su apoyo en algunas salidas de campo.

Al Dr. Armando J. Martínez Chacón por su valiosa contribución en la realización de este trabajo, por su apoyo desinteresado y por todas sus enseñanzas.

Al Dr. Numa P. Pavón Hernández por su apoyo para la realización de esta tesis.

A la Dra. Claudia Hornung Leoní por su apoyo y contribución en la realización de esta tesis en especial en el análisis de componentes principales.

Al Dr. Arturo Sánchez por sus comentarios para mejorar esta tesis.

A la Dra. Maritza Herrera por todo su apoyo como coordinadora durante la maestría.

A la Ing. Mari y a Max por su amistad y apoyo brindado durante la realización de esta tesis, gracias por su apoyo en la búsqueda de mis sitios de estudio en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán.

Agradezco la beca proporcionado por CONACyT durante la maestría.

Finalmente al apoyo brindado por el proyecto "Efecto del cambio climático sobre la distribución de la biodiversidad en el Estado de Hidalgo, México". Fondos Mixtos del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (FOA16-CONACyT clave 98122).

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
2.1 <i>Alometría</i>	3
2.2 <i>Niveles de análisis alométrico</i>	4
2.3 <i>Alometría en plantas</i>	5
2.4 <i>Modularidad y crecimiento en plantas</i>	7
2.5 <i>Estrés ambiental y plasticidad fenotípica</i>	8
3. HIPÓTESIS.....	10
4. PREDICCIÓN.....	10
5. OBJETIVOS.....	11
5.1 <i>Objetivo General</i>	11
5.2 <i>Objetivos Particulares</i>	11
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
6.1 <i>Sitio de estudio</i>	12
6.2 <i>Tipos de vegetación estudiados</i>	12
6.3 <i>Características de la especie estudio</i>	14
6.4 <i>Caracterización de las condiciones ambientales</i>	15
6.5 <i>Diseño de muestreo</i>	16
6.6 <i>Densidad, cobertura y distribución</i>	17
6.7 <i>Crecimiento y reproducción</i>	17
6.8 <i>Análisis estadísticos</i>	17
7. RESULTADOS.....	20
7.1 <i>Caracterización de las condiciones ambientales</i>	20
7.2 <i>Densidad, cobertura y distribución</i>	21
7.3 <i>Crecimiento y producción de inflorescencias</i>	22
7.5 <i>Alometría</i>	25
8. DISCUSIÓN.....	33
9. CONCLUSIONES.....	36

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Individuo de *Fouquieria splendens* en la población ubicada en el matorral xerófilo de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo. 15
- Figura 2.** Variación mensual de la precipitación de septiembre 2008 a septiembre 2009 en los dos tipos de vegetación donde se establecen las poblaciones de *F. splendens* en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. 20
- Figura 3.** Valores promedio (\pm E.E) de la longitud de los internudos de cuatro periodos de crecimiento en los dos tipos de vegetación en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. 22
- Figura 4.** Valores promedio (\pm I.C. 95%) de los atributos de tamaño de *Fouquieria splendens*: a) diámetro basal, b) altura, c) cobertura de la copa, d) altura a la rama, e) número de ramas, y f) longitud de la rama, en el matorral crasicaule y en el bosque tropical caducifolio. 24
- Figura 5.** Relaciones alométricas entre: a) diámetro basal vs. altura, b) diámetro basal vs. cobertura y c) diámetro basal vs. longitud de la rama más larga en *Fouquieria splendens* en los dos tipos de vegetación. Los círculos vacíos representan las plantas del sitio de matorral crasicaule y los círculos oscuros las del bosque tropical caducifolio. 27
- Figura 6.** Componentes principales para las plantas de *Fouquieria splendens* en los dos tipos de vegetación (matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio). El CP1, indica el factor de tamaño con las variables de respuesta diámetro basal, altura, cobertura de la copa y longitud de la rama más larga vs. CP2, el cual representa el efecto de la altura a la primera ramificación (a), y el CP4, representa al número de ramas por planta que se relaciona con el CP1 (b), estos dos últimos componentes representan el factor forma. Las fechas indican la dirección hacia donde están los individuos de mayor tamaño. 31

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Descripción de las variables morfométricas que se midieron en los individuos de <i>Fouquieria splendens</i> en la Barranca de Metztitlán.	16
Cuadro 2. Valores promedios de la temperatura, humedad relativa y precipitación anual en los dos tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán.....	21
Cuadro 3. Densidad de individuos ha ⁻¹ , cobertura m ² ha ⁻¹ , frecuencia relativa y distribución espacial (índice de varianza-media) de <i>Fouquieria splendens</i> en los dos tipos de vegetación.	21
Cuadro 4. Parámetros de la regresión lineal entre las variables transformadas a logaritmo base 10 en las plantas de <i>Fouquieria splendens</i> en los dos tipos de vegetación: a) diámetro basal vs. altura de la planta, b) diámetro basal vs. cobertura de la copa, y c) diámetro basal vs. longitud de la rama más larga.	25
Cuadro 5. Autovalores de componentes principales CP1, CP2, CP3 y CP4 de <i>Fouquieria splendens</i> en los dos tipos de vegetación.....	29
Cuadro 6. Crecimiento relativo con el “factor loading” para los componentes principales (CP1, CP2, CP3 y CP4) y el “loading rescalado” del CP1. Los valores < 1 refieren alometría negativa, valores = 1 representan isometría y valores > 1 significan alometría positiva para los atributos de tamaño de <i>Fouquieria splendens</i> . Los valores remarcados con negritas significan los valores que tienen mayor contribución.....	30
Cuadro 7. Análisis de varianza de una vía ANDEVA sobre los componentes principales CP1, CP2, CP3 y CP4 de las plantas de <i>Fouquieria splendens</i> en los dos tipos de vegetación.....	32

RESUMEN

Las plantas exhiben una gran variedad de tamaños y formas, no sólo entre especies sino también entre las poblaciones que crecen en condiciones similares o distintas. Esta variación morfológica de los atributos de tamaño pueden ser analizados utilizando relaciones alométricas. Por ello el objetivo de esta tesis fue evaluar la arquitectura de *Fouquieria splendens* en dos tipos de vegetación semiárida en base a relaciones alométricas asociadas a las condiciones ambientales de cada tipo de vegetación que modifican la expresión fenotípica de esta especie. Para ello se registraron siete atributos de tamaño en individuos censados en un área de 0.3 hectáreas, en una zona de matorral crasicale y bosque tropical caducifolio. *F. splendens* presenta diferencias alométricas entre tipos de vegetación, las plantas que crecen en el bosque presentan mayor escalamiento alométrico, esto muestra que los individuos del bosque tropical invierten más al crecimiento vertical, lo cual se relaciona con una adecuada provisión de humedad en el suelo en este tipo de vegetación. Por otra parte *F. splendens* mostro alometría positiva para las variables que determinan el tamaño, lo cual indica que estos caracteres son proporcionalmente mayores, entre mayor es el tamaño total de la planta, la dimensión de los caracteres incrementa. Por otra parte, la altura a la rama y el número de ramas determinan una arquitectura distinta entre tipos de vegetación, lo que muestra la plasticidad fenotípica de *F. splendens*. Los individuos del bosque tropical ramifican a mayor altura y las plantas del matorral crasicale son muy ramificadas y además presentan mayor número de inflorescencias pero menos densidad poblacional.

1. INTRODUCCIÓN

Las plantas, durante su desarrollo se encuentran sujetas a diferentes condiciones adversas como sequía, inundación, temperaturas extremas, salinidad, irradiación, falta de nutrientes y a factores bióticos como la competencia y herbivoría (Begon *et al.*, 1999; Puijalón y Bornette, 2006). Estos factores pueden ser considerados como estrés ambiental si los individuos responden a ellos modificando su expresión morfo-fisiológica (Fungairiño *et al.*, 2005; Rodríguez *et al.*, 2003), anatómica o sus rasgos reproductivos (López-Serrano *et al.*, 2005, Puijalón y Bornette, 2006).

En el caso de los ambientes áridos, donde los recursos como el agua y los nutrientes son escasos, su efecto puede observarse directamente sobre el crecimiento de los organismos (Chapin, 1991). Por ello, el contraste espacial en los regímenes hídricos del suelo promueven diferencias en el crecimiento y limitan la distribución de las plantas (Franco-Vizcaíno, 1994). Esto ha permitido el desarrollo de una serie de adaptaciones tales como la producción de hojas pequeñas, pubescentes y compactas, que permiten a las plantas economizar agua para sobrevivir y/o reproducirse en tales condiciones (Housman *et al.*, 2002). Esta capacidad de responder a las presiones selectivas del ambiente aumenta la posibilidad de expresión fenotípica (Schilchting y Pigliucci, 1998; Sultan, 2003; Puijalón y Bornette, 2006).

La plasticidad fenotípica generalmente implica diferencias en las características de las plantas causadas por distintos factores ambientales durante las distintas etapas de su crecimiento. En este sentido las relaciones alométricas permiten determinar la variación de los caracteres, ya que el diseño arquitectónico integra las relaciones de tamaño y forma en las plantas (Gayon, 2000; Archibald y Bond, 2003). Estudios recientes han demostrado como las condiciones ambientales influyen y definen variación alométrica y en consecuencia cambios en la arquitectura de las plantas (Weiner, 2004), tanto en ambientes tropicales (Niklas, 1994; Niklas y Enquist, 2002) como en zonas áridas (Archibald y Bond, 2003; Martínez y López-Portillo, 2003).

Los estudios alométricos han sido enfocados principalmente en especies que coexisten en ambientes méxicos (templados y tropicales) (Gayon, 2002) y escasamente en

comunidades vegetales de zonas áridas y semiáridas como los trabajos de Housman *et al.* (2002), Archibald y Bond (2003), Martínez y López-Portillo (2003) y Allen *et al.* (2008). De esta manera las especies que habitan en zonas áridas y semiáridas son idóneas para realizar estudios alométricos, ya que las condiciones estresantes a las que están expuestas pueden influir en la expresión fenotípica de caracteres morfológicos.

Fouquieria splendens, es una especie que tiene la cualidad de crecer en diferentes tipos de vegetación (Henrickson, 1972). Esto hace suponer que las plantas pueden presentar cambios y diferencias en su crecimiento y desarrollo arquitectónico a consecuencia de la presión ambiental a la cual se encuentran sometidas. Sin embargo, sólo algunos trabajos han evaluado la respuesta ambiental en sus caracteres de crecimiento y reproducción (Bowers, 2006; Dorantes y Sánchez, 2006).

Bajo este contexto, el planteamiento de la tesis se basa en evaluar la variación en los atributos de tamaño de *F. splendens* a partir de relaciones alométricas de las plantas que crecen en dos tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, el bosque tropical caducifolio y el matorral crasicaule. Por lo que el objetivo de la presente tesis evaluar la arquitectura de *Fouquieria splendens* en dos tipos de vegetación semiárida en base a relaciones alométricas asociadas a las condiciones ambientales de cada tipo de vegetación que modifican la expresión fenotípica de esta especie.

2. ANTECEDENTES

2.1 Alometría

El término alometría fue propuesto por Julian Huxley y Georges Teissier en 1936, el cual se refiere al estudio de las relaciones entre tamaño y forma. Es decir, los cambios de dimensión relativa de las partes de un organismo que son correlacionados con los cambios en el tamaño total del cuerpo de un organismo (Schnichtint y Pigliucci, 1998; Gayon, 2000).

