



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

La densidad de venación foliar en angiospermas, ¿está explicada por el clima?
***Quercus calophylla* Schltdl. & Cham., como estudio de caso.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

AYALA ROBLEDO GUSTAVO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Doctora Laura Calvillo Canadell
Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
COMITÉ TUTOR: Doctor José Luis Villaseñor Ríos
Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
COMITÉ TUTOR: Doctor Yohan Alexander Correa Metrio
Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. Abril, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

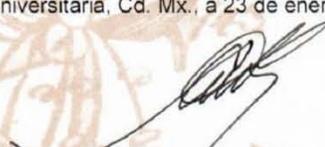
Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de enero de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **AYALA ROBLEDO GUSTAVO** con número de cuenta **307071376** con la tesis titulada "**La densidad de venación foliar en angiospermas, ¿está explicada por el clima? *Quercus calophylla* Schldl. & Cham., como estudio de caso**", realizada bajo la dirección de la **DRA. LAURA CALVILLO CANADELL**:

Presidente: DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS
Vocal: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA
Secretario: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
Suplente: DR. ULISES YUNUÉN ROSAS LÓPEZ
Suplente: DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 23 de enero de 2018.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas** de la **Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)** por brindarme la oportunidad de seguir creciendo académicamente.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por asignarme una beca para la realización de mis estudios de Maestría (**apoyo 432203**).

A mi Tutora Principal: **Doctora Laura Calvillo Canadell** y a mi comité tutorial: **Doctor José Luis Villaseñor Ríos** y **Doctor Yohan Alexander Correa Metrio**, por su guía académica en la realización de esta tesis.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la **Dra. Laura Calvillo Canadell** “Lau” por su amistad, y derivado de ésta, sus conocimientos, discusiones, asesoría y gran **comprensión** para permitirme **disfrutar** y **llevar a cabo** esta tesis.

Al **Dr. José Luis Villaseñor Ríos** por su directa y acertada visión para mi mejoría profesional.

Al **Dr. Alexander Correa Metrio** por su asesoría y conocimientos impartidos en estadística.

Al Herbario Nacional de México (MEXU) y a su Jefe **Dr. David Sebastian Gernandt** por facilitarme las instalaciones y tiempo para llevar la mayor parte de esta investigación.

A los técnicos académicos del MEXU: **M. en C. Elvira Aguirre Acosta, M. en C. María del Rosario García Peña, M. en C. Blanca Verónica Juárez Jaimes, M. en C. Martha Virginia Olvera García, Biól. Gilda Ortiz Calderón, Dra. María Angélica de la Paz Ramírez Roa, M. en C. Alberto Reyes García** y al **M. en C. Rafael Torres Colín**, por su apoyo en el herbario.

Al **M. en C. Enrique Ortiz Bermúdez**, por su trabajo bioinformático que fue pieza clave en la elaboración de esta tesis.

A la **Dra. Susana Valencia Ávalos**, por su amable asesoría en el conocimiento de la especie empleada.

Al **M. en C. José Antonio Flores Díaz** por las pláticas estadísticas tan enriquecedoras para este trabajo.

A la **Dra. Guillermina Eslava Gómez**, por su amable asesoría sobre la parte de estadística multivariada.

A la **Dra. Susana Valencia Ávalos, Dra. Julieta Alejandra Rosell García, Dr. José Luis Villaseñor Ríos, Dr. Ulises Yunuen Rosas López** y al **Dr. Yohan Alexander Correa Metrio**, por revisar y mejorar esta tesis y conformar el jurado para mi examen de grado.

A mi **CENYELIZTLI**, esa mezcla-red de carcajadas, gritos, llanto, risas, fe, sarcasmo, Αμop...

DEDICATORIA

En esta segunda ocasión, dedico este trabajo a “Mi”, como despedida de mi cuarta etapa y una bienvenida a la quinta. Este trabajo refleja, muy someramente, el siguiente crecimiento que se avecina, comienzo de la unificación del pensamiento con el sentimiento, la templanza del acero. El fin de la “edad picea” y el comienzo de la “edad acuaria”.

Dedico este trabajo y todo lo que ello encierra a mi *cenyeliztli* donde vine a “caer”. A **Mi MAMÁ**: orgullo encarnado, A **MI PAPÁ**: la transmutación, A **MI HERMANA**: risa de la vida, A **CHANDI LI**: la valentía oriental, A **YOLA**: la “comida” de la vida, A **MI TÍO PEDRO**: la equidad, A **OWEN**: la pereza, **DANTE**: la inocencia, A **LUPITA**: un gran despertar potencial y A **MIS ABUELOS**: la gran bendición que “ יהוה ” multiplica hasta por siete generaciones.

A mis grandes **AMIGOS** que nunca me han dejado abandonado, su sabiduría ha quedado en mí: -“*aquel que planta profundo, difícilmente verá caer lo plantado*”-.

A las amables personas con las que me he topado, profesores de la Facultad (**Rosy y Ernesto**), compañeros del Instituto de Biología (**Bere, Marifer y Diego**). Los antiguos compañeros de la carrera: **Angélica y Angélica, Itzel, Faby, Diana, Xóchitl, Griselda, Aldo**.

A mis maestros: Cuauhtémoc, René, Alejandro y Roberto. -“*cuando el discípulo se ha cuidado, vuelve al maestro para instruirse*”-.

INDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
1. INTRODUCCIÓN	5
1.1. Antecedentes.....	6
1.1.1. <i>El clima y la densidad de venación foliar (dvf)</i>	6
1.1.2. <i>Modelo Biológico: Quercus calophylla Schltld. & Cham</i>	8
1.1.3. <i>Descripción taxonómica del género Quercus L., y sección Lobatae Loudon</i>	9
1.1.4. <i>Descripción taxonómica de Q. calophylla</i>	10
1.1.5. <i>Arquitectura foliar de Q. calophylla</i>	10
1.2. Justificación.....	11
2. HIPÓTESIS	12
3. OBJETIVOS	12
4. MATERIAL Y MÉTODOS	12
4.1. Modelo biológico, área de estudio y obtención de variables climáticas.....	12
4.2. Medición de la <i>dvf</i>	14
4.3. Análisis Estadístico.....	16
4.3.1. Análisis Exploratorio de Datos.....	16
4.3.2. Variables climáticas.....	17
4.3.3. Regresión Lineal Múltiple con efectos aleatorios.....	17
4.3.4. Análisis de Componentes Principales.....	19
5. RESULTADOS	21
5.1. Modelo biológico, área de estudio y obtención de variables climáticas.....	21
5.2. Medición de la <i>dvf</i>	24

5.3. Análisis Estadístico.....	25
5.3.1. Análisis Exploratorio de Datos.....	25
5.3.2. Variables climáticas.....	29
5.3.3. Regresión Lineal Múltiple con efectos aleatorios.....	31
5.3.4. Análisis de Componentes Principales.....	31
6. DISCUSIÓN.....	36
6.1. Arquitectura Foliar.....	36
6.2. <i>dyf</i> de <i>Q. calophylla</i>	40
6.3. Variables Climáticas.....	40
6.4. Modelos.....	42
6.5. Interpretación Biológica.....	42
7. CONCLUSIONES.....	47
8. LITERATURA CITADA.....	49
ANEXO I.....	56
ANEXO II.....	57

RESUMEN

La cantidad de tejido vascular por área foliar en angiospermas se describe como densidad de venación foliar (dvf). El papel fisiológico de la dvf se ha estudiado ampliamente, así como la importancia de distintos órdenes de venación contemplados en la cuantificación de la dvf . A pesar de que muchos trabajos se han realizado para conocer el vínculo entre la dvf y el ambiente/clima, la incertidumbre sobre tal asociación aún está presente, por tanto una evaluación explícita sobre el poder explicativo del clima sobre la dvf es necesaria. El presente trabajo tuvo como objetivo principal investigar si variables climáticas que indican aridez ambiental podían explicar y predecir un aumento en la dvf en *Quercus calophylla* Schltldl. & Cham., encino de amplia distribución geográfica y ambiental en México. Se cuantificó la dvf en 100 hojas de ejemplares herborizados de *Quercus calophylla* depositados en el Herbario Nacional de México. A través de fotografías digitales la venación contenida en un cm^2 de área foliar se “calcó” mediante una tableta digitalizadora y el software Photoscape y Photoshop. La cantidad de dvf se obtuvo por medio del software LEAFGUI. Con la ubicación geográfica de los ejemplares estudiados se obtuvieron 19 variables bioclimáticas (derivadas de la temperatura y precipitación), altitud, radiación solar y velocidad del viento, las cuales se extrajeron por medio de ArcGIS 10.0 de la página de WorldClim a una resolución de 1 Km^2 . Por medio de una prueba de rango con signo de Wilcoxon pareada y una prueba gráfica se averiguó si la cuantificación de la dvf contemplando toda la venación fue estadísticamente mayor a la dvf omitiendo las venas mayores ($dvf \setminus$). Para saber si las variables climáticas y/o índices que las resumían explicaban la varianza de la $dvf/dvf \setminus$, se realizaron dos análisis de Regresión Lineal Múltiple con efectos aleatorios con el software R versión 3.4.3. Para cumplir supuestos del anterior análisis y conocer la estadística descriptiva de la $dvf/dvf \setminus$, se realizó un Análisis Exploratorio de Datos con el software Statistics Data Analysis STATA 11.0. Sumado al tratamiento estadístico, se realizó una descripción de la arquitectura foliar de la especie. Las hojas de *Q. calophylla* generalmente son obovadas y elípticas, simétricas medialmente y ligeramente asimétricas basalmente por extensión. Venación primaria pinnada; venación secundaria mayor mixta craspedódroma-eucamptódroma, generalmente con una vena intersecundaria por hoja; venas terciarias intercostales percurrentes mixtas, predominando las alternas; venación cuaternaria percurrente alterna; venación de quinto orden reticular irregular y la venación de sexto orden corresponde a las vénulas libres terminales que son no-ramificadas y rectas. Areolas bien desarrolladas. La lámina es no lobada con margen serrado y ligeramente ondulado, generalmente con un orden de dientes que se distribuyen con un espaciamiento irregular; menos de un diente por cm y sus formas son recta en el lado distal y retroflexa en el lado proximal (st/rt), y cóncavo

en el lado distal y cóncavo en el lado proximal (cc/cc); sinus redondeado; con venación secundaria mayor terminando en el ápice del diente y venas accesorias formando arcos hacia la vena mayor secundaria. Una espina está presente en el ápice de cada diente. La estadística descriptiva reveló que las medidas de tendencia central (mediana = 110.49 cm/cm² o media = 110.39 cm/cm²) concordaron con valores previos para la *dvf* de las eudicotiledóneas. El rango de la *dvf* de *Q. calophylla* fue amplio (8.8-13.4 mm/mm²), parecido al observado a lo largo de grandes grupos de eudicotiledóneas. La omisión de las venas mayores en la cuantificación de la *dvf* fue estadísticamente menor que la *dvf* contemplando toda la venación. La mayoría de las variables climáticas derivadas de la temperatura y precipitación presentaron alta dispersión. En el primero caso el intervalo de temperatura media anual fue de 13.4°C mientras que el intervalo de la precipitación anual fue de 1,800.75 mm. Por otro lado la dispersión de la radiación solar y la velocidad del viento fue baja (2591 KJ/m²/día y 1.875 m/s, respectivamente). La altitud en la cual se encontraron los ejemplares fue de 657 a 3228 msnm. Ninguno de los modelos de Regresión Lineal Múltiple con efectos aleatorios pudieron explicar la varianza de la *dvf/dvf* ' en *Q. calophylla*. Estos resultados entraron en contradicción con los antecedentes. Dicha contradicción puede ser adjudicada a la inexistencia de la asociación ecológica *dvf*-clima o a una asociación de la *dvf* con otras variables ambientales no contempladas en este estudio, así como una dependencia genética. La amplia distribución geográfica y ambiental de *Q. calophylla* (registrada en 13 estados del país, siete tipos de vegetación y cuatro biomas) puede ser explicada, en parte, por la gran variación en su *dvf*, la cual puede cumplir una función anatómica-fisiológica equiparable a la variante fotosintética C4, ya que el sistema vascular foliar tiene un papel fundamental dentro de la fotosíntesis, al hacer más eficiente el intercambio gaseoso. Los resultados permitieron concluir que: i) la arquitectura foliar de *Q. calophylla* se suma a los caracteres taxonómicos que circunscriben a la especie; ii) la *dvf* de *Q. calophylla* concordó con los valores previstos para las eudicotiledóneas, los cuales son los valores más elevados alcanzados por cualquier grupo de plantas actuales o extintas que cuentan con una hoja laminada; iii) la cuantificación de la *dvf* omitiendo las venas mayores es menor a la *dvf* tomando en cuenta toda la venación, punto omitido en anteriores investigaciones sobre la asociación *dvf*-clima; iv) la *dvf* de *Q. calophylla* no está explicada por las variables climáticas incluidas en esta investigación; iv) para futuros trabajos en otros taxones se propone reducir el área de estudio con el fin de eliminar ruido ambiental, investigar la asociación causal del clima sobre la *dvf* contemplando más de una especie, incluir otras variables climático-ambientales de difícil extracción por medio de sistemas de información geográfica y/o contemplar una explicación filogenética de la variación de la *dvf* en las angiospermas.

ABSTRACT

The amount of vascular tissue per leaf area in angiosperms is described as density of leaf venation (*dvf*). The physiological role of *dvf* has been studied extensively, as well as the importance of different orders of venation contemplated in the quantification of *dvf*. Although many works have been carried out to know the link between the *dvf* and the environment/climate, the uncertainty about such association is still present, therefore an explicit evaluation of the explanatory power of the climate on the *dvf* is necessary. The main objective of this study was to investigate if climatic variables that indicate environmental aridity could explain and predict an increase in *dvf* in *Quercus calophylla* Schltdl. & Cham., oak of wide geographic and environmental distribution in Mexico. The *dvf* was quantified in 100 leaves of herbarium specimens of *Quercus calophylla*, deposited in the National Herbarium of Mexico. Through digital photographs, the venation contained in a cm² of leaf area was "traced" by means of a digitizing tablet and the Photoscape and Photoshop software. The amount of *dvf* was obtained through the LEAFGUI software. With the geographical location of the studied specimens, 19 bioclimatic variables (derived from temperature and precipitation), altitude, solar radiation and wind speed were obtained, which were extracted by means of ArcGIS 10.0 from the WorldClim page at a resolution of 1 Km². By means of a paired Wilcoxon signed range test and a graphical test, it was ascertained whether the quantification of the *dvf* contemplating the entire venation was statistically greater than the *dvf* omitting the larger veins (*dvf'*). In order to know if the climatic variables and/or indexes that summarized them explained the variance of the *dvf/dvf'*, two analyzes of Multiple Linear Regression with random effects were made with R software version 3.4.3. To fulfill the assumptions of the previous analysis and know the descriptive statistics of the *dvf/dvf'*, an Exploratory Data Analysis was carried out with the Statistics Data Analysis STATA software version 11.0. In addition to the statistical treatment, a description of the foliar architecture of the species was made. The leaves of *Q. calophylla* are usually obovate and elliptical, medially symmetric and slightly asymmetric basally by extension. Primary venation is pinnate; mayor secondary venation mixed craspedodromous-eucamptodromous, usually with an intersecondary vein per leaf; intercostal tertiary veins mixed percurrent, predominating the alternate; quaternary vein system alternate percurrent; quaternary vein system irregular reticulate and venation of sixth order corresponds to free terminal venules that are non-branched and straight. Areolation shows good development. The blade is not lobate with serrated and slightly wavy margin, generally an order of teeth that are distributed with an irregular spacing; less than one tooth per cm and its shapes are straight on the distal side and retroflexed on the proximal side (st/rt), and concave on the distal and concave side on the proximal side

(cc/cc); rounded sinus; with major secondary venation ending at the apex of the tooth and accessory veins forming arches towards the secondary major vein. A spine is present at the apex of each tooth. Descriptive statistics revealed that the measures of central tendency (median = 110.49 cm/cm² or mean = 110.39 cm/cm²) agreed with previous values for the *dvf* of the eudicots. The range of *Q. calophylla dvf* was broad (8.8-13.4 mm/mm²), similar to that observed in large groups of eudicots. The omission of the larger veins in the quantification of the *dvf* was statistically lower than the *dvf* contemplating the entire venation. Most climatic variables derived from temperature and precipitation showed high dispersion. In the first case, the annual average temperature range was 13.4 °C while the annual precipitation range was 1,800.75 mm. On the other hand, the dispersion of solar radiation and wind speed was low (2591 KJ/m²/day and 1875 m/s, respectively). The altitude at which the specimens were found was 657 to 3228 meters above sea level. None of the Multiple Linear Regression models with random effects could explain the variance of the *dvf/dvf'* in *Q. calophylla*. These results contradict the background. This contradiction can be attributed to the nonexistence of the *dvf*-climate ecological association or to an association of the *dvf* with other environmental variables not contemplated in this study, as well as a genetic dependence. The wide geographic and environmental distribution of *Q. calophylla* (registered in 13 states of the country, seven types of vegetation and four biomes) can be explained, in part, by the great variation in its *dvf*, which can fulfill an anatomical-physiological function comparable to the C4 photosynthetic variant, since the leaf vascular system plays a fundamental role in photosynthesis, by making gas exchange more efficient. The results allow to conclude that: i) the leaf architecture of *Q. calophylla* is added to the taxonomic characters that circumscribe the species; ii) the *dvf* of *Q. calophylla* agreed with the predicted values for eudicots, which are the highest values reached by any group of current or extinct plants that have a laminated leaf; iii) the quantification of the *dvf* omitting the major veins is less than the *dvf* taking into account the entire venation, a point omitted in previous research on the association *dvf*-climate; iv) the *dvf* of *Q. calophylla* is not explained by the climatic variables included in this investigation; iv) for future work on other taxa, it is proposed to reduce the study area in order to eliminate environmental noise, investigate the causal association of climate on the *dvf* contemplating more than one species, include other climatic-environmental variables difficult to extract by means of geographic information systems and / or contemplate a phylogenetic explanation of the variation of *dvf* in angiosperms.

1. INTRODUCCIÓN

La densidad de venación foliar (*d_{vf}*) es la cantidad total de tejido vascular por área que posee una hoja (Price et al., 2011; Crifò, 2013; Figura 1 imagen interna). La *d_{vf}* cumple dos funciones fisiológicas relacionadas a la fotosíntesis: la primera es realizar un suministro hídrico óptimo sobre el tejido fotosintético y la segunda permite un mejor intercambio gaseoso entre la hoja y el ambiente por disminuir la brecha entre el sistema vascular y el aparato estomático (Brodrribb et al., 2007; Brodrribb et al., 2010; Sack y Scoffoni, 2013). Debido a la importancia del sistema vascular en la disponibilidad y transporte de agua en las hojas, la *d_{vf}* puede estar dictada por el clima donde crecen las fitoespecies, ya que el sistema vascular es plástico frente a la disponibilidad hídrica (Pire et al., 2007) y el clima gobierna la distribución y fisonomía de especies vegetales (Rzedowski, 2006).

Las angiospermas son el grupo de plantas vasculares donde se encuentran los valores más altos de *d_{vf}* y no son igualados por ningún grupo de plantas actuales o extintas (Boyce et al., 2009). Dentro de las características que promovieron la evolución y amplia distribución ambiental de las angiospermas, se encuentra la gran variación de su *d_{vf}*, incitada por factores ambientales (Feild et al., 2011; de Boer et al., 2012) ya que se ha observado una influencia tanto de la precipitación, temperatura, disponibilidad de luz solar, concentración de CO₂ y/o la humedad (Feild et al., 2011; de Boer et al., 2012; Crifò, 2013; Sack y Scoffoni, 2013; Xue-Lian et al., 2016) sobre la *d_{vf}* en diversos taxones de angiospermas. Sin embargo, los estudios que han obtenido correlaciones positivas y negativas entre la *d_{vf}* y la temperatura y precipitación (Sack y Scoffoni, 2013; Xue-Lian et al., 2016) son sumamente cuestionable, debido a que existen inconsistencias tanto en la medición de la *d_{vf}* (omisión de órdenes de venación en la cuantificación de la *d_{vf}*; Xue-Lian et al., 2016), variables climáticas (las variables climáticas no corresponden geográficamente a los individuos cuya *d_{vf}* se midió; Sack y Scoffoni, 2013) y el número de observaciones analizadas (Sack y Scoffoni, 2013; Xue-Lian et al., 2016). Sumado a lo anterior, estudios paleobotánicos han usado la *d_{vf}* como un indicador climático y con base en ella han comparado ambiente pasados y presentes entre sí (Crifò, 2013; Pérez, 2016; Xue-Lian et al., 2016) sin una evaluación explícita del clima como agente explicativo de la *d_{vf}*. De esta manera se exige un estudio estadísticamente robusto sobre el poder explicativo del clima sobre la *d_{vf}* en una especie en concreto. Por tal motivo en este trabajo se evalúa la relación causal que tienen ciertos parámetros climático sobre la *d_{vf}* de la especie *Quercus calophylla* Schltldl. & Cham., tradicionalmente conocido como *Quercus*

Candicans Née (Valencia-A et al., 2017); encino de amplia distribución geográfica y ambiental en México.

