



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

---

---

# POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA

Instituto de Geología

**Composición química de las ceras cuticulares  
en hojas verdes de *Quercus castanea* a lo  
largo de un gradiente de precipitación en la  
cuenca de Cuitzeo, Michoacán**

## TESIS

QUE PARA OPTAR EL GRADO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS DE LA TIERRA  
(CIENCIAS AMBIENTALES)**

**P R E S E N T A  
JUAN ANTONIO REYNA PÉREZ**

**Tutor Principal:  
Dr. Bruno M. Chávez Vergara  
Instituto de Geología, UNAM**

**Comité tutorial:**

**Dra. Elizabeth Solleiro  
Rebolledo  
Instituto de Geología,  
UNAM**

**Dr. Luis Alejandro Díaz  
Flores  
Facultad de Química,  
UNAM**

CDMX, MAYO

2021



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.

---

**DECLARO CONOCER EL CÓDIGO DE ÉTICA DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, PLASMADO EN LA LEGISLACIÓN UNIVERSITARIA. CON BASE EN LAS DEFINICIONES DE INTEGRIDAD Y HONESTIDAD AHÍ ESPECIFICADAS, ASEGURO MEDIANTE MI FIRMA AL CALCE QUE EL PRESENTE TRABAJO ES ORIGINAL Y ENTERAMENTE DE MI AUTORÍA. TODAS LAS CITAS DE, O REFERENCIAS A, LAS OBRAS DE OTROS AUTORES APARECEN DEBIDA Y ADECUADAMENTE SEÑALADAS, ASÍ COMO ACREDITADAS MEDIANTE LOS RECURSOS EDITORIALES CONVENCIONALES.**



---

Juan Antonio Reyna Pérez

---

## **DEDICATORIA**

A mi madre, Iser Pérez Tovilla.

Por todo.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias de la Tierra de la UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada bajo el CVU 926754.

Al Dr. Bruno M. Chávez Vergara por su guía constante y al comité tutorial por su tiempo y sus aportaciones vertidos en este proyecto.

Al Laboratorio de Biogeoquímica y Materia Orgánica del Suelo (BIOGEOMOS, IGI-LANGEM, UNAM), en especial a la M. en C. Ofelia I. Beltrán Paz por su apoyo en los análisis de laboratorio y en la coordinación de todo el trabajo experimental.

Al Laboratorio de Paelosuelos (IGI, UNAM), en especial a la Dra. Elizabeth Solleiro Rebolledo y al M. en C. Jaime Diaz Ortega, por el apoyo en el muestreo de campo y la caracterización morfológica de los suelos.

Al Laboratorio de Edafología Experimental (IGI, UNAM), en especial al Biol. Jorge René Alcalá Martínez y al M. en C. Arturo R. Atilano Alvarado, por el apoyo brindado en el análisis de propiedades físicas de los suelos.

A la Dra. María Yolanda Ríos Gómez y la Dra. Ma. de los Ángeles Ramírez Cisneros (CIQ, UAEM) por el apoyo brindado en el análisis cromatográfico.

Al Laboratorio de Biogeoquímica de Suelos (IIES, UNAM, Campus Morelia), en especial al Dr. Felipe F. García Oliva por el apoyo brindado en las determinaciones de carbono.

## CONTENIDO

<b>CONTENIDO</b> .....	<b>IV</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	<b>VI</b>
<b>ÍNDICE DE TABLAS</b> .....	<b>VIII</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>- 1 -</b>
<b>1.- INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>- 2 -</b>
<b>2.- MARCO TEÓRICO</b> .....	<b>- 3 -</b>
2.1- RELACIÓN SUELO-AGUA-PLANTA.....	- 3 -
2.2.- FACTORES EDÁFICOS QUE REGULAN LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO .....	- 4 -
2.2.1.- DESCRIPTORES DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA DEL SUELO .....	- 6 -
2.3.- ESTRÉS HÍDRICO EN LAS PLANTAS.....	- 8 -
2.3.1.- RESPUESTA DE LAS CERAS CUTICULARES ANTES EL ESTRÉS HÍDRICO.....	- 10 -
2.4.- ALCANOS LINEALES FOLIARES .....	- 11 -
2.5.- MODELO VEGETAL DE ESTUDIO: QUERCUS CASTANEA .....	- 18 -
<b>3.- JUSTIFICACIÓN</b> .....	<b>- 20 -</b>
<b>4.- HIPÓTESIS</b> .....	<b>- 20 -</b>
<b>5.- OBJETIVOS</b> .....	<b>- 20 -</b>
5.1.- OBJETIVO GENERAL .....	- 20 -
5.2.- OBJETIVOS PARTICULARES.....	- 20 -
<b>6.- METODOLOGÍA</b> .....	<b>- 21 -</b>
6.1.- SITIO DE ESTUDIO.....	- 21 -
6.2.- TRABAJO DE CAMPO.....	- 22 -
6.2.1.- SITIOS DE MUESTREO .....	- 22 -
6.2.1.1.- SUELO.....	- 24 -
6.2.1.2.- HOJAS.....	- 25 -
6.3.- ANÁLISIS DE LABORATORIO .....	- 26 -
6.3.1.- SUELO.....	- 26 -
6.3.1.1.- CARACTERÍSTICAS FÍSICAS .....	- 26 -
6.3.1.1.1.- DISTRIBUCIÓN DEL TAMAÑO DE PARTÍCULAS (TEXTURA) .....	- 27 -
6.3.1.1.2.- CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA (K <sub>s</sub> ) .....	- 28 -
6.3.1.2.- CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS .....	- 29 -
6.3.1.3.- CONTENIDO DE AGUA DISPONIBLE .....	- 29 -
6.3.2.- HOJAS.....	- 31 -
6.3.2.1.- CONCENTRACIÓN DE CARBONO ORGÁNICO TOTAL (COT) .....	- 31 -
6.3.2.2.- CERAS CUTICULARES .....	- 31 -
6.3.2.2.1.- ÁCIDO <i>n</i> -HEXADECANOICO .....	- 32 -
6.3.2.2.2.- ALCANOS LINEALES .....	- 32 -

6.4.- ANÁLISIS ESTADÍSTICO .....	- 33 -
<b>7.- RESULTADOS.....</b>	<b>- 35 -</b>
7.1.-SUELO .....	- 35 -
7.1.1.- CARACTERÍSTICAS DE LOS PERFILES.....	- 35 -
7.1.2.- CARACTERÍSTICAS FÍSICAS.....	- 42 -
7.1.2.1.- DISTRIBUCIÓN DEL TAMAÑO DE PARTÍCULAS (TEXTURA) .....	- 45 -
7.1.2.2.- CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA (K <sub>s</sub> ).....	- 47 -
7.1.3.- CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS .....	- 48 -
7.1.4.- CONTENIDO DE AGUA DISPONIBLE.....	- 51 -
7.1.5.- RELACIÓN ENTRE EL CONTENIDO DE AGUA DISPONIBLE PARA LAS PLANTAS EN SUELO Y VARIABLES ATMOSFÉRICAS.....	- 55 -
7.1.6.- RELACIÓN ENTRE EL CONTENIDO DE AGUA DISPONIBLE PARA LAS PLANTAS EN SUELO Y CARACTERÍSTICAS FÍSICAS .....	- 55 -
<b>7.2.- HOJAS .....</b>	<b>- 55 -</b>
<b>7.2.1.- CONCENTRACIÓN DE CARBONO ORGÁNICO TOTAL (COT) .....</b>	<b>- 56 -</b>
7.2.2.- ANÁLISIS DE CERAS CUTICULARES .....	- 56 -
7.2.2.1.- CERAS CUTICULARES TOTALES .....	- 56 -
<b>7.2.2.2.- ÁCIDO n-HEXADECANOICO .....</b>	<b>- 57 -</b>
7.2.2.3.- ALCANOS LINEALES .....	- 58 -
7.2.3.- RELACIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS FOLIARES CON VARIABLES ATMOSFÉRICAS Y EL CONTENIDO DE AGUA DISPONIBLE PARA LAS PLANTAS EN SUELO EN UN METRO CÚBICO AL FINAL DE LA ESTACIÓN SECA (CADPES) .....	- 60 -
<b>8.- DISCUSIÓN.....</b>	<b>- 62 -</b>
8.1.- DISPONIBILIDAD DE AGUA EN SUELO A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE PRECIPITACIÓN .....	- 62 -
8.2.- RESPUESTA FOLIAR A LA DISPONIBILIDAD DE AGUA .....	- 64 -
<b>9.- CONCLUSIONES .....</b>	<b>- 70 -</b>
<b>ANEXO 1.....</b>	<b>- 72 -</b>
<b>ANEXO 2.....</b>	<b>- 75 -</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>- 78 -</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Efecto de la textura sobre la curva de retención de humedad. ....	- 7 -
<b>Figura 2.</b> Ruta de síntesis de los componentes de las ceras cuticulares. ....	- 14 -
<b>Figura 3.</b> Localización de la Cuenca de Cuitzeo.....	- 21 -
<b>Figura 4.</b> Localización de los sitios de muestreo .....	- 22 -
<b>Figura 5.</b> Producción de hojarasca y precipitación mensual para el sitio El Águila. ..	- 24 -
<b>Figura 6.</b> Perfil del sitio El Águila a 100 cm de profundidad.....	- 35 -
<b>Figura 7.</b> Perfil del sitio Atécuaro a 100 cm de profundidad. ....	- 37 -
<b>Figura 8.</b> Perfil del sitio Umécuaro a 100 cm de profundidad. ....	- 39 -
<b>Figura 9.</b> Perfil del sitio Jesús del Monte a 100 cm de profundidad.....	- 41 -
<b>Figura 10.</b> Densidad aparente ( $\rho_b$ ) de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.....	- 43 -
<b>Figura 11.</b> Densidad real ( $\rho_s$ ) de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados ..	- 43 -
<b>Figura 12.</b> Contenido de espacio poroso ( $\phi$ ) de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.....	- 44 -
<b>Figura 13.</b> Clasificación textural de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.....	- 45 -
<b>Figura 14.</b> Distribución del tamaño de partículas de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.....	- 46 -
<b>Figura 15.</b> Conductividad hidráulica ( $K_s$ ) de muestras alteradas de cada horizonte de los sitios estudiados. ....	- 47 -
<b>Figura 16.</b> Potencial de hidrógeno (pH) determinado en agua de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados. ....	- 48 -
<b>Figura 17.</b> Potencial de hidrógeno (pH) determinado en fluoruro de sodio de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.....	- 49 -
<b>Figura 18.</b> Concentración de carbono orgánico de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.....	- 50 -
<b>Figura 19.</b> Contenido de carbono orgánico en un metro cuadrado de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.....	- 50 -
<b>Figura 20.</b> Contenido de agua a humedad de campo ( $w$ , %) para el fin de la estación seca de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados. ....	- 51 -
<b>Figura 21.</b> Contenido de agua en el punto de marchitez permanente (PMP, %) de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.....	- 52 -
<b>Figura 22.</b> Masa de agua disponible para las plantas en suelo por horizonte (MADP) para el fin de la estación seca de los cuatro sitios estudiados. ....	- 53 -
<b>Figura 23.</b> Contenido de agua disponible para las plantas en un metro cuadrado por horizonte (CADPH) para el fin de la estación seca de los cuatro perfiles.....	- 53 -

<b>Figura 24.</b> Contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico (CADPES) para el fin de la estación seca para los cuatro sitios estudiados...	- 54 -
<b>Figura 25.</b> Concentración de COT en hojas de Q. castanea de los cuatro sitios estudiados.....	- 56 -
<b>Figura 26.</b> Concentración de ceras cuticulares extraídas por gramo de hojas de Q. castanea.....	- 57 -
<b>Figura 27.</b> Cromatogramas representativos de las ceras extraídas de hojas verdes de Q. castanea de cada sitio de estudio.....	- 57 -
<b>Figura 28.</b> Área bajo la curva asociada a ácido n-hexadecanoico presente en las ceras cuticulares de hojas de Q. castanea de los cuatro sitios de estudio.....	- 58 -
<b>Figura 29.</b> Concentración individual de los alcanos lineales identificados en ceras extraídas de hojas de Q. castanea de los cuatro sitios de estudio.....	- 59 -
<b>Figura 30.</b> Concentración total de alcanos lineales identificados por gramo de cera extraída en hojas de Q. castanea de los cuatro sitios de estudio. ....	- 59 -
<b>Figura 31.</b> Regresión lineal de la concentración de n-hexadecano en función del CADPES.....	- 60 -
<b>Figura 32.</b> Resumen gráfico de los resultados más sobresalientes de este estudio.....	- 69 -

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Constantes físicas para algunos alcanos. ....	- 12 -
<b>Tabla 2.</b> Características generales de los sitios de muestreo. ....	- 22 -
<b>Tabla 3.</b> Densidad de individuos del género <i>Quercus</i> (individuos ha <sup>-1</sup> ) en los cuatro sitios de estudio. ....	- 23 -
<b>Tabla 4.</b> Características determinadas en campo para el perfil de suelo del sitio El Águila. ....	- 36 -
<b>Tabla 5.</b> Características determinadas en campo para el perfil de suelo del sitio de Atécuaro. ....	- 38 -
<b>Tabla 6.</b> Características determinadas en campo para el perfil de suelo del sitio de Umécuaro. ....	- 40 -
<b>Tabla 7.</b> Características determinadas en campo para el perfil del sitio de Jesús del Monte. ....	- 42 -
<b>Tabla 8.</b> Coeficientes de correlación ( <i>r</i> ) y valores de <i>p</i> del análisis de correlación entre el CADPES y las variables atmosféricas. ....	- 55 -
<b>Tabla 9.</b> Análisis de regresión múltiple entre la MADP y parámetros edáficos. ....	- 55 -
<b>Tabla 10.</b> Coeficientes de correlación (valores de <i>p</i> ) entre características foliares y variables atmosféricas y el CADPES. ....	- 61 -

## RESUMEN

Las ceras cuticulares son de vital importancia en el papel que ejerce la cutícula para evitar la evaporación del agua de los tejidos foliares, debido al carácter hidrofóbico de los compuestos que las conforman. Se sugiere que las ceras cuticulares, con especial énfasis en los alcanos lineales presentes en ellas, responden a las condiciones ambientales del medio en el que crece la planta y su estudio puede proveer de información ambiental a diversas escalas. Generalmente se asocia un cambio en la concentración y composición de estos compuestos como respuesta a condiciones limitantes de agua. No obstante, la mayoría de estos estudios se han centrado en los cambios debidos a variaciones en el agua de forma atmosférica: diversos regímenes de precipitación, alteración de la humedad ambiental o la privación artificial de este recurso; y no ha sido explorado a profundidad el papel que ejerce el agua disponible en suelo en la producción de las ceras cuticulares en conjunto o de los alcanos lineales en particular.

En el presente trabajo se analizó la composición química de las ceras cuticulares en hojas verdes de *Quercus castanea* Née y el contenido de agua disponible en suelo al final de la estación seca, en cuatro poblaciones establecidas a lo largo de un gradiente de precipitación en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán; con el objetivo de determinar si el agua en suelo incide sobre la producción de algunos compuestos característicos de las ceras cuticulares. Se determinó que el contenido de agua disponible para las plantas en suelo al final de la estación seca responde a las características físicas en suelo (específicamente al contenido de materia orgánica, el porcentaje de espacio poroso y el espesor de los horizontes); y presentó valores contraintuitivos al nivel de precipitación anual de cada sitio.

Se determinaron diferencias en la composición de las ceras cuticulares de hojas verdes entre los cuatro sitios las cuales no coinciden en la misma dirección que aquellas inferidas a partir las variables ambientales como son la precipitación anual media, la temperatura media anual, el índice de aridez de Lang o el contenido de agua disponible para las plantas en suelo al final de la estación seca. La población del sitio de Umécuaro presentó concentraciones de ceras cuticulares y de cuatro alcanos lineales identificados, distintas a las encontradas en los sitios de Jesús del Monte y El Águila, los cuales no presentaron diferencias entre sí. Esto sugiere que en las poblaciones estudiadas de *Quercus castanea*, la producción de ceras cuticulares, y de los alcanos lineales en ellas, tiene una respuesta que debe ser analizada de forma más puntual entre las poblaciones de estudio.

