



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

## **POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**ECOLOGÍA**

**HIDRÁULICA VEGETAL Y ALTURA DE LAS PLANTAS EN *VIBURNUM***

**A LO LARGO DE GRADIENTES CLIMÁTICOS**

## **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ALÍ CITLALLI SEGOVIA RIVAS**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**DR. MARK EARL OLSON ZUNICA, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR:**

**DR. HORACIO PAZ, INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SOSTENIBILIDAD, UNAM**

**DR. JORGE LÓPEZ PORTILLO, INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.**

**TUTOR INVITADO:**

**DR. MICHAEL J. DONOGHUE, Yale University.**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., SEPTIEMBRE, 2020**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**ECOLOGÍA**

**HIDRÁULICA VEGETAL Y ALTURA DE LAS PLANTAS EN *VIBURNUM***

**A LO LARGO DE GRADIENTES CLIMÁTICOS**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ALÍ CITLALLI SEGOVIA RIVAS**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**DR. MARK EARL OLSON ZUNICA, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR:**

**DR. HORACIO PAZ, INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SOSTENIBILIDAD, UNAM**

**DR. JORGE LÓPEZ PORTILLO, INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.**

**TUTOR INVITADO:**

**DR. MICHAEL J. DONOGHUE, Yale University.**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2020**

**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGIA**

**OFICIO CPCB/511/2020**

**ASUNTO: Oficio de Jurado**

**M. en C. 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 Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de febrero de 2020, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la alumna **SEGOVIA RIVAS ALÍ CITLALLI** con número de cuenta **309639299** con la tesis titulada **"HIDRÁULICA VEGETAL Y ALTURA DE LAS PLANTAS EN VIBURNUM A LO LARGO DE GRADIENTES CLIMÁTICOS"**, realizada bajo la dirección del **DR. MARK EARL OLSON**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS  
Vocal: DR. MARCELO RODRIGO PACE  
Secretario: DR. JORGE ALEJANDRO LÓPEZ PORTILLO GUZMÁN  
Suplente: DRA. DIANA SORIANO FERNÁNDEZ  
Suplente: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 28 de agosto de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para realizar los estudios de Maestría.

Al Apoyo PAEP de la Universidad Nacional Autónoma de México por las becas otorgadas para realizar una estancia de investigación en la Universidad de Padova, Italia y para asistir al congreso Plant Vascular Biology 2019 en Asilomar, California, USA.

A la Universidad de Yale por su apoyo y financiamiento con el proyecto “Replicated evolution of leaf form in a neo-tropical radiation of Viburnum (Adoxaceae)” por parte de la National Science Fundation (1557059).

A Mark Olson, mi tutor de la Maestría por su apoyo y guía durante este proyecto y todas las oportunidades que me ofreció.

A los doctores Jorge López Portillo y Horacio Paz por formar parte de mi Comité Tutorial, así como a mi Tutor Invitado, el Dr. Michael Donoghue por sus revisiones y valiosos comentarios que enriquecieron este trabajo.

## AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Los años que duró la maestría fueron muy retadores en muchos aspectos. Llenos de cambios y una montaña rusa de emociones. Académicamente se presentaron muchas oportunidades y abrieron muchas puertas y por ello, quiero agradecer profundamente a todas las personas involucradas.

Primero a Mark. Por ser un gran tutor. Porque siempre me apoyó. Y con su ayuda he llegado muy lejos y ahora me doy cuenta de que puedo soñar con mucho más.

A Michael Donoghue y Erika Edwards de la Universidad de Yale, por financiar el proyecto y ayudarme a discutirlo hasta el cansancio. También a Morgan Moeglein por su cooperación, esfuerzo y apoyo. El campo con ustedes fue sumamente enriquecedor y divertido.

A mis amigos y compañeros del lab, elementos vitales para la realización de este trabajo: Emilio, Beto, Víctor, Diana, Angie, Calixto, Cecilia, Eapsa, Garima y Silvia. Por las largas jornadas en el “calabozo” y las maniobras y negociaciones de horarios (alias los juegos del hambre) para sacar los proyectos a tiempo. Por las discusiones académicas, pero también las horas y horas de pláticas, música, videos y memes, en campo o en el calabozo. Gracias por ser quienes realmente pasaron conmigo por todo este proceso tanto académico como personal que se desarrolló durante la maestría.

Gracias a Calixto de León Gómez por ser nuestro técnico y ayudarme tanto. Gracias por enseñarme tanto de anatomía de maderas, así como por escucharme y apoyarme.

A Ivalú Cacho y a sus alumnas por la cooperación entre laboratorios tan eficiente. El proyecto no habría salido sin ustedes y todo su apoyo en campo, colectas y discusión de ideas.

A Julieta Rosell por su apoyo con análisis estadísticos y discusión de ideas. Así como conspiraciones gastronómicas.

A Tommaso Anfodillo por aceptarme en una estancia en la Universidad de Padova. También a Amos Maritan y Loren Kocilliari porque el tiempo que pasé allá fue sumamente enriquecedor para este trabajo y mi formación académica.

A mis sinodales: Jorge López Portillo, Consuelo Bonfil, Marcelo Pace, Diana Soriano y Teresa Valverde por sus comentarios, correcciones y retroalimentación. Pero especialmente a Consuelo por comprometerse tanto y ser su segunda vez como mi sinodal.

A las comunidades en donde instalamos las estaciones meteorológicas. Porque sin su permiso y apoyo, no podríamos tener los datos que ahora tenemos.

A la Asociación Mexicana de Orquideología y a Lalo, porque a pesar de que ya no trabajo con orquídeas, me siguieron apoyando en muchos aspectos.

A Rocío González Acosta, nuestra auxiliar del Posgrado, por hacer maravillas con los trámites y el papeleo. Porque es una persona muy cálida a la que uno sabe que puede acudir.

A Sandra Olivares. Porque cuando te llegué con la emergencia de tener que aprender a hablar italiano, con límite de tiempo para poder comunicarme en una zona famosa por ser intransigente con el idioma, te comprometiste totalmente a ello y lo logramos.

Y muy importante, a las personas que eligieron acompañarme durante estos años:

A mi papá. Por su apoyo incondicional y su calidez que me calma y motiva. Porque sé que si necesito ánimos o palabras de apoyo puedo recurrir a él. Porque nunca ha dudado de lo que puedo lograr.

A mi mamá. Porque sé que a su manera me apoya. Y por ello le estoy profundamente agradecida.

A mis padrinos. Porque la calidez de su hogar ha estado presente siempre. Porque sé que si necesito un abrazo puedo acudir a los brazos de mi madri y su puerta siempre estará abierta. También a mi hermanote y a sus niños tan hermosos: Luna, Héctor, ustedes están muy pequeños para leer esto, pero quiero que sepan que iluminan mi vida. A veces una tarde jugando con ustedes es todo lo que necesito para recordar que la vida tiene sentido.

A todas las personas que conocí estando en Italia: Emina, Marta, Asma, Nader, Izza, Anita y Malvina pero especialmente a Thomas (a quien algún día le tendré que traducir esto). Gracias por cambiarlo todo. Gracias a ti y a tu familia, tan cálida, unida, hermosa y amorosa. Me han inspirado a soñar con mucho más allá de mi carrera. Fuiste el catalizador que necesitaba tan urgentemente para cambiar e intentar tantas cosas.

A todos los botánicos que conocí en el curso en el Arboretum de Harvard, su retroalimentación y amistad han sido sumamente importantes para mi.

A mis amigas y amigos de montañismo. Porque en ustedes he encontrado esa pieza faltante. Porque irnos a escalar, caminar o a sufrir voluntariamente a la montaña me devuelve la esencia de quien soy y que ustedes entienden tan bien. ¡Gracias B2!

Y a los que ahí han estado todo el tiempo: a mi Bichita, a Shamir, a Dai, Dany, a mi amiguísima Lunais y a Rod. Porque aunque la vida da vueltas, ahí han estado apoyándome incondicionalmente.



A todos los *Viburnums* que fallecieron  
o sufrieron daños durante la elaboración  
de esta tesis.

A todos los que estuvieron ahí.

## ÍNDICE

RESUMEN . . . . .	1
ABSTRACT . . . . .	2
INTRODUCCIÓN . . . . .	3
<i>Los vasos y su papel en la hidráulica de las plantas</i>	4
<i>La influencia del clima en el escalamiento de los vasos</i>	6
OBJETIVO . . . . .	8
HIPÓTESIS . . . . .	8
MÉTODOS . . . . .	9
<i>Modelo de estudio</i>	9
<i>Métodos de campo</i>	12
<i>Procesamiento de muestras</i>	13
<i>Análisis estadísticos</i>	15
RESULTADOS . . . . .	16
DISCUSIÓN . . . . .	22
<i>Implicaciones a futuro</i>	25
CONCLUSIONES . . . . .	26
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS . . . . .	27
ANEXOS . . . . .	33

## RESUMEN

Alrededor del mundo se han presentado muertes masivas de árboles. Estas muertes podrían estar conectadas con el cambio climático a nivel global y es muy probable que la hidráulica de las plantas esté jugando un papel muy importante en este proceso. Para mantener la conductividad de agua constante por unidad de área foliar conforme los árboles crecen, se requiere que los vasos en el xilema se ensanchen desde la punta hacia la base. Pero entre más anchos sean los vasos, más vulnerables son a las embolias de gas, por lo que en promedio los individuos más altos de cada especie deberían ser más vulnerables. La teoría tradicional de la adaptación hidráulica de las plantas sostiene que el clima determina el diámetro de los vasos: los individuos con vasos angostos se seleccionarían en climas fríos, mientras que individuos con vasos más anchos habitarían climas más cálidos. Trabajos más recientes sugieren que la altura de las plantas es el factor principal que determina el diámetro de los vasos. No obstante, aún falta explorar a detalle la relación entre el diámetro de los vasos y el clima. En este trabajo examinamos la posibilidad de que haya variación adaptativa en el intercepto en la relación entre el diámetro de los vasos y la distancia desde la punta de la rama más alta de los árboles hasta la base del tallo. De acuerdo a la teoría tradicional, las plantas que habitan en áreas frías y secas presentarían un intercepto más bajo en comparación con las plantas en zonas más cálidas y húmedas. Para investigar esto, instalamos estaciones climáticas en gradientes climáticos contrastantes en tres estados de México y medimos el diámetro de los vasos en diez especies del género *Viburnum* (Adoxaceae). No encontramos evidencia de que el clima afecte el ensanchamiento de los vasos, aunque la altura total del árbol y el tamaño de la hoja sí tienen cierto efecto en el intercepto Y de los perfiles longitudinales de cada planta.

## ABSTRACT

Worldwide, there has been a massive dieback of trees that might be related to climate change and it seems that plant hydraulics could play a fundamental role on it. To maintain constant conductance per-unit leaf area as trees grow taller, vessels in the xylem should widen from the stem tip to the base. Wider vessels are more vulnerable to embolism, so taller plants should be more vulnerable. The traditional theory of vessel hydraulic adaptation postulates that vessel diameter is determined by climate; cold weather would select for narrower vessels compared to warmer areas. Recent work suggests that plant height is the main driver of vessel diameter, meaning that the relationship between vessel diameter, climate, and height remains to be explored. Here, we examine the possibility of adaptive variation in the Y-intercept of within-plant tip-to-base vessel widening curves, expecting that plants in dry and cold areas would have lower intercepts (narrower vessels for a given height) than plants in moist-warm climates. To examine this issue, we installed climate stations along strong elevational gradients in three states in Mexico and measured vessel diameter along the stems of ten species of *Viburnum* (Adoxaceae). We found no evidence that climate affects vessel widening, although total plant height and leaf area have a small effect on the Y-intercept of the vessel widening profile along individual stems.

