

# DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y RESPUESTA FOTOTRÓPICA DE *DIOON MEROLAE* (ZAMIACEAE) EN POBLACIONES RELICTUALES DEL CENTRO DE CHIAPAS, MÉXICO

MARIO GONZÁLEZ-ESPINOSA<sup>1,2</sup>, BEATRIZ ADRIANA PÉREZ-ESPINOSA<sup>1</sup> Y NEPTALÍ RAMÍREZ-MARCIAL<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres, Área de Conservación de la Biodiversidad,  
El Colegio de la Frontera Sur

<sup>2</sup>Autor para la correspondencia: mgonzale@ecosur.mx

**Resumen:** *Dioon merolae* (Zamiaceae) es una especie arborescente, longeva, con tallos curvados e inclinados, posiblemente por fototropismo, que crece en laderas de montículos abruptos con suelos arenosos delgados. Se estimó el ambiente lumínico de 144 plantas en ocho montículos mediante inclinación de la ladera, altura del talud y distancia desde la base y la copa al borde del talud, y se comparó con el modelo nulo del individuo vertical no fototrópico. La mayoría de las plantas (64%), y de mayor tamaño, se encontraron en laderas noreste; en menor número (3%) y más pequeñas en orientación sureste. La longitud y volumen total de tallos y del tallo principal se ajustaron a una regresión cuadrática ( $P < 0.013$ ;  $R^2 = 0.044-0.193$ ). Más plantas femeninas y masculinas correspondieron a diferencias de valor intermedio y alto, respectivamente, entre los individuos inclinados respecto al modelo nulo del individuo vertical no fototrópico. Se propone que la distribución espacial y la inclinación de los tallos de *D. merolae* pueden ser adaptativos sobre gradientes lumínicos.

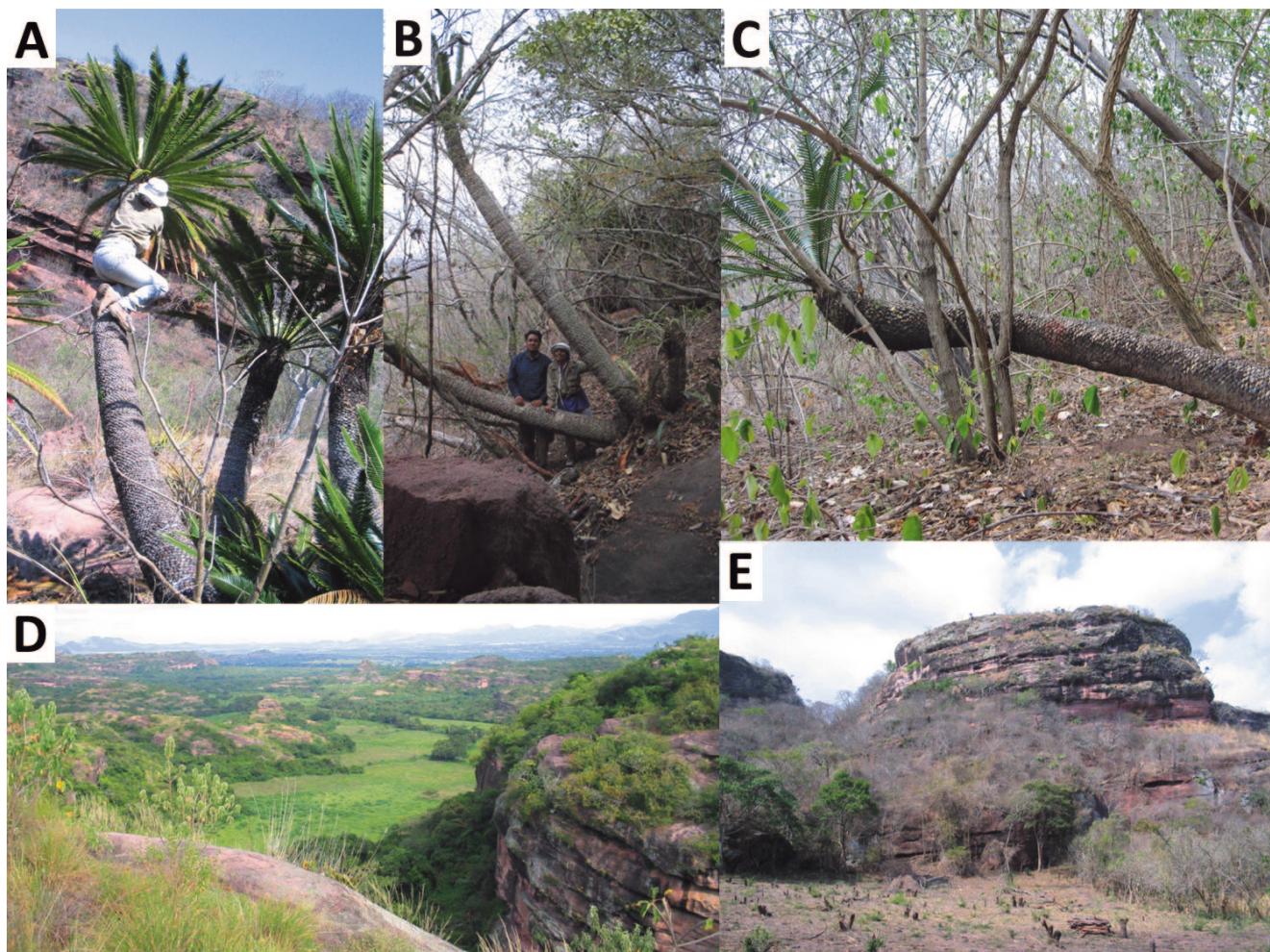
**Palabras clave:** ambiente lumínico, Cycadales, gravitropismo, inclinación del tronco, *inselberg*.

**Abstract:** *Dioon merolae* (Zamiaceae) is an arborescent, long-lived cycad, which has its trunks curved and inclined, possibly due to phototropism. It grows on shallow sandy soils on alluvial slopes of terraced rocky hills. We estimated the light environment of 144 adults in eight rocky hills using slope angle, hill height and distance, and distance from the plant crown to the top of the hill; we compared it with the null model of a non-phototropic vertical plant. Most plants (64%), and those largest, occurred on northeast facing slopes; less (3%) and smallest on southeast facing slopes. Total and main stem length and volume fitted a quadratic regression ( $P < 0.013$ ;  $R^2 = 0.044-0.193$ ). More female and male plants were associated to intermediate and high differences, respectively, between observed values of inclined plants and values with the model of a non-phototropic vertical plant. We propose that the spatial distribution and trunk inclination of *D. merolae* may be adaptive on light availability gradients.