## 1.- INTRODUCCIÓN

La cutícula foliar es una barrera superficial que, en gran parte, debido a su carácter hidrófobo protege a las hojas contra el estrés de origen biótico (p. e. herbivoría) y abiótico (p. e. pérdida de agua no estomática) (Jenks y Ashworth, 1999; Kunts et al., 2005; Buschhaus y Jetter, 2011). Esta barrera contiene dos principales constituyentes que le proveen de su carácter hidrofóbico: a) la cutina y b) las ceras cuticulares (Freeman y Pancost, 2014). Entre los compuestos que constituyen las ceras cuticulares foliares, los alcanos lineales son de mayor importancia para evitar la pérdida no estomática de agua a través de las hojas (Kosma y Jenks, 2007). De forma general, se ha relacionado la concentración y abundancia de las diversas cadenas de estos compuestos en los tejidos foliares con la temperatura de forma positiva (Bush y McInerney, 2015), con la precipitación de forma negativa (Rajčević et al., 2020) y de forma positiva conforme avanzan los estadios fenológicos (Sachse et al., 2015). Empero, se sugiere que la disponibilidad de agua es uno de los factores que tiene mayor incidencia en la síntesis de estos compuestos, no obstante, generalmente se analiza la relación entre la concentración y abundancia de éstos con la cantidad de precipitación y no se ha abordado la relación con respecto al agua disponible en suelo para las plantas.

No obstante, las relaciones entre la concentración y abundancia de estos compuestos con las variables ambientales no es siempre consistente entre diferentes grupos vegetales, debido a que se han observado que existe variaciones en la composición y concentración de estos compuestos entre grupos vegetales que coexisten en un mismo ambiente, por ejemplo, entre árboles y gramínoideas (Bliedtner et al, 2018), entre especies arbóreas con distinto hábito foliar (Schäfer et al, 2016) e incluso entre especies filogenéticamente cercanas (Hassanzadeh-Khayyat et al., 2019). Por lo tanto, aun no es claro la importancia relativa que tienen las condiciones ambientales sobre las características intrínsecas en la concentración y composición las ceras cuticulares foliares en general y particularmente en la síntesis de los alcanos lineales.

Por lo anterior, el presente estudio tuvo como objetivo analizar la composición química de las ceras cuticulares, con mayor énfasis en los alcanos lineales, en hojas verdes de *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente de precipitación en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán; y determinar si existe una relación entre estos compuestos y la cantidad de agua disponible en suelo. En la cuenca de Cuitzeo se ha determinado que la distribución de *Q. castanea* no está restringida por la temperatura o precipitación (Aguilar-Romero et al., 2016) y que esta especie presenta algunas adaptaciones morfológicas foliares que están relacionadas con la precipitación anual e interanual (Lara-De La Cruz et al., 2020); no obstante, no se ha explorado la influencia de las condiciones ambientales a nivel molecular.

Adicionalmente se ha reportado que esta especie de encino presenta una alta tolerancia a la sequía (Valencia, 2004; Ramírez-Morales, 2019), por lo que se presenta como un potencial modelo para estudiar la respuesta vegetal a diferentes condiciones de humedad en suelo.

## **2.- MARCO TEÓRICO**

### **2.1- RELACIÓN SUELO-AGUA-PLANTA**

A escala global, la productividad primaria vegetal está relacionada principalmente con la precipitación (distribución de agua) y la temperatura, lo cual se expresa en los diferentes tipos de vegetación presentes en una región (p. ej. bosque, pastizal o desierto) y en las adaptaciones de las plantas a la disponibilidad de agua (Reichle, 2020). Se ha demostrado que existe una gran dependencia de la productividad primaria neta con la precipitación anual para un amplio espectro de ecosistemas naturales y agrícolas, la cual es más notoria en los ecosistemas áridos y semiáridos (Bierderman et al., 2016).

El régimen de precipitación no sólo afecta el crecimiento de las plantas, sino que también delimita la composición de la comunidad vegetal de un sitio. Por ejemplo, las plantas con metabolismo fotosintético  $C_4$ , las gramíneas de zonas cálidas, se ven favorecidas en ambientes secos y con altas temperaturas durante su época de crecimiento, caso contrario a las plantas con metabolismo  $C_3$  (Pereira et al., 2006). Esto se debe a que las plantas  $C_4$  poseen una eficiencia fotosintética mayor a la presente en las plantas  $C_3$ , a pesar de que mantienen las estomas cerradas por más tiempo. Las plantas adaptadas a ambientes secos presentan típicamente valores bajos de área foliar específica (SLA) o elevados valores de masa por área foliar (LMA), lo cual está orientado a la conservación de los recursos adquiridos a través de la acumulación de materia seca, elevada inversión en la construcción de paredes celulares y metabolitos secundarios, así como una extendida longevidad de hojas y raíces (Marron et al., 2003; Blum, 2011).

La productividad primaria está limitada por la disponibilidad de agua ya que, aunque hay adaptaciones para hacer más eficiente el uso del agua, la capacidad fotosintética está condicionada por la transpiración (Pereira et al, 2006). Por ejemplo, se ha observado que cuando existe un déficit de agua severo, las hojas más viejas se pierden primero para reducir el área foliar y así efficientizar el uso del agua de la planta (Blum, 2011). Se ha observado que distintos aspectos relacionados con la precipitación, como el momento de la precipitación, la duración de la estación seca y la separación temporal de los eventos de lluvia, determinan la distribución del agua que entra al sistema y algunos otros procesos relacionados con la disponibilidad de nutrientes, lo cual incide en la presencia y

crecimiento de las especies vegetales (Pereira et al., 2006; Binkley y Fisher, 2013; Reichle, 2020)

La mayoría de las plantas terrestres requieren de una gran cantidad de agua para su adecuado funcionamiento, por lo que este recurso es uno de los factores determinantes de su crecimiento y la composición de la comunidad vegetal en un sitio (Pereira et al., 2006; Asbjornsen et al., 2011; Binkley y Fisher, 2013, Kirkham, 2014). Aunque la precipitación influye drásticamente en las propiedades del suelo y esta relación determina la productividad de las plantas (Binkley y Fisher, 2013), cuando llueve, un porcentaje significativo de ésta se infiltra en el suelo y es almacenada ahí hasta que es regresada a la atmósfera por evapotranspiración o se infiltra en el subsuelo (Saxton y Rawls, 2006). El agua que es almacenada en el suelo es la principal fuente de este recurso para las plantas terrestres. La absorción de agua por parte de las plantas se lleva a cabo mediante sus raíces (Taiz y Zeiger, 2002); las dos características principales que definen la capacidad de absorción de agua por parte de las raíces son su extensión y permeabilidad (Pallardy, 2008).

Una vez que el agua ha entrado a la planta a través de las raíces, ésta se distribuye por difusión entre las células o a través del sistema vascular (Pallardy, 2008). Dentro de las plantas, el agua es utilizada como el medio para el transporte y transformación de moléculas dentro de las células vegetales y es la fuente de hidrógeno para la reducción de CO<sub>2</sub> durante la fotosíntesis (Hillel, 2008; Bhattacharya, 2019). El agua representa la mayor proporción de la masa de las diversas plantas, típicamente constituye entre el 80 y 95% de la masa de sus tejidos (Taiz y Zeiger, 2002). La mayor pérdida de agua por parte de las plantas se produce en las hojas a través de los estomas cuando el CO<sub>2</sub> atmosférico es captado. Este mecanismo se denomina *transpiración*, que le permite a la planta en general disipar el calor recibido por la radiación solar y regular el flujo de agua y nutrientes desde las raíces (Taiz y Zeiger, 2002; Pallardy, 2008; Bhattacharya, 2019).

## **2.2.- FACTORES EDÁFICOS QUE REGULAN LA DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO**

La disponibilidad de agua para las plantas no sólo depende de la cantidad que ingresa al sitio por precipitación, sino que también –y en gran medida- de las características del suelo. Estas características determinarán la cantidad potencial de agua que podrá ser almacenada y el estado energético de ésta (Hillel, 2004). Es decir, la cantidad de agua que el suelo acepta retiene y transmite a las plantas es consecuencia de propiedades edáficas tales como la profundidad, la estructura, la textura y el contenido de materia orgánica (Saxton y Rawls, 2006; Bhattacharya, 2019).

La estructura del suelo es un concepto cualitativo del arreglo tridimensional de los componentes de éste y determina la configuración interna de la llamada *matriz del suelo* (Hillel, 2004). Esta característica es el resultado de la conjunción de las partículas minerales con algún tipo de cementante (materia orgánica, óxidos de hierro o carbonatos) en unidades más grandes llamadas *agregados* (Binkley y Fisher, 2013), los cuales están separados entre sí por espacios vacíos denominados *poros*. La forma en que se organizan los agregados del suelo determina el número de poros existentes (espacio poroso), así como la forma y tamaños de éstos (Hillel, 2004). Existe el consenso de que los suelos con una *buena* estructura son aquellos que presentan valores de densidad aparente bajos ya que muestran una gran proporción de poros y por lo tanto poseen una alta infiltración de agua, rápido movimiento de ésta a través del perfil, una alta retención de agua, menor escorrentía superficial y por ende menor erosión y permiten la fácil penetración de las raíces. Por el contrario, los suelos sin estructura no presentan agregación entre sus partículas o presentan una agregación masiva en un solo bloque, no tienen una disposición ordenada de sólidos y poros y por lo tanto exhiben valores altos de densidad aparente y una baja proporción de espacio poroso (Shukla, 2014).

La *textura del suelo* hace referencia a la distribución del tamaño de las partículas minerales que conforman su fase sólida (Hillel, 2004). Esta propiedad expresa la distribución exacta de los tamaños de las partículas minerales y la proporción de éstas (Hillel, 2004). Debido a su diámetro, las partículas minerales se clasifican en tres fracciones (FAO, 2009): arenas (63-2,000  $\mu\text{m}$ ), limos (2-63  $\mu\text{m}$ ) y arcillas (<2  $\mu\text{m}$ ). Dado que la textura influye en el arreglo interno e interacción entre las partículas del suelo, fluidos y solutos, se ha sugerido que esta característica tiene un efecto predominante en el comportamiento del agua en el suelo (Rawls et al., 2003; Hillel, 2008; Saxton y Rawls, 2006). Se ha observado que la retención de agua es mayor en suelos donde predominan las partículas más pequeñas (suelos con texturas finas) debido a que éstas presentan una mayor área superficial, lo cual beneficia la adsorción de las moléculas de agua en estas partículas. Sin embargo, la velocidad de transporte de agua en un suelo es inversamente proporcional al tamaño de las partículas que lo conforman. Esto se debe a que en suelos de textura fina los espacios intersticiales son más pequeños y por ende ofrecen mayor resistencia al flujo de este líquido (Binkley y Fisher, 2013).

La materia orgánica del suelo (MOS) es el conjunto de compuestos presentes en el suelo que contienen carbono en una forma reducida y se forma a partir de los residuos animales, vegetales y microbianos presentes en cualquier grado de descomposición (FAO, 2009; Binkley y Fisher, 2013). La MOS es uno de los principales componentes del suelo y es de relevancia tanto para las propiedades físicas como químicas (Binkley y Fisher, 2013). Forma parte de los cementantes que permiten la unión de las partículas minerales en agregados, lo que condiciona la estructura y

porosidad del suelo y, en consecuencia, la retención y conductividad de agua (Reynolds et al, 2002; Rawls et al., 2003; Saxton y Rawls, 2006; Binkley y Fisher, 2013, Shukla, 2014). Adicionalmente la MOS posee una capacidad intrínseca para retener agua y se sugiere que ésta puede retener hasta 20 veces su peso en agua (Sánchez Morales, 2008; Binkley y Fisher, 2013). Debido a que el carbono representa en promedio el 45% de la masa de la MOS (Binkley y Fisher, 2013), se ha empleado la concentración del carbono orgánico como un parámetro esencial en la predicción de la capacidad de un suelo para retener agua, en conjunto con la textura (Rawls et al, 2003). De forma general se plantea que un incremento en la MOS produce un aumento en la capacidad de retención de agua y en la conductividad de ésta (Saxton y Rawls, 2006).

### **2.2.1.- DESCRIPTORES DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA DEL SUELO**

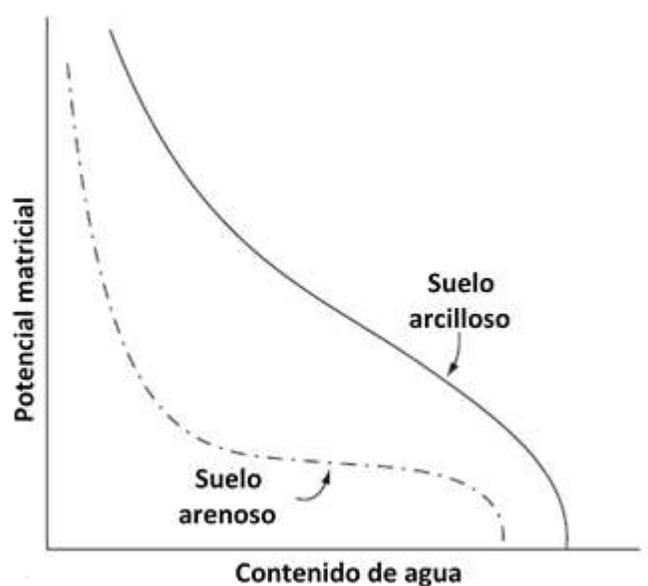
El contenido de agua presente en un suelo puede expresarse de diferentes formas, ya sea en proporción a la masa total de la muestra (agua gravimétrica) o en proporción al volumen de la muestra (agua volumétrica) (Hillel, 2004; Kirkham, 2014). Sin embargo, este parámetro sólo indica un punto estático en el contexto de la variabilidad temporal de un sistema sumamente dinámico. Por ello se cuantifican parámetros adicionales que indican la forma energética del agua en un suelo y el movimiento de ésta, ya sea de forma directa o indirecta.

Solamente una proporción del agua contenida en el suelo puede ser aprovechada por las plantas y se le denomina *agua disponible para las plantas*. Esta fracción del agua contenida en los suelos depende principalmente de dos factores: del potencial hídrico y de la conductividad hidráulica del suelo. La extracción y aprovechamiento del agua del suelo por las plantas depende de su estado energético, es decir de su potencial hídrico (Hillel, 2004; Reynolds y Topp, 2008; Kirkham, 2014). Este potencial condiciona la fuerza con la que el agua está retenida en el suelo y su movimiento entre dos zonas, en este caso la matriz del suelo y el interior de las raíces.

El potencial hídrico ( $\Psi_T$ ) está sujeto a las fuerzas originadas por tres principales factores, que determinan los componentes de éste (Hillel, 2004; Binkley y Fisher, 2013; Kirkham, 2014):

- Potencial matricial ( $\Psi_m$ ), es la proporción debida a la atracción del agua hacia la superficie de los componentes minerales del suelo (matriz del suelo).
- Potencial osmótico ( $\Psi_s$ ), es la proporción del potencial que se debe a diferencias en la concentración de solutos y favorece el movimiento de agua hacia zonas con mayor concentración de éstos.
- Potencial gravitacional ( $\Psi_g$ ), está asociado con la elevación de un punto en cuestión con respecto a un nivel de referencia.

El contenido de agua en el suelo en un momento específico está relacionado en mayor medida con el potencial matricial, por lo que este componente del potencial hídrico es de mayor relevancia en los estudios de caracterización del agua en suelos. Esta relación generalmente se expresa de forma gráfica en forma de una *curva característica de la humedad del suelo* (Figura 1) (Campbell, 1994; Hillel, 2004; Binkley y Fisher, 2013; Kirkham, 2014). Tanto la humedad del suelo como su potencial matricial presentan variaciones dependientes de las condiciones externas: si hay eventos de lluvia que humedezcan el suelo, si éste es drenado por gravedad o si es secado por evaporación o por la absorción de agua por parte de las plantas (Sánchez Morales, 2008).



