

Altitudinal gradient effect on morphometric variation and leaf symmetry of *Platanus mexicana* Moric

Efecto del gradiente altitudinal sobre la variación morfométrica y la simetría foliar de *Platanus mexicana* Moric

Dulce Ma. Galván-Hernández¹; J. Armando Lozada-García²;
Norma Flores-Estévez¹; Jorge Galindo-González¹; S. Mario Vázquez-Torres³

¹Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada (INBIOTECA), Universidad Veracruzana. Av. de las Culturas Veracruzanas núm. 101, col. Emiliano Zapata. C. P. 91090. Xalapa, Veracruz, MÉXICO.

²Facultad de Biología Xalapa, Universidad Veracruzana. Circuito Aguirre Beltrán s/n, Zona Universitaria. C. P. 91090. Xalapa, Veracruz, MÉXICO.

Correo-e: alozada@uv.mx Tel.: 01 (228) 8421748 (*Autor para correspondencia).

³Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana. Ex-hacienda Lucas Martín, privada de Araucarias s/n, col. Periodistas. C. P. 91019. Xalapa, Veracruz, MÉXICO.

Abstract

Morphometric variation and leaf symmetry was characterized in a population of *Platanus mexicana* along a riparian altitudinal gradient in Veracruz. A total of eight morphometric characters were evaluated in 1,800 leaves from 15 trees per site, collected at 70, 200, 600 and 1,700 m. Morphometric differences among sites ($F_{(24, 5189)} = 21.1, P < 0.05$) were determined using a discriminant function analysis. Characters related to length and width of leaves showed significant intrapopulation differences ($P \leq 0.05$). Based on Mahalanobis distances, the site located at 70 m is the most distant morphometrically. Cluster analysis showed ten different leaf groups along the altitudinal gradient. Differences in leaf size were observed, the leaves are larger at 70 m and decrease with altitude. The index of leaf symmetry of *P. mexicana* showed no significant differences ($P > 0.05$) among sites in the altitudinal gradient of the Colipa river. The results determine the responsiveness of *P. mexicana* to the environmental heterogeneity along the altitudinal gradient of the Colipa river.

Keywords: Leaf differentiation, phenotypic plasticity, leaf groups, morphological adaptation.

Resumen

La variación morfométrica y simetría foliar de una población de *Platanus mexicana* se caracterizaron en un gradiente altitudinal ripario del estado de Veracruz. Ocho caracteres morfométricos se evaluaron en 1,800 hojas provenientes de 15 individuos por sitio (70, 200, 600 y 1,700 m de altitud). Las diferencias morfométricas entre sitios ($F_{(24, 5189)} = 21.1, P < 0.05$) se determinaron con un análisis de funciones discriminantes. Los caracteres relacionados con el largo y ancho de las hojas determinaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) a nivel intrapoblacional. Con base en las distancias de Mahalanobis, el sitio ubicado a 70 m de altitud es el más distante morfométricamente. El análisis de conglomerados mostró 10 grupos foliares diferentes entre sí a lo largo del gradiente altitudinal. Existen diferencias en el tamaño foliar de mayor a menor altitud, indicando que hay hojas más grandes a 70 m. El índice de simetría foliar de *P. mexicana* no mostró diferencias significativas ($P > 0.05$) entre sitios del gradiente altitudinal del río Colipa. Los resultados fueron útiles para determinar la capacidad de respuesta de *P. mexicana* ante la heterogeneidad ambiental a lo largo del gradiente altitudinal del río Colipa.

Palabras clave: Diferenciación foliar, plasticidad fenotípica, grupos foliares, adaptación morfológica.

Introduction

Natural water flows promote changes in topography. On the sides of these flows we found vegetation areas known as gallery forests or riparian vegetation. This type of vegetation has environmental variations that are associated with the altitudinal gradients, having a dynamic and important ecosystem for the flow of energy and nutrients (Ward, Tockner, Arscott, & Claret, 2002). *Platanus mexicana* Moric is a dominant arboreal species from riparian forests in Veracruz. Usually, this species is found at altitudes of 600 to 1800 m; mainly at the Colipan river, *P. mexicana* has altitudinal distribution up to 70 m. This is rare, so maybe the conditions of altitudinal gradient on the river could influence the variation and adaptation of *P. mexicana*.

Altitudinal gradients, indirectly, lead to variations in plant organisms that are distributed along them. The plants have adaptations to their morphological attributes in response to changes in specific conditions of temperature, moisture, atmospheric pressure or solar incidence, among other abiotic aspects. Therefore, the organisms produce adaptive peaks to meet their requirements in an optimal manner (Körner, 2007). These adaptations or variations include physiological and morphological features, as a result of differential gene expression, or phenotypic plasticity (Cavieres, 2000; Luo, Zang, & Li, 2006; Watkins, Cardelu, Colwell, & Moran, 2006; Xu, Guo, Xu, & Wang, 2008). Altitudinal gradients have an effect on various aspects of plant morphology; the leaf is one of the organs with greater variation in response to the environment. The differences in temperature and moisture affect the diameter and size of the leaves, because they tend to be more narrow and small when temperature is high and moisture is low (Álvarez, Sánchez-González, & Granados, 2009; Sattarian, Reza, Zarafshar, Bruschi, & Fayyaz, 2011). Foliar comparisons have been useful in taxonomic classifications to determine both hybridization among species and morphological differences influenced by contrasting environments (Andrade, Mayo, Kirkup, & Van den Berg, 2008; Depypere, Chaerle, Breyne, Vander, & Goetghebeur, 2009; Xu et al., 2008; Álvarez et al., 2009).

There are certain elements that allow us to infer the degree of stability of a population, including the estimation of the bilateral symmetry (Moller & Shykoff, 1999). As altitudinal gradients are associated with environmental changes, leaf symmetry could be an indicator of stress due to variations in the index of symmetry reflect if environmental conditions are stable or unstable (Canché-Delgado, García-Jain, Vaca-Sánchez, & Cuevas-Reyes, 2011; Lorenzo, Mantuano, & Mantovani, 2010). For example, Hao and Xiangrong (2006) evaluated the leaf symmetry of the hybrid *Platanus x acerifolia* Aiton in contrasting environments and prove that leaves are indicators of environmental influence.

Introducción

Los flujos de agua naturales propician cambios en el relieve. A los costados de estos flujos se extienden áreas de vegetación conocidas como bosques de galería o vegetación riparia. En este tipo de vegetación se presentan variaciones ambientales que se asocian con los gradientes altitudinales, logrando un ecosistema dinámico e importante para el flujo de energía y nutrientes (Ward, Tockner, Arscott, & Claret, 2002). *Platanus mexicana* Moric es una especie arbórea característica de los bosques riparios del estado de Veracruz, la cual presenta mayor dominancia. Normalmente, la especie se encuentra entre altitudes de 600 a 1,800 m; particularmente, en el río Colipa, *P. mexicana* presenta distribución altitudinal hasta los 70 m. Esto es poco común, por lo que las condiciones del gradiente altitudinal en el río podrían influir sobre la variación y adaptación de *P. mexicana*.

Los gradientes altitudinales, indirectamente, propician variaciones en los organismos vegetales que se distribuyen a lo largo de ellos. Las plantas presentan adaptaciones en sus atributos morfológicos como respuesta a cambios en condiciones particulares de temperatura, humedad, presión atmosférica o incidencia solar, entre otros aspectos abióticos. Por tanto, en los organismos se generan picos adaptativos para que sus requerimientos se cubran de manera óptima (Körner, 2007). Tales adaptaciones o variaciones incluyen aspectos fisiológicos y morfológicos, como resultado de la expresión genética diferencial o plasticidad fenotípica (Cavieres, 2000; Luo, Zang, & Li, 2006; Watkins, Cardelu, Colwell, & Moran, 2006; Xu, Guo, Xu, & Wang, 2008). Los gradientes altitudinales tienen efecto en varios aspectos de la morfología de la planta; la hoja es uno de los órganos con mayor variación en respuesta al ambiente. Las diferencias de temperatura y humedad afectan el diámetro y tamaño de las hojas, ya que tienden a ser más estrechas y pequeñas cuando la temperatura es alta y la humedad es baja (Álvarez, Sánchez-González, & Granados, 2009; Sattarian, Reza, Zarafshar, Bruschi, & Fayyaz, 2011). Las comparaciones foliares han sido útiles en las clasificaciones taxonómicas, para determinar tanto hibridación entre especies como diferencias morfológicas influidas por ambientes contrastantes (Andrade, Mayo, Kirkup, & Van den Berg, 2008; Depypere, Chaerle, Breyne, Vander, & Goetghebeur, 2009; Xu et al., 2008; Álvarez et al., 2009).