1.1. Antecedentes

1.1.1. El clima y la densidad de venación foliar (*dvf*)

El clima es una situación atmosférica de los valores promedios de variables meteorológicas (temperatura, precipitación, radiación solar, velocidad del viento, humedad, presión atmosférica, etc.) en un lugar y tiempo determinado (Ayllón, 2009). El clima imprime su efecto en múltiples características de las plantas, como se ha corroborado en estudios dendrocronológicos (Stahle y Cleaveland, 1994), estomáticos (Körner et al., 1989; Franks et al., 2014) y fisonómicos foliares (Bailey y Sinnott, 1916; Dolph y Dicher 1979; Körner et al., 1989; Wolfe, 1993; Aguilar, 2000; Royer y Wilf, 2006; Plata, 2007; Hernández-Villalba, 2012; Royer et al., 2012; Domínguez de la Torre, 2013; Ayala, 2015). A éstos últimos se les ha sumado el sistema vascular en las hojas, que comienza a ser tema de estudio como un indicador ambiental/paleoambiental (Crifò, 2013; Pérez, 2016; Xue-Lian et al., 2016).

Fisiológicamente, el sistema vascular es el encargado de transportar simultáneamente los productos de la fotosíntesis y el agua a través de toda la planta (Esau, 1977). La cantidad de éste en las hojas (*dvf*) tiene un papel fundamental en la eficiencia fotosintética (Brodribb et al., 2007) y su plasticidad anatómica frente al déficit de agua ha sido demostrada experimentalmente (Pire et al., 2007).

El término “vena” se refiere al sistema vascular situado en las hojas y su estudio tipológico desemboca en patrones de venación. La organización de las venas se presenta en órdenes jerárquicos, comenzando con las de mayor calibre (venas primarias y secundarias denominadas conjuntamente “venas mayores”), reduciéndose hasta llegar a las venas más delgadas (venas de tercero hasta séptimo orden, conjuntamente llamadas “venas menores”; Hickey, 1973; Ellis et al., 2009; Figura 1).

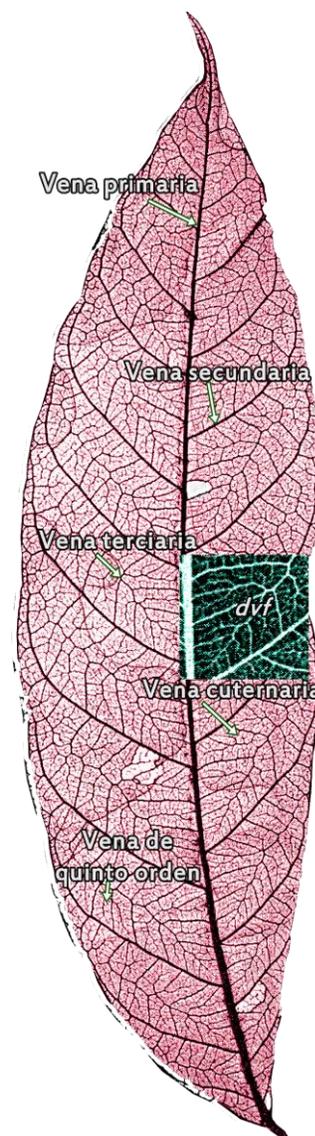


Figura 1. Jerarquía en la venación foliar. El orden de venación corresponde a la disminución del ancho y la orientación de las venas. Imagen interna densidad de venación foliar (*dvf*). Hoja aclarada de *Sorindeia gillettii* De Wild (Anacardiaceae) modificada de Ellis et al., (2009).

Por un lado el análisis cualitativo de la venación (patrones generados en una hoja), sumado a la configuración marginal, forma de la hoja y posición glandular, entre otros caracteres foliares, constituyen la arquitectura foliar, la cual se emplea en estudios taxonómicos (Hickey, 1973; Ellis et al., 2009; Gomes-Bezerra et al., 2011; Ayala, 2015). Por otro lado, el análisis cuantitativo de la venación (*dvf*) es potencialmente una característica dictada por el clima (Crifò, 2013), debido a que la cantidad de venación desempeña un papel mediador entre factores ecológicos y fisiológicos de las plantas (Brodribb et al., 2007; Noblin et al., 2008; Boyce et al., 2009; Pagano y Storchi, 2015).

Desde la perspectiva fisiológica, el aumento del tejido vascular (*dvf*) en las hojas juega un papel muy importante debido principalmente, a que su presencia posibilita una eficiente irrigación hídrica sobre el tejido fotosintético, además de reducir el paso del flujo hídrico a través del mesófilo, mejorando el intercambio gaseoso y aumentando la tasa fotosintética (Brodribb et al., 2007; Brodribb et al., 2010; Sack y Scoffoni, 2013). El flujo hídrico aumenta proporcionalmente con el aumento de la *dvf* pero se ha observado que se satura rápidamente si el aumento ocurre en las venas mayores (venas secundarias), contrario a lo que ocurre si el aumento se da en las venas menores (venas de tercer orden en adelante) (McKown et al., 2010). De esta manera hay indicios de que la relación detectada entre la *dvf* y el clima podría ser distinta si en la cuantificación de la *dvf* se omiten las venas mayores.

En la perspectiva ecológica, al parecer la *dvf* está correlacionada positivamente con la aridez ambiental (Ely et al., 2005a y 2005b; Brodribb et al., 2010; Sack y Scoffoni, 2013) y su presencia posiblemente actúe como un sistema de enfriamiento al reducir la temperatura en las hojas (Pagano y Storchi, 2015). Existen estudios que revelan asociaciones entre una alta y baja *dvf* relacionadas con ambientes xerofíticos y mesofíticos respectivamente (Ely et al., 2005a y 2005b). Por su parte Xue-Lian et al. (2016), encontraron una correlación positiva muy alta entre la *dvf* y la precipitación media anual. Por último, Sack y Scoffoni (2013) realizaron un meta-análisis sobre la *dvf* en distintos biomas que arrojó una correlación positiva entre la *dvf* y la temperatura media anual y una correlación negativa con la precipitación media anual. Sin embargo, en los dos últimos trabajos donde se investigó la asociación entre la *dvf* y el clima hay inconsistencias metodológicas y confusiones estadísticas teóricas. En primer lugar se deben contemplar todos los órdenes de venación que se encuentran en un área determinada para obtener un valor correcto de la *dvf* (Pérez, 2016). Las variables climáticas que se correlacionan con los valores de la *dvf* deben corresponder al sitio donde se encuentran los individuos cuya *dvf* es evaluada y por último la estadística descriptiva de la *dvf* se debe conocer, ya que la omisión de este paso puede

generar errores tanto en la representatividad de la población como en las posteriores pruebas e interpretaciones estadísticas (Martínez, 1999; Salgado-Ugarte, 2013). Las anteriores premisas no son respetadas en el trabajo de Xue-Lian et al. (2016) ni en el de Sack y Scoffoni (2013), además en ambos trabajos se utilizan indistintamente los coeficientes de correlación R y de determinación R^2 , siendo el coeficiente de correlación el único que se debería reportar y considerar en sus trabajos, ya que éste informa sobre el grado de covariación entre variables (correlación) donde no existe una dependencia de alguna variable sobre otra, mientras que el empleo del coeficiente de determinación R^2 está indicado para la asociación de dependencia entre variables, caso exclusivo de la regresión (McKillup, 2012). Como consecuencia, la asociación entre la *dvf* y el clima aún es incierta. Esto exige un estudio enfocado sobre la relación *dvf*-clima que apoye y mejore las anteriores investigaciones, de tal manera que la información sobre la estadística descriptiva de la *dvf* sobre una especie en concreto sea más clara y se pueda verificar si está explicada por el clima.

Investigar la asociación causal entre variables climáticas y la *dvf* requiere de un modelo biológico que cumpla tres premisas: la variación en su *dvf* debe ser alta (característica estadística preliminar para buscar dicha asociación; McKillup, 2012; Boyce et al., 2009; Boyce y Lee, 2010), preferentemente debe ser un árbol, ya que estudios fisonómicos sobre el clima y angiospermas han revelado que la forma de vida arbórea retiene y refleja mejor las señales ambientales en contra posición con las formas de vida herbácea y/o arbustiva (Bailey y Sinnott, 1916; Dolph y Dicher, 1979; Spurr y Barnes, 1980; Wolfe, 1993; Royer y Wilf, 2006; Royer et al., 2012; CLAMP, http://clamp.ibcas.ac.cn/CLAMP_Home.html) y el modelo biológico debe tener una distribución geográfica amplia, ya que esto implica una variación climática grande (Gianoli, 2004).

1.1.2. Modelo Biológico: *Quercus calophylla* Schltldl. & Cham.

De las diversas comunidades vegetales en México, los bosques de encinos (*Quercus* L.) están bien representados en casi todos los estados de la República. Este género posee especies con una alta tolerancia ambiental, encontrándose en climas tropicales, templados y secos (Cw, Cf, Cs, Cx', Af, Am, Aw y BS de la clasificación climática de Köppen), actuando como plantas xerofíticas, mesofíticas e incluso hidrofíticas (Spurr y Barnes, 1980; Rzedowski, 2006).

De las más de 600 especies que comprende este género (Valencia-A, 1995), *Quercus calophylla* Schltldl. & Cham., conocido como “encino de hasta” o “encino blanco”, se encuentra tanto en Bosque de

Encino, Bosque de Pino-Encino, Bosque Mesófilo de Montaña, Bosque de Galería, Bosques Húmedos y Pastizales (Standley y Steyermark, 1952; Valencia-A, 1995, 2004; Valencia-A, comunicación personal) a una altura que va desde los 1,400 a 2,600 msnm (Valencia-A, 1995, 2004). En México se distribuye en el norte, centro y sureste, encontrándose en el oeste de Durango, Sonora, norte de Nayarit y Sinaloa, Jalisco, Guanajuato, Colima, San Luis Potosí, Michoacán, Hidalgo, Morelos, Tlaxcala, Puebla, Ciudad de México, Estado de México, Guerrero, Oaxaca, Chiapas y Veracruz, estados que presentan entre sí gran variabilidad climática (INEGI, <http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/tlax/territorio/clima.aspx?tema=me&e=29>). *Q. calophylla* está ubicado taxonómicamente en la clase Equisetopsida, subclase Magnoliidae, superorden Rosanae, orden Fagales, familia Fagaceae, género *Quercus*, subgénero *Quercus* y sección *Lobatae* (Valencia-A, 2004; <http://tropicos.org/Name/13100309>).

1.1.3. Descripción taxonómica del género *Quercus* L., y sección *Lobatae* Loudon.

El género *Quercus* comprende árboles de tamaño mediano a grande o algunas veces arbustos monoicos; hojas coriáceas pecioladas y alternas, enteras, dentadas o pinatífidas, dientes o lóbulos frecuentemente aristados, las hojas pueden ser deciduas o persistentes; presentan estípulas usualmente deciduas; flores masculinas pequeñas arregladas en un amento suspendido y alargado, los amentos naciendo en grupos en la base de crecimiento o solitarios en las axilas de algunas hojas, las flores masculinas presentan entre 5-12 estambres con anteras cortas y filamentos delgados; apétalas; cáliz formado por 5 lóbulos fusionados formando un perianto cupular; flores femeninas solitarias o arregladas en pequeños grupos en un amento reducido en el cual sólo la flor central de cada inflorescencia se desarrolla; cáliz de forma cupular a campanulada, está formado por 5 ó 6 sépalos unidos a la base de los estilos formando un tubo; pistilo de 3 carpelos formando un único ovario ínfero trilocular con 3 estilos libres lineares o subsésiles; estigma capitado o linear; el fruto es una bellota indehiscente unilocular con una semilla, la bellota está unida con la rama a través de una estructura leñosa y de forma cóncava conocida como cúpula la cual tiene escamas externas imbricadas o concéntricas; cubierta de la semilla de color pardo adherida a la semilla en la madurez; cotiledones libres o algunas veces adnados completamente; óvulos abortivos apicales, laterales o basales (Standley y Steyermark, 1952, Nixon, 1993; Arizaga et al., 2009).

La sección *Lobatae* (encinos rojos) comprende árboles o arbustos grandes o algunas veces arbustos rizomatosos, perennifolios o deciduos, corteza de color gris a marrón o negra, raramente presenta colores claros, lisa o surcada; hojas lobadas o no-lobadas, enteras o dentada-serrada, los dientes presentan una

espina en la punta; tricomas foliares de pared delgada y glandulares, uniseriados y fasciculados; flores masculinas generalmente distribuidas individualmente a lo largo del raquis, con cáliz irregular de 2-6 lóbulos; anteras frecuentemente retusas, raramente apiculadas; flores femeninas con cáliz de 5-6 lóbulos separados del ovario, 3 estilos lineares o espatulados, la superficie estigmática extendiéndose proximalmente a lo largo de la sutura estilar, formando un surco estigmático oscuro; bellota con maduración bianual, raramente anual; cubierta de la semilla rojiza o parduzca adherida estrechamente a la semilla en la madurez; cúpula con escamas separadas, delgadas, planas, delgadas; óvulos abortivos apicales; cotiledones separados, raramente connados (Nixon, 1993; http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=302020).

1.1.4. Descripción taxonómica de *Q. calophylla*

Se caracteriza por presentar formas de vida arbórea, de 20 a 25 m de altura y 1 m o más en el diámetro de su tronco. Ramillas con un grosor entre 2 y 5 mm, ligeramente surcadas; éstas son glabrescentes o tomentoso-estrelladas, con un color pardo oscuro, grisáceo o amarillento. Presenta amentos estaminados de 5 a 6 cm de largo, con flores actinomorfas y densamente dispuestas a lo largo del raquis, anteras apiculadas, ligeramente exertas; amentos pistilados de 1.5 a 3 cm de largo, con 2 a 3 flores, fruto solitario o geminado en un pedúnculo de 8 a 12 cm de largo y de 4 a 6 mm de ancho (McVaugh, 1974). Florece en marzo y los frutos están maduros de julio a septiembre (Valencia-A, 1995).

1.1.5. Arquitectura foliar de *Q. calophylla*

Las hojas son coriáceas, de 10 a 23 cm de largo y de 4 a 14 cm de ancho; de 1.5 a 2.5 veces más largas que anchas. Generalmente son obovadas, pero también son elíptico-oblongas o raramente ovadas. El ápice es acuminado o raramente redondeado, la base es subcordada o truncada. El margen es ondulado y/o fuertemente dentado, con 5 a 8 dientes por lado de la hoja; éstos son aristados (algunos con dobles aristas) hacia la mitad o último cuarto apical (Standley y Steyermark, 1952; McVaugh, 1974). El haz es de color verde oscuro lustroso y glabro, excepto en la vena media, la cual está cubierta, cuando menos en la parte basal, por tricomas estrellados; el envés tiene una epidermis ampulosa-papilosa, densamente tomentosa con tricomas sésiles estrellados (Valencia-A y Delgado, 2003), persistentes de color blanco y amarillo cuando las hojas están secas. El pecíolo es de 15 a 20 ó hasta 40 mm de largo y de 1 a 3 mm de grosor, tomentoso, presenta estípulas lineares de 10 a 12 mm de largo y de 1 a 1.5 mm de ancho, pero

éstas son deciduas cuando las hojas son muy grandes (Standley y Steyermark, 1952; McVaugh, 1974; Valencia-A, 1995). Presenta de 8 a 12 pares de venas secundarias mayores, las venas apicales son rectas y fuertemente ascendentes entrando en los dientes, las basales arqueándose y formando una red, las venas y vénulas están prominentes sobre el mesófilo, son pálidas, formando un contraste con el fondo verde oscuro de la lámina (Standley y Steyermark, 1952; McVaugh, 1974; Valencia-A, 1995).

Como consecuencia de su amplia distribución geográfica y ambiental (Valencia-A, 2004), encontrarse en el grupo de las eudicotiledóneas (Boyce et al., 2009) y presentar una forma de vida arbórea (Bailey y Sinnott, 1916; Dolph y Dicher, 1979; Spurr y Barnes, 1980; Wolfe, 1993; Royer y Wilf, 2006; Royer et al., 2012; CLAMP, http://clamp.ibcas.ac.cn/CLAMP_Home.html), *Q. calophylla* se presume como un buen modelo biológico para observar el efecto del clima sobre la *dvf*. Además *Q. calophylla* posee dos características de suma importancia para la cuantificación de la *dvf*, por un lado los estudios que se enfocan en cuantificar la *dvf* (Crifò, 2013, Pérez, 2016) lo realizan sobre hojas que han recibido un tratamiento de aclarado químico, método que consume mucho tiempo, sin embargo la *dvf* en *Q. calophylla* se puede cuantificar sin recibir un tratamiento de aclarado previo, debido a que su venación pálida contrasta con el fondo oscuro de su lamina (Standley y Steyermark, 1952; McVaugh, 1974; Valencia-A, 1995), reduciendo el tiempo de análisis de la *dvf*. Por otro lado el acervo de ejemplares colectados en el país de *Q. calophylla* está bien representado en los herbarios nacionales, por tanto el tiempo que requeriría coleccionar muestras en campo se podría emplear en el análisis de la *dvf* en ejemplares de herbario.

Una característica adicional de *Q. calophylla* es que la determinación taxonómica de sus miembros se puede realizar por medio de características morfológicas foliares (Valencia-A, 1995; Valencia-A, comunicación personal). Gracias a lo anterior se evitó incluir en el estudio ejemplares mal determinados, mismos que podrían producir errores en la investigación.

1.2. Justificación

El reconocimiento del papel fisiológico de la venación foliar en las plantas ha permitido buscar algún tipo de asociación entre la *dvf* y el clima. A pesar de que dicha asociación se ha demostrado, es necesario un estudio con un enfoque estadístico detallado, tanto en la cuantificación de la *dvf* sobre una especie en concreto, como de las variables climáticas que se vinculan a ella. De tal manera que el análisis de la asociación causal proponga al clima como agente explicativo de la *dvf* en *Q. calophylla*.

2. HIPÓTESIS

Si la *dvf* tiene una asociación causal positiva con situaciones de aridez ambiental, entonces el clima, además de explicar la variación en la *dvf* que presentan las hojas de *Q. calophylla*, predecirá un aumento en la *dvf* cuando aumenten las condiciones climáticas que indiquen aridez ambiental (aumento de temperatura media anual y/o radiación solar, y/o disminución de precipitación anual).

3. OBJETIVOS

3.1. General

-Cuantificar la *dvf* de *Q. calophylla* distribuida en un gradiente climático, para determinar la influencia que el clima ejerce sobre ésta.

3.2. Particulares

-Generar el conocimiento estadístico descriptivo de la *dvf* en *Q. calophylla*.

-Investigar si la omisión de los dos primeros órdenes de venación en la cuantificación de la *dvf* en la muestra, produce que ésta sea estadísticamente menor del caso en que en la cuantificación de la *dvf* se incluya toda la venación y observar como esto afecta su asociación con el clima.

-Realizar una descripción de la arquitectura foliar de *Q. calophylla*.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Modelo biológico, área de estudio y obtención de variables climáticas

Se realizó la descripción de arquitectura foliar de *Q. calophylla* con base en una hoja aclarada y 100 hojas herborizadas, empleando el Manual de Arquitectura Foliar de Ellis et al., (2009). Para decolorar la lámina y teñir su venación, la hoja de *Q. calophylla* se aclaró químicamente con el protocolo propuesto por Guerrero (2014) bajo la asesoría de la Bióloga Berenice Mendoza Espinosa. Para rehidratar la hoja se hirvió en agua por cinco minutos, después se sumergió en una solución de NaOH al 20% (previamente hervida) y se retiró hasta que se enfrió la solución. Posteriormente la hoja se introdujo en 1 L de cloro al 10% hasta quedar totalmente transparente, se sumergió en etanol al 50%, se tiñó con una solución de

safranina, después se pasó por soluciones de etanol al 50%, 70% y 100% con un día de tratamiento por cada concentración. Por último la hoja se colocó en xilol por 24 horas.

La descripción de arquitectura foliar sirvió de refuerzo en la verificación taxonómica de los ejemplares y para dar a conocer más características foliares de *Q. calophylla*. El modelo biológico estuvo constituido por hojas herborizadas de ejemplares de *Q. calophylla* depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU). Por otra parte el área de estudio quedó definida por las coordenadas geográficas en las que se colectaron los ejemplares.

La evaluación de la *dvf* se realizó en hojas de ejemplares de *Q. calophylla* depositados en el MEXU. Para la elección de los ejemplares se contó con la ayuda del M. en C. Enrique Ortiz Bermúdez, quien consultó las bases de datos de la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB) (http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib_esp.html) y de la Unidad de Bioinformática del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNIBIO) (<http://unibio.unam.mx/>) para extraer los registros de *Q. calophylla* resguardados en las colecciones del MEXU y del Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM (FCME). Se encontraron 471 registros de ejemplares de *Q. calophylla* en las bases de datos de la REMIB y de la UNIBIO, de los cuales 161 estuvieron resguardados en MEXU. De éstos, por la calidad del ejemplar de herbario, número de hojas y tiempo requerido para la investigación, se analizaron 100 hojas repartidas en 47 ejemplares.