La alometría desde el punto de vista de Huxley, se refiere específicamente al fenómeno en el cual la tasa de crecimiento de un carácter no es igual a la tasa de crecimiento de un segundo, dando como resultando un cambio en la forma. Esto contrasta con la isometría, la cual es un caso especial, en la cual dos rasgos incrementan su tamaño exactamente a la misma tasa de crecimiento (Schnichtint y Pigliucci, 1998).

Huxley y Teissier, sentaron las bases del escalamiento alométrico en biología, resumiéndose en la siguiente ecuación:

$$Y=aX^b$$

donde: la variable biológica Y depende de la masa del cuerpo X a través del exponente de escalamiento b y de una constante a que es característica de cada tipo de organismo.

El análisis alométrico fue una de las primeras herramientas morfométricas desarrolladas para revelar los cambios ontogénicos o evolutivos en la forma, como consecuencia de cambios en los órganos o el tamaño del cuerpo (Gayon, 2000). Es por ello que este enfoque alométrico ha prevalecido en animales, aunque en trabajos recientes se ha demostrado las ventajas de los análisis alométricos para interpretar la variación morfológica en plantas terrestres y acuáticas (Niklas, 1994; Belgrano *et al.*, 2002; Niklas y Enquist, 2002; Weiner, 2004). No obstante Gayon (2000), enfatiza que la inferencia alométrica requiere de un cuidadoso examen de los factores que contribuyen a esta variación, lo cual generalmente se liga con las cuatro siguientes fuentes:

- a) variación ontogénica debida a las diferencias en edad y/o tasas de desarrollo.
- b) variación ambiental debida a diferencias en las condiciones que influyen en el crecimiento.
- c) variación genética en factores hereditarios que influyen en los rasgos en consideración.
- d) variación por ruido o error experimental que es inexplicable por otras fuentes.

2.2 Niveles de análisis alométrico

Los rasgos fenotípicos de un organismo tienen varios niveles de organización biológica y cada nivel es posible caracterizarlo a partir de relaciones alométricas. Por ello Stephen Jay Gould en 1966 propuso los siguientes niveles de análisis alométricos: ontogénico, filogenético, intraespecífico e interespecífico. Sin embargo, diversos autores han contribuido con la integración de nuevas ideas en cada uno de estos conceptos (Niklas, 1994; Begon *et al.*, 1996; Schnichtint y Pigliucci, 1998; West *et al.*, 1999; Gayon, 2000).

A continuación se define cada uno de los cuatro niveles:

- *Alometría ontogénica*: se refiere al crecimiento relativo de un mismo individuo en diferentes etapas de su desarrollo.
- *Alometría filogenética*: describe las tasas de crecimiento diferencial dentro y entre linajes. Estos dos niveles de análisis se caracterizan por ser dinámicos o verdaderamente temporales. Mientras que los siguientes dos tipos de análisis alométricos son considerados como estáticos.
- *Alometría intraespecífica*: describe las tasas de crecimiento de individuos de una especie o una población local, está basada en individuos medibles en cualquier estado de desarrollo común o en diferentes puntos de desarrollo que refleja evolución, adaptación y limitantes de desarrollo, que operan dentro de poblaciones, información, que concuerda con los patrones de integración fenotípica y evolución.
- *Alometría interespecífica o evolutiva*: describe las tasas de crecimiento diferencial entre especies relacionadas, también se basa en especies medibles y refleja las relaciones adaptativas entre rasgos. Tales diferencias han sido usadas para originar teorías evolutivas acerca de la función y/o limitación de algunos rasgos en particular; mostrando el resultado de la divergencia evolutiva.

Las relaciones alométricas pueden ser producto de procesos evolutivos y también de los cambios durante el desarrollo, pero ha sido mucho menos apreciado el papel del ambiente en la alteración de las relaciones entre caracteres. Por ello se ha propuesto otra categoría alternativa denominada *alometría plástica*, la cual describe los cambios en la tasa de crecimiento en diferentes ambientes, así como los cambios en la trayectoria alométrica (Weiner, 2004). Este tipo de alometría tiene tres manifestaciones: (a) examinar la covariación de un sólo carácter en un gradiente ambiental, (b) comparar coeficientes alométricos en un gradiente ambiental y (c) correlacionar las respuestas plásticas por sí mismas.

Los tipos básicos de alometría pueden ser vinculados en todas las combinaciones posibles para revelar información adicional acerca de la relación entre caracteres. Por ejemplo, la alometría estática entre dos rasgos puede ser comparada en diferentes estados ontogénicos o en diferentes ambientes (Schnichtint y Pigliucci, 1998).

2.3 Alometría en plantas

Es evidente que las plantas exhiben una gran variedad de formas y tamaños, no sólo entre las distintas especies sino también entre las poblaciones que crecen en condiciones similares y/o diferentes (Tomlinson, 1987; Turner *et al.*, 1995). Esta variedad de formas y tamaños pueden ser entonces estudiadas mediante análisis alométricos (Preston y Ackerly, 2004). No obstante, la alometría en plantas tiene dos interpretaciones: i) el crecimiento de una parte de la planta relacionado al crecimiento total de la misma o de alguna parte de esta y (ii) las consecuencias del tamaño en la forma y función de la planta (Niklas, 2004).

Por otra parte, se ha sugerido que algunas relaciones alométricas entre distintos atributos de crecimiento pueden cambiar con el tamaño de la planta o con las condiciones ambientales, ya que tienen el potencial de promover variación fenotípica que se refleja al obtener la alometría (Weiner y Thomas, 2001; Cao y Ohkubo, 1998; King *et al.*, 1999 y Alves *et al.*, 2004).

Por ejemplo, esto se ha registrado en *Caryocar brasiliense*, en donde las relaciones alométricas difieren entre ambientes, expresando una variación en la forma del tallo, lo cual

sugiere que los factores ecológicos pueden tener un papel restrictivo en la alometría de esta especie (Siqueira, 2006). Asimismo, las relaciones alométricas pueden cambiar dependiendo de otros factores como la edad, el sitio (variables a largo plazo) o la época (variables a corto plazo) (López-Serrano *et al.*, 2005). Además, se ha observado que algunas relaciones alométricas son alteradas por competencia, afectando la forma de crecimiento y su respuesta a esa interacción, es así que la alometría puede servir como un indicador del mecanismo de competencia y como una medida de respuesta de la planta misma (Weiner y Fishman, 1994). También la presión ecológica parece influir en la alometría de individuos juveniles bajo diferentes condiciones ambientales, lo cual puede ser determinante para su arquitectura cuando lleguen a adultos (Portela, 2003; Delgado, 2005).

Esto ha sido demostrado mediante estudios de arquitectura de las plantas en los que se ha utilizado la alometría para definir las relaciones interespecíficas en ambientes tropicales y templados. Donde los árboles que crecen bajo condiciones similares tienen distintas expresiones arquitectónicas asociadas a una serie de factores abióticos que limitan su crecimiento, como el efecto de la disponibilidad de luz, las condiciones del microhábitat en el que las especies se desarrollan, e incluso en el crecimiento del sistema radicular (Kohyama, 1987; King, 1990; Yamada *et al.*, 2000; Sperry y Hacke, 2002). Sin embargo, en ambientes áridos las relaciones alométricas en plantas han sido poco estudiadas, en estos ambientes las plantas se encuentran más dispersas y la luz no es un factor limitante, ya que son otras las presiones ambientales como la baja disponibilidad de agua y nutrientes, las que afectan el crecimiento de las plantas en este tipo de ecosistemas.

Por ejemplo en Sudáfrica el trabajo de Archibald y Bond (2003), documento como *Acacia karroo* presenta distintas relaciones alométricas entre distintos atributos de tamaño lo que define que las plantas tengan diferentes patrones arquitectónicos en relación al tipo de ambiente en donde se desarrollan como son bosque, sabana y desierto.

Más recientemente en un estudio con *Larrea tridentata*, se cuantificó como el metabolismo de cada individuo y la competencia en la estructura poblacional definen distintas relaciones alométricas como producto de la competencia subterránea por agua y nutrientes (Allen *et al.*, 2008). El estrés ambiental también modifica el diseño arquitectónico de *Encelia farinosa*, aunado a que cuando crece en condiciones xéricas propicia que las hojas presenten más pubescencia para reducir el efecto de la temperatura y

así eficientizar la disponibilidad hídrica (Housman *et al.*, 2002). Otro ejemplo es el de *Prosopis glandulosa* var. *torreyana*, en donde se mencionan diferentes diseños arquitectónicos a lo largo de una secuencia topográfica en el desierto Chihuahuense (en México), donde las características edáficas y disponibilidad hídrica fueron contrastantes (Martínez y López-Portillo, 2003).

2.4 Modularidad y crecimiento en plantas

Casi todos los organismos muestran variación ontogénica y ambiental pero algunos de los mecanismos detrás de esta variación son únicos para organismos modulares (Preston y Ackerly, 2004). Las plantas, como organismos con crecimiento modular, se desarrollan mediante aumento morfológico adicionando nuevas unidades iterativas o módulos. Es decir, poseen unidades de estructuras repetidas, organizadas en diferentes niveles jerárquicos a lo largo de su vida y cada estructura puede ser medida periódicamente como la longitud de la rama, diámetro del tallo, número y tamaño de hojas y flores (Fungairiño, 2004; Preston y Ackerly, 2004; Weiner, 2004; McSteen y Leyser, 2005).

Es así que el crecimiento modular permite una modificación serial del fenotipo mediante el aumento de nuevas partes durante el desarrollo (Fungairiño *et al.*, 2005). Estos módulos se desarrollan secuencialmente como un nuevo crecimiento que surge a partir de un antiguo crecimiento (Preston y Ackerly, 2004). Los módulos vegetativos pueden originar estructuras asociadas con la reproducción, estos módulos especializados usualmente dejan de producir nuevos módulos y es un proceso que depende de la interacción con el ambiente (Bazzaz, 1996; Begon *et al.*, 1996).

Cada módulo o segmento del tallo, se define como la parte de la rama entre dos nodos de crecimiento que son el resultando del crecimiento interanual de la planta, la revisión de los nodos permite distinguir el destino de los módulos durante el desarrollo de las plantas (Fungairiño *et al.*, 2005). Así cada nivel de organización morfológica en las plantas, potencialmente tiene su particular propiedad demográfica y la interacción entre el módulo y la demografía de la planta entera es consecuentemente importante para la expresión de rasgos en diferentes niveles (Preston y Ackerly, 2004; Fungairiño, 2004). En adición, cada parte individual de la planta tiene su propio tamaño, forma y potencial de

desarrollo, con muchos cambios durante la ontogenia. Por lo que las plantas, debido a su crecimiento modular, muestran una alta plasticidad y una amplia capacidad de modificar sus características fisiológicas y morfológicas en respuesta a los cambios ambientales a los cuales están sometidas (Fungairiño *et al.*, 2005).

2.5 Estrés ambiental y plasticidad fenotípica

Las plantas como organismos inmóviles no pueden eludir las condiciones ambientales desfavorables, lo cual ha originado mecanismos a lo largo de su evolución, que les permiten tolerar y superar las condiciones ambientales adversas tanto bióticas (competencia, depredación, enfermedades) como abióticas (falta de agua, altas y bajas temperaturas, escasez de nutrimentos) que influyen en su desarrollo, forma y funcionamiento (Schlichting, 1986, West-Eberhard, 1989; Bazzaz, 1996; Matamoros y Reyes, 2001).