**Key words:** Cycadales, gravitropism, *inselberg*, light environment, trunk inclination.

Los cambios morfológicos a través de la ontogenia de las plantas pueden relacionarse con capacidades cambiantes para la adquisición de recursos (Sumida *et al.*, 2002). Sin embargo, la comprobación de su valor adaptativo en individuos arbóreos, de los mecanismos fisiológicos subyacentes (Loehle, 1986; Wainwright, 2007) y de las estructuras anatómico-morfológicas implicadas (Fisher y Marler, 2006) es difícil bajo condiciones naturales y ha recibido relativamente poca atención. La luz solar es uno de los principales factores que determinan el crecimiento vegetal. Su captura afecta el crecimiento y desarrollo de las plantas o sus órganos como fuente de energía para la fotosíntesis, como fuente

de calor y como fuente de información (Pearcy *et al.*, 1989; Lang *et al.*, 2010). La cantidad de luz por unidad de tiempo y de superficie, su composición espectral y la dirección en que incide sobre las hojas son elementos del ambiente lumínico que varían en condiciones naturales. La arquitectura de la planta puede modificarse como resultado de su exposición diferencial o de sus órganos a un gradiente en el ambiente lumínico a través de la orientación del tallo, la distribución e inclinación de las hojas y la distribución de las ramas (Hart, 1988; Wainwright, 2007). La luz influye a lo largo de la vida de la planta e interactúa con respuestas a otros factores bióticos y abióticos cambiantes conforme el individuo ocupa



**Figura 1.** (A y B) Adultos de *Dioon merolae* en El Campanario, municipio de Jiquipilas, Chiapas; las copas de los tallos principales están al menos a 5 m de altura. (C) Individuo muy longevo de *D. merolae* con el tallo casi postrado sobre la ladera; el fototropismo ha acentuado la elevación de las hojas en el extremo distal. (D) Aspecto general de El Campanario, municipio de Jiquipilas, Chiapas, con individuos aislados de *D. merolae* y de especies arbóreas de selva baja caducifolia remanente en la matriz de cultivos agrícolas y potreros; nótese la ausencia de suelo en la parte alta de los promontorios. (E) Acercamiento a un promontorio rocoso en El Campanario, donde se aprecian el talud, la ladera y las planicies aluviales (en primer plano, con tocones de árboles pequeños talados para realizar agricultura); los adultos de *D. merolae* sólo se establecen en oquedades sobre los taludes o en suelos delgados sobre la ladera aluvial. Créditos de las fotografías: (A y D) Beatriz A. Pérez-Espinosa; (B, C y E) Julia M. Lázaro-Zermeño.

el espacio: presencia de organismos competidores, eventos catastróficos, la gravedad, el agua, el arrastre del suelo o el viento (Daubenmire, 1974; Harker, 1996; Barbour *et al.*, 1999; Lang *et al.*, 2010). La disponibilidad de luz también puede ser afectada de manera permanente por obstáculos fijos como montículos y taludes, el ángulo y posición dentro de una cañada o el ángulo y exposición de una ladera en diferentes latitudes (Holland y Steyn, 1975; Barbour *et al.*, 1999; Lang *et al.*, 2010). La interacción entre diferentes tropismos determina la forma final del crecimiento de las plantas y sus órganos (Kiss *et al.*, 2003). El factor que mayor influencia tiene en estas interacciones depende del órgano que

recibe el estímulo. Durante la germinación, pero antes de la emergencia de las plántulas, la dirección del crecimiento es controlado por la gravedad (Correll y Kiss, 2002; Kiss *et al.*, 2003). Sin embargo, una vez que las plántulas alcanzan la superficie del suelo y se transforman en autótroficas, la dirección del crecimiento de la raíz, del tallo y de los órganos laterales es el resultado de una continua interacción entre la luz, la gravedad y otros estímulos.

El fototropismo puede controlar la orientación del crecimiento radial de los tallos y su elongación por su exposición a un gradiente de luz a través de radiación unilateral, bilateral, radial u horizontalmente asimétrica (Timell, 1986;

Matsuzaki *et al.*, 2006). Las deformaciones del crecimiento del eje ortotrópico en gradientes de luminosidad pueden ocurrir en las plántulas e individuos jóvenes, pero en etapas más avanzadas de la vida de la planta pueden deberse más a la exposición a la gravedad (gravitropismo), al arrastre del suelo en laderas inestables (Harker, 1996) o a una combinación de dos o más tropismos. La inclinación fototrópica es consecuencia de un cambio en la distribución espacial del crecimiento producida por una reducción de la tasa de elongación de las células del lado irradiado mientras que no varía la elongación o aumenta la tasa de crecimiento de las células del lado no irradiado (Loehle, 1986; Yamamoto *et al.*, 2002). Aunque el fototropismo ha sido demostrado en muchas plantas herbáceas (Hart, 1990), sólo en raras ocasiones se ha documentado con especies arbóreas (Loehle, 1986; Lang *et al.*, 2010). El fototropismo del tallo principal se ha observado en individuos que crecen en los márgenes de los bosques o a lo largo de riberas de los ríos y se le ha atribuido influencia sobre la orientación de las copas en las regiones tropicales (Young y Hubbell, 1991) y templadas (Olesen, 2001). Como una alternativa a las dificultades del estudio experimental de tropismos con árboles adultos en el campo, sus interrelaciones y consecuencias pueden abordarse con modelos geométricos que reproduzcan los escenarios de interacción de los factores y permitan predicciones verificables en el terreno (Ishii e Higashi, 1997, 1998; Matsuzaki *et al.*, 2006; Lang *et al.*, 2010).

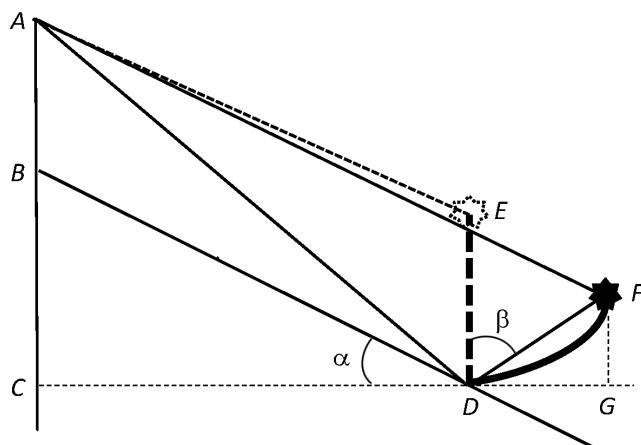
En este estudio se evalúa el posible valor adaptativo de la inclinación de los troncos o tallos principales de *Dioon merolae* (Zamiaceae), una especie arborescente de gran longevidad, endémica de Chiapas y Oaxaca (Lázaro-Zermeño *et al.*, 2011), cuyos tallos se inclinan y curvan hacia arriba conforme avanza la edad (Figura 1A-C). Debe tenerse cuidado en no adoptar interpretaciones adaptacionistas *a priori* (Gould y Lewontin, 1979). La capacidad de *D. merolae* para desarrollar la arquitectura observada sería favorecida por la selección natural si resulta en una mayor captura de luz en sitios que reciben sombra de taludes durante varias horas al día (Figura 1D, E; Ishii e Higashi, 1997; 1998; Lang *et al.*, 2010). Debido a la misma sensibilidad fototrópica, es posible proponer que la distribución de los adultos sea también afectada por la exposición de las laderas. Se construye un modelo geométrico que permite probar la hipótesis de que la ubicación e inclinación de los individuos de *D. merolae* resulta de la interacción entre los componentes del paisaje que determinan la disponibilidad de luz y la ausencia de competencia (espaciamiento, orientación y altura de los promontorios capaces de ensombrecer el ambiente de cada planta) con la capacidad de las plantas para responder a las condiciones variables de luminosidad. La respuesta de la planta dependerá de su tamaño, de la distancia a los taludes sobre la ladera, de la inclinación de la ladera y de la altura de los taludes. La inclinación del tallo principal se asociaría con una mayor exposición a la luz y esto se reflejaría en

plantas de mayor tamaño, con copas más frondosas, mayor número de conos y semillas capaces de producir plántulas más vigorosas.