A pesar de que anteriores estudios revelan una asociación entre la *dvf* con una única variable climática (Sack y Scoffoni, 2013; Xue-Lian et al., 2016), el poder explicativo del clima podría aumentar si se contemplan en conjunto o combinadas las tradicionales variables climáticas (temperatura media anual, precipitación anual, radiación solar y velocidad del viento). Además, existe un conjunto de variables denominadas variables “bioclimáticas”, las cuales representan valores limitantes, tendencias anuales o temporales de suma importancia para estudios de modelado de distribución geográfica de especies (<http://worldclim.org/>). Por tanto cabe la posibilidad de que estas variables también ayuden a explicar la *dvf*. De esta manera el M. en C. Enrique Ortiz Bermúdez proporcionó las 19 variables bioclimáticas (tabla 1), la altitud, la radiación solar y la velocidad del viento de la página de WorldClim a una resolución de 1 km² (<http://worldclim.org/>; Hijmans et al., 2005). Las variables fueron procesadas como capas en formato raster dentro de ArcGIS 10.0 (ESRI, 2010). Los registros de los ejemplares de *Q. calophylla* también se incorporaron al sistema de información geográfica y sus coordenadas fueron empleadas para extraer los valores de las 22 variables climáticas para cada uno de los registros. De esta

Tabla 1. Variables bioclimáticas de WorldClim

Variables bioclimáticas	Significado
bio1	Temperatura media anual
bio2	Intervalo diurno medio [media mensual (temperatura máxima-temperatura mínima)]
bio3	Isotermalidad (bio2-bio7)*(100)
bio4	Estacionalidad de la Temperatura (desviación estándar*100)
bio5	Temperatura máxima del mes más cálido
bio6	Temperatura mínima del mes más frío
bio7	Intervalo de Temperatura anual
bio8	Temperatura media del cuarto más húmedo
bio9	Temperatura media del cuarto más seco
bio10	Temperatura media del cuarto más caliente
bio11	Temperatura media del cuarto más frío
bio12	Precipitación anual
bio13	Precipitación del mes más húmedo
bio14	Precipitación del mes más seco
bio15	Temporalidad de la Precipitación
bio16	Precipitación del cuarto más húmedo
bio17	Precipitación del cuarto más seco
bio18	Precipitación del cuarto más caliente
bio19	Precipitación del cuarto más frío

manera se obtuvo una base de datos taxonómicos, de distribución y climáticos para cada ejemplar estudiado. Con dicha base se procedió a corroborar que los ejemplares registrados estuvieran físicamente en MEXU y que pertenecieran a la especie. Después se etiquetaron y registraron en la base de datos para su posterior análisis.

4.2. Medición de la *dvf*

El análisis de la *dvf* requiere imágenes digitalizadas, por tanto se realizaron fotografías empleando el siguiente protocolo:

Se eligieron los ejemplares mejor preservados y de éstos, de una a cinco hojas para medir su *dvf*. A través de un microscopio estereoscópico Olympus *Sz51*, con un aumento del 1.35X, una cámara digital Canon *SX410IS* de 20.0 megapíxeles, un miniestudio improvisado con lámparas led y una escala fija de acetato, se fotografió un área foliar de 1 cm² adaxial (haz de la hoja), central (parte intermedia de la

lámina) y admedial (cercana a la vena media), contemplando todos los órdenes de venación (Pérez, 2016). Los datos de los ejemplares y de las imágenes se guardaron como vouchers botánicos para un resguardo informativo.

Para la medición de la *dvf* se empleó el protocolo propuesto por Pérez (2016), sin embargo a diferencia de su protocolo que propone el trabajo con hojas aclaradas, aquí se utilizaron sin aclarar, ya que la *dvf* en *Q. calophylla* es fácilmente observable sin un tratamiento de aclarado previo. Se tomaron fotografías digitales de 1 cm² adaxial, admedial y central. Las fotografías digitales se mejoraron con el editor de imágenes Photoscape V.3.6.5. Las imágenes se recortaron con un tamaño homogéneo de 2137 píxeles² y la edición para resaltar la venación del fondo de la lámina incluyó un valor de Brillo = 100, Sombra = 50, Profundidad = 50, Definición = 13 y un Autocontraste y Autonivel. Por medio del software Photoshop CS6 y una tableta digital Intuos Creative Pen and Touch Tablet marca Wacom modelo CTH-490/K2-AX, se “calcó” la venación en una capa digital, la cual se guardó como una nueva imagen con extensión jpg. Ésta se analizó con el software Leaf Extraction and Analysis Framework Grafiphical User Interfece (LEAF GUI), un programa construido en MATLAB cuyo propósito es incrementar la velocidad y exactitud con la cual se pueden extraer mediciones del tejido vascular y areolación a través de imágenes digitales de hojas, ya sea para fines taxonómicos, ecológicos y/o paleobotánicos (Price et al., 2011). LEAF GUI mide la venación total, por tanto la *dvf* se calculó al dividir la medición anterior entre el área foliar, expresado en la fórmula 1.

$$dvf = longitud\ total\ de\ venación\ (cm) / \acute{a}rea\ foliar\ (cm^2) \dots\dots\dots(1)$$

Además, se consideró evaluar si la omisión de los dos primeros órdenes de venación en la cuantificación de la *dvf* en la muestra, generaba una disminución significativa en comparación con la cuantificación de la *dvf* contemplando toda la venación. Para llevar esto a cabo una vez que se calcó la venación, en esta nueva capa digital se borró la venación primaria y secundaria, guardando dicha imagen como una nueva versión de la original (figura 2). Por tanto se obtuvieron 100 mediciones de densidad de venación foliar contemplando toda la venación (*dvf*) y 100 mediciones de densidad de venación foliar sin tomar en cuenta las venas mayores (*dvf* ^).

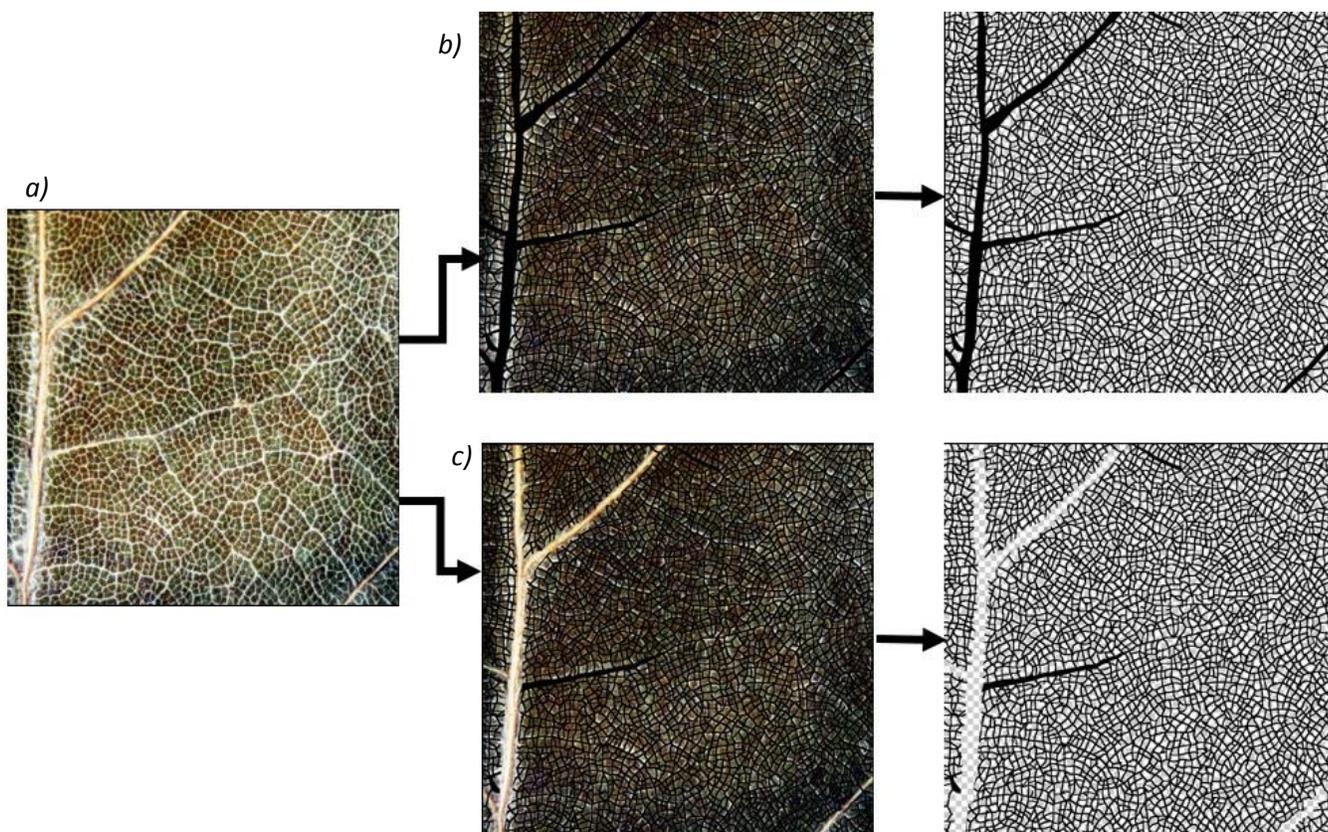


Figura 2. Esquema de medición de la d_{vf} en un cm^2 adaxial, admedial y central en una hoja de *Q. calophylla*. a) fotografía original b) fotografía con el marcado contemplando toda la venación que corresponde a la d_{vf} y c) fotografía con el marcado sin tomar en cuenta las venas mayores que corresponde a la d_{vf}' .

4.3. Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron con el software R versión 3.4.3 y Statistics Data Analysis STATA 11.0.

4.3.1. Análisis Exploratorio de Datos

El primer paso que se debe hacer en la obtención de datos es su exploración (Martínez, 1999), por tanto se realizó un Análisis Exploratorio de Datos (AED) para la d_{vf} y d_{vf}' , técnica que permite conocer la estructura de un lote de datos, representándolos de una manera robusta (Salgado-Ugarte, 2013). En la fase exploratoria se procedió a observar las cuatro características descriptivas de un lote de datos: nivel (centro de masa de los datos), dispersión (semejanza de los datos entre sí o con un valor de referencia), distribución (reparto de los datos) y casos extraordinarios (datos marcadamente diferentes al resto) (Salgado-Ugarte, 2013). Las medidas de nivel, dispersión y casos extraordinarios se obtuvieron mediante

un resumen de letras de 15 números. Esta técnica pertenece al AED y permite observar tanto las medidas resistentes de nivel (mediana) y de dispersión (pseudosigma), además de revelar casos extraordinarios. La mediana y la pseudosigma tienen su análogo suficiente que son la media aritmética y la desviación estándar, sin embargo las medidas resistentes poseen la ventaja de ser insensibles a valores extraordinarios, representando de una manera más adecuada a los datos en la fase exploratoria (Salgado-Ugarte, 2013).

Para saber si la dvf fue estadísticamente mayor que la dvf' , se realizó un gráfico comparativo de diagramas de caja y bigote en paralelo con muescas y una prueba de rango con signo de Wilcoxon pareada. Dicha prueba se realiza cuando las muestras por analizar están asociadas entre sí y las diferencias entre las muestras no se distribuyen normalmente (Salgado-Ugarte, 2013).

4.3.2. Variables climáticas

Las variables climáticas se analizaron por medio de diagramas de caja y bigote en paralelo para conocer las medidas de tendencia central y dispersión, información de apoyo para conocer mejor los parámetros climáticos que abarca la distribución ambiental de *Q. calophylla*.

4.3.3. Regresión Lineal Múltiple con efectos aleatorios

Se construyó una matriz con la dvf/dvf' como la variable de respuesta y 22 variables explicativas. Entre éstas se encuentran las 19 variables bioclimáticas de WordClim, altitud, radiación solar y velocidad del viento. Como se está buscando la influencia lineal de variables climáticas sobre la dvf/dvf' , el análisis multivariado correspondiente es una Regresión Lineal Múltiple (RLM), la cual establece que para una variable de respuesta existe una combinación lineal óptima de variables explicativas, expresado en la fórmula 2 (Martínez, 1999).

Sin embargo por la forma en la que se midió la dvf (existiendo de una a cinco mediciones de la dvf por ejemplar), el análisis correcto es una RLM con efectos aleatorios, también llamada estudio de *panel* o *longitudinal*, expresado en la fórmula 3 (Ripley, 2002; Nakagawa y Schielzeth, 2013). Este tipo de análisis se realiza cuando existen mediciones repetidas para una observación o unidad de estudio y permite la inclusión de una fuente de error atribuible al proceso de medición de la variable de respuesta dentro de la misma muestra, una fuente de error distinta al error atribuido al proceso de muestreo. Si la

RLM no se realiza de esta manera, además de exagerar la significancia de los coeficientes estimados (Ripley, 2002), se violaría el supuesto que establece que los errores ε_i son independientes entre sí, recayendo inmediatamente esta independencia sobre las observaciones y_i (Faraway, 2005; Nakagawa y Schielzeth, 2013).

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + \dots + \beta_k X_{ik} + \varepsilon_i \dots \dots \dots (2)$$

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + \dots + \beta_k X_{ik} + \gamma_i + \varepsilon_i \dots \dots \dots (3)$$

donde:

y_i = estimaciones de la *dvf* a través del modelo

β_0 = intercepto del modelo

β_k = la tasa de cambio de la estimación y_i por cada aumento en una unidad de la k -ésima variable explicativa

X_{ik} = cada dato de la k -ésima variable explicativa

ε_i = fuente de error debido al proceso de muestreo

γ_i = fuente de error debido al procedimiento de medición dentro de la muestra

Para realizar la RLM con efectos aleatorios primero se debe tener un modelo candidato de RLM, construido con la *dvf* / *dvf* ' como función lineal de variables climáticas, sin embargo las 19 variables bioclimáticas de WorldClim son variables derivadas de la temperatura y la precipitación (11 variables derivadas de la temperatura y ocho derivadas de la precipitación; tabla 1), como deducción existe alta probabilidad de que dichas variables estén altamente correlacionadas entre sí, además, la altitud también está asociada con variables que expresan la temperatura (Ayllón, 2009). Si se construye un modelo de RLM con variables explicativas redundantes, generaría un serio problema denominado multicolinealidad. La multicolinealidad es la alta correlación entre variables explicativas dentro de un modelo y estas variables están haciendo el mismo trabajo en explicar la varianza de la variable de respuesta (Faraway, 2005). Esto es un serio problema en la estimación de los coeficientes de las variables explicativas así como su significancia, por tanto su aparición en modelos de regresión lineal es evitada (Faraway, 2005).

4.3.4. Análisis de Componentes Principales

Para detectar la alta correlación entre las variables bioclimáticas derivadas de la temperatura y la precipitación se construyó una matriz cuadrada de correlación y un diagrama de escalera entre dichas variables (McKillup, 2012). El diagrama de escalera es la versión gráfica de una matriz cuadrada de correlación y su utilidad recae en la simultaneidad con la que se pueden observar relaciones entre múltiples variables, siendo un paso previo a la RLM (Salgado-Ugarte, 2013).

Para evitar introducir variables redundantes dentro del modelo de RLM con efectos aleatorios, tanto las variables derivadas de la temperatura como las variables derivadas de la precipitación se analizaron por medio de un Análisis de Componentes Principales (ACP). El ACP pertenece a los métodos multivariados de la estadística y se basa en una reubicación de la varianza que posee la matriz en cuestión en nuevos ejes, de tal suerte que los primeros ejes poseen la mayor cantidad de varianza (Martínez, 1999; Faraway, 2005). Con base en éste análisis se construyeron índices que sintetizaron la varianza de las variables bioclimáticas altamente correlacionadas, dichos índices correspondieron a los ejes producidos en el ACP.

Si bien un supuesto del ACP es que las variables incluidas se deben distribuir normalmente, si la utilidad de dicho análisis es exploratoria es suficiente con que las variables estén medidas en escala continua (Martínez, 1999). Por tanto, se realizó un ACP para ocho variables que expresaron la precipitación y se eligió el eje ACP1 como la nueva variable climática que sintetizó toda la información sobre la precipitación, sin embargo las 12 variables que expresaron la temperatura (incluyendo la altitud) formaron tres grupos con variables altamente correlacionadas dentro de cada uno, de tal manera que para hacer más fácil la interpretación biológica de las nuevas variables que sintetizaron la información de la temperatura, se realizaron tres ACP y de cada uno se eligió el eje ACP1 como la nueva variable climática que sintetizó su información. En el ACP todas las variables se estandarizaron, por tanto la inercia fue igual a la correlación entre variables, esto se realizó con el fin de evitar que las distintas unidades en la que se encontraron medidas las variables explicativas se ponderaran en el ACP (Faraway, 2005).

Una vez obtenidas las nuevas variables climáticas (índices), más la radiación solar y la velocidad del viento, se realizó la RLM con efectos aleatorios con la función “modelos con efectos mixtos” del software R, el modelo se ajustó con interceptos aleatorios por individuo. Para verificar que la multicolinealidad no fuese preocupante, se calculó el factor de inflación de la varianza (fiv) el cual es un

índice que mide cuanto aumenta la varianza de un estimador como consecuencia de la no-ortogonalidad entre variables explicativas, como regla general el valor del fiv es preocupante cercano a 10; http://res.org/9jornadasR/pdf/9JUR_paper_31.pdf).

Para realizar inferencias acerca del modelo de RLM se requiere cumplir los siguientes supuestos: 1) la variable de respuesta se debe distribuir normalmente, 2) independencia de los errores entre sí, 3) distribución normal de los errores 4) homocedasticidad (la variable de respuesta muestra varianzas iguales para todo el rango de valores de las variables explicativas) y 5) relación lineal entre la variable de respuesta con las variables explicativas (Martínez, 1999; Salgado-Ugarte, 2013). Los anteriores supuestos se cumplieron con el AED (1), RLM con efectos aleatorios (2), gráfico cuantil-cuantil normal y pruebas de Shapiro-Wilk sobre residuales (3), gráfico de residuales contra valores ajustados de la regresión (4) y diagrama de escalera entre la dvf/dvf' y las variables climáticas para confirmar que la relación fuese lineal (5). La RLM con efectos aleatorios se realizó para observar qué proporción de la varianza de la dvf/dvf' logró explicar el modelo y su significancia. Traduciendo la hipótesis de trabajo en términos estadísticos, para la RLM con efectos aleatorios se estableció una prueba de hipótesis estadística con base en la varianza:

$$H_0: \sigma^2_{\text{modelo}} \leq \sigma^2_{\text{residuales}} \rightarrow \sigma^2_{\text{modelo}} / \sigma^2_{\text{residuales}} \leq 1$$

$$H_A: \sigma^2_{\text{modelo}} > \sigma^2_{\text{residuales}} \rightarrow \sigma^2_{\text{modelo}} / \sigma^2_{\text{residuales}} > 1$$

Conjuntamente se establecieron pares de hipótesis para las pendientes de las variables explicativas del modelo, con la forma general:

$$H_0: \beta_{\text{variable}} = 0$$

$$H_A: \beta_{\text{variable}} \neq 0$$

Todas las pruebas se realizaron con una confianza del 0.95, por tanto $\alpha=0.05$.

5. RESULTADOS

5.1 Modelo biológico, área de estudio y obtención de variables climáticas

La descripción de la Arquitectura Foliar de *Q. calophylla* se realizó contemplando distintos ejemplares del MEXU. Se eligió un ejemplar como representante para la descripción (colectado por I. García G. y col., número de colecta 76 y determinado por L. Sabas R., con número de folio 1351522). Además se tomaron en cuenta las características morfológicas de 100 hojas analizadas reportadas entre paréntesis en la siguiente descripción. Para que la siguiente descripción de arquitectura foliar sea más comprensible se sugiere consultar el ANEXO I.

Descripción:

Hoja simple, forma elíptica (obovada o raramente ovada), tamaño laminar mesófilo 1.5:1 (notófilo 1:1-mesófilo 1.5:1), largo de 14.5 (7.1-17) cm y ancho de 9 (3.3-11.7) cm, relación largo-ancho de 1.61 (1.38-2.6), en total 12,075.5 (2,236.5-14,917.5) mm² de área laminar, lámina simétrica medialmente (rara asimétrica) y simétrica basalmente (ligeramente asimétrica por extensión; figura 3 a). Pecíolo unido a la lámina de forma marginal y de forma semiterete en sección transversal (figura 3 a). Ápice recto (redondeado, acuminado o raramente emarginado), formando un ángulo obtuso (raramente agudo o reflexo), mientras que la base por un lado es convexa y por el otro recta (generalmente cordada; redondeada, truncada o raramente cóncava-convexa), formando un ángulo obtuso (reflexo o raramente agudo; figura 3 a). La textura de la superficie adaxial es glabra de color verde lustroso; mientras que la superficie abaxial es fuertemente tomentoso con tricomas estrellados sésiles produciendo un color blanquecino (figura 3 b). Venación primaria pinnada; venación secundaria mayor mixta craspedódroma (donde existen dientes) y eucamptódroma; con 10 (7-14) pares de venas, con un espaciamiento entre ellas regular; la unión de éstas con la vena primaria es decurrente en la parte proximal y excurrente distalmente (en algunas hojas es deflexa distalmente), formando ángulos que aumentan suavemente de forma proximal (raramente aumentan suavemente de forma distal); venas intersecundarias con una longitud de menos del 50% de su vena secundaria mayor subyacente, una frecuencia de dos (0-6, generalmente 1) por hoja, con curso proximal paralelo a la vena secundaria mayor subyacente (perpendicular a la vena primaria), curso distal reticular mezclándose con la venación terciaria (figura 3 a y e). Las venas terciarias intercostales son percurrentes mixtas, con un dominio de percurrentes alternas (figura 3 c), formando un ángulo obtuso respecto a la vena media, la variabilidad de su ángulo incrementa proximalmente (figura

3 a). Las venas terciarias epimediales son percurrentes mixtas, con un relativo dominio de las percurrentes opuestas, con curso proximal perpendicular y agudo a la vena primaria; curso distal paralelo a las venas terciarias intercostales y basiflexo (figura 3 d). Venas terciarias exteriores formando arcos (figura 1 e). Venación cuaternaria percurrente alterna (figura 3 f). Venación de quinto orden reticular irregular (figura 1 g); areolas bien desarrolladas y venación de sexto orden corresponde las vénulas libres terminales sin ramificación, las cuales son rectas (figura 3 h). Venación última marginal formando arcos (figura 1 e). Lámina no lobada con margen serrado y ligeramente ondulado, de uno a dos órdenes de dientes que se distribuyen con un espaciado irregular (figura 3 a), menos de un diente por cm (hacia la parte distal son 2 por cm); sus formas son recta en el lado distal y retroflexo en el lado proximal (st/rt); y cóncavo en el lado distal y cóncavo en el lado proximal (cc/cc) (figura 3 a e i), sinus redondeado, con la venación secundaria mayor terminando en el ápice del diente y venas accesorias formando arcos (figura 3 j). Una espina está presente en el ápice de cada diente (figura 3 i).

