

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO



LICENCIATURA EN ECOLOGÍA

Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad
Morelia

Resistencia a la sequía en distintas especies de árboles
del género *Quercus* en México.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
LICENCIADA EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A:

ALEJANDRA VILLASEÑOR VILLANUEVA

DIRECTOR DE TESIS: DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO, 2020



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.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

LICENCIATURA EN ECOLOGÍA

Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad
Morelia

Resistencia a la sequía en distintas especies de árboles
del género *Quercus* en México.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
LICENCIADA EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A:

ALEJANDRA VILLASEÑOR VILLANUEVA

DIRECTOR DE TESIS: DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO, 2020



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA
SECRETARÍA GENERAL
SERVICIOS ESCOLARES

MTRA. IVONNE RAMÍREZ WENCE
DIRECTORA
DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
PRESENTE

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión ordinaria 01** del **H. Consejo Técnico** de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia celebrada el día **28 de enero del 2020**, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para la presentación del Trabajo Profesional del alumno (a) **Alejandra Villaseñor Villanueva** de la Licenciatura en Ecología, con número de cuenta **415073082** con la tesis titulada: "Resistencia a la sequía en distintas especies de árboles del género *Quercus* en México", bajo la dirección como **tutor** del Dr. Fernando Pineda García.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

Presidente:	Dr. Antonio González Rodríguez
Vocal:	Dr. Erick de la Barrera Montppellier
Secretario:	Dr. Fernando Pineda García
Suplente 1:	Dr. Rafael Aguilar Romero
Suplente 2:	Mtro. Gonzalo Contreras Negrete

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Morelia, Michoacán a, 31 de enero del 2020.



DR. VÍCTOR HUGO ANAYA MUÑOZ
SECRETARIO GENERAL

Agradecimientos institucionales

Quiero agradecer a Dirección General de Asuntos de Personal Académico (DGAPA) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) que financió el proyecto que se convirtió en mi tesis de Licenciatura (Numero de Proyecto: IA203418 y IA204916).

También quiero agradecer a mi asesor de tesis, el Dr. Fernando Pineda-García, quien consiguió el financiamiento del proyecto, planeó el desarrollo experimental en campo y básicamente hizo posible el proyecto. Quisiera agradecer a Dr. Rafael Aguilar Romero, así como al Dr. Jesús Llanderal Mendoza y al Dr. Víctor Rocha por el apoyo técnico brindado tanto en campo como en el laboratorio. Asimismo, agradezco a todos los miembros permanentes y flotantes del laboratorio de ecología funcional de la ENES Morelia, por la ayuda en campo ya que sola nunca hubiera conseguido terminar el muestreo antes del amanecer. De igual manera, quiero agradecer a todos mis profesores de la licenciatura, por formarme como ecóloga ya que gracias a ellos pude llegar a este punto; por todas las clases, las salidas a campo, los proyectos y las correcciones. También quiero agradecer a todos los investigadores que construyeron la carrera, especialmente al Dr. Ken Oyama y a todos los que escribieron el plan de estudios.

Agradezco a la Ing. Ericka Delgado Bernal, así como a la Secretaría de Medio Ambiente y Ordenamiento Territorial del Estado de Guanajuato, por darnos todas las facilidades para trabajar en el Área Natural Protegida “Cuenca de la Esperanza”.

Asimismo, agradezco a los miembros del jurado, al Dr. Antonio Gonzáles, al Dr. Erick de La Barrera, al Dr. Rafael Aguilar y al M.C. Gonzalo Negrete por sus comentarios y sugerencias tan pertinentes, gracias a estos se logró concretar un manuscrito final con una alta calidad.

Agradecimientos personales.

Quiero agradecer principalmente a mis padres pues confiaron en mí decisión de que estudiar Ecología era mi sueño. Siempre me apoyaron tanto económica como emocionalmente. Ahora con esta tesis me convierto en la tercera generación de egresados de la UNAM en mi familia.

A mis hermanas, que estuvieron orgullosas de mí. A mis amigos de Jiquilpan que siempre estuvieron felices de que lo que estudio es mi pasión, aunque les costaba entender lo que hacía. A todos mis compañeros de generación, que, más que solo un grupo nos convertimos en familia, con cada práctica de campo, cada trabajo en equipo cada final de final de semestre, nos unimos y apoyamos más. Y, aunque los siete somos diferentes en gustos, tanto académicos como personales, siempre pudimos apoyarnos para poder terminar juntos la carrera. Y sé que a todos y cada uno de ellos les espera un camino lleno de éxito. A mis amigos matemáticos qué, aunque nuestras áreas son distintas, ambos aprendimos unos de otros, yo de cosas matemáticas sumamente abstractas y ellos sobre síndromes de polinización y elección de pareja, entre otros datos biológicos. Por todas esas salidas a la montaña, cáscaras de básquet, cenas que terminaron en filosofía e historia de la ciencia. Y por todos y cada uno de esos momentos que vivimos juntos.

Ser la primera generación de la Licenciatura en Ecología en la UNAM estuvo llena de retos, pero también de satisfacciones, porque si bien existieron materias, salidas a campo, prácticas en laboratorio que no salieron perfectas por ser la primera vez que se ejecutaban, tuvimos la oportunidad de retroalimentar y así ayudar a hacer crecer y consolidar este proyecto tan bonito. Me siento privilegiada de haber sido parte de esta carrera y de esta generación, seguiré trabajando para consolidarme como investigadora y apoyar en la formación de más ecólogos en México.

Índice

Agradecimientos institucionales.....	3
Agradecimientos personales.....	4
Resumen	6
Abstract.....	8
Introducción.....	10
Preguntas de investigación	14
Hipótesis	14
Objetivo general	14
Objetivos específicos	14
Materiales y métodos	16
<i>Sitio de estudio</i>	<i>16</i>
<i>Especies de estudio</i>	<i>16</i>
<i>Curvas presión-volumen</i>	<i>18</i>
<i>Análisis estadísticos</i>	<i>20</i>
Resultados	24
Discusión	34
Conclusión.....	39
Referencias	40
Anexos	47

Resumen

En general, se ha predicho que los bosques templados bajo las condiciones de cambio climático se verán significativamente afectados por variación en la precipitación y la temperatura. Las especies del género *Quercus* son típicas en bosques templados, aunque en México existen comunidades de especies de este género que se distribuyen en sitios semiáridos. Un ejemplo de esto es la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato, que es un sitio semiárido, con un marcado patrón de estacionalidad en la precipitación, y en el que alrededor de 14 especies del género *Quercus* se distribuyen a lo largo de gradientes de disponibilidad de agua en el suelo. Esto sugiere que las especies del género presentan distintas estrategias de uso de agua y de resistencia a la sequía.

El objetivo de este estudio fue analizar y comparar las relaciones hídricas en diez especies del género *Quercus* (cinco de la sección *Quercus* y cinco de la sección *Lobatae*) que cohabitan en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. Para esto, se construyeron curvas presión-volumen para cuantificar seis atributos relacionados con la resistencia a la sequía en hojas de las distintas especies i.e. potencial hídrico al punto de pérdida de turgor y capacitancia a turgor completo. Asimismo, se determinó si estos atributos estaban conservados, para esto se realizaron las pruebas de K de Blomberg y λ de Pagel. Por otra parte, se exploró la relación que existe entre atributos que determinan la tolerancia a la sequía y atributos de escape, esto a través de correlaciones pareadas y de un análisis de componentes principales. En general, el análisis mostró para el conjunto de los seis atributos una baja señal filogenética para el conjunto de los seis atributos, lo que sugiere que estos no están conservados. Además, se encontró una alta diferenciación de los seis atributos entre las diez especies.

Al explorar las correlaciones entre pares de atributos, se encontró que las especies que pierden el turgor a potenciales hídricos más negativos también tienen un potencial osmótico a turgencias completa más negativo, sugiriendo una mayor capacidad de acumulación de osmólitos. Además, las especies con paredes celulares más elásticas tienen una alta capacidad del almacenar agua en sus tejidos, mientras que las especies con paredes celulares poco elásticas y un punto de pérdida de turgencia poco negativo, mantienen agua en sus células al punto de pérdida de turgencia como una estrategia de retención de agua. A su vez, se encontró que las especies se diferencian a lo largo de dos ejes funcionales; un eje que describe la disyuntiva entre una alta capacidad de almacenar agua en los tejidos (*Q. jonesii*, *Q. laurina* de la sección *Lobatae* y *Q. potosina* de la sección *Quercus*) vs tener paredes celulares rígidas y un alto contenido de agua relativo al punto de pérdida de turgor (*Q. obtusata* y *Q. rugosa* ambas de la sección *Quercus*); por otra parte, el segundo eje está definido por la tolerancia a la sequía, a través del ajuste osmótico (*Q. castanea*, *Q. eduardi*, *Q. mexicana* de la sección *Lobatae* y *Q. desertícola* de la sección *Quercus*) vs no ajuste osmótico (*Q. jonesii*, *Q. laurina*, *Q. potosina*, *Q. rugosa* y *Q. resinosa*). Estos resultados sugieren que las especies de este sitio tienen distintos atributos de uso del agua, lo que les permite evitar la competencia y hacerle frente a la sequía.

Abstract.

In general, it has been predicted that temperate forests under climate change conditions will be affected by variation and temperature. *Quercus* genus species are typical in temperate forests, although in Mexico there are communities of species of this genus that are distributed in semi-arid sites. An example of this is the Sierra de Santa Rosa, Guanajuato, which is a semi-arid site, with a marked pattern of seasonality in precipitation, and in which around 14 species of the *Quercus* genus are distributed along gradients of availability of water in the ground. This means that the species of the genus present different strategies of water use and resistance to drought.