**Figura 1.** Efecto de la textura sobre la curva de retención de humedad.  
(Modificado de Hillel, 2004).

Para describir el estado energético del agua en el suelo se utilizan términos que describen condiciones hipotéticas de equilibrio, las cuales son de utilidad para describir las propiedades de retención y movimiento de agua en un suelo. Los términos de mayor uso son (Hillel, 2004; Binkley y Fisher, 2013; Kirkham, 2014; Angella et al., 2016; Bhattacharya, 2019; Romano y Santini, 2002):

- *Saturación*, describe el estado de mayor humedad que puede presentar un suelo en específico y es la condición en la que todos los poros están ocupados por agua.
- *Capacidad de campo*, describe la cantidad de agua retenida por el suelo después de que ha sido drenado por gravedad durante 24 horas. Usualmente este punto se utiliza como límite superior del agua disponible

para su aprovechamiento por parte de las plantas, ya que las plantas la pueden absorber del suelo sin dificultad.

- *Punto de marchitez permanente*, describe el contenido de agua que el suelo ya no es capaz de transferir hacia las plantas para mantener la presión hidrostática dentro de las células (la turgencia) y permanecen marchitas incluso si se adiciona agua al suelo. Este punto se considera el límite inferior de la capacidad de almacenamiento de agua disponible para las plantas, ya que éstas son incapaces de ejercer una fuerza de succión suficiente.
- *Agua higroscópica*, hace referencia al estado de menor humedad que puede haber en un suelo y el cual no es utilizable por las plantas.

El movimiento del agua en el suelo se debe a un gradiente, ya sea energético, de una zona con mayor energía libre hacia una zona con menor energía; de saturación, de una zona húmeda a una seca; y/o gravitacional, de la parte superior a una inferior a lo largo de un perfil (Hillel, 2004; Binkler y Fisher, 2013; Kirkham, 2014). El movimiento del agua a través del suelo se caracteriza mediante su *conductividad hidráulica* ( $K_s$ ), que se refiere a la velocidad con la que el agua se puede mover a través del suelo (Binkley y Fisher, 2013).

Los parámetros antes descritos son dependientes de algunas variables físicas que indican las relaciones, en volumen o masa, de las tres fases que componen el suelo y las cuales dan información complementaria de la capacidad de los suelos para retener y transportar agua. La *densidad aparente* ( $\rho_b$ ) considera la relación de la masa de la fase sólida y el volumen total del suelo (Hillel, 2004; Binkley y Fisher, 2013). Este parámetro, indicativo de la estructura del suelo, es muy variable (Hillel, 2004; Angella et al., 2016). Se sabe que suelos con mayor densidad aparente presentan una mayor compactación, lo cual afecta negativamente la capacidad de infiltración del agua y la penetración de las raíces (Binkley y Fisher, 2013). En cambio, la *densidad real* ( $\rho_s$ ) sólo considera el volumen efectivo de las partículas minerales que componen el suelo (Hillel, 2004; Angella et al., 2016). El *espacio poroso* se refiere a la parte del volumen del suelo que está lleno con agua o con aire. Esta característica está en función de la textura y agregación de los suelos. De forma general, se sabe que los suelos con texturas gruesas poseen poros más grandes que los suelos con texturas finas, aunque el volumen total de dichos poros es más del doble en los suelos finos (Binkley y Fisher, 2013).

### **2.3.- ESTRÉS HÍDRICO EN LAS PLANTAS**

Cuando las plantas presentan condiciones que limitan su establecimiento, crecimiento y desarrollo derivado de las condiciones ambientales, tales como la salinidad, los niveles de radiación, la deficiencia de nutrientes, la temperatura, la sequía, entre otros (Shepherd y Griffiths, 2006; Xue et al., 2017), se considera que se

encuentran bajo estrés abiótico. En respuesta a dichas condiciones, las plantas se han adaptado para evitar y/o sobreponerse al estrés mediante diversos mecanismos fisiológicos y bioquímicos (Shepherd y Griffiths, 2006).

El estrés hídrico es considerado una de las condiciones limitantes más importantes en el desarrollo de la vegetación natural ya que representa una limitación en el ingreso de agua a los suelos por sequía o en su accesibilidad (Verslues et al., 2014, Bhattacharya, 2019). No obstante, la disponibilidad de agua depende de más factores que simplemente la ocurrencia y distribución de las lluvias, como los niveles de evaporación y la capacidad de almacenamiento de humedad del suelo (Farooq et al., 2009). En este trabajo se entiende como estrés hídrico a la situación en la que la limitación por agua interfiere con el funcionamiento normal de las plantas.

El estrés hídrico afecta a las plantas desde el nivel celular hasta los órganos, lo que genera reacciones, daño o adaptaciones tanto específicas como indeterminadas (Farooq et al., 2009). Se sabe que las plantas han desarrollado diversos mecanismos que integran respuestas moleculares y celulares para alcanzar adaptaciones fisiológicas para sobreponerse a la limitación por agua (Shao et al., 2008; Farooq et al., 2009; Xue et al., 2017) y que éstas son dinámicas en el tiempo y a la severidad de la limitación hídrica (Pennisi, 2008). Generalmente se describen estas respuestas por parte de las plantas al estrés hídrico como mecanismos de escape, evasión y tolerancia (Farooq et al., 2009; Verslues et al., 2014).

Dentro de las plantas, las raíces y las hojas son los órganos que funcionan como componentes clave en todos los mecanismos de respuesta al estrés hídrico por parte de las plantas. Las raíces se ven modificadas en longitud, densidad y profundidad, con el fin de poder absorber más agua y de zonas más profundas (Shao et al., 2008; Farooq et al., 2009). Aparentemente es la estructura y distribución del sistema radicular, y no la cantidad de raíces, lo que determina el mecanismo más eficiente para la extracción de agua (Farooq et al., 2009). La primera respuesta que tienen las plantas para enfrentarse a la baja disponibilidad de agua es reducir el consumo de ésta por transpiración, por ello el mecanismo más común, en prácticamente todas las plantas, es el cierre de los estomas (Farooq et al., 2009), con el fin de no perder más agua de la que puede proveerse (Bhattacharya, 2019). Esta respuesta por parte de las plantas parece tener más relación con el contenido de humedad en el suelo, que del estado del agua en la hoja misma (Farooq et al., 2009).

Generalmente, en condiciones de baja disponibilidad de agua las plantas producen hojas con menor área (Pereira et al., 2006; Shao et al., 2008; Farooq et al., 2009), por lo que la plasticidad del área foliar es importante en el control de la

eficiencia del uso de agua a lo largo de la distribución de las plantas (Lostau et al., 2001; Shao et al., 2008). La pubescencia foliar es otra de las características que provee protección contra el calor y, por ende, de la transpiración excesiva (Farooq et al., 2009), por lo que ésta se ve favorecida en condiciones de baja disponibilidad de agua.

### **2.3.1.- RESPUESTA DE LAS CERAS CUTICULARES ANTES EL ESTRÉS HÍDRICO**

La cutícula foliar es una barrera superficial que protege las hojas contra el estrés ambiental, tanto biótico como abiótico (Jenks y Ashworth, 1999; Kunts et al., 2005; Buschhaus y Jetter, 2011). A pesar de que la cutícula foliar varía entre especies de plantas y estado de desarrollo, posee dos principales componentes con carácter hidrofóbico: la cutina, la cual es un polímero constituido principalmente por ácidos grasos y glicerol; y las ceras cuticulares (Bakker y Alvarado, 2006; Shepherd y Griffiths, 2006; Buschhaus y Jetter, 2011; Tafolla-Arellano et al, 2013; Yeats y Rose, 2013; Freeman y Pancost, 2014).

Las ceras cuticulares están compuestas por una mezcla compleja diversos compuestos, cuya característica común es su alta solubilidad en disolventes orgánicos (Kunts et al., 2005; Buschhaus y Jetter, 2011). Los compuestos que conforman estas ceras varían sustancialmente en composición y concentración, sin embargo, la gran mayoría son derivados alifáticos de cadenas lineales de ácidos grasos de cadenas de más de 20 átomos de carbono. Estos incluyen alcanos, aldehídos, alcoholes primarios y secundarios, cetonas y ésteres; aunque también existe la presencia en muy baja proporción de compuestos cíclicos (Shepherd y Griffiths, 2006; Blum, 2011; Buschhaus y Jetter, 2011; Tafolla-Arellano et al, 2013; Yeats y Rose, 2013). Generalmente las ceras cuticulares constituyen del 20% al 60% de la masa de la cutícula foliar (Tafolla-Arellano et al, 2013).

Dado que la cutícula foliar es la defensa más externa que poseen las plantas para protegerse del estrés ambiental, ésta presenta modificaciones como respuesta a diferentes condiciones ambientales. Las ceras cuticulares pueden presentar cambios en concentración, composición y largo de las cadenas de los compuestos alifáticos bajo diversos estímulos externos (Jenks y Ashworth, 1999; Gurr et al., 2002; Shepherd y Griffiths, 2006; Blum, 2011). Se ha sugerido que la producción de ceras cuticulares generalmente está relacionada con limitaciones de agua debido a que una de las funciones desempeñadas por estas ceras es la protección del tejido vegetal contra la pérdida no estomática de agua (Jenks y Ashworth, 1999; Blum, 2011; Buschhaus y Jetter, 2011; Freeman y Pancost, 2014). En la gran mayoría de los estudios que relacionan la producción de ceras cuticulares con la humedad ambiental se ha encontrado que un menor porcentaje de humedad resulta en mayor masa de ceras cuticulares. (Jenks y Ashworth, 1999; Shepherd y Griffiths, 2006;

Blum, 2011). Esto se ha reportado para *Gossypium hirsutum*, *Nicotiana glauca* (Kosma y Jenks, 2007); *Brassica oleracea*, *Eucalyptus gunnii* y *Tropaeolum majus* (Koch et al., 2006); entre otros. En cultivos agrícolas se ha determinado que hay un aumento en la síntesis de las ceras cuticulares como respuesta al incremento del estrés por sequía (Dodd et al., 1998; Kosma y Jenks, 2007).

En plantas adaptadas a condiciones áridas, se ha encontrado que las cutículas foliares presentan capas de ceras cuticulares más gruesas que aquellas que crecen en condiciones más húmedas, aunque esto no ocurre en todos los casos (Jenks y Ashworth, 1999; Shepherd y Griffiths, 2006). Por ejemplo, las plantas de la familia Cactaceae presentan una gruesa capa de ceras cuticulares que las protege de la desecación y les ayuda a reflejar el exceso de radiación solar (Maffei et al., 1997). De igual forma, se reporta que el aumento en la longitud promedio de las cadenas de los compuestos de las ceras cuticulares es una respuesta a la baja disponibilidad de agua (Shepherd y Griffiths, 2006).

Además del efecto que tiene la limitación de agua sobre la síntesis de las ceras cuticulares en su totalidad, ésta también afecta a los diferentes compuestos que conforman estas ceras (Kosma y Jenks, 2007), principalmente en aquellos compuestos no polares o hidrofóbicos como los alcanos. Esto se debe a que las funciones de la cutícula están relacionadas con su composición química y las proporciones de sus componentes más que con su grosor o cantidad total (Tafolla-Arellano et al, 2013). En adición, se sugiere que los alcanos pueden generar regiones cristalinas dentro de la cutícula que son más eficientes en limitar la difusión de las moléculas de agua (Kosma y Jenks, 2007), por lo que estos compuestos podrían ser indicadores de la respuesta fisiológica a condiciones de limitación de agua.

#### **2.4.- ALCANOS LINEALES FOLIARES**

Los compuestos orgánicos que sólo contienen hidrógeno y carbono se denominan hidrocarburos. Con base en su estructura estos compuestos se clasifican en dos grandes grupos: hidrocarburos alifáticos e hidrocarburos aromáticos (Morrison y Boyd, 1998). Los hidrocarburos alifáticos presentan cadenas abiertas o ciclos similares a éstos, y se subdividen en alcanos, alquenos, alquinos y sus análogos cíclicos (Morrison y Boyd, 1998). Estructuralmente, la característica que diferencia a los alcanos de los otros hidrocarburos es que sólo presentan enlaces sencillos  $sp^3$  C-C (Morrison y Boyd, 1998; Oullete y Rawn, 2014). La fórmula general de estos compuestos es  $C_nH_{2n+2}$  y presentan una serie homóloga en la que los miembros de la familia difieren del siguiente en un valor constante: una unidad de  $CH_2$  (Morrison y Boyd, 1998; Oullete y Rawn, 2014).

Los alcanos lineales, como lo indica su nombre, no presentan ningún tipo de ramificación ni conforman un ciclo cerrado y generalmente se coloca una *n*- antes del nombre del compuesto con el fin de denotar la linealidad (Oullete y Rawn, 2014). Estos compuestos no presentan polaridad debido a su simetría estructural (Morrison y Boyd, 1998) y a la ausencia de átomos (y grupos funcionales) electronegativos o electropositivos. Por esta razón, las fuerzas que mantienen unidas entre sí a estas moléculas son de carácter débil, llamadas fuerzas de van der Waals. Estas fuerzas aumentan de intensidad conforme aumenta el número de carbonos en la cadena, debido a que aumenta su superficie (Morrison y Boyd, 1998), por lo que las constantes físicas como el punto de fusión y de ebullición aumentan en la serie homóloga (Tabla 1). Debido a su carácter no polar, los alcanos son insolubles en agua –y demás disolventes polares- y sólo se disuelven en disolventes no polares, como el éter o benceno (Morrison y Boyd, 1998; Oullete y Rawn, 2014).

**Tabla 1.** Constantes físicas para algunos alcanos.  
(Morrison y Boyd, 1998)

Nombre	Fórmula	Punto de fusión (°C)	Punto de ebullición (°C)
Metano	CH <sub>4</sub>	-183	-162
<i>n</i> -Pentano	CH <sub>3</sub> (CH <sub>2</sub> ) <sub>3</sub> CH <sub>3</sub>	-130	36
<i>n</i> -Decano	CH <sub>3</sub> (CH <sub>2</sub> ) <sub>8</sub> CH <sub>3</sub>	-30	174
<i>n</i> -Pentadecano	CH <sub>3</sub> (CH <sub>2</sub> ) <sub>13</sub> CH <sub>3</sub>	10	266
<i>n</i> -Eicosano	CH <sub>3</sub> (CH <sub>2</sub> ) <sub>18</sub> CH <sub>3</sub>	36	-----