## Materiales y Métodos

**Área de estudio.** Las poblaciones estudiadas se localizan en el municipio de Jiquipilas, en la Depresión Central de Chiapas, aproximadamente a 93° 34' longitud oeste y 16° 36' latitud norte y a una altitud de 600 m. El clima regional es Aw<sub>0</sub>, cálido con lluvias en verano, con precipitación media anual de 1,020 mm (700-800 mm entre mayo y octubre) y temperatura media anual de 25.4 °C (FORTAM, 1984). El paisaje consta de llanos e *inselbergs* rocosos, terracedos, más o menos aislados (Figura 1D, E). Estas formaciones geológicas de areniscas de color rojizo del Triásico y Jurásico, cuyo nombre se puede traducir como “montañas insulares”, “montes isla”, “promontorios” o “montículos rocosos” están aislados por la erosión y rodeados de áreas llanas; Lüttge (2008) discute la relación de estas formaciones geológicas con la estructura de la vegetación tropical. Los suelos de los promontorios y sus laderas son litosoles o regosoles eútricos con textura gruesa, escasa profundidad (< 10-15 cm) y pobres en materia orgánica; las áreas planas que rodean a los promontorios de areniscas tienen suelos derivados de sedimentos aluviales finos y se clasifican como cambisoles o rendzinas medianamente profundos (FORTAM, 1984). La vegetación original correspondía a selva baja caducifolia en las áreas llanas; en la actualidad sólo se aprecian algunos de sus elementos arbóreos en pequeños fragmentos aislados, rodeados por una matriz de potreros y cultivos agrícolas (Figura 1D, E).

**Especie estudiada.** *Dioon merolae* de Luca, Sabato & Vázquez-Torres (Zamiaceae, Cycadales) es una especie de madera blanda con radios amplios, llamada manoxílica (Fisher y Marler, 2006), muy longeva, arborescente, con uno o varios troncos; la longitud del tallo principal puede alcanzar más 5 m de largo. Las copas tienen hasta más de 100 hojas siempre verdes, pinnado-compuestas, rígidas y coriáceas dispuestas a manera de corona (Figura 1A-C). *Dioon merolae* es una especie dioica que puede tener una mayor proporción de plantas masculinas (61%) que femeninas (datos de Lázaro-Zermeño *et al.*, 2011 para las mismas poblaciones de este estudio). Los conos masculinos tienen una forma alargada, cilíndrica, algunas veces decumbentes, de hasta 40 cm de longitud por 10 cm de ancho, de color verde amarillento cuando jóvenes y de color marrón oscuro cuando maduros; las esporofilas de las que se compone el cono se separan para dejar entrar el aire y liberar el polen. Los conos femeninos son de forma ovoide y densamente lanosos y se desarrollan en la parte terminal del tallo; alcanzan hasta 45 cm de largo por 25 cm de ancho, con un peso promedio de 6 kg (Lázaro-Zermeño *et al.*, 2011). Los individuos de



**Figura. 2.** Modelo geométrico que muestra los segmentos y ángulos necesarios para el cálculo de la variable DIPETRI. Véase Materiales y Métodos.

*D. merolae* tienen un alto valor en el mercado ilegal nacional e internacional como plantas de ornato (Pérez-Farrera y Vovides, 2006). Sin embargo, la mayor amenaza a sus escasas poblaciones se debe a (1) la intensa cosecha anual de las hojas de los adultos (“espadañas”), llevadas como ofrenda en ceremonias tradicionales (Pérez-Farrera y Vovides, 2006; Lázaro-Zermeño *et al.*, 2011), (2) su limitada regeneración por semilla y (3) los efectos esporádicos sobre plántulas y juveniles, ocasionalmente severos, de incendios rasantes y sequía. Las plantas adultas presentan uno o varios tallos unidos en su base (Figura 1A-C); la mayoría de las veces son cilíndricos y pueden bifurcarse y formar ramas cada una con su copa de hojas. *Dioon merolae* ocupa sólo las laderas de los promontorios rocosos y no las áreas llanas con suelos aluviales.

**Datos de campo y cálculos.** Las observaciones se realizaron en 2007 y 2008, con algunos datos complementarios obtenidos en junio de 2010. Se incluyó un total de 144 plantas adultas de las laderas de ocho montículos rocosos. En cada planta se contabilizó el número de tallos basales, ramas y hojas de las copas. Se midió con cinta métrica de nylon la distancia (cm) entre la base del tallo principal (D) y la parte apical de la copa (F; Figura 2); el diámetro del tallo principal se obtuvo del promedio de tres mediciones de la base, la parte media y la parte distal del tallo. Se determinó el sexo de cada planta adulta con la presencia, producción o restos de conos. El arco bajo la cuerda DF fue medido en 30 plantas con una cinta métrica de nylon colocada sobre el tallo curvado e inclinado; se realizó el ajuste de un modelo de regresión lineal simple entre el arco (X) y la cuerda (Y). Con el ecuación obtenida ( $Y = -276 + 0.97X$ ,  $R^2 = 0.997$ ,  $n = 30$ ) se estimó el arco en los restantes individuos que no fueron medidos directamente. En la base de cada planta (D) se midió con un transportador la pendiente del terreno (ángulo  $\gamma$ ).

Figura 2) y con una brújula Brunton en posición horizontal la exposición de la ladera. Con una cinta métrica de nylon se midió la distancia entre la base de la planta (D) y la base del talud inmediatamente arriba de cada planta (B; Figura 2). Con un telémetro (*range finder*) se estimó la distancia entre la base del tronco principal y la orilla superior del talud respectivo (AD; Figura 2), así como la distancia entre la copa del tallo principal (F) y la orilla superior del talud (segmento AF; Figura 2). Se encontró que el cálculo de estas dos últimas distancias (AD y AF) era relativamente impreciso a pesar del considerable esfuerzo requerido para obtenerlas; finalmente, una vez que se comprobó la seguridad de las estimaciones visuales asociadas a las del telémetro, se decidió que una misma persona obtuviera las medidas BD con una cinta de nylon, y con esa referencia en cada planta, la misma persona realizará una estimación visual de sus distancias AD y AF (Figura 2). El ángulo de inclinación del tallo respecto a la vertical (ángulo  $\alpha$ , Figura 2) se calculó con una escuadra metálica de la cual pendía una plomada situada sobre la base del tallo; con un transportador se midió el ángulo de inclinación de la cuerda DF del tallo con respecto a la vertical construida.

El efecto conjunto de la inclinación de la planta ( $\alpha$ ), la distancia a la base del talud (BD), la inclinación de la ladera ( $\beta$ ) y la altura del talud (AB) sobre variables de tamaño de las plantas y la frecuencia de conos fue analizado mediante la diferencia entre los perímetros de dos triángulos (Figura 2): un triángulo asociado al modelo nulo de una planta adulta hipotética con su tallo vertical, sin efecto por respuesta fototrópica (ADEA), y otro correspondiente a una planta normal en la que el tallo principal muestra algún grado de inclinación y curvatura (ADFA). La diferencia entre los perímetros

**Cuadro 1.** Resumen de análisis de varianza con un criterio de clasificación para evaluar el efecto de la orientación de la ladera (NE, SE SO, NO) sobre variables de tamaño de *Dioon merolae* en Jiquipilas, Chiapas. Entre paréntesis se indica la transformación aplicada a cada variable: ln = logaritmo natural de Y; RC = raíz cuadrada de Y + 0.5.