Los ejemplares de herbario analizados se encontraron en 13 estados de la República Mexicana: Ciudad de México, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa y Veracruz (figura 4). Los tipos de vegetación en los que se encontraron los ejemplares fueron: bosque de pino, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, selva baja espinosa, selva mediana subperennifolia y selva alta perennifolia. De acuerdo con Villaseñor y Ortíz (2014) estos tipos de vegetación están clasificados en los siguientes biomas: Bosque Templado (bosque de pino, bosque de encino y bosque de pino-encino), Bosque Húmedo de Montaña (bosque mesófilo de montaña), Bosque Tropical estacionalmente seco (selva baja espinosa) y Bosque Tropical Húmedo (selva mediana subperennifolia y selva alta perennifolia; Villaseñor y Ortíz, 2014).

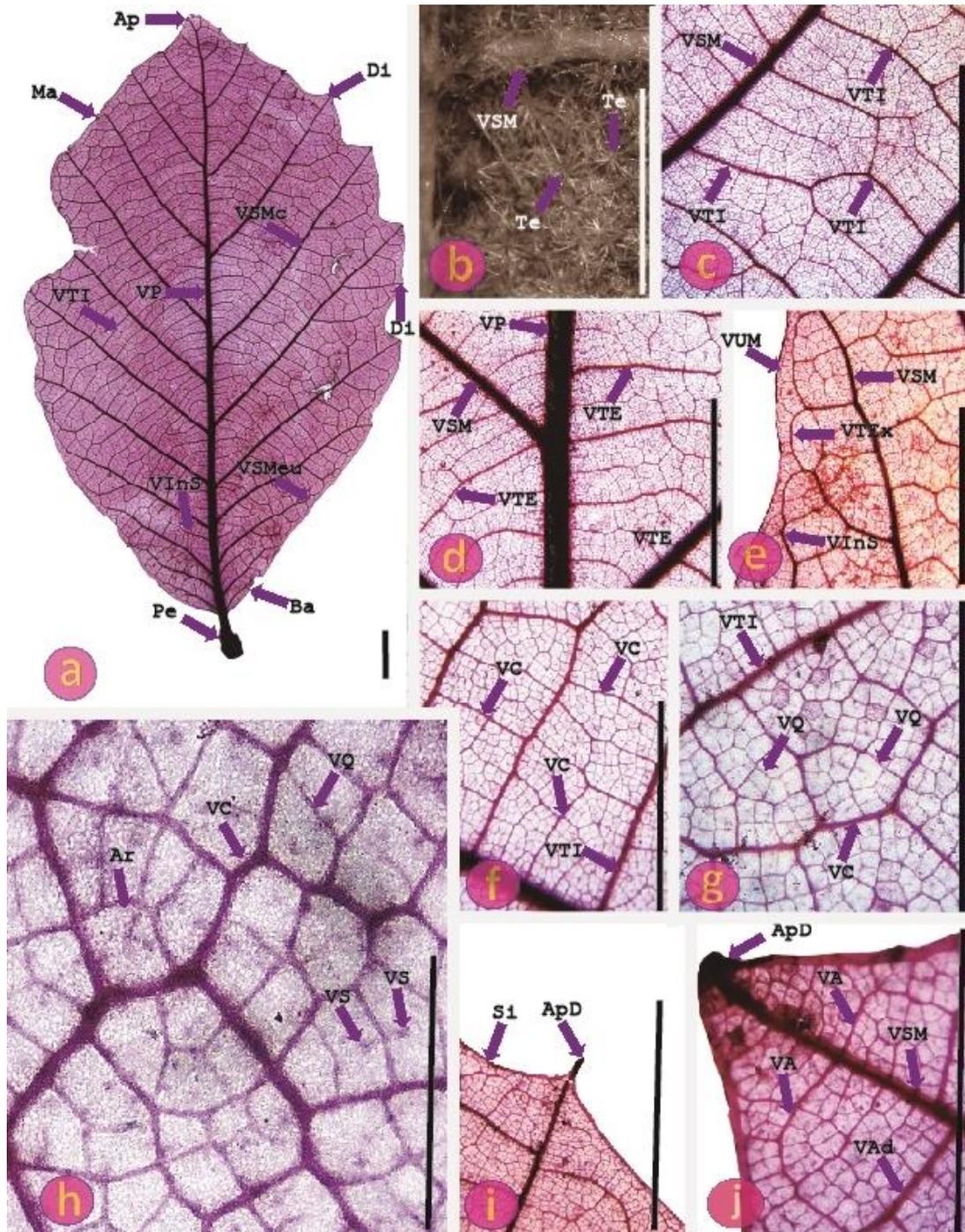


Figura 3. Arquitectura foliar de *Q. calophylla*. a) ápice (Ap), base (Ba), peciolo (Pe), margen (Ma), diente (Di), vena primaria (VP), vena secundaria mayor craspedódroma (VSMc), vena secundaria mayor eucamptódroma (VSMeu), vena intersecundaria (VInS). b) tricoma estrellado (Te). c) vena terciaria intercostal (VTI). d) vena terciaria epimedial (VTE). e) vena terciaria exterior (VTE_x), venación última marginal (VUM). f) venación cuaternaria (VC). g) venación de quinto orden (VQ). h) venación de sexto orden (VS), areola (Ar). i) sinus de diente (Si), ápice de diente (ApD). j) venas accesorias (VA), vena admedial (VAd). Escala = 1 cm; excepto en g=0.7 cm, h=0.3 cm y j=0.5 cm.

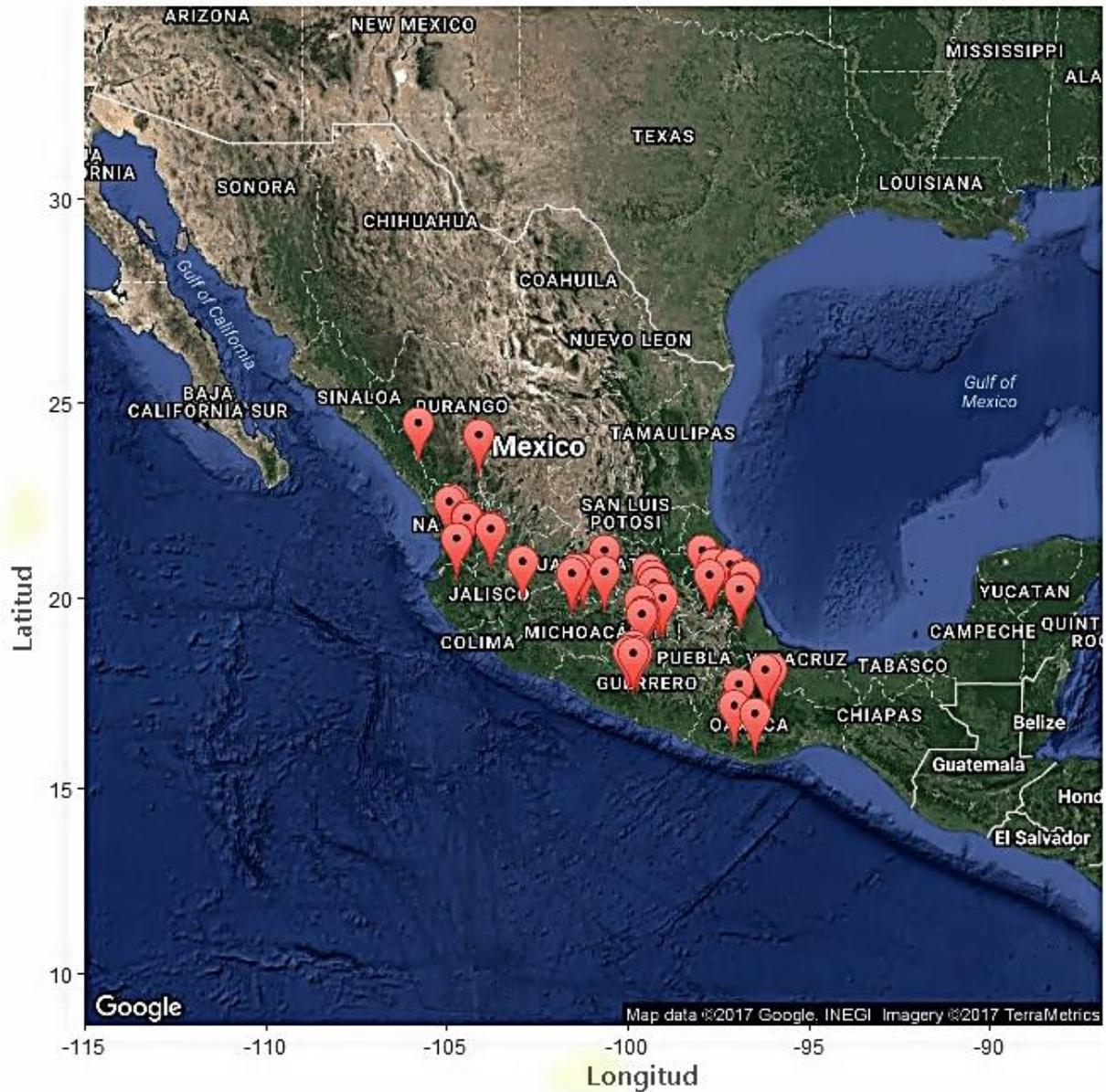


Figura 4. Localización de los ejemplares cuyas hojas fueron analizadas. Las marcas rojas se situaron en 13 estados de México.

5.2. Medición de la dvf

100 hojas analizadas de *Q. calophylla* se distribuyeron en 47 ejemplares de la siguiente manera: una hoja se analizó en 23 ejemplares, dos hojas se analizaron en dos ejemplares, tres hojas se analizaron en 18 ejemplares, cuatro hojas se analizaron en un ejemplar y cinco hojas se analizaron en tres ejemplares (figura 5).

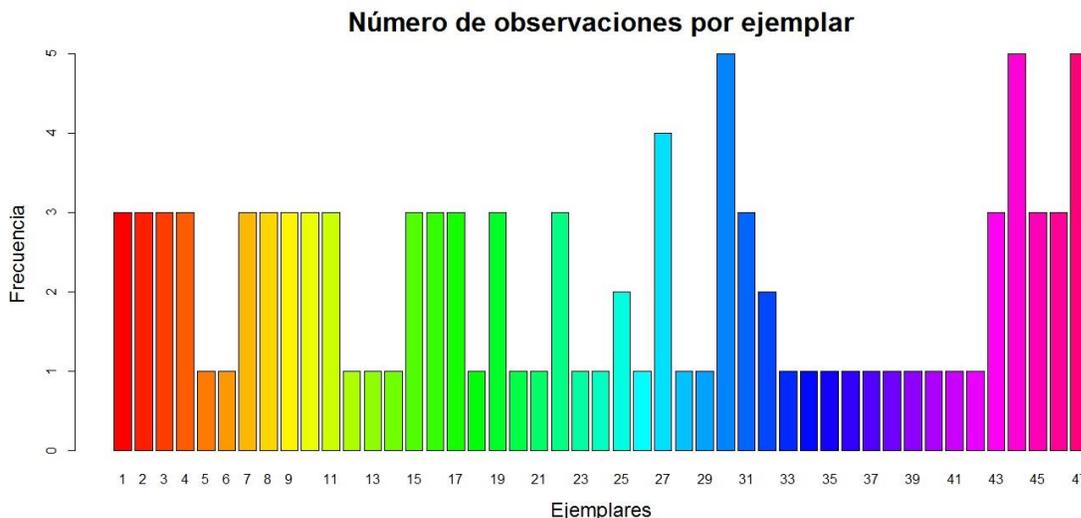


Figura 5. Gráfica de barras donde se muestra la cantidad de hojas analizadas por ejemplar, a la mayoría de los ejemplares se les analizó una hoja.

5.3. Análisis estadístico

5.3.1. Análisis Exploratorio de Datos

El resumen de letras de 15 números para la muestra contemplando toda la venación revela una mediana de 110.49 cm/ cm², un cuarto inferior de 104.19 cm/ cm² y un cuarto superior de 115.65 cm/ cm²; el extremo inferior fue de 88.02 cm/ cm² y el superior de 134.19 cm/cm². Mientras que la pseudosigma de cuartos fue de 8.50 cm/ cm² y se encontraron dos casos extraordinarios moderados por arriba de la cota interna superior (figura 6 a).

Por otro lado, para la muestra sin las venas mayores, la mediana fue de 106.64 cm/ cm², el cuarto inferior fue de 100.51 cm/ cm² y el superior de 112.53 cm/ cm²; el extremo inferior fue de 84.59 cm/ cm² y el superior de 130.41 cm/cm². Mientras que la pseudosigma de cuartos fue de 8.91 cm/ cm² y no se encontraron casos extraordinarios (figura 7 a).

Para observar gráficamente las anteriores medidas más la distribución de los datos se realizaron dos diagramas de violín, los cuales combinan el diagrama de caja y bigote con un estimador de densidad por Kernel empleando las medidas resistentes (figura 6 b y 7 b) (Salgado-Ugarte, 2002, 2013). En dichos

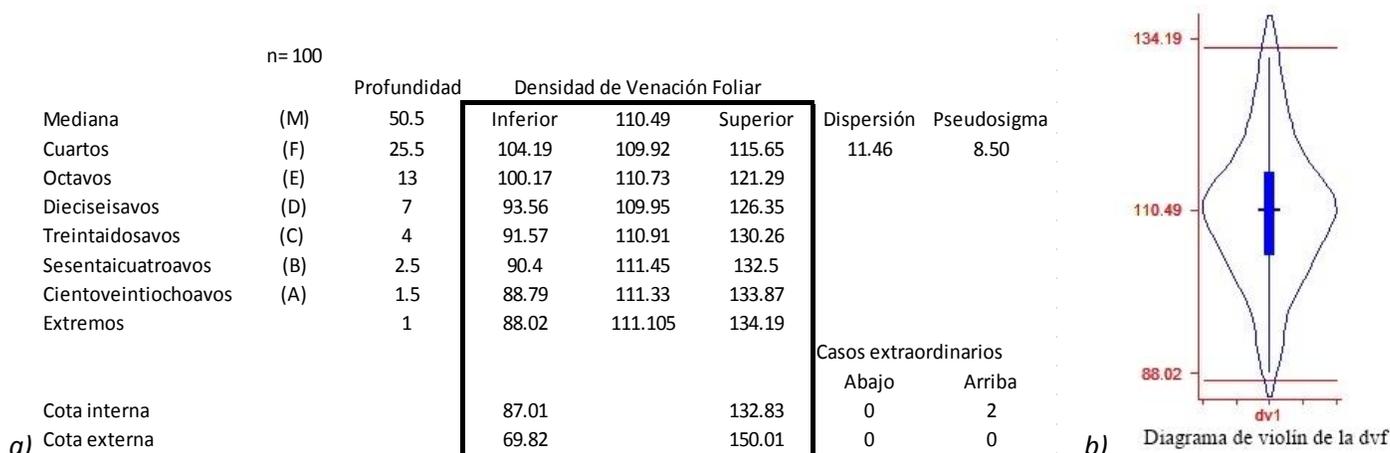


Figura 6. Análisis Exploratorio de Datos de la *dvf*. a) Resumen de letras de 15 números para la *dvf*. Los valores enmarcados muestran la mediana (al centro), seis diferentes cuantiles (valores inferior y superior) una mediana recalculada para cada uno de ellos (valores al centro), pseudosigma y casos extraordinarios. b) Diagrama de violín para la *dvf* el cual muestra un diagrama de caja y bigote con las medidas resistentes, cotas internas (señaladas por las líneas en el eje y) más una estimación de densidad por Kernel para observar la distribución de la *dvf*.

diagramas se puede observar que la distribución de los datos, para la *dvf* como para la *dvf'* es gaussiana (figura 6 b y 7 b) y para confirmarlo se realizaron dos pruebas de Shapiro-Wilk que produjeron una $W = 0.9888$ con un valor de $p = 0.5693$, $\alpha = 0.05$ para los datos *dvf*, y una $W = 0.9913$ con un valor de $p = 0.7665$, $\alpha = 0.05$ para los datos *dvf'*. Además, se realizaron dos gráficos cuantil-cuantil normal que corroboraron lo anterior (figura 8 a y b). Sumado a esto, en el resumen de letras de 15 números se observó una relativa consistencia en la mediana recalculada de los diferentes cuantiles para la *dvf* y la *dvf'* (figura 6 a y 7 a, columna central del resumen de letras 15 números; Salgado-Ugarte, 2013). Por otro lado, las medidas suficientes de nivel y dispersión fueron de $110.39 \text{ cm} / \text{cm}^2$ para la media aritmética y $9.77 \text{ cm} / \text{cm}^2$ para la desviación estándar para la *dvf*. La media aritmética fue de $106.73 \text{ cm} / \text{cm}^2$ y la desviación estándar fue de $9.88 \text{ cm} / \text{cm}^2$ para la *dvf'*. Ya que los estadísticos suficientes y resistentes fueron similares más las anteriores pruebas estadísticas, la normalidad de los datos quedó confirmada.

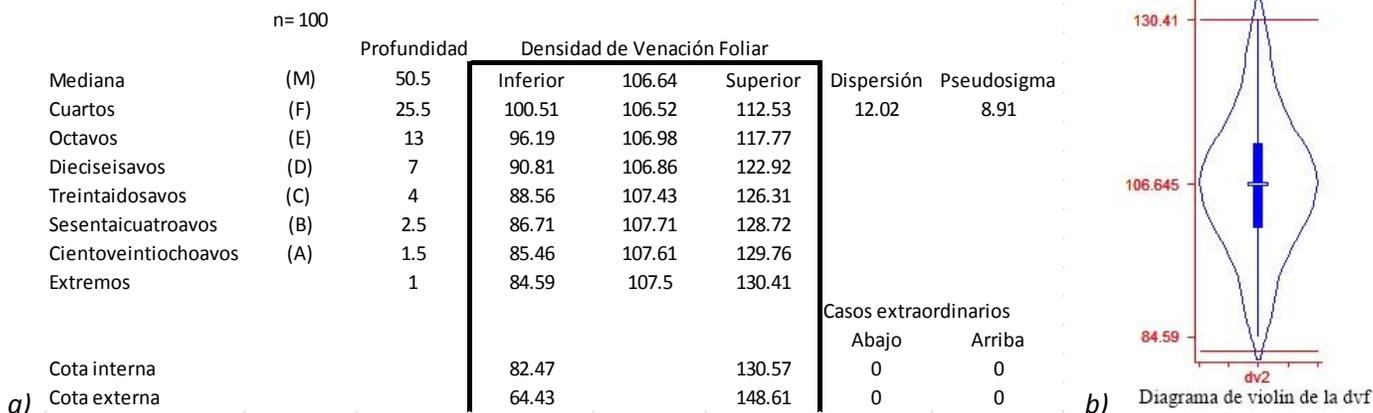


Figura 7. Análisis Exploratorio de Datos de la dvf . a) Resumen de letras de 15 números para la dvf . Los valores enmarcados muestran la mediana (al centro), seis diferentes cuantiles (valores inferior y superior) una mediana recalculada para cada uno de ellos (valores al centro), pseudosigma y casos extraordinarios. b) Diagrama de violín para la dvf el cual muestra un diagrama de caja y bigote con las medidas resistentes, cotas internas (señaladas por las líneas en el eje y) más una estimación de densidad por Kernel para observar la distribución de la dvf .