## INTRODUCCIÓN

Los efectos del cambio climático a nivel mundial han sido cada vez más notorios a lo largo de los últimos años. Uno de estos efectos es el aumento en la frecuencia y duración de las sequías las cuales, a su vez, provocan un aumento importante en la mortalidad de los árboles (Anderegg et al. 2015; Bennett et al. 2015; McDowell y Allen 2015; Adams et al. 2017; Greenwood et al. 2017; Stovall et al. 2019). Durante estos eventos de mortalidad masiva los árboles más altos tienden a ser los que presentan mayor vulnerabilidad ante las sequías (Olson et al. 2018; Liu et al. 2019; Stovall et al. 2019), y esto es preocupante porque estos individuos de gran talla juegan papeles ecológicos importantes y son parte de diversos servicios ecosistémicos, como captura de carbono, proveer hospedaje a la flora y fauna local y el reciclaje de nutrientes (Lindenmayer y Laurance 2017).

La explicación de la vulnerabilidad de los individuos más altos ha generado controversia en la comunidad científica (Cai y Tyree 2010; Pfautsch et al. 2016; Liu et al. 2019). Estos árboles poseen mayor cantidad de raíces y volumen del tronco por lo que, al tener mayor capacidad para acceder y almacenar agua y nutrientes, su supervivencia y resistencia a las sequías debería aumentar. No obstante, se han observado muertes masivas de gran cantidad de árboles de gran altura (Bennett et al. 2015; Stovall et al. 2019). Esta aparente contradicción ha evidenciado vacíos trascendentales en las formas en que las plantas utilizan los recursos hídricos, ya que la adaptación a las sequías involucra múltiples disyuntivas fisiológicas y ecológicas. A largo plazo, comprender mejor estos fenómenos podría ayudar a generar estrategias para prevenir la muerte de los árboles más altos que ocurre progresivamente desde la punta hacia la base, a lo que se le conoce como muerte apical (Hacke 2015; Fajardo et al. 2020).

Debido a que los árboles más altos presentan mayor tasa de mortalidad a nivel mundial, la altura de la vegetación se verá alterada eventualmente y estos efectos se verán incrementados con el cambio climático (Bennett et al. 2015). Para entender estos

cambios, se requiere entender de manera tanto teórica como experimental por qué los árboles más altos están muriendo. Desafortunadamente, aún no se conocen con certeza las causas de estos cambios en altura pero hay indicios de que la hidráulica de los árboles podría ser un factor fundamental en ello (Mcdowell et al. 2008; Savage et al. 2010; Sperry y Love 2015; Olson et al. 2018; Liu et al. 2019).

### *Los vasos y su papel en la hidráulica de las plantas*

Los vasos son los conductos en el xilema que llevan agua bajo presión negativa desde las raíces hasta las hojas en las angiospermas (Fahn 1990; Mauseth 2014). Este sistema hidráulico tiene la desventaja de ser vulnerable a las sequías. Las sequías acrecientan el estrés hídrico con lo que aumenta la presión negativa de los vasos ocasionando embolias que son burbujas de aire que eventualmente pueden bloquear el paso del agua por los vasos y de acumularse, pueden llegar a matar al árbol (Schenk et al. 2015). Esta muerte puede observarse desde la punta del árbol hacia abajo, aunque las embolias aparecen inicialmente en la base. Esto se debe a que conforme aumenta la presencia de burbujas de aire en el xilema, aumenta la probabilidad de que se bloqueen suficientes vasos a lo largo del individuo que no permitan que el agua llegue a hasta las hojas (Delzon y Cochard 2014; Anderegg et al. 2015; Bennett et al. 2015; Camarero et al. 2015).

Durante los últimos años diversas investigaciones han afirmado que el transporte del agua depende principalmente del diámetro de los vasos (Anfodillo et al. 2006; Petit y Anfodillo 2009; Olson y Rosell 2013; Rosell et al. 2017; Olson et al. 2018; Petit et al. 2018; Soriano et al. 2020). Entre más anchos sean los conductos se presenta menor fricción con las paredes por unidad de volumen, lo que hace más eficiente el transporte de agua. Sin embargo, los conductos anchos son más vulnerables a las embolias. En cambio, los vasos más angostos presentan menor probabilidad de sufrir embolias pero mayor resistencia y con ello, menor flujo de agua. Existe por lo tanto, una disyuntiva entre minimizar los daños

por embolias y maximizar el transporte de agua a toda la planta (Wheeler et al. 2005; Cai y Tyree 2010; Savage et al. 2010; Hacke et al. 2017).

Existen trabajos teóricos que afirman que los vasos deberían ser más anchos en la base del árbol con respecto a la punta de éste, con lo que se mantendría constante la conductividad hidráulica por hoja (West et al. 1999; Petit y Anfodillo 2009; Olson et al. 2014a), de tal manera que un árbol puede alcanzar grandes alturas manteniendo constante su productividad fotosintética por unidad de hoja (Michaletz et al. 2014).

Para explicar por qué se requiere que aumente el diámetro de los vasos se puede utilizar la fórmula de Hagen–Poiseuille (Ecuación 1) que muestra que, conforme aumenta la longitud del conducto, se requieren pequeños aumentos en el diámetro de éste para mantener el flujo de agua constante.

$$Q = \frac{\Delta P r^4 \pi}{\rho L 8}$$

**Ecuación 1.** Fórmula de Hagen–Poiseuille. Q= flujo,  $\Delta P$ = gradiente de presión, r= radio,  $\rho$ = densidad, L= longitud del conducto

En 1997 fue postulado el modelo West-Brown-Enquist, en el que se propone una arquitectura fractal para conductos que van escalando progresivamente (West et al. 1997). Originalmente fue propuesto para explicar patrones en el escalamiento del sistema cardiovascular y respiratorio de vertebrados, el sistema vascular de las plantas y el sistema traqueal de los insectos. Más tarde, ellos mismos propusieron un modelo integral basado en la hidrodinámica, la biomecánica y el patrón de ramificación de las plantas (West et al. 1999). Aunque han surgido nuevas propuestas y adaptaciones del modelo (Petit y Anfodillo 2009; Anfodillo et al. 2013a; Rosell et al. 2017), en esencia, hasta la fecha se sigue el principio del modelo propuesto por West, Brown y Enquist que indica que, para resolver el problema del incremento de la resistencia conforme aumenta la altura y mantener la optimalidad hidráulica, se requiere que los conductos ensanchen con una

pendiente de 0.2. Esto significa que si la pendiente fuera mayor, es decir, los conductos se ensancharan más rápidamente conforme aumenta la altura de la planta, la presión se perdería ya que no sería posible sostener la columna de agua hasta las hojas y aumentaría la probabilidad de que se presentaran embolias. Por el contrario, si la pendiente del ensanchamiento en los vasos conforme aumenta la altura de los árboles fuera menor y los conductos se ensancharan lentamente, la fricción a lo largo del trayecto se acumularía y el transporte de agua se dificultaría progresivamente aunque la probabilidad de presentarse embolias sería menor.

Este modelo también explica por qué la altura máxima teórica de los árboles es de poco más de 100 metros (Koch et al. 2004). Más allá de esta altura, el transporte de agua hacia el ápice sería menos eficiente a medida que aumenta la altura de los árboles y habría una selección negativa hacia estos individuos ya que las plantas más altas son más vulnerables a los embolismos provocados por sequías (Wheeler et al. 2005; Cai y Tyree 2010; Bennett et al. 2015; Rowland et al. 2015; Trueba et al. 2017; Rosell et al. 2017; B. Eller et al. 2018; Johnson et al. 2018; McDowell et al. 2018; Olson et al. 2018; Stovall et al. 2019; Echeverría et al. 2019; Soriano et al. 2020).

#### *La influencia del clima en el escalamiento de los vasos*

Los cambios en la altura de la vegetación a nivel mundial, causados por la muerte masiva de los árboles más altos, se han asociado al cambio climático y la hidráulica (Mcdowell et al. 2008) pero aún falta investigar otros factores que podrían estar involucrados en la vulnerabilidad hidráulica de las plantas.

Durante muchos años se pensó que la adaptación hidráulica en cuanto al ancho de los vasos está determinada por el clima (Carlquist, 1984) y con el incremento de los efectos del cambio climático a nivel global investigar esta relación es más relevante que nunca. De acuerdo con esta teoría, los vasos más angostos podrían evitar embolias, por lo que plantas



que habitan en zonas secas y frías, generalmente más propensas a sequías o a cambios fuertes de temperatura, tendrían vasos más angostos que las plantas en zonas calientes y húmedas (Zanne et al. 2014; Pfautsch et al. 2016; Venturas et al. 2017). No obstante, investigaciones más recientes refutan esta noción tradicional de la influencia del clima en el ancho de los vasos y asignan un papel más importante a la altura de la planta. Estas afirmaciones se sustentan en múltiples trabajos que han mostrado que el ancho de los vasos aumenta con el largo del árbol de acuerdo a modelos de optimalidad (Anfodillo et al. 2013b; Olson et al. 2014b, 2018; Echeverría et al. 2019).

Todo esto significa que en las regiones que se están volviendo más secas, los individuos más altos son cada vez más vulnerables a las embolias que sus semejantes de menor tamaño. Estas observaciones están replanteando 60 años de teoría y práctica en la ecología y la fisiología vegetal, donde se asumía que el clima y la disponibilidad de agua eran los determinantes más importantes en el diámetro de los conductos del xilema (Carlquist 1984; Tyree et al. 1994; McDowell et al. 2008).

La altura de la planta claramente es el factor principal que determina el diámetro promedio de los vasos, pero no se descarta que haya variación adaptativa en la relación vaso-clima como postula el modelo tradicional. Es decir, podría haber variación en la ordenada al origen en la relación entre el diámetro de los vasos y la altura de la planta. En caso de que esto ocurra, se esperaría una ordenada al origen más baja en árboles que habiten en zonas secas o frías que en árboles de la misma altura de zonas calientes y húmedas. Encontrar diferencias en las ordenadas al origen con respecto al clima ampliaría la perspectiva tradicional que no considera el tamaño de la planta. De rechazarse esta predicción sería evidente la necesidad de descartar por completo la perspectiva tradicional y reemplazarla.

Es evidente que mucha de la variación en los modelos hidráulicos sugiere que hay otros factores que modifican el ancho de los vasos, como la altura máxima de la planta (Koch

et al. 2004), el tamaño de las hojas (Gleason et al. 2018) y la densidad de la madera (Pratt y Jacobsen 2017). Si bien es cierto que estos factores podrían estar influenciados directa o indirectamente por el clima, en conjunto todos afectan la adaptación hidráulica del árbol y su capacidad para competir y colonizar otros ambientes.

Para poner a prueba si el clima u otros factores influyen el diámetro de los vasos se requiere estudiar un grupo de especies cercanamente emparentadas que estén distribuidas a lo largo de un amplio gradiente climático. Es decir, es necesario analizar árboles de distintas especies que se encuentren tanto en temperaturas cercanas a la congelación en altitudes altas, así como otros a altitudes bajas. Al utilizar especies cercanamente emparentadas se minimiza la variación anatómica intra e interespecífica que se pudiera presentar y con ello se maximiza la probabilidad de detectar diferencias debidas a las condiciones climáticas.