Fuente de variación	gl	SC	CM	F	P
Longitud total de tallos (ln)	3	6.14	2.05	3.39	0.020
Error	140	84.56	0.60		
Longitud del tallo principal (ln)	3	5.19	1.73	4.88	0.003
Error	140	49.69	0.36		
Volumen total de tallos (ln)	3	12.10	4.03	4.44	0.005
Error	140	127.26	0.91		
Volumen del tallo principal (ln)	3	16.75	5.58	7.13	< 0.001
Error	140	109.58	0.78		
Número total de hojas (RC)	3	17.02	5.67	0.28	0.838
Error	140	2812.37	20.10		
Número de hojas del tallo principal (RC)	3	18.010	6.00	1.41	0.242
Error	140	595.99	4.26		

**Cuadro 2.** Promedio ( $\pm 1$  e.e.) de variables de tamaño de *Dioon merolae* en cada una de las orientaciones de la ladera (tamaño de muestra entre paréntesis). Promedios con la misma letra no son diferentes con  $P \leq 0.05$  (prueba HSD de Tukey).

	NE (91)	SE (4)	SO (12)	NO (37)
Longitud total de tallos (cm)	329.8 $\pm$ 28.01 <sup>a</sup>	189.0 $\pm$ 58.84 <sup>a</sup>	190.8 $\pm$ 43.72 <sup>a</sup>	249.5 $\pm$ 40.80 <sup>a</sup>
Longitud del tallo principal (cm)	218.3 $\pm$ 12.33 <sup>a</sup>	133.3 $\pm$ 27.78 <sup>ab</sup>	137.0 $\pm$ 26.71 <sup>ab</sup>	160.2 $\pm$ 15.22 <sup>b</sup>
Volumen total de tallos (cm <sup>3</sup> )	1174.2 $\pm$ 115.37 <sup>a</sup>	919.0 $\pm$ 356.7 <sup>ab</sup>	459.3 $\pm$ 102.83 <sup>b</sup>	796.3 $\pm$ 151.29 <sup>b</sup>
Volumen del tallo principal (cm <sup>3</sup> )	816.3 $\pm$ 62.03 <sup>a</sup>	677.6 $\pm$ 233.06 <sup>ab</sup>	323.6 $\pm$ 89.36 <sup>b</sup>	547.8 $\pm$ 68.75 <sup>ab</sup>
Número total de hojas	117.0 $\pm$ 10.76 <sup>a</sup>	85.0 $\pm$ 38.55 <sup>a</sup>	111.8 $\pm$ 24.37 <sup>a</sup>	102.4 $\pm$ 14.01 <sup>a</sup>
Número de hojas del tallo principal	37.1 $\pm$ 3.21 <sup>a</sup>	30.0 $\pm$ 9.47 <sup>a</sup>	32.3 $\pm$ 4.45 <sup>a</sup>	44.8 $\pm$ 3.94 <sup>a</sup>

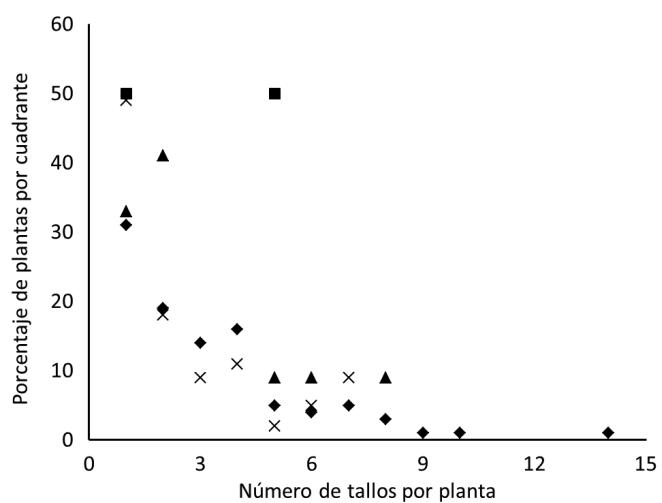
de los triángulos,  $DIPETRI = ADFA - ADEA$ , estima la diferencia en el ambiente lumínico que cada planta puede experimentar respecto a un individuo de su mismo tamaño, pero hipotéticamente vertical, en función de la altura del talud ( $AB$ ), la inclinación de la ladera ( $\theta$ ), la distancia de la base al talud ( $BD$ ), la inclinación de la planta ( $\phi$ ) y la distancia entre la copa de la planta y el borde del talud ( $AF$ ). El segmento  $CD$  se calculó como  $CD = \cos \theta BD$  y el segmento  $AC$  se obtuvo a partir del teorema de Pitágoras con  $(AC)^2 = (AD)^2 - (CD)^2$ . El segmento  $AB$  corresponde a la altura visible del talud y se obtuvo de  $AB = AC - BC$ , donde  $BC = \sin \theta BD$ .

Las variables morfológicas utilizadas como variables de respuesta fueron: (1) la suma de la longitud de los tallos de cada planta, (2) la longitud del tallo principal, (3) la suma del volumen de los tallos (se asumió una forma cilíndrica) de cada planta, (4) el volumen del tallo principal, (5) el número total de hojas en todas las copas de la misma planta, (6) el número de hojas en la copa del tallo principal y (7) el número de conos femeninos o masculinos.

**Análisis estadístico.** Se utilizó análisis de varianza (ANDEVA) con un criterio de clasificación para evaluar el efecto de la orientación del cuadrante (NE, SE, SO y NO) sobre las variables morfológicas mencionadas (Zar, 1974). Las variables continuas fueron transformadas a su logaritmo natural ( $\ln$ ) y las discretas a su raíz cuadrada ( $RC = Y + 0.5$ ) para homogeneizar sus varianzas y normalizar su distribución. También se utilizó un ANDEVA con las mismas variables respecto al factor Clase de distancia a la base del talud (siete clases de 3 m de longitud cada una). Se ajustaron modelos de regresión lineal simple ( $Y = \text{constante} + DIPETRI + \text{error}$ ) y cuadrática ( $Y = \text{constante} + DIPETRI + (DIPETRI)^2 + \text{error}$ ) para explicar las variables morfológicas en función de la variable *DIPETRI* (Figura 2). Se evaluó con tablas de contingencia la asociación de la frecuencia de individuos de sexo femenino, masculino o no determinado, con valores categóricos de la variable *DIPETRI* y de distancia a la base del talud; en este último caso se utilizaron las mismas siete categorías de distancia con las que se evaluó la distribución de la abundancia sobre la ladera. Los análisis se hicieron con el paquete estadístico SPSS, v. 15.