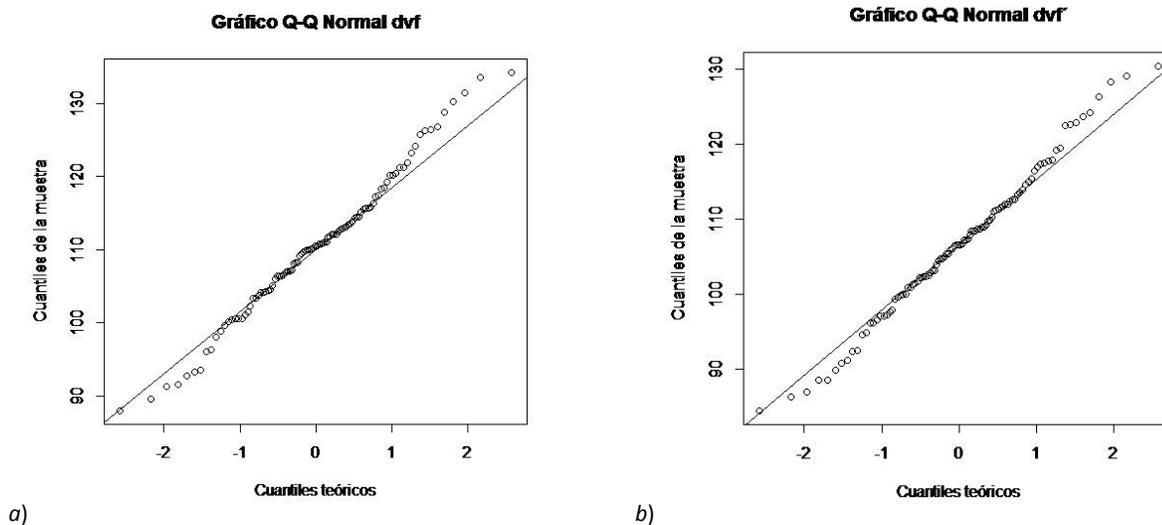


Figura 8. Gráficas cuantil-cuantil normal para la a) dvf y b) dvf . En ambas gráficas se muestra una tendencia lineal entre los cuantiles teóricos con los cuantiles de los datos, sugiriendo que los datos se comportan normalmente.

Para saber si la dvf fue mayor que la dvf' se realizó un diagrama en paralelo de caja y bigote con muescas y debido a que las diferencias entre la dvf y la dvf' no se distribuyeron normalmente ($W= 0.96$, $p= 0.01$, $\alpha=0.05$), se realizó una prueba de rango con signo de Wilcoxon pareada la cual reveló que la dvf fue mayor que la dvf' ($V= 5050$, $p< 2.2e^{-16}$, $\alpha=0.05$) plasmado gráficamente en la figura 9, donde no existe un traslape entre las muescas de cada diagrama de caja y bigote. Por tanto en la relación causal entre la dvf y el clima se investigó el comportamiento de dicha relación con la dvf' . De esta forma en la RLM con efectos aleatorios se utilizó como variable de respuesta tanto la dvf como la dvf' .

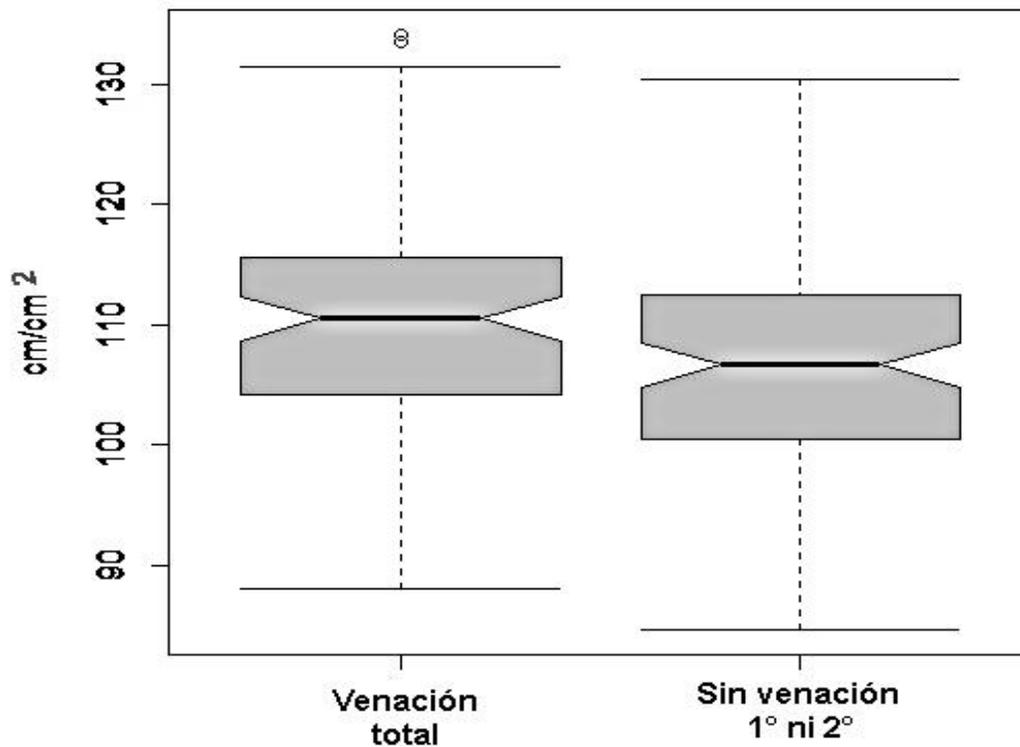


Figura 9. Diagramas de caja y bigote con muescas para observar la dispersión de la dvf y la dvf' . Dado que las muescas entre las cajas no se traslapan, gráficamente se concluye que la dvf contemplando toda la venación es mayor que la dvf' sin tomar en cuenta las venas mayores.

5.3.2. Variables climáticas

Las variables climáticas presentaron alta dispersión en sus mediciones. En la figura 10 se aprecia que el intervalo de la temperatura media anual fue de 13.4 °C y el de la precipitación anual fue de 1,800.75 mm (la diferencia se realizó entre el valor mínimo de la precipitación anual y el valor de su cota interna superior, ya que el valor máximo de 2508 mm resultó ser un dato extraordinario moderado). Mientras que el intervalo del resto de las variables bioclimáticas derivadas de la temperatura osciló entre 9 y 25 °C (figura 10 *a*). Por otro lado el intervalo de las variables bioclimáticas derivadas de la precipitación también fue amplio, dando cuenta de ello el valor máximo de la precipitación anual (2346.75 mm) y el valor mínimo de la precipitación del cuarto más seco (2 mm; figura 10 *b*). En cuanto a la radiación solar y la velocidad del viento presentaron baja dispersión, 2591 KJ/m²/día fue la diferencia entre los valores extremos de la radiación solar y 1.875 m/s para los extremos de la velocidad del viento (figura 10 *c* y *d*, respectivamente). Por último *Q. calophylla* se encontró en un gradiente altitudinal que fue desde los 657 a los 3228 msnm (figura 10 *e*).

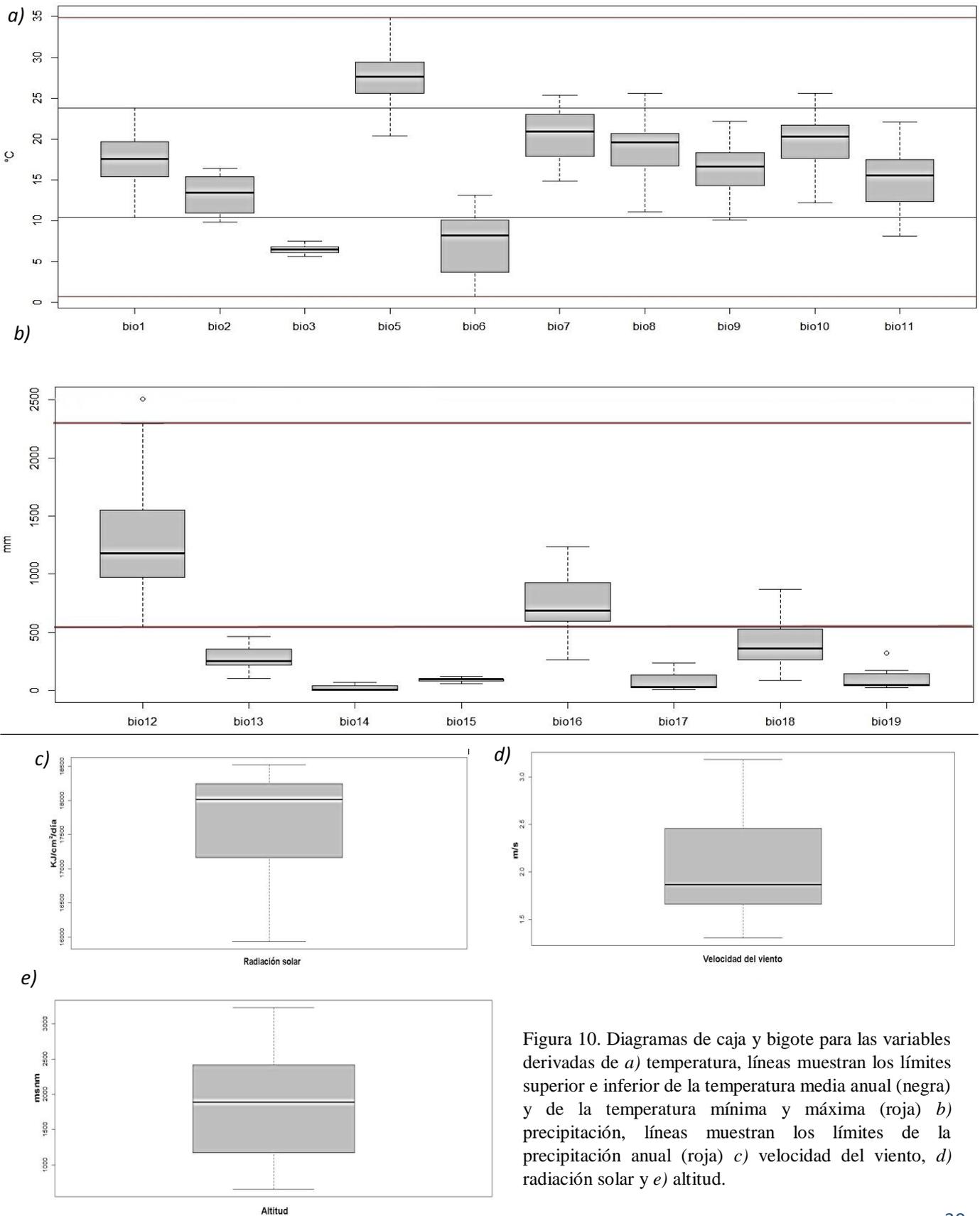


Figura 10. Diagramas de caja y bigote para las variables derivadas de a) temperatura, líneas muestran los límites superior e inferior de la temperatura media anual (negra) y de la temperatura mínima y máxima (roja) b) precipitación, líneas muestran los límites de la precipitación anual (roja) c) velocidad del viento, d) radiación solar y e) altitud.

5.3.3. Regresión Lineal Múltiple con efectos aleatorios

Un vistazo exploratorio respecto a la relación de la dvf/dvf' con las 22 variables climáticas se puede apreciar en la figura 11. Una primera impresión con este gráfico es que no existe algún patrón lineal reconocible de la relación entre las variables explicativas y la variable de respuesta. Por tanto, gráficamente una asociación lineal de la dvf/dvf' con alguna (as) o todas las 22 variables climáticas es dudosa.

5.3.4. Análisis de Componentes Principales

La matriz de correlación y el diagrama de escalera entre las variables bioclimáticas de WorldClim se encuentran en el ANEXO II. Dentro de las variables derivadas de la temperatura todas las variables están correlacionadas entre sí, principalmente bio1, bio5, bio6, bio8, bio9, bio10, bio11 y altitud, cuya correlación estuvo por encima de $|0.72|$, alcanzando valores de hasta 0.98. Mientras que bio3 y bio4 presentaron una correlación de -0.73, por otro lado bio2 y bio7 se correlacionaron con un valor de 0.91. Dentro de las variables derivadas de la precipitación disminuyó el número de variables correlacionadas entre sí y sus valores. Sin embargo, en algunos casos se alcanzaron valores muy elevados, por ejemplo entre bio14 y bio17 tuvieron un valor de 0.99. Construir un modelo de RLM con dichas variables generaría el problema de multicolinealidad. Para evitar esto, se construyeron índices correspondientes a los ejes ACP1. Para las ocho variables derivadas de la precipitación, el eje PCA1 explicó el 70% de su varianza, dicho eje constituyó la nueva variable nombrada índice.pp. Para las 12 variables derivadas de la temperatura se realizaron tres ACP correspondientes a los tres subgrupos en los que se aglomeraron las variables. En el primer ACP, el eje ACP1 explicó el 88%, en el segundo el eje ACP1 explicó el 96%, mientras que en el tercer ACP el eje ACP1 explicó el 87% de su varianza. Las nuevas variables se nombraron índice.temp.1, índice.temp.2 e índice.temp.3 respectivamente.

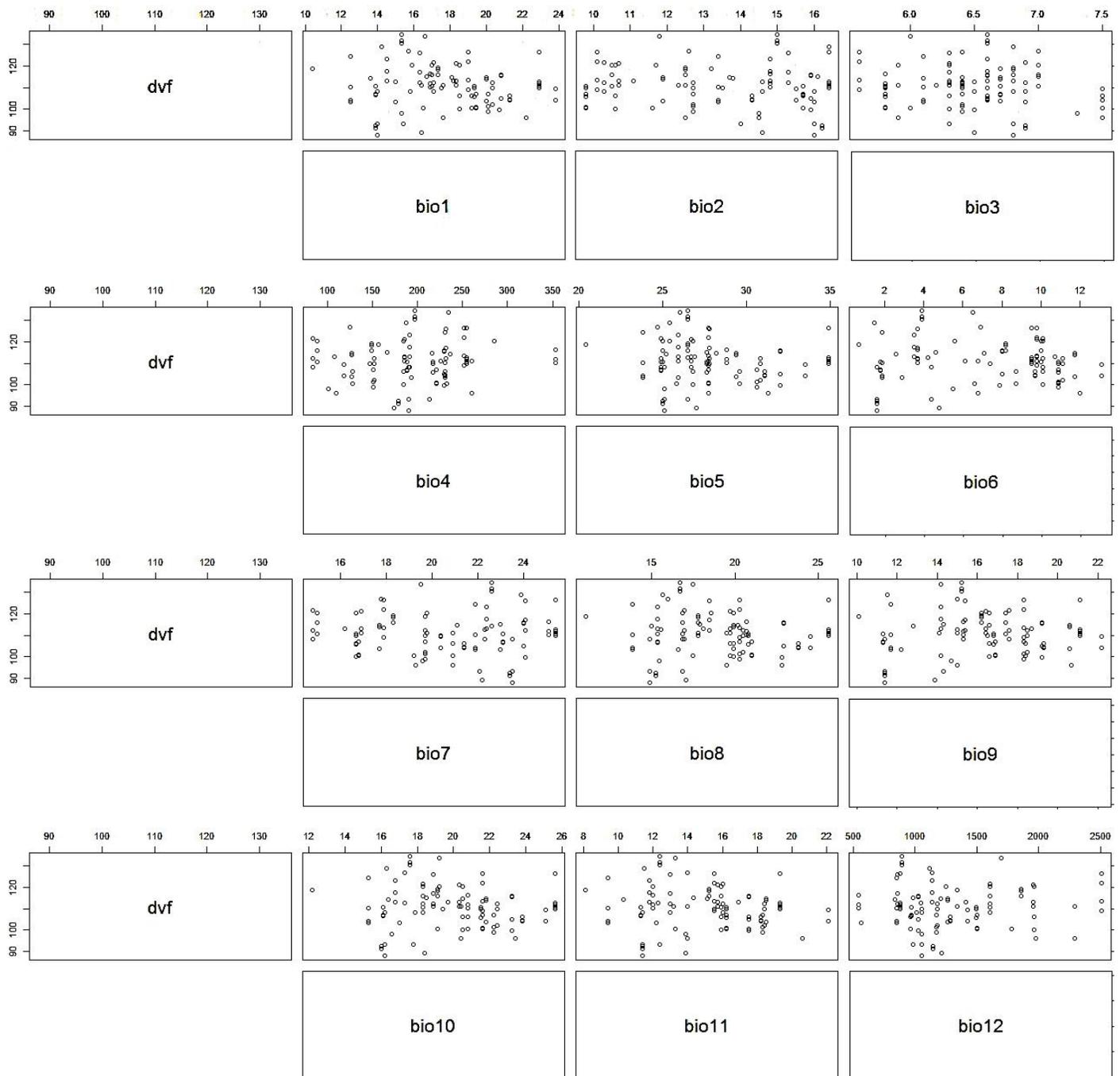


Figura 11. Diagrama de escalera de la relación entre la *dvf* (variable de respuesta) y 22 variables explicativas. Nótese la asociación difusa entre la *dvf* y cada una de las 22 variables explicativas.

Continuación...

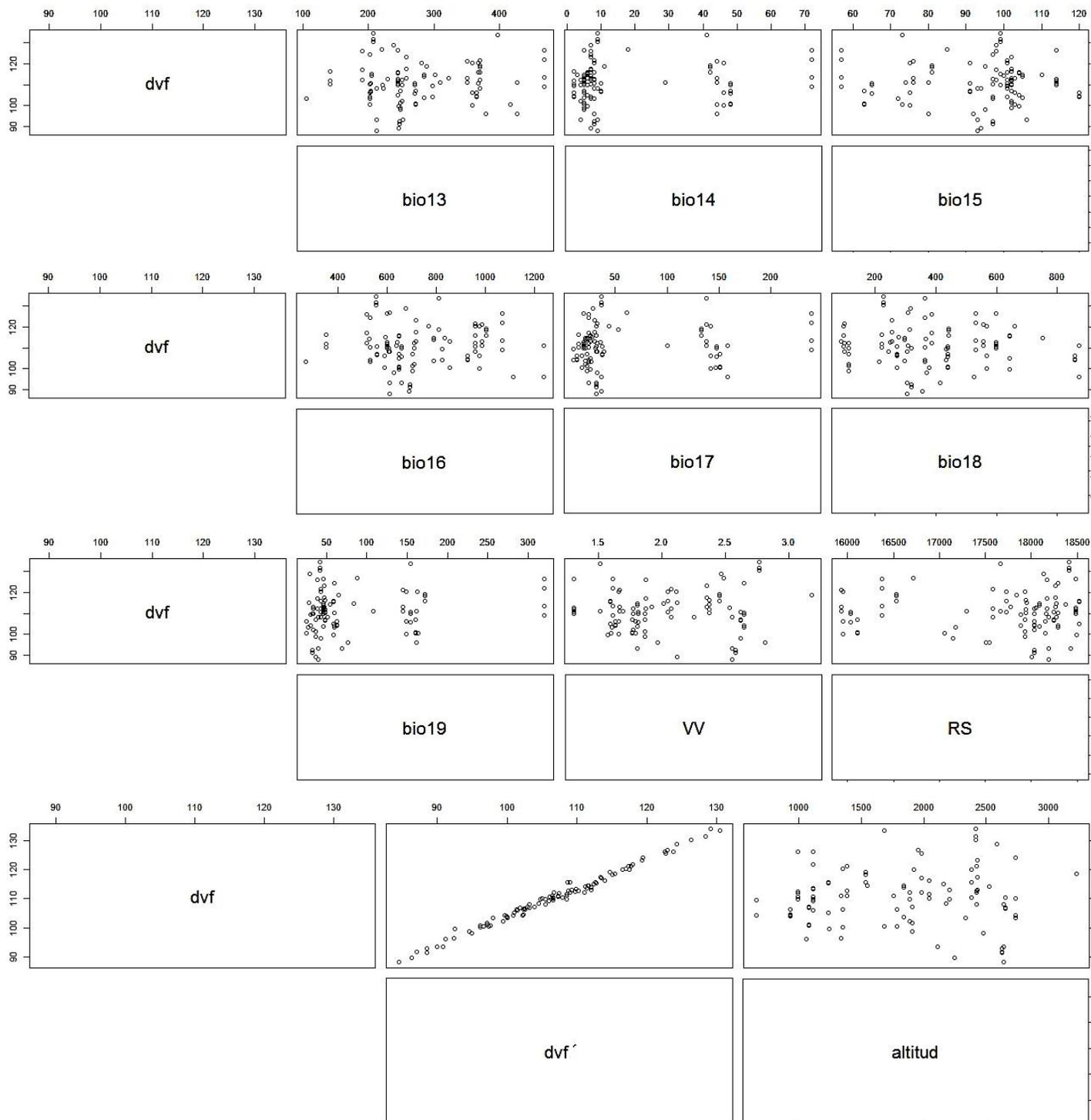


Figura 11. Diagrama de escalera de la relación entre la *dvf* (variable de respuesta) y 22 variables explicativas. Nótese la asociación difusa entre la *dvf* con cada una de las 22 variables explicativas. Además se muestra la relación entre la *dvf* y la *dvf'*, la cual es prácticamente uno a uno, por tanto la asociación entre la *dvf'* con las 22 variables climáticas no será distinta de la asociación con la *dvf*.