## **OBJETIVO**

Entender la relación entre la disponibilidad de agua, la altura de las plantas y sus sistemas conductores en el género *Viburnum* L. para replantear la teoría de la adaptación hidráulica al clima.

## **HIPÓTESIS**

El factor principal en el ensanchamiento de los vasos es la altura de la planta, pero podría haber variación adaptativa en la ordenada al origen en la relación entre el diámetro de vasos y la altura de la planta donde árboles que habitan zonas cálidas y húmedas tendrían una ordenada al origen mayor que plantas que habitan zonas secas y frías (Fig. 1).



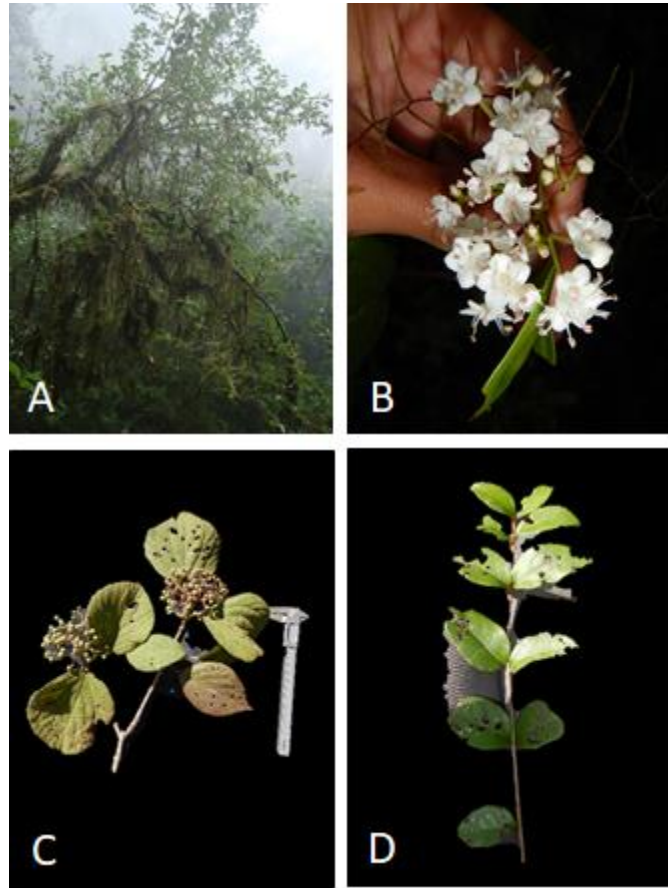
**Figura 1.** Hipótesis: la ordenada al origen en la relación entre el diámetro de vasos y la altura de la planta será mayor en los árboles que habiten en zonas cálidas y húmedas (color rojo) que los árboles que habiten zonas secas y frías (color azul).

## MÉTODOS

### *Modelo de estudio*

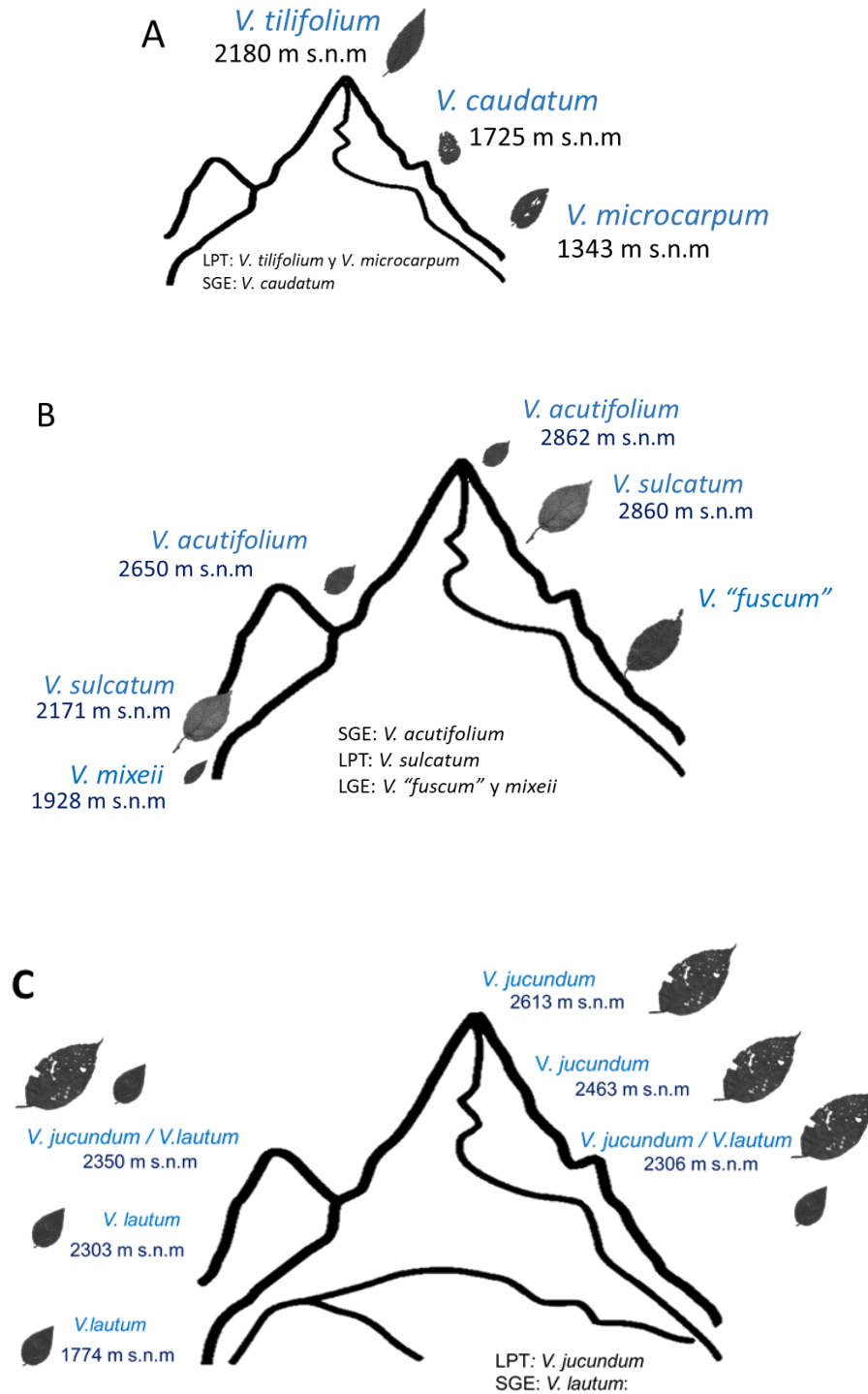
El modelo de estudio seleccionado fue el género *Viburnum* L. (Adoxaceae) ya que se distribuye a lo largo de gradientes climáticos amplios en el hemisferio norte, Asia y Sudamérica. En México hay 17 especies de *Viburnum* que se distribuyen principalmente en el centro y sur del país (Villarreal-Quintanilla y Estrada-Castillón 2014).

De ellas, se seleccionaron diez especies que se encuentran a lo largo de gradientes altitudinales amplios en bosques mesófilos en la Sierra Norte de Puebla, en la Sierra Mixe y Norte de Oaxaca y alrededor de San Cristóbal de las Casas en Chiapas: *V. acutifolium* Benth., *V. caudatum* Greenm., *V. fuscum* (Oerst.) Hemsl., *V. hartwegii* Benth., *V. jucundum* C.V. Morton, *V. lautum* C.V. Morton, *V. microcarpum* Schltdl. & Cham., *V. mixeii* (aún no registrado), *V. sulcatum* (Oerst.) Hemsl. y *V. tiliifolium* (Oerst.) Hemsl. (Fig. 2).



**Figura 2. (A)** Hábito de vida de *V. acutifolium* en Santa María Huitepec, Oaxaca. **(B)** Inflorescencia de *V. acutifolium*. **(C)** *V. jucundum*, tipo de hoja LPT, Chiapas. **(D)** *V. lautum*, tipo de hoja SGE, Chiapas.

El género *Viburnum* presenta recambio de especies con pequeñas variaciones climáticas, es decir, dentro de una misma área geográfica en sitios relativamente cercanos entre sí, pero con diferentes altitudes, por lo que se pueden encontrar diferentes especies conforme cambian las condiciones climáticas (Fig. 3). Esta particularidad convierte a este género en un buen modelo para probar nuestra hipótesis ya que son especies filogenéticamente cercanas con características de la madera muy similares.



**Figura 3.** Gradientes altitudinales de Puebla (A), Oaxaca (B) y Chiapas (C). Las hojas se encuentran a escala y se señala el tipo de hoja de cada especie.

Una característica de este género es que presenta alta variación en el tipo y tamaño de las hojas (Winkworth y Donoghue 2005; Schmerler et al. 2012). Por lo cual se

determinaron tres nomenclaturas para diferenciarlas: SGE para especies con hojas pequeñas, glabras y enteras, LGE, para especies con hojas grandes, glabras y enteras y LPT para especies con hojas grandes, pubescentes y con márgenes serrados.

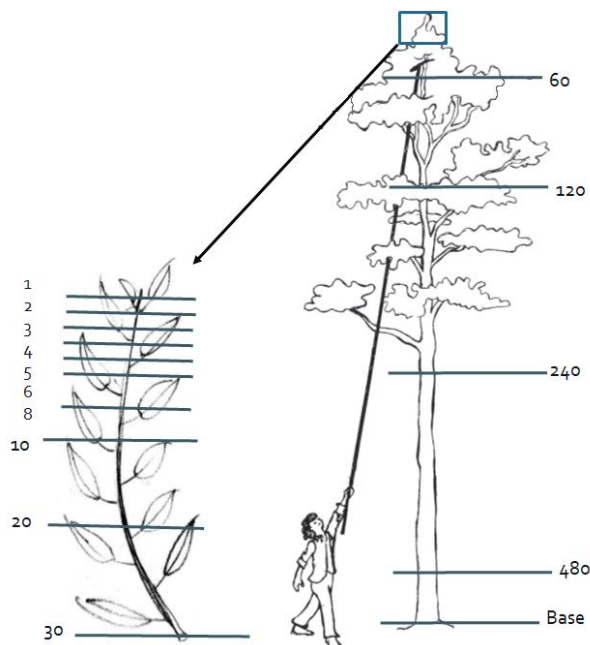
### *Métodos de campo*

Se instalaron estaciones meteorológicas con la capacidad de medir distintas variables climáticas a lo largo de cinco gradientes altitudinales en Puebla, Oaxaca y Chiapas con tres y hasta cuatro estaciones climáticas en cada gradiente sumando un total de 16 sitios. Cada gradiente abarca sitios donde la temperatura desciende al punto de congelación, hasta zonas más bajas con climas cálidos. El intervalo climático abarca desde 1,342 m s.n.m. hasta 2,862 m s.n.m. Este intervalo es suficientemente amplio como para poner a prueba la predicción de que las plantas en zonas de mayor altitud y, por lo tanto clima más frío, tendrán ordenadas al origen más bajas. Es decir, tendrán vasos más angostos con respecto a la altura de la planta, que árboles que habiten altitudes más bajas y, por lo tanto, temperaturas más cálidas.