Existen ciertos elementos que permiten inferir el grado de estabilidad de una población, entre ellos se encuentra la estimación de la simetría bilateral (Moller & Shykoff, 1999). Como los gradientes altitudinales están asociados con variaciones ambientales, la simetría foliar podría ser un indicador de estrés debido a que las variaciones en el índice de simetría reflejan

At present, is scarce the information on the morphological variation within populations of *P. mexicana*. Therefore, the aim of this study is to determine the morphometric variation and leaf symmetry in a wild population of *P. mexicana*, regarding the altitudinal gradient as a source of differentiation.

Materials and methods

Study species

Platanus mexicana is a deciduous tree commonly known as “beech”. The *P. mexicana* is a monoecious wind-pollinated species with orthodox seed; with peltate and lobed leaves. This tree grows on the banks of streams and rivers in different types of vegetation such as deciduous forest, evergreen tropical forest, cloud forest and gallery forests. The species is distributed in central Mexico in the states of Hidalgo and Puebla, continuing into the Gulf of Mexico including Veracruz, Chiapas, Oaxaca and Guatemala (Nee, 1981).

Study area

The study was conducted in the Colipa river located northeast of the state of Veracruz, Mexico. Figure 1 shows the location of the four sites selected along the gradient (from highest to lowest altitude): 1,700 m at “Barranca del Maíz” Chiconquiaco (19° 47' 28" N, 96° 48' 50" W); 600 m at “Dos Caminos”, Yecuatla (19° 49' 26" N, 96° 47' 43" W); 200 m at “rancho La Esmeralda”, Yecuatla (19° 53' 15" N, 96° 44' 57" W); and 70 m at “rancho San Jerónimo” Colipa (19° 58' 36" N, 96° 40' 58" W). Table 1 shows the environmental conditions of each site.

Material collection and morphometric measurements

A total of 15 trees of *P. mexicana* were randomly selected in each study site; 30 leaves in good condition were collected from the first branch of each tree. Later, the leaves were pressed to be dried and measured (Hao & Xiangrong, 2006). A total of eight morphometric variables were recorded: leaf blade length (L), perpendicular maximum width of the axis of the midrib (W), perpendicular distance from the midrib to the right margin (y), perpendicular distance from the midrib to the left margin (x), distance to the right lateral vein into the main vein (WR), distance from the left side vein into the main vein (WL), length of the right side vein (SR) and length of the left side vein (SL) (Ellis et al, 2009; Franiel & Wieski, 2005). Figure 2 shows these variables.

Leaf symmetry

Leaf symmetry was determined from the following variables: y, x, WR, WL, SR, SL, plus the angle the

si las condiciones ambientales son o no estables (Canché-Delgado, García-Jain, Vaca-Sánchez, & Cuevas-Reyes, 2011; Lorenzo, Mantuano, & Mantovani, 2010). Por ejemplo, Hao y Xiangrong (2006) analizaron la simetría foliar del híbrido *Platanus x acerifolia* Aiton en ambientes contrastantes y demostraron que las hojas son indicadores de la influencia ambiental.

Actualmente, la información sobre la variación morfológica al interior de las poblaciones de *P. mexicana* es escasa. Por tanto, el objetivo de este trabajo es determinar la variación morfométrica y simetría foliar en una población silvestre de *P. mexicana*, considerando al gradiente altitudinal como fuente de diferenciación.

Materiales y métodos

Especie de estudio

Platanus mexicana es un árbol caducifolio conocido comúnmente como “haya”. La especie *P. mexicana* es monoica, de semilla ortodoxa y polinización anemófila; sus hojas son peltadas y trilobuladas. Este árbol crece a la orilla de arroyos y ríos en distintos tipos de vegetación como la selva baja caducifolia, selva mediana subperenifolia, bosque mesófilo de montaña y bosques de galerías. La especie se distribuye en la zona centro de México en los estados de Hidalgo y Puebla, continuando por la vertiente del golfo de México abarcando el estado de Veracruz, Chiapas, Oaxaca y Guatemala (Nee, 1981).

Área de estudio

El estudio se realizó en el río Colipa ubicado al noreste del estado de Veracruz, México. La Figura 1 señala la ubicación de los cuatro sitios seleccionados a lo largo del gradiente de mayor a menor altitud: 1,700 m en la localidad de “Barranca del Maíz”, municipio de Chiconquiaco (19° 47' 28" N, 96° 48' 50" O); 600 m en la comunidad “Dos Caminos”, municipio de Yecuatla (19° 49' 26" N, 96° 47' 43" O); 200 m en rancho “La Esmeralda”, municipio de Yecuatla (19° 53' 15" N, 96° 44' 57" O); y 70 m en rancho “San Jerónimo”, municipio de Colipa (19° 58' 36" N, 96° 40' 58" O). El Cuadro 1 muestra las condiciones ambientales de cada sitio.

Colecta de material y mediciones morfométricas

En cada sitio de estudio se eligieron al azar 15 árboles de *P. mexicana*; de la primera rama de cada árbol se colectaron 30 hojas en buen estado. Posteriormente, las hojas se prensaron para su secado y medición (Hao & Xiangrong, 2006). Ocho variables morfométricas foliares se registraron: longitud de la lámina (L), anchura máxima perpendicular del eje de la vena media (W), distancia perpendicular de la vena media al margen derecho (y), distancia perpendicular de la vena

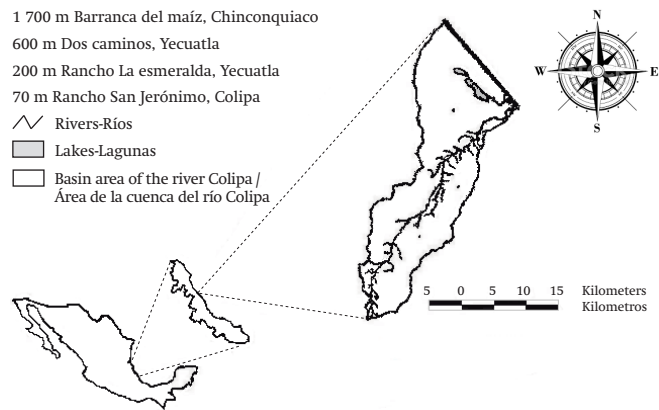


Figure 1. Location of the study area at the Colipa river in Veracruz, Mexico

Figura 1. Ubicación del área de estudio en el río Colipa en Veracruz, México.

right secondary vein with respect to main vein ($^{\circ}D$) and the angle of the left secondary vein with respect to the main vein ($^{\circ}I$) (Figure 2b). The index of symmetry is calculated from the division of the variables on the right side of the leaf (y , $^{\circ}D$, WR and SR) divided by the variables from the left side (x , $^{\circ}I$, WL and SL). For each site, we calculated an overall average of these divisions with values close to the unit.

Multivariate analysis

Differences among sites were determined by an analysis of discriminating factors. The analysis was conducted using morphometric variables transformed by the

media al margen izquierdo (x), distancia de la vena lateral derecha hacia la vena principal (WR), distancia de la vena lateral izquierda hacia la vena principal (WL), longitud de la vena lateral derecha (SR) y longitud de la vena lateral izquierda (SL) (Ellis et al., 2009; Franiel & Wieski, 2005). La Figura 2 muestra dichas variables.