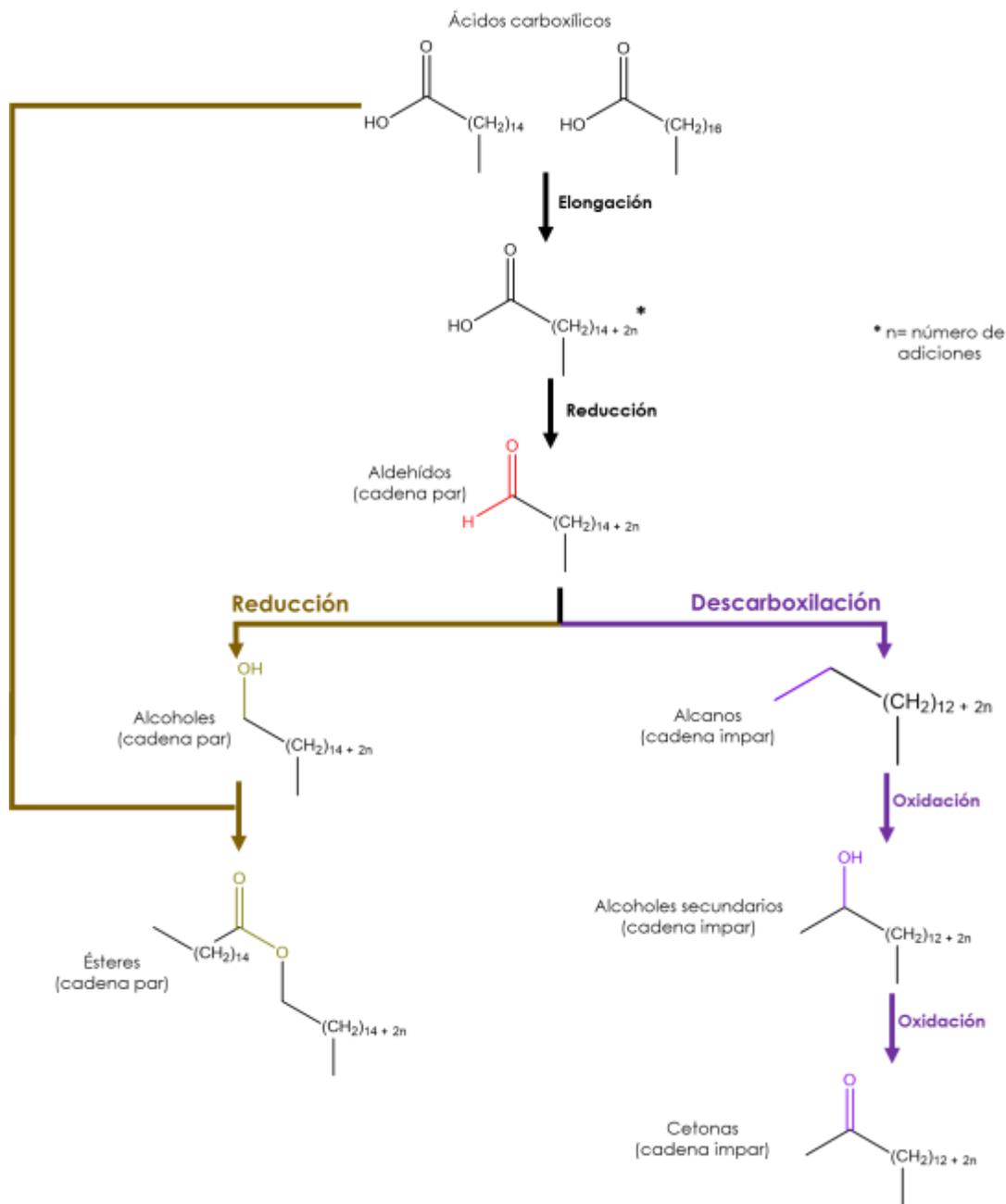
Generalmente se reporta que los alcanos lineales de ceras cuticulares se encuentran presentes en forma de cadenas desde 20 hasta 40 átomos de carbono, y presentan mayor abundancia las cadenas de número impar de carbonos (Gurr et al., 2002; Jetter et al., 2006; Riederer, 2006). Esta particularidad sobre los alcanos se debe al mecanismo de producción de estos compuestos. Los alcanos lineales, al igual que los demás componentes de las ceras cuticulares, se producen de la síntesis, elongación y transformación de ácidos carboxílicos (ácidos grasos), los cuales sufren reacciones de reducción y/o descarboxilación para generar las demás clases de compuestos alifáticos (Tafolla-Arellano et al, 2013; Yeats y Rose, 2013). Esto se resume en las siguientes tres etapas (Tafolla-Arellano et al., 2013; Yeats y Rose, 2013):

1. Síntesis de novo de ácidos carboxílicos. En los cloroplastos de las células epidérmicas se sintetizan ácidos carboxílicos de 16 y 18 átomos de carbono a partir de la condensación de unidades de acetyl-CoA. Luego éstos son enviados al retículo endoplasmático.
2. Elongación de ácidos carboxílicos. Se producen cadenas de más de 20 átomos de carbono en ciclos donde se aumentan dos átomos de carbono cada vez, produciendo cadenas con número par de carbonos. Por último, se lleva a cabo

la transformación de los ácidos carboxílicos en los demás compuestos alifáticos por medio de reacciones de reducción y/o descarboxilación. Ambas rutas se resumen en la Figura 2.

- 2.1. Síntesis de alcoholes primarios y ésteres. Se producen por una serie de reacciones incluidas en la llamada vía de reducción, y forma los componentes con número par de carbonos. Los alcoholes se forman por reducción de los ácidos carboxílicos. Los ésteres se forman por reacciones entre los ácidos carboxílicos y alcoholes primarios por la acción de enzimas.
- 2.2. Síntesis de alcanos, alcoholes secundarios y cetonas. Se denomina vía de la descarboxilación y produce componentes con número impar de carbonos. Los alcanos se producen por reducción de los ácidos carboxílicos y posterior descarboxilación de los aldehídos formados. Los alcoholes secundarios y cetonas se producen por reacciones sucesivas de oxidación de los alcanos.
3. Transporte de monómeros de cutícula. Una vez producidos los diferentes compuestos de la cutícula, éstos son enviados desde las células epidérmicas al exterior de la pared celular.

Aunque no se ha elucidado el mecanismo de producción de alcanos lineales con número par de carbonos se sugiere que provienen de la descarboxilación de ácidos carboxílicos de cadenas impares producto de la elongación de un precursor de propionil-CoA en lugar de acetil-CoA (Zhou et al., 2010). Si bien los alcanos lineales de cadenas par generalmente se encuentran en menor proporción que las cadenas impares (Piasentier et al., 2000; Diefendorf et al., 2011; Freeman y Pancost, 2014; Guo et al., 2016; Teunissen van Manem et al., 2020; Rajčević et al., 2020; Xiao et al., 2020), en algunos casos presentan mayor abundancia que las cadenas impares (Chowdhury, 2010; Kuhn et al., 2010).



**Figura 2.** Ruta de síntesis de los componentes de las ceras cuticulares.

A partir de los ácidos carboxílicos de 16 y 18 átomos de carbono se generan cadenas más largas (+ 2n) con número par de carbono. La reducción del ácido carboxílico genera el aldehído correspondiente, que mediante reducción produce alcoholes y por condensación de éstos con ácidos carboxílicos se producen ésteres, ambos tipos de compuestos presentan cadenas con número par de carbono. Mediante descarboxilación del aldehído inicial se producen alcanos y reacciones consecuentes de oxidación genera alcoholes secundarios y cetonas, todos con cadenas de numero impar de carbonos.

A pesar de que los alcanos lineales, al igual que los demás componentes de las ceras cuticulares foliares, se encuentran en todos los órganos de las plantas que están expuestos al medio, la concentración de estos es mayor en hojas y tallos (Tafolla-Arellano et al, 2013; Jambrina-Enríquez et al, 2018). Se ha postulado que los alcanos lineales provenientes de ceras cuticulares foliares son una fuente valiosa de información ambiental puesto que reflejan las condiciones en las que fueron producidos y pueden ofrecer información sobre la resiliencia de las plantas al cambio climático (Li et al., 2019). Esto como consecuencia de la capacidad de las plantas para alterar la concentración y composición de las ceras cuticulares foliares como respuesta a los cambios ambientales con el fin de mejorar sus adaptaciones (Macková et al., 2013; Li et al, 2019). Particularmente, se han determinados variaciones en la concentración y composición de los alcanos lineales foliares como respuesta a la aridez (Hoffmann et al., 2013; Srivastava y Wiesenberg, 2018), la temperatura (Bush y McInerney, 2015; Wang et al., 2018), la precipitación (Rajčević et al., 2020), de forma independiente o en la interacción de los factores mencionados (Dodd et al., 1998). También se ha reportado que los estadios fenológicos de las hojas (Freeman y Pancost, 2014; Sachse et al., 2015) y la forma de vida de los grupos vegetales (p.e. gramínoideas, plantas leñosas, angiospermas, gimnospermas) influye sobre la concentración y composición de los *n*-alcanos (Bush y McInerney, 2013; Bliedtner et al, 2018). No obstante, debido a los incipientes resultados sobre la respuesta ambiental en la síntesis de estos compuesto, hay autores que prefieren la asumir que el patrón de síntesis de estos compuestos es intrínseco al grupo vegetal al que pertenecen las plantas que los producen y se diferencian entre taxones (Eglinton et al, 1962; Eglinton y Eglinton, 2008; Zech et al., 2011; Bush y McInerney, 2013)

Bajo estos supuestos, se ha sugerido el uso de los alcanos lineales foliares como biomarcadores en estudios de reconstrucción paleoecológica y paleoclimática (Rao et al, 2011; Zech et al, 2011; Gocke et al, 2013; Grice y Eiserbeck, 2014; Schäfer et al, 2016; Rajčević et al., 2020), lo que, sugieren los autores, permite hacer una aproximación en términos de la proporción relativa de plantas leñosas (árboles y arbustos) y herbáceas. Para ello se analiza las proporciones relativas de cuatro alcanos en específico: *n*-heptacosano ( $C_{27}H_{56}$ ), *n*-nonacosano ( $C_{29}H_{60}$ ), *n*-hentriacontano ( $C_{31}H_{64}$ ) y *n*-tritriacontano ( $C_{33}H_{68}$ ) (Zech et al, 2011; Grice y Eiserbeck, 2014). Esto bajo la generalización de que los alcanos de 27 y 29 átomos de carbono predominan en árboles y arbustos modernos mientras que los alcanos de 31 y 33 átomos de carbono predominan en las herbáceas (Zech et al, 2011; Gocke et al, 2013; Grice y Eiserbeck, 2014). Además, se sugiere que el predominio de cadenas de 23 y 25 átomos de carbono es característico de musgos del género *Sphagnum* (Bush y McInerney, 2013). Este tipo de estudios son los más abundantes en la literatura relacionada con la cuantificación y caracterización de *n*-alcanos.

En estos estudios, los alcanos lineales de cadenas cortas (menores a 20 átomos de carbono) han sido relegados puesto que su presencia en suelo y sedimentos se asocia con fuentes acuáticas, microorganismos o por eventos de quema (Zech y Glaser, 2008; Gocke et al., 2013). No obstante, aunque hasta el momento no se ha descrito el mecanismo de producción, también existe evidencia de la presencia de alcanos de cadena corta en tejidos foliares (Kuhn et al., 2010), incluso con predominio de éstos sobre las cadenas largas (Hassanzadeh-Khayyat et al., 2019).

El llamado “patrón de síntesis” de los alcanos lineales presentes en material vegetal no siempre es una característica intrínseca adjudicable al tipo de plantas (en términos de plantas leñosas y no leñosas) (Dodd et al., 1998; Rao et al., 2011; Bush y McInerney, 2013). Algunas especies, como *Fagus sylvatica* (Bush y McInerney, 2013), presentan estabilidad en el patrón de síntesis de alcanos lineales, dado que no se han observado diferencias entre las abundancias de estos compuestos entre individuos de diferentes poblaciones en diferentes condiciones ambientales. No obstante, muchas otras especies presentan variaciones entre individuos ubicados en sitios con diferentes condiciones ambientales. Por ello se sugiere que factores externos, como las condiciones ambientales, pueden alterar la producción de los *n*-alcanos. La síntesis de las ceras cuticulares, como la de cualquier otro componente vegetal, presenta variaciones debido, en primera instancia, al componente genético y, quizás en mayor medida en ciertas especies, como respuesta a las condiciones ambientales.

En un estudio realizado en hojas de *Astrocedrus chilensis*, provenientes de 306 individuos de 29 poblaciones distintas ubicadas en Chile y Argentina, Dodd y colaboradores (1998) determinaron la presencia de alcanos en un rango de 21 a 37 átomos de carbono, con predominio de las cadenas con número impar de carbonos. En todos los individuos estudiados, la cadena más abundante fue *n*-tritriacontano ( $C_{33}H_{68}$ ), seguido de *n*-pentatriacontano ( $C_{35}H_{72}$ ). Además, encontraron que las cadenas de 34 a 37 átomos de carbono fueron las más abundantes en poblaciones de condiciones más cálidas y áridas (poblaciones mediterráneas), que en aquellas adaptadas a condiciones más frías y húmedas (poblaciones méxicas), en las que la cadena más abundante fue la de 33 átomos. En este estudio se logró correlacionar positivamente la abundancia de las cadenas de 25 y 27 átomos con la precipitación anual y la temperatura media anual de forma negativa con la abundancia de la cadena de 33 átomos.

Kuhn y colaboradores (2010) realizaron un estudio sobre hojas de árboles  $C_3$  y pastos  $C_4$  y determinaron la presencia de alcanos lineales desde 14 hasta 33 átomos de carbono para ambos tipos de plantas. Curiosamente determinaron que en el rango de 25 a 33 átomos de carbono eran predominantes las cadenas con número impar de carbono, mientras que de 14 a 20 átomos las cadenas con

número par eran más abundantes. Para el caso de los pastos se determinó que el alcano de cadena larga más abundante fue *n*-hentriacontano ( $C_{31}H_{64}$ ) y en árboles fue *n*-nonacosano ( $C_{29}H_{60}$ ). Para ambos tipos de vegetación el alcano de cadena corta más abundante fue *n*-hexadecano ( $C_{16}H_{34}$ ). En 2010 Chowdhury y colaboradores identificaron en hojas de *Cestrum nocturnum* la presencia de todos los alcanos lineales en el rango desde 18 hasta 34 átomos de carbono, con predominio de las cadenas impares. Así mismo, determinaron que el *n*-alcano más abundante era *n*-hentriacontano ( $C_{31}H_{64}$ ), seguido por *n*-tetracosano ( $C_{24}H_{50}$ ) y *n*-pentacosano ( $C_{25}H_{52}$ ).

En 2011 Rao y colaboradores determinaron, en 62 muestras de suelo del este de China, que las cadenas más abundantes de *n*-alcanos fueron dominadas principalmente por *n*-nonacosano ( $C_{29}H_{60}$ ) y *n*-hentriacontano ( $C_{31}H_{64}$ ), independientemente del tipo de vegetación suprayacente. Adicionalmente, estos mismos autores analizaron la distribución de alcanos lineales de 334 géneros de plantas reportadas en publicaciones desde 1996 hasta 2008 y concluyeron que la mayoría de las plantas presentan mayor abundancia de los *n*-alcanos mencionados anteriormente, independientemente de si eran plantas leñosas o no leñosas.

Bush y McInerney (2013), con base en un análisis de la literatura publicada hasta ese momento (2,093 observaciones), concluyeron que las angiospermas producen una mayor concentración de *n*-alcanos foliares que las gimnospermas. Además, no encontraron diferencias en la abundancia de *n*-heptacosano ( $C_{27}H_{56}$ ), *n*-nonacosano ( $C_{29}H_{60}$ ), y *n*-hentriacontano ( $C_{31}H_{64}$ ) entre plantas leñosas y gramínoideas. En otro estudio realizado sobre mantillo de bosques mixtos en Europa Central, Schäfer y colaboradores (2016) reportaron una mayor concentración total de *n*-alcanos en mantillo procedente de las especies caducifolias ( $80.4 \mu\text{g g}^{-1}$ ) que de coníferas ( $30.9 \mu\text{g g}^{-1}$ ). Así mismo, determinaron diferencias en las cadenas más abundantes para estos dos grupos vegetales: las muestras provenientes de especies caducifolias presentaron una mayor abundancia del homólogo de 27 átomos de carbono, mientras que en las muestras de coníferas la cadena más abundante fue la de 31 átomos de carbono.

En especies de coníferas de dos familias distintas (*Cupressaceae* y *Taxaceae*), Hassanzadeh-Khayya y colaboradores (2019) determinaron la presencia de cadenas de alcanos desde 7 átomos de carbono hasta 32, incluyendo cadenas con número par e impar de carbono, con la ausencia de *n*-octadecano ( $C_{18}H_{38}$ ) en todos los individuos analizados. Además, encontraron que la cadena más abundante era *n*-octano ( $C_8H_{18}$ ) para todos los individuos estudiados.

Debido a la variabilidad inter- e intraespecífica de alcanos lineales foliares, así como del largo de la cadena más abundante, se considera que elementos externos pueden incidir en la producción de éstos. Entre los diversos factores que pueden afectar la producción de los *n*-alcanos cuticulares, se sugiere que la actividad patógena, la temperatura y el estrés hídrico son las principales condiciones externas que pueden alterar las rutas de síntesis de diferentes compuestos orgánicos y por ende la producción de estos compuestos (Bush y McInerney, 2013; Yeats y Rose, 2013; Schäfer et al, 2016). Sin embargo, hasta ahora no se ha determinado la intensidad de la relación entre las variables ambientales y la síntesis de los *n*-alcanos foliares.