Recapitulando, se tienen seis variables climáticas (índice.pp, índice.temp.1, índice.temp.2, índice.temp.3, radiación solar y velocidad del viento) que se sometieron a prueba estadística para saber si lograron explicar la varianza tanto de la dvf como de la dvf' , la asociación entre la variable de respuesta (dvf y dvf') y las nuevas variables explicativas se aprecia en la figura 12. En dicho diagrama tampoco se observa algún patrón lineal que sugiera que las seis variables o alguna de ellas se asocien linealmente con la dvf y/o dvf' , y para confirmarlo se generaron los siguientes modelos:

Modelo 1: $dvf = (68.41) (t=1.18, p=0.24, \alpha=0.05) + \text{índice.pp} (-1.14) (t=-0.23, p=0.82, \alpha=0.05) + \text{índice.temp.1} (-1.65) (t=-0.45, p=0.65, \alpha=0.05) + \text{índice.temp.2} (9.43) (t=1.41, p=0.16, \alpha=0.05) + \text{índice.temp.3} (5.44) (t=1.13, p=0.26, \alpha=0.05) + \text{radiación solar} (0.002) (t=-0.63, p=0.53, \alpha=0.05) + \text{velocidad del viento} (2.79) (t=0.59, p=0.55, \alpha=0.05)$ (Tabla 2 a).

Modelo 2: $dvf' = (158.73) (t=2.69, p=0.009, \alpha=0.05) + \text{índice.pp} (-6.72) (t=-1.31, p=0.19, \alpha=0.05) + \text{índice.temp.1} (-2.54) (t=-0.68, p=0.65, \alpha=0.05) + \text{índice.temp.2} (3.12) (t=0.46, p=0.65, \alpha=0.05) + \text{índice.temp.3} (3.60) (t=0.73, p=0.47, \alpha=0.05) + \text{radiación solar} (-0.003) (t=-0.92, p=0.36, \alpha=0.05) + \text{velocidad del viento} (0.73) (t=0.15, p=0.88, \alpha=0.05)$ (Tabla 3 a).

A continuación se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA), el cual reveló que el modelo 1 ($n=100, F=1.35, p=0.24, \alpha=0.05$), y el modelo 2 ($n=100, F=1.20, p=0.30, \alpha=0.05$), resultaron no significativos (tabla 2 b y tabla 3 b). Por otro lado para el modelo 1 y el modelo 2 el coeficiente de determinación R^2 fue de 0.07 y 0.06 respectivamente (Nakagawa y Schielzeth, 2013). Para los coeficientes de ambos modelos el valor del fiv fue inferior a 2.8 (tabla 2 a y 3 a), por tanto la multicolinealidad no fue preocupante. Una visualización gráfica de la relación entre los valores observados contra los valores ajustados producidos por ambos modelos se puede observar en la figura 13 c) y 14 c). Como último punto, se evaluó el cumplimiento de los supuestos de normalidad de los errores y homocedasticidad de ambos modelos (Martínez, 1999; Faraway, 2005). Para probar la normalidad de los errores, se realizó un gráfico cuantil-cuantil normal y una prueba de Shapiro-Wilk para el modelo 1 ($W=0.98, p=0.37, \alpha=0.05$) y para el modelo 2 ($W=0.98, p=0.60, \alpha=0.05$) sobre sus residuales (Figura 13 a y 14 a). Las pruebas de homocedasticidad se pueden apreciar en la figura 13 b) y 14 b), en las cuales no se distinguen patrones claros de los valores ajustados contra los residuales de ambos modelos.

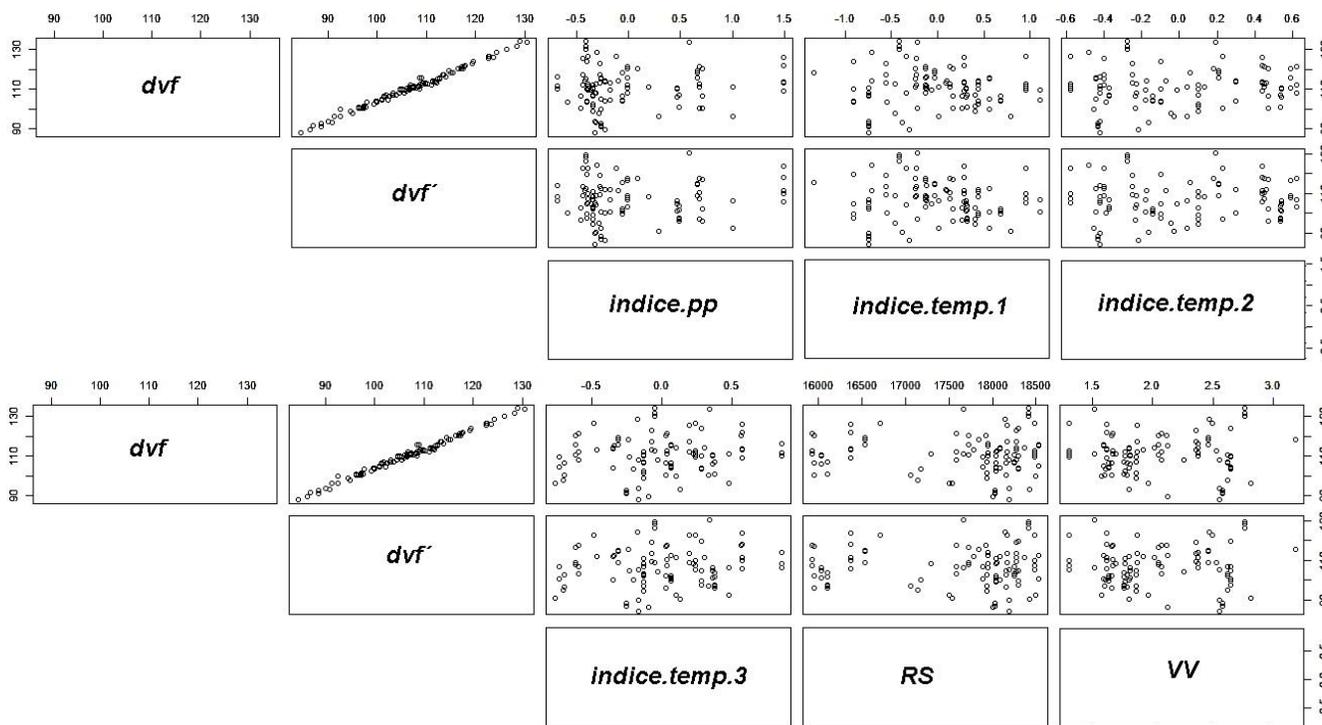


Figura 12. Diagrama de escalera entre la asociación de las seis variables climáticas nuevas con la *dvf* y la *dvf'*.

Tabla 2. Análisis de las pruebas de hipótesis para a) coeficientes del modelo 1 y valor del factor de inflación de la varianza para cada variable explicativa y b) prueba de ANOVA para el modelo 1 y coeficiente de determinación R^2 .

a)

Coefficiente	Estimado	Error estándar	Valor de t	Valor de p	FIV
Intercepto	68.41	58.05	1.18	0.24	
índice.pp	-1.14	5.04	-0.23	0.82	2.76
índice.temp.1	-1.65	3.69	-0.45	0.65	1.71
índice.temp.2	9.43	6.67	1.41	0.16	2.35
índice.temp.3	5.44	4.82	1.13	0.26	1.55
Radiación solar	0.002	0.003	0.63	0.53	2.68
Velocidad del viento	2.79	4.67	0.59	0.55	1.94

b)

Fuente	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrado Medio	Estadígrafo F	Valor de p
Modelo	6	802.62	133.77	1.35	0.24
Residuales	93	9236.76	99.32		
Total	99	10039.38	101.41		
R^2	0.07				

Tabla 3. Análisis de las pruebas de hipótesis para a) coeficientes del modelo 2 y valor del factor de inflación de la varianza para cada variable explicativa y b) prueba de ANOVA para el modelo 2 y coeficiente de determinación R^2 .

Coficiente	Estimado	Error estándar	Valor de t	Valor de p	FIV
Intercepto	158.73	59	2.69	0.009	
índice.pp	-6.72	5.12	-1.31	0.19	2.76
índice.temp.1	-2.54	3.75	-0.68	0.5	1.71
índice.temp.2	3.12	6.78	0.46	0.65	2.35
índice.temp.3	3.6	4.9	0.73	0.46	1.55
Radiación solar	-0.003	0.003	-0.92	0.36	2.68
Velocidad del viento	0.73	4.75	0.15	0.88	1.94

Fuente	Grados de libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrado Medio	Estadístico F	Valor de p
Modelo	6	784.2732	130.71	1.21	0.31
Residuales	93	10059.83	108.17		
Total	99	10844.103	109.54		
R^2	0.06				

6. DISCUSIÓN

6.1 Arquitectura foliar

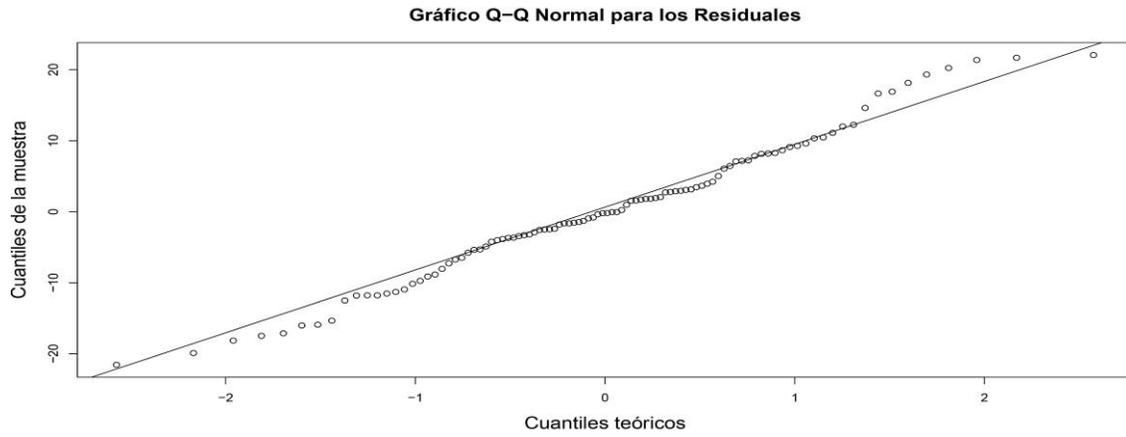
La arquitectura foliar de *Q. calophylla* presenta muchas diferencias y similitudes con otras especies del género. Rodríguez y Romero (2007) revisaron la arquitectura foliar de 10 especies del género, las cuales fueron *Q. deserticola* Trel., *Q. eduardi* Trel., *Q. frutex* Trel., *Q. greggii* (A. DC.) Trel., *Q. obtusata* Bonpl., *Q. potosina* Trel., *Q. scytophylla* Liebm., *Q. elliptica* Née, *Q. repanda* Bonpl., y *Q. splendens* Née. En su estudio, los patrones de venación secundaria mayor fueron: craspedódromo-camptódromo (*Q. deserticola*, *Q. eduardi*, *Q. frutex* y *Q. greggii*), craspedódromo-eucamptódromo (*Q. obtusata*, *Q. potosina* y *Q. scytophylla*), broquidódromo (*Q. elliptica*) y camptódromo (*Q. repanda* y *Q. splendens*). Esto quiere decir que las 10 especies presentan en su venación secundaria mayor una combinación de patrones donde las venas secundarias mayores terminan íntegramente en el margen (patrón craspedódromo), no termina en el margen (patrón camptódromo y broquidódromo) o las venas secundarias mayores se unen a subsecuentes secundarias mayores vía venación terciaria (patrón eucamptódromo) sin tocar el margen. *Q. calophylla* presenta una combinación de un patrón craspedódromo y eucamptódromo. Es interesante notar que en la mayoría de las especies analizadas por Rodríguez y Romero (2007) como en *Q. calophylla*, existe una combinación de patrones en la misma lámina; cuando ésta presenta dientes, la venación secundaria mayor es craspedódroma en la parte dentada (generalmente en la parte distal), mientras que la venación eucamptódroma se aprecia en la parte de la

lámina cuyo margen es entero (generalmente en la parte proximal). Rodríguez y Romero (2007) reportan un patrón broquidódromo para *Q. elliptica* y un camptódromo para *Q. repanda* y *Q. splendens*. Sin embargo, al analizar detenidamente sus imágenes y por observaciones en ejemplares de herbario de *Q. elliptica* (MEXU 1030856), *Q. repanda* (MEXU 519365) y *Q. splendens* (MEXU 1032447) el patrón que exhiben es realmente el eucamptódromo.

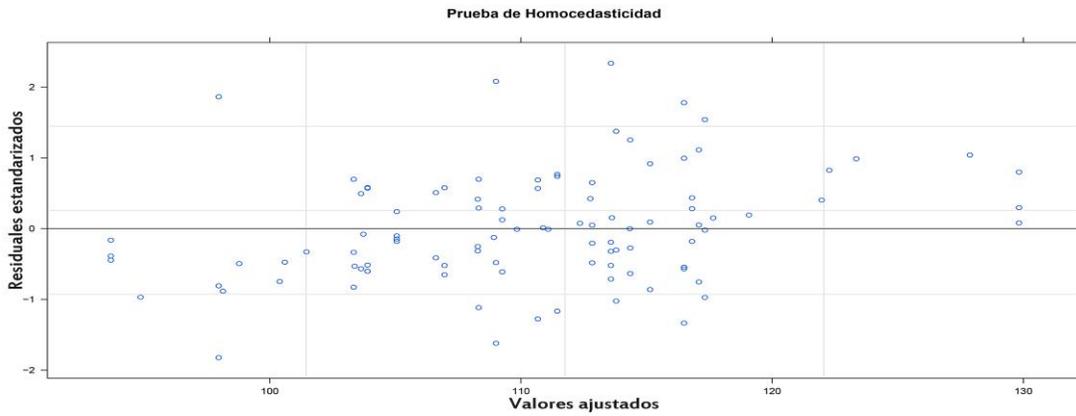
Si se toma en cuenta que la presencia de dientes en las hojas de las angiospermas tiene una fuerte influencia climática (Bailey y Sinnott, 1916; Dolph y Dicher 1979) y el tipo de margen tiene una fuerte relación con el tipo de patrón de la venación secundaria mayor que exhiben las hojas (Ellis et al., 2009; Givnish y Kriebel, 2017) es posible que el patrón de la venación secundaria mayor, cuando menos en estas 11 especies, esté dictado indirectamente por el clima en el cual crecieron las plantas. Investigar tal sugerencia está fuera del alcance de este estudio, pero resulta interesante cuestionarse qué es lo que refleja la venación secundaria mayor en las hojas de angiospermas, ¿una influencia filogenética, la cual es la base de estudios donde únicamente se cuenta con información de arquitectura foliar como en paleobotánica, o será que la venación secundaria mayor tiene, en diferentes grados, una influencia climática?

Respecto a las venas intersecundarias, parece haber una consistencia en cuanto al número de éstas por lámina. En las anteriores especies, a excepción de *Q. splendens* (2-12), *Q. scytophylla* (3-12) y *Q. elliptica* (10-20), el número de aquéllas oscila entre 2 a 6 por lámina, mientras que *Q. calophylla* tuvo entre 0-6 por lámina, generalmente siendo una. Una similitud con los resultados de Rodríguez y Romero (2007) es la estructura de las venas terciarias intercostales, ya que en las diez especies como en *Q. calophylla*, el patrón dominante es el percurrente alterno, además todas ellas presentan areolas bien desarrolladas. Un margen ligeramente ondulado diferencia a *Q. calophylla* de las anteriores 10 especies, así como un haz glabro, compartiendo esta última característica únicamente con *Q. splendens* y *Q. scytophylla*.

a)



b)



c)

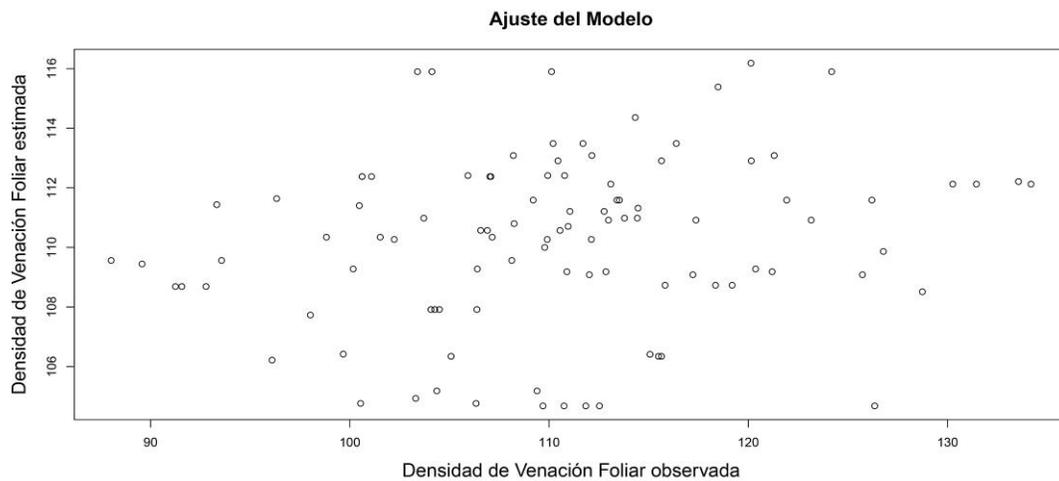


Figura 13. Gráficas del cumplimiento de supuesto de a) normalidad de los errores y b) homocedasticidad. c) relación entre los valores observados contra los valores ajustados producidos por el modelo 1.

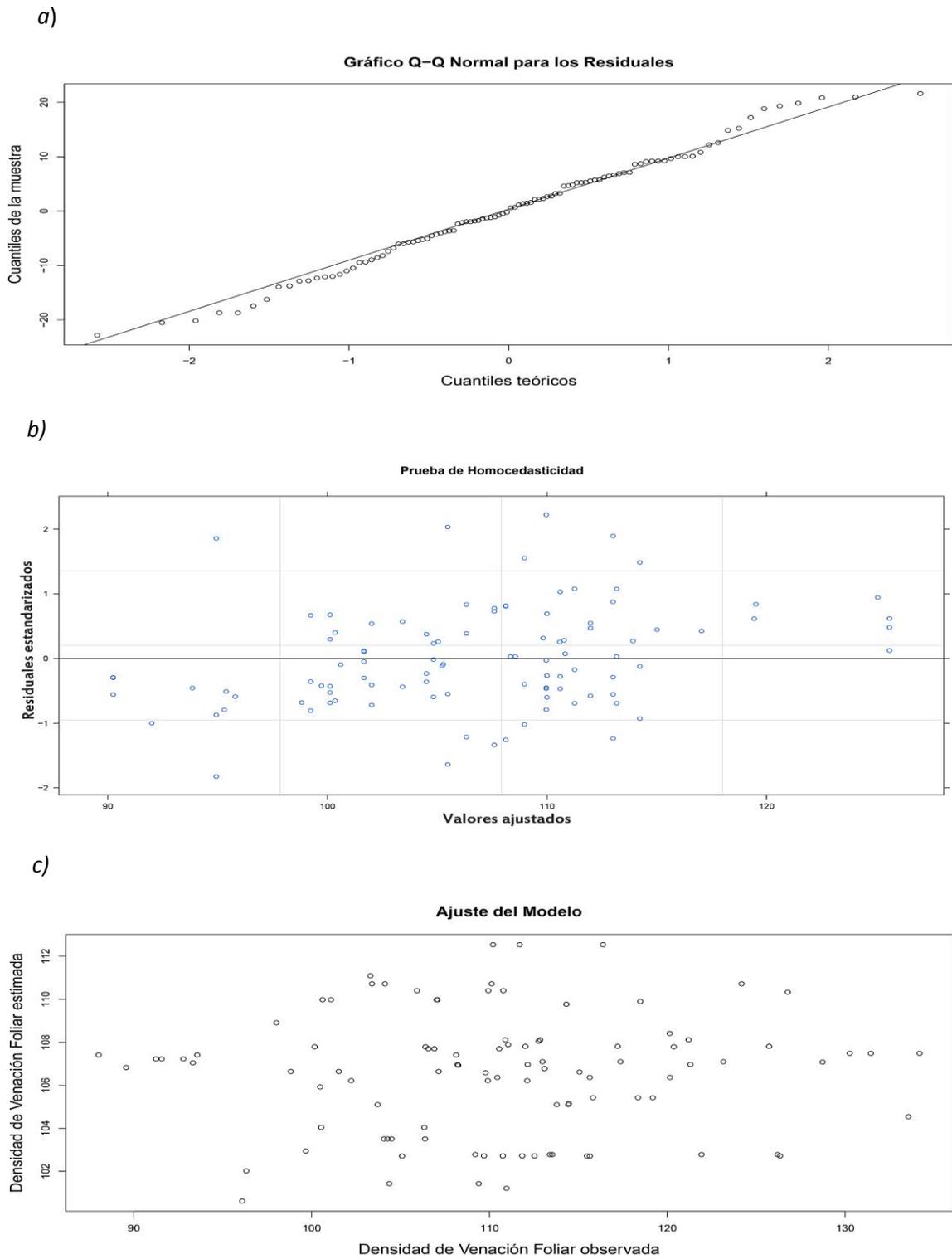


Figura 14. Gráficas del cumplimiento de supuesto de a) normalidad de los errores y b) homocedasticidad. c) relación entre los valores observados contra los valores ajustados producidos por el modelo 2.