The objective of this study was to analyze and compare the water relations in ten species of the *Quercus* genus (five from the *Quercus* section and five from the *Lobatae* section) that cohabit in the Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. For this, pressure-volume curves were constructed to quantify six attributes related to drought resistance in leaves of the different species, that is, water potential to the turgor loss point and full turgor capacitance. In the same way, it was determined if these attributes were preserved, for this we use the test K of Blomberg and λ of Pagel. On the other hand, the relationship between the attributes that determine drought tolerance and escape attributes was explored, this through paired correlations and an analysis of principal components. In general, the analysis selected for the set of the six attributes a low phylogenetic signal for the set of the six attributes, which suggest they are not preserved. In addition, there is a high differentiation of the six attributes among the ten species.

When we explore the correlations between pairs of attributes, we discover that the species that have to more negative water potentials at turgor loss point have also an osmotic potential at more negative complete turgencies, this suggesting a greater capacity for

accumulation of osmolytes. In addition, species with more elastic cell walls have a high capacity to load water in their tissues, while species with cell walls are not very elastic and have a low negative water potential at turgor loss point, they have water in their cells to the point of loss of turgidity as a water retention strategy. In turn, it is found that the species differ along two functional axes; an axis that describes the dilemma between a high capacity for water storage in tissues (*Q. jonesii*, *Q. laurina* of the *Lobatae* section and *Q. potosina* of the *Quercus* section) vs having rigid cell walls and a high relative water content to the turgor loss point (*Q. obtusata* and *Q. rugosa* both from the *Quercus* section); on the other hand, the second axis is defined by drought tolerance and osmotic adjustment (*Q. castanea*, *Q. eduardi*, *Q. mexicana* from the *Lobatae* section and *Q. deserticola* from the *Quercus* section) vs no osmotic adjustment (*Q. jonesii*, *Q. laurina*, *Q. potosina*, *Q. rugosa* and *Q. resinosa*).

These results show that the species of this site have different attributes of water use, which allows them to avoid competition and drought challenges.

Introducción

El cambio climático tiene un efecto considerable en la dinámica de los bosques (Musselman y Fox, 1991; Allen et al. 2010; Mátyás y Sun, 2014). En los últimos años, se han intensificado los impactos negativos del cambio climático en árboles (Sturrock et al. 2011), exponiendo a los bosques a condiciones cada vez más estresantes, tales como el aumento de la temperatura y la disminución de la precipitación (La Porta et al. 2008). En particular, se ha observado una asociación entre el aumento de la temperatura y el cambio en la precipitación con la mortalidad de árboles en diferentes ecosistemas (Allen et al. 2010). Se dice que la principal causa de estas muertes se debe a la sensibilidad de las especies a la desecación del suelo. La muerte de árboles modifica el flujo de carbono, pues todo el carbono que estaba almacenado en estos regresa a la atmósfera vía la combustión de la materia vegetal, lo que aumenta las concentraciones de CO₂ y otras moléculas que promueven el incremento en la temperatura (Cox et al. 2000; Bonan, 2008). Bajo este escenario ambiental es relevante explorar la resistencia de las especies ante la sequía para determinar su vulnerabilidad (Cox et al. 2000; Bonan, 2008).

Las plantas que viven en áreas en las que se experimenta estrés hídrico provocado por la limitación del agua exhiben una serie de características morfológicas y fisiológicas, que les permiten sobrevivir bajo estas condiciones (Nilsen y Orcutt, 1996). Este conjunto de mecanismos puede ser dividido en dos grandes estrategias: evitar o tolerar la desecación (Kramer 1983; Nilsen y Orcutt, 1996; Tyree et al. 2003). Las especies que pertenecen al primer grupo, las que evitan, mantienen un estatus hídrico constante aun en periodos con limitación de agua, mediante atributos que les permiten incrementar la capacidad de absorción de agua o reducir su pérdida. Algunos ejemplos de esta estrategia son: un sistema

radical a mayor profundidad del suelo, almacenamiento de agua en hojas, tallos y raíces, entre otros. En particular, el almacenaje de agua se logra teniendo una alta capacitancia en los tejidos, y con paredes celulares muy elásticas. Con esto las plantas pueden utilizar el agua almacenada al momento de experimentar déficit hídrico, lo que les permite evitar exponer sus tejidos a la sequía (Nobel y Jordan 1983, Lamont y Lamont 2000, Sack et al. 2003). Otra manera de evitar la sequía es mediante una reducción parcial o total de las hojas (hábito caducifolio) (Tyree et al. 2003).

Por otro lado, la tolerancia a la desecación involucra características que le permiten a la planta seguir funcionando a pesar de niveles altos de sequía en el suelo y de déficit hídrico en sus tejidos (Turner, 1986; Tyree et al. 2003; Lenz et al. 2006; Bartlett et al. 2012). Se ha descrito que los árboles adaptados a la sequía cuando se encuentran bajo déficit hídrico pueden sintetizar y acumular osmólitos que ayudan en el ajuste del potencial hídrico (lo que reduce el punto de pérdida de turgor), permitiendo que el agua se mueva hacia las células, manteniendo así la turgencia y aumentando la tolerancia del tejido al bajo potencial hídrico del suelo (Hinckley et al. 1983; Saxena et al. 2011; Bartlett et al. 2012).

En México se predice que como consecuencia del cambio climático global se presentará un incremento en las temperaturas y el patrón de precipitación en general se modificará fuertemente (Villers y Trejo, 1998). Esta alteración del clima provocará que se incremente la aridez en algunas regiones del país (Villers-Ruíz y Trejo-Vázquez, 1998; Gómez-Díaz y Monterroso, 2012). Se ha estimado que las comunidades vegetales más vulnerables serán aquellas donde el clima templado predomina, ya que presentarán una pérdida considerable de su superficie actual asociada a este cambio en el clima (Villers-Ruíz y Trejo-Vázquez, 1998). En particular, bajo modelos conservadores de cambio climático, basados únicamente en la distribución de las especies, se predice que las especies de árboles

de comunidades templadas presentarán una reducción de su distribución actual de hasta un 50% (Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007). Se ha predicho que las especies del género *Quercus*, un grupo muy diverso y con gran cantidad de endemismos en el país, será uno de los más vulnerables, mostrando una reducción en su distribución de entre 7 – 48% (Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007). Por otra parte, los encinos tienen una amplia distribución y no están restringidos sólo a ambientes templados. Por ejemplo *Q. oleoides* se ubica cerca del nivel del mar mientras que especies como *Q. frutex* y *Q. laurina* se distribuyen hasta los 3000 msnm (Hélaridot, 1987-2020; Arizaga, 2009; de Beaulie y Lamant 2010). Adicionalmente, se sabe que, para un grupo de especies de encinos del centro de México, existe variación en su tolerancia al estrés hídrico, (como la tolerancia a la formación de embolismos) la cual se relaciona con su distribución a lo largo de gradientes de aridez a nivel de paisaje (Aguilar-Romero et al. 2017).

Por otra parte, existen comunidades de encinos con una alta riqueza de especies (Nixon, 1993; Valencia, 2004); dentro de estas comunidades se ha detectado que existe una distribución diferencial de las especies a lo largo de gradientes locales (Zacarias-Eslava et al., 2011; Fallon y Cavender-Bares, 2018; Mota-Gutiérrez et al. 2019). En el centro de México en una región semi-árida con un marcado patrón en la estacionalidad de la precipitación, específicamente en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato, se ha registrado que confluyen alrededor de 14 especies de encinos, y la evidencia sobre la estructuración de las comunidades señala que tienen una distribución diferencial a lo largo de gradientes hídricos locales (Martínez-Cruz et al. 2009). En particular, en la zona se han reportado distritos arreglos de las especies de encinos de ambas secciones, por ejemplo *Quercus jonesii* se distribuye en un gradiente altitudinal de entre los 2000 – 2600 msnm y se encuentra de manera monoespecífica en las laderas rocosas. También se reportaron asociaciones entre *Q.*

laurina con *Q. rugosa*, *Q. potosina* con *Q. castanea* y *Q. potosina* con *Q. eduardi* (Martínez-Cruz et al. 2009). Por tal motivo, se espera que las especies difieran en el uso del agua y la resistencia a la sequía y qué esto pudiera explicar su distribución a lo largo de gradientes hídricos locales.

Preguntas de investigación

¿Los atributos de resistencia a la sequía están conservados entre las diez especies del género *Quercus* en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato?

¿Las diez especies difieren en su resistencia a la sequía?

¿Cómo están relacionados entre sí los atributos para evitar y para tolerar la sequía?

Hipótesis

Debido a que existen gradientes de disponibilidad hídrica en el suelo en la Sierra de Santa Rosa, las especies de *Quercus* que ahí cohabitan expresarán distintas formas de resistencia a la sequía.

Objetivo general

Determinar si existe variación en la resistencia a la sequía entre diez especies de *Quercus* de la Sierra de Santa Rosa.

Objetivos específicos

1. Identificar si los atributos de uso del agua se encuentran conservados.
2. Determinar si el contenido de agua a saturación varía entre las distintas especies de encino de la Sierra de Santa Rosa Guanajuato.
3. Cuantificar si el potencial hídrico de pérdida de turgor de los tejidos varía entre las distintas especies de encino de la Sierra de Santa Rosa Guanajuato.
4. Cuantificar si el potencial osmótico a turgencia completa de los tejidos varía entre las distintas especies de encino de la Sierra de Santa Rosa Guanajuato.
5. Determinar si el módulo de elasticidad varía entre las distintas especies de encino de la Sierra de Santa Rosa Guanajuato.