Por lo tanto, el estrés hídrico pudiera tener mayor relevancia en la producción de alcanos lineales foliares ya que se ha comprobado que afecta la producción de las ceras cuticulares, no sólo en cantidad sino también en composición. Además, se sugiere que los componentes de cadenas largas de estas ceras, como los alcanos son capaces de generar estructuras cristalinas, lo que les confiere un papel más predominante en las propiedades de barrera de la cutícula (Kosma y Jenks, 2007). Adicionalmente se ha comprobado que específicamente estos compuestos tienen mayor incidencia en el transporte de agua a través de membranas (Jenks y Ashworth, 1999). Por ejemplo, se reporta que el contenido de alcanos en hojas de algodón (*Gossypium hirsutum*) expuestas a estrés por sequía aumentan de 11% a 66% del total de sus ceras; en hojas de sésamo (*Sesamum indicum* L.) estos compuestos aumentaron un 30% en el total de las ceras de hojas (Kosma y Jenks, 2007). Sin embargo, hasta ahora no existen estudios donde se analice particularmente la disponibilidad de agua en suelo con las abundancias relativas de los *n*-alcanos foliares.

## **2.5.- MODELO VEGETAL DE ESTUDIO: QUERCUS CASTANEA**

El género *Quercus* es uno de los taxa que se presentan como un modelo interesante de estudio debido a su amplia diversificación y adaptación ambiental (Cavender-Bares, 2019). Esto se debe a que dicho género presenta predominio ecológico y alta diversificación en el hemisferio Norte, con extraordinaria abundancia en América, desde Canadá hasta Colombia, haciendo a este continente el segundo centro de diversificación mundial de este género (Arizaga et al, 2009).

México es el mayor centro en cuanto a riqueza y diversificación del género *Quercus* en el continente americano (Arizaga et al, 2009), con un total de 172 especies, de las más de 400 especies que se reconocen a nivel mundial (Cavender-Bares, 2019). De dicho número, se considera que alrededor de 109 especies son endémicas del país (Valencia, 2010). En México se encuentran especies de tres de las ocho secciones reconocidas que integran este género: *Quercus sensu stricto* (encinos

blancos), Lobatae (encinos rojos) y Protobalanus (encinos intermedios) (Denk et al., 2017). En México los encinos cubren aproximadamente el 5.5% del territorio y se encuentran distribuidos en macizos montañosos, con la mayor diversidad presente entre los 1,200 y 2,800 msnm, aunque se pueden encontrar en altitudes mayores (Arizaga et al., 2009). Debido a su amplia distribución en el país, son un buen grupo para estudiar la respuesta de estas especies a los cambios en la disponibilidad de agua y/o temperatura (Valencia, 2004; Hernández-Calderón et al., 2013; Aguilar-Romero et al, 2016; Cavender-Bares, 2019).

*Quercus castanea* Née pertenece a la sección Lobatae y es una especie endémica de México, la cual presenta amplia distribución geográfica y altitudinal (Valencia, 2004), con poblaciones presentes entre los 1,400 y 2,600 msnm (Arizaga et al., 2009) y en más de 16 estados del país. Esta especie es conocida también como roble o encino rojo. Se sugiere que esta especie puede presentar mayor tolerancia a la sequía que los encinos blancos, típicamente más tolerantes (Valencia, 2010). Típicamente los individuos de esta especie miden entre 5 y 20 metros de altura, con un diámetro a la altura del pecho de entre 30 y 60 cm y presentan una corteza color café oscuro. Sus hojas presentan diferentes formas, las cuales pueden ser oblanceadas, oblongas, lanceoladas u obovadas de entre 2.5 cm y 15 cm de largo por 1.3 cm a 5 cm de ancho. Presentan el haz de color verde grisáceo, un poco lustroso y rugoso y el envés de color gris a amarillento con escaso tomento (Arizaga et al, 2009).

La cuenca de Cuitzeo, Michoacán es uno de los sitios donde se ha profundizado en el estudio de los factores ambientales que afectan la distribución de las especies del género *Quercus*. Se ha observado que la distribución de las especies del género *Quercus* es regulada por diversas condiciones edáficas y climáticas, con una correlación con un gradiente de disponibilidad de agua, la estacionalidad de la lluvia y la temperatura (Aguilar-Romero, et al.; 2016). Esto sugiere que las especies presentes en la cuenca difieren en sus estrategias para el uso de los recursos, especialmente con respecto a la tolerancia al estrés hídrico. Sin embargo, en cuanto a *Q. castanea* no se ha determina una relación clara entre su distribución y las variables analizadas en dicho estudio, a pesar de ser la especie con mayor presencia en la cuenca. Esto puede significar que las variables consideradas en dicho estudio no ejercen una presión restrictiva en su distribución debido a que la especie presenta una alta plasticidad en algunos rasgos morfológicos necesarios para adaptarse a dichas condiciones ambientales de restricción de humedad (Lara-De la Cruz et al., 2020).

### **3.- JUSTIFICACIÓN**

Con base en estudios previos, se ha sugerido que, en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán, la distribución de *Quercus castanea* Née no está restringida exclusivamente por las condiciones climáticas (Aguilar-Romero et al., 2016) aunque existen rasgos morfológicos foliares que se relacionan principalmente con la precipitación anual e interanual (con marcada influencia de los períodos secos) (Lara-De La Cruz et al., 2020). Esto sugiere que *Q. castanea* responde adaptativamente de forma parcial a la disponibilidad de precipitación; sin embargo, existen dos aspectos que aún no han sido explorados: a) la cantidad de agua disponible asociada a las características edáficas y, b) la respuesta química foliar a las condiciones de limitación en la disponibilidad de agua. En este sentido es que la composición y concentración de las ceras cuticulares y especialmente los alcanos lineales foliares se presentan como una potencial fuente de información para entender las adaptaciones ante el estrés hídrico de *Q. castanea*.

### **4.- HIPÓTESIS**

El contenido de agua disponible para las plantas en suelo al final de la estación seca, como valor representativo de la capacidad de retención de agua en suelo, es el factor ambiental de mayor importancia relativa sobre la composición química foliar, especialmente con los alcanos lineales provenientes de las ceras cuticulares, que la precipitación anual promedio. Por ello, habrá de existir una correlación negativa entre la cantidad de agua disponible para las plantas en suelo y la concentración de los constituyentes de las ceras cuticulares, especialmente de los alcanos lineales debido a su mayor carácter hidrofóbico.

### **5.- OBJETIVOS**

#### **5.1.- OBJETIVO GENERAL**

Analizar la composición química de las ceras cuticulares en hojas verdes de *Quercus castanea* a lo largo de un gradiente de precipitación en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán.

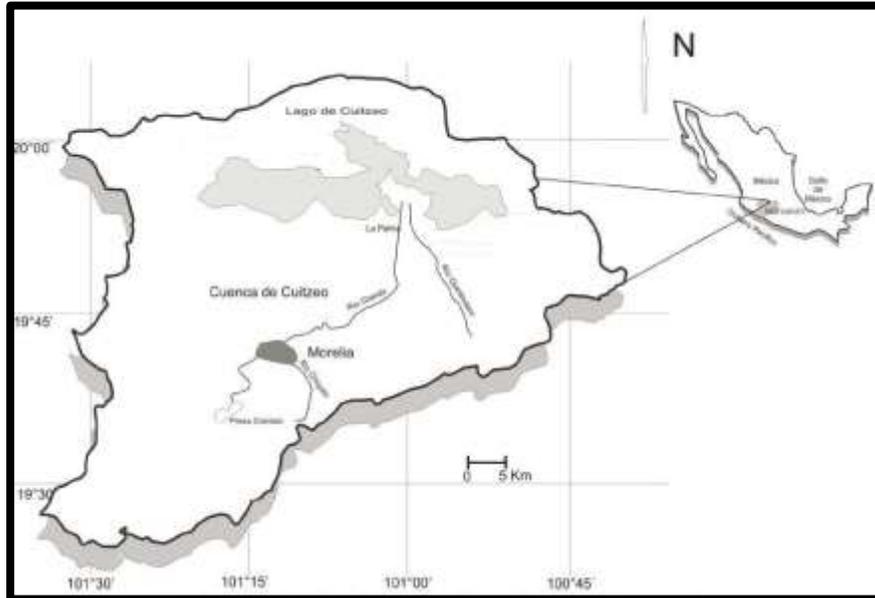
#### **5.2.- OBJETIVOS PARTICULARES**

- Determinar el contenido de agua disponible para las plantas al final de la estación como un indicador de limitación de agua en el suelo a lo largo de un gradiente de precipitación.
- Cuantificar la concentración de ceras cuticulares y la composición de alcanos lineales en hojas vivas de *Quercus castanea*.
- Establecer la importancia relativa entre la precipitación promedio anual y el contenido de agua disponible en suelo al final de la estación seca sobre la concentración de ceras cuticulares y la composición de alcanos lineales foliares.

## 6.- METODOLOGÍA

### 6.1.- SITIO DE ESTUDIO

La cuenca de Cuitzeo, en Michoacán, se encuentra en la región hidrológica de Lerma-Chapala, dentro del Sistema Volcánico Transversal en el centro occidente de México. Posee un área de 4,026 km<sup>2</sup> y se localiza entre 19° 30' y 20° 05' de latitud Norte y 100° 35' y 101° 30' de longitud Oeste (Figura 3).



**Figura 3.** Localización de la Cuenca de Cuitzeo.

(Modificado de Alcántara et al., 2010).

Esta zona presenta un clima templado con precipitaciones marcadas de junio a septiembre y se han identificado tres gradientes ambientales (Aguilar-Romero et al., 2016):

1. De sur a norte aumenta la temperatura, con un valor de media anual entre 14 y 20 °C.
2. De norte a sur aumenta la precipitación, con un valor medio anual de entre 646 y 1,402 mm.
3. Aumento de la altitud desde 1,768 hasta 3,416 msnm.

Los bosques de encino (*Quercus spp.*) con fenología caducifolia son el tipo de vegetación predominante en dicha zona, y las especies con mayor distribución dentro de la cuenca son *Q. deserticola* (secc. *Quercus*) y *Q. castanea* (secc. *Lobatae*) (Aguilar-Romero et al., 2016). Los grupos de suelos predominantes en la cuenca de Cuitzeo son Acrisoles (55% de la superficie, Vertisoles (13% de la superficie), Luvisoles (11% de la superficie) y Planosoles (9% de la superficie) y Leptosoles (Aguilar-Romero, 2016; López Granados et al., 2007).

## 6.2.- TRABAJO DE CAMPO

### 6.2.1.- SITIOS DE MUESTREO

Los sitios de muestreo se distribuyen al interior de la cuenca de Cuitzeo, al sur y suroeste de la ciudad de Morelia, Michoacán (Figura 4). Dichos sitios fueron seleccionados a lo largo de un gradiente de precipitación (Tabla 2), con presencia de *Quercus castanea* en condiciones de similitud en la posición en el relieve.

**Tabla 2.** Características generales de los sitios de muestreo.  
(Pérez López, 2014)

SITIO	LATITUD NORTE*	LONGITUD OESTE*	ALTITUD (MSNM)*	PRECIPITACIÓN ANUAL MEDIA (MM)	TEMPERATURA MEDIA ANUAL (°C)	ÍNDICE DE HUMEDAD DE LANG**
El Águila	19° 37' 01.6"	101° 20' 10.5"	2,556	1,200	15.8	75.9
Atécuaro	19° 37' 05.6"	101° 11' 59.2"	2,286	1,000	15.6	64.1
Umécuaro	19° 32' 55.6"	101° 15' 33.1"	2,258	950	15.1	62.9
Jesús del Monte	19° 38' 55.6"	101° 09' 19.3"	2,138	850	17.0	50

\*Valor determinado en campo con GPS.

\*\* Calculado como  $\frac{\text{Precipitación}}{\text{Temperatura}}$



**Figura 4.** Localización de los sitios de muestreo

En los cuatro sitios estudiados existe una diferencia en el número especies del género *Quercus* presentes y en la densidad de individuos de *Quercus castanea* (Tabla 3) (Pérez López, 2014). Previamente se reportó que el patrón de precipitación de los sitios de estudio sigue la misma tendencia que la diversidad de especies, el sitio donde llueve más es el que presenta mayor número de especies del género

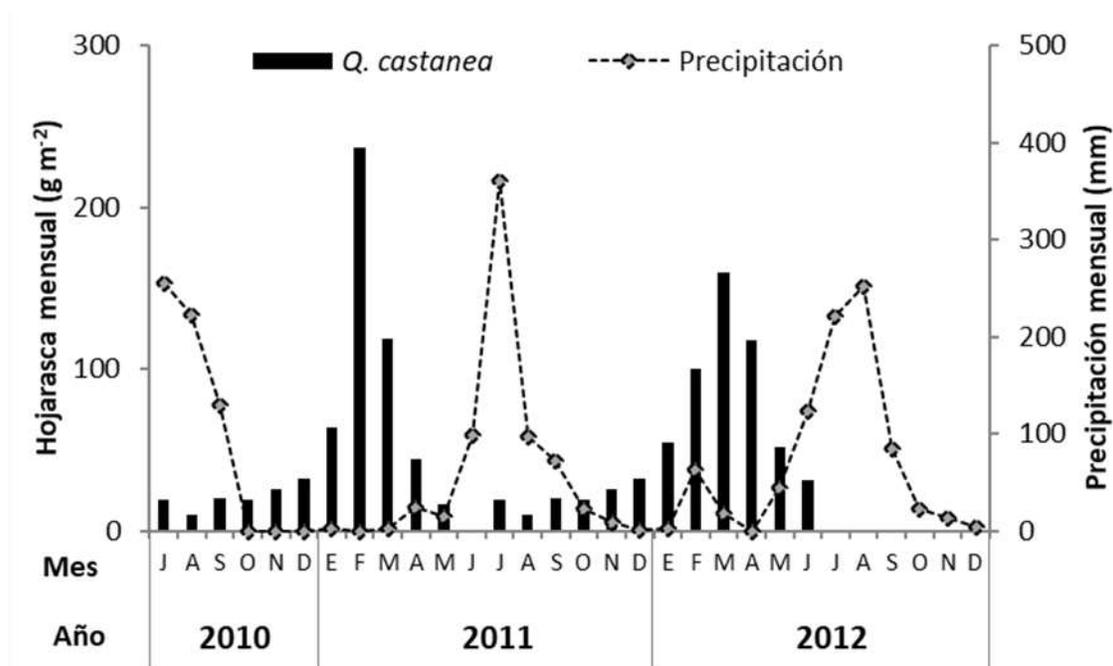
*Quercus*, y el sitio donde llueve menos presenta la menor riqueza de especies. No obstante, la abundancia de *Q. castanea* presenta una tendencia inversa a la precipitación, lo cual sugiere que otras características intrínsecas al sitio influyen en la abundancia de esta especie (Pérez-López, 2014).

**Tabla 3.** Densidad de individuos del género *Quercus* (individuos ha<sup>-1</sup>) en los cuatro sitios de estudio.

(Tomado de Pérez-López, 2014)

Sitio	ESPECIE					TOTAL
	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. laeta</i>	<i>Q. deserticola</i>	<i>Q. rugosa</i>	<i>Q. magnoliifolia</i>	
	Individuos ha <sup>-1</sup>					
El Águila	125	83	393	21	2	<b>624</b>
Atécuaro	220	60	785			<b>1,065</b>
Umécuaro	232	57				<b>289</b>
Jesús del Monte	617	135				<b>752</b>
<b>Total</b>	<b>1,194</b>	<b>335</b>	<b>1,178</b>	<b>21</b>	<b>2</b>	<b>2,730</b>

En la cuenca de Cuitzeo sólo se ha determinado la fenología asociada a la producción de hojarasca para *Q. castanea* en el sitio El Águila (Figura 5), la cual se asocia a los meses de menor precipitación y alcanza su punto máximo entre febrero y abril; mientras que la menor producción de hojarasca ocurre al final de la estación seca y durante la estación húmeda (Chávez-Vergara et al., 2014). También se ha observado que en agosto se alcanza la máxima expansión de la lámina foliar y la mayor asignación de nutrientes, por lo cual se considera que las hojas del mes de agosto presentan la mayor actividad fotosintética (Chávez-Vergara et al., 2015).



**Figura 5.** Producción de hojarasca y precipitación mensual para el sitio El Águila. (Modificado de Chávez-Vergara et al., 2014).