Simetría foliar

La simetría foliar se determinó a partir de las siguientes variables: y , x , WR , WL , SR , SL , más el ángulo de la vena secundaria derecha con respecto a la vena principal ($^{\circ}D$) y ángulo de la vena secundaria izquierda con respecto a la vena principal ($^{\circ}I$) (Figura 2b). El índice de simetría se calculó a partir de la división de las variables correspondientes del lado derecho de la hoja (y , $^{\circ}D$, WR y SR) divididas entre las variables del lado izquierdo de la misma (x , $^{\circ}I$, WL y SL). Para cada sitio se calculó un promedio general de estas divisiones con valores cercanos a la unidad.

Análisis multivariado

Las diferencias entre sitios se determinaron con un análisis de factores discriminantes. El análisis se hizo con variables morfométricas transformadas mediante el logaritmo natural a fin de normalizarlas, lo cual se corroboró mediante pruebas de Kolmogorov-Smirnov. Posteriormente, se hizo un análisis de correspondencia canónica para delimitar la variación a una menor dimensionalidad. Las raíces resultantes del modelo predictivo fueron analizadas mediante una prueba Chi-cuadrada paso a paso, para determinar su contribución

Table 1. Environmental conditions of the collection sites of *Platanus mexicana* at the Colipa river in the northeastern of Veracruz.

Cuadro 1. Condiciones ambientales de los sitios de recolecta de *Platanus mexicana* en el río Colipa, en el noreste del estado de Veracruz.

Altitud (m)	Geographical coordinates / Coordenadas geográficas	Mean anual temperature ($^{\circ}C$) / Temperatura media anual ($^{\circ}C$)	Precipitation (mm) / Precipitación (mm)	ET (mm)	Soil/ Suelo	Vegetation/ Vegetación	Radiation ($J \cdot m^{-2}$) / Radiación ($J \cdot m^{-2}$)
1,700	19° 47' 28 N 96° 48' 50 O	16-18	2,000-2,500	1,000-1,100	Andosol	BMM	16
600	19° 49' 26 N 96° 47' 43 O	20-22	2,000-2,500	1,000-1,100	Andosol	BMM	16
200	19° 53' 15 N 96° 44' 57 O	22-24	1,500-2,000	1,000-1,100	Feozem	SBC	16-17
70	19° 58' 36 N 96° 40' 58 O	24-26	1,200-1,500	1,100-1,200	Feozem	SBC	16-17

ET: Evapotranspiration, BMM: Cloud forest, SBC: Low deciduous forest.

Source: Galindo, Castro, and Valdés (1990); García (1996); Maderey-Rascón (1990); Vidal-Zepeda (1990).

ET: Evapotranspiración, BMM: Bosque mesófilo de montaña, SBC: Selva baja caducifolia.

Fuente: Galindo, Castro, y Valdés (1990); García (1996); Maderey-Rascón (1990); Vidal-Zepeda (1990).

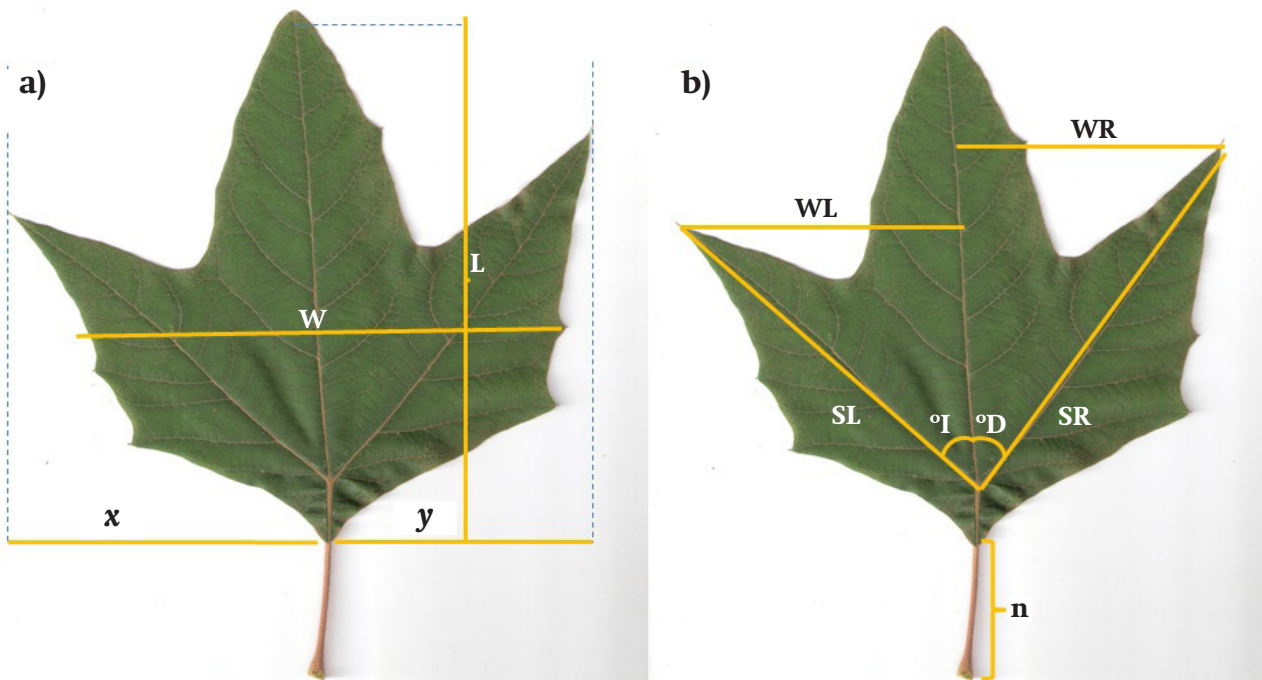


Figure 2. Morphometric variables of *Platanus mexicana*: Leaf blade length (L), perpendicular maximum width of the axis of the midrib (W), perpendicular distance from the midrib to the right and left margin (x, y, respectively); b) angle of the right secondary vein ($^{\circ}$ D) and the angle of the left secondary vein ($^{\circ}$ I), petiole length (n), distance on the right side vein into the main vein (WR), distance of the left lateral vein into the main vein (WL), length of the right lateral vein (SR), length of the left side vein (SL).

Figura 2. Variables morfométricas de *Platanus mexicana*: a) Longitud de la lámina (L), anchura máxima perpendicular del eje de la vena media (W), distancia perpendicular de la vena media al margen derecho e izquierdo (x, y, respectivamente); b) Ángulo de la vena secundaria derecha ($^{\circ}$ D), ángulo de la vena secundaria izquierda ($^{\circ}$ I), longitud del peciolo (n), distancia de la vena lateral derecha hacia la vena principal (WR), distancia de la vena lateral izquierda hacia la vena principal (WL), longitud de la vena lateral derecha (SR), longitud de la vena lateral izquierda (SL).

natural logarithm in order to normalize them, which was corroborated by Kolmogorov-Smirnov tests. Later, a canonical correspondence analysis was conducted to define the change to a lower dimensionality. The roots resulting from the predictive model were analyzed by Chi-square test step by step to determine their contribution to the factorial model. Then, Mahalanobis distances were calculated to determine the similarity among sites and the effectiveness of the allocation model was tested. Moreover, an analysis of classification was conducted within the sites to determine a second level of variability through a hierarchical cluster analysis, after Bartlett sphericity test to ensure the relevance of the clusters; quadratic Euclidean distance was used as dissimilarity measure and the Ward's method as linkage algorithm. These clusters were compared by a second canonical analysis and maximum likelihood analysis was performed based on the Mahalanobis distances among groups to establish relationships within and among sites. The analyses were performed using the program STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, 2011).

al modelo factorial. Posteriormente, las distancias de Mahalanobis se calcularon para determinar la similitud entre sitios y se probó la eficacia de la asignación del modelo. Además se hizo un análisis de clasificación al interior de los sitios para determinar un segundo nivel de variabilidad mediante un análisis de conglomerados jerárquico, previa prueba de esfericidad de Bartlett para garantizar la pertinencia de los conglomerados; la distancia cuadrática euclidiana se utilizó como medida de disimilitud y el método de Ward, como algoritmo de ligamiento. Estos conglomerados se compararon mediante un segundo análisis canónico y se realizó un análisis de máxima verosimilitud, a partir de las distancias de Mahalanobis entre los grupos, a fin de establecer relaciones dentro y entre sitios. Los análisis se realizaron con el programa STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, 2011).