## Resultados

**Distribución espacial y tamaño.** El mayor número de plantas adultas (91 plantas, 63% del total) se encontró en las laderas orientadas al NE (0-90°), seguido de las laderas NO (26%, 37 plantas); las laderas orientadas al SO (181-270°) y SE (91-180°) incluyeron 8 y 3% (12 y 4 plantas), respectivamente. Los 144 individuos estudiados se agruparon en seis clases de tamaño con base en el número de tallos conectados en la base de la planta: clase I (52 plantas monopódicas, 36% de la población); clase II (28 plantas con dos tallos, 19.4%); clase III (15 plantas con tres tallos, 10.4%); clase IV (18 plantas con cuatro tallos, 12.5%); clase V (16 plantas con cinco o seis tallos, 11.1%) y clase VI (15 plantas con siete o más tallos, 10.4%). El número de tallos por planta varió con la orientación de la ladera. En las laderas NE se encontraron plantas con 1-14 tallos; en las laderas SE sólo con 1-5 tallos; en el SO sólo con 1-7 tallos, mientras que en las laderas orientadas al NO (271-360°) sólo se encontró un máximo de ocho tallos por planta (Figura 3). La longitud del tallo principal ( $F_{3,140} = 4.88, P = 0.003$ ) fue mayor en plantas



**Figura 3.** Porcentaje de individuos de *Dioon merolae* por número de tallos en las laderas orientadas al NE (diamantes), SE (cuadros), NO (triángulos) y SO (cruces) en montículos rocosos de El Campanario, municipio de Jiquipilas, Chiapas.

**Cuadro 3.** Promedio ( $\pm 1$  e.e.) de variables de tamaño de *Dioon merolae* por clases de distancia a los taludes (clases I-VII; tamaño de muestra entre paréntesis). LTT = longitud total de tallos (cm), LTP = longitud del tallo principal (cm), VTT = volumen total de tallos ( $\text{cm}^3$ ), VTP = volumen del tallo principal ( $\text{cm}^3$ ), NHT = número de hojas totales, NHTP = número de hojas del tallo principal. Promedios con la misma letra no son diferentes con  $P \leq 0.05$  (prueba HSD de Tukey).

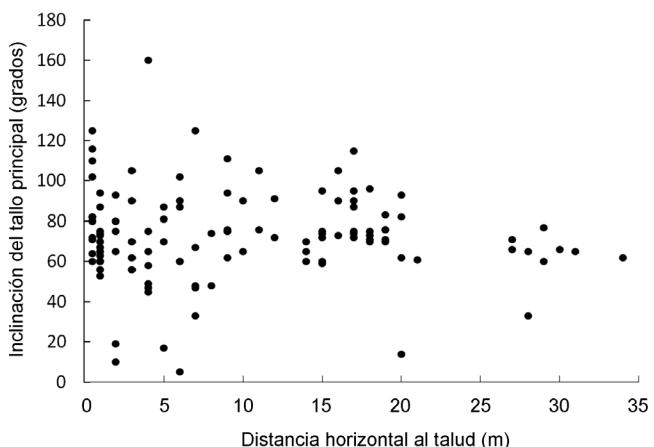
	I (45)	II (24)	III (15)	IV (8)	V (12)	VI (19)	VII (21)
LTT	271.51 $\pm$ 30.20 <sup>a</sup>	214.04 $\pm$ 39.22 <sup>a</sup>	376.67 $\pm$ 109.30 <sup>a</sup>	290.63 $\pm$ 92.37 <sup>a</sup>	264.08 $\pm$ 59.90 <sup>a</sup>	354.74 $\pm$ 56.64 <sup>a</sup>	335.76 $\pm$ 63.44 <sup>a</sup>
LTP	177.11 $\pm$ 14.23 <sup>a</sup>	139.83 $\pm$ 16.40 <sup>a</sup>	239.60 $\pm$ 39.89 <sup>a</sup>	203.63 $\pm$ 32.60 <sup>a</sup>	200.17 $\pm$ 29.07 <sup>a</sup>	248.95 $\pm$ 31.77 <sup>a</sup>	204.33 $\pm$ 23.53 <sup>a</sup>
VTT	823.89 $\pm$ 102.92 <sup>a</sup>	681.58 $\pm$ 173.19 <sup>a</sup>	1448.52 $\pm$ 445.45 <sup>a</sup>	1022.63 $\pm$ 347.79 <sup>a</sup>	908.13 $\pm$ 206.30 <sup>a</sup>	1376.92 $\pm$ 261.46 <sup>a</sup>	1195.41 $\pm$ 243.16 <sup>a</sup>
VTP	557.36 $\pm$ 58.94 <sup>a</sup>	438.23 $\pm$ 81.89 <sup>a</sup>	973.08 $\pm$ 194.97 <sup>b</sup>	739.98 $\pm$ 140.0 <sup>b</sup>	733.54 $\pm$ 122.64 <sup>b</sup>	1014.80 $\pm$ 172.95 <sup>b</sup>	807.18 $\pm$ 115.44 <sup>b</sup>
NHT	128.09 $\pm$ 15.77 <sup>a</sup>	104.21 $\pm$ 17.38 <sup>a</sup>	114.73 $\pm$ 26.51 <sup>a</sup>	86.38 $\pm$ 25.36 <sup>a</sup>	89.83 $\pm$ 29.24 <sup>a</sup>	84.79 $\pm$ 19.63 <sup>a</sup>	131.00 $\pm$ 20.79 <sup>a</sup>
NHTP	45.78 $\pm$ 5.47 <sup>a</sup>	38.79 $\pm$ 4.94 <sup>a</sup>	37.60 $\pm$ 6.24 <sup>a</sup>	28.13 $\pm$ 5.40 <sup>a</sup>	35.08 $\pm$ 7.13 <sup>a</sup>	22.32 $\pm$ 3.53 <sup>b</sup>	43.52 $\pm$ 4.63 <sup>a</sup>

de laderas NE respecto a las orientadas al NO (Tukey,  $P = 0.024$ ), pero no fue diferente de las que se encontraron en las laderas SE y SO (Cuadros 1, 2). El volumen total de tallos y el volumen del tronco principal fueron mayores en el NE respecto al SO ( $F_{3,140} > 4.44$ ,  $P < 0.005$ ). La longitud total de tallos, el número total de hojas y el número de hojas del tallo principal fueron similares entre plantas en diferentes orientaciones de la ladera (Cuadros 1, 2). La abundancia de plantas adultas sobre las laderas mostró dos modas: entre la clase I y la IV y entre la clase V y la VII (Cuadro 3). Las plantas ubicadas a diferentes distancias de los taludes mostraron diferencias significativas solamente en el volumen del tallo principal ( $F_{6,137} = 3.50$ ,  $P = 0.003$ ; Cuadro 3) y en el número de hojas del tallo principal ( $F_{6,137} = 2.38$ ,  $P = 0.032$ ; Cuadro 3); las plantas con mayor número de hojas en el tallo principal se encontraron a menos de 3 m de los taludes o en los puntos más alejados de éstos; las plantas con menos hojas se encontraron entre 12 y 18 m de los taludes (clases de distancia IV y VI).