6. Analizar si el contenido relativo de agua al punto de pérdida de turgor varía entre las distintas especies de encino de la Sierra de Santa Rosa Guanajuato.
7. Estimar sí la capacitancia de los tejidos varía entre las distintas especies de encino de la Sierra de Santa Rosa
8. Explorar la relación que existe entre los distintos parámetros relacionados con la resistencia a la sequía.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El estudio se realizó en el Área Natural Protegida “Cuenca de la Esperanza” que pertenece a la Sierra de Santa Rosa en el estado de Guanajuato, este lugar se encuentra a 5 km al norte de la ciudad de Guanajuato (IEEG, 1998). El tipo de vegetación que predomina es el bosque de encino (*Quercus* spp.), en asociación con madroño (*Arbutus* sp), aile (*Alnus* sp), jarilla (*Senecio* sp), uña de gato (*Mimosa* sp) y pingüica (*Arctostaphylos pungens*) (IEEG, 1998).

Presenta una temperatura media de 18.7°C, máxima promedio de 26.2°C y mínima de 11.3°C. La precipitación anual promedio es de 800 mm, y se presenta de mayo a octubre. En primavera las temperaturas máximas oscilan entre 22°C y 30°C siendo mayo el mes más cálido, las temperaturas mínimas oscilan entre 7 y 14°C siendo enero el mes más frío. Los eventos de precipitación oscilan entre los 8 y 180 mm, y el mes más lluvioso es julio sin presencia de canícula (Cartografía, INEGI). En el área existen tres tipos de suelos de acuerdo con la clasificación convencional de suelos para México de la FAO-UNESCO, luvisol, litosol y faozem. Los suelos de esta zona tienen una textura migajosa-arcillosa, buen drenaje y profundidades medias de 30 a 50 cm (IEEG, 1998). En la región se han registrado alrededor de 14 especies diferentes de encinos (Martínez-Cruz et al. 2009).

Especies de estudio

En el presente estudio, se trabajó con diez especies de encinos que coexisten en la Sierra de Santa Rosa, cinco pertenecen a la sección *Lobatae* y otras cinco de la sección *Quercus*, y presentan diferencias en su hábito foliar (dos especies son perennifolias y el resto caducifolias) (Tabla 1). La estimación de atributos relacionados con la resistencia a la sequía se hizo en ocho individuos de cada una de las especies.

Las especies se encontraban dispuestas en el espacio a manera de manchones monoespecíficos. Elegimos árboles adultos y saludables que fueran fáciles de identificar en los muestreos nocturnos. A cada individuo se le puso una pequeña marca en la base del tallo con el nombre de la especie y el número de individuo que le corresponde para mantener su ubicación, además se realizó un croquis con la ubicación de cada uno con número y especie, también se tomaron las coordenadas geográficas con un GPS de cada árbol.

Tabla 1. Lista de las 10 especies de encinos con las que se trabajó en el presente estudio. En la tabla se muestra la sección a la que pertenece cada una de las especies además de su fenología de las hojas, este último dato se extrajo de Beaulie y Lamant (2010).

Sección	Especie	Fenología de las hojas
<i>Lobatae</i>	<i>Q. castanea</i>	Caducifolio
<i>Lobatae</i>	<i>Q. jonesii</i>	Caducifolio
<i>Lobatae</i>	<i>Q. eduardi</i>	Caducifolio
<i>Lobatae</i>	<i>Q. laurina</i>	Perennifolio
<i>Lobatae</i>	<i>Q. mexicana</i>	Caducifolio
<i>Quercus</i>	<i>Q. deserticola</i>	Caducifolio
<i>Quercus</i>	<i>Q. obtusata</i>	Caducifolio
<i>Quercus</i>	<i>Q. potosina</i>	Caducifolio
<i>Quercus</i>	<i>Q. resinosa</i>	Caducifolio
<i>Quercus</i>	<i>Q. rugosa</i>	Perennifolio

Curvas presión-volumen

Para la elaboración de las curvas de presión volumen (PV), durante el pico de la temporada de lluvias se colectó una ramilla por individuo (ocho individuos por especie). Se puso particular atención para que las ramillas colectadas fueran último año de crecimiento, expuestas al sol, que tuvieran con hojas completamente desarrolladas, y sin señales de herbívora. La colecta se hizo antes del amanecer, alrededor de las 3 am, en el mes de agosto del 2018. Después de cortar la ramilla, inmediatamente se metió a una bolsa hermética que contenía una toallita húmeda, posteriormente se saturó de CO₂ para evitar al máximo la transpiración y fue transportada en hielera al laboratorio. En el laboratorio, las ramillas se dejaron secar al aire siguiendo el método de bench drying technique (Sack y Pasquet-Kok et al. 2011). A lo largo de este proceso, se mide su potencial hídrico con una cámara de presión (PMS Inc.), su peso en gramos con una balanza analítica (OHAUS). Inicialmente, se tomó el peso y el potencial hídrico de las ocho ramas por especie en completo estado de hidratación, es decir, recién colectadas. Posteriormente, se fueron dejando secar en un sitio con entrada de aire durante cinco minutos hasta alcanzar un siguiente nivel de deshidratación.

Transcurrido ese tiempo, las mediciones comenzaron de nuevo, este procedimiento se repitió progresivamente hasta que las ramillas alcanzaron un potencial hídrico de ± -3 MPa (Meinzer et al. 2014).

Los valores cuantificados (peso y potencial hídrico) se utilizaron para crear curvas PV, las cuales permiten calcular parámetros relacionados con resistencia a la sequía de las plantas. El cálculo de los parámetros se logró siguiendo el protocolo y hoja de cálculo hecha por Sack y Pasquet-Kok (2011). En principio, se calculó el potencial osmótico a turgencia

completa (π_{ft}); este parámetro es un indicador de la cantidad de solutos contenidos en la célula cuando está en turgor completo (completo estado de hidratación); un menor valor (más negativo) indica más concentración de solutos en las células de las hojas (Lambers et al. 2008). Así mismo, se calculó el potencial hídrico al punto de pérdida de turgencia ($\Psi_{t_{lp}}$) (Lambers et al. 2008). De la curva también se obtuvo el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de la turgencia ($RWC_{t_{lp}}$), este se refiere al contenido de agua relativo simplástico en el punto de pérdida de turgencia, valores por debajo del 75% provocan deficiencias metabólicas (Barlett et al. 2012). Se calculó el módulo de elasticidad en turgencia completa (ϵ), con este se puede estimar la rigidez de la pared celular. Una mayor elasticidad de las paredes celulares se expresa como un valor bajo del módulo de elasticidad.

Así mismo, se calculó el contenido de agua a saturación (SWC) y la capacitancia absoluta por área foliar (C_{ft^*}), este último es una medida de la masa de agua contenida en un tejido u órgano a hidratación completa ponderada por el área foliar (Koide et al. 2000; Sack et al. 2003).

Análisis estadísticos

Debido a que las especies no representan puntos de análisis independientes, se análisis basados en métodos comparados para controlar el efecto del grado de parentesco que las especies comparten. Por lo tanto, se utilizó la filogenia generada para los encinos de América (Hipp et al. 2017), la cual fue construida a partir de secuenciación de ADN asociada a sitios de restricción (RAD-seq), en ésta se encuentran representadas todas las especies del presente estudio excepto *Q. jonesii*. Para explorar la diferenciación de las especies controlando por el grado de parentesco, de dicha filogenia se extrajeron las 9 especies del presente estudio con la función *drop.tip* del paquete *ape* del software (R Project (Fig. 1)).

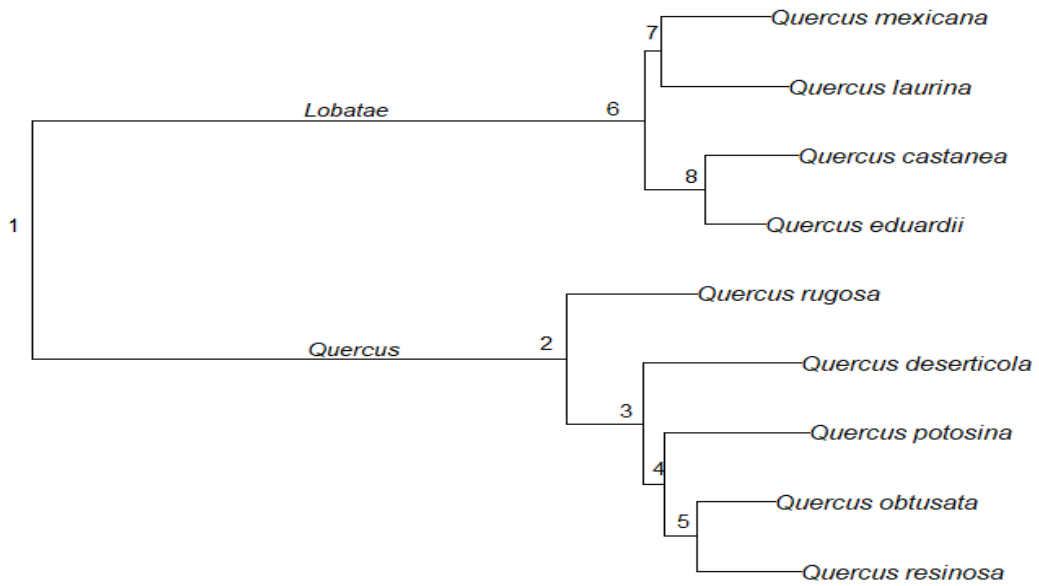


Figura 1.-Filogenia de nueve de las 10 especies del estudio, los números representan los nodos, extraída de Hipp et al. (2017).