Análisis de simetría

Los índices de simetría promedio entre sitios se compararon con la prueba no paramétrica de Kruskal-

Analysis of symmetry

Average symmetry indices among sites were compared with the nonparametric Kruskal-Wallis test. In order to determine whether the symmetry indices differ from the unit (1 = symmetrical), we proceeded to perform a Two-tailed Student's *t*-test:

$$t = \frac{x - \mu}{\sigma / \sqrt{n}} \quad (\alpha = 0.025)$$

where:

x = Mean population expected
 μ = Mean of the sample
 σ = Standard deviation of the population
 n = Total of components of the sample.

If the index of symmetry differs significantly from the unit ($IS > 1$), the leaves will be asymmetrical with predominance on the right side of the leaf; if there are no significant differences, the leaves will be symmetrical ($IS = 1$); and if the index is significantly lower than the unit ($IS < 1$), the leaves will be asymmetrical, with predominance on the left side of the leaf. All analyzes were performed using the program STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, 2011).

Results and discussion

In total 1,800 leaves of *P. mexicana* from Colipa river were analyzed. The results show significant differences among the leaves of the four sites of the altitudinal gradient (Lambda de Wilk: 0.76, $F_{(24, 5189)} = 21.1$, $P < 0.05$). The length of the leaf ($F = 40.6$, $P < 0.05$), the length of the right side vein ($F = 13.3$, $P < 0.05$) and the perpendicular distance from the midrib to the left margin ($F = 12.27$, $P < 0.05$) had the highest variation to the model.

The canonical analysis identified the characteristics that most contributed to the order of the leaves. Table 2 shows that the first root account for 66 % of the variability and the second 22 %, which, together, account for 88 % of the morphometric variability of *P. mexicana* leaves. In the first canonical root, the variable length of the leaf blade (L) has greater contribution to the model, however, variables related to leaf width (WL and W) contribute to the second and third root. As in other species such as the genus *Theobroma* (Carvalho, Luiz, & Correa, 2012) and the African tree *Vitellaria paradoxa* C. F. Gaertn. (Gwali et al., 2012), measurements of width and length of the leaf allow to distinguish among populations and species or even may differ genotypes within the same region, as has been observed in *Hibiscus sabdariffa* L. (Alarcon & Legaria, 2013). However, even when the roots resulting from the canonical analysis are significant, not all variables have the same

Wallis. A fin de determinar si los índices de simetría difieren de la unidad (1 = simétrico), se procedió a realizar una prueba *t* de Student de dos colas:

$$t = \frac{x - \mu}{\sigma / \sqrt{n}} \quad (\alpha = 0.025)$$

donde:

x = Media poblacional esperada
 μ = Media de la muestra
 σ = Desviación estándar de la población
 n = Total de elementos de la muestra.

Si el índice de simetría difiere significativamente de la unidad ($IS > 1$), las hojas serán asimétricas con predominancia del lado derecho; si no existen diferencias significativas, las hojas serán simétricas ($IS = 1$); y si el índice es significativamente menor de la unidad ($IS < 1$), las hojas serán asimétricas con predominancia del lado izquierdo. Todos los análisis se realizaron con el programa STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, 2011).

Resultados y discusión

En total se analizaron 1,800 hojas de *P. mexicana* provenientes del río Colipa. Los resultados indican que hay diferencias significativas entre las hojas de los cuatro sitios del gradiente altitudinal (Lambda de Wilk: 0.76, $F_{(24, 5189)} = 21.1$, $P < 0.05$). El largo de la hoja ($F = 40.6$, $P < 0.05$), la longitud de la vena lateral derecha ($F = 13.3$, $P < 0.05$) y la distancia perpendicular de la vena media al margen izquierdo ($F = 12.27$, $P < 0.05$) aportaron la mayor variación al modelo.

El análisis canónico permitió determinar las características que más contribuyeron al ordenamiento de las hojas. En el Cuadro 2 se puede observar que la primera raíz explica 66 % de la variabilidad y la segunda 22 %, las cuales, en conjunto, explican 88 % de la variabilidad morfológica de las hojas de *P. mexicana*. En la primera raíz canónica, la variable longitud de la lámina (L) tiene mayor contribución al modelo, en cambio, las variables relacionadas al ancho de la hoja (WL y W) contribuyen en la segunda y tercera raíz. Al igual que en otras especies como las del género *Theobroma* (Carvalho, Luiz, & Correa, 2012) y del árbol africano *Vitellaria paradoxa* C. F. Gaertn. (Gwali et al., 2012), las mediciones del ancho y largo de la hoja permiten distinguir entre poblaciones y especies o incluso podrían diferenciar genotipos de una misma región, tal como se ha observado en *Hibiscus sabdariffa* L. (Alarcón & Legaria, 2013). Sin embargo, aun cuando las raíces resultantes del análisis canónico son significativas, no todas las variables tienen la misma aportación al modelo, por tanto, con este análisis no es posible diferenciar las hojas de *P. mexicana* entre sitios altitudinales (Cuadro 2). Es necesaria la evaluación de otras variables como el área foliar que pudieran

Table 2. Coefficients of canonical correspondence analysis and exclusion Chi-square test (χ^2) of morphometric variables of *Platanus mexicana* leaves.**Cuadro 2. Coeficientes del análisis de correspondencia canónica y prueba de exclusión de Chi-cuadrada (χ^2) de las variables morfométricas de las hojas de *Platanus mexicana*.**

Morphometric variables/ Variables morfométricas	Canonical variables / Variables canónicas		
	Root 1/Raíz 1	Root 2/Raíz 2	Raíz 3/Raíz 3
LnL	1.42	0.64	0.39
LnW	-0.27	1.12	1.43
Ln _y	-0.14	0.46	-0.17
Ln _x	-0.19	-1.75	-3.01
LnWR	0.79	-0.24	-0.97
LnWL	0.82	0.97	1.56
LnSR	-0.96	-1.23	0.60
LnSL	-0.65	-0.51	0.49
Eigenvalues/Eigenvalores	0.19	0.06	0.03
Cumulative variance (%) / Varianza acumulada (%)	0.66	0.88	1.00
R canonical / R canónica	0.40	0.25	0.18
Wilk's Lambda / Lambda de Wilk	0.76	0.91	0.97
χ^2	484.34	170.99	59.83
P	0.000	0.000	0.000

Ln = Natural logarithm, L = Leaf blade length, W = Perpendicular maximum width of the axis of the midrib; x, y = Perpendicular distance to the midrib to the left and right margins; WR = Distance on the right side vein into the main vein; WL = Distance of the left lateral vein into the main vein; SR = Length of the right lateral vein, SL = length of the left side vein.

Ln = Logaritmo natural, L = Longitud de la lámina, W = Anchura máxima perpendicular del eje de la vena media; x, y = Distancia perpendicular de la vena media al margen derecho e izquierdo; WR = Distancia de la vena lateral derecha hacia la vena principal; WL = Distancia de la vena lateral izquierda hacia la vena principal; SR = Longitud de la vena lateral derecha, SL = Longitud de la vena lateral izquierda.

contribution to the model, therefore, with this analysis is not possible to differentiate *P. mexicana* leaves among altitude sites (Table 2). Evaluation of other variables is needed such as leaf area which may have greater contribution, since it has been observed that this variable along with the width and length of the leaf explain the differences among species of the genus *Theobroma* (Carvalho et al., 2012).