**Distribución espacial de los sexos y producción de conos.** Se encontró que 35% de las plantas evaluadas fueron del sexo masculino (50 individuos), 21% del sexo femenino (31 individuos) y 44% de adultos indeterminados (63 plantas). No se encontraron plantas femeninas que tuvieran más de siete tallos, pero las plantas masculinas pudieron observarse en todas las clases de tamaño, excepto en plantas con 10-13 tallos. Se encontró una mayor frecuencia de individuos femeninos asociada a valores intermedios de la variable *DIPETRI* (14 observadas vs 8.1 esperadas; 10 vs 13.0 en el caso de plantas masculinas; 11 vs 12.4 en el caso de individuos indeterminados, respectivamente) y una mayor frecuencia de plantas masculinas asociadas a valores altos de *DIPETRI* (14 observadas vs 9.6 esperadas; 3 vs 6.0 en el caso de las femeninas; 11 vs 12.4 para plantas de sexo indeterminado, respectivamente) (tabla de contingencia:  $\chi^2 = 10.20$ , g.l. = 4,  $P = 0.037$ ). La frecuencia observada de plantas de ambos sexos e indeterminados no mostró heterogeneidad entre las clases de distancia a los taludes, encontrándose totales de 45, 24, 15, 8, 12, 19 y 21 plantas en las clases de distancia de 3 m cada una a partir de la base de los taludes (tabla de

contingencia:  $\chi^2 = 13.43$ , g.l. = 12,  $P = 0.338$ ). Se registró la producción de 37 conos femeninos y 63 masculinos. Aunque 61 plantas produjeron un cono en su tallo principal, en nueve casos se contaron dos conos y en cinco con tres conos. El mayor número de conos masculinos se encontró en plantas con un único tallo, seguido de las que tenían 2, 4 y 8 tallos; las plantas con más de nueve tallos produjeron muy pocos conos. Por su parte, las plantas que produjeron los mayores números de conos femeninos tenían 1, 2 ó 7 tallos; no se observó la producción de conos femeninos en plantas que tuvieran más de siete tallos.

**Tamaño y variación del ambiente lumínico.** La mayoría de las plantas con 100 cm o más de altura (68 de 77) mostraron una inclinación de 60° o más con respecto a la vertical. Aunque se encontraron plantas con algún grado de inclinación a todo lo largo de la distancia desde la base de los taludes hasta las áreas llanas en la base de los promontorios, los mayores valores de inclinación ( $> 100^\circ$ ) se encontraron entre los 0 y 18 m desde la base del talud (Figura 4); la planta con mayor inclinación (respuesta fotorápica más acentuada) se



**Figura 4.** Ángulo de inclinación de los individuos de *Dioon merolae* mayores a 100 cm de altura a lo largo de la distancia desde la base de los taludes en El Campanario, municipio de Jiquipilas, Chiapas.

**Cuadro 4.** Resultados del ajuste de regresión lineal (L) y cuadrática (C) de las variables de tamaño de adultos de *Dioon merolae* mayores a 100 cm de altura en función de la diferencia entre los perímetros de los triángulos que integran altura e inclinación de la planta, su distancia al talud, la inclinación de la ladera y la altura del talud (*DIPETRI*). Los modelos ajustados fueron:  $Y = \text{constante} + \text{DIPETRI} + \text{error}$  y  $Y = \text{constante} + \text{DIPETRI} + (\text{DIPETRI})^2 + \text{error}$ . Beta = Coeficientes estandarizados,  $t = t$  de Student,  $P = \text{probabilidad asociada al valor de } t$ ,  $R^2 = \text{coeficiente de determinación (ajustado del modelo de regresión cuadrática)}$ ,  $F = F$  del modelo,  $P = \text{probabilidad asociada al valor de } F$ .  $\ln = \text{logaritmo natural de } Y$ ;  $RC = \text{raíz cuadrada de } Y + 0.5$ .

		Beta	<i>t</i>	<i>P</i>	$R^2$	<i>F</i>	<i>P</i>
Longitud total de tallos ( $\ln$ ) L	<i>DIPETRI</i>	0.209	2.51	0.013	0.044	6.33	0.013
Longitud total de tallos ( $\ln$ ) C	<i>DIPETRI</i>	0.968	4.36	< 0.001	0.116	10.14	< 0.001
	$(\text{DIPETRI})^2$	-0.813	-3.66	< 0.001			
Longitud del tallo principal ( $\ln$ ) L	<i>DIPETRI</i>	0.289	3.55	0.001	0.083	12.57	0.001
Longitud del tallo principal ( $\ln$ ) C	<i>DIPETRI</i>	1.119	5.21	< 0.001	0.174	15.60	< 0.001
	$(\text{DIPETRI})^2$	-0.890	-4.142	< 0.001			
Volumen total de tallos ( $\ln$ ) L	<i>DIPETRI</i>	0.264	3.22	0.002	0.070	10.36	0.002
Volumen total de tallos ( $\ln$ ) C	<i>DIPETRI</i>	1.088	5.02	< 0.001	0.158	14.04	< 0.001
	$(\text{DIPETRI})^2$	-0.882	-4.07	< 0.001			
Volumen del tallo principal ( $\ln$ ) L	<i>DIPETRI</i>	0.320	3.97	< 0.001	0.102	15.72	< 0.001
Volumen del tallo principal ( $\ln$ ) C	<i>DIPETRI</i>	1.150	5.41	< 0.001	0.193	17.57	< 0.001
	$(\text{DIPETRI})^2$	-0.889	-4.19	< 0.001			
Número total de hojas (RC) L	<i>DIPETRI</i>	-0.022	-0.25	0.800	0.000	0.06	0.800
Número total de hojas (RC) C	<i>DIPETRI</i>	0.297	1.26	0.211	0.001	1.07	0.345
	$(\text{DIPETRI})^2$	-0.341	-1.44	0.151			
Número de hojas del tallo principal (RC) L	<i>DIPETRI</i>	-0.040	-0.50	0.643	0.002	0.22	0.643
Número de hojas del tallo principal (RC) C	<i>DIPETRI</i>	-0.109	-0.46	0.648	0.012	0.16	0.856
	$(\text{DIPETRI})^2$	0.074	0.31	0.756			

encontró a menos de 5 m de la base de su respectivo talud ( $> 150^\circ$  de inclinación respecto a la vertical; Figura 4). Las plantas más cercanas a las áreas planas, con menor influencia de la sombra proyectada por los taludes (más de 20 m de distancia de los taludes), tuvieron valores de inclinación bajos o intermedios (Figura 4). Las variables de volumen total de los tallos y su número se relacionaron estrechamente ( $Y = -124.31 + 3.86X$ ;  $g.l. = 142$ ;  $P < 0.001$ ,  $R^2 = 0.924$ ). La longitud y el volumen total de tallos y del tallo principal de individuos de más de 1 m de altura se relacionaron con valores intermedios de la variable predictiva *DIPETRI*; los modelos de regresión cuadrática explicaron una mayor proporción de la varianza ( $0.116 < R^2 < 0.193$ ;  $P < 0.001$ ) que los modelos lineales ( $0.044 < R^2 < 0.102$ ;  $0.001 < P < 0.013$ ) (Cuadro 4). No se encontró un ajuste significativo de los modelos de regresión lineal o cuadrática para el número total de hojas o el número de hojas del tallo principal ( $R^2 < 0.012$ ,  $P > 0.345$ ) (Cuadro 4).