### 6.2.1.1.- SUELO

Las muestras de suelo fueron recolectadas al final de la estación seca del 2019, entre los días 9 y 11 de junio, en concordancia con la información que se ha recabado en el sitio El Águila (Figura 5). En días anteriores se presentaron algunos eventos esporádicos de precipitación (con máximo de 24 mm el día 4 de junio); no obstante, se consideró despreciable la cantidad de precipitación registrada debido a la potencial interceptación del dosel en cada uno de los sitios de estudio y evaporación, por lo que su efecto a profundidad puede ser insignificante con respecto a la temporada de lluvias predecesora.

Se decidió realizar un muestreo no probabilístico por conveniencia como primer acercamiento a la caracterización edáfica de los sitios de estudio; se optó por realizar una mejor caracterización a profundidad, con el fin de comparar las características físicas y el contenido de agua disponible entre los cuatro sitios a partir de un perfil tipo. Por ello no fue posible realizar un análisis para determinar diferencias estadísticas entre los suelos de los cuatro sitios de estudio. Para ello, en cada uno de los sitios seleccionados se abrió una calicata con una profundidad de 100 cm, procurando hacerlo en zonas de solana y con una pendiente baja (menor a 10°). En cada perfil abierto se delimitaron los horizontes presentes con base en los cambios de color, dureza y estructura, y se describieron las características de cada uno: espesor, color, contenido cualitativo de raíces,

estructura, textura al tacto y cualquier otra característica relevante observable, como manchones o presencia de rocas. Además, para cada horizonte se realizaron pruebas en campo para determinar la presencia de materia orgánica (reacción a H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> al 10%), carbonatos (reacción a HCl al 10%) y alófanos (reacción a NaF y fenolftaleína).

Posteriormente se tomaron muestras de cada horizonte, después de profundizar un nuevo corte para evitar que la muestra recolectada hubiese perdido humedad; se recolectó alrededor de 2 kg de muestra alterada e inmediatamente fue almacenada en bolsas herméticas para evitar la evaporación del agua contenida; así también se recolectaron cinco cilindros (tres de 100 cm<sup>3</sup> y dos de 55.42 cm<sup>3</sup>) de muestras inalteradas mediante el uso de una barrena tipo Uhland, los cuales se extrajeron de la parte media de cada horizonte y alejada de los bordes. Para los sitios de Umécuaro y El Águila no se tomaron muestras inalteradas en cilindros de los horizontes profundos debido a que no fue posible conservarlos intactos. Tampoco se tomaron del horizonte superficial del sitio de Atécuaro por el espesor de éste. Todas las muestras recolectadas se refrigeraron a 4°C hasta su análisis en laboratorio.

#### **6.2.1.2.- HOJAS**

Debido a las restricciones de movilidad ocasionadas por la emergencia sanitaria acaecida a inicios del año 2020, no pudo realizarse la recolecta de hojas verdes planeada para el mes de abril. Por ello se optó por analizar muestras tomadas en un proyecto previo del año 2012, las cuales estaban destinadas inicialmente a usarse para montar el método de extracción y cuantificación por cromatografía de gases. Por esta razón existe una desconexión temporal entre las muestras de hojas analizadas y la determinación de la cantidad de agua disponible para las plantas en suelo; no obstante, los resultados obtenidos permiten tener un vistazo de los patrones de producción de ceras cuticulares y de almacenamiento de agua disponible de suelo en los cuatro sitios de estudio.

En agosto de 2012 se seleccionaron 10 individuos de *Q. castanea* en cada uno de los sitios antes mencionados, de los cuales se recolectaron 30 hojas completamente expandidas y expuestas al sol con la ayuda de una pértiga con cortador de cuchilla; se descartaron las hojas con daño por herbivoría o señales de senescencia (Chávez-Vergara et al., 2015), y se conservaron aquellas que visualmente no mostraban señales de daño. Las hojas recolectadas se secaron en una estufa con circulación forzada de aire a 70°C hasta alcanzar un peso constante y se conservaron en bolsas de papel dentro de bolsas plásticas herméticas y en la oscuridad. Para el presente estudio, las hojas se examinaron para evitar evidencia de daños por hongos y posteriormente se colocaron nuevamente a secado a 70°C

durante 72 h para eliminar posible humedad. Posteriormente, las 30 hojas de cada individuo se molieron juntas en un molino de esferas (Restch modelo MM 400) por 30 s a razón de 30 golpes por segundo y se almacenaron en bolsas de plástico herméticas en oscuridad hasta su análisis.

### **6.3.- ANÁLISIS DE LABORATORIO**

#### **6.3.1.- SUELO**

##### **6.3.1.1.- CARACTERÍSTICAS FÍSICAS**

Los métodos para la determinación de los parámetros de física de suelos asociados con la disponibilidad de agua se tomaron de Flores Delgadillo y Alcalá Martínez (2010), a menos que se indique lo contrario.

##### *Densidad aparente*

La densidad aparente ( $\rho_b$ ) se determinó por medio del peso de la masa seca de una de las muestras recolectadas en los cilindros de 100 cm<sup>3</sup>, secada a 105 °C como se indica a continuación, donde  $m$  es la masa seca de la muestra:

$$\rho_b = \frac{m}{100} \quad (1)$$

Donde  $\rho_b$ : densidad aparente (g cm<sup>-3</sup>);  $m$ : masa seca de muestra (g); 100: volumen del cilindro (cm<sup>3</sup>).

Para el caso de los horizontes sin muestras en cilindros, ésta se determinó por el método de la probeta (Lozano-Rivas, 2016), que consistió en llenar una probeta con muestra seca y tamizada hasta la marca de volumen y determinar el peso de dicho volumen. El valor se obtuvo con la ecuación 1, sustituyendo 100 por el volumen de la probeta.

Para las siguientes determinaciones se utilizó una muestra secada al aire y tamizada a 2 mm (malla 10).

##### *Densidad real*

La densidad real ( $\rho_s$ ) se determinó por el método del picnómetro. Se tomaron 2 g de muestra tamizada y se colocaron en un picnómetro previamente pesado. Se adicionó agua destilada hasta cubrir la muestra y se dejaron en un desecador con vacío (~1 kg cm<sup>-3</sup>) por aproximadamente 20 horas. Pasado el tiempo en el desecador, se terminaron de llenar con agua destilada y se colocó el tapón, sin dejar burbujas, y se pesó el picnómetro. La densidad real se calculó con base en la ecuación 2. Adicionalmente, una submuestra de 1 g se secó a 105 °C hasta peso constante para corregir el peso por humedad.

$$\rho_s = \frac{(\rho_{H_2O})(C-A)}{(C-A)-(D-B)} \quad (2)$$

Donde  $\rho_s$ : densidad real ( $\text{g cm}^{-3}$ ); A: masa del picnómetro (g); B: masa del picnómetro lleno con agua (g); C: masa del picnómetro más la muestra de suelo (g); D: masa del picnómetro más la muestra de suelo y agua (g);  $\rho_{H_2O}$ : densidad del agua a la temperatura observada ( $0.9985 \text{ g cm}^{-3}$ ).

#### Porosidad

El porcentaje de espacio poroso ( $\phi$ ) se determinó mediante la relación entre la densidad aparente y la densidad real utilizando la ecuación 3.

$$\phi = \left(1 - \frac{\rho_b}{\rho_s}\right) 100 \quad (3)$$

Donde  $\phi$ : porosidad (%);  $\rho_b$ : densidad aparente ( $\text{g cm}^{-3}$ );  $\rho_s$ : densidad real ( $\text{g cm}^{-3}$ ).

#### 6.3.1.1.1.- DISTRIBUCIÓN DEL TAMAÑO DE PARTÍCULAS (TEXTURA)

En la determinación de la distribución del tamaño de las partículas, para cada horizonte, se empleó el método de la pipeta para la cuantificación gravimétrica de las partículas minerales que conforman el suelo. Este método se basa en la determinación de las partículas finas en suspensión, para lo cual se requiere destruir los agregados presentes previamente, por lo que es necesario primero acondicionar la muestra. Para ello se tomaron 20 g de muestra tamizada a 2 mm y se eliminaron los agentes cementantes presentes: materia orgánica por reacción con  $\text{H}_2\text{O}_2$  al 30% y calentamiento en baño maría; y óxidos de hierro mediante la adición de ditionito de sodio ( $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ ) en un medio amortiguado de citrato/bicarbonato y calentamiento en baño maría.

Una vez removidos los cementantes, las muestras se lavaron con 50 ml del buffer de citrato/bicarbonato y 10 ml de una disolución saturada de NaCl saturado, después dos veces con 50 ml de una disolución de NaCl al 10%, y por último dos veces con 50 ml de agua destilada. Después de cada lavado, las muestras se centrifugaron a 1500 rpm durante 10 minutos y se desecharon los sobrenadantes. El último lavado con agua se llevó a sequedad por calentamiento en parrilla, se molió la muestra manualmente hasta homogeneizarla y se llevó a calentamiento a  $105 \text{ }^\circ\text{C}$  en una estufa. Después se tomaron 10 g de muestra seca y se transfirieron a botellas de 1 L de capacidad, se adicionaron 400 ml de agua destilada y 10 ml de hexametáfosfato de sodio ( $50 \text{ g L}^{-1}$ ) como dispersante, y se agitaron por alrededor de 18 horas. Posteriormente se separaron las arenas empleando un tamiz de  $53 \mu\text{m}$  (No. 270). Éstas se trasvasaron a una cápsula de porcelana, previamente tarada, y se secaron en una estufa a  $105 \text{ }^\circ\text{C}$  hasta peso constante.

Las muestras residuales en suspensión, sin la fracción >53 µm, se colocaron en probetas de 1 L, se les agregó 10 ml de la disolución de hexametáfosfato de sodio, y se llevaron al aforo con agua destilada. Después de dejar la suspensión en reposo por un par de horas se agitaron vigorosamente durante un minuto con agitador manual y se dejaron reposar. Una vez transcurrido el tiempo adecuado, se tomaron muestras de los primeros 10 cm con una pipeta volumétrica de 10 ml. Dicha alícuota se colocó en capsulas de aluminio y se llevaron a sequedad en horno a 105 °C hasta peso constante. Con dicho peso se calculó el contenido de arcillas en toda la muestra a partir de la alícuota tomada. Adicionalmente se secó una alícuota de 10 ml del dispersante para realizar una corrección por el contenido de éste. Con la proporción de arenas y arcillas de la muestra tomada (10 g), se calculó el contenido de limos por la diferencia en masa. Por último, se determinó la clase textural de cada horizonte con base en el triángulo de texturas.

#### **6.3.1.1.2.- CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA (K<sub>s</sub>)**

El método seguido se fundamenta en la Ley de Darcy, en la que una columna de suelo saturado, de volumen conocido y área uniforme se somete a carga constante de agua. Para ello se utilizaron dos cilindros de 100 cm<sup>3</sup>, los cuales se saturaron con agua destilada por alrededor de 18 horas por capilaridad. A cada cilindro se le colocó una hoja circular de papel filtro (Whatman, No. 2, 90 mm Φ), para evitar pérdidas de material, y se colocaron en embudos Buchner de plástico. De igual forma se colocó un cilindro de acrílico en la parte superior de los cilindros de acero.

Después de saturar las muestras, se colocó el conjunto de cilindros con embudo en un soporte universal y se conectaron las mangueras de entrada y salida de agua al cilindro de acrílico, con el fin de mantener una carga constante de agua sobre las muestras. Una vez que el nivel de agua en el cilindro de acrílico se estabilizó, se recolectó el agua drenada a través del embudo Buchner en una probeta y se determinó el tiempo para recolectar un volumen determinado. Esta operación se realizó 5 veces por cada muestra. La conductividad hidráulica se calculó utilizando la ecuación 4.

$$K_s = \left( \frac{V}{18.47452 \cdot t} \right) \left( \frac{5.42}{5.8} \right) \quad (4)$$

Donde K<sub>s</sub>: conductividad hidráulica (cm h<sup>-1</sup>), V: volumen de agua drenado en el tiempo t (cm<sup>3</sup>); 18.47452: área de la sección circular del cilindro de muestra (cm<sup>2</sup>); t: tiempo de drenado (h); 5.42: altura del cilindro de suelo (cm); 5.8: altura de la carga de agua constante sobre la muestra (cm).

### 6.3.1.2.- CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS

#### *Potencial de hidrógeno (pH) en agua*

Para la medición del potencial de hidrógeno (pH) en agua se utilizaron muestras con humedad de campo. Se tomaron submuestras de cada horizonte y se mezclaron con agua desionizada en una relación 1:10 (m/v), con el fin de determinar la acidez o alcalinidad del material que constituye cada suelo. Cada medición se hizo por duplicado utilizando un potenciómetro Orion Versa Star Pro, Thermo Scientific.

#### *Potencial de hidrógeno (pH) en NaF*

El potencial de hidrógeno (pH) medido en una disolución de fluoruro de sodio es una prueba de diagnóstico para condiciones ándicas (FAO, 2009). Se utilizaron muestras con humedad de campo y una disolución saturada (1M) de NaF en una relación 1:50 (m/v). Una vez que se mezclaron la disolución con la muestra de suelo se agitó por un minuto y se sumergió el electrodo del potenciómetro antes mencionado, después de 2 minutos de agitación con el electrodo sumergido se tomó la lectura de pH. Esta operación se realizó dos veces por muestra.

#### *Concentración y contenido de carbono orgánico (COS)*

Se utilizaron muestras secas de cada uno de los horizontes de los cuatro perfiles que fueron molidas en mortero de ágata hasta un tamaño de 0.15 mm (malla No. 100). El contenido de carbono total se determinó mediante un analizador de carbono total (UIC modelo CM5015 CO<sub>2</sub>; Huffman, 1977), en el que se transforman todas las formas presentes de carbono en CO<sub>2</sub> mediante combustión a 950 °C bajo flujo de O<sub>2</sub>.

El resultado obtenido en el instrumento se interpreta como la concentración de COS en la masa de la muestra utilizada (mg g<sup>-1</sup>), a partir del cual se determinó el contenido de COS en un metro cuadrado de cada uno de los horizontes estudiados, considerando el espesor de éstos mediante la ecuación 5.

$$\text{Contenido}_{\text{COS}} = C_{\text{CO}} * \rho_b * e_h \quad (5)$$

Donde:  $\text{Contenido}_{\text{COS}}$ = Contenido de carbono orgánico en un metro cuadrado del horizonte (g m<sup>2</sup>),  $C_{\text{CO}}$ = Concentración de carbono orgánico en el horizonte (g kg<sup>-1</sup>),  $\rho_b$ = densidad aparente del horizonte (kg m<sup>-3</sup>) y  $e_h$ = espesor del horizonte (m).

### 6.3.1.3.- CONTENIDO DE AGUA DISPONIBLE

#### *Humedad de campo (w)*

En este trabajo se determinó el porcentaje de humedad gravimétrica (w). Para ello, una porción de las muestras alteradas, de masa conocida, se secó en horno a 105

°C por 48 y se determinó el peso seco. El cálculo del contenido de humedad gravimétrico se presenta a continuación:

$$w(\%) = \left( \frac{m_h - m_s}{m_s} \right) 100 = \left( \frac{m_a}{m_s} \right) 100 \quad (6)$$

Donde: w (%) = Porcentaje de humedad gravimétrica, ms= masa de la muestra tras el secado (g), ma= masa de agua contenida en la muestra (g) (la diferencia entre la masa de la muestra húmeda mh (g) y la muestra seca ms(g)).

#### *Punto de marchitez permanente (PMP)*

Se determinó el contenido de agua en el punto de marchitez permanente (PMP) mediante el método de extracción con olla de presión, en el cual se sometió una muestra de suelo saturada de volumen conocido a una presión de 1,500 kPa, con el fin de determinar el límite inferior de la capacidad de retención de agua disponible. Para ello se ocuparon los dos cilindros de 55.42 cm<sup>3</sup> tomados en campo.

Las muestras se colocaron en platos porosos de cerámica de 1,500 kPa de capacidad y se saturaron con una solución 0.005 M de CaSO<sub>4</sub> (debido a que se determinaron texturas de clase fina con el análisis al tacto) por capilaridad por alrededor de 18 horas. Después se colocaron los platos en la olla y se aplicó aire a presión constante (1500 kPa) hasta alcanzar el punto sin drenaje. Después se secaron a 105 C hasta peso constante. El contenido de humedad asociado al punto de marchitez permanente para cada una de las muestras se determinó de forma análoga al contenido de humedad (ecuación 1), como la diferencia en masa entre el peso seco y el peso tras el cese del drenado.