Analysis of allocation of each leaf to its respective site of origin was not significant ($P = 0.25$), since there is much variation within them. Leaves classified as belonging to the site of 200 m accounted for 36.2 %, at 600 and 1,700 m accounted for 41.1 % and finally at 70 m, 49.1 %. These values are low, a more appropriate allocation of 50 % is expected as in the case of the tree *Parrotia persica* C. A. Mey whose foliar ranking among populations is in the range of 70-100 % (Sattarian et al., 2011). The highest percentage of correct qualifying allocation is recorded at 70 m, which indicates greater homogeneity in leaf size at this altitude.

According to Table 3, Mahalanobis distances identified the gradient difficult areas are the most distant morphometrically. By relating this to the results of cluster analysis, the formation of different leaf groups (Table 4) is observed. At 70 to 200 m, the characteristics of the leaves were concentrated into three groups;

dar mayor contribución, ya que se ha observado que dicha variable junto con el ancho y longitud de la hoja explican las diferencias entre especies del género *Theobroma* (Carvalho et al., 2012).

El análisis de asignación de cada hoja a su respectivo sitio de origen no resultó significativo ($P = 0.25$), puesto que existe mucha variación al interior de los mismos. Las hojas clasificadas como pertenecientes al sitio de 200 m representaron 36.2 %, a 600 y 1,700 m representaron 41.1 % y finalmente a 70 m, 49.1 %. Estos valores son bajos pues se espera una asignación correcta mayor de 50 % como ocurrió en el árbol *Parrotia persica* C. A. Mey cuya clasificación foliar entre poblaciones se encuentra en el intervalo de 70 a 100 % (Sattarian et al., 2011). El mayor porcentaje de asignación clasificatoria correcta se registró a 70 m, lo cual indica que existe mayor homogeneidad en el tamaño foliar a esta altitud.

De acuerdo con el Cuadro 3, las distancias de Mahalanobis identificaron que los sitios extremos del gradiente son los más distantes morfométricamente. Al relacionar esto con los resultados del análisis de conglomerados se observa la formación de distintos grupos foliares (Cuadro 4). A 70 y 200 m, las características de las hojas se concentraron en tres grupos; en cambio, a 600 y 1,700 m se agruparon en dos. Acosta-Hernández et

however, at 600 and 1,700 m were grouped into two. Acosta-Hernández et al. (2011) assume this cluster formation as an indicator of morphometric variation in two populations of *Juglans pyriformis* Liebm., therefore, we may assume that *P. mexicana* is more variable morphometrically at sites with lower elevation of the gradient analyzed.

al. (2011) asumen esta formación de conglomerados como indicador de variación morfológica en dos poblaciones de *Juglans pyriformis* Liebm., por tanto, es posible suponer que *P. mexicana* es más variable morfológicamente en los sitios de menor altitud del gradiente analizado.

Table 3. Mahalanobis distances (*P < 0.01) to determine the similarity between sites on the altitudinal gradient at the river Colipa, based on the leaf morphometry of *Platanus mexicana*.

Cuadro 3. Distancias de Mahalanobis (*P < 0.01) para determinar la similitud entre sitios en el gradiente altitudinal del río Colipa, con base en la morfometría foliar de *Platanus mexicana*.

Altitude (m) / Altitud (m)	70	200	600	1,700
70	0.00	1.00*	0.55*	1.18*
200	---	0.00	0.73*	0.28*
600	---	---	0.00	0.87*
1,700	---	---	---	0.00

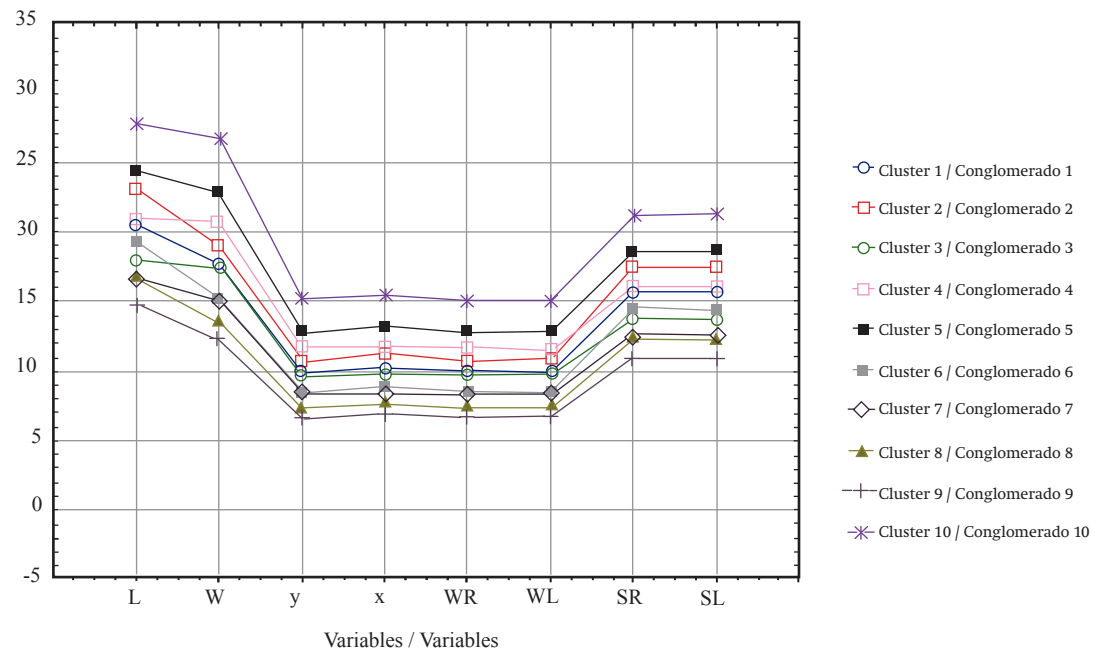


Figure 3. Means of each leaf morphometric variable of *Platanus mexicana* according to the discriminant analysis within sites. Clusters: C1: Large leaves at 70 m, C2: Middle leaves at 70 m, C3: Small leaves at 70 m, C4: Middle leaves at 200 m, C5: Large leaves at 200 m, C6: Small leaves at 200 m, C7: Small leaves at 600 m, C8: Large leaves at 600 m, C9: Small leaves at 1,700 m and C10: Large leaves at 1,700 m. Variables: L = Leaf blade length, W = Perpendicular maximum width of the axis of the midrib; x, y = Perpendicular distance to the midrib to the left and right margins; WR = Distance on the right side vein into the main vein; WL = Distance of the left lateral vein into the main vein; SR = Length of the right lateral vein, SL = length of the left side vein.

Figura 3. Medias de cada variable morfológica foliar de *Platanus mexicana* de acuerdo con el análisis discriminatorio al interior de los sitios. Conglomerados o clusters: C1: Hojas grandes a 70 m, C2: Hojas medianas a 70 m, C3: Hojas chicas a 70 m, C4: Hojas medianas a 200 m, C5: Hojas grandes a 200 m, C6: Hojas chicas a 200 m, C7: Hojas chicas a 600 m, C8: Hojas grandes a 600 m, C9: Hojas chicas a 1,700 m y C10: Hojas grandes a 1,700 m. Variables: L = Longitud de la lámina; W= Anchura máxima perpendicular del eje de la vena media; x, y = Distancia perpendicular de la vena media al margen derecho e izquierdo; WR = Distancia de la vena lateral derecha hacia la vena principal; WL = Distancia de la vena lateral izquierda hacia la vena principal; SR = Longitud de la vena lateral derecha, SL = Longitud de la vena lateral izquierda).

Table 4. Coefficients of cluster analysis and variance analysis to determine differences among and within groups based in the leaf morphometry of *Platanus mexicana*.

Cuadro 4. Coeficientes del análisis de conglomerados y análisis de varianza, para determinar diferencias entre y dentro de grupos con base en la morfometría foliar de *Platanus mexicana*.