Se exploraron los datos de temperatura promedio mensual a lo largo de tres años. Las estaciones fueron colocadas en diferentes periodos de tiempo a partir de abril del 2016 hasta febrero del 2019 por lo que algunos sitios cuentan con menos datos que otros.

En cada piso altitudinal, es decir, en cada sitio donde se instaló una estación meteorológica, se colectaron segmentos de madera de tres individuos de cada especie presente del género *Viburnum*. Para poder medir el camino conductivo más largo, en cada árbol se buscó la rama más larga y se colectaron los primeros 30 centímetros del tallo para procesar posteriormente los segmentos de 1,2,3,4,5,6,8,10,20 y 30 centímetros desde la punta. A partir de ahí, se obtuvieron cuñas del xilema externo de la madera duplicando la distancia entre muestra hasta llegar a la base, la cual también fue colectada. De modo que, dependiendo de la altura del árbol se colectó madera a los 60,120,240 y 480

centímetros, más la base sin llegar a las raíces (Fig. 4). También se midió el diámetro del árbol a cada distancia desde la punta a la base.



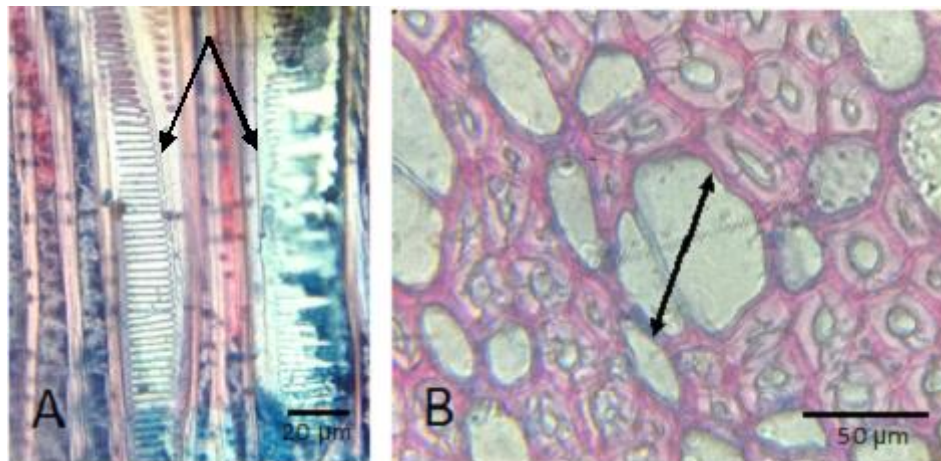
**Figura 4.** Diagrama de colecta para cada árbol.

Debido a que el camino conductivo continúa en las hojas, se colectaron alrededor de diez hojas grandes provenientes de la punta del árbol por cada individuo, las cuales fueron prensadas y secadas para poder ser escaneadas y medidas posteriormente.

#### *Procesamiento de muestras*

Después de colectar las muestras de madera, éstas fueron guardadas en frascos herméticos con alcohol al 70 % hasta el momento de elaborar los cortes anatómicos. Posteriormente, se realizaron cortes anatómicos con un microtomo GSL1 (Gärtner, Lucchinetti, & Schweingruber, 2014) para cada segmento a las distancias desde la punta que muestra la Figura 4. Cada segmento fue teñido, deshidratado y montado en resina para elaborar preparaciones permanentes que permitieran observar y analizar las diferentes estructuras y elementos de la madera. De cada segmento se midió el diámetro de 25 vasos ubicados en el anillo de crecimiento más reciente. Los vasos fueron medidos

con el micrómetro de un microscopio binocular biológico Velab VE-B1 a un aumento de 100x. Para evitar sesgos con la selección de los vasos, y no medir únicamente los vasos más anchos o más delgados, se eligió una zona del micrómetro y se midieron los vasos que se presentaran en esta zona mientras se exploraba el anillo exterior de la madera. El género *Viburnum* presenta placas escalariformes (Fig. 5A) de modo que, en un corte transversal, la unión entre dos vasos se puede interpretar a primera vista como dos vasos unidos por dos paredes celulares. No obstante, la variable de interés de esta investigación fue el diámetro del conducto por el cual se transporta agua, por lo que se midió el diámetro conjunto de ambos vasos ante estas situaciones (Fig. 5B).



**Figura 5. (A)** Corte longitudinal a 100x de *V. sulcatum*. Se aprecian dos placas escalariformes señaladas con flechas **(B)** Corte transversal a 100x de *Viburnum sulcatum*. Se pueden apreciar dos vasos divididos por una placa escalariforme. Se señala con una flecha el diámetro considerado para las mediciones.

Así mismo, se midieron otras variables que podrían influir en el diámetro de los vasos como la densidad de la madera (Olson et al. 2018). Para obtener estos datos se utilizaron trozos de aproximadamente 1 cm<sup>3</sup> del xilema externo de las bases de cada individuo. Estos cubos fueron secados en un horno a 103°C durante 24 horas y después se midió el peso seco con ayuda de una balanza analítica. El volumen se obtuvo mediante el método de desplazamiento de agua con los trozos de madera ya secos (Williamson y Wiemann, 2010) .



Para obtener y procesar los datos de las hojas se escanearon de cinco a diez hojas de cada individuo con el programa WinFOLIA Basic2011a (Regent Instruments Inc. 2011). De cada hoja se obtuvo su área, la cual fue promediada por individuo y posteriormente por especie en cada sitio. El área de las hojas fue obtenida como una medida para estimar el largo de los conductos del xilema que continúan en las hojas. Es importante aclarar que se utiliza el término “tamaño de la hoja” y no “área foliar” debido a que éste último generalmente se refiere a la medición del área de todas las hojas de un individuo. Debido a que algunos datos provienen de muestreos elaborados con otros propósitos, no fue posible estandarizar o utilizar algunas mediciones. Por ejemplo, los datos del largo de las hojas no se encontraban disponibles en algunas bases de datos por lo que se optó por utilizar únicamente datos estandarizados del área de las hojas.

#### *Análisis estadísticos*

Se elaboraron regresiones del diámetro de los vasos de los tres individuos por especie, en cada sitio, contra la distancia desde la punta. Para explicar la variación en el eje “y” se realizaron múltiples análisis para dilucidar la influencia del clima en el diámetro de los vasos. Se comenzó por analizar esta influencia de forma cualitativa con métodos visuales. Después se elaboró un índice para tratar de suprimir el efecto de la temperatura en el ensanchamiento de los vasos. Por último, se corrieron modelos lineares mixtos en el programa R (R Core Team, 2018) considerando la temperatura, la densidad de la madera y el tamaño de la hoja como variables explicativas de la variación en la ordenada al origen de la relación entre el diámetro de los vasos y la altura de los árboles. Los modelos se compararon entre sí con el criterio de Akaike (AIC) a partir del cual se eligió el mejor modelo.

## RESULTADOS

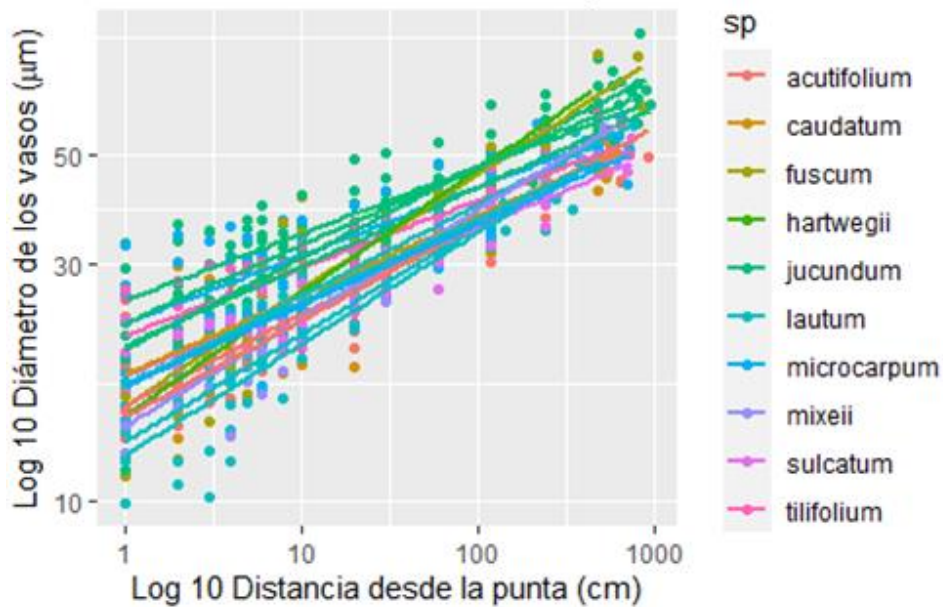
En total se muestrearon 54 individuos de *Viburnum* de 10 especies, en 16 sitios a lo largo de 5 gradientes altitudinales en la Sierra Norte de Puebla, en la Sierra Mixe y Norte de Oaxaca y alrededor de San Cristóbal de las Casas en Chiapas. Los gradientes en estos tres estados se extienden en un tramo de alrededor de 120 Km con un gradiente altitudinal de 1,343 to 2,862 m s.n.m. lo cual equivale a 1,519 metros entre el sitio más bajo y el más alto (Tabla 1).

**Tabla 1.** Listado de las especies de *Viburnum* incluídas en este estudio y los sitios donde se ubican.

Especies	Sitios	Estado	Altitud (m s. n. m.)	Tipo de hoja
<i>V. acutifolium</i>	Santa María Huitepec	Oaxaca	2650	SGE
	Mirador	Oaxaca	2862	SGE
<i>V. caudatum</i>	Pahuatlán	Puebla	1725	SGE
<i>V. "fuscum"</i>	Mirador	Oaxaca	2520	LGE
<i>V. hartwegii</i>	Pocolum	Chiapas	1633	LGE
<i>V. jucundum</i>	Huitepec (arriba)	Chiapas	2613	LPT
	Huitepec (medio)	Chiapas	2463	LPT
	Huitepec (abajo)	Chiapas	2306	LPT
	Yashtinin	Chiapas	2350	LPT
<i>V. lautum</i>	Huitepec (abajo)	Chiapas	2306	SGE
	Yashtinin	Chiapas	2350	SGE
	Moxviquil	Chiapas	2303	SGE
	Teopisca	Chiapas	1774	SGE
<i>V. microcarpum</i>	Pahuatlán	Puebla	1343	LPT
	Cerro Pelón	Oaxaca	2171	LPT
<i>V. mixeii</i>	Totontepec Villa de	Oaxaca	1928	LGE
	Morelos			
<i>V. sulcatum</i>	Mirador	Oaxaca	2860	LPT
<i>V. tiliifolium</i>	Honey	Puebla	2180	SGE

Se observó que el género *Viburnum* presenta vasos solitarios con porosidad difusa con traqueidas como elementos no perforados, las cuales posiblemente auxiliien en la conducción del agua. A simple vista en el microscopio era posible apreciar que había variación en el diámetro de los vasos. Así que, sabiendo que la altura de la planta es un

factor muy importante que influye en el diámetro promedio de los vasos, se hizo una correlación entre el diámetro de los vasos y la altura de los árboles ( $R^2= 0.8402$ ,  $m=0.1808$ ,  $p= <2e-16$ , Fig. 6, Anexo1) para analizar la importancia de esta relación así como observar qué tanto se acerca o desvía la pendiente del modelo West-Brown-Enquist.