#### *Masa de agua disponible para las plantas en suelo por horizonte al final de la estación seca (MADP)*

La MADP se calculó como la diferencia entre la masa de agua contenida a humedad de campo (w) y la masa de agua en el punto de marchitez permanente (PMP) en cada uno de los horizontes estudiados (ecuación 7).

$$MADP = w - PMP \quad (7)$$

Donde: MADP= masa de agua disponible para las plantas en suelo (g kg<sup>-1</sup>); w= humedad de campo del horizonte (g kg<sup>-1</sup>) y PMP= humedad al punto de marchitez permanente del horizonte (g kg<sup>-1</sup>).

#### *Contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico al final de la estación seca (CADPES)*

Para determinar el contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico (CADPES), fue necesario primero calcular el contenido de agua disponible para las plantas en un metro cuadrado de cada horizonte (CADPH), lo

cual se hizo al ponderar la masa de agua en cada horizonte por su espesor y densidad aparente (ecuación 8).

$$\text{CADPH} = \text{MADP} * \rho_b * e_h \quad (8)$$

Donde: CADPH= Contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cuadrado del horizonte ( $\text{g m}^{-2}$ ); MADP= masa de agua disponible para las plantas en suelo del horizonte ( $\text{g kg}^{-1}$ );  $\rho_b$ = densidad aparente del horizonte ( $\text{kg m}^{-3}$ ) y  $e_h$ = espesor del horizonte (m).

Una vez realizado el cálculo de CADPH para todos los horizontes se calculó la sumatoria de los horizontes presentes en cada perfil de cada sitio para obtener el contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico para el fin de la estación seca (CADPES) (ecuación 9).

$$\text{CADPES} = \sum_1^n \text{CADPH} = \sum_1^n (\text{MADP} * \rho_b * e_h) \quad (9)$$

Donde: CADPES= Contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico para el fin de la estación seca del horizonte ( $\text{g m}^{-3}$ ); CADPH= Contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cuadrado por horizonte ( $\text{g m}^{-2}$ ); MADP= masa de agua disponible para las plantas en suelo por horizonte ( $\text{g kg}^{-1}$ );  $\rho_b$ = densidad aparente por horizonte ( $\text{kg m}^{-3}$ ) y  $e_h$ = espesor por horizonte (m).

### **6.3.2.- HOJAS**

#### **6.3.2.1.- CONCENTRACIÓN DE CARBONO ORGÁNICO TOTAL (COT)**

Para determinar la COT se utilizaron las muestras compuestas previamente molidas en el molino de esferas y se siguió el mismo método que con las muestras de suelo: se utilizó un analizador de carbono total (UIC modelo CM5015 CO<sub>2</sub>; Huffman, 1977), en el que se transforma todas las formas presentes de carbono en CO<sub>2</sub> mediante combustión a 950 °C bajo flujo de O<sub>2</sub>. Con la masa de la muestra utilizada se determinó la concentración de carbono por gramo de masa seca de hoja. Esta determinación se realizó para las hojas de 4 individuos distintos por sitio.

#### **6.3.2.2.- CERAS CUTICULARES**

Para la extracción de ceras cuticulares se utilizaron las muestras compuestas, secas y molidas de los diez individuos por cada sitio. Como disolvente de extracción se utilizó una mezcla 1:1 (v/v) de hexano (J. T. Baker, 95% *n*-hexano) / diclorometano (J. T. Baker). Se tomaron 0.6 g de muestra en un vial de vidrio, se agregaron 6 mL de la mezcla de disolventes y se introdujeron a un baño ultrasónico por 5 minutos. Después se dejaron reposar fuera del ultrasonido por 15 minutos y se tomaron 2 mL del sobrenadante con una jeringa de vidrio.

Posteriormente, los extractos se filtraron a través de acrodiscos con membranas de PTFE de 0.2  $\mu\text{m}$  (Agilent), los filtrados se recolectaron en viales ámbar grado masas (Agilent) y se dejaron evaporar a temperatura ambiente por 20 horas, después de las cuales los viales se pesaron y se determinó la masa obtenida como la diferencia entre la masa del vial vacío y la masa del vial después de evaporado el disolvente. Este procedimiento se realizó dos veces para cada muestra. Los filtrados sucesivos se recolectaron en el mismo vial. También se prepararon cinco blancos experimentales siguiendo la metodología antes descrita, pero sin agregar ninguna muestra.

#### **6.3.2.2.1.- ÁCIDO *n*-HEXADECANOICO**

A los extractos secos y blancos experimentales se les agregó 1 mL de acetona grado *HPLC* y se colocaron en un baño con ultrasonido durante 5 min a temperatura ambiente. También se realizó un blanco de disolvente que únicamente contenía acetona. Estas muestras fueron las que se analizaron de forma cualitativa y cuantitativa. Ambos tipos de análisis se realizaron en un equipo de cromatografía de gases acoplado a espectrometría de masas *QQQ* marca Agilent 7000B. Se utilizó una columna HP-5MS, de 30 m x 0.25 mm de diámetro interno y 5  $\mu\text{m}$  marca Agilent, con un flujo constante de helio de 13.4 psi. Las inyecciones se llevaron a cabo en modo *split* 100:1 con 0.4  $\mu\text{l}$  de volumen de inyección con las siguientes temperaturas: 0.2 min a 40 °C, después se aumentó la temperatura a razón de 90 °C por minuto hasta alcanzar 300 °C.

El horno se programó a 60 °C con calentamiento de 3°C min<sup>-1</sup> hasta 240 °C; el tiempo de adquisición de datos fue de 60 min utilizando un *solvent delay* de 5.5 min. Todas las muestras (extractos), estándares, muestras de control de calidad (muestra estándar a 10 ppm), blancos experimentales, y blanco de disolvente, fueron analizados en las mismas condiciones. Por cada 10 muestras de extracto se analizó un blanco de acetona, un blanco experimental y una muestra de control de calidad. Las muestras fueron procesadas en el programa *Unknown analysis* de Agilent. Los análisis se adquirieron en modo *Scan* con un rango de masas de 40 a 600 *m/z* y los datos se extrajeron por deconvolución con substracción del blanco experimental y se identificaron con la librería NIST V14 tomando un criterio de concordancia del 80 %.

#### **6.3.2.2.2.- ALCANOS LINEALES**

Para la identificación y cuantificación de los alcanos lineales se utilizó como estándar la mezcla de alcanos D-2887 Calibration Mix (AccuStandard). Ésta se llevó a 40 °C y se tomaron 10  $\mu\text{l}$  con una jeringa a la misma temperatura, se aforaron a 10 ml con acetona grado *HPLC* para obtener una concentración de 1000 ppm.

Posteriormente, por diluciones consecutivas se obtuvieron disoluciones de 100, 80, 60, 40, 20, 10 y 1 ppm de concentración.

El análisis se realizó en el mismo instrumento y bajo las mismas condiciones que el análisis cualitativo. El estándar de 80 ppm de alcanos fue procesado inicialmente en el programa *Unknown analysis*. Una vez identificados los componentes en la mezcla de alcanos (*n*-decano, *n*-undecano, *n*-dodecano, *n*-tetradecano, *n*-hexadecano, *n*-octadecano, *n*-eicosano y *n*-tetracosano), se generó una librería que fue utilizada en el programa *Mass Hunter Quantitative Analysis* para construir las curvas de calibración de cada componente en el estándar de alcanos. Cada compuesto se revisó por tiempo de retención, ion de identificación, 2 iones calificadores y forma de pico. Se realizó un análisis de regresión lineal, o de mejor ajuste según fuera el caso, para obtener menor error; se tomó como válido un coeficiente de determinación de 0.98. Las curvas de calibración de los alcanos identificados se presentan en el Anexo 1.

Una vez obtenidas las curvas de calibración, se analizaron todas las muestras incluidos blancos de disolvente, blancos experimentales, muestras de control de calidad y muestras de extractos. Los límites para identificación y cuantificación fueron concordancia  $\geq 80\%$ ,  $t_R \pm 0.2$  min, presencia del ion identificador y dos iones calificadores con la misma forma de pico, y concentración calculada dentro del rango de calibración. Las concentraciones se reportan en ppm en las muestras de extracto.

#### **6.4.- ANÁLISIS ESTADÍSTICO**

*Relación entre el contenido de agua disponible para las plantas en suelo y variables atmosféricas*

Debido al bajo número de datos ( $N=4$ ), se realizó una prueba de correlación no paramétrica con base en el modelo de Rho de Spearman entre el contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico para el fin de la estación seca (CADPES) ( $\text{kg m}^{-3}$ ) y las variables atmosféricas de cada sitio: precipitación anual media (mm); temperatura media anual ( $^{\circ}\text{C}$ ) e índice de aridez de Lang ( $\text{mm } ^{\circ}\text{C}^{-1}$ ). Los datos utilizados para este análisis se presentan en el Anexo 2. Este análisis se realizó en el programa R (versión 4.0.3) a un nivel de significancia de  $\alpha=0.05$ .

*Relación entre el contenido de agua disponible para las plantas en suelo y características físicas*

Para determinar el grado de causalidad entre las características físicas del suelo y el agua disponible para las plantas en suelo se realizó un análisis de regresión lineal múltiple por pasos. No se consideraron las variables asociadas con contenidos para

evitar redundancia entre ellas y se tomó como variable dependiente la masa de agua disponible para las plantas en suelo por horizonte al final de la estación seca (MADP) ( $\text{g kg}^{-1}$ ) y como variables predictoras el espesor de cada horizonte (cm), el contenido de arcillas (%), el contenido de arenas (%), el porcentaje de espacio poroso, la concentración de carbono orgánico ( $\text{mg C g}^{-1}$ ) y la conductividad hidráulica ( $\text{cm h}^{-1}$ ) ( $N=22$ ). Los valores utilizados en este análisis se presentan en el Anexo 2. El análisis de regresión se realizó en el programa R (versión 4.0.3) a un nivel de significancia de  $\alpha=0.05$ .

#### *Composición química foliar*

Mediante un análisis de varianza de una vía (ANOVA) se evaluó la existencia de diferencias de cada uno de los componentes químicos determinados en hojas entre los cuatro sitios de estudio: concentración de carbono orgánico total ( $\text{mg g}^{-1}$ ) ( $n=4$ ), concentración de ceras cuticulares ( $\text{mg g}^{-1}$ ) ( $n=10$ ), señal cromatográfica asociada a ácido *n*-hexadecanoico (cuentas) ( $n=10$ ) y concentración individual y total de alcanos lineales identificados ( $\text{mg g}^{-1}$ ) ( $n=10$ ). Los valores utilizados en este análisis se presentan en el Anexo 2. Este análisis se realizó en el programa Statistica 12. El nivel de significancia utilizado fue  $\alpha=0.10$ .

#### *Relación de las características químicas foliares con variables atmosféricas y el contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico al final de la estación seca (CADPES)*

El grado de asociación entre las características químicas foliares y las variables atmosféricas y el CADPES de cada sitio fue evaluada mediante un análisis de correlación no paramétrico mediante el modelo de Rho de Spearman en el programa R (versión 4.0.) a un nivel de significancia  $\alpha=0.05$  ( $N=4$ ). Las correlaciones significativas posteriormente fueron modeladas con un análisis de regresión lineal simple en el mismo programa ( $\alpha=0.05$ ).

## 7.- RESULTADOS

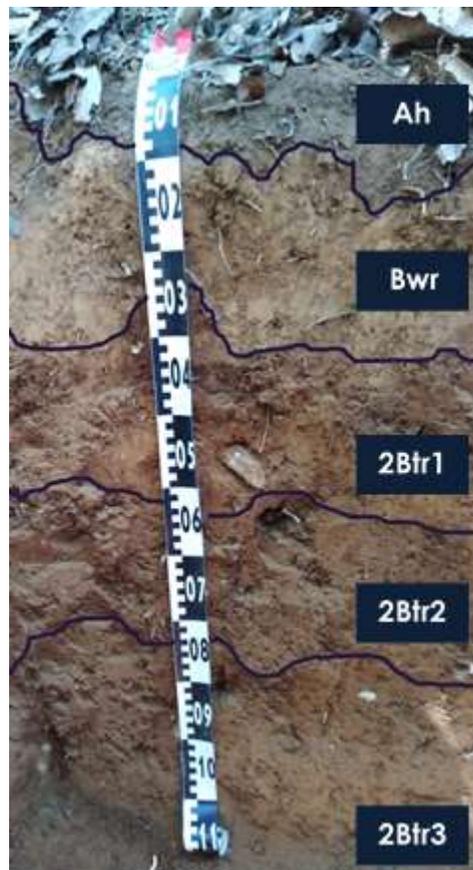
### 7.1.-SUELO

En las figuras presentadas en esta sección, los colores aluden al nivel de precipitación anual en una escala de azul, desde el más oscuro (mayor precipitación: El Águila) hasta el más claro (menor precipitación: Jesús del Monte).

#### 7.1.1.- CARACTERÍSTICAS DE LOS PERFILES

A continuación, se enlistan las características observadas en campo para los cuatro perfiles estudiados.

##### 1) El Águila



**Figura 6.** Perfil del sitio El Águila a 100 cm de profundidad.

Este perfil fue clasificado como relictigleyic Acrisol (andic, transportic, diferentic), esta clasificación es meramente morfológica y con base en los rasgos observados en campo. Las líneas transversales de color azul oscuro indican el límite entre los horizontes determinados en campo. Los cuadros de color azul oscuro indican la nomenclatura de cada horizonte con base en los rasgos de cada uno.

El sitio donde se abrió el perfil (19° 37' 01.6" N, 101° 20' 10.5" O) se localizó en la ladera alta. Como rasgo característico general, ninguno de los horizontes presentó reacción positiva al HCl, por lo que se considera negativa la presencia de carbonatos. En la Figura 6 se presenta el perfil de 100 cm de profundidad, con los horizontes delimitados y en la Tabla 4 se resumen las características observadas en campo.

**Tabla 4.** Características determinadas en campo para el perfil de suelo del sitio El Águila.

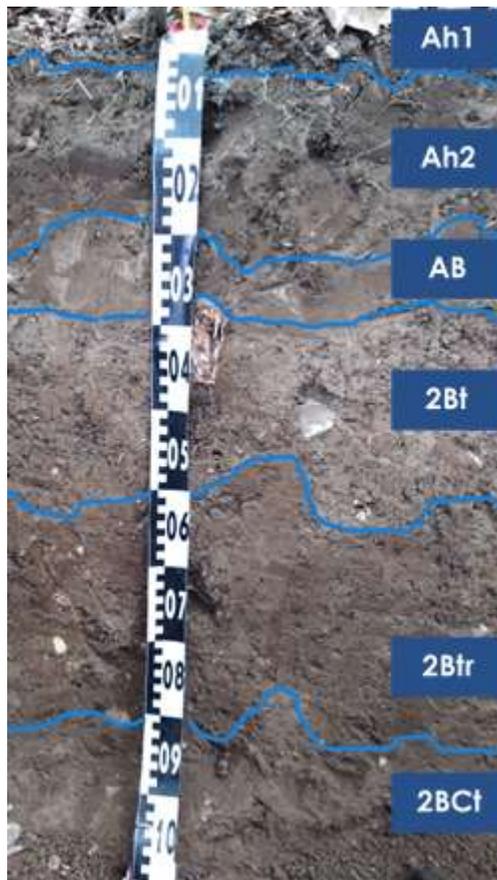
<b>Horizonte</b>	<b>Características generales</b>
	6-4 cm. Material fresco.
Mantillo	4-0 cm. Material poco alterado con evidencia de fraccionamiento físico, poco oscurecido. Presencia de hifas.
Ah	0-7 cm. Color pardo grisáceo, poco oscuro Textura limo arenosa. Estructura granular con muy pocos bloques subangulares. Abundantes raíces finas y medianas. Agregados medianamente estables, duros. Pocos poros visibles. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> y prueba de alófanos. Límite claro e irregular.
Bwr	7-29 cm. Color pardo amarillento. Textura franco-limosa Estructura granular predominante con algunos bloques subangulares. Alta densidad de raíces medianas y algunas finas. Agregados estables, duros. Sin poros visibles. Presencia de manchones de Mn. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> y prueba de alófanos. Límite claro e irregular.
2Btr1	29-50 cm. Color pardo rojizo. Textura limo arcillosa Estructura en bloques angulares con presencia de algunos bloques subangulares. Presencia de raíces gruesas y menor contenido de raíces medianas que el horizonte suprayacente. Agregados medianamente duros. Poros visibles a simple vista. Canales de raíces rellenos de material del horizonte suprayacente. Poca presencia moteados violáceos. Escasos manchones de Mn. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> y prueba de alófanos. Límite difuso e irregular.
2Btr2	50-73 cm. Color pardo rojizo. Textura arcillo limosa. Estructura en bloques angulares predominantes a bloques subangulares Pocas raíces medianas. Presencia de pequeños manchones violáceos. Escasos manchones de Mn. Presencia escasa de rocas, fácilmente fracturables. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> . Límite gradual e irregular.
2Btr3	73-100 cm. Color pardo rojizo. Textura arcillosa. Estructura en bloques angulares sin llegar a ser cuñas. Pocas raíces medianas. Agregados medianamente duros. Mayor cantidad de moteados violáceos que el horizonte suprayacente. Mayor presencia de manchones de Mn que el horizonte suprayacente Presencia de rocas. Presencia de pómez intemperizadas muy frágiles. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> .