## Discusión

**Distribución espacial.** La presencia de *Dioon merolae* no es uniforme alrededor de los montículos o promontorios rocosos en lo que se distribuye. Un mayor número de individuos se encuentra en las laderas orientadas al N (tanto

NE como NO); además, en estas mismas exposiciones se encuentra una mayor amplitud en el tamaño de los individuos. Las condiciones microambientales que se asocian a las laderas de orientación N (en el hemisferio N), incluyen una menor insolación y la posibilidad de que ahí las plantas encuentren microambientes con temperaturas más bajas y humedad relativa y edáfica más alta que en las laderas de exposición S (Holland y Steyn, 1975; Barbour *et al.*, 1999). Es posible que en las laderas de exposición sur del área de estudio la escasa humedad durante la temporada seca del invierno y la primavera, donde además se presentan las mayores temperaturas durante la primavera, sólo puedan ser toleradas por las especies arbóreas caducifolias. Hacia el fin de la temporada seca (abril a junio) estas condiciones ambientales extremas en las laderas de exposición sur pueden representar una carga calórica sobre las hojas y ocasionar un desbalance hídrico en una especie perenne como *D. merolae*. Aunque en la época lluviosa la cobertura arbórea en las laderas de exposición norte puede representar una competencia más intensa por luz, agua y nutrientes sobre *D. merolae*, es posible que la distribución observada se deba a una mayor supervivencia y crecimiento ante condiciones de relativamente menor temperatura y mayor humedad en las laderas norte en la época seca que en las laderas sur. Una prueba experimental de esta hipótesis podría efectuarse al

cabo de un plazo de pocos años después de trasplantar juveniles en las laderas con diferente orientación y registrar su supervivencia y crecimiento.

La ausencia de *Dioon merolae* en las áreas planas entre los promontorios puede deberse a que, al incrementarse la distancia al talud, la presencia de otras plantas herbáceas y leñosas representa la posibilidad de un incremento en la competencia por luz, agua y nutrientes. Con respecto a su respectivo talud, las plantas de menor volumen se localizaron a no más de 6 m y las de mayor volumen del tallo principal entre 15 y 18 m de distancia. Ishii e Higashi (1998) mencionan que las copas de árboles inclinados que crecen en pendientes acentuadas pueden recibir mayor incidencia de luz que en áreas planas; proponen que los árboles del vecindario que crecen en la parte alta de la pendiente pueden bloquear la luz ladera abajo, además de que la pendiente misma puede interceptar parte de la luz incidente, ante lo cual la inclinación puede tener un significado adaptativo.

**Tamaño y respuesta fototrópica.** Un determinante importante del tamaño de *Dioon merolae* es el número de tallos en la base de las plantas adultas. Su producción puede deberse a rebrote de las estructuras vegetativas una vez que han sufrido algún daño mecánico (golpes por rocas que ruedan por la ladera, un incendio ocasional, daño por animales o humanos, y otros). En el caso de *D. merolae* no se conocen los factores que dan lugar a la producción de los tallos basales, ni la edad a partir de la cual se inicia su aparición. El rebrote de los tallos permite reparar daños en la arquitectura de los árboles después de disturbios; en algunas especies los rebrotos permiten que se recupere la estructura de sostén, circulación de agua y capacidad fotosintética después de disturbios como el fuego, los huracanes y los deslizamientos del suelo. Otra función del rebrote puede ser el reclutamiento de individuos para compensar oportunidades limitadas de las plántulas para establecerse (Sakai *et al.*, 1995). Las poblaciones de *D. merolae* estudiadas han sufrido ocasionalmente disturbios provocados por el fuego que pudieron estimular el desarrollo de los rebrotos. Las áreas planas se queman para establecer o permitir el crecimiento de pastos en potreros y para realizar cultivos de temporal con escasa precaución, dándose casos en los que el fuego se extiende hasta los promontorios donde se encuentran los individuos de *D. merolae*.

Este estudio evalúa la respuesta en tamaño y forma de individuos de *Dioon merolae* que a lo largo de muchos años han estado bajo la influencia de la sombra ocasionada por promontorios rocosos. La dirección de los movimientos fototrópicos depende de la dirección del estímulo y la respuesta es positiva o negativa según el órgano vegetal se aproxima o aleja del estímulo (Hejnowicz, 1997); en *D. merolae* la dirección es positiva ya que el crecimiento de los tallos se inclina hacia el estímulo (luz) y se aleja de la principal fuente de sombra, el talud. La variable *DIPETRI* es un estimador

de la diferencia en el ambiente lumínico que cada planta puede experimentar en función de la altura de su respectivo talud, la inclinación de la ladera en que se encuentra, la distancia de la base de la planta a su talud, la inclinación de la planta y la distancia entre la copa y el borde del talud. Los valores intermedios de la variable *DIPETRI* se asociaron a los máximos valores de las variables de tamaño (longitud y volumen, tanto del total de tallos como del tallo principal) y a una mayor frecuencia de plantas que produjeron conos femeninos. La ocurrencia de estos máximos valores sugiere que la respuesta fototrópica de *D. merolae* puede ser favorecida por la selección natural dentro de ciertos límites de inclinación del tallo.

No se encontró una correlación significativa entre la inclinación del tallo principal y el número de tallos basales. Sin embargo, las plantas con seis o más tallos tuvieron inclinaciones intermedias (50 - 100°), lo que sugiere que un fototropismo muy acentuado (que produce tallos en extremo inclinados) no parece compatible en términos biomecánicos y energéticos con un tamaño total de la planta grande. Los valores más altos de *DIPETRI* corresponden a individuos muy inclinados y longevos en los que el gravitropismo parece agregarse al fototropismo. Para avanzar en el entendimiento de esta posible relación hace falta indagar cómo la inclinación muy acentuada pudiera implicar gastos y conflictos energéticos internos entre el mantenimiento y crecimiento de varios tallos y la reproducción. La posible presencia de conflictos internos en la asignación de energía a diferentes funciones ha sido sugerida para *D. merolae* por Lázaro-Zermeño *et al.* (2011; J.M. Lázaro-Zermeño, com. pers.): en sitios donde los individuos no sufren defoliación la producción de conos puede alcanzar hasta 80%, mientras que en sitios donde las plantas son anualmente defoliadas casi no se producen conos.

El estudio de los elementos bióticos y abióticos que explican los patrones de crecimiento, morfología, captura de recursos y los mecanismos fisiológicos implicados en sus ambientes naturales es un área todavía poco desarrollada. Lang *et al.* (2010) reportan que respuestas de crecimiento de los árboles como el desplazamiento de la copa y la inclinación del tallo son mecanismos que pueden permitir capturar más luz y son particulares para cada especie. Aunque la mayor parte de los individuos de *Dioon merolae* presentaron algún grado de inclinación de sus tallos principales, los mayores valores de inclinación (> 100°) se encontraron entre los 0 y 18 m desde la base de los taludes (Figura 4). Los tallos inclinados en laderas boscosas se interpretan como una respuesta a la luz asimétrica horizontal alrededor de cada árbol, observada en ambientes naturales (Loehle, 1986) y experimentales (Matsuzaki *et al.*, 2006). Lang *et al.* (2010) encontraron en especies arbóreas de cuatro grupos funcionales diferentes de bosques subtropicales de China (*Castanea henryi*, *Castanopsis eyrei*, *Quercus serrata* var. *brevipetiolata* y *Schima superba*) que los ajustes morfoló-