Altitude (m) Altitud (m)	Variable	Clusters / Conglomerado			Variation / Variación		*F
		I	II	III	Among groups / Entre grupos	Within groups / Dentro grupos	
70	L	26.5 ± 2.5	22.4 ± 1.5	18.7 ± 1.6	3,757.58	1,432.05	586.4
	W	24.7 ± 2.1	19.8 ± 1.7	16.0 ± 1.5	4,545.70	1,305.48	778.2
	Y	14.0 ± 1.4	11.2 ± 1.1	9.0 ± 0.9	1,492.99	541.62	616.0
	X	14.4 ± 1.3	11.7 ± 1.0	9.3 ± 1.0	1,582.93	523.20	676.1
	WR	13.0 ± 1.5	11.4 ± 1.1	9.1 ± 0.9	1,414.10	560.15	564.2
	WL	14.0 ± 1.5	11.3 ± 1.0	9.1 ± 1.0	1,463.06	573.13	570.5
	SR	19.8 ± 1.9	16.8 ± 1.2	14.2 ± 1.3	1,905.33	867.93	490.6
	SL	19.8 ± 2.1	16.8 ± 1.3	14.2 ± 1.3	1,943.34	982.04	442.2
200	L	19.3 ± 1.7	23.3 ± 2.2	16.0 ± 1.4	3,189.04	1,329.63	536.0
	W	16.9 ± 1.7	21.8 ± 2.9	13.8 ± 1.6	3,682.39	1,665.23	494.2
	Y	9.6 ± 1.0	12.2 ± 1.7	7.6 ± 1.0	1,272.50	582.29	488.4
	X	9.9 ± 0.9	12.5 ± 1.2	8.0 ± 0.9	1,203.11	430.69	624.3
	WR	9.6 ± 1.0	12.2 ± 1.7	7.7 ± 0.9	1,208.74	556.60	485.3
	WL	9.6 ± 1.0	12.2 ± 1.4	7.7 ± 0.9	1,186.71	489.02	542.3
	SR	15.0 ± 1.3	18.0 ± 1.7	12.2 ± 1.2	1,988.01	810.75	548.0
	SL	14.9 ± 1.5	18.2 ± 1.7	12.2 ± 1.1	2,114.63	828.11	570.7
600	L	17.9 ± 2.0	22.7 ± 2.5	-----	2,587.7	2,276.6	509.2
	W	15.5 ± 1.9	21.0 ± 2.6	-----	3,322.0	2,212.3	672.7
	Y	8.6 ± 1.2	11.8 ± 1.6	-----	1,148.5	850.7	604.8
	X	8.6 ± 1.1	11.9 ± 1.5	-----	1,093.8	789.0	621.1
	WR	8.6 ± 1.2	11.8 ± 1.6	-----	1,096.8	883.6	556.1
	WL	8.6 ± 1.1	11.7 ± 1.5	-----	1,048.0	785.9	597.4
	SR	13.0 ± 1.5	17.1 ± 1.8	-----	1,800.0	1,161.9	694.0
	SL	13.0 ± 1.4	17.0 ± 1.7	-----	1,717.7	1,106.5	695.5
1,700	L	17.3 ± 2.1	22.6 ± 2.7	-----	2,892.3	2,436.0	531.9
	W	14.6 0 ± 1.9	21.0 ± 3.3	-----	4,184.9	2,690.1	696.9
	Y	8.0 ± 1.2	12.0 ± 2.0	-----	1,633.5	1,071.9	682.7
	X	8.3 ± 1.2	12.2 ± 2.0	-----	1,567.0	1,087.2	645.7
	WR	8.0 ± 1.3	11.9 ± 2.0	-----	1,568.0	1,118.6	628.0
	WL	8.1 ± 1.2	11.8 ± 2.2	-----	1,402.4	1,170.7	536.7
	SR	13.2 ± 1.8	18.1 ± 2.3	-----	2,476.9	1,739.6	637.9
	SL	13.2 ± 1.8	18.0 ± 2.3	-----	2380.4	1,757.9	606.7

+ = Mean Standard Deviation; *P = 0.0001.

L = Leaf blade length, W = Perpendicular maximum width of the axis of the midrib; x, y = Perpendicular distance to the midrib to the left and right margins; WR = Distance on the right side vein into the main vein; WL = Distance of the left lateral vein into the main vein; SR = Length of the right lateral vein, SL = length of the left side vein.

+ = Desviación estándar de la media; *P = 0.0001.

L = Longitud de la lámina, W = Anchura máxima perpendicular del eje de la vena media; x, y = Distancia perpendicular de la vena media al margen derecho e izquierdo; WR = Distancia de la vena lateral derecha hacia la vena principal; WL = Distancia de la vena lateral izquierda hacia la vena principal; SR = Longitud de la vena lateral derecha, SL = Longitud de la vena lateral izquierda.

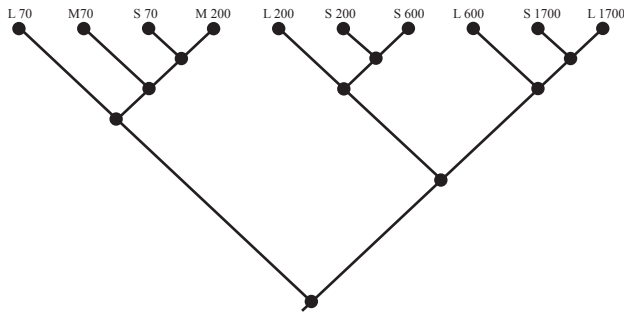


Figure 4. Diagram of maximum likelihood to analyze the relationship among clusters of each site (70, 200, 600 and 1,700 m). L70: Large leaves at 70 m, M70: Medium leaves at 70 m, S70: Small leaves at 70 m, L200: Large leaves at 200 m, M200: Medium leaves at 200 m, S200: small leaves 200 m, G600: Large leaves at 600 m, S600: Small leaves at 600 m, L1700: Large leaves at 1,700 m, S1700: Small leaves at 1,700 m.

Figura 4. Diagrama de máxima verosimilitud para analizar la relación entre conglomerados de cada sitio (70, 200, 600 y 1,700 m). L70: Hojas grandes a 70 m, M70: Hojas medianas a 70 m, S70: Hojas chicas a 70 m, L200: Hojas grandes a 200 m, M200: Hojas medianas a 200 m, S200: Hojas chicas a 200 m, G600: Hojas grandes a 600 m, S600: Hojas chicas a 600 m, L1700: Hojas grandes a 1,700 m, S1700: Hojas chicas a 1,700 m.

Figure 3 shows the result of the second discriminant analysis within the sites (among clusters), which identified morphometric differences in the population of *P. mexicana* (Lambda de Wilk: 0.19, $F_{(72, 10840)} = 46.9$, $P < 0.05$). Regarding the morphometric variables with the highest values in the four altitudes (L, W, SR and SL), Table 4 shows a trend of increase in leaf size from the highest to the lowest altitude. Figure 4 shows the maximum likelihood diagram which identified the relationship among clusters of each site; it is observed that the group of leaves collected at 70 m is farthest from other sites.

Leaf size differences are related to environmental variables such as temperature, precipitation and radiation (Álvarez et al., 2009; Richards, 1996; Xu, Guo, Xu, Wei & Wang, 2009). It has been observed that in species like *Quercus laeta* Liebm. and *P. persica*, the leaves tend to be more narrow and small due to increased temperature and low humidity (Alvarez et al, 2009; Sattarian et al., 2011), however, the width of the leaves of *Q. acutissima* Carruth varies with the solar incidence, being wider in places with low radiation (Xu et al., 2008). It has been shown that there is little variation of temperature and precipitation in the

La Figura 3 muestra el resultado del segundo análisis discriminatorio al interior de los sitios (entre conglomerados), el cual permitió identificar diferencias morfológicas en la población de *P. mexicana* (Lambda de Wilk: 0.19, $F_{(72, 10840)} = 46.9$, $P < 0.05$). Considerando las variables morfológicas con los valores más altos en los cuatro pisos altitudinales (L, W, SR y SL), en el Cuadro 4 se observa una tendencia de aumento en el tamaño foliar de mayor a menor altitud. La Figura 4 presenta el diagrama de máxima verosimilitud que permitió identificar la relación entre los conglomerados de cada sitio; se observa que el grupo de hojas recolectadas a 70 m está más distante del resto de los sitios.