Por lo que, las plantas generan diferentes estrategias para poder responder a las condiciones de estrés ambiental (Rodríguez *et al.*, 2003; López-Serrano *et al.*, 2005 Fungairiño *et al.*, 2005), el cual es definido como las restricciones externas que limitan la tasa de crecimiento, de reproducción y supervivencia de cualquier organismo (Moller y de Lope, 1998; Morales, 1998; Puijalón y Bornette, 2006). El efecto más conspicuo de un estrés severo es debilitar o eliminar a los individuos de especies con baja capacidad competitiva, las que eventualmente podrían ser remplazadas por especies tolerantes al estrés (Morales, 1998).

Es así que la capacidad de percibir y responder al estrés ambiental es un claro ejemplo de plasticidad fenotípica, que se define como la propiedad del genotipo para producir diferentes fenotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales (Fox *et al.*, 2001; Sultan, 2003; Dorken y Barret, 2004; Gianoli, 2004; Weiner, 2004; Puijalón y Bornette, 2006). A diferencia del concepto de norma de reacción, el cual es más general, debido a que abarca todas las posibles respuestas plásticas de un genotipo. Es decir, para cada genotipo, rasgo fenotípico y variable ambiental, puede existir una norma de reacción diferente, incluyendo el caso particular en donde un carácter no cambia ante un ambiente nuevo (Puijalón y Bornette, 2006).

La plasticidad fenotípica puede ser esencial para que las plantas sobrevivan en la naturaleza (Bonser y Aarssen, 2001). Para ello, estas deben adaptarse a variaciones de pequeña escala, es decir, expresándose primero a nivel de organización modular y posteriormente la suma de todas las respuestas modulares inducidas por el ambiente más todos los efectos de interacción, comunicación y comportamiento de los módulos que originan la plasticidad en la planta entera (Weiner, 2004; Kroon *et al.*, 2005). Esto permite a las plantas responder positivamente a la selección natural, preservando las variaciones útiles y eliminando las nocivas, lo cual repercute en el éxito o la extinción de las especies (Matamoros y Reyes, 2001).

3. HIPÓTESIS

Las relaciones alométricas entre atributos de tamaño en *Fouquieria splendens* definen distintas expresiones arquitectónicas asociadas a una serie de factores bióticos y abióticos que caracterizan a los diferentes tipos de vegetación.

4. PREDICCIÓN

Por consiguiente se espera que las relaciones alométricas y por ende el diseño arquitectónico de *F. splendens* difieran entre el matorral crasicaule y el bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán.

5. OBJETIVOS

5.1 *Objetivo General*

Evaluar la arquitectura de *Fouquieria splendens* en dos tipos de vegetación semiárida en base a relaciones alométricas asociadas a las condiciones ambientales de cada tipo de vegetación que modifican la expresión fenotípica de esta especie.

5.2 *Objetivos Particulares*

- 1.- Describir las diferencias ambientales entre el matorral crasicaule y el bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán.
- 2.- Determinar la densidad, cobertura y distribución de *F. splendens* en dos tipos de vegetación.
- 3.- Comparar las relaciones alométricas entre altura, diámetro basal, cobertura y longitud de la rama en dos poblaciones de *F. splendens* que crecen en dos tipos de vegetación.
- 4.- Determinar el crecimiento de las ramas de *F. splendens* mediante la medición del largo de los internodos de crecimiento en poblaciones que se desarrollan en dos tipos de vegetación.
- 5.- Analizar el esfuerzo reproductivo de *F. splendens* traducido como el número de inflorescencias, en los dos tipos de vegetación.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 *Sitio de estudio*

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (RBBM) ubicada en el centro-este del estado de Hidalgo, con una extensión de 96,042 ha⁻¹, ubicada entre los 98° 23' 00", 98° 57' 08" longitud oeste y 20° 14' 15", 20° 45' 26" latitud norte, presenta elevaciones entre 1000 y 2000 m de altitud. La zona tiene una topografía accidentada, con pendientes pronunciadas y escarpadas; fisiográficamente la reserva se ubica en la provincia de la Sierra Madre Oriental.

El clima de la RBBM, es seco o semiseco y cálido, lo que se determina por el efecto de sombra de lluvia que ejerce la Sierra Madre Oriental sobre esta región. La precipitación media anual en la mayor parte de la RBBM es inferior a 500 mm, alcanzando 600 mm y hasta 700 mm en las escasas áreas enclavadas a mayor altitud, presenta una temperatura promedio anual de 18 - 22° C. Por otra parte, el sustrato geológico y la orientación de las pendientes juegan un papel importante en la distribución de la vegetación, sobre todo en las comunidades presentes en las partes más secas (CONANP-SEMARNAT, 2003).

6.2 *Tipos de vegetación estudiados*

Matorral crasicaule. Es un tipo de formación abierta que se caracteriza por la fisonomía predominante de las cactáceas columnares como *Cephalocereus senilis*, así como especies arbustivas y herbáceas xerófilas. Se encuentra situado en altitudes comprendidas entre 1000 y 2500 m (Rzedowski, 1996). El carácter bioclimático es determinante de esta formación, ya que tienen una larga duración de la temporada seca que abarca de 7 a 8 meses y con baja precipitación de 500 mm en promedio anual o menor, tiene temperaturas medias anuales que apenas llegan a 20°C. La altura media de este matorral es variable. En las agrupaciones más complejas, se distinguen tres estratos: un estrato de 4 a 6 m de altura compuesto principalmente por la cactácea columnar *Cephalocereus senilis*; un estrato intermedio de 1.5 a 4 m de altura compuesto por especies arbustivas y cactáceas de menor tamaño como

Fouquieria splendens, *Mimosa biuncifera*, *Agave striata*, *Echinocactus visnaga*, *Karwinskia humboldtiana*, *Pithecellobium brevifolium*, *Lippia graveolens*, *Turnera diffusa*, *Ayenia rotundifolia*, y un estrato inferior de 0.40 a 1 m de altura definido por herbáceas como *Calliandra eriophylla*, *Jatropha spathulata* y *Selaginella lepidophylla* (Puig, 1991; CONANP, 2003). El suelo es heterogéneo y ello permite distinguir diversos grupos ecológicos, ya que bajo un mismo clima existen diferencias pedológicas como: a) Regosol: grupo ecológico de *Cephalocereus*, b) Feozem: grupo ecológico de *Lemaireocereus* y c) Litosol: grupo ecológico *Myrtillocactus* y *opuntia* donde el pH es de 8.0 aproximadamente, con un contenido de materia orgánica de 0.13%, con 10.6 Kg/ha de fosforo y con 122.1 Kg/ha de potasio (Puig, 1991).

El sitio de estudio de este tipo de vegetación se ubica sobre la carretera a Metztlán, localizado en Buena Vista en “Hacienda Vieja” a una altitud de 1343 m, entre las coordenadas 20°29'82” N y 98°40'66” O.

Bosque tropical caducifolio. Este tipo de vegetación tiene régimen tropical con clima cálido de llanura y subhúmedo en temporada seca, se desarrolla en altitudes inferiores a los 1000 m, la precipitación ocurre en verano y la temperatura media anual es de entre 22.5 °C y 25.5°C (CONANP, 2003). Un aspecto característico de este tipo de vegetación es la presencia de *Bursera morelensis*, la cual es una especie predominante, y al igual que los árboles y arbustos de este tipo de vegetación pierden las hojas durante el periodo seco que ocurre de noviembre a mayo (Puig, 1991). En el bosque tropical caducifolio, se pueden distinguir tres categorías de especies. (1) estrato arbóreo, cuya altura varía entre 8 y 12 metros, a este nivel la cobertura es cercana al 80%, (2) estrato arbustivo, el cual tiene alturas entre 0.90 a 2 metros y (3) estrato herbáceo poco desarrollado (Puig, 1991, CONANP, 2003). El bosque tropical caducifolio se desarrolla sobre suelos homogéneos, de las rocas madres de tipo calcáreo y en ocasiones marmo calcáreas o areniscas calcáreas siendo las redzinas las que presentan una abundante capa de humus con una profundidad que puede llegar a ser hasta de 50cm que se encuentran sobre roca caliza (CONANP, 2003). Además, el suelo de este tipo de vegetación posee un pH de 6.5 y 7, con horizontes orgánicos de 4 a 5 cm (Puig,).

El sitio de estudio de este tipo de vegetación se encuentra en una loma frente a la Laguna de Metztitlán a una altitud de 1246 m, entre las coordenadas 20°36'63" N y 98°47'69" O.

6.3 Características de la especie estudio

Fouquieria splendens Engelm., es conocida como ocotillo, rotilla o albarda, es una especie que pertenece a la familia Fouquieriaceae y suele crecer como arbusto o árbol, con una altura de entre 2 a 10 m, tiene un tronco basal corto de 15 a 25 cm de diámetro. La corteza externa es verde a café-amarillenta, exfoliante en pequeñas tiras, espinas de 15 a 25 mm de largo rectas o curvas y las hojas de los brotes cortos ampliamente abovadas. Además, muestra una ramificación cerca de la base, con tallos erectos o recurvados de 6 a 30 por planta. Las flores son hermafroditas, dispuestas en espigas, racimos o panículas de 2 a 2.5 cm de color rosado o rojo, las cuales se desarrollan en primavera y verano. La cantidad de semillas varía entre 5 a 13 y son blancas y con alas (Humphrey, 1935; Stone, 1993; Rzedowski y Calderón, 2001). Además son polinizadas por colibríes y abejas, y la dispersión de semillas es anemócora (Waser, 1979; Mathews, 1994).

Las plantas de *F. splendens* son susceptibles a bajas temperaturas pero tolerantes a altas temperaturas. Son abundantes en laderas con orientación Este, por efecto de la disponibilidad hídrica (Nobel y Zutta, 2005). El crecimiento de los internudos y hojas requiere de una gran inversión de energía y de disponibilidad hídrica (Lernsten *et al.*, 1974; Henrickson, 1969). Las hojas crecen en distintas temporadas durante el año como respuesta a la lluvia, pero el desarrollo de los internudos no ocurre cada año (Nobel y Zutta, 2005). Una forma de almacenar agua es por medio de las traqueidas que presentan las hojas como respuesta al estrés hídrico (Rodríguez y García, 2003).

En México, se encuentran poblaciones de *F. splendens* en Baja California Sur, Sonora Chihuahua, San Luis Potosí, Tamaulipas y hasta la parte sur de Querétaro e Hidalgo, entre los 700 y 2100 m de altitud (Henrickson, 1972). Habita en zonas desérticas en el matorral crasicale espinoso y coexiste con especies de otros géneros de plantas como *Yucca*, *Agave*, *Hechtia*, *Myrtillocactus*, *Opuntia*, *Echinocactus*, *Cephalocereus* y arbustos

deciduos. Además suele desarrollarse en suelos arenosos y bien drenados variando desde suelo negro, rocoso ó calizo (Henrickson, 1972, Zamundio, 1995).



Figura 1. Individuo de *Fouquieria splendens* en la población ubicada en el matorral xerófilo de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo.

6.4 *Caracterización de las condiciones ambientales*

Cada uno de los sitios de muestreo fue caracterizado ambientalmente de acuerdo a precipitación, temperatura y humedad relativa. El registro de la precipitación se realizó mensualmente de septiembre 2008 a septiembre 2009, para ello se colocó un pluviómetro con aceite automotriz (para evitar la evaporación del agua captada) dentro de cada sitio de estudio.

La temperatura y humedad ambiental, fue registrada instalando un sensor ambiental HOBO en cada tipo de vegetación durante febrero de 2009 (época seca) y septiembre de 2009 (época de lluvias). El sensor se mantuvo durante un periodo de 15 días en secas y lluvias, registrando valores cada hora.