Para explorar si existen diferencias entre las especies de encinos en los atributos evaluados se siguieron dos acercamientos. En primer lugar, para las nueve especies representadas en la filogenia se calculó el valor promedio para cada uno de los seis atributos y se exploró si existía señal filogenética a través de la lambda (λ) de Pagel y la K de Blomberg (Pagel, 1999; Blomberg et al. 2003). Tanto para la λ de Pagel como para la K de Blomberg, valores cercanos o por encima de 1 quiere decir que existe señal filogenética alta (Pagel, 1999; Freckleton et al. 2002). La lambda (λ) es un parámetro de escala para las correlaciones entre especies, en relación con la correlación esperada bajo la evolución browniana (Pagel, 1999). Mientras que la K de Blomberg es una relación escalada de la varianza entre especies sobre la varianza de contrastes (la última de las cuales será baja si la señal filogenética es alta) (Blomberg et al. 2003). La λ tiene una escala natural que va de cero (sin correlación entre especies) a 1.0 (correlación entre especies igual a la esperada por un modelo browniano) (Pagel, 1999). La λ en sí no es una correlación, sino un factor de escala para una correlación, por lo que $\lambda > 1.0$ es teóricamente posible. La K es una relación de varianza, y se reescala dividiendo por la expectativa de movimiento browniano. Esto le da la propiedad de tener un valor esperado de 1.0 bajo la evolución browniana (Blomberg et al. 2003). Para estimar λ y K se utilizó el paquete phytools del software R Project. En el segundo enfoque la exploración de las diferencias entre las especies se realizó a través de un ANOVA anidada, anidando especie dentro de sección (Bleiweiss y Kirsch, 1993). En particular, se anidaron cinco especies dentro cada una de las dos secciones; *Quercus* y *Lobatae* (Tabla 1).

Por otra parte, la exploración de la relación entre los atributos se hizo a través de correlaciones pareadas y de análisis de multivariados. En ambos casos se exploró mediante el uso de Contrastes Independientes de la Filogenia (PICs) (Felsenstein, 1985; Felsenstein,

1985b) y utilizando a cada especie como un punto independiente de análisis. Los contrastes se construyeron utilizando la función *pic* del paquete *ape* del software R Project. Las relaciones entre pares de atributos se hicieron para el caso de PICs con regresiones lineales ajustando la ordenada de origen en cero y para el caso donde se usó cada especie como un punto independiente de análisis se utilizaron correlaciones simples de Pearson. Por otra parte, para explorar la relación entre el conjunto de atributos se hicieron dos análisis de componentes principales (PCA) uno utilizando PICs y el otro utilizando cada especie como un punto independiente de análisis.

Resultados

Tanto la K de Blomberg como la λ de Pagel arrojaron una señal filogenética débil para todos los atributos ($K < 0.41$ y $\lambda = 0.6.61^{E-05}$, respectivamente) (Tabla 2).

Tabla 2. λ de Pagel y Blomberg K para cada atributo. Atributos: SWC: Contenido saturado de agua; π_{ft} : potencial osmótico en la turgencia total; $\Psi_{t/p}$: potencial hídrico al punto de pérdida de turgor; $RWC_{t/p}$: contenido de agua relativo al punto de pérdida de turgor; ε : módulo de elasticidad; C_{ft*} : capacitancia absoluta a turgor completo por área foliar.

Atributo	K Blomberg	λ Pagel
SWC	0.34	6.61^{E-05}
π_{ft}	0.32	6.61^{E-05}
$\Psi_{t/p}$	0.41	6.61^{E-05}
$RWC_{t/p}$	0.29	6.61^{E-05}
ε	0.38	6.61^{E-05}
C_{ft*}	0.27	6.61^{E-05}

Por otra parte, el ANOVA anidado mostró que de los seis rasgos analizados cuatro difieren significativamente a nivel de la especie y de la sección. Sin embargo, para los cuatro casos la sección explicó un porcentaje de la variación muy bajo ($< 6\%$) y para los seis atributos el factor especie explicó arriba del 35% (Tabla 3). Por otro lado, a nivel de especie los seis atributos resultaron ser diferentes significativamente (Tabla 3). En particular, las especies *Q. castanea*, *Q. eduardi* y *Q. deserticola* fueron las especies con valores de $\Psi_{t/p}$ más negativos; las dos primeras pertenecen a la sección *Lobatae* y la última de la sección *Quercus*

(Fig. 2 y 3a). Mientras que la especie *Q. jonesii*, seguida de *Q. eduardi*, *Q. laurina*, *Q. deserticola*, *Q. potosina* y *Q. resinosa* tuvieron valores de ϵ menores, es decir, paredes más elásticas. Por el contrario, *Q. rugosa* fue la especie con paredes menos elásticas del estudio (Fig. 2 y 3b). Por otra parte, *Q. castanea* de la sección *Lobatae*, y *Q. obtusata* y *Q. rugosa* de la sección *Quercus* presentaron el mayor contenido de agua relativo al punto de pérdida de turgor (Fig. 2 y 3c). La especie que tuvo mayor capacitancia ponderada por el área foliar fue *Q. jonesii* seguida de *Q. potosina*; mientras que la especie con valores más bajos de este atributo fue *Q. resinosa* seguida de *Q. castanea* y *Q. obtusata* (Fig. 2 y 3d).

Tabla 3. ANOVA anidada que explora la diferenciación en seis atributos funcionales entre 10 especies de encinos. Las diferencias se exploraron anidando especies dentro de las dos secciones: *Lobatae* y *Quercus*. En la tabla se muestra el valor del estadístico (F), la proporción de varianza que explica cada factor (r^2) y la probabilidad de cada factor (p). Atributos funcionales: SWC: Contenido saturado de agua; π_{ft} : potencial osmótico en la turgencia total; Ψ_{tlp} : potencial hídrico al punto de pérdida de turgor; RWC_{tlp} : contenido de agua relativo al punto de pérdida de turgor; ε : módulo de elasticidad; C_{ft*} : capacitancia absoluta a turgor completo por área foliar. Los valores en negritas representan diferencias significativas

Atributo	Factor	F	r^2	p
SWC	Sección	0.03	<0.01	0.87
	Especie	4.53	0.35	0.0002
π_{ft}	Sección	0.24	<0.01	0.63
	Especie	5.95	0.41	<.0001
Ψ_{tlp}	Sección	7.31	0.05	0.01
	Especie	9.16	0.49	<.0001
RWC_{tlp}	Sección	7.33	0.05	0.01
	Especie	9.08	0.49	<.0001
ε	Sección	9.06	0.06	0.004
	Especie	8.25	0.46	<.0001
C_{ft*}	Sección	10.15	0.06	0.002
	Especie	10.57	0.51	<.0001

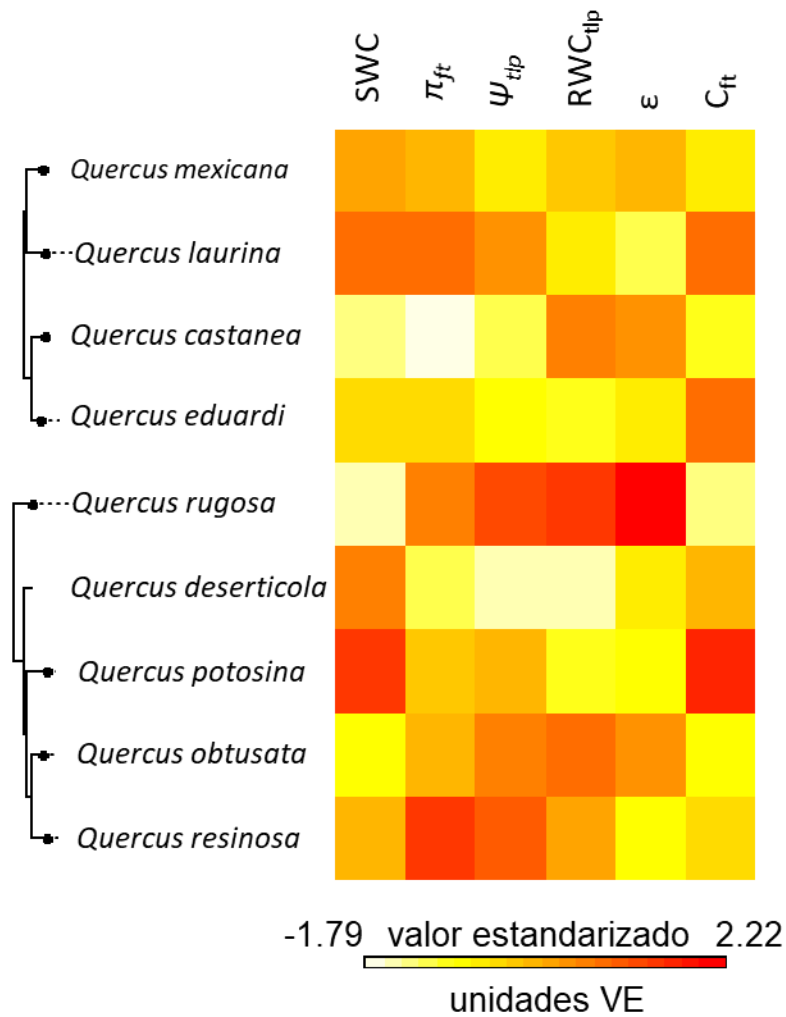


Figura 2. Mapa de calor que muestra los valores estandarizados de los seis atributos para las nueve especies de encinos. Colores más claros indican valores más bajos de los atributos y colores más rojos indican valores más altos de los atributos.