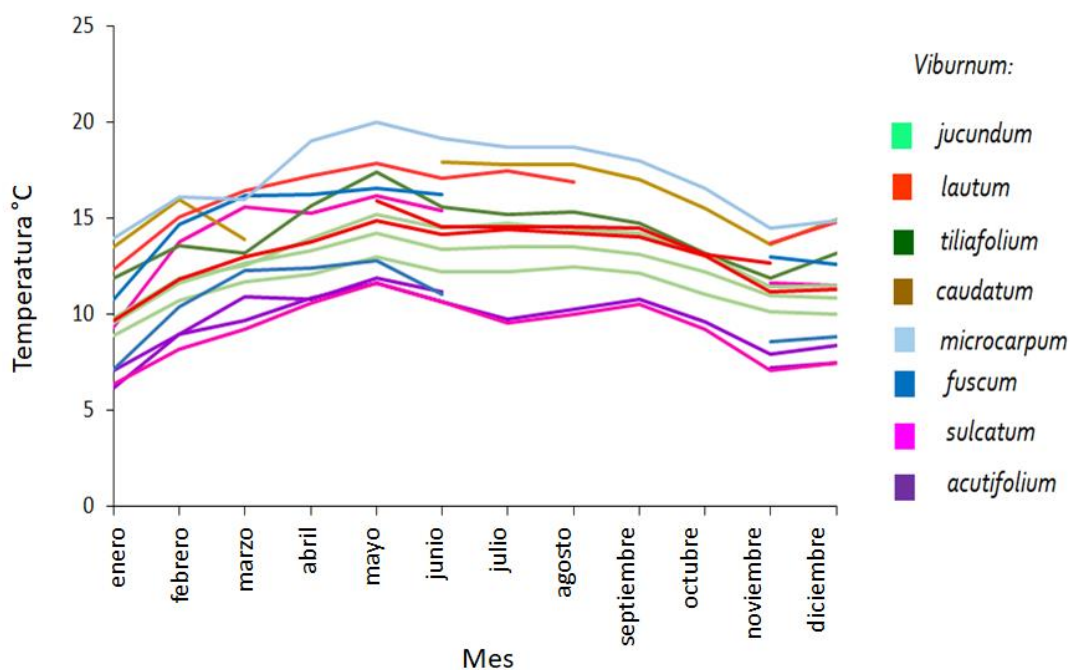


**Figura 6.** Correlación entre el logaritmo de la distancia desde la punta del árbol (cm) y el logaritmo del diámetro de los vasos ( $\mu\text{m}$ ). Cada línea representa el promedio del diámetro de los vasos de tres individuos por sitio y cada color una especie diferente. Las unidades del eje de las X se encuentran en escala lineal.

La correlación es fuerte y significativa. La pendiente general es muy cercana al valor predicho (0.2). Es importante notar que hay mucha variación en la ordenada al origen y que la varianza parece aumentar en la punta y disminuir hacia la mitad del árbol.

A primera vista, podría parecer que la pendiente aumenta conforme aumenta la altura, por lo que se desglosaron las pendientes por individuo (Anexo 2) y se corrió una correlación. La correlación entre las pendientes y la altura total de los árboles no explica la variación y tampoco fue significativa ( $R^2=0.032$ ,  $P=0.11$ ). Por lo que una vez explorada y rechazada esta posible explicación, se exploró la posibilidad de que la temperatura fuera el factor explicativo de la variación en el eje Y.

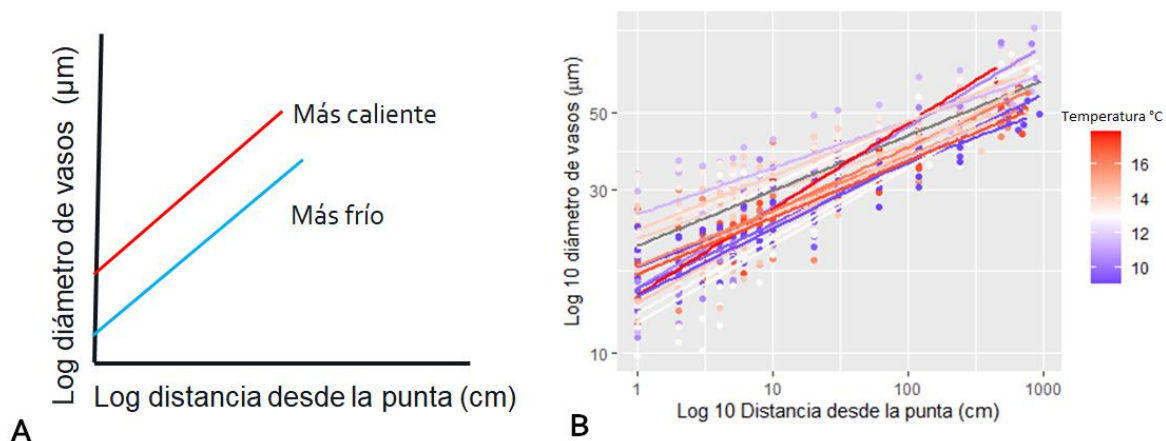
Para saber si el clima podría ser un factor explicativo importante se requiere que las diferencias climáticas entre los sitios donde habita cada especie sean contrastantes. Se ha visto que la temperatura es el factor climático más importante en el escalamiento de los vasos (Olson et al. 2014a, 2018) por lo que se decidió solamente utilizar esta variable dentro de los análisis. Los datos obtenidos de las estaciones meteorológicas muestran que *Viburnum* habita en sitios climáticamente contrastantes con temperaturas promedio anuales que pueden variar hasta 9°C entre los sitios más contrastantes (Fig. 7) con registro de temperatura mínima absoluta de -2.9 °C a temperaturas máximas absoluta de 32.8 °C. Se observó que cuando las especies se encuentran en más de un sitio, las condiciones de temperatura son similares entre sí.



**Figura 7.** Temperatura mensual promedio por sitio. Cada línea representa un sitio diferente y cada color una especie.

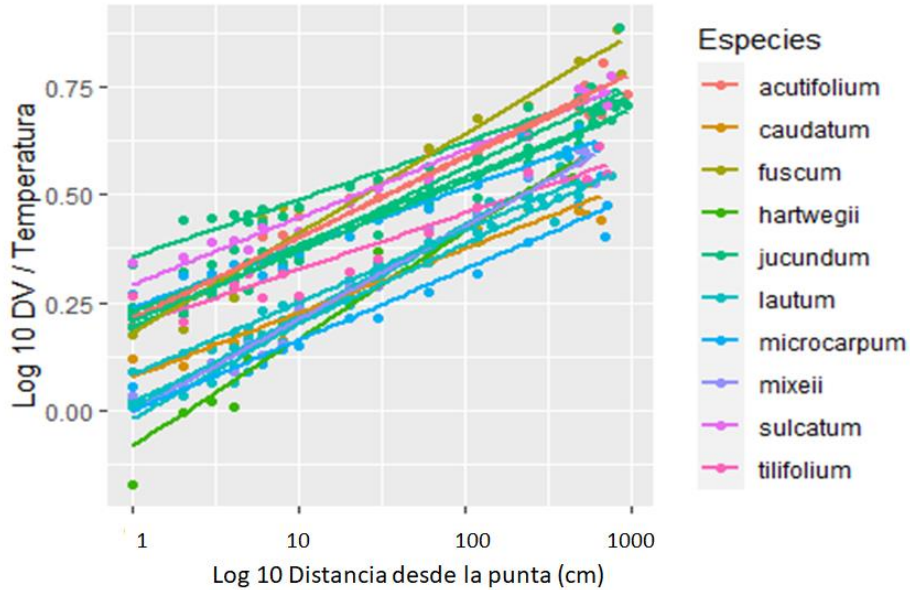
Una vez que se verificó que la temperatura entre los 16 sitios es contrastante, se realizó una primera aproximación para ver si esta variable explica la variación en el escalamiento de los vasos. Para ello, se graficó nuevamente la altura de los árboles contra el diámetro de los vasos tal como se hizo en la Figura 6 pero esta vez coloreando en un

gradiente de color de acuerdo a la temperatura promedio anual del sitio donde los colores azules presentan las temperaturas más frías y los rojos las más cálidas (Fig. 8B). Contrario a lo esperado si la temperatura explica la variación asociada al eje Y, dicha gráfica no sólo no muestra el patrón esperado (Fig. 8A), sino que no es posible distinguir patrón alguno.



**Figura 8. (A)** Hipótesis de las pendientes. Si la temperatura explica la variación en el eje de las Y, la ordenada al origen de sitios más cálidos será mayor que los de sitios más fríos. **(B)** Gráfica del escalamiento de los vasos con respecto a la altura de la planta con el gradiente de temperaturas. En color azul a las temperaturas promedio por sitio más bajas y de color rojo las más altas.

Posteriormente se elaboró un índice para tratar de eliminar el efecto de la temperatura. Este índice consistió en dividir el logaritmo del diámetro de los vasos entre la temperatura promedio anual y graficarlo contra la distancia desde la punta. De ser la temperatura responsable de la variación en el diámetro de los vasos, debería disminuir la varianza en el eje Y y las pendientes se presentarían aproximadamente con la misma ordenada al origen. Al elaborar este índice se pudo observar que no disminuyó la variación (Fig. 9) y que aparentemente tampoco hay un patrón.



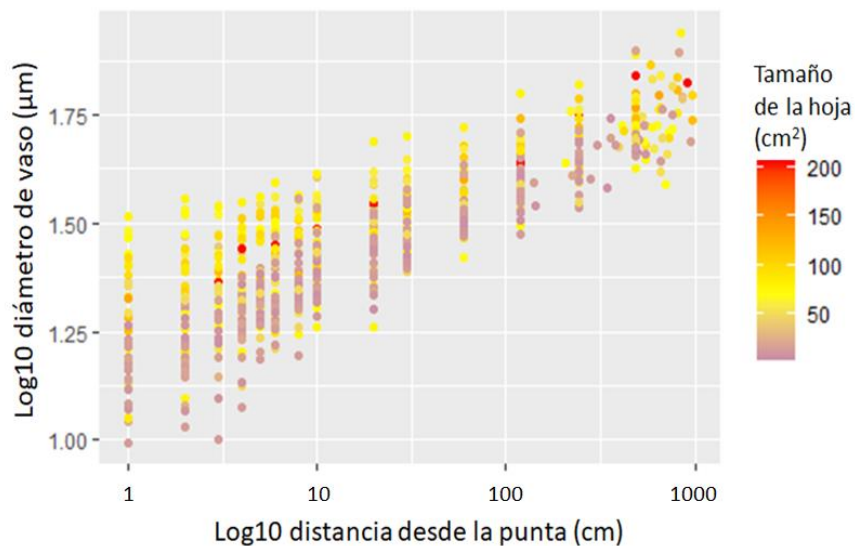
**Figura 9.** Índice del log10 diámetro de los vasos/ temperatura contra Log10 distancia desde la punta. Las unidades del eje X se encuentran en escala lineal.

Después de observar que la temperatura aparentemente no tiene un papel tan evidente en el escalamiento de los vasos se procedió a considerar otras variables de interés, como el tamaño de la hoja y la densidad del xilema externo en la base. Para poder dilucidar el efecto de cada una de estas variables sobre el ensanchamiento de los vasos, así como la posible interacción entre ellas, es necesario considerar el diseño experimental de este estudio. El diseño experimental implica que dentro de cada transecto los individuos de cada especie se anidan dentro de los sitios por lo que se utilizaron modelos lineares de efectos mixtos para considerar este anidamiento.