Las diferencias de tamaño foliar están relacionadas con variables ambientales tales como temperatura, precipitación y radiación (Álvarez et al., 2009; Richards, 1996; Xu, Guo, Xu, Wei & Wang, 2009). Se ha observado que en especies como *Quercus laeta* Liebm. y *P. persica*, las hojas tienden a ser más estrechas y pequeñas debido al incremento de temperatura y poca humedad (Álvarez et al., 2009; Sattarian et al., 2011), en cambio, el ancho de las hojas de *Q. acutissima* Carruth varía de acuerdo con la incidencia solar, siendo más anchas en sitios con poca radiación (Xu et al., 2008). Se ha demostrado que no existe mucha variación de la temperatura y precipitación en el gradiente analizado (García, 1996; Vidal-Zepeda, 1990), por lo que es posible que la radiación pueda ser la causante de la variación morfológica foliar observada en *P. mexicana* en el río Colipa. Por otra parte, las diferencias entre grupos foliares de cada piso altitudinal sugiere la presencia de ecotipos. Esto mismo se ha observado en *Pinus hartwegii* Lindl. cuya heterogeneidad morfológica entre poblaciones representa formas fenotípicas particulares expresadas por la interacción de los genes con ambientes específicos (Iglesias, Solís-Ramos, & Viveros-Viveros, 2012). Es posible que la variación del tamaño y ancho de la hoja de *P. mexicana* involucre tanto la plasticidad fenotípica como la diversidad genética (Canché-Delgado et al., 2011; Uribe-Salas, Sáenz-Romero, González-Rodríguez, Téllez-Valdéz, & Oyama, 2008).

En función de la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis, no hay diferencias significativas de la simetría foliar entre sitios ($H_{(3, N=1800)} = 2.32$, $P = 0.05$). Asimismo, de acuerdo con el Cuadro 5, la prueba *t* de Student no resultó significativa ($P > 0.05$) entre los valores del índice de simetría de cada sitio con respecto a la unidad; por tanto, las hojas en la población de *P. mexicana* son simétricas. Se esperaba que en el río Colipa, la presencia de individuos por debajo del límite altitudinal registrado para la especie, propiciara diferencias en el índice de simetría entre sitios o pisos altitudinales. Es ampliamente aceptado que las condiciones ambientales donde un individuo se desarrolla son importantes para su establecimiento y adaptación; sin embargo, muchas de estas condiciones pueden generar estrés (Palmer &

Table 5. Student t test (two tails) on leaf symmetry index of *Platanus Mexicana*.**Cuadro 5. Prueba t de Student de dos colas sobre el índice de simetría foliar de *Platanus mexicana*.**

Altitud (m)	Index of symmetry/ Índice de simetría	Standard Deviation/ Desviación estándar	t Student	P
70	0.998	0.091	0.563	0.574
200	0.994	0.102	1.165	0.245
600	1.001	0.099	0.279	0.780
1,700	1.000	0.110	0.035	0.972

gradient analyzed (García, 1996; Vidal-Zepeda, 1990), so it is possible that radiation may be the cause of leaf morphometric variation observed in *P. mexicana* at the Colipa river. Moreover, differences among leaf groups of each altitudinal gradient suggests the presence of ecotypes. This has also been observed in *Pinus hartwegii* Lindl. whose morphological heterogeneity among populations represent particular phenotypic forms expressed by the interaction of genes with specific environments (Iglesias, Solís-Ramos, & Viveros-Viveros, 2012). It is possible that the change in size and width of the *P. mexicana* leaf involves both phenotypic plasticity and genetic diversity (Canché-Delgado et al., 2011; Uribe-Salas, Sáenz-Romero, González-Rodríguez, Téllez-Valdéz, & Oyama, 2008).

According to the nonparametric Kruskal-Wallis test, no significant differences in leaf symmetry among sites ($H_{(3, N=1800)} = 2.32, P = 0.05$) were observed. Also, according to Table 5, the Student t test was not significant ($P > 0.05$) between the index values for each site symmetry with respect to the unit; therefore, leaves of the population of *P. mexicana* are symmetrical. It was expected that in the river Colipa, the presence of trees below the altitudinal limit recorded for the species, would lead to differences in the index of symmetry among sites or altitudes. It is widely accepted that the environmental conditions in which a tree grows are important for its development and adaptation; however, many of these conditions can provoke stress (Palmer & Strobeck, 1997). In this study, the leaf symmetry is considered as an indicator that would infer if there was stress on the altitudinal gradient at the Colipa river. With no differences in the index of symmetry of *P. mexicana* along the altitudinal gradient, it follows that this species is highly responsive to environmental changes. This has also been observed in the species *P. persica*, whose plasticity tolerates environmental conditions that may be causing stress (Sattarian et al., 2011); however, it is necessary to consider other indicators mainly biochemical, molecular and physiological indicators.

Conclusions

Variables related to the length and width of leaves were crucial to differentiate and allocate foliar groups

Strobeck, 1997). En este estudio se consideró la simetría foliar como un indicador que permitiera inferir si existía estrés en el gradiente altitudinal del río Colipa. Al no haber diferencias en el índice de simetría de *P. mexicana* a lo largo del gradiente altitudinal, se deduce que esta especie tiene gran capacidad de respuesta a los cambios ambientales. Esto también se ha presentado en la especie *P. persica*, cuya plasticidad permite tolerar condiciones ambientales que pueden ser causantes de estrés (Sattarian et al., 2011); no obstante, es necesario considerar otros indicadores principalmente de tipo bioquímicos, moleculares y fisiológicos.

Conclusiones

Las variables relacionadas con el largo y ancho de las hojas fueron determinantes para la diferenciación y asignación de grupos foliares al interior de la población de *P. mexicana* en el gradiente altitudinal. Esta diferencia es notoria en hojas colectadas a 70 m con respecto a las del resto de los sitios. El conjunto de interacciones ambientales, a lo largo del gradiente altitudinal, propicia la variación morfométrica foliar. Es posible que esta variación resulte de la capacidad de respuesta de *P. mexicana* ante las variaciones ambientales y que sea resultado de diferencias genotípicas entre individuos. En el río Colipa, las hojas de *P. mexicana* tienden a ser simétricas sin mostrar diferencias a lo largo del gradiente. Si nos basamos en los valores de la simetría foliar podríamos descartar algún efecto estresante; sin embargo, es importante considerar la evaluación de otros indicadores ya sean bioquímicos, moleculares o fisiológicos que permitan corroborar este estado, principalmente en el sitio de menor altitud del río Colipa.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y al Programa para el Mejoramiento del Profesorado (PROMEP) por el apoyo proporcionado en la realización de este estudio; al Dr. Pablo Octavio Aguilar y Dr. Cristian Venegas por las asesorías para la realización de los análisis estadísticos; y al Dr. Marco A. Espinoza por su colaboración con los datos ambientales.

Fin de la versión en español

within the population of *P. mexicana* on the altitudinal gradient. This difference is evident in leaves collected at 70 m compared to the rest of the sites. The set of environmental interactions along the altitudinal gradient, encourage leaf morphometric variation. This variation may result from the responsiveness of *P. mexicana* to environmental variations and which results from genotypic differences among trees. At the Colipa river, *P. mexicana* leaves tend to be symmetrical without differences along the gradient. If we rely on the values of leaf symmetry we could rule out any stressful effect; however, it is important to consider other indicators assessing (biochemical, molecular or physiological) to corroborate this state, mainly at the site with smaller altitude at the Colipa river.

Acknowledgements

We would like to thank Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología the Program for the Improvement of Teaching (PROMEP in Spanish) for the support provided for this study; also thanks to Dr. Pablo Octavio Aguilar and Dr. Cristian Venegas for the advices to perform statistical analyzes; and thanks to Dr. Marco A. Espinoza for its contribution with environmental data.