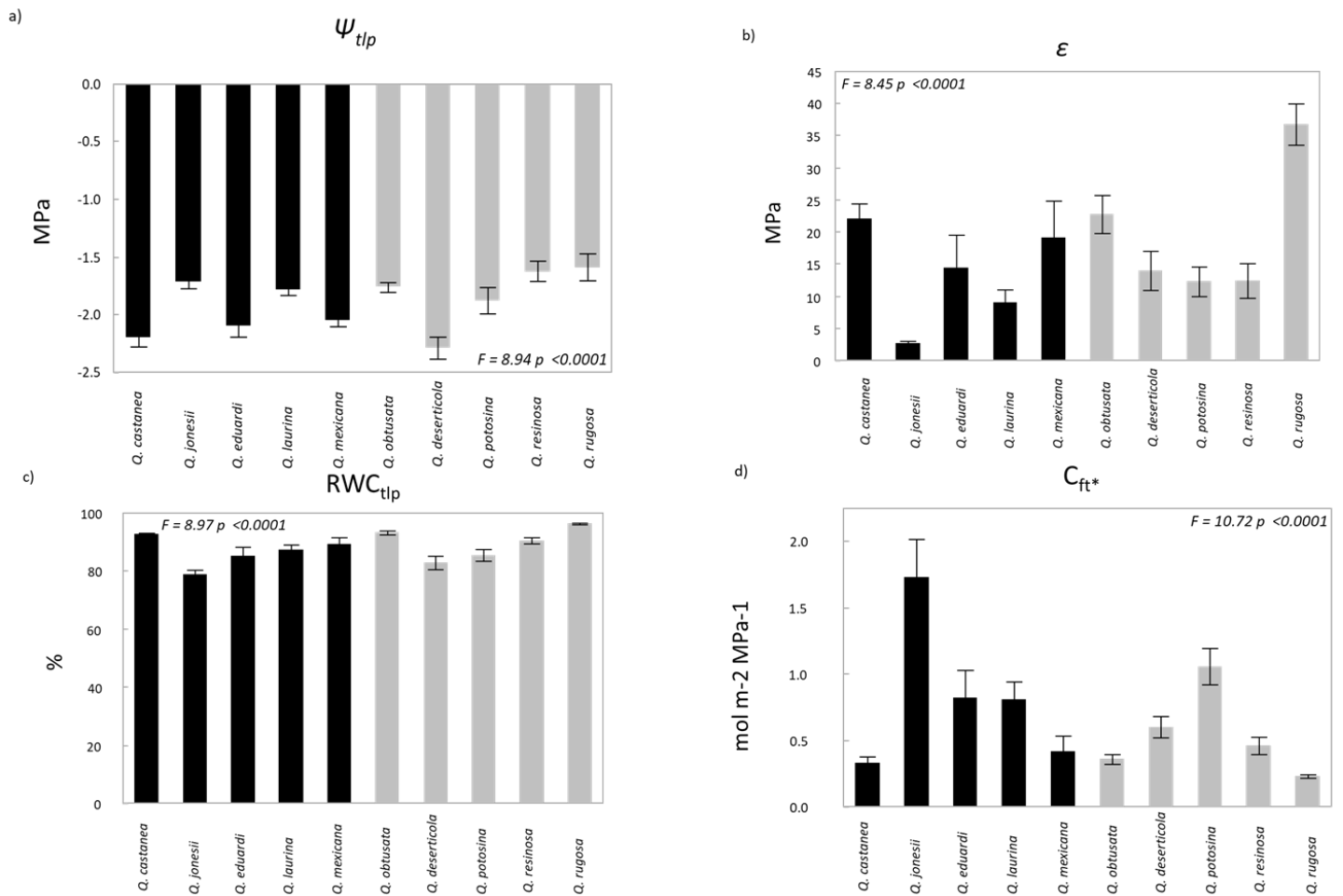


Figura 3.-Diferenciación funcional entre diez especies de encinos muestreadas en la Cuenca de la Esperanza, Guanajuato, México; a) Potencial hídrico al punto de pérdida de turgor (Ψ_{tlp}); b) Módulo de elasticidad (ϵ); c) Contenido de agua relativo al punto de pérdida de turgor (RWC_{tlp}); d) Capacitancia absoluta a turgor completo por área foliar (C_{ft}^*); En la figura se muestran los valores F y p resultantes del ANOVA anidado (especies anidadas dentro de la sección). Las barras grises indican especies de la sección *Quercus* y barras negras representan especies de la sección *Lobatae*.

Los resultados de las correlaciones simples usando el valor promedio de los atributos y las correlaciones con los PICs arrojaron los mismos resultados. Tanto para las correlaciones simples usando a cada especie como un punto independiente de análisis como con los PICs, se encontraron las mismas siete correlaciones significativas entre pares de atributos (Tabla 4). El SWC se correlacionó negativamente con el RWC_{tlp} y ϵ ; las especies con una mayor capacidad de almacenar agua en sus tejidos tienen paredes celulares más elásticas y cuando pierden el turgor tienen un bajo contenido relativo de agua en sus tejidos (Tabla 4; Fig 4 a y b). Así mismo, las especies que tienen un mayor contenido relativo de agua en sus tejidos cuando pierden el turgor tienen una baja capacitancia y paredes más rígidas (Tabla 4; Fig 4 c y d). Por otra parte, las especies que pierden el turgor a potenciales hídricos más negativos también tienen un potencial osmótico a turgor completo más negativo (Tabla 4; Fig 4 e).

Tabla 4. Correlación entre atributos usando contrastes independientes de la filogenia (PICs) y a cada especie como un punto de análisis. Por arriba de la diagonal se muestra el valor de probabilidad y el coeficiente de correlación para los PICs, y por debajo de la diagonal los correspondiente para las correlaciones de Pearson. Para los PICs se calcularon los valores de cada atributo para cada nodo de la filogenia de las nueve especies. Atributos: SWC: contenido de agua a saturación; π_{ft} : potencial osmótico en la turgencia total; Ψ_{tlp} potencial hídrico al punto de pérdida de turgor; RWC_{tlp} : contenido de agua relativo al punto de pérdida de turgor; ε : módulo de elasticidad; C_{ft}^* capacitancia absoluta a turgor completo por área foliar. Los valores en negritas representan valores significativos.

	SWC		π_{ft}		Ψ_{tlp}		RWC_{tlp}		ε		C_{ft}^*	
	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>
SWC			0.48	-0.06	0.81	-0.13	0.007	0.62	0.003	0.69	0.005	0.64
π_{ft}	0.40	0.30			0.005	0.65	1.00	0.14	0.53	-0.08	0.65	-0.11
Ψ_{tlp}	0.93	-0.03	0.009	0.77			0.23	0.08	0.75	-0.13	0.89	-0.14
RWC_{tlp}	0.01	-0.74	0.38	-0.32	0.46	0.27			0.009	0.59	0.006	0.64
ε	0.005	-0.80	0.24	-0.41	0.82	0.08	0.002	0.86			0.02	0.51
C_{ft}^*	0.04	0.65	0.07	0.59	0.73	0.13	0.001	-0.87	0.006	-0.79		

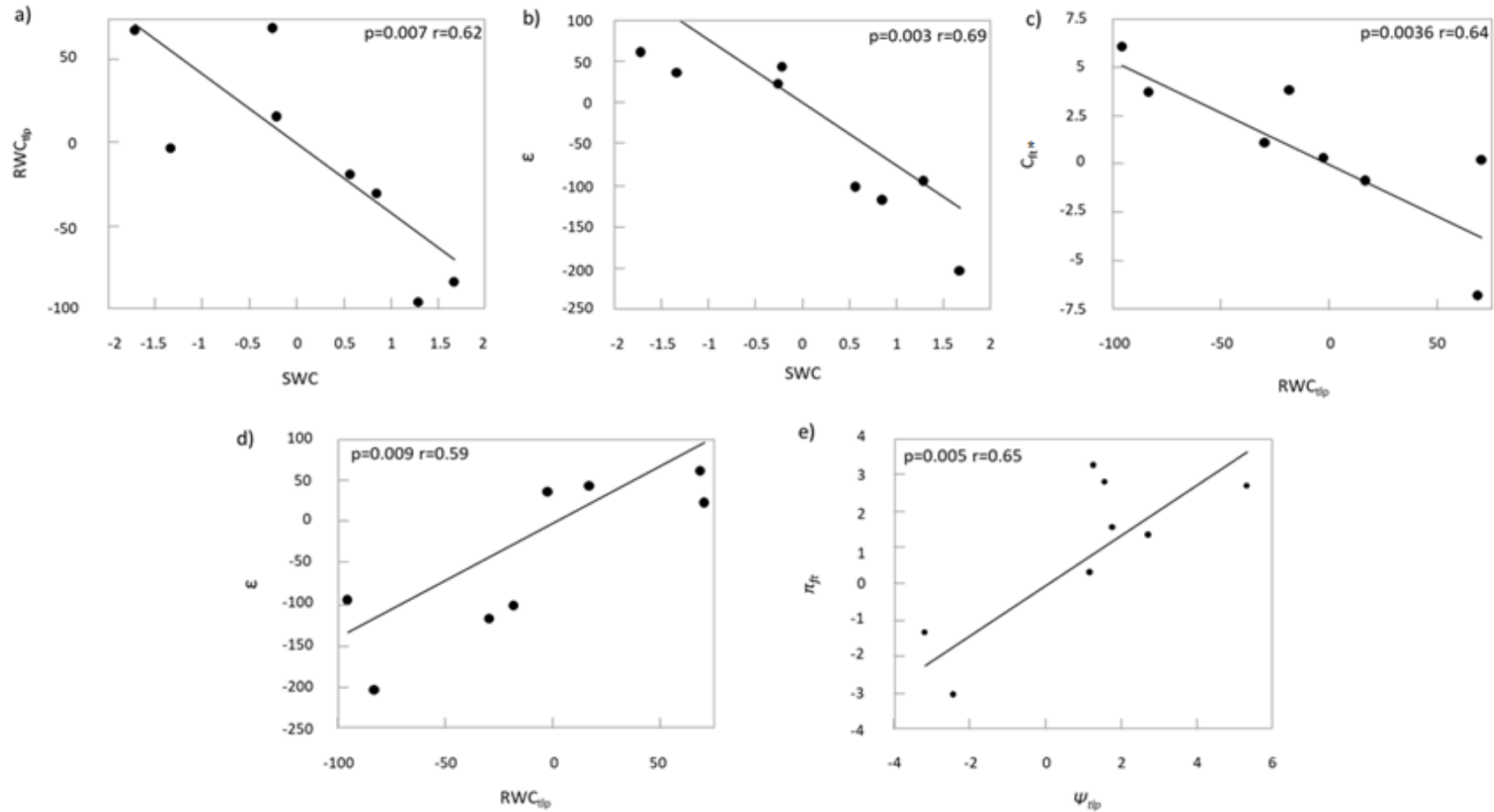


Figura 4. Regresión lineal entre pares de atributos usando PICs. En el gráfico se muestra el valor de la correlación y de probabilidad. π_{fr} : potencial osmótico en la turgencia total; ψ_{tp} : potencial hídrico al punto de pérdida de turgor; RWC_{tp} : contenido de agua relativo al punto de pérdida de turgor; ε módulo de elasticidad; C_{ft}^* : capacitancia absoluta a turgor completo por área foliar.