Al correr los modelos lineares mixtos se probaron diferentes combinaciones entre las variables de interés y la presencia o ausencia de pendientes aleatorias con diferentes métodos (Tabla Anexo 3). Estos modelos demostraron que es necesario considerar el anidamiento de datos y que hay pendientes aleatorias. Para estandarizar las comparaciones de modelos se utilizó el criterio de Akaike (AIC) en donde el valor más pequeño de entre todos los modelos es considerado el mejor modelo. También se compararon los mejores modelos mediante Análisis de Varianzas (ANOVA) para saber si

un modelo es significativamente diferente de los demás. El valor más bajo de AIC que se obtuvo fue el del modelo nulo, que considera el anidamiento de datos y las pendientes aleatorias. Esto significa que las variables explicativas tienen un efecto mínimo sobre el escalamiento de los vasos.

En especial, al considerar el efecto de la temperatura, estos modelos tienden a ser peores. Por su parte, la densidad y el largo de la hoja aparentemente tienen cierto efecto. Para saber si este efecto es significativamente diferente al modelo nulo se elaboraron ANOVAs. El análisis no arrojó diferencias significativas entre ellos y el modelo nulo ( $P=0.37$  para la densidad y  $P=0.43$  para el largo de la hoja) por lo que se descarta que alguna de las variables mencionadas esté explicando la variación asociada a la relación entre el diámetro de los vasos y la altura de las plantas. No obstante, al graficar el diámetro de vasos contra la altura de la planta y colorear las pendientes de acuerdo al tamaño de la hoja, es posible apreciar que, aunque no es un patrón estable, cuando el área de las hojas es mayor, la ordenada al origen también lo es (Fig. 10.)



**Figura 10.** Escalamiento de los vasos con respecto a la altura de la planta con el gradiente del tamaño de las hojas en  $\text{cm}^2$ . En color rojo las hojas de mayor tamaño, en amarillo tamaños intermedios y terracota las hojas pequeñas. Las unidades del eje de las x se encuentran en escala lineal.

## DISCUSIÓN

Al graficar los datos de la relación entre el diámetro de los vasos y la distancia desde la punta de los árboles (es decir, su altura) se puede observar que dicha relación es fuerte y significativa ( $R^2= 0.8402$ ,  $m=0.1808$ ,  $p= <2e-16$ ). La pendiente general se ajusta a los supuestos del modelo de West-Brown-Enquist y a las modificaciones posteriormente propuestas (West et al. 1999; Petit y Anfodillo 2009), ya que se encuentra muy cerca de la pendiente predicha por el modelo. Así mismo, las pendientes individuales de cada árbol también oscilan alrededor de 0.2, por lo que la altura de la planta claramente es el factor principal que determina el diámetro promedio de los vasos tal como se había observado previamente en otros estudios (Rosell et al. 2017; Olson et al. 2018, 2020)

Sabemos que la variación climática entre sitios es alta, ya que la temperatura promedio anual puede variar hasta 9 °C entre los sitios más contrastantes. Esta variación es de esperarse considerando el gradiente altitudinal comprendido en este estudio en donde hay una diferencia de 1,520 m entre el punto más bajo y el punto más alto. En algunos gradientes similares se ha observado que la temperatura suele puede variar 0.542 °C cada 100 m de altitud (Salas-Morales et al. 2015), por lo que los resultados son consistentes. Con esta magnitud de variación se esperaba que, de haber un efecto de la temperatura en el ensanchamiento de los vasos, este fuera evidente en los análisis.

Un indicio de que la teoría tradicional no se está cumpliendo es la gráfica del diámetro de vasos contra la altura de los árboles donde la pendiente de cada sitio está coloreada de acuerdo a su temperatura promedio anual (Fig. 7). En este gráfico las temperaturas más altas se muestran en colores rojizos y las más bajas en un gradiente azul. Se esperaba que las temperaturas más bajas, es decir, las que se muestran en color azul, tuvieran una ordenada al origen más baja. No obstante, al graficar el gradiente de temperatura no es posible observar un cambio gradual en los colores sino que, por el contrario, hay casos inequívocamente invertidos. Por ejemplo, *V. jucundum* habita a partir de los 2,300 m s.n.m. y *V. lautum* habita de 1,774 a 2,350 m s.n.m. Aunque ambas especies comparten su distribución en algunas zonas, en general *V. lautum* habita



generalmente temperaturas más cálidas (hasta 4 °C en temperatura promedio anual). No obstante, su ordenada al origen es evidentemente inferior a la de *V. jucundum*. En este caso, un factor que podría afectar este patrón son las diferencias de tamaño contrastantes entre estas dos especies ya que *V. jucundum* posee las hojas más grandes de todas las especies muestreadas y tiene mayor altura (llegando a medir unos 12 m), mientras que *V. lautum* es más bien un arbusto de aproximadamente 1.50 m de altura y con hojas pequeñas. Otro caso a resaltar es el de *V. fuscum*, donde se observa una pendiente muy alta. Esta especie suele presentar hojas de tamaño pequeño a mediano y es notorio que habita en uno de los sitios más fríos donde las temperaturas mínimas, son menores al umbral de congelación. Por lo tanto, si el clima tuviera alguna influencia sobre el ensanchamiento de los vasos, debería reflejarse particularmente en éstas especies.

Otro intento por evaluar el efecto de la temperatura se llevó a cabo con el índice del diámetro de los vasos sobre la temperatura. Se esperaba que, de haber un efecto de la temperatura sobre la ordenada al origen, la variación en las ordenadas al origen disminuyera notablemente, de manera que las pendientes fueran más uniformes, con menor variación en el eje de las "Y". Esto no sólo no ocurrió, sino que las pendientes divergen aún más.

Dado que los métodos cualitativos no arrojaron ningún resultado, se procedió a tratar de cuantificar la variación que puede ser explicada por diversas variables, tales como la densidad de la madera y el tamaño de la hoja. Por ello se corrieron los modelos lineales de efectos mixtos. Para que estos modelos puedan ser comparables entre sí es necesario que sigan los mismos métodos y parámetros. Los valores del AIC de los modelos enlistados en la Tabla del Anexo 3 no pueden ser comparados directamente entre sí, ya que no todos fueron obtenidos mediante los mismos métodos y parámetros. Por lo tanto, fueron comparados modificando progresivamente los métodos y las variables hasta obtener el menor valor de AIC. Esto arrojó que los mejores modelos utilizaban anidamientos de datos, lo cual, considerando el tipo de muestreo, era de esperarse. Además, los modelos que incluían pendientes aleatorias presentaban sistemáticamente

valores más pequeños de AIC. Un modelo con pendientes aleatorias permite que los grupos de datos de las variables explicativas se ajusten cada uno con una pendiente aleatoria, es decir, este modelo no ajusta todas las correlaciones a una sola pendiente, lo que permite que haya un efecto diferente para cada grupo de datos (Zuur et al. 2007). En este caso permite que la pendiente de cada sitio se ajuste de manera independiente. Como las pendientes individuales de cada individuo varían mucho (Tabla Anexo 2) no es sorprendente que este tipo de ajuste arroje valores más pequeños de AIC. Aunque la mayoría de los valores de las pendientes se encuentran alrededor del 0.2 predicho por los modelos hidráulicos, es evidente que se presenta una variación importante en estos valores.

En su mayoría, los mejores modelos consideraban las pendientes aleatorias y anidamiento de datos. Al hacer las comparaciones entre ellos fue evidente que cuando las variables interactuaban entre sí los AIC's aumentaban. Por lo tanto, se comparó el efecto de cada variable sin interacción bajo los mismos parámetros. Los modelos cuyos AIC se compararon entre sí fueron 21, 26, 31 y 32 en los cuales la temperatura, la densidad de la madera y el logaritmo del área de la hoja se analizaron de manera independiente. Finalmente, el mejor modelo fue el número 32 que equivale al modelo nulo, no obstante, esta diferencia fue marginal. Es importante considerar que al correr un ANOVA ninguno de estos modelos difiere significativamente entre sí, lo que significa que ninguna de las variables influye significativamente sobre la variación en las ordenadas al origen en la relación entre la altura de la planta y el diámetro de los vasos.

Por otro lado, en otros análisis el área de la hoja muestra cierto patrón (Fig. 10). Si bien la transición del gradiente de color en dicha gráfica no muestra un patrón constante, es mucho más evidente que el de la temperatura. Es importante resaltar, que aún cuando se están usando datos cuantitativos, y que por lo tanto no forman categorías estrictas, en esa figura todas las pendientes de color rojo corresponde al tipo de hoja LGE (hojas grandes, glabras y enteras) muchas de las amarillas a especies con hojas LPT (grandes, pubescentes y con márgenes serrados) y las de color terracota se asocian con hojas SGE

(pequeñas, glabras y enteras) por lo que es posible apreciar cierto gradiente donde hay una transición de colores con respecto al tamaño de la hoja. Posiblemente no se detectaron efectos significativos en los modelos debido a que el tamaño de la muestra de las hojas es muy pequeño y fueron colectadas en diferentes épocas del año en diferentes etapas de desarrollo y no siempre fue posible coleccionar las de mayor tamaño. Por lo tanto, considerar el área foliar de toda la planta podría ser la manera de averiguar si esta variable puede afectar significativamente el escalamiento de los vasos.

Los vasos continúan a lo largo de las hojas, por lo que el escalamiento también continúa a lo largo de las venas principales de éstas, aunque requieren de otras consideraciones en el peciolo, por ejemplo (Echeverría et al. 2019; Lechthaler et al. 2019). Por ello, la variable más confiable para evaluar su efecto sobre el escalamiento de los vasos podría ser el largo de las hojas, pero no pudo ser incluido ya que no se pudieron obtener estos datos de manera confiable en todo el muestreo. Hay estudios que afirman que la variable del área foliar es mejor que el largo de la hoja para ajustarse al modelo de ensanchamiento de vasos (Gleason et al. 2018) pero en este trabajo, el próximo del tamaño de la hoja muestra resultados prometedores para ahondar en el análisis de esta variable.

#### *Implicaciones a futuro*

Dado que los vasos más anchos son más propensos a sufrir embolias cuando el agua transportada por capilaridad se convierte en vapor (Cai y Tyree 2010; Olson et al. 2018), sabemos que a mayor altura de la planta aumenta la vulnerabilidad ante las sequías. Frente a un escenario de cambio climático esto eventualmente afectaría la altura de la vegetación a nivel mundial, por lo que en unos años es probable que la altura promedio por especie disminuya progresivamente.

Se ha visto que los árboles con alturas mayores a 30 m son más susceptibles a la muerte apical (Stovall et al. 2019). En México el género *Viburnum* está compuesto por especies de una altura máxima de alrededor de 12 m, por lo que aparentemente no se

encuentra en inminente peligro por muerte apical. Habita bosques mesófilos (Villarreal-Quintanilla y Estrada-Castillón 2014) que generalmente presentan climas con temperaturas frías y condiciones de humedad alta todo el año, aunque hay variaciones en el bioma asociadas a diversas adaptaciones foliares (Donoghue y Edwards 2014). Los bosques mesófilos suelen presentar menor estrés hídrico y aún así se han documentado eventos masivos de muerte apical en ellos (Bennett et al. 2015). Si bien este género no se encuentra inmediatamente amenazado por condiciones extremas de sequía y no es tan vulnerable por su altura, los sitios más secos como Cerro Pelón podrían eventualmente comenzar a presentar eventos de muerte masiva.