End of English version

References / Referencias

- Acosta-Hernández, C. C., Luna-Rodríguez, M., Octavio-Aguilar, P., Morales-Romero, Z., Galindo-González, J., Noa-Carrazana, J. C.,...Iglesias-Andreu, L. G. (2011). Efecto del aprovechamiento forestal sobre la variación morfológica de *Juglans pyriformis* Liebm. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(3), 379–388. doi: 10.5154/r.rchscfa.2011.04.033
- Alarcón, C. N., & Legaria, S. J. P. (2013). Caracterización morfológica de una muestra etnográfica de jamaica (*Hibiscus sabdariffa* L.). *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 19(1), 85–98. doi: 10.5154/r.rchsh.2010.03.011 Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=60926253007>
- Álvarez, Z. E., Sánchez-González, A., & Granados, S. D. (2009). Análisis de la variación morfológica foliar en *Quercus laeta* Liebm. en el parque nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 15(2), 87–93. Obtenido de http://portal.chapingo.mx/revistas/forestales/contenido.php?id_articulo=512 &id_revistas=3&id_revista_numero=40
- Andrade, I. M., Mayo, S. J., Kirkup, D., & Van den Berg, C. (2008). Comparative morphology of populations of *Monstera* Adans. (*Araceae*) from natural forest fragments in Northeast Brazil using elliptic Fourier Analysis of leaf outlines. *Kew Bulletin*, 63, 193–211. doi: 10.1007/s12225-008-9032-z
- Canché-Delgado, A., García-Jain, S. E., Vaca-Sánchez, M. S., & Cuevas-Reyes P. (2011). Cambios en la morfología floral y foliar en *Crataegus tracyi*: Importancia de la asimetría fluctuante como indicador de estrés ambiental. *Biológicas*, 13(1), 44–49. Obtenido de <http://biologicas.umich.mx/index.php/biologicas/article/view/98>
- Carvalho, S. R., Luiz, P. J., & Correa, R. X. (2012). Morphological characterization of leaf, flower, fruit and seed traits among Brazilian *Theobroma* L. species. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59, 327–345. doi: 10.1007/s10722-011-9685-6
- Cavieres, L. A. (2000). Variación morfológica de *Phacelia secunda* J. F. Gmel. (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. *Gayana Botánica*, 57(1), 89–96. doi: 10.4067/S0717-66432000000100007
- Depypere, L., Chaerle, P., Breyne, P., Vander, M. K., & Goetghebeur, P. (2009). A combined morphometric and AFLP based diversity study challenges the taxonomy of the European members of the complex *Prunus* L. section *Prunus*. *Plant Systematics and Evolution*, 279, 219–231. doi: 10.1007/s00606-009-0158-8
- Ellis, B., Daly, D. C., Hickey, L. J., Johnson, K. R., Mitchell, J. D., Wilf, P., & Wing, S. L. (2009). *Manual of leaf architecture*. USA: Cornell University Press,
- Franiel, I., & Wieski, K. (2005). Leaf features of silver birch (*Betula pendula* Roth). Variability within and between two populations (uncontaminated vs Pb-contaminated and Zn-contaminated site). *Trees*, 19, 81–88. doi: 10.1007/s00468-004-0366-3
- Galindo, I., Castro, S. & Valdés, M. (1990). *Radiación Solar Global, escala 1:16000000. Energía, producción, consumo y recursos potenciales. Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México
- García, E. (1996). *Isotermas medias anuales, escala 1:1000000*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).
- Gwali, S., Nakabonge, G., Lamoris, O. J. B., Eilu, G., Nyeko, P., & Vuzi, P. (2012). Morphological variation among shea tree (*Vitellaria paradoxa* subsp. *nilotica*) 'ethnovarieties' in Uganda. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59, 1883–1898. doi: 10.1007/s10722-012-9905-8
- Hao, Z., & Xiangrong, W. (2006). Leaf developmental stability of *Platanus acerifolia* under urban environmental stress and its implication as an environmental indicator. *Frontiers of Biology in China*, 4, 411–417. doi: 10.1007/s11515-006-0055-2
- Iglesias, L. G., Solís-Ramos, L. Y., & Viveros-Viveros, H. (2012). Variación morfométrica en dos poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* Lindl. del estado de Veracruz. *Revista Internacional de Botánica Experimental*, 81, 239–246. Obtenido de <http://www.scielo.org.ar/pdf/phyton/v81n2/v81n2a17.pdf>
- Körner, C. (2007). The use of altitude in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), 569–574. doi: 10.1016/j.tree.2007.09.006
- Lorenzo, N., Mantuano, D. G., & Mantovani, A. (2010). Comparative leaf ecophysiology and anatomy of seedling, young and adult individuals of the epiphytic aroid *Anthurium scandens* (Aubl.) Engl. *Environmental*

- and *Experimental Botany*, 68(3), 314–322. doi: 10.1016/j.envexptbot.2009.11.011
- Luo, J., Zang, R., & Li, C. (2006). Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in the mountains of southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 221(1-3), 285–290. doi:10.1016/j.foreco.2005.10.004
- Moller, A. P., & Shykoff, P. (1999). Morphological developmental stability in plants: Patterns and causes. *International Journal of Plant Science*, 160, 135–146. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/10.1086/314219>. doi: 10.1086/314219
- Maderey-Rascón, L. E. (1990). *Evapotranspiración real, escala 1:4000000. Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México
- Nee, M. (1981). Platanaceae. En Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (Ed.), *Flora de Veracruz Fascículo 19*. Xalapa, Veracruz, México: Autor
- Palmer, A. R., & Strobeck, C. (1997). Fluctuating asymmetry and developmental stability: Heritability of observable variation vs. heritability of inferred cause. *Journal of Evolutionary Biology*, 10(1), 39–49. doi: 10.1046/j.1420-9101.1997.10010039.x
- Richards, P. W. (1996). The tropical rain forest at its altitudinal and latitudinal limits. In Cambridge University Press (Ed.), *The tropical rain forest: An ecological study* (419–454 pp). USA: Cambridge University Press. Obtenido de <http://www.cambridge.org/us/academic/subjects/life-sciences/plant-science/tropical-rain-forest-ecological-study-2nd-edition#contentsTabAnchor>
- Sattarian, A., Reza, A. M., Zarafshar, M., Bruschi, P., & Fayyaz, P. (2011). Phenotypic variation and leaf fluctuating asymmetry in natural populations of *Parrotia persica* (Hamamelidaceae), an endemic species from the Hyrcanian forest (Iran). *Acta Botanica Mexicana*, 97, 65–81. Obtenido de <http://www.redalyc.org/pdf/574/57421427009.pdf>
- StatSoft, Inc. (2011). STATISTICA (data analysis software system). Version 8.0. USA. Obtenido de <http://www.statsoft.com>
- Uribe-Salas, D., Sáenz-Romero, C., González-Rodríguez, A., Téllez-Valdéz, O., & Oyama, K. (2008). Foliar morphological variation in the White oak *Quercus rugosa* Neé (Fagaceae) along a latitudinal gradient in Mexico: Potential implications for management and conservation. *Forest Ecology and Management*, 256(12), 2121–2126. doi: 10.1016/j.foreco.2008.08.002
- Vidal-Zepeda, R. (1990). *Precipitación media anual, escala 1:4000000. Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México
- Ward, J. V., Tockner, K., Arscott, D. B., & Claret, C. (2002). Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 47(4), 517–539. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00893.x
- Watkins, J. E., Cardelu, C., Colwell, R. K., & Moran, R. C. (2006). Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica. *American Journal of Botany*, 93(1), 73–83. doi: 10.3732/ajb.93.1.73
- Xu, F., Guo, W., Xu, G., & Wang, R. (2008). Habitat effects on leaf morphological plasticity in *Quercus acutissima*. *Acta Biologica Cracoviensia*, 50(2), 19–26. Obtenido de http://www2.ib.uj.edu.pl/abc/pdf/50_2/019-026-XU.pdf
- Xu, F., Guo, W., Xu, W., Wei, Y., & Wang, R. (2009). Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? *Progress in Natural Science*, 19(12), 1789–1798. doi: 10.1016/j.pnsc.2009.10.001