6.5 Diseño de muestreo

En cada tipo de vegetación estudiado, matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio, se seleccionó una ladera con orientación oeste donde se ubicaron cuatro transectos de 5 m × 150 m con una separación entre ellos de 10 m. A su vez cada área fue dividida en cuadros de 5 m × 5 m. La superficie total de muestreo para cada tipo de vegetación fue de 0.3 hectáreas. Todos los individuos de *F. splendens* en cada cuadro fueron marcados, contados y se les midieron las variables morfométricas descritas en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Descripción de las variables morfométricas que se midieron en los individuos de *Fouquieria splendens* en la Barranca de Metztlán.

Variable	Unidad	Método de medición
Altura total de la planta	m	Se midió verticalmente desde el suelo hasta la punta de la rama más alta.
Altura a la rama*	m	Altura en la que ocurre la primera ramificación que surge del tallo principal. Se midió desde el suelo hasta donde inicia la primera ramificación.
Diámetro	cm	Es el diámetro basal del tallo principal.
Cobertura de la planta	m ²	Se estimó a partir de la medición del eje mayor y menor de la copa utilizando la fórmula de la elipse ($C=0.25\pi D_{\min}.D_{\max}$), donde D_{\min} es el eje menor y D_{\max} es el eje mayor de la cobertura.
Número de ramas*	-	Es el número de tallos basales que crecen de la base del tallo de cada individuo
Longitud de la rama	cm	Se midió la rama más larga desde su inicio en el tallo principal hasta la punta.

* No fueron utilizadas para los análisis alométricos

6.6 Densidad, cobertura y distribución

Para describir las diferencias en la estructura poblacional de *F. splendens* en cada tipo de vegetación, se estimó la densidad definida como el número de individuos por unidad de área, extrapolando estos cálculos por hectárea. Además, con la cobertura de la copa de las plantas se estimó la cobertura por hectárea. Asimismo, se estimó el patrón de distribución espacial el cual fue calculado mediante el índice de varianza-media. Este método predice que la distribución será aleatoria cuando la varianza es igual a la media, será agregada si la varianza es mayor a la media y uniforme si la varianza es menor que la media (Krebs, 1999).

6.7 Crecimiento y reproducción

El crecimiento de internudos se registró en cuatro ramas de cada individuo, una por cada punto cardinal. Cada rama fue marcada y se le midió la longitud total y la longitud de los tres últimos internudos de crecimiento. Además, se registró el crecimiento de las ramas que ocurrió entre diciembre de 2008 y noviembre de 2009.

Por otro lado, se registró el número de inflorescencias por individuo para cada tipo de vegetación durante la época de floración entre febrero y marzo de 2009, y se determinó la proporción de plantas con inflorescencias.

6.8 Análisis estadísticos

Los datos de precipitación se compararon con una prueba de Mann-Whitney debido a que los datos no cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza.

Los datos de humedad relativa y temperatura fueron comparados entre sitios mediante un análisis de varianza bifactorial (ANDEVA). Para lo cual, los valores fueron transformados a raíz cuadrada con lo que se cumplió el supuesto de normalidad y homogeneidad de varianza de los datos.

Para analizar el crecimiento de los internudos se utilizó un análisis de medidas repetidas y debido a que los datos no cumplieron los supuestos de normalidad y

homogeneidad de varianza se transformaron a logaritmo base 10 con lo que cumplieron los supuestos.

La variación en los atributos de tamaño (ver cuadro 1) entre tipos de vegetación fueron analizados usando Modelos Lineales Generalizados con distribución del error tipo Poisson (Crawley, 1993).

El análisis alométrico se realizó usando métodos bivariados y multivariados. Para análisis bivariado se aplicó la ecuación $y=a x^b$. La cual fue linealizada usando logaritmo en base 10 y así evitar la sobre dispersión de los datos. Por lo que se obtuvo la ecuación:

$$\text{Log}(y) = \text{Log}(b) + a \text{Log}(x)$$

donde:

y = altura (m) variable dependiente

x = diámetro basal (cm) variable independiente o variable explicatoria

a = intercepto

b = pendiente (coeficiente alométrico *sensu* Huxley y Teissier, 1936)

Esta ecuación se aplicó a las siguientes combinaciones de atributos de tamaño:

- Diámetro basal vs. Altura total
- Diámetro basal vs. Cobertura
- Diámetro basal vs. Longitud de la rama más larga

Dependiendo del valor del coeficiente alométrico se determina cuando hay isometría o alometría. Se considera isometría si $b = 1$ pero si $b \neq 1$ la relación es alométrica, es así que cuando $b > 1$ hay alometría positiva y cuando $b < 1$ hay alometría negativa (Marquet *et al.*, 2005). Mientras que el valor del intercepto no determina la forma de la relación alométrica (Harvey y Pagel, 1991).

En este caso las variables de diámetro, altura, cobertura y longitud de la rama fueron transformadas a logaritmo base 10 para realizar el análisis alométrico. Cada uno de los análisis de regresión fueron realizados, por separado para cada tipo de vegetación.

La comparación de las pendientes (b) entre los dos tipos de vegetación se hizo mediante un análisis de covarianza ANCOVA (Zar, 1999), utilizando el diámetro basal como covariable.

Por otra parte se realizó un análisis de componentes principales (ACP), utilizando los siguientes atributos de tamaño: diámetro basal, altura total, cobertura de la copa, altura a la rama, número de ramas, longitud de la rama más larga, número de inflorescencias por planta y longitud del internudo. El ACP, resumió la variación de una serie de datos morfológicos que en conjunto integraron los componentes principales (Klingenberg y Zimmermann, 1992). Además, el ACP proporcionó información de la contribución del factor tamaño y el factor forma, de esta manera se ha propuesto que si el primer componente presenta valores similares y con el mismo signo, entonces se puede concluir que corresponde a un componente de tamaño y los componentes remanentes pueden ser interpretados como la forma si los valores tienen signos o valores mezclados (Jolicoeur y Mosimann, 1960).

Debido a que las variables tienen diferentes unidades de medida y la varianza puede diferir ampliamente, para el ACP se optó por utilizar una matriz de correlación, ya que estandariza las variables (Jackson, 1991). Posteriormente, con la obtención de los “factor score” que determinan cada uno de los componentes y mediante una ANDEVA unifactorial se evaluaron las diferencias entre los tipos de vegetación. Todos los análisis fueron realizados usando en el paquete estadístico STATISTICA 7.0 (Copyright © Statsoft, Inc. 1984-2004).

Además, para determinar el tipo de alometría (positiva, negativa o isometría) del CP1 (tamaño) se estandarizaron los factor loadings a 1. Dividiendo el valor del factor loading de cada variable que tuvo mayor aportación entre el promedio de los factor loading totales, este rescalamiento sólo se realizó para el CP1 (Hornung y Sosa, 2006).

7. RESULTADOS

7.1 Caracterización de las condiciones ambientales

La precipitación registrada durante el periodo septiembre 2008-2009, no muestra diferencias significativas entre tipos de vegetación ($U = 72.0$, $P > 0.05$). Los valores máximos de precipitación se registraron en el mes de septiembre para ambos tipos de vegetación. En el bosque tropical caducifolio, el registro fue de 199.8 mm y en el matorral crasicaule de 153.1 mm (Fig. 2). En ambos sitios la temporada de lluvia es de junio a octubre y la época seca abarcó un periodo de siete meses de noviembre a mayo (Fig. 2).

En cuanto a la variación de la temperatura, no difirió entre sitios ($F = 0.038$, $P = 0.84$) pero sí entre épocas ($F = 5.9$, $P = 0.017$), asimismo la humedad relativa no difirió entre sitios ($F = 0.55$, $P = 0.46$) pero entre épocas sí ($P = 70.6$, $P = 0.001$) (Cuadro 2).

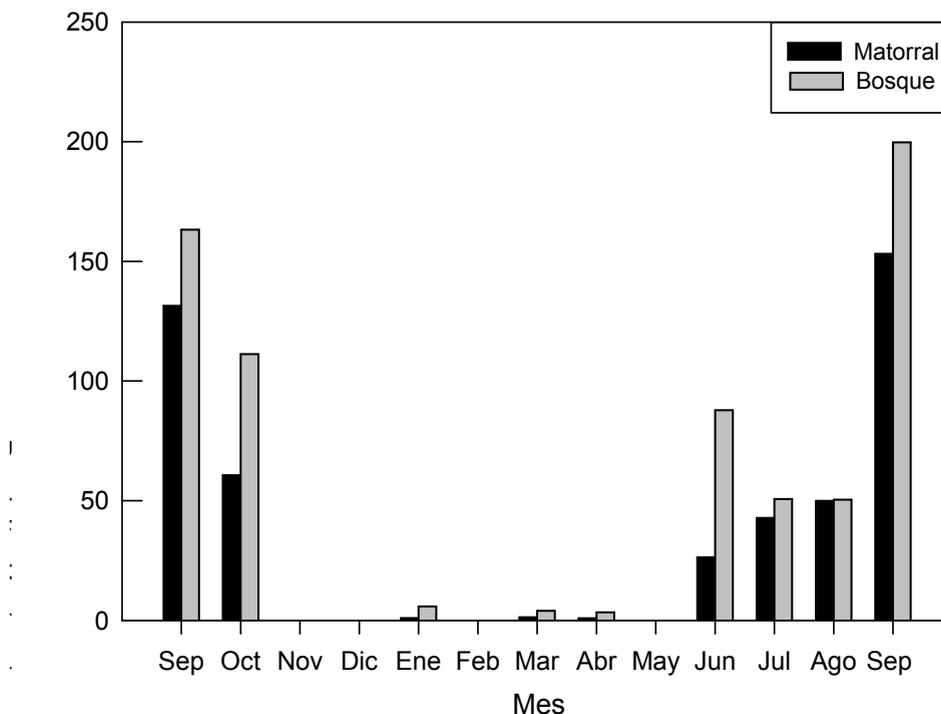


Figura 2. Variación mensual de la precipitación de septiembre 2008 a septiembre 2009 en los dos tipos de vegetación donde se establecen las poblaciones de *F. splendens* en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán.

Cuadro 2. Valores promedios de la temperatura, humedad relativa y precipitación anual en los dos tipos de vegetación de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán.

Tipo de vegetación	Temperatura promedio (°C) (\pm E.E)		Humedad relativa promedio (\pm E.E)		Precipitación anual (mm)
	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	
Matorral crasicaule	20.3 (0.6)	21.6 (0.6)	47.3 (3.5)	79.7 (3.5)	24.3
Bosque tropical caducifolio	19.8 (0.6)	21.8 (0.6)	52.5 (3.5)	79.6 (3.5)	35.9

7.2 Densidad, cobertura y distribución

La densidad poblacional de *F. splendens* fue diferente en los dos tipos de vegetación. En el bosque tropical caducifolio fue 51.4 % mayor y la cobertura 10.8 % más con respecto al matorral crasicaule. Además, la frecuencia de individuos fue 11 % mayor que en el matorral.

En ambos tipos de vegetación las plantas presentaron una distribución espacial agregada según el índice de varianza-media (Cuadro 3).

Cuadro 3. Densidad de individuos ha^{-1} , cobertura $m^2 ha^{-1}$, frecuencia relativa y distribución espacial (índice de varianza-media) de *Fouquieria splendens* en los dos tipos de vegetación.

Tipo de vegetación	Número de individuos	Densidad ind/ha	Cobertura a m^2/ha	Frecuencia relativa %	Índice (S^2/x)
Matorral crasicaule	150	500	4826	41	1.79
Bosque tropical caducifolio	227	757	5349	52	5.15

7.3 Crecimiento y producción de inflorescencias

El crecimiento de los internudos de *F. splendens* tuvieron un patrón similar que difirió entre periodos de crecimiento ($F = 1944.90$, $P = 0.0001$, Fig. 3), pero no entre tipos de vegetación ($F = 1.94$, $P = 0.12236$). En general los tres primeros periodos de crecimiento se mantienen constantes, sin embargo en el cuarto periodo hay un fuerte decremento registrando crecimiento nulo en la mayoría de los individuos de ambos tipos de vegetación.