Para poder enfrentar y prevenir estos fenómenos de muerte masiva en árboles es necesario comprender qué está ocurriendo desde una perspectiva hidráulica y cuáles son los factores y variables involucradas de manera que se puedan elaborar estrategias de mitigación y prevención.

## **CONCLUSIONES**

El diámetro de los vasos en el xilema externo escala con la altura de la planta. Hay mucha variación en el eje de las “Y” que podría ser explicada por el tamaño de la hoja pero factores como el clima, específicamente la temperatura, y la densidad de la madera tienen poca o nula influencia en esta variación.

Se esperaba que, en comparación, los vasos de los árboles que habitan zonas frías fueran más angostos que los vasos de las zonas más cálidas. No obstante, no sólo no ocurrió esto, sino que no se puede observar o identificar patrón alguno. La falta de patrón observable, sumado a la poca relevancia de la temperatura en los modelos lineares de efectos mixtos, nos lleva a pensar que el efecto de la temperatura en el ensanchamiento de los vasos es casi nulo. Por lo tanto, es necesario repensar la perspectiva tradicional en la hidráulica de plantas y replantearla con factores como el tamaño de la planta y probablemente el área foliar como variables esenciales.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams H.D., Zeppel M.J.B., Anderegg W.R.L., Hartmann H., Landhäusser S.M., Tissue D.T., Huxman T.E., Hudson P.J., Franz T.E., Allen C.D., Anderegg L.D.L., Barron-Gafford G.A., Beerling D.J., Breshears D.D., Brodrigg T.J., Bugmann H., Cobb R.C., Collins A.D., Dickman L.T., Duan H., Ewers B.E., Galiano L., Galvez D.A., Garcia-Forner N., Gaylord M.L., Germino M.J., Gessler A., Hacke U.G., Hakamada R., Hector A., Jenkins M.W., Kane J.M., Kolb T.E., Law D.J., Lewis J.D., Limousin J.M., Love D.M., Macalady A.K., Martínez-Vilalta J., Mencuccini M., Mitchell P.J., Muss J.D., O'Brien M.J., O'Grady A.P., Pangle R.E., Pinkard E.A., Piper F.I., Plaut J.A., Pockman W.T., Quirk J., Reinhardt K., Ripullone F., Ryan M.G., Sala A., Sevanto S., Sperry J.S., Vargas R., Vennetier M., Way D.A., Xu C., Yepez E.A., McDowell N.G. 2017. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nat. Ecol. Evol.* 1:1285–1291.
- Anderegg W.R.L., Flint A., Huang C.Y., Flint L., Berry J.A., Davis F.W., Sperry J.S., Field C.B. 2015. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nat. Geosci.* 8.
- Anfodillo T., Carraro V., Carrer M., Fior C., Rossi S. 2006. Convergent tapering of xylem conduits in different woody species. *New Phytol.* 169:279–290.
- Anfodillo T., Petit G., Crivellaro A. 2013a. Axial conduit widening in woody species: A still neglected anatomical pattern. *IAWA J.* 34:352–364.
- Anfodillo T., Petit G., Crivellaro A. 2013b. Axial conduit widening in woody species: A still neglected anatomical pattern. *IAWA J.*
- B. Eller C., de V. Barros F., R.L. Bittencourt P., Rowland L., Mencuccini M., S. Oliveira R. 2018. Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. *Plant Cell Environ.* 41.
- Bennett A.C., McDowell N.G., Allen C.D., Anderson-Teixeira K.J. 2015. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. *Nat. Plants.*
- Cai J., Tyree M.T. 2010. The impact of vessel size on vulnerability curves: Data and models

- for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant, Cell Environ.* 33:1059–1069.
- Camarero J.J., Gazol A., Sangüesa-Barreda G., Oliva J., Vicente-Serrano S.M. 2015. To die or not to die: Early warnings of tree dieback in response to a severe drought. *J. Ecol.* 103:44–57.
- Carlquist S. 1984. Vessel Grouping in Dicotyledon Wood: Significance and Relationship to Imperforate Tracheary Elements. *Aliso.* 10:505–525.
- Delzon S., Cochard H. 2014. Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytol.* 203:355–358.
- Donoghue M.J., Edwards E.J. 2014. Biome Shifts and Niche Evolution in Plants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*
- Echeverría A., Anfodillo T., Soriano D., Rosell J.A., Olson M.E. 2019. Constant theoretical conductance via changes in vessel diameter and number with height growth in *Moringa oleifera*. *70:5765–5772.*
- Fahn A. 1990. *Plant anatomy.* Pergamon Press.
- Fajardo A., Martínez-Pérez C., Cervantes-Alcayde M.A., Olson M.E. 2020. Stem length, not climate, controls vessel diameter in two trees species across a sharp precipitation gradient. *New Phytol.* 225:2347–2355.
- Gleason S.M., Blackman C.J., Gleason S.T., McCulloh K.A., Ocheltree T.W., Westoby M. 2018. Vessel scaling in evergreen angiosperm leaves conforms with Murray’s law and area-filling assumptions: implications for plant size, leaf size and cold tolerance. *New Phytol.* 218:1360–1370.
- Greenwood S., Ruiz-Benito P., Martínez-Vilalta J., Lloret F., Kitzberger T., Allen C.D., Fensham R., Laughlin D.C., Kattge J., Bönisch G., Kraft N.J.B., Jump A.S. 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecol. Lett.*
- Hacke U. 2015. *Functional and ecological Xylem anatomy.* .
- Hacke U.G., Spicer R., Schreiber S.G., Plavcová L. 2017. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant Cell Environ.*

- Johnson D.J., Needham J., Xu C., Massoud E.C., Davies S.J., Anderson-Teixeira K.J., Bunyavejchewin S., Chambers J.Q., Chang-Yang C.H., Chiang J.M., Chuyong G.B., Condit R., Cordell S., Fletcher C., Giardina C.P., Giambelluca T.W., Gunatilleke N., Gunatilleke S., Hsieh C.F., Hubbell S., Inman-Narahari F., Kassim A.R., Katabuchi M., Kenfack D., Litton C.M., Lum S., Mohamad M., Nasardin M., Ong P.S., Ostertag R., Sack L., Swenson N.G., Sun I.F., Tan S., Thomas D.W., Thompson J., Umaña M.N., Uriarte M., Valencia R., Yap S., Zimmerman J., McDowell N.G., McMahon S.M. 2018. Climate sensitive size-dependent survival in tropical trees. *Nat. Ecol. Evol.* 2:1436–1442.
- Koch G.W., Stillet S.C., Jennings G.M., Davis S.D. 2004. The limits to tree height. *Nature.* 428:851–854.
- Lechthaler S., Turnbull T.L., Gelmini Y., Pirotti F., Anfodillo T., Adams M.A., Petit G. 2019. A standardization method to disentangle environmental information from axial trends of xylem anatomical traits. *Tree Physiol.* 39:495–502.
- Lindenmayer D.B., Laurance W.F. 2017. The ecology, distribution, conservation and management of large old trees. *Biol. Rev.* 92:1434–1458.
- Liu H., Gleason S.M., Hao G., Hua L., He P., Goldstein G., Ye Q. 2019. Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale. *Sci. Adv.* 5.
- Mauseth J.D. 2014. *Botany : an introduction to plant biology.* Jones & Bartlett Learning.
- McDowell N., Allen C.D., Anderson-Teixeira K., Brando P., Brienen R., Chambers J., Christoffersen B., Davies S., Doughty C., Duque A., Espirito-Santo F., Fisher R., Fontes C.G., Galbraith D., Goodsman D., Grossiord C., Hartmann H., Holm J., Johnson D.J., Kassim A.R., Keller M., Koven C., Kueppers L., Kumagai T., Malhi Y., McMahon S.M., Mencuccini M., Meir P., Moorcroft P., Muller-Landau H.C., Phillips O.L., Powell T., Sierra C.A., Sperry J., Warren J., Xu C., Xu X. 2018. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytol.* 219:851–869.
- Mcdowell N., Mcdowell N., Pockman W.T., Allen C.D., David D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D.G., Yezpe E.A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought : why do some plants survive while others succumb to .

- McDowell N.G., Allen C.D. 2015. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nat. Clim. Chang.* 5:669–672.
- Michaletz S.T., Cheng D., Kerkhoff A.J., Enquist B.J. 2014. Convergence of terrestrial plant production across global climate gradients. *Nature.* 512:39–43.
- Olson M., Rosell J.A., Martínez-Pérez C., León-Gómez C., Fajardo A., Isnard S., Cervantes-Alcayde M.A., Echeverría A., Figueroa-Abundiz V.A., Segovia-Rivas A., Trueba S., Vázquez-Segovia K. 2020. Xylem vessel diameter-shoot length scaling: ecological significance of porosity types and other traits. *Ecol. Monogr.* 0.
- Olson M.E., Anfodillo T., Rosell J.A., Petit G., Crivellaro A., Isnard S., León-Gómez C., Alvarado-Cárdenas L.O., Castorena M. 2014a. Universal hydraulics of the flowering plants: Vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecol. Lett.* 17:988–997.
- Olson M.E., Anfodillo T., Rosell J.A., Petit G., Crivellaro A., Isnard S., León-Gómez C., Alvarado-Cárdenas L.O., Castorena M. 2014b. Universal hydraulics of the flowering plants: Vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecol. Lett.*
- Olson M.E., Rosell J.A. 2013. Vessel diameter-stem diameter scaling across woody angiosperms and the ecological causes of xylem vessel diameter variation. *New Phytol.*
- Olson M.E., Soriano D., Rosell J.A., Anfodillo T., Donoghue M.J., Edwards E.J., León-Gómez C., Dawson T., Julio Camarero Martínez J., Castorena M., Echeverría A., Espinosa C.I., Fajardo A., Gazol A., Isnard S., Lima R.S., Marcati C.R., Méndez-Alonzo R. 2018. Plant height and hydraulic vulnerability to drought and cold. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 115:7551–7556.
- Petit G., Anfodillo T. 2009. Plant physiology in theory and practice: An analysis of the WBE model for vascular plants. *J. Theor. Biol.* 259:1–4.
- Petit G., von Arx G., Kiorapostolou N., Lechthaler S., Prendin A.L., Anfodillo T., Caldeira M.C., Cochard H., Copini P., Crivellaro A., Delzon S., Gebauer R., Gričar J., Grönholm L., Hölttä T., Jyske T., Lavrič M., Lintunen A., Lobo-do-Vale R., Peltoniemi M., Peters