En general, dos análisis de componentes principales, uno con el valor promedio de los atributos para cada especie y otro con el valor de los PICs para cada nodo, arrojaron el mismo patrón, y sus dos primeros componentes explicaron un gran porcentaje de la variación (~ 90%) (Fig. 5a y b). En el análisis usando los contrastes independientes de la filogenia, los dos primeros componentes explicaron un total del 90.9% de la variación. El primer componente explicó el 60.2% de la variación; especies con una mayor capacidad de almacenamiento de agua en sus tejidos (valores altos de C_{ft*} y SWC) se encuentran en el lado positivo del componente, y especies con paredes rígidas y que mantienen mayor agua cuando ocurre la pérdida de turgor (valores altos de RWC_{tlp} y ϵ) se ubican en la parte negativa del eje (Fig. 5 a, Anexo 1). El segundo eje se definió por el potencial osmótico a turgor completo y por el punto de pérdida de turgor (π_{ft} y Ψ_{tlp} , respectivamente); especies que tienen un potencial osmótico a turgor completo más negativo y que pierden el turgor a potenciales hídricos más negativos se encuentran en la parte positiva del eje (Fig. 5 a, Anexo 1).

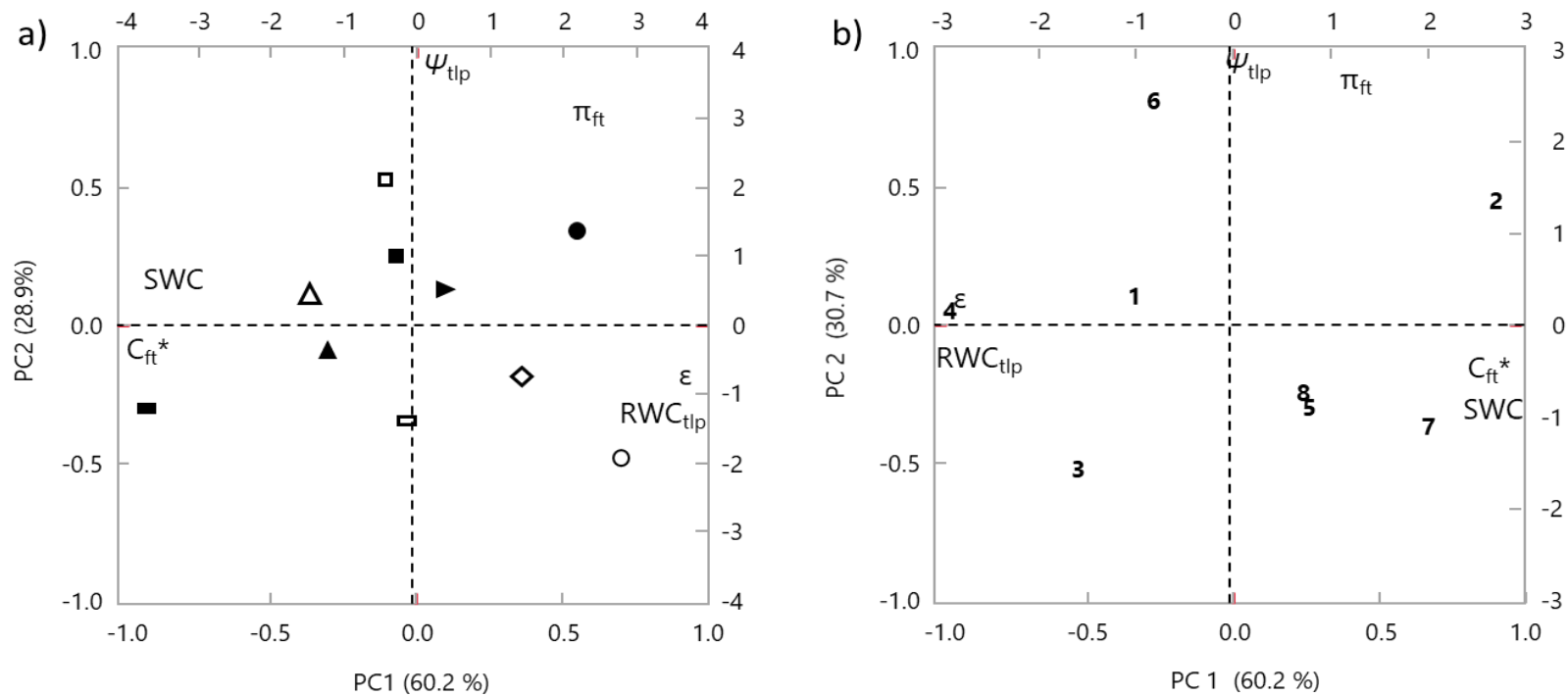


Figura 5. Análisis de componentes principales realizado con los valores de los promedios de cada atributo para cada especie (a) y con los contrastes independientes de la filogenia (PICs) (b). Para la figura a) los símbolos abiertos representan a las especies de la sección *Quercus* y los símbolos negros son especies que pertenecen a la sección *Lobatae*. Símbolos: ● = *Quercus castanea*, ■ = *Quercus jonesii*, □ = *Quercus deserticola*, ■ = *Quercus eduardi*, ▲ = *Quercus laurina*, ► = *Quercus mexicana*, ◇ = *Quercus obtusata*, △ = *Quercus potosina*, ▣ = *Quercus resinosa*, ○ = *Quercus rugosa*. Para la figura b) los números representan los nodos internos de la filogenia. Atributos: $\Psi_{t_{lp}}$: potencial hídrico al punto de pérdida de turgor; $RWC_{t_{lp}}$ contenido de agua relativo al punto de pérdida de turgor; ϵ : módulo de elasticidad; C_{ft}^* : capacitancia absoluta a turgor completo por área foliar; SWC: contenido de agua a saturación.

Discusión

En el presente estudio se encontró una marcada diferenciación en las relaciones hídricas de las hojas entre las diez especies del género *Quercus*. En particular, se detectó una baja señal filogenética en el conjunto de los seis caracteres, lo que sugiere un bajo nivel de conservación de estos atributos entre las especies. Así mismo, se detectaron dos ejes funcionales que guían la diferenciación del conjunto de especies. Por un lado, se establece un eje que describe la disyuntiva entre una alta capacidad de almacenar agua en los tejidos vs tener paredes celulares rígidas; por otra parte, el segundo eje está definido por la tolerancia a la sequía, a través del ajuste osmótico vs no ajuste osmótico. En general, estos hallazgos sugieren que las especies podrían estar segregándose en su nicho hídrico, facilitando su coexistencia a escala local.

De manera interesante, en este conjunto de diez especies de encinos se detectó una baja señal filogenética y una alta diferenciación en los atributos evaluados. Al evaluar, a qué nivel taxonómico ocurre la mayor diferenciación se detectó que fue a nivel de la especie, y no de la sección. En particular, se encontró especies de las dos secciones con valores altos para el mismo atributo, por ejemplo, las especies con paredes menos elásticas resultaron ser *Q. castanea* y *Q. rugosa*, la primera de la sección *Lobatae* y la segunda de la sección *Quercus*. Además, se detectó que las relaciones hídricas de cada especie parecen estar determinadas por el ambiente en el que se distribuyen, por ejemplo, *Q. jonesii*, *Q. castanea*, *Q. laurina* y *Q. rugosa* se distribuyen en zonas más húmedas dentro de la localidad (datos sin publicar) y resultaron tener poca tolerancia a la sequía (Figura 5). Por otro lado, *Q. eduardi*, *Q. deserticola* y *Q. mexicana*, que se distribuyen en los sitios menos húmedos (datos sin publicar) presentaron atributos de tolerancia a la sequía.

Por otro lado, los resultados de estudios previos realizados en las islas del cielo al suroeste de Arizona en Estados Unidos contrastan con los del presente estudio. En dicho estudio trabajaron con seis especies (*Q. hypoleucoides* y *Q. emoryi* de la sección *Lobatae* y *Q. rugosa*, *Q. grisea*, *Q. arizonica* y *Q. gambelii* de la sección *Quercus*) y encontraron baja diferenciación en los mismos atributos evaluados en el presente estudio (Fallon y Cavender-Bares, 2018). Esto sugiere que para las especies mexicanas existe una mayor labilidad de estos atributos, lo que indica una respuesta a presiones de selección ambiental, como gradientes de humedad (Aguilar-Romero et al. 2016; Hipp et al. 2017; Cavender-Bares, 2019).