6.2. *dvf* de *Q. calophylla*

La *dvf* de *Q. calophylla* concuerda con los datos previamente obtenidos a nivel de grupos supraespecíficos. Boyce et al., (2009) encontraron que en las hojas de angiospermas, la *dvf* es mayor y abarca un intervalo más amplio de valores que en cualquier otro grupo de plantas vasculares actuales o extintas que cuenten con una hoja laminada. Este intervalo abarca desde 5 mm/ mm² hasta 25 mm/ mm², con una media de 8 mm/ mm². Respecto a este intervalo, la *dvf* de *Q. calophylla* es de 11.049 mm/ mm² (mediana) ó 10.039 mm/ mm² (media), valores cercanos a la media preestablecida para las angiospermas.

Por otro lado, la medición de la *dvf* en un cm² adaxial, central y admedial en hojas de *Q. calophylla* contemplando toda la venación, es estadísticamente mayor si en dicha medición se omiten las venas mayores. Esto crea dudas respecto a resultados de estudios donde se omiten órdenes de venación en la cuantificación de la *dvf* y ésta se asocia a variables climáticas (Xue-Lian et al., 2016), ya que se ha indicado que la *dvf* se debe cuantificar tomando en cuenta todos los órdenes de venación presentes en un área determinada (Pérez, 2016).

A pesar de que existe una disminución significativa en la cuantificación de la *dvf* omitiendo las venas mayores respecto a la cuantificación tomando en cuenta toda la venación, esto no generó que los índices climáticas explicaran la *dvf* (modelo 2). Esto puede ser atribuido a la naturaleza de las asociaciones entre variables, ya que la única manera de cambiar las relaciones entre variables de respuesta-explicativas es transformando alguna (-as) de ellas, mas no por cambiar el centro de masa de los datos ni su dispersión (Salgado-Ugarte, 2013).

6.3. Variables Climáticas

Las variables climáticas revelaron que *Q. calophylla* tolera altos gradientes ambientales. Un ejemplo se aprecia en la temperatura media anual y la precipitación anual: el intervalo de la primera fue de 13.4 °C, mientras que la segunda fue de 1,800.75 mm. Más aún, si se observa el intervalo de temperatura respecto a los valores mínimos y máximos de los meses más frío y más caliente respectivamente, se aprecia que dicho intervalo es de 34.2 °C. Esto quiere decir que *Q. calophylla* puede tolerar gradientes térmicos altos. Pasa lo mismo con la precipitación, observando que 466 mm es la diferencia entre la precipitación del mes más húmedo menos la precipitación del mes más seco. De esta manera, la capacidad de la especie para aclimatarse es alta, un fenómeno característico de la familia, debido probablemente a su alta capacidad para hibridar (Jones, 1986; González-Rodríguez y Oyama, 2005). Sumado a lo anterior, el

intervalo de altitud en el que se encontraron los ejemplares (657-3228 msnm) fue más del doble del propuesto por la literatura (Valencia-A, 1995).

La capacidad de *Q. calophylla* para tolerar grandes variaciones climáticas se puede adjudicar a dos posibilidades: producción de ecotipos o alta plasticidad fenotípica en la especie. La primera posibilidad supone una diferenciación en las poblaciones de la especie adaptadas a las condiciones imperantes en sus hábitats, y la amplia distribución de la especie es la suma de las pequeñas distribuciones de sus poblaciones. Por otro lado, alta plasticidad fenotípica supone alta capacidad de la especie para tolerar altos gradientes ambientales, sin tener un trasfondo de selección natural. En el primer caso se aprecia la actuación de la selección natural, mientras que en el segundo la plasticidad fenotípica tiende a disminuir su efecto (Gianoli, 2004).

La distribución geográfica de los ejemplares analizados en este estudio, a través de 13 estados del país, siete tipos de vegetación y cuatro biomas, permitió evaluar la variabilidad climática necesaria para buscar algún tipo de relación causal sobre la *dvf* de *Q. calophylla*. Con base en las variables climáticas, sobresale la amplia distribución ambiental y aún más el que *Q. calophylla* se encontrase en bosque tropical estacionalmente seco. Este tipo de bioma se caracteriza por un clima cálido y por una prolongada época de sequía (Villaseñor y Ortiz, 2014). Dichas características climáticas producen en las plantas una situación antagónica: abrir sus aparatos estomáticos para que el CO₂ se difunda hacia el interior y así procedan a realizar la fotosíntesis o mantenerlos cerrados para evitar la pérdida de agua por evapotranspiración (Starr y Taggart, 2008). Una forma de afrontar esto es la variante fotosintética empleada por las plantas C4 y CAM (Starr y Taggart, 2008; Jaramillo, 2012). Sin embargo una forma complementaria para hacer frente a este obstáculo y evitar que la tasa fotosintética caiga por evitar la pérdida de agua es aumentar el sistema vascular en las hojas, esto con el fin de hacer más pequeña la brecha entre el término de la vena y el aparato estomático para hacer más eficiente el intercambio gaseoso. De esta manera, la pérdida de agua por evaporación se aminora mientras la difusión del CO₂ se acrecienta (Brodribb et al., 2007; Brodribb y Sack, 2010; de Boer et al., 2012), una solución fisiológica-anatómica que probablemente se presenta en *Q. calophylla* y que se ha observado en *Q. magnoliaefolia* Née, una planta C3, que tiene valores de ganancia diarios de CO₂ y tasas máximas de asimilación neta de CO₂ cercanas a los valores para plantas herbáceas anuales y perennes C3, C4 y CAM que presentan las tasas más altas de fotosíntesis, y sus valores registrados superan la tasa de fotosíntesis registrada para especies herbáceas anuales, árboles de selvas tropicales lluviosas y regiones templadas (Pimienta-Barrios

et al., 2011). Además, *Q. magnifolia* presentó la mayor tasa de asimilación de CO₂ en el mes de junio, cuando se presenta la temperatura e irradiación más altas, situación idónea para la fotorrespiración (Pimienta-Barrios et al., 2011). No se encontraron estudios sobre el tipo de fotosíntesis que lleva a cabo *Q. calophylla*, pero se puede asumir que ésta es una planta C3 como lo es *Q. magnifolia*. De esta manera se presentaría una limitante muy importante para la distribución ambiental de *Q. calophylla*, ya que las plantas C3 no tienen gran potencial en ambientes con elevados niveles de temperatura/radiación y con bajos niveles de agua/ CO₂ (Starr y Taggart, 2008). A pesar de esto, *Q. calophylla* se registró en siete tipos de vegetación y en particular en selva baja espinosa. Sin una variante fotosintética anatómica-fisiológica como en las plantas C4 o CAM, la alta variación en el tejido vascular foliar de *Q. calophylla* (el cual se observó que varía de 8.8-13.4 mm/mm², un rango similar al observado a lo largo de grandes grupos de eudicotiledóneas; Boyce et al., 2009), le conferiría un dispositivo anatómico-fisiológico equiparable a las células del haz vascular en las plantas C4, haciendo más eficiente la fotosíntesis en situaciones de estrés hídrico, ya que se ha observado experimentalmente que el déficit hídrico puede alterar el sistema vascular, provocando una disminución en el diámetro de los vasos xilemáticos (Pire et al., 2007), pero al mismo tiempo confiriéndole una relativa protección contra el embolismo (Arriaga-Frías et al., 2016).

6.4. Modelos

Ningún patrón reconocible de la relación entre la dvf/dvf' con alguna (-as) de las variables climáticas originales (figura 11) y/o con los índices climáticos (ANEXO II) se pudo apreciar en los diagramas de escalera. Esta observación gráfica se corroboró en el ANOVA, donde el modelo 1 y 2 no lograron explicar la varianza de la dvf/dvf' respectivamente, por tanto no existen razones para rechazar la hipótesis nula y con una confianza del 95% se concluye que la cantidad de varianza de la dvf/dvf' que explicó el modelo 1 y 2 no fue más de una vez la cantidad de varianza de sus respectivos residuales. Además, los coeficientes de ambos modelos fueron no-significativos, por tanto no se rechazaron las hipótesis nulas y con una confianza de 95% se concluye que dichos coeficientes no son distintos de cero.

6.5. Interpretación Biológica

Contestando la pregunta principal de esta investigación: ¿la dvf de *Q. calophylla* está explicada por el clima?, la respuesta es no. Una de las razones por las cuales el clima no logró explicar la variación en la dvf en *Q. calophylla* puede deberse a la naturaleza compleja de la dvf , como se expone a continuación.

Se debe tener presente que la venación, y por tanto la *dvf*, son fenómenos que están íntimamente relacionados con múltiples factores, entre los que destaca el componente filogenético, fisiológico, arquitectónico y ecológico. Estos factores, en cierta medida y dependiendo del taxón sobre el cual se analice la relación clima-*dvf*, podrían influir en la detección de una influencia significativa del clima.

La variación de la *dvf* se ha visto influida por el componente filogenético en distintos taxones de plantas vasculares y en las angiospermas se ha observado un aumento en la cantidad y variación de la *dvf* desde los grupos basales a los tardíamente derivados (Boyce et al., 2009; Crifò, 2013). Sin embargo, como patrón, la venación es una herramienta taxonómica muy apreciada por los botánicos y paleobotánicos (Ellis et al., 2009). Éste segundo punto puede generar algún tipo de “ruido” en el estudio *dvf*-clima, pues mientras su papel ecológico se ha estudiado (Ely et al., 2005a; Sack y Scoffoni, 2013; Xue-Lian et al., 2016), mediciones de la venación afines a la *dvf*, como la densidad de areolas y el conteo de las vénulas libres terminales en las hojas han recibido primordialmente un enfoque taxonómico (Gomes-Bezerra et al., 2011). Como consecuencia la venación probablemente es una característica ambivalente en las hojas de angiospermas.

Se ha observado que las características foliares de las plantas relacionadas con la disponibilidad de agua muestran gran plasticidad fenotípica (Gianoli, 2004; Premoli y Mathiasen, 2011) y ya que el sistema vascular foliar tienen un papel fundamental en la conductancia hidráulica en las hojas (Brodrigg et al., 2007; Noblin et al., 2008; Boyce et al., 2009; McKown et al., 2010; Sack y Scoffoni, 2013) y éste se puede alterar por estrés hídrico (Pire et al., 2007), se esperaría que el clima gobernase la *dvf* de *Q. calophylla*. No obstante, la construcción del sistema vascular impone a las hojas una restricción energética/espacial, pues el espacio “destinado” al tejido fotosintético, se debe “sacrificar” en pos de una eficiente irrigación al mismo por medio de la venación. Como consecuencia el tejido vascular no se puede modificar con tanta “libertad” en las hojas (Noblin et al., 2007; Givnish y Kriebel, 2017), sugiriendo que la *dvf* en *Q. calophylla* es una característica restringido genéticamente. La investigación de esta sugerencia incluiría la cuantificación y comparación de la *dvf* en taxones cuyas filogenias estén resueltas.

A pesar de que una de las principales funciones de las venas es el transporte de sustancias a través de toda la planta, no se debe olvidar la función de soporte que realizan, sirviendo de andamiaje sobre el cual el mesófilo se expande y le confieren una estructura tridimensional (Sack y Scoffoni, 2013; Givnish y Kriebel, 2017), además se ha propuesto que la variación de la venación en una hoja podría ayudarle contra la herbivoría (Sack y Scoffoni, 2013).

Pese a las anteriores dificultades, se han encontrado resultados positivos entre la asociación en el estudio de la *dvf*-clima/ambiente. La influencia ecológica sobre la *dvf* ha sido ampliamente explorada. Ely et al. (2005a), en su estudio morfo-anatómico foliar relacionado con el hábitat de tres especies de *Miconia* (Melastomataceae), mostró que una venación reticulada con un buen desarrollo de areolas está presente en las hojas de *M. latifolia* (D.Don) Naudin, y *M. tinifolia* Naudin, las cuales prefieren los hábitats xerofíticos, mientras que una venación laxa con ausencia de areolación en *M. chionophila* Naudin, está relacionada con un hábitat mesofítico. Además Ely et al., (2005b) observaron la misma venación laxa y falta de areolación en *Monochaetum meridense* Naudin, la cual estuvo relacionada a un hábitat mesofítico o heliófito. De estos estudios se desprende que una venación reticulada con buen desarrollo de areolas corresponde a un alta *dvf*, mientras que una venación laxa con ausencia de areolación indica una baja *dvf*; relacionadas con hábitats deficientes o con una buena irrigación de agua, respectivamente. Por su parte, Torres et al., (2009), en su estudio que relacionó cuatro tipos de fisonomía con la arquitectura foliar de *Miconia sellowiana* Naudin, reveló que junto con otras características foliares, la *dvf* es un atributo plástico, ya que los individuos que se encontraron en Bosque Montano tuvieron *dvf* distinta a aquéllos que se encontraron en Bosque Montano alto/estepa.

Otro estudio realizado en *Quercus crassifolia* Bonpl., ha revelado que características como la longitud del peciolo, cantidad de venas secundarias mayores y el diámetro de la vena primaria en hojas analizadas, presentan gran variación, tanto entre individuos, localidades estudiadas y por estratos del bosque. (Álvarez, 2006). Por su parte Crifò (2013) al analizar la influencia microambiental (estratos de un bosque) sobre la *dvf* en diferentes especies en tres diferentes bosques (tropical húmedo, tropical estacionalmente seco y templado deciduo), encontró que la *dvf* fue más alta en la canopia que en el sotobosque. Los resultados se explicaron en parte, porque las concentraciones de CO₂ pueden variar grandemente dentro de la estructura de los bosques tropicales (Royer et al., 2001).

Por último, se han encontrado valores significativos muy altos del coeficiente de determinación R² entre la *dvf* de *Machilus pingii* W.C. Cheng ex Y.C. Yang (Lauraceae; 0.99) y *Zelkova schneideriana* Hand.-Mazz. (Ulmaceae; 0.95) y la precipitación media anual (Xue-Lian et al., 2016). Pero esta asociación tuvo la dirección opuesta en el meta-análisis realizado por Sack y Scoffoni (2013) en el cual el coeficiente de determinación R², significativo de 0.86, indicó que la *dvf* de las especies creciendo en diferentes biomas se relaciona con la aridez del ambiente. Independientemente del tipo de asociación clima-*dvf* en estos dos últimos trabajos, ambos entran en total contradicción con el presente, ¿por qué?,

Bailey y Sinnott (1916) hicieron la observación de que no todas las especies de una determinada vegetación expresan de igual manera las características fisonómicas dictadas por el ambiente, ya sea porque su tiempo de exposición a los factores ambientales ha sido corto o porque poseen la habilidad ecológica o fisiológica para evitar dicha expresión fenotípica, así como por restricciones genéticas o hasta históricas (Körner et al., 1989). Por tanto en el estudio de la *dvf*-clima hay cabida para resultados contradictorios, sin embargo antes de adjudicar la existencia de contradicciones a lo propuesto por Bailey y Sinnott (1916), vale la pena analizar ambas investigaciones. Los resultados del trabajo de Sack y Scoffoni (2013) parecen una mejor propuesta que los resultados obtenidos en esta investigación, debido a que los primeros incluyeron la *dvf* de 796 especies abarcando siete tipos de biomas, contra la única especie y cuatro tipos de biomas de este trabajo, sin embargo es necesario un análisis de sus resultados. El primer punto sobre su trabajo relacionado a la *dvf*-clima es la no-explicada estadística descriptiva de la *dvf* de sus especies. Utilizaron 796 especies, pero por especie poseen una medición de la *dvf*, de esta manera la estadística descriptiva por especie es nula, no se tienen datos de centro de masa, dispersión y distribución de sus datos, además de la ignorancia de casos extraordinarios y es bastante conocido el poder de los puntos influyentes en el cálculo de la medias y varianzas, las cuales repercuten directamente sobre correlaciones (Faraway, 2005; McKillup, 2012; Salgado-Ugarte, 2013). Además, sus conclusiones de la asociación entre la *dvf* y la temperatura y precipitación media anual se asientan en correlaciones significativas basadas en el coeficiente de correlación de Pearson, sin embargo la precipitación media anual es muy difícil que se distribuya de manera gaussiana (Ayllón, 2009), condición requerida para realizar dicho método de correlación (McKillup, 2012; Correa-Metrio, comunicación personal). Y un desbalance en el número de observaciones por tipo de bioma ($n=2$ contra $n=129$) presente en su trabajo, puede afectar el poder y confianza de las pruebas estadísticas (McKillup, 2012; Correa-Metrio, Flores-Díaz, comunicación personal). Por último en su trabajo Sack y Scoffoni (2013) expresan que los datos de temperatura y precipitación media anual en sus correlaciones no son las correspondientes a sus muestras sino que utilizaron mediciones climáticas de poblaciones de campo similares a las suyas. Por otro lado Xue-Lian et al. (2016) midieron la *dvf* en sus muestras ($n=6$) tomando en cuenta únicamente la venación primaria, secundaria y terciaria, dejando fuera los más altos órdenes de venación, y con los resultados de esta investigación ya se sabe que la *dvf* cambia si se omiten órdenes de venación. Por tanto, ¿cómo se sabe si la *dvf* calculada para sus dos especies es realmente la que les corresponde? y ¿qué tan acertadas son sus correlaciones entre la precipitación media anual y la *dvf* erróneamente calculada? De esta manera ambos trabajos poseen la sobrestimación de que la *dvf* de una especie está representada por

una (Sack y Scoffoni, 2013) o por seis observaciones (Xue-Lian, et al., 2016) y dicha sobrestimación está significativamente correlacionada con datos climáticos que, en el primer caso no es seguro que les correspondan.

Los puntos metodológicos de los dos anteriores trabajos sumados a los resultados de este trabajo, dejan abierta la posibilidad de que la *dvf* esté explicada por otras variables ambientales y/o no ambientales, tal como una dependencia filogenética (Boyce et al., 2009), sin embargo para explorar estas propuestas se requiere de futuros trabajos que realicen cuantificaciones de la *dvf* en filogenias previamente asentadas, con un tamaño de muestra por especie aceptable, una estadística descriptiva y además se conozcan las variables climáticas para dichas observaciones.

La impotencia del clima para explicar la *dvf* en *Q. calophylla* pudo ser ocasionada por la gran dimensión del área de estudio (13 estados del país). La amplia distribución de *Q. calophylla*; que al principio parecía un punto a su favor, puede enmascarar una asociación causal significativa del clima sobre la *dvf*. Si el análisis se realizase en un área de estudio más pequeña, (estatal, por ejemplo) se esperaría que la asociación fuese significativa, ya que la variación de la *dvf* puede ser gobernada por variaciones altas del ambiente en espacios relativamente cortos (Crifò, 2013). Así se estaría disminuyendo ruido ambiental que permitiría apreciar una mejor asociación causal del clima y la *dvf*.

La incapacidad climática por explicar la *dvf* pudo ser ocasionada por el modelo biológico seleccionado. Con base en los resultados se concluyó que los dos modelos climáticos propuestos no lograron explicar la variación de la *dvf/dvf'* en *Q. calophylla*, pero no se puede concluir que esto ocurra en otros taxones de angiospermas. Las variables climáticas aquí contempladas podrían explicar la *dvf* en otros taxones individualmente o en su conjunto. Algunos estudios fisonómicos que involucran la *dvf* relacionada con el ambiente (Sack y Scoffoni, 2013; Crifò, 2013), o que incluyen otras características foliares dependientes del clima (Körner et al., 1989; Wolfe, 1993; CLAMP, http://clamp.ibcas.ac.cn/CLAMP_Home.html) emplean más de una especie o morfotipos en el análisis. Sin embargo se debe cuidar la parte de estadística descriptiva, ya que los meta-análisis que cuantifican la *dvf* a través de muchas especies (Brodribb y Sack, 2010; Sack y Scoffoni, 2013), presentan una observación por especie, enfocándose en su comportamiento entre diferentes formas de vida, tipos de biomas y tolerancia a la luz solar, dejando fuera el comportamiento de dicha variable dentro de la misma especie, comportamiento que seguramente cambiaría los resultados obtenidos (Sack y Scoffoni, 2013).

A pesar de que en este estudio se contemplaron las principales variables climáticas (temperatura, precipitación, radiación solar y velocidad del viento; Ayllón, 2009) más 17 variables bioclimáticas y una geográfica (altitud), otras variables climáticas y ambientales como la presión atmosférica, concentración de CO₂ y la humedad relativa no se incluyeron debido a su no-extracción por medio de sistemas de información geográfica y pueden ser de gran importancia en el poder explicativo del clima sobre la *dvf*. Es importante señalar esto, debido a que variaciones en la concentración de CO₂ y la humedad relativa parecen ser que fueron dos de las principales causas por las cuales las angiospermas lograron un aumento en su *dvf* desde el Cretácico hasta la actualidad (Feild et al., 2011; de Boer et al., 2012). La *dvf* más un aumento en su densidad estomática y una disminución en el tamaño del poro estomático, son características morfo-anatómicas foliares que proporcionaron a las angiospermas una ventaja evolutiva para hacer frente a los cambios ambientales que se suscitaron durante todo el periodo Cretácico (de Boer et al., 2012). Además se ha propuesto que el efecto de la temperatura sobre las hojas de las angiospermas, es una interacción entre la temperatura, la humedad del suelo y la concentración de CO₂, lo que ha promovido la diversidad del bosque húmedo neotropical en épocas cálidas durante el Cenozoico (Jaramillo, 2012).