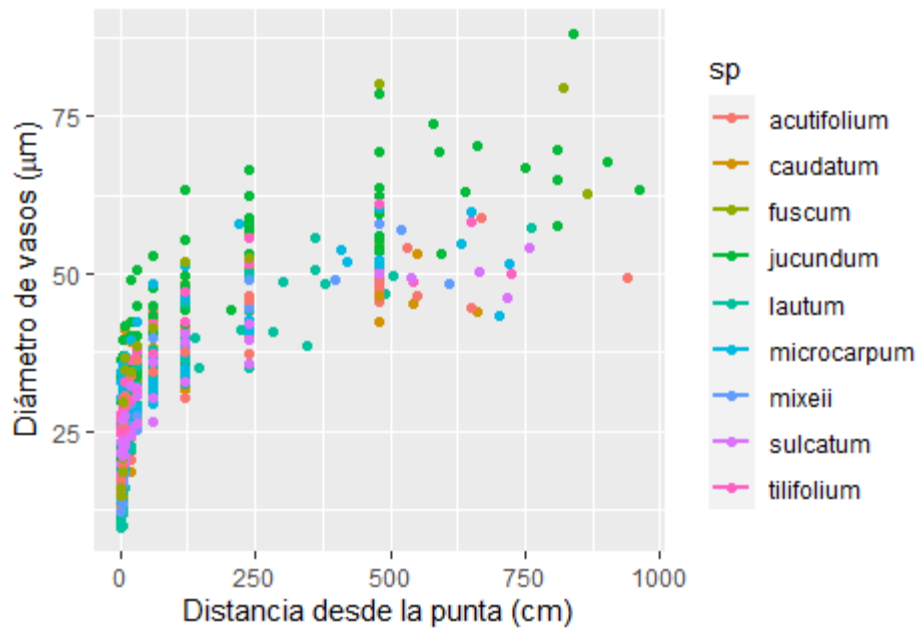
- R.L., Robert E.M.R., Roig Juan S., Senfeldr M., Steppe K., Urban J., Van Camp J., Sterck F. 2018. Tree differences in primary and secondary growth drive convergent scaling in leaf area to sapwood area across Europe. *New Phytol.* 218:1383–1392.
- Pfautsch S., Harbusch M., Wesolowski A., Smith R., Macfarlane C., Tjoelker M.G., Reich P.B., Adams M.A. 2016. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. *Ecol. Lett.*
- Pratt R.B., Jacobsen A.L. 2017. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant Cell Environ.* 40:897–913.
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. .
- Regent Instruments Inc. 2011. WinFOLIA. .
- Rosell J.A., Olson M.E., Anfodillo T. 2017. Scaling of Xylem Vessel Diameter with Plant Size: Causes, Predictions, and Outstanding Questions. *Curr. For. Reports.*
- Rowland L., Da Costa A.C.L., Galbraith D.R., Oliveira R.S., Binks O.J., Oliveira A.A.R., Pullen A.M., Doughty C.E., Metcalfe D.B., Vasconcelos S.S., Ferreira L. V., Malhi Y., Grace J., Mencuccini M., Meir P. 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature.* 528.
- Salas-Morales S.H., Meave J.A., Trejo I. 2015. The relationship of meteorological patterns with changes in floristic richness along a large elevational gradient in a seasonally dry region of southern Mexico. *Int. J. Biometeorol.* 59:1861–1874.
- Savage V.M., Bentley L.P., Enquist B.J., Sperry J.S., Smith D.D., Reich P.B., Von Allmen E.I. 2010. Hydraulic trade-offs and space filling enable better predictions of vascular structure and function in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107:22722–22727.
- Schenk H.J., Steppe K., Jansen S. 2015. Nanobubbles: A new paradigm for air-seeding in xylem. *Trends Plant Sci.* 20:199–205.
- Schmerler S.B., Clement W.L., Beaulieu J.M., Chatelet D.S., Sack L., Donoghue M.J., Edwards E.J. 2012. Evolution of leaf form correlates with tropical-temperate transitions in *Viburnum* (Adoxaceae). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279:3905–3913.
- Soriano D., Echeverría A., Anfodillo T., Rosell J.A., Olson M.E. 2020. Hydraulic traits vary as the result of tip-to-base conduit widening in vascular plants. *J. Exp. Bot.*

- Sperry J.S., Love D.M. 2015. What plant hydraulics can tell us about responses to climate-change droughts. *New Phytol.* 207:14–27.
- Stovall A.E.L., Shugart H.H., Yang X. 2019. Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nat. Commun.* 10:4385.
- Trueba S., Pouteau R., Lens F., Feild T.S., Isnard S., Olson M.E., Delzon S. 2017. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. *Plant Cell Environ.* 40:277–289.
- Tyree M.T., Davis S.D., Cochard H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA J.* 15:335–360.
- Venturas M.D., Sperry J.S., Hacke U.G. 2017. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *J. Integr. Plant Biol.*
- Villarreal-Quintanilla J.Á., Estrada-Castillón A.E. 2014. Revisión taxonómica del género *Viburnum* (Adoxaceae) para México. *Bot. Sci.* 92:493–517.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* (80-. ). 276:122–126.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature.* 400:664–667.
- Wheeler J.K., Sperry J.S., Hacke U.G., Hoang N. 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vessel led plants: A basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell Environ.* 28:800–812.
- Williamson G.B., Wiemann M.C. 2010. Measuring wood specific gravity...correctly. *Am. J. Bot.* 97:519–524.
- Winkworth R.C., Donoghue M.J. 2005. *Viburnum* phylogeny based on combined molecular data: Implications for taxonomy and biogeography. *Am. J. Bot.* 92:653–666.
- Zanne A.E., Tank D.C., Cornwell W.K., Eastman J.M., Smith S.A., Fitzjohn R.G., McGlenn D.J., O’Meara B.C., Moles A.T., Reich P.B., Royer D.L., Soltis D.E., Stevens P.F., Westoby M., Wright I.J., Aarssen L., Bertin R.I., Calaminus A., Govaerts R., Hemmings F., Leishman M.R., Oleksyn J., Soltis P.S., Swenson N.G., Warman L., Beaulieu J.M. 2014. Three keys

to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*. 506:89–92.

Zuur A., Ieno E.N., Smith G.M. 2007. *Analyzing ecological data*. Springer.

## ANEXOS



**Anexo 1.** Correlación entre la distancia desde la punta (cm) y el diámetro de los vasos ( $\mu\text{m}$ ) en escala lineal. Cada color representa una especie diferente.

**Anexo 2.** Pendientes por individuo y su altura total.

Núm. de colecta	Especie	Sitio	Altura total (cm)	Pendiente
14	<i>V. microcarpum</i>	Cerro Pelón	630	0.105
5270	<i>V. tilifolium</i>	Honey	724	0.113
5277	<i>V. caudatum</i>	Pahuatlán	550	0.115
16	<i>V. microcarpum</i>	Cerro Pelón	410	0.119
20	<i>V. sulcatum</i>	Mirador	665	0.136
40	<i>V. jucundum</i>	Mirador	960	0.137
5274	<i>V. microcarpum</i>	Pahuatlán	650	0.139

29	<i>V. lautum</i>	Yashtinin	490	0.141
27	<i>V. jucundum</i>	Yashtinin	660	0.143
22	<i>V. sulcatum</i>	Mirador	715	0.145
5271	<i>V. tilifolium</i>	Honey	648	0.147
36	<i>V. jucundum</i>	Huitepec (arriba)	840	0.149
26	<i>V. jucundum</i>	Yashtinin	590	0.151
38	<i>V. jucundum</i>	Huitepec (medio)	670	0.159
35	<i>V. jucundum</i>	Huitepec (arriba)	810	0.161
31	<i>V. lautum</i>	Yashtinin	345	0.162
32	<i>V. lautum</i>	Teopisca	360	0.163
43	<i>V. jucundum</i>	Huitepec (abajo)	900	0.163
5275	<i>V. microcarpum</i>	Pahuatlán	721	0.163
21	<i>V. sulcatum</i>	Mirador	758	0.168
42	<i>V. jucundum</i>	Huitepec (arriba)	810	0.173
11	<i>V. acutifolium</i>	Sta. María Huitepec	670	0.176
39	<i>V. jucundum</i>	Huitepec (medio)	640	0.176
25	<i>V. acutifolium</i>	Mirador	549	0.177
49	<i>V. lautum</i>	Moxviquil	281	0.179
28	<i>V. jucundum</i>	Yashtinin	750	0.18
15	<i>V. microcarpum</i>	Cerro Pelón	420	0.184
12	<i>V. acutifolium</i>	Sta. María Huitepec	650	0.185
23	<i>V. acutifolium</i>	Mirador	530	0.186
34	<i>V. lautum</i>	Teopisca	760	0.186
24	<i>V. acutifolium</i>	Mirador	480	0.189
5273	<i>V. microcarpum</i>	Pahuatlán	700	0.189
18	<i>V. fuscum</i>	Mirador	675	0.191
30	<i>V. lautum</i>	Yashtinin	360	0.193
9	<i>V. mixeii</i>	Totontepec	610	0.194
5276	<i>V. caudatum</i>	Pahuatlán	660	0.195
45	<i>V. lautum</i>	Huitepec (abajo)	139	0.197
47	<i>V. lautum</i>	Moxviquil	505	0.201
33	<i>V. lautum</i>	Teopisca	302	0.206
5278	<i>V. caudatum</i>	Pahuatlán	541	0.207
44	<i>V. lautum</i>	Huitepec (abajo)	223	0.211
5272	<i>V. tilifolium</i>	Honey	543	0.216
41	<i>V. jucundum</i>	Huitepec (abajo)	655	0.218
10	<i>V. mixeii</i>	Totontepec	520	0.22
13	<i>V. acutifolium</i>	Sta. María Huitepec	940	0.222
46	<i>V. lautum</i>	Huitepec (abajo)	144	0.242
8	<i>V. mixeii</i>	Totontepec	398	0.245
17	<i>V. fuscum</i>	Mirador	821	0.245
19	<i>V. fuscum</i>	Mirador	863	0.26
48	<i>V. lautum</i>	Moxviquil	380	0.294

## Anexo 2. Listado de modelos.

Número	Variables explicativas	Modelo	Método	AIC
1	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \log_{10}(\text{ls}) * \text{dens}$	GLS	REML	-1539.03
2	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \log_{10}(\text{ls}) * \text{dens} \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2008.41
3	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \log_{10}(\text{ls}) * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2198.21
4	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \log_{10}(\text{ls}) * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2278.27
5	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2286.61
6	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2287.77
7	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \log_{10}(\text{ls}) + \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) * \log_{10}(\text{ls}) * \text{temp} + \log_{10}(\text{dtip}) * \log_{10}(\text{ls}) * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2282.04
8	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \log_{10}(\text{ls}) + \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) * \log_{10}(\text{ls}) * \text{temp} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2285.91
9	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \log_{10}(\text{ls}) + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2289.71
10	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \log_{10}(\text{ls}) + \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) * \log_{10}(\text{ls}) * \text{temp} + \log_{10}(\text{dtip}) + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2282.04
11	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) + \text{temp} + \log_{10}(\text{ls}) + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2262.07
12	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) + \text{temp} + \log_{10}(\text{ls}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2030.43
13	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} * \log_{10}(\text{ls}) * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2278.27
14	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2281.54
15	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) + \text{sp} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2239.55
16	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{sp} \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2198.97
17	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \log_{10}(\text{ls})$	GLS	REML	-1567.65
18	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \log_{10}(\text{ls}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2070.43
19	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \log_{10}(\text{ls}) + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2267.57
20	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \log_{10}(\text{ls}) + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2294.01
21	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) + \log_{10}(\text{ls}) + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2294.25
22	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{dens}$	GLS	REML	-1422.54
23	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{dens} \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2039.12
24	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2273.79
25	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2293.63

26	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) + \text{dens} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2294.40
27	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp}$	GLS	REML	-1408.09
28	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2026.91
29	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	REML	-2258.82
30	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) * \text{temp} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2291.70
31	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) + \text{temp} + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2293.63
32	$\log_{10}(\text{vd}) \sim \log_{10}(\text{dtip}) + \log_{10}(\text{dtip}) \mid (\text{sp} \mid \text{num})$	lme	ML	-2295.62

---