gicos (arquitectura de las copas y estatura de los tallos) que se pueden relacionar con la adquisición de recursos son influenciados tanto por variables bióticas como abióticas sin distinción de las especies, aunque la inclinación del tallo fue afectada en mayor grado por la pendiente de la ladera. Matsuzaki *et al.* (2006) encontraron que la inclinación de los tallos en laderas boscosas puede variar entre las especies: los tallos de *Quercus serrata* se inclinaron en promedio más en dirección de la pendiente cuesta abajo (18°), mientras que *Cryptomeria japonica* se inclinó menos (5°), y *Pinus densiflora* y *Quercus myrsinaefolia* tuvieron valores de inclinación intermedios (10°). En este estudio la inclinación de los tallos principales de *D. merolae* no se asoció a un factor abiótico como la pendiente del terreno (correlación entre ángulos y  $r = -0.001$ ,  $P = 0.995$ ; véase Figura 2). No se evaluó el ambiente competitivo por copas de arbustos y árboles en el vecindario de los individuos estudiados (aunque generalmente de menor altura que las copas de los adultos de *D. merolae*); por tanto, sólo es posible asociar ahora los ajustes morfológicos observados en curvatura e inclinación de los tallos, con los cambios en el ambiente lumínico dependientes de la sombra provocada por los taludes.

**Conclusiones.** La mayoría de las plantas de *Dioon merolae*, y las de mayor tamaño, se encontraron en laderas NE; el menor número y las más pequeñas en las laderas orientadas al SE. La longitud y volumen total de tallos y del tronco principal se ajustaron a un modelo de regresión cuadrática, con sus valores más altos asociados a valores intermedios de la variable explicativa que estima la diferencia del ambiente lumínico (*DIPETRI*) de un individuo con respuesta fototrópica respecto a un modelo nulo de planta vertical no fototrópica. Se encontró mayor frecuencia de plantas femeninas y masculinas con valores intermedios y altos de *DIPETRI*, respectivamente. Se propone que la distribución espacial y la inclinación de los troncos de *D. merolae* pueden representar un valor adaptativo sobre gradientes ambientales, en especial respecto a la disponibilidad de luz, interferida por la sombra de objetos permanentes como los taludes.

## Agradecimientos

Agradecemos a los ejidatarios de Andrés Quintana Roo las facilidades otorgadas para realizar las observaciones dentro de sus parcelas. Agradecemos a C. E. Méndez Morales, L. F. Martínez Jiménez, F. J. Borraz Jonapá y M. Gómez Cristiani por su apoyo en el campo y a Julia M. Lázaro-Zermeño por comentarios. Este trabajo se basa en la tesis de maestría en ciencias de BAPE, estudios apoyados por el CONACYT y con fondos de la Comisión de Comunidades Europeas (proyecto ReForLan (INCO-DEV-3, Framework Programme 6, contrato No. 032132). MGE dedica este artículo a la memoria de su maestro, el doctor Alan P. Smith, visionario estudiioso de la ecología y biomecánica de los árboles tropicales

en sus ambientes naturales.

## Literatura citada

- Barbour M.G., Burk J.H., Pitts W.D., Gilliam F.S. y Schwartz M.W. 1999. *Terrestrial Plant Ecology*. Benjamin Cummings, Menlo Park.
- Correll M.J. y Kiss J.Z. 2002. Interactions between gravitropism and phototropism in plants. *Journal of Plant Growth Regulation* **21**:89-101.
- Daubenmire R.F. 1974. *Plants and the Environment: A Textbook of Plant Autoecology*. Wiley, Nueva York.
- Fisher J.B. y Marler T.E. 2006. Eccentric growth but no compression wood in a horizontal stem of *Cycas micronesica* (Cycadales). *IWA Journal* **27**:377-382.
- FORTAM. 1984. *Jiquipilas: Diagnóstico Municipal*. Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.
- Gould S.J. y Lewontin R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* **205**:581-598.
- Harker R.I. 1996. Curved tree trunks? indicators of soil creep and other phenomena. *The Journal of Geology* **104**:351-358.
- Hart J.W. 1988. *Light and Plant Growth*. Unwin Hyman, Londres.
- Hart J.W. 1990. *Plant Tropisms and Other Growth Movements*. Unwin Hyman, Londres.
- Hejnowicz Z. 1997. Graviresponses in herbs and trees: a major role for the redistribution of tissue and growth stresses. *Planta* **203S**:136-146.
- Holland P.G. y Steyn D.G. 1975. Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect. *Journal of Biogeography* **2**:179-183.
- Ishii R. y Higashi M. 1997. Tree coexistence on a slope: an adaptive significance of trunk inclination. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* **264**:133-139.
- Ishii R. y Higashi M. 1998. The adaptive significance of trunk inclination: a further thought. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* **265**:175-177.
- Kiss J.Z., Correll M.J., Mullen J.L., Hangartner R.P. y Edelmann R.E. 2003. Root phototropism: how light and gravity interact in shaping plant form. *Gravitational and Space Biology Bulletin* **16**:55-60.
- Lang A.C., Härdtle W., Bruelheide H., Geißler C., Nadrowski K., Schuldt A., Yu M. y von Oheimb G. 2010. Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical China. *Forest Ecology and Management* **260**:1708-1715.
- Lázaro-Zermeño J.M., González-Espinosa M., Mendoza A., Martínez-Ramos M. y Quintana-Ascencio P.F. 2011. Individual growth, reproduction and population dynamics of *Dioon merolae* (Zamiaceae) under different leaf harvest histories in Central Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* **261**:427-439.
- Loehle C. 1986. Phototropism of whole trees: effects of habitat and growth form. *American Midland Naturalist* **116**:190-196.
- Lütte U. 2008. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer-Verlag, Berlín.
- Matsuzaki J., Masumori M. y Tange T. 2006. Stem phototropism of trees: a possible significant factor in determining stem inclina-

- tion on forest slope. *Annals of Botany* **98**:573-581.
- Olesen T. 2001. Architecture of a cool-temperate rain forest canopy. *Ecology* **82**:2719-2730.
- Pearcy R.W., Ehleringer J., Mooney H.A. y Rundel P.W. 1989. *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall, Londres.
- Pérez-Farrera M.A. y Vovides A.P. 2006. The ceremonial use of the threatened “espadaña” cycad (*Dioon merolae*, Zamiaceae) by a community of the Central Depression of Chiapas, Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **78**:107-113.
- Sakai A., Ohsawa T. y Ohsawa M. 1995. Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra*, a deciduous tree growing on steep slopes with shallow soil. *Journal of Plant Research* **108**:377-386.
- Sumida A., Terazawa I., Togashi A., Komiyama A. 2002. Spatial arrangement of branches in relation to slope and neighbourhood competition. *Annals of Botany* **89**:301-310.
- Timell T.E. 1986. *Compression Wood in Gymnosperms*, vol. 3. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Yamamoto H., Yoshida M. y Okuyama T. 2002. Growth stress controls negative gravitropism in woody plant stems. *Planta* **216**:280-292.
- Young T.P. y Hubbell S.P. 1991. Crown asymmetry, treefalls, and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps. *Ecology* **72**:1464-1471.
- Wainwright P.C. 2007. Functional versus morphological diversity in macroevolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **38**:381-401.
- Zar J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood-Cliffs.

Recibido: 16 de mayo de 2011

Aceptado: 15 de octubre de 2011