Un último punto que se debe contemplar en la asociación del clima-*dvf* y su significancia es el factor “hombre”, el cual a través de su no-sana convivencia con su entorno, ha provocado fenómenos como los paisajes antropizados (terrenos bajo diferentes tipos de uso de suelo; Dirzo, et al., 2009) y el cambio climático (Ayllón, 2009; Jaramillo, 2012; IPCC, 2014), fenómenos que afectan a las plantas, tanto en el aspecto de su distribución (Estrada-Contreras et al., 2015), como en sus procesos ecológicos (Dirzo et al., 2009). De esta manera puede ser afectada la relación del clima con la *dvf*.

7. CONCLUSIONES

La arquitectura foliar de *Q. calophylla* se suma a los caracteres taxonómicos que circunscriben a la especie (Standley y Steyermark, 1952; McVaugh, 1974; Valencia-A, 1995) para mejorar su entendimiento y relaciones filogenéticas, como se ha realizado dentro de la familia Fagaceae (Jones, 1986). Además la arquitectura foliar de *Q. calophylla* se puede emplear en trabajos donde únicamente se cuenta con material vegetativo (Valencia-A et al., 2017).

La *dvf* de *Q. calophylla* concordó con los valores previstos para las eudicotiledóneas, los cuales son los valores más elevados alcanzados por cualquier grupo de plantas actuales o extintas que cuentan con una hoja laminada (Boyce et al., 2009; Feild et al., 2011).

La omisión de órdenes de venación en la cuantificación de la *dvf* crea variaciones en sus mediciones, afectando de diferente manera la asociación de la *dvf* y el clima, creando asociaciones contradictorias (Sack y Scoffoni, 2013; Xue-Lian et al., 2016). Por tanto la asociación de la *dvf* con el clima aún es incierta, dejando libre el paso para una influencia ambiental con distintas variables ambientales y/o una influencia filogenética.

La gran variación de la *dvf* de *Q. calophylla* puede cumplir un papel fisiológico equiparable a las variantes fotosintéticas C4 y CAM, brindándole a la especie la capacidad fisiológica para tener una amplia distribución geográfica y ambiental.

Las variables bioclimáticas de WorldClim se producen porque tienen un sentido biológico para el modelado de distribución de especies, debido a que reflejan tendencias anuales, temporales y de restricción distribucional (<http://worldclim.org/>). Sin embargo la introducción de todas ellas en modelos de RLM crea el serio problema de la multicolinealidad, la cual se debe erradicar para obtener modelo de RLM confiables.

La *dvf* en *Q. calophylla* no fue explicada por los índices climáticas incluidos en esta investigación, sin embargo el clima podría explicar la *dvf* si: i) se reduce el área de estudio con el fin de eliminar ruido ambiental, ii) se investiga la asociación del clima sobre la *dvf* contemplando más de una especie (representación de la comunidad vegetal) y iii) se incluyen otras variables climático-ambientales de difícil cuantificación o extracción por medio de sistemas de información geográfica.

Por último y no menos importante, en esta investigación se aprovechó el trabajo de colecta realizado en el pasado traducido en los ejemplares de herbario analizados, los cuales son una gran fuente de información, principalmente para estudios taxonómico-filogenéticos, biogeográficos, paleobotánicos, etnobotánicos y ecológicos (Parra-O y Díaz-Piedrahita, 2016), demostrando que la investigación botánica derivada de herbarios tiene un gran valor científico.

8. LITERATURA CITADA

- Aguilar F. 2000. *Estudio Paleoecológico de la Flora Pliocénica de Santa María Amajac, Hidalgo: Inferencia del Paleoclima y de la Paleocomunidad*. Tesis profesional de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 62 pp.
- Álvarez A. 2006. *Análisis de la Estructura Morfológica Foliar de Quercus crassifolia asociada a diferentes Microambientes dentro del Parque Nacional El Chico, Hidalgo*. Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería. Área Académica de Biología. Pachuca de Soto. México. 76 pp.
- Arizaga S., Martínez-Cruz J., Salcedo-Cabrales M. y Bello-González M. 2009. Manual de la Biodiversidad de Encinos Michoacanos. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). México, México. 147 pp.
- Arriaga-Frías A., de-la-Cruz-Guzmán H. y Mandujano-Piña M. 2016. *Conductividad Hidráulica en Tallos Florales de Rosa CV. Polo con Diferente Longitud*. Revista Fitotecnia Mexicana. 39(3):233-239 pp.
- Ayala G. 2015, *Inferencia del clima y elevación de la formación Olmos, Coahuila, México, del Cretácico tardío (Maestrichtiano) mediante la fisonomía de hojas fósiles y determinación de nuevo material*. Tesis profesional de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 152 pp.
- Ayllón, T. 2003. *Elementos de Meteorología y Climatología*. Trillas editorial. México, México. 213 pp.
- Bailey I. y Sinnott E. 1916. *The Climatic Distribution of Certain Types of Angiosperm Leaves*. American Journal of Botany. 3(1): 24-39 pp.
- Boyce C., Brodribb T. y Field T. 2009. *Angiosperm Leaf Vein Evolution was Physiologically and Environmentally Transformative*. Proc. R. Soc. B.276: 1771-1776 pp.
- Boyce C. y Lee J. 2010. *An Exceptional Role for Flowering Plant Physiology in the Expansion of Tropical Rainforest and Biodiversity*. Proceedings of The Royal Society. 277: 2437-3443 pp.
- Brodribb T., Field T. y Jordan G. 2007. *Leaf Maximum Photosynthetic Rate and Venation Are Linked by Hydraulics*. American Society of Plant Biologists. (144): 1890-1898 pp.

- Brodribb T., Field T. y Sack L. 2010. *Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective*. *Functional Plant Biology*. 37: 488-498 pp.
- Crifò C. 2013. *Variations in Angiosperm Leaf Vein Density have Implications for Interpreting Life form in the Fossil Record*. Tesis profesional de Maestría en Ciencias. Miami University. Oxford, Estados Unidos de Norteamérica. 52 pp.
- de Boer H., Eppinga M., Wassen M. y Dekker S. 2012. *A critical transition in Leaf Evolution facilitated the Cretaceous Angiosperm Revolution*. *Nature Communications*. 3(1221):1-11 pp.
- Dirzo R., Aguirre A. y López J. 2009. *Diversidad Florística de las Selvas Húmedas en Paisajes Antropizados*. *Investigación ambiental*. 1(1):17-22 pp.
- Dolph G. y Dicher D. 1979. *Foliar Physiognomy as an Aid in Determining Paleoclimate*. *Palaeontographica*. 170: 151-172 pp.
- Domínguez de la Torre A. 2013. *Reconstrucción paleoclimática con base en la diversidad foliar del mioceno de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala, México*. Tesis profesional de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 78 pp.
- Dudley S. 1996. *Differing Selection on Plant Physiological Traits in response to Environmental Water Availability: a Test of Adaptive Hypotheses*. *Evolution* 50(1): 92-102 pp.
- Ellis B., Daly D., Hickey L., Johnson K., Mitchell J., Wilf P. y Wing Scott. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. Jardín Botánico de Nueva York. Press. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 190 pp.
- Ely F., Torres F. y Gaviria J. 2005a. *Relación entre la Morfoanatomía Foliar de tres especies de Miconia (Melastomataceae) con su Hábitat y Distribución altitudinal en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida*. Venezuela. *Acta Botánica Venezuéllica*. 28(2):275-300 pp.
- Ely F., Torres F. y Gaviria J. 2005b. *Morfología y Anatomía Foliar de Monochaetum meridense (Melastomataceae)*. *Acta Botánica Venezuéllica*. 28(2):1-11 pp.
- Esau K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. 2da edición. John Wiley and Sons. California, Estados Unidos de Norteamérica. 550 pp.

- ESRI. 2010. ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, California: Environmental Systems Research Institute.
- Estrada-Contreras I., Equihua M., Castillo-Campos G. y Rojas-Soto O. 2015. *Climate Change and Effects on Vegetation in Veracruz, Mexico: an approach using Ecological Niche Modelling*. Acta Botánica Mexicana 112: 73-93 pp.
- Faraway, J. 2005. *Linear Models with R*. Editorial Chapman & Hall/CRC. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 229 pp.
- Feild T., Brodribb T., Iglesias A., Chatelet D., Baresch A., Upchurch G., Gomez B., Mohr B., Coiffard C., Kvacek J. y Jaramillo C. 2011. *Fossil evidence for Cretaceous Escalation in Angiosperm Leaf Vein Evolution*. PNAS. 108(20):8363-8366 pp.
- Franks P., Royer D., Beerling D., Water P., Cantill D., Barbour M y Berry J. 2014. *New Constraints on Atmospheric CO₂ Concentration for the Phanerozoic*. Geophysical Research Letters. 41: 4685-4694 pp.
- Gianoli E. 2004. *Plasticidad Fenotípica Adaptativa en Plantas*. En Fisiología Ecológica en Plantas. Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas. EUV, Valparaíso. Chile. 13-25 pp.
- Givnish T. y Kriebel R. 2017. *Causes of Ecological Gradients in Leaf Margin Entirety: Evaluating the roles of Biomechanics, Hydraulics, Vein Geometry, and Bud Packing*. American Journal of Botany. 104(3): 354-366 pp.
- Gomes-Bezerra K., Soares-Silva L. y Gomes S. 2011. *Arquitectura foliar de las Lauraceae del Distrito Federal, Brasil, y nuevos patrones de venación propuestos*. Gayana Bot. 68(1): 1-15 pp.
- González-Rodríguez A. y Oyama K. 2005. *Leaf Morphometric Variation in Quercus affinis and Q. laurina (Fagaceae), two Hybridizing Mexican Oaks*. Botanical Journal of the Linnean Society. 147: 427-435 pp.
- Guerrero G. 2014. *Descripción e Identificación a través de la Arquitectura Foliar de una hoja compuesta y foliolos dispersos del Eoceno de "La Popa", Nuevo León, México*. Tesis Profesional de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. México. 65 pp.
- Gutiérrez-García G. y Ricker M. 2011. *Climate and Climate Change in the Region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A Statistical Analysis*. Atmósfera. 24(4): 347-373 pp.

- Hernández-Villalba D. 2012. *Inferencia del Paleoclima de la Formación Miocénica en Ixtapa, Chiapas, utilizando la Fisonomía Foliar de los Fósiles*. Tesis profesional de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 84 pp.
- Hickey L. 1973. *Classification of the Architecture of Dicotyledonous Leaves*. American Journal of Botany. (60)1: 17-33 pp.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and A. Jarvis, 2005. *Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas*. International Journal of Climatology 25: 1965-1978 pp.
- IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]*. IPCC, Geneva, Switzerland. 151 pp.
- Jaramillo C. 2012. *Historia Geológica del Bosque Húmedo Neotropical*. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales. 36(138): 57-77 pp.
- Jones J. 1986. *Evolution of the Fagaceae: The Implications of Foliar Features*. Annals of the Missouri Botanical Garden. 73 (2): 228-275 pp.
- Körner C., Neumayer M., Menendez-Riedl S. y Smeets-Scheel A. 1989. *Functional Morphology of Mountain Plants*. Flora. 182: 353-383 pp.
- Marques, M. 2004. *Probabilidad y Estadística. Para Ciencias Químico-Biológicas*. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México, México. 626 pp.
- Martínez R. 1999. *El Análisis Multivariante en la Investigación Científica*. La Muralla, S.A. España, Madrid. 137 pp.
- McKillup S. 2012. *Statistics explained. An Introductory Guide for Life Scientists*. 2° edición. Cambridge University Press. Nueva York. Estados Unidos de Norteamérica. 403 pp.
- McKown A., Cochard H. y Sack L. 2010. *Decoding Leaf Hydraulics with a Spatially Explicit Model: Principles of Venation Architecture and Implications for Its Evolution*. The American Naturalist. 175(4): 447-460 pp.

- McVaugh R. 1974. *Flora Novo-Galiciana*. Herbario de la Universidad de Michigan, Estado Unidos de Norteamérica. Vol. 12 parte I. 93 pp.
- Nakagawa S. y Schielzeth H. 2013. *A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models*. *Methods Ecology and Evolution*. 4: 133-142 pp.
- Nixon KC 1993. *Infrageneric classification of Quercus (Fagaceae) and typification of sectional names*. *Annales des Sciences Forestières*. 50.Suppl. 1, 25s-34s pp.
- Noblin X., Mahadevan L., Coomaraswamy I., Weitz D., Holbrook N. y Zwieniecki M. 2008. *Optimal Vein Density in Artificial and Real Leaves*. *PNAS*. 105(27): 9140-9144 pp.
- Pagano M y Storchi P. 2015. *Leaf Vein Density: A Possible Role as Cooling System*. *Journal of Life Sciences* 9: 299-303 pp.
- Parra-O C. y Díaz-Piedrahita S. 2016. *Herbarios y Jardines Botánicos. Testimonios de nuestra Biodiversidad*. 1° edición. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá. Colombia. 116 pp.
- Pérez A. 2016. *Densidad de Venas en Hojas Fósiles de las localidades Miocénicas de San Esteban Tizatlán, Tlaxcala e Ixtapa, Chiapas, Método para su uso como posible Herramienta en la Interpretación Paleoclimática*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, México. 63 pp.
- Pimienta-Barrios E., Zañudo-Hernández J. y Gallegos-Rodríguez A. 2011. *Variación Estacional en la Asimilación neta diaria de CO₂ en Quercus magnolifolia Née*. *Agrociencia*. 45(6): 711-718 pp.
- Pire R., Sanabria M. Pereira A. y Díez J. 2007. *Conductividad Hidráulica y grosor de los Vasos del Xilema en cinco materiales de Vid sometidos a Déficit Hídrico*. *Interciencia*. 32(1):35-40 pp.
- Plata A. 2007. *Morfología de Hojarasca de un Bosque Andino Tropical y su aplicación en los Modelos de Estimación Paleoclimática*. Universidad Industrial de Santander. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Bucaramanga. Colombia. 112 pp.
- Premoli A. y Mathiasen P. 2011. *Respuestas Ecofisiológicas Adaptativas y Plásticas en ambientes secos de Montaña: Nothofagus pumilio, el árbol que acaparó los Andes Australes*. *Ecología Austral*. 21:251-269 pp.

- Price C., Symonova O., Mileyko Y., Hilley T y Weitz J. 2011. *Leaf Extraction and Analysis Framework Graphical User Interface: Segmenting and Analyzing the Structure of Leaf Veins and Areoles*. Plant Physiology. 155: 236-245 pp.
- Ripley B., D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. 4° edición. Editorial Springer. Nueva York, Estados Unidos de Norteamérica. 495 pp.
- Royer D., Berner R. y Beerling D. 2001. *Phanerozoic atmospheric CO₂ change: Evaluating Geochemical and Paleobiological Approaches*. Earth-Science Reviews. 54: 349-3992 pp.
- Royer D., Peppe D., Wheeler E. y Niinemets Ü. 2012. *Roles of Climate and Functional Traits in Controlling Toothed vs. Untoothed Leaf Margins*. American Journal of Botany. 99(5): 915-922 pp.
- Royer D. y Wilf P. 2006. *Why do Toothed Leaves Correlate with Cold Climates? Gas Exchange at Leaf Margins Provides New Insights Into a Classic Paleotemperature Proxy*. International Journal of Plant Sciences. 167(1): 11-18 pp.
- Rzedowski J., 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, México. 504 pp.
- Sack L. y Scoffoni C. 2013. *Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future*. New Phytologist. 198: 983-1000 pp.
- Salgado-Ugarte, I. 2002. *Suavización no Paramétrica para Análisis de Datos*. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México, México. 138 pp.
- Salgado-Ugarte, I. 2013. *Métodos Estadísticos Exploratorios y Confirmatorios para Análisis de Datos. Un Enfoque Biométrico*. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México, México. 299 pp.
- Spurr S. y Barnes B. 1980. *Ecología Forestal*. 3ra edición. A.G.T. Editor S.A. México, México. 690 pp.
- Stahle D y Cleveland M. 1994. *Tree-ring reconstructed rainfall over the Southern U.S.A. during the Medieval Warm Period and Little Ice Age*. Climatic Change. 26: 199-212 pp.
- Standley P. y Steyermark J. 1952. *Flora of Guatemala*. Fieldiana Botany. Museo de Historia Natural. Chicago, Estados Unidos de Norteamérica. Vol. 24 parte III. 432 pp.

- Starr C. y Taggart R. 2008. *Biología. La Unidad y la Diversidad de la Vida*. 11° edición. Thomson. México. México. 916 pp.
- Torres M., Bui C. y Godenberg R. 2009. *Arquitectura foliar comparativa de Miconia sellowiana (DC.) Naudin (Melastomataceae) en diferentes fitofisionomías no Estado do Paraná, Brasil*. Acta Botánica Brasileña. 23(3): 657-665 pp.
- Valencia-A, S. 1995. *Contribución al Conocimiento del Género Quercus (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México*. Coordinación de Servicios Editoriales. México, México. 154 pp.
- Valencia-A y Delgado A. 2003. *Los Tricomas Foliare en la caracterización de un grupo de especies del Género Quercus, sección Lobatae (Fagaceae)*. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica. 74(1):5-15 pp.
- Valencia-A, S. 2004. *Diversidad del Género Quercus (Fagaceae) en México*. Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana. 75: 33-53 pp.
- Valencia-A., Coombes A. y Villaseñor J. (2018). *Quercus candicans (Fagaceae) is not a Quercus but a Roldana (Asteraceae)*. Phytotaxa. 1-8 pp.
- Villaseñor J.S. y Ortíz E. 2014. *Biodiversidad de las Plantas con Flores (División Magnoliophyta) en México*. Revista Mexicana de Biodiversidad. Supl. 85: 142-134 pp.
- Wolfe J. 1993. *A Method of Obtaining Climatic Parameters from Leaf Assemblages*. U.S. Geology Survey bulletin. 2040: 71 pp.
- Xue-Lian, W., Zi-Xi W., Rui-Yun L., Peng D., Li M. y Bai-Nian S. (2016). *Vein density of angiosperms as a paleoclimate proxy: a case study using fossil leaves of Zelkova and Machilus*. Palaeoworld. 25: 60-66 pp.

ANEXO I. Conceptos de arquitectura foliar.

1. Forma de la lámina. Para determinar la forma de la lámina, se localiza la vena media y se determina la zona más ancha medida perpendicular a la ven media:
 - Elíptica. La parte más ancha de la hoja se sitúa en un quinto en la parte media.
 - Obovada. La parte más ancha de la hoja se sitúa en los dos quintos más distales.
 - Ovada. La parte más ancha de la hoja se sitúa en los dos quintos más proximales.
2. Tamaño laminar corresponde al área laminar. Existen clases establecidas de área foliar tomando en cuenta la relación largo:ancho 1:1, 1.5:1, 2:1 y 3:1 de la lámina:
 - Notófilo. Área foliar entre 2,025-4,500 mm².
 - Mesófilo. Área foliar entre 4,500-18,225 mm².
3. Simetría. Se determina por la relación del ancho a cada lado (x y y) de la vena media:
 - Simétrica: la relación $(x/y) > 0.9$.
 - Asimétrica: la relación $(x/y) < 0.9$.
4. Simetría basal. Igual que el caso anterior. Si la base resulta no simétrica, puede ser por:
 - Asimetría por ancho basal: la relación (x/y) basal < 0.9 .
 - Asimétrica por extensión basal: existe una extensión basal de un lado más larga que el otro.
5. Estructura de venación primaria pinnada: la hoja tiene una única vena primaria.
6. Estructura de venación secundaria mayor:
 - Craspedódroma: las venas secundarias mayores terminan en el margen o en una vena marginal.
 - Semicraspedódroma: las venas secundarias mayores se dividen cerca del margen, una de las ramas termina en el margen y la otra se une a una vena secundaria mayor subyacente.
 - Eucamptódroma: las venas secundarias mayores se conectan con secundarias mayores subyacentes vía venas terciarias sin formar arcos marginales del mismo grosor que una vena secundaria mayor.
 - Broquidódroma: las venas secundarias mayores se unen en una serie de arcos prominentes con otras venas secundarias del mismo grosor.
7. Venas intersecundarias: venas que tiene un curso similar a las venas secundarias mayores, pero su grosor está entre aquéllas y las venas terciarias.
8. Venas terciarias.
 - Epimediales: venas terciarias que conectan una vena primaria con una vena secundaria.
 - Intercostales: venas terciarias que intersectan venas secundarias pero no primarias.
 - Exteriores: venas terciarias que son exmediales a todas las venas secundarias.
9. Venas cuaternarias percurrentes alternas: venas cuaternarias que intersectan venas terciarias con un “quiebre” en su parte intermedia.
10. Venas de quinto orden: pueden formar un retículo regular o irregular, o pueden ser vénulas libres terminales.
11. Diente: proyección de la lámina foliar que está vascularizada. Dependiendo del tamaño de los dientes presentes en una hoja, se pueden presentar órdenes de los mismos. Así, una hoja tendrá un orden de dientes si todos los dientes son del mismo tamaño, dos órdenes si los dientes son de dos distintos tamaños, etc.

Para más información consultar Ellis et al. (2009).

ANEXO II. Diagrama de escalera (panel superior derecho) y matriz cuadrada de correlación (panel inferior izquierdo) entre las 12 variables bioclimáticas derivadas de la temperatura y entre las ocho variables bioclimáticas derivadas de la precipitación.