Por otra parte el número de inflorescencias por planta entre tipos de vegetación fue diferente ($\chi^2 = 5$, $P = 0.03$, Fig. 3g). Puesto que en el matorral crasicaule es donde hubo la mayor proporción de plantas con inflorescencias presentando el 45% de las plantas inflorescencias, en relación al bosque tropical caducifolio que solo presentó el 23 %.

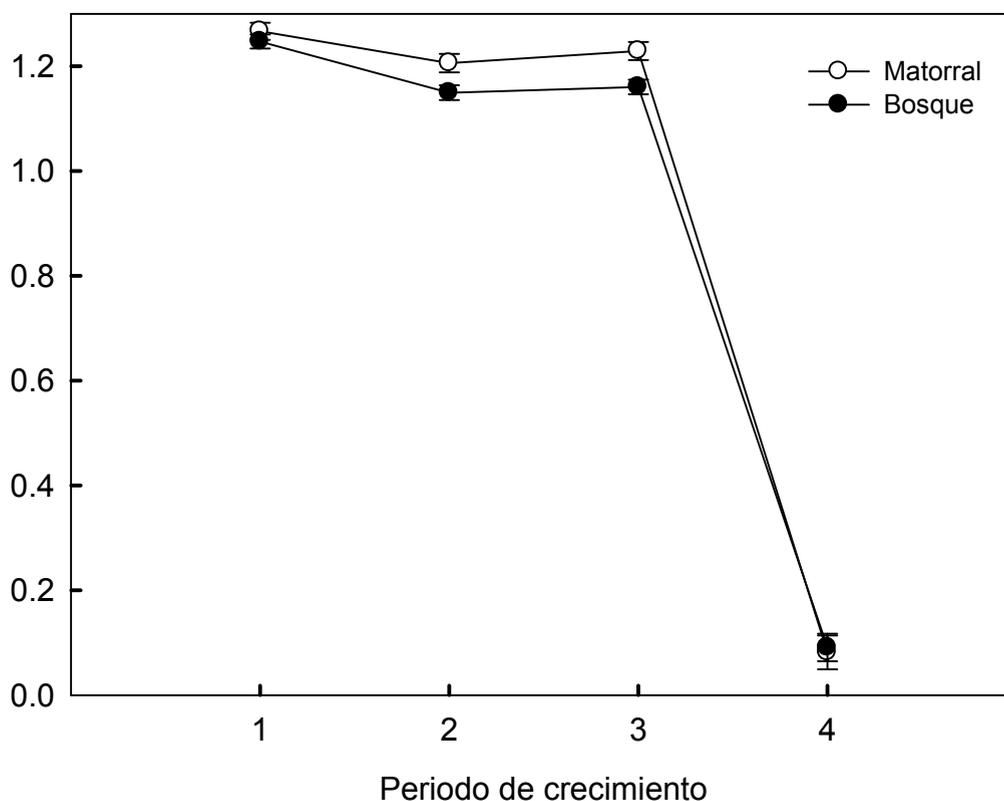


Figura 3. Valores promedio (\pm E.E) de la longitud de los internudos de cuatro periodos de crecimiento en los dos tipos de vegetación en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán.

7.4 Atributos de tamaño

En el matorral crasicaule se registró la mayor cantidad de plantas con tallas más grandes. El diámetro basal de *F. splendens* en los dos tipos de vegetación presentó diferencias significativas ($\chi^2 = 35$, $P < 0.0001$), puesto que las plantas que crecen en el matorral crasicaule son las que tienen los diámetros basales de mayor tamaño (Fig. 4a).

La altura promedio de las plantas no presentó diferencias significativas al comparar entre sitios ($\chi^2 = 2$, $P = 0.11$, Fig. 4b). Aunque la cobertura de la copa de las plantas, sí difirió significativamente entre el matorral crasicaule y el bosque tropical caducifolio ($\chi^2 = 77$, $P < 0.001$), puesto que los individuos que se desarrollan en el sitio más seco tienen copas de mayor tamaño (Fig. 4c). Respecto a la altura a la cual ramifican las plantas de *F. splendens*, también se obtuvieron diferencias significativas al comparar los individuos que se desarrollan en cada tipo de vegetación ($\chi^2 = 5$, $P = 0.02$), debido a que las plantas del bosque tropical caducifolio ramifican a mayor altura promedio (Fig. 4d). El número de ramas por planta, también difirió entre los dos tipos de vegetación ($\chi^2 = 65$, $P < 0.0001$), ya que en el matorral crasicaule están más ramificados los individuos (Fig. 4e). Asimismo, son las plantas en este tipo de ambiente las que tienen las ramas más largas en promedio ($\chi^2 = 6$, $P < 0.01$), con relación a las que se desarrollan en el bosque tropical caducifolio (Fig. 4f).

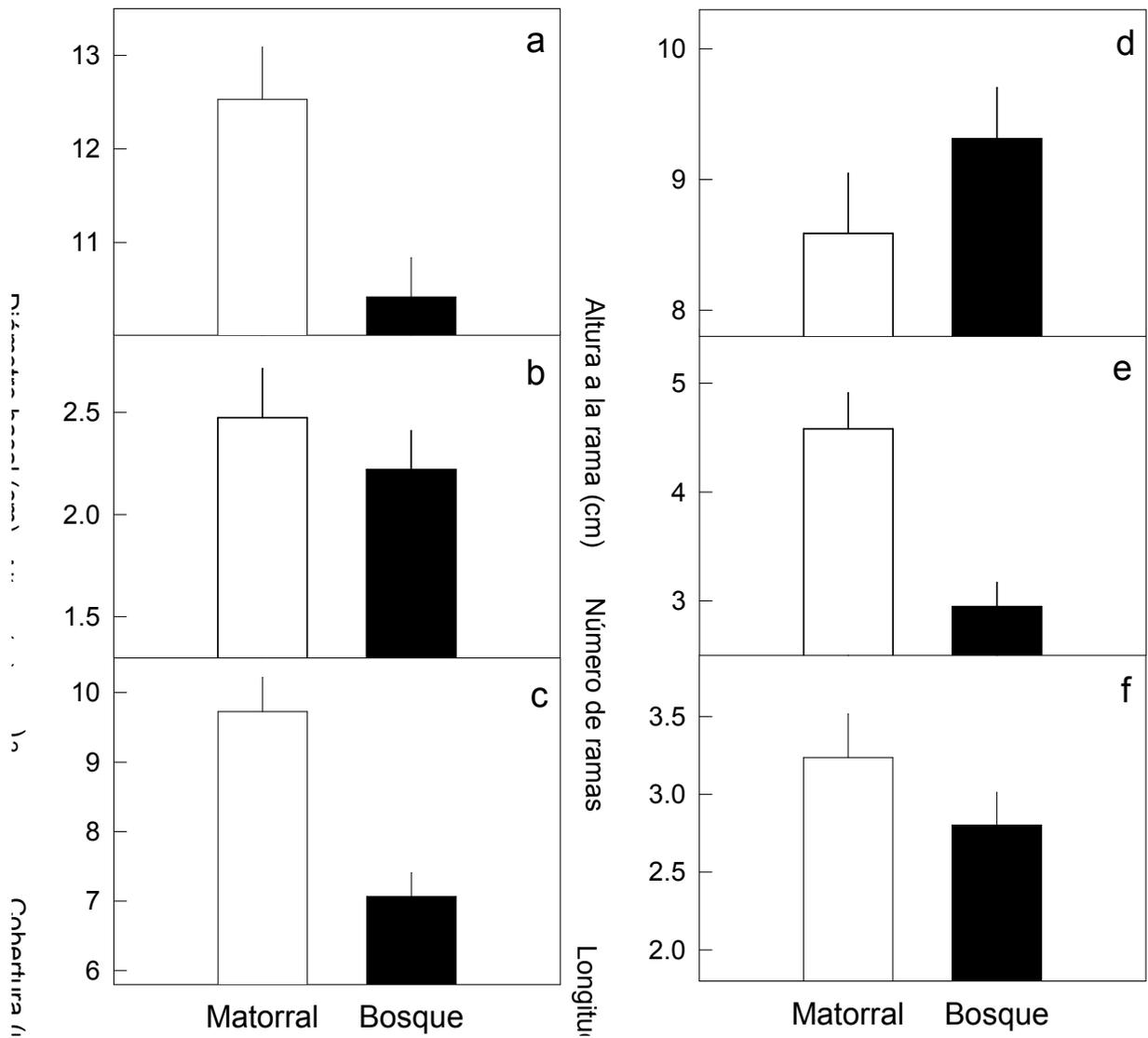


Figura 4. Valores promedio (\pm I.C. 95%) de los atributos de tamaño de *Fouquieria splendens*: a) diámetro basal, b) altura, c) cobertura de la copa, d) altura a la rama, e) número de ramas, y f) longitud de la rama, en el matorral crasicaule y en el bosque tropical caducifolio.

7.5 Alometría

Las relaciones alométricas entre diámetro basal vs. altura, diámetro basal vs. cobertura de la copa y diámetro basal vs. longitud de la rama, tuvieron alta correlación con un intervalo de valores de r entre 0.68 y 0.83 (Fig. 5). Además, la altura, cobertura y longitud de la rama más larga presentaron relación alométrica con el diámetro basal en ambos tipos de vegetación (Cuadro 4).

Cuadro 4. Parámetros de la regresión lineal entre las variables transformadas a logaritmo base 10 en las plantas de *Fouquieria splendens* en los dos tipos de vegetación: a) diámetro basal vs. altura de la planta, b) diámetro basal vs. cobertura de la copa, y c) diámetro basal vs. longitud de la rama más larga.

Sitio	r^2	Intercepto (\pm E.E)	Pendiente (\pm E.E)	F	P
a)					
Matorral crasicaule	0.69	-0.12 \pm 0.03	0.55 \pm 0.03	323	<0.0001
Bosque tropical caducifolio	0.64	-0.28 \pm 0.02	0.62 \pm 0.03	405	<0.0001
b)					
Matorral crasicaule	0.55	-0.60 \pm 0.10	1.36 \pm 0.10	184	<0.0001
Bosque tropical caducifolio	0.69	-0.84 \pm 0.07	1.55 \pm 0.06	499	<0.0001
c)					
Matorral crasicaule	0.46	-0.05 \pm 0.04	0.051 \pm 0.04	126	<0.0001
Bosque tropical caducifolio	0.58	-0.11 \pm 0.03	0.55 \pm 0.03	308	<0.0001

Las plantas de *F. splendens* tuvieron distinto patrón de crecimiento en cada uno de los dos tipos de vegetación estudiados. Además, la relación alométrica entre diámetro basal vs. altura es diferente entre los individuos que se desarrollan en los dos tipos de vegetación, ya que las plantas que crecen en el bosque tropical caducifolio tuvieron mayor altura debido a que el coeficiente alométrico fue mayor (Fig. 5a). Esto se probó con el ANCOVA, en donde se definió que las pendientes de las regresiones difieren significativamente entre las plantas de ambos tipos de vegetación ($F = 358$, $P < 0001$).

La relación entre diámetro basal vs. cobertura también mostró diferencias al comparar las pendientes de las relaciones alométricas entre los sitios ($F = 325$, $P <$

0.0001). Aunque se debe destacar que el coeficiente de correlación y determinación fueron superiores para el caso de las plantas que crecen en la zona de bosque tropical caducifolio (Fig. 5b, Cuadro 4).