Por otra parte, de acuerdo con los resultados del PCA se detectaron dos ejes funcionales (Figura 5, Anexo 1). Por un lado, está el eje de una alta capacitancia vs paredes rígidas y baja capacidad de almacenar agua y, por el otro, está el eje de tener mayor tolerancia a la sequía, vía pérdida de turgor a potenciales hídricos más negativos y potencial osmótico a turgor completo más negativo vs menor tolerancia (Figura 5 a, Anexo 1).

La estrategia de evitar la sequía se define como la capacidad de la planta para mantener un alto nivel de agua o la hidratación celular a pesar de la sequía en el suelo. Mediante este mecanismo, la planta evita el estrés porque sus funciones están relativamente poco expuestas y comprometidas, ya que mantiene la hidratación de los tejidos (Bartlett et al. 2012). En particular, el primer eje funcional está definido por altos valores de C_{ft}^* y SWC las cuales son una medida del almacenamiento de agua disponible en el tejido de la hoja y bajos valores del módulo de elasticidad. Se ha descrito que, aunque el agua almacenada en las hojas representa sólo una pequeña fracción de la transpiración diaria, puede desempeñar un papel importante para amortiguar el cambio del potencial hídrico de la hoja a medida que fluctúa la tasa de transpiración y el suministro de agua de la raíz (Hao et al. 2008), lo cual les

permite a las plantas evitar la sequía (Borchert y Pockman, 2005; Kawai et al. 2019). Por otra parte, el módulo de elasticidad determina la capacidad de las células de las hojas de aumentar o disminuir su volumen hasta alcanzar un punto de saturación o el punto de pérdida de turgencia, valores bajos de ϵ indican que las especies tienen células con paredes más elásticas, las cuales pueden almacenar el agua producto de la recarga que ocurre durante la noche y pierden gradualmente durante el día debido a la transpiración de la hoja manteniendo la turgencia de las células (Lambers et al. 2008). Por lo tanto, estos tres atributos son considerados como atributos de escape a la sequía, los cuales resultaron estar fuertemente correlacionados entre sí ($C_{fit} \sim SWC$, $r= 0.64$ y $p= 0.005$; $C_{fit} \sim \epsilon$, $r=-0.51$ y $p= 0.02$; $\epsilon \sim SWC$, $r= 0.69$ y $p= 0.003$). En el presente estudio, *Q. jonesii*, *Q. laurina* y *Q. potosina* presentaron la mayor capacitancia y elasticidad en sus paredes celulares. Cabe señalar que este conjunto de especies presenta tanto el hábito caducifolio como el perennifolio, además pertenecen tanto a la sección *Lobatae* como de la sección *Quercus*.

El otro extremo de este primer eje estuvo definido por valores altos de ϵ , es decir, paredes rígidas lo cual también estuvo relacionado con valores altos de contenido de agua relativo cuando ocurre la pérdida de turgor ($RWC_{t\text{lp}}$) (Figura 5). Se ha propuesto que, en condiciones de sequía, es menos riesgoso para la planta mantener porcentajes altos de $RWC_{t\text{lp}}$ para prevenir contracciones peligrosas de la pared celular (Bartlett et al 2012); además tener paredes poco elásticas permite un cerrado estomático rápido, impidiendo que la hoja llegue a valores peligrosos de $RWC_{t\text{lp}}$ (Bartlett et al 2012). Por lo tanto, esto sugiere que las plantas también pueden conservar agua. En el presente estudio, *Q. rugosa* y *Q. obtusata* presentaron esta estrategia. Adicionalmente, como se mencionó anteriormente, el $RWC_{t\text{lp}}$ se define como el contenido de agua del tejido al punto de pérdida de turgor, en relación con el contenido total hidratación. Se considera que niveles menores del 75% de $RWC_{t\text{lp}}$ resultan dañinos para

la planta pues se asocian con deficiencias metabólicas, tales como la disminución en el potencial de asimilación de CO₂ pues en este punto se comienza a inhibir la producción de ATP y RuBP (Lawlor y Cornic, 2002; Bartlett et al. 2012). En el caso de las especies de *Quercus* en la Sierra de Santa Rosa Guanajuato, ninguna pasó este umbral; *Q. jonesii* (sección *Lobatae*) fue la especie que mantenía menor porcentaje de RWC_{tlp} (78%) y *Q. rugosa* (sección *Quercus*) la que mantenía un mayor porcentaje (96%). La primera especie tiene un módulo de elasticidad bajo, lo que puede que le permita a la célula contraerse y perder agua sin modificar el Ψ_{tlp} ni el π_{ft} (Bartlett et al. 2012; Savi et al. 2017), mientras que la segunda evita la sequía manteniendo un mayor porcentaje de agua celular, pues está más expuesta a sufrir daños en la pared celular por su falta de elasticidad (Bartlett et al. 2012).

En el segundo eje, el de tolerancia, está definido por el Ψ_{tlp} y el π_{ft} , exhibiendo una fuerte correlación, entre las dos variables ($r= 0.65$ $p= 0.005$). Por un lado, se ha descrito que los árboles bajo déficit hídrico pueden sintetizar y acumular osmólitos que ayudan en el ajuste del potencial hídrico, permitiendo que el agua se mueva hacia las células, manteniendo así el potencial de turgencia y aumentando la tolerancia del tejido al bajo potencial hídrico del suelo (Hinckley et al. 1983; Saxena et al. 2011; Bartlett et al. 2012). A su vez, se ha reportado que las plantas que pueden alcanzar valores muy negativos de Ψ_{tlp} se encuentran adaptadas a la sequía (Figueroa et al. 2010; Bartlett et al. 2012; Savi et al. 2017). Las plantas pueden lograr esto gracias al ajuste osmótico, que les permite mantener la conductancia estomática, la conductancia hidráulica, el intercambio de gases fotosintéticos y el crecimiento a pesar de tener un Ψ_{tlp} y un potencial hídrico del suelo muy negativo (Lenz et al. 2006; Meinzer et al. 2014; Fu et al. 2012; Bartlett et al. 2012; Savi et al. 2017). En este eje se encuentran las especies *Q. deserticola*, *Q. eduardi*, *Q. castanea* y *Q. mexicana*, todas caducifolias. La primera pertenece a la sección *Quercus* y las siguientes tres a la sección *Lobatae*.

Por otro lado, *Q. resinosa* resultó no ser una especie tolerante, ya que no presentó un Ψ_{tp} bajo. Es posible que esta especie presente algún otro mecanismo a nivel de otro órgano para resistir la sequía, por ejemplo, un sistema radicular más profundo (Yamauchi et al. 1996; Gowda et al. 2011).

En resumen, podemos decir que la coexistencia de múltiples especies de encinos, en la Cuenca de la Esperanza, Guanajuato, parece estar explicada por la divergencia en estrategias de uso del agua que les permite evitar la competencia y así coexistir en una misma localidad.

Conclusión.

En nuestro estudio pudimos corroborar que para las especies de la Cuenca de la Esperanza los atributos de uso del agua a nivel de hoja no están conservados pues presentan una baja señal filogenética. Además, el resultado del ANOVA anidado señala que la sección explica muy poca de la variación, mientras que la especie explica más de 35% para todos los atributos. Este resultado indica que las especies le hacen frente a la sequía y la competencia gracias a que tienen distintos atributos de uso del agua.

Además, se encontró una alta correlación entre los atributos, es decir, que las especies no sólo tienen un atributo de uso del agua que les permite hacerle frente a la sequía si no que estos se complementan.

Asimismo, las especies se distribuyen a lo largo de dos ejes funcionales; escape (*Q. jonesii*, *Q. laurina* y *Q. potosina*) y tolerancia (*Q. eduardi*, *Q. mexicana* y *Q. desertícola*), el primero definido por la capacidad de almacenar y/o retener agua y el segundo por la capacidad de acumular sustancias osmóticamente activas que le permitan a las especies seguir fijando carbono a potenciales hídricos de la hoja muy negativos.

Estos resultados indican la importancia de estudios donde evalúen la estrategia fisiológica para entender el funcionamiento de las especies ante eventos climáticos como la sequía y especialmente en grupos tan diversos como el género *Quercus*.

Es importante realizar más estudios que describan el comportamiento de especies del género ante la sequía utilizando diferentes atributos como la tasa de asimilación de nutrientes, densidad de la madera etc., para así tener un panorama más amplio del desempeño de estas especies ante la sequía.

Referencias

- Aguilar-Romero, R., Pineda-Garcia, F., Paz, H., González-Rodríguez, A., y Oyama, K. (2017). Differentiation in the water-use strategies among oak species from central Mexico. *Tree physiology*, 37(7), 915-925.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., ... Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660 - 684. Descargado de <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S037811270900615X> (Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate) doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Arizaga, S. (2009). Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. Instituto Nacional de Ecología.
- Bartlett, M. K., Scoffoni, C., y Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5), 393-405.
- Bleiweiss, R., y Kirsch, J. A. (1993). Experimental analysis of variance for DNA hybridization: II. Precision. *Journal of molecular evolution*, 37(5), 514-524.
- Blomberg, S. P., Garland Jr, T., y Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717-745.
- Borchert, R., y Pockman, W. T. (2005). Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology*, 25(4), 457-466.7
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *science*, 320(5882), 1444–1449.