Referente a la relación entre diámetro vs. longitud de la rama más larga de la planta, se obtuvo que en la zona de bosque se registró un coeficiente de correlación mayor (Fig. 5c). Asimismo el porcentaje de varianza explicada también fue superior para la relación alométrica de *F. splendens* en el sitio de bosque (Cuadro 4). Aunado a que las pendientes de las regresiones difirieron significativamente al comparar entre sitios ($F = 208$, $P < 0.0001$), y fueron justo las plantas de *F. splendens* que crecen en el bosque tropical caducifolio las que tienen el coeficiente alométrico más alto (Cuadro 4).

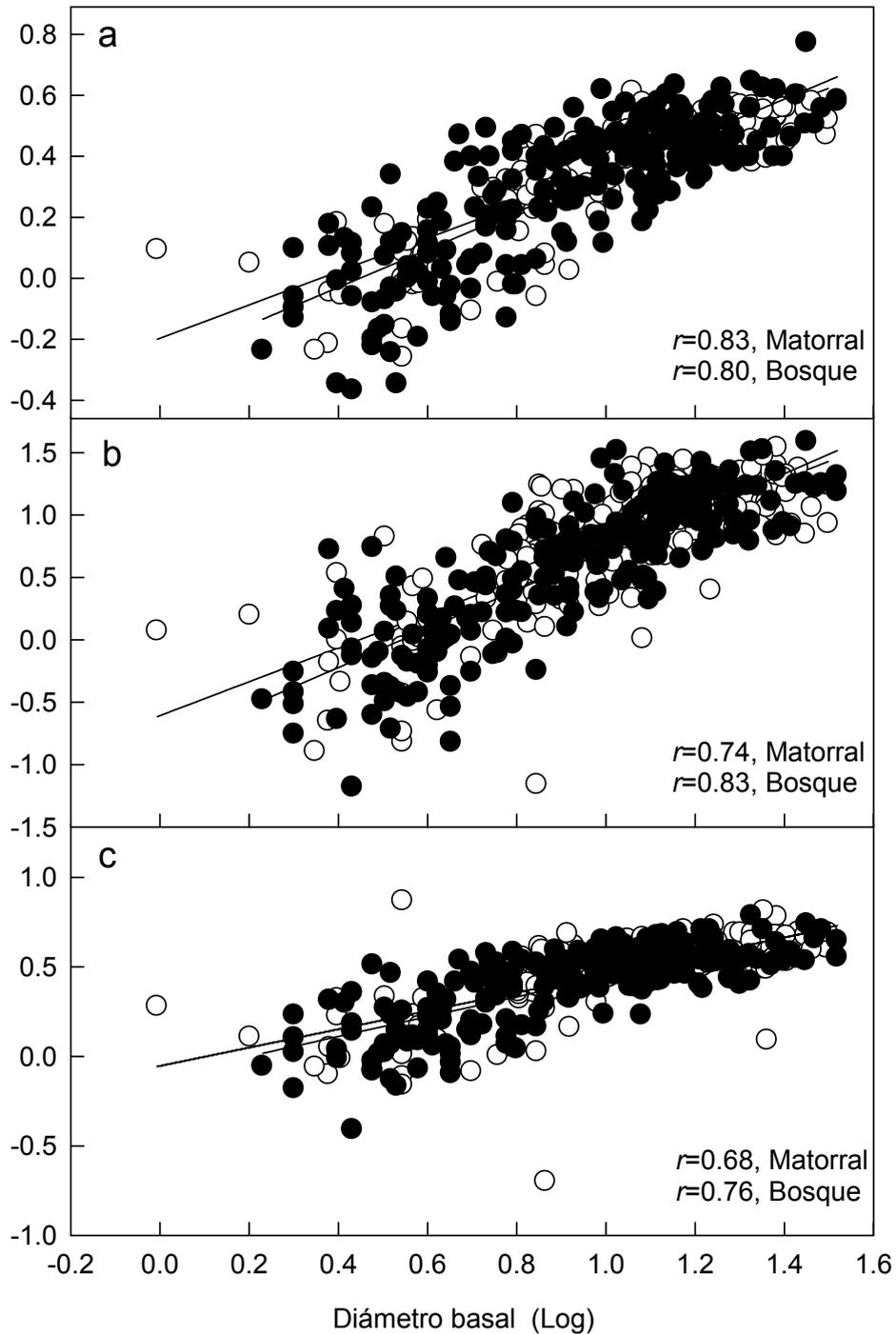


Figura 5. Relaciones alométricas entre: a) diámetro basal vs. altura, b) diámetro basal vs. cobertura y c) diámetro basal vs. longitud de la rama más larga en *Fouquieria splendens* en los dos tipos de vegetación. Los círculos vacíos representan las plantas del sitio de matorral crasicaule y los círculos oscuros las del bosque tropical caducifolio.

El análisis de componentes principales mostró que los cuatro primeros componentes principales explican el 86 % de la variación total. El primer componente (CP1) registró el 53% de la variación y las variables que mayor contribución tuvieron corresponden al factor de tamaño de las plantas: diámetro basal, altura, cobertura de la copa y longitud de la rama más larga. Además, los valores de los coeficientes de peso “factor loadings” fueron negativos y similares en las cuatro variables (Cuadro 5 y 6). Jolicoeur y Mosimann (1960) indicaron que sí el primer componente principal (CP1) presenta valores similares y con el mismo signo, entonces se puede inferir que corresponde a un componente de tamaño. Comparando los dos tipos de vegetación de acuerdo al CP1 hay diferencias en la dimensión de tamaño de las plantas de *F. splendens* (Cuadro 7).

El segundo componente principal (CP2), explicó el 12 % de la variación total y la altura a la rama fue la variable con mayor contribución en este componente y presentó al igual que en el CP1 signo negativo (Cuadro 5). El componente principal tres (CP3), explicó el 11% de la variación total y el número de inflorescencias fue la variable de mayor contribución. El cuarto componente (CP4) aportó el 10 % de la variación total y el número de ramas fue la variable con mayor contribución y con signo negativo (Cuadro 5). Es así que, los componentes dos y cuatro son los que definen la forma de las plantas *F. splendens* como lo sugiere Jolicoeur y Mosimann (1960) que los componentes remanentes pueden ser interpretados como la forma sí los valores tienen signos o valores mezclados. El CP3 no se consideró como un factor que contribuyera debido a su bajo valor del “factor loading”, en contraste con el CP4 el cual fue el más alto. Además los subsecuentes componentes el CP2 y CP4, fueron establecidos bajo el mismo criterio que el componente principal CP1, que fue asociado al tamaño.

El CP2, refiere a la altura a la primera ramificación, ya que las plantas con una mayor altura a la primera ramificación se encuentran dentro del eje indicado con signos negativos y las plantas con menor altura a la primera ramificación están representadas con signos positivos (Fig. 6b). Esto aunado a que el CP4 permite indicar que las plantas de *F. splendens* que se desarrollan en el matorral tienen una diferente arquitectura a las del bosque tropical caducifolio, como consecuencia del número de ramas y altura a la cual ramifican los individuos (Cuadro 6, Fig. 6).

Al rescalarse los “factor loadings” del componente de tamaño (CP1) estandarizado a 1, como lo implementaron Hornung y Sosa (2006), se pudo observar que los caracteres diámetro basal, altura, cobertura de la copa y longitud de la rama más larga, tienen una relación alométrica positiva con respecto al componente de tamaño (Cuadro 6). Lo cual indicó que no hay variables asociadas a la alometría negativa ni isometría.

Cuadro 5. Autovalores de componentes principales CP1, CP2, CP3 y CP4 de *Fouquieria splendens* en los dos tipos de vegetación.

CP (factor)	Autovalores	% Varianza total	% acumulativo
1	4.27	53.4	53.4
2	0.94	12.0	65.1
3	0.88	11.0	76.1
4	0.80	10.0	86.1

Cuadro 6. Crecimiento relativo con el “factor loading” para los componentes principales (CP1, CP2, CP3 y CP4) y el “loading rescalado” del CP1. Los valores < 1 refieren alometría negativa, valores = 1 representan isometría y valores > 1 significan alometría positiva para los atributos de tamaño de *Fouquieria splendens*. Los valores remarcados con negritas significan los valores que tienen mayor contribución.

Variables	Factor 1 (CP1)	Factor 2 (CP2)	Factor 3 (CP3)	Factor 4 (CP4)	Loading rescalado	Alometría
Diámetro basal	-0.87	0.01	0.05	0.15	1.25	Positiva
Altura	-0.93	-0.02	0.06	0.21	1.34	Positiva
Cobertura de copa	-0.91	-0.02	-0.01	0.16	1.31	Positiva
Altura a la rama	-0.37	-0.71	0.53	-0.25		
Número de ramas	-0.51	0.29	0.19	-0.74		
Longitud de la rama	-0.90	-0.005	0.01	0.20	1.36	Positiva
Número inflorescencias	-0.42	0.53	-0.67	-0.06		
Longitud del internudo	-0.64	-0.24	0.31	-0.23		
Variación explicativa	4.27	0.93	0.88	0.79		
Proporción total	0.53	0.11	0.11	0.09		

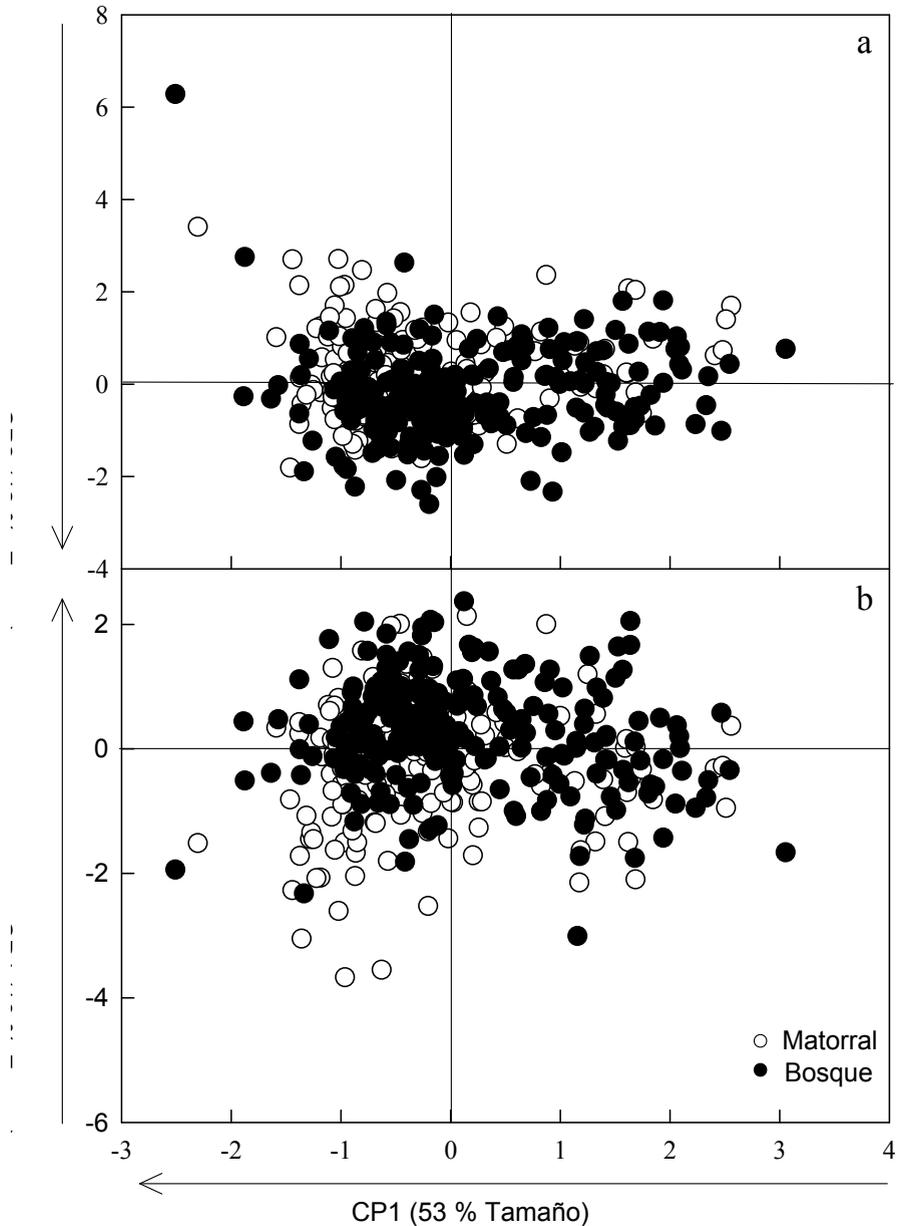


Figura 6. Componentes principales para las plantas de *Fouquieria splendens* en los dos tipos de vegetación (matorral crasicaule y bosque tropical caducifolio). El CP1, indica el factor de tamaño con las variables de respuesta diámetro basal, altura, cobertura de la copa y longitud de la rama más larga vs. CP2, el cual representa el efecto de la altura a la primera ramificación (a), y el CP4, representa al número de ramas por planta que se relaciona con el CP1 (b), estos dos últimos componentes representan el factor forma. Las flechas indican la dirección hacia donde están los individuos de mayor tamaño.

Cuadro 7. Análisis de varianza de una vía ANDEVA sobre los componentes principales CP1, CP2, CP3 y CP4 de las plantas de *Fouquieria splendens* en los dos tipos de vegetación.

PC (factor)	Matorral Promedio \pm E.E	Bosque caducifolio Promedio \pm E.E	<i>F</i>	<i>P</i>
CP1	-0.22 \pm 0.08	-0.14 \pm 0.06	13	0.00001
CP2	0.27 \pm 0.08	-0.18 \pm 0.06	20	0.00001
CP3	0.13 \pm 0.08	-0.08 \pm 0.06	4	0.01
CP4	-0.32 \pm 0.07	0.21 \pm 0.06	29	0.00001

8. DISCUSIÓN

Las plantas de *Fouquieria splendens* presentan diferencias alométricas entre tipos de vegetación, los individuos del bosque tropical caducifolio tienen mayores dimensiones de tamaño en comparación con los del matorral crasicaule. Por otra parte *F. splendens* muestra alometría positiva para las variables que determinan el tamaño, lo cual indica que estos caracteres son proporcionalmente mayores, entre mayor es el tamaño total de la planta la dimensión de los caracteres se incrementa. Esto se relaciona con la tasa de crecimiento estacional de los módulos, asociado con la expresión fenotípica de esta especie, los cuales definen la arquitectura de las plantas manteniendo así un diseño funcionalmente equilibrado pero que es afectado por las presiones de selección del tipo de vegetación donde crecen. Por otra parte las diferencias en las relaciones alométricas de *F. splendens* entre tipos de vegetación son también consecuencia de las condiciones ambientales históricas y presentes, bajo las cuales se están desarrollando los individuos. Efecto que también se ha registrado en poblaciones de *Acacia karroo* (Archibald y Bond 2003). Aunque lo anterior se asocia con los factores genéticos (Niklas 1994) y edad de las plantas (Bonser y Aarssen 2003).

Las condiciones ambientales también pueden influir en las relaciones de escalamiento alométrico, por ejemplo, la relación diámetro basal vs. altura de las plantas del bosque tropical caducifolio presentaron mayor coeficiente alométrico en contraste con las plantas del matorral crasicaule. Esto indica que los individuos del bosque tropical invierten más al crecimiento vertical, lo cual se relaciona con una adecuada provisión de humedad en el suelo para realizar el crecimiento modular en las ramas (Lernsten *et al.*, 1974; Henrickson, 1969). En este sentido, en el bosque tropical, es el área donde se registró mayor precipitación pluvial lo que en parte podría explicar el mayor tamaño de las plantas. Esto apoya la hipótesis de que las plantas que crecen en hábitats con más recursos tienden a ser de mayor tamaño que cuando se desarrollan en sitios con escasos recursos (Bonser y Aarssen, 2003). En contraste, las plantas de *F. splendens* que crecen en el matorral crasicaule, reflejan el efecto de las condiciones ambientales más estresantes, provocando lento crecimiento y pérdida de turgencia como consecuencia de la escasez hídrica (Dorantes y Castañeda 2003). Es claro que este recurso, es parte fundamental en el crecimiento de las

plantas terrestres (Niklas 1994). Es así que la variación y limitación de agua puede ocasionar diferencias morfológicas como se ha reportado en diversas especies vegetales (Valladares *et al.*, 2002).

Las plantas de *F. splendens*, presentaron diferencias en el tamaño y en consecuencia en la forma debido a que la altura a la primera ramificación y el número de ramas determinan una arquitectura distinta entre los individuos de los dos tipos de vegetación. Los resultados muestran que las plantas que crecen en el bosque tropical caducifolio ramifican a mayor altura en comparación con las plantas del matorral crasicaule. Esto es similar a lo registrado en otras especies que crecen en zonas semiáridas como *Encephalia farinosa* (Housman *et al.*, 2002) y *Nolina parviflora* (Escobar, 2005), donde se indica que la distancia a la primera ramificación es menor cuando el ambiente es más árido. Por otra parte, en el matorral crasicaule los individuos son muy ramificados, lo que demuestra la plasticidad fenotípica de *F. splendens* entre estos dos tipos de vegetación. Esta respuesta coincide con lo registrado en especies de zonas áridas y semiáridas como en *E. farinosa* cuya arquitectura difiere entre ambientes secos y húmedos (Housman *et al.*, 2002). Así mismo en *Prosopis glandulosa* se observó que los mezquites tienen un gran número de ramas basales cuando se establecen en zonas de mayor estrés hídrico con suelos arcillosos y compactos (Martínez y López-Portillo 2003). Aunque en el caso de la monocotiledonea *Nolina parviflora* la mayor ramificación se relacionó con las diferencias en el tipo de suelo (Escobar 2005; Martínez-Flores, 2009).

La amplia ramificación que tiene *Fouquieria splendens* también tiene efectos sobre la reproducción de las plantas, ya que individuos con más ramas producen mayor cantidad de inflorescencias. Esto evidentemente implica un escenario de costo-beneficio entre el crecimiento vegetativo y el esfuerzo reproductivo, ya que las plantas del matorral crasicaule tienen más inflorescencias aunque estos individuos son de menor tamaño. En este sentido, se ha considerado que el despliegue reproductivo se asocia con el número de ramas y con el tamaño de la planta (Bonser y Aarssen 2003). Por otro lado, Archibald y Bond (2003) puntualizan que la ganancia en tamaño vertical en *Acacia karroo* se traduce en un rápido desarrollo de estructuras reproductivas. Sin embargo esto contrasta con *F. splendens* debido a que las plantas que son más grandes no necesariamente son más reproductivas, como ocurrió en el bosque tropical caducifolio. Esta relación costo-beneficio implica diferencias

en el reclutamiento y supervivencia de las plantas que se desarrollan en los dos tipos de vegetación.

Bowers (2005, 2006), registró que las ramas más largas de *F. splendens* producen tres veces más inflorescencias que las ramas cortas y que las ramas deben de tener por lo menos un metro de longitud para destinar recursos a la reproducción; respuesta que es independiente del tamaño total de la planta. Sin embargo, recientemente se demostró que las ramas pequeñas, menores a un metro pueden ser reproductivas (Killingbeck, 2009). Esta variación fenotípica expresada en tamaño, forma y esfuerzo reproductivo permite entender las diferencias adaptativas de las especies como consecuencia de la presión ambiental (King, 1990; Siqueira 2006), como fue posible observarlo en los individuos de *F. splendens* que crecen en los dos tipos de vegetación.

La mayor densidad de individuos de *F. splendens* ocurrió en el bosque tropical caducifolio, esto puede ser respuesta a mejores condiciones para el establecimiento y supervivencia de las plantas. *F. splendens* requiere de sombra proporcionada por una planta nodriza y la acumulación de agua local para poder establecerse (Nobel y Zutta 2005). Aspecto que es congruente para la zona de bosque tropical caducifolio debido a que es un sitio con mas disponibilidad hídrica y además cuenta con la sombra proporcionada por *Bursera morelensis*, especie predominante y más alta que la especie de estudio.

Esta especie también requiere de suelos arenosos y bien drenados como suelo negro, rocoso (Henrickson, 1972, Zamundio, 1995), condición que también se cumple en el bosque tropical caducifolio, debido a que este tipo de vegetación se establece en suelos de arenisca calcárea con pH entre 6.5 y 7 y horizontes orgánicos de 4 a 5 cm (Puig, 1991). Estas características en el bosque tropical caducifolio lo hacen un ambiente con más posibilidades para el desarrollo de *F. splendens*. En contraste, en el matorral crasicale existen cactáceas columnares y algunos arbustos que pueden funcionar como plantas nodrizas para *F. splendens*, sin embargo estas están limitadas por la baja disponibilidad hídrica y por el tipo de suelo que es más compacto, el pH es de 8.0 y la disponibilidad de materia orgánica es menor (Puig, 1991).

La altitud también puede influir en la densidad poblacional puesto que en el matorral las plantas se encuentran a mayor altitud. Nobel y Zutta (2005), indican que a mayor altitud *F. splendens* es menos abundante y tiene menor tamaño debido a que es

sensible a bajas temperaturas pero muy tolerante a las condiciones xéricas. Sin embargo, a pesar de las diferencias en altitud entre tipos de vegetación, estos cumplen con las condiciones de temperatura óptima (20 a 25 °C) para la germinación de semillas como lo señala Freeman (1973). Es así que las restricciones de cada sitio pueden afectar el reclutamiento de individuos, debido a que en el matorral crasicaule sólo se registró un 8.6% de individuos menores a un metro de altura y en el bosque tropical caducifolio fue de 13%, pero en ningún tipo de vegetación hubo individuos juveniles menores a 0.50 m, tal y como se reporta para el desierto sonorense (Nobel y Zutta 2005).