- Cavender-Bares, J. (2019). Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (*Quercus*), a model clade for integrating ecology and evolution. *New Phytologist*, 221(2), 669-692.
- Chirino, E., Vilagrosa, A., Hernández, E. I., Matos, A., y Vallejo, V. R. (2008). Effects of a deep container on morpho-functional characteristics and root colonization in *Quercus suber* L. seedlings for reforestation in Mediterranean climate. *Forest Ecology and Management*, 256(4), 779-785.
- Cox, P. M., Betts, R. A., Jones, C. D., Spall, S. A., y Totterdell, I. J. (2000). Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 408(6809), 184.
- de Beaulieu, A. L. H., y Lamant, T. (2010). *Guide illustré des chênes*. Edilens.
- Dean, J. F., Middelburg, J. J., Röckmann, T., Aerts, R., Blauw, L. G., Egger, M., ... y Slomp, C. P. (2018). Methane feedbacks to the global climate system in a warmer world. *Reviews of Geophysics*, 56(1), 207-250.
- Fallon, B., y Cavender-Bares, J. (2018). Leaf-level trade-offs between drought avoidance and desiccation recovery drive elevation stratification in arid oaks. *Ecosphere*, 9(3), e02149.
- FAO-Unesco, I. S. R. I. C. (1990). *Mapa Mundial de suelos, Leyenda Revisada. Informe sobre recursos mundiales de suelos*, 60.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783-791.
- Felsenstein, J. (1985b). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- Figueroa, J. A., Cabrera, H. M., Queirolo, C., y Hinojosa, L. F. (2010). Variability of water relations and photosynthesis in *Eucryphia cordifolia*

- Cav.(Cunoniaceae) over the range of its latitudinal and altitudinal distribution in Chile. *Tree physiology*, 30(5), 574-585.
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H., y Pagel, M. (2002). Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist*, 160(6), 712-726.
- Fu, P. L., Jiang, Y. J., Wang, A. Y., Brodribb, T. J., Zhang, J. L., Zhu, S. D., y Cao, K. F. (2012). Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany*, 110(1), 189-199.
- Gómez-Mendoza, L. y Arriaga, L. (2007). Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biology*, 21(6), 1545-1555.
- Gómez Díaz, J. D., & Monterroso, A. I. (2012). Caracterización del Índice de Aridez en México usando dos alternativas de estimación de la Evapotranspiración Potencial y escenarios de Cambio Climático. *Publicaciones de la Asociación Española de Climatología. Serie A*; 8.
- Gowda, VR, Henry, A., Yamauchi, A., Shashidhar, HE y Serraj, R. (2011). Biología de la raíz y mejora genética para evitar la sequía en el arroz. *Investigación de cultivos de campo*, 122 (1), 1-13.
- Hao, G. Y., Hoffmann, W. A., Scholz, F. G., Bucci, S. J., Meinzer, F. C., Franco, A. C., ... y Goldstein, G. (2008). Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. *Oecologia*, 155(3), 405-415.
- Hinckley, T. M., Duhme, F., Hinckley, A. R., y Richter, H. (1983). Drought relations of shrub species: assessment of the mechanisms of drought resistance. *Oecologia*, 59(2-3), 344-350.

- Hipp, A. L., Manos, P. S., González-Rodríguez, A., Hahn, M., Kaproth, M., McVay, J. D., ... y Cavender-Bares, J. (2018). Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist*, 217(1), 439-452.
- IEEG. Programa de manejo “Reserva de conservación, Cuenca La Esperanza”. Guanajuato, México: Instituto Estatal de Ecología de Guanajuato, 1998.
- Hélandot J.L. (1987-2020). Oaks of the world. <http://oaks.of.the.world.free.fr/>
- Kawai, K., Saito, H., Kajino, H., Nakai, W., Nakamura, R., Sato, K., y Okada, N. (2019). Leaf water relations and structural traits of four temperate woody species occurring in serpentine and non-serpentine soil. *Ecological Research*, 34(4), 485-496.
- Koide R.T., Robichaux R.H., Morse S.R. y Smith C.M. (2000) Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. In: *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation* (eds R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, y P.W. Rundel), pp. 161-183.
- Lambers, H., Chapin, F. S., y Pons, T. L. (2008). Photosynthesis. En *Plant physiological ecology* (pp. 11–99). Springer.
- La Porta, N., Capretti, P., Thomsen, I. M., Kasanen, R., Hietala, A. M., y Von Weissenberg, K. (2008). Forest pathogens with higher damage potential due to climate change in Europe. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 30(2), 177-195.
- Lamont, B. B., y Lamont, H. C. (2000). Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence. *Physiologia Plantarum*, 110(1), 64-71.

- Lenz, T. I., Wright, I. J., y Westoby, M. (2006). Interrelations among pressure–volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiologia Plantarum*, 127(3), 423-433.
- Martínez-Cruz, J., Téllez Valdés, O., y Ibarra-Manríquez, G. (2009). Estructura de los encinares de la sierra de Santa Rosa, Guanajuato, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 80(1), 145-156.
- Mátyás, C., y Sun, G. (2014). Forests in a water limited world under climate change. *Environmental Research Letters*, 9(8), 085001.
- Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Marias, D. E., McCulloh, K. A., y Sevanto, S. (2014). Dynamics of leaf water relations components in co-occurring iso-and anisohydric conifer species. *Plant, Cell y Environment*, 37(11), 2577-2586.
- Mota-Guerrero (2015) Vulnerabilidad del xilema a la formación de embolismos en dos especies del género *Quercus* (Fagaceae) Tesis de pregrado, Facultad de Biología, UMSNH, Morelia, México.
- Mota-Gutiérrez, D., Arreola-González, G., Aguilar-Romero, R., Paz, H., Cavender-Bares, J., Oyama, K., ... y Pineda-García, F. (2019). 0078Seasonal variation in native hydraulic conductivity between two deciduous oak species. *Journal of Plant Ecology*.
- Musselman, R. C., y Fox, D. G. (1991). A review of the role of temperate forests in the global co2 balance. *Journal of the Air y Waste Management Association*, 41(6), 798-807.
Descargado de [https:// doi.org/10.1080/10473289.1991.10466876](https://doi.org/10.1080/10473289.1991.10466876) doi: 10.1080/10473289 .1991.10466876.
- Nixon, KC (1993). Clasificación infragenérica de *Quercus* (Fagaceae) y tipificación de nombres seccionales. En *Annales des sciences forestières* (Vol. 50, No. Suplemento, pp. 25s-34s). Ciencias EDP.

- Nobel, P. S., y Jordan, P. W. (1983). Transpiration stream of desert species: resistances and capacitances for a C3, a C4, and a CAM plant. *Journal of Experimental Botany*, 34(10), 1379-1391.
- Pagel, M. (1999). The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic biology*, 48(3),
- Sack, L., Cowan, P. D., Jaikumar, N., y Holbrook, N. M. (2003). The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell y Environment*, 26(8), 1343-1356.
- Sack L, Pasquet-Kok J, PrometheusWiki contributors. 2011. Leaf pressure-volume curve parameters. PrometheusWiki. [WWW document] URL [http://www.publish.csiro.au/prometheuswiki/tiki-pagehistory.php?page=Leaf pressure-volume curve parameters&preview=16](http://www.publish.csiro.au/prometheuswiki/tiki-pagehistory.php?page=Leaf-pressure-volume-curve-parameters&preview=16) [accessed 04 May 2019].
- Savi, T., Love, V. L., Dal Borgo, A., Martellos, S., y Nardini, A. (2017). Morpho-anatomical and physiological traits in saplings of drought-tolerant Mediterranean woody species. *Trees*, 31(4), 1137-1148.
- Saxena, P., Singh, V. K., y Rajan, S. (2011, June). Osmotic regulation in leaves of mango cultivars 'amrapali' and 'langra' during flowering-a stage of internal stress. In *Global Conference on Augmenting Production and Utilization Of Mango: Biotic and Abiotic Stresses* 1066 (pp. 135-139).
- Sturrock, R., Frankel, S., Brown, A., Hennon, P., Kliejunas, J., Lewis, K., ... Woods, A. (2011). Climate change and forest diseases. *Plant Pathology*, 60(1), 133–149.
- Turner, N.C., 1986. Adaptation to water deficits: a changing in perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13: 175-190.

- Tyree, M. T., Engelbrecht, B. M., Vargas, G., y Kursar, T. A. (2003). Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant physiology*, 132(3), 1439-1447.
- Valencia, A. (2004). Diversidad del género *quercus* (fagaceae) en México. *Boletín de la sociedad Botánica de México*(75).
- Villers-Ruíz, L. y Trejo-Vázquez, I. (1998). Cambio climático en bosques mexicanos y áreas naturales protegidas. *Cambio ambiental global* , 8 (2), 141-157.
- Volaire, F. (2018). A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. *Global change biology*, 24(7), 2929-2938.
- Yamauchi, A., Pardales, J.R. Jr. and Kono, Y. 1996. Root system structure and its relation to stress tolerance. In O. Ito et al. eds., *Dynamics of Roots and Nitrogen in Cropping Systems of the Semi-Arid Tropics*. Japan International Research Center for Agricultural Sciences, Tsukuba. 211–233
- Zacarias-Eslava, L. E., Cornejo-Tenorio, G., Cortés-Flores, J., González-Castañeda, N., y Ibarra-Manríquez, G. (2011). Composición, estructura y diversidad del cerro El Águila, Michoacán, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(3), 854-869.

Anexos

Anexo 1. Tabla de eigenvectores del análisis de componentes principales, para los dos componentes que explicaron el mayor porcentaje de variación.

Atributos: SWC: contenido de agua a saturación; π_{ft} : potencial osmótico en la turgencia total; Ψ_{tlp} potencial hídrico al punto de pérdida de turgor; RWC_{tlp} : contenido de agua relativo al punto de pérdida de turgor; ε : módulo de elasticidad; C_{ft}^* capacitancia absoluta a turgor completo por área foliar.

Atributos	PC1	PC2
SWC	-0.44	0.14
π_{ft}	0.31	0.59
Ψ_{tlp}	0.04	0.74
RWC_{tlp}	0.48	-0.24
ε	0.49	-0.13
C_{ft}^*	-0.49	-0.05