9. CONCLUSIONES

1. Las plantas de *Fouquieria splendens* presentan diferencias alométricas entre tipos de vegetación.
2. Se encontró alometría positiva en *Fouquieria* para las variables que determinan el tamaño esto implica que estos caracteres son proporcionalmente mayores entre mayor es el tamaño total de la planta.
3. Las diferencias ambientales influyen en las relaciones alométricas, debido a que los individuos del bosque tropical caducifolio invierten más en el crecimiento vertical, lo cual está relacionado a la cantidad de agua disponible en el suelo.
4. La altura a la primera ramificación y el número de ramas determinan una arquitectura distinta entre los individuos del matorral crasicaule y del bosque tropical caducifolio.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen PA, Pockman TW, Restrepo C y Milne TB. 2008. Allometry, growth and population regulation of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Functional Ecology* **22**:197-204.
- Alves FL, Martins RF y Santos AM. 2004. Allometry of a neotropical palm, *Euterpe edulis* Mart. *Acta botánica. Brasileña* **18**: 369-374.
- Archibald S y Bond WJ. 2003. Growing tall and growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna and arid environments. *Oikos* **102**: 3-14.
- Bazzaz FA. 1996. Plants in changing environments. Cambridge University Press.
- Begon M, Harper LJ y Townsend RC. 1996. Life and death in unitary and modular organisms, Chapter 4. In *Ecology Individual, populations and communities*. Third edition.
- Begon M, Harper JL y Townsend CR. 1999. *Ecología*. Omega. Barcelona.
- Belgrano A, Allen PA, Enquist JB y Gillooly FJ. 2002. Allometric scaling of maximum population density: a common rule for marine phytoplankton and terrestrial plants. *Ecology Letters* **5**: 611-613.
- Bonser PS y Aarssen WL. 2001 Allometry and plasticity of meristem allocation throughout development in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Ecology* **89**: 72-79.
- Bonser PS y Aarssen WL. 2003. Allometry and development in herbaceous plants: functional responses of meristem allocation to light and nutrient availability. *American Journal of Botany* **90**: 404-412.
- Bowers EJ. 2005. Influence of plant size and climatic variability on the floral biology of *Fouquieria splendens* (ocotillo). *Madroño* **52**: 158-165.
- Bowers EJ. 2006. Branch length mediates flower production and inflorescence architecture of *Fouquieria splendens* (ocotillo). *Plant Ecology* **186**: 87-95.
- Brookstein FL. 1991. Morphometric tools for landmark data. Cambridge University Press, New York, USA.
- Cao KF y Ohkubo T. 1998. Allometry, root/shoot ratio and root architecture in understory saplings of deciduous dicotyledonous trees in central Japan. *Ecological Research* **13**: 217-227.
- Chapin III FS. 1991. Integrated responses of plants to stress: a centralized system of physiological responses. *BioScience* **41**: 29-36.

- Cloudsley-Thompson JL. 1979. El hombre y la biología de zonas áridas. Blume. Barcelona.
- Crawley, M. J. 1993. Glim for ecologists. Blackwell scientific publications, Oxford. 379 p.
- CONANP-SEMARNAT. 2003. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-Secretaría del medio ambiente y recursos naturales México, México D. F.
- Delgado AL, Acevedo FM, Castellanos H, Ramírez H y Serrano J. 2005. Relaciones alométricas y patrones de crecimiento para especies de árboles de la Reserva Forestal Imataca, Venezuela. *Interciencia* **30**: 275-283.
- Dorantes RA y Sánchez MJL. 2006. Biochemical changes and development of leaf tracheary elements of a desert plant *Fouquieria splendens* ssp. *breviflora* exposed to water stress. *Physiologia Plantarum* **127**: 650-657.
- Dorken ME y Barrett SCH. 2004. Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and diecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant. *Journal of Ecology* **92**: 32-44.
- Escobar LA. 2005. Comparación alométrica de *Nolina Parviflora* en dos ambientes áridos de los estados de Veracruz y Puebla. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana.
- Flores MFM. 2009. Arquitectura y alometría intraespecífica de *Nolina parviflora* en el cerro de “Las Derrumbadas”, Puebla. Tesis de Licenciatura, Universidad veracruzana.
- Fox WC, Roff AD y Fairbairn JD. 2001. Evolutionary Ecology concepts and case studies. OXFORD University Press, New York. pp
- Franco-Viscaíno E. 1994. Water regime in soils and plants along an aridity gradient in central Baja California, México. *Journal of Arid Environments* **27**: 309-32.
- Freeman C.E. 1973. Germination responses of a Texas population of ocotillo (*Fouquieria splendens*) to constant temperature, water stress, pH and salinity. *American Midland Naturalist* **89**: 252-256.
- Fungairiño GS. 2004. Demografía modular de una planta perenne mediterránea (*Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. *Ecosistemas* **13**: 129-133.
- Fungairiño GS, Fernández C, Serrano MJ, López F y Acosta JF. 2005. Developmental instability and plant potential fitness in a Mediterranean perennial plant, *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. *Acta Oecologica* **27**: 43-48.
- Gould SJ. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **41**: 587-640.
- Gayon J. 2000. History of the concept of Allometry. *American Zoologist* **40**: 587-640.

- Gianoli E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: Fisiología ecológica en plantas. Eds. Hernán Mariano Cabrera. Chile pp. 13-25.
- Harvey PJ y Pagel MD. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Henrickson J. 1969. Anatomy of periderm and cortex of Fouquieriaceae. *Aliso* **7**: 97-126.
- Henrickson J. 1972. A taxonomic revision of the Fouquieriaceae. *Aliso* **7**: 439-537.
- Hopkins GW. 1995. Introduction to plant physiology. Wiley. pp 424-426.
- Housman DC, Price MV y Redak RA. 2002 Architecture of coastal and desert *Encelia farinosa* (Asteraceae): consequences of plastic and heritable variation in leaf characters. *American Journal of Botany* **89**: 1303-1310.
- Humphrey HH. 1935. A study of *Idria columnaris* and *Fouquieria splendens*. *American Journal of Botany* **22**: 184-207.
- Hornung-Leoni C y Sosa V. 2006. Morphological variation in Puya (Bromeliaceae): an allometric study. *Plant Systematic and Evolution* **256**: 35-53.
- Jackson JE. 1991. A user's guide to principal components. Wiley-Interscience, New York, USA.
- Jolicoeur P., Mosimann JE. 1960. Size and shape variation in the painted turtle, a principal component analysis. *Growth* **24**: 339-354.
- Krebs JC. 1999. Ecological Methodology. Second edition. Addison Wesley Longman. Pp 214-215.
- King SJ, Albaugh JT, Allen LH y Kress WL. 1999. Stand-level allometry in *Pinus taeda* as affected by irrigation and Fertilization. *Tree Physiology* **19**: 769-778.
- King DA. 1990. Allometry of saplings and understory trees of a panamanian forest. *Functional Ecology* **4**: 27-32.
- Klingenberg CP y Zimmermann M. 1992. Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: A multivariate comparison in nine species of water striders. *American Naturalist* **140**: 601-620.
- Killingbeck TK. 2009. Flowers are produced on stems shorter than one meter in the desert shrub ocotillo (*Fouquieria splendens*). *The Southwestern Naturalist* **54**: 55-57.
- Kohyama T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* **1**: 399-404.
- Kroon H, Huber H, Stuefer JF y Groenendael JM. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* **166**: 73-82.

- Lernsten, NR y Carrey KA. 1974. Leaf anatomy of ocotillo (*Fouquieria splendens*: Fouquieriaceae) specially vein endings and associated veinlet elements. *Canadian Journal Botany* **52**: 2017-2021.
- López-Serrano, García-Morote, Andrés-Abellán, Tendero A y del Cerro A. 2005. Site and weather effects in allometries: A simple approach to climate change effect on pines. *Forest Ecology and Management* **215**: 251-270.
- Marquet AP, Quiñones AR, Abades S, Labra F, Tognelli M, Aarim M y Rivadeneira M. 2005. Scaling and power-laws in ecological systems. *The Journal of Experimental Biology* **208**: 1749-1769.
- Matthews, R.F. 1994. *Fouquieria splendens*. The fire effects information system data base. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, Intermountain Fire Sciences Laboratory, Missoula, MT <http://www.fs.fed.us/database/feis/plants/shrub/fouspl/all.html>. 15 p.
- Martínez AJ y López-Portillo J. 2003. Allometry of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* along a topographic gradient in the Chihuahuan desert. *Journal of Vegetation Science* **14**: 111-120.
- Matamoros RJ y Reyes MD. 2001. La plasticidad de las plantas. *Elementos* **41**: 39-43.
- McSteen P y Leyser O. 2005. Shoot branching. *Annual Review Plant Biology* **56**: 353-374.
- Morales E. 1988. Estrategias de vida. 1988. Centro de Ecología, UNAM. *Ciencias* 37-43
- Møller AP y de Lope F. 1998. Herbivory affects developmental instability of stone oak, *Quercus rotundifolia*. *Oikos* **82**: 246-252.
- Niklas JK. 1994. Plant allometry: is there a grand unifying theory?. *Biology Review* **79**: 871-889.
- Niklas JK y Enquist B. 2002. On the Vegetative Biomass Partitioning of Seed Plant Leaves, Stems, and Root. *The American Naturalist* **159**: 482-497.
- Nobel SP y Zutta RB. 2005. Morphology, ecophysiology, and seedling establishment for *Fouquieria splendens* in the northwestern Sonora Desert. *Journal of Arid Environments* **62**: 251-265.
- Portela QCR y Santos MAF. 2003. Alometria de plântulas e jovens de espécies arbóreas: copa x altura. *Biota Neotropica* **3**:1-5.
- Preston AK y Ackerly. DD. 2004. The evolution of allometry in modular organisms. En: Phenotypic integration studying the ecology and evolution of complex phenotypes. Pigliucci M y Preston K (eds.). Oxford University Press.
- Puig HP. 1991. Vegetación de la Huasteca México, Estudio fitogeográfico y ecológico. Instituto de ecología, Xalapa, Veracruz, México.

- Puijalon S y Bornette G. 2006. Phenotypic plasticity and mechanical stress: biomass partitioning and clonal growth of an aquatic plant species. *American Journal of Botany* **93**: 1090–1099.
- Rodríguez AM, García MT y Muñoz JL. 2003. Análisis bioquímico y fisiológico de *Fouquieria splendens* spp. *breviflora* bajo la acción de agentes de estrés hídrico. *Polibotánica* **16**: 49-62.
- Rzedowski J. 1996 Nombres regionales de algunas plantas de la Huasteca potosina. *Acta Científica Potosina* **6**:7-58
- Rzedowski J y Calderón G. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C., CONABIO, México. 1406 pp.
- Schlichting CD y Pigliucci M. 1998. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. Sinauer Associates. Massachusetts, USA.
- Schlichting CD. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecological Systems*. **17**: 667-693.
- Siqueira SA. 2006. Alometría de *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) em diferentes fisionomías do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO. *Biota Neotropica* **6**:1-6.
- Sperry JS y Hacke UG. 2002. Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology* **16**: 367-378.
- Stone JW. 1993. Fouquieriaceae ocotillo familia. ©Copyright by the Regents of the University of California
- Sultan ES. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution y Desarrollo* **5**: 23-33.
- Tomlinson PB. 1987. Architecture of tropical plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 1-20.
- Turner IM, Gong WK, Ong JE, Bujangi JS y Kohyama T. 1995. The architecture and allometry of mangrove saplings. *Functional Ecology* **9**: 205-212.
- Valladares F, Wright JS, Lasso E, Kitajima K, Pearcy WR. 2000. Plastic Phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* **81**: 1925-1936.
- Waser MN. 1975. Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia* **39**: 107-121.
- Weiner J y Thomas SC. 2001. The nature of tree growth and the age-related decline in forest productivity. *Oikos* **94**: 374-376.
- Weiner J y Fishman L. 1994. Competition and allometry in *kochia scoparia*. *Annals of Botany* **73**: 263-271.

- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 207-215.
- West GB, Brown HJ y Enquist JB. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* **400**: 664-667.
- West-Eberhard MJ. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review Ecology Systems* **20**:249-278.
- Yamada T, Yamakura T y Lee SH. 2000. Architectural and allometric differences among *Scaphium* species are related to microhabitat preferences. *Functional Ecology* **14**: 731-737.
- Zamudio S.1995. Flora del Bajío y Regiones adyacentes. Instituto de Ecología , A.C. Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán. Fascículo 36. pp 1-7.
- Zar HJ.1999. Biostatistical Analysis. Upper Saddle River, New Jersey. pp 660.