## 2) Atécuaro

El sitio donde se abrió el perfil (19° 37' 05.6" N, 101° 11' 59.2" O) se localizó en la ladera media. Como rasgo característico general, ninguno de los horizontes

presentó reacción positiva al HCl, por lo que se considera negativa la presencia de carbonatos.

En los primero cuatro horizontes, que corresponde aproximadamente a los primeros 50 cm de profundidad, se encontró presencia de rocas grandes, posiblemente debido a procesos de coluvionamiento. Al secarse las paredes del perfil abierto se generaron grietas verticales en toda la profundidad. En la Figura 7 se presenta el perfil con los horizontes delimitados y en la Tabla 5 se resumen las características observadas en campo.



**Figura 7.** Perfil del sitio Atécuaro a 100 cm de profundidad.

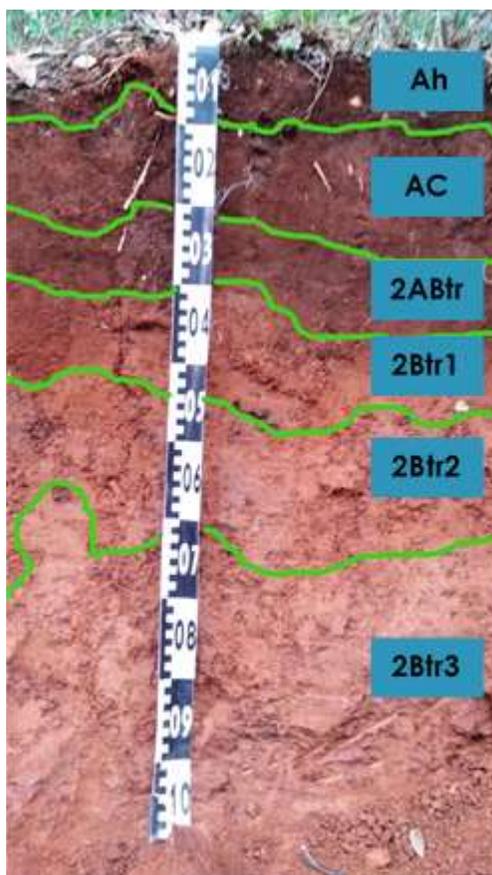
La clasificación morfológica y de campo para este suelo es gleyic Acrisol (andic, transportic) con base en los rasgos determinados en campo. Las líneas transversales de color azul claro indican los límites entre los horizontes y en los cuadros se muestra la nomenclatura dada a cada horizonte.

**Tabla 5.** Características determinadas en campo para el perfil de suelo del sitio de Atécuaro.

<b>Horizonte</b>	<b>Características generales</b>
Mantillo	5-3 cm. Material fresco.
	3-1 cm. Material húmedo, con evidencia de ruptura física y presencia de hifas y mesofauna.
	1-0 cm. Residuos oscurecidos, menos identificables. Mayor presencia de hifas y mesofauna que en el estrato suprayacente.
Ah1	0-3 cm. Color pardo grisáceo oscuro. Textura franco-limosa. Estructura granular en bloques subangulares. Abundante presencia de raíces finas incluso dentro de los agregados. Agregados firmes, consistentes. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> y reacción ligera a prueba de alófanos. Límite claro y ondulado.
Ah2	3-20 cm. Color pardo grisáceo oscuro. Textura franco-limosa Estructura granular y en bloques subangulares. Menor presencia de raíces finas que en el horizonte suprayacente, también dentro de los agregados. Agregados firmes y consistentes. Presencia de carbón. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> . Límite claro y ondulado.
AB	20-28 cm Color pardo grisáceo. Textura franco-limosa. Estructura granular y en bloques subangulares. Agregados frágiles. Baja densidad de raíces finas. Reacción ligera a la prueba de alófanos. Límite gradual y ondulado.
2Bt	28-49 cm. Color pardo grisáceo. Textura arcillo arcillosa. Estructura en bloques subangulares predominante sobre granular. Agregados firmes. Canales de raíces recubiertos por arcilla. Presencia de moteados rojizos. Baja densidad de raíces finas Abundantes microporos. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> .y reacción ligera a prueba de alófanos. Límite gradual e irregular.
2Btr	49-80 cm. Color pardo grisáceo. Textura arcillo limosa. Estructura en bloques subangulares. Agregados más frágiles que el horizonte suprayacente. Escasa presencia de raíces finas. Presencia de rocas intemperizadas. Presencia de moteados violáceos y concreciones de Mn. Presencia -casi nula- de cristales/vidrios minúsculos, principalmente en el límite superior. Abundantes poros visibles a simple vista. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> y ligera reacción a prueba de alófanos. Límite claro y ondulado.
2BCt	80-100 cm. Color pardo grisáceo. Textura arcillosa. Estructura en bloques subangulares. Agregados firmes, muy resistentes. Sin presencia de raíces finas. Presencia de rocas inalteradas, mayor que en el horizonte suprayacente. Presencia de poros identificables a simple vista.

### 3) Umécuaro

El perfil de este sitio se abrió en una ladera baja (19° 32' 55.6" N, 101° 15' 33.1" O). En la Figura 8 se presenta el perfil de este sitio con los horizontes delimitados y las características observadas en campo se resumen en la Tabla 6. Se encontró un notorio frente de humedad en los tres primeros horizontes, aproximadamente hasta los 30 cm de profundidad. Se apreció una alta presencia de manchones oscuros en los últimos 40 cm, posiblemente debido a concreciones de manganeso (Mn). Como rasgo característico general, ninguno de los horizontes presentó reacción positiva al HCl, por lo que se considera negativa la presencia de carbonatos.



**Figura 8.** Perfil del sitio Umécuaro a 100 cm de profundidad.

Las líneas de color verde determinan los horizontes entre cada horizonte y los cuadros del mismo color indican la nomenclatura de cada horizonte. La clasificación morfológica y de campo para este sitio fue relictgleyic Luvisol (andic, transportic).

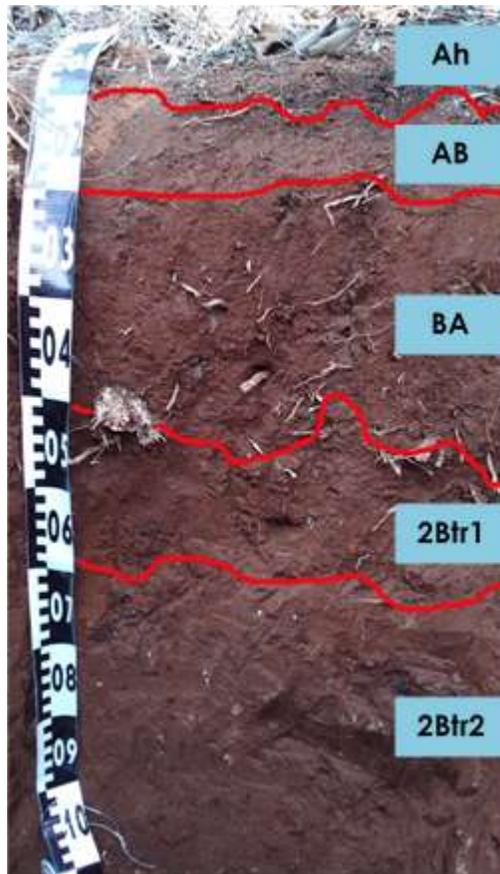
**Tabla 6.** Características determinadas en campo para el perfil de suelo del sitio de Umécuaro.

<b>Horizonte</b>	<b>Características generales</b>
Mantillo	4.8-3.8 cm. Material fresco con bellotas viables.
	3.8-2.3 cm. Material íntegro, oscurecido.
	2.3-0.3 cm. Material fragmentado.
	0.3-0cm. Capa de musgo.
Ah	0-10 cm. Color pardo rojizo. Textura arcillo limosa. Estructura granular con bloques subangulares. Agregados ligeramente duros y friables. Densidad media de raíces finas. Presencia de rocas intemperizadas de ~0.5 cm de diámetro. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> . Límite claro y ondulado.
AC	10-23 cm. Color pardo rojizo. Textura arcillo limosa. Estructura en bloques subangulares mayor a granular, Agregados ligeramente duros. Menor densidad de raíces que el horizonte suprayacente. Canales de raíces revestidos de arcilla. Porosidad media apreciable a simple vista. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> . Límite difuso y ondulado.
2ABtr	23-31cm. Color pardo rojizo oscuro. Textura arcillo limosa. Estructura en bloques subangulares Presencia mínima de raíces finas. Agregados suaves con ligeros moteados de Mn dentro de éstos. Muy baja porosidad, menor al horizonte suprayacente. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> . Límite difuso y ondulado.
2Btr1	31-44 cm. Color rojizo. Textura arcillo limosa. Estructura granular con bloques subangulares. Agregados ligeramente duros. Presencia mínima de raíces finas. Ligeros moteados de Mn dentro de agregados. Sin porosidad visible. Reacción ligera a prueba de alófanos. Límite gradual y ondulado.
2Btr2	44-63 cm. Color naranja rojizo. Textura arcillo limosa. Estructura en bloques subangulares predominantes sobre granular. Agregados duros. Presencia de raíces gruesas y finas. Mayor presencia de moteados de Mn que el horizonte suprayacente. Presencia de moteados violáceos. Reacción ligera a prueba de alófanos. Límite difuso y ondulado.
2Btr3	63-100 cm. Color naranja rojizo. Textura arcillo limosa. Estructura en bloques angulares. Agregados ligeramente duros. Sin presencia de ningún tipo de raíces. Mayor presencia de moteados de Mn y moteados violáceos que en el horizonte suprayacente. Pocos microporos, visibles en baja proporción. Reacción ligera a prueba de alófanos.

#### 4) Jesús del Monte

El perfil se abrió en un pequeño claro (19° 38' 55.6" N, 101° 09' 19.3" O). A nivel superficial se encontraron carbones, lo que evidenciaba eventos ligeros de quema, por esta razón las muestras del horizonte superficial se tomaron de un sitio cercano, aproximadamente a 15 m de donde se abrió la calicata. Como rasgo característico general, ninguno de los horizontes presentó reacción positiva al HCl, por lo que se considera negativa la presencia de carbonatos. En la Figura 9 se

presenta el perfil para este sitio con los horizontes delimitados y en la Tabla 7 se resumen las características observadas en campo.



**Figura 9.** Perfil del sitio Jesús del Monte a 100 cm de profundidad.

La clasificación morfológica de este perfil basado solo en observaciones de campo fue relictigleyic Acrisol (transportic, diferentic). Las líneas transversales de color rojo indican los límites entre los horizontes y en los cuadros se muestra la nomenclatura dada a cada horizonte.

**Tabla 7.** Características determinadas en campo para el perfil del sitio de Jesús del Monte.

<b>Horizonte</b>	<b>Características generales</b>
Mantillo	No hay interfase identificable de humus antes del suelo, agregación inmediatamente después del mantillo. Presencia de excretas de escarabajo y de carbón.
Ah	0-10 cm. Color pardo oscuro. Textura limo arcillosa. Estructura granular predominante con presencia de bloques subangulares. Alta densidad de raíces finas, presencia de materia orgánica fresca. Agregados estables. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> . Límite claro y ondulado.
AB	10-20 cm. Color pardo rojizo. Textura limo arcillosa. Estructura en bloques subangulares y granular. Agregados moderadamente friables. Disminución de raíces finas y aumento de la densidad de raíces medianas comparado con el horizonte suprayacente. Alto contenido de cristales brillantes, probable mineral sin alterar. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> . Límite claro y ondulado.
BA	20-40 cm. Color pardo rojizo. Textura arcillo limosa. Estructura en bloques subangulares predominantes a gránulos Agregados más friables que el horizonte suprayacente. Misma densidad de raíces medianas que el horizonte suprayacente con abundancia de raíces gruesas. Presencia de cristales brillantes. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> . Límite difuso ondulado.
2Btr1	40-55 cm. Color pardo rojizo. Textura arcillosa con arenas finas. Estructura en bloques subangulares. Agregados más estables, firmes y de mayor tamaño que en el horizonte suprayacente. Presencia mínima de raíces. Presencia de manchones pequeños de Mn. Matriz no homogénea, con moteados naranjas, rosados. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> . Límite difuso y ondulado.
2Btr2	55-100 cm. Color pardo rojizo. Textura arcillosa. Estructura en bloques subangulares. Agregados muy duros y firmes. Intensificación de moteados, mayor presencia de manchones de Mn que en el horizonte suprayacente. Alto contenido de cutanes de arcilla color violeta. Reacción positiva ante H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> . Presencia de fragmentos pequeños de roca.

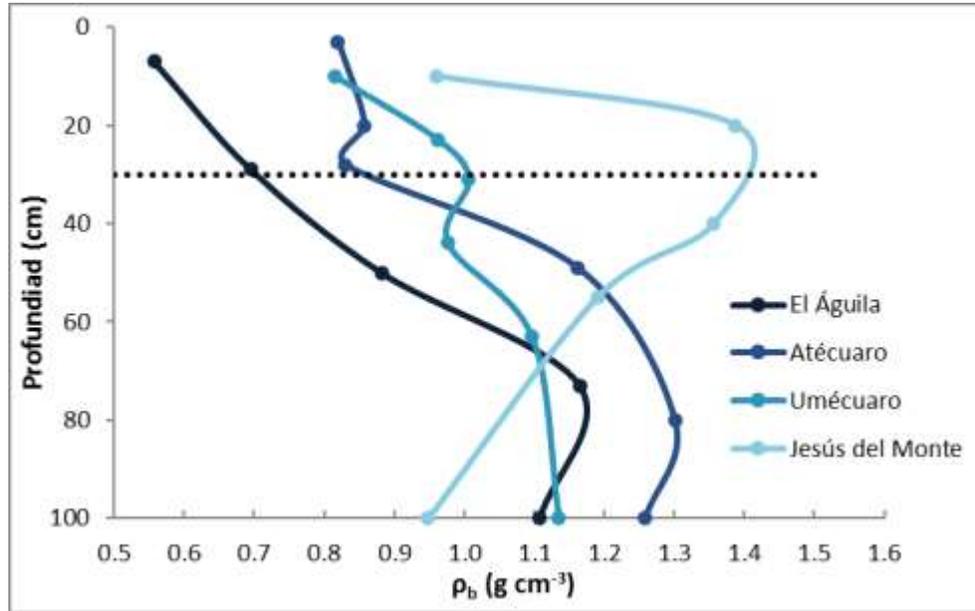
### **7.1.2.- CARACTERÍSTICAS FÍSICAS**

#### *Densidad aparente ( $\rho_b$ )*

Se presentó una alta variación en la densidad aparente entre los cuatro perfiles (Figura 10). El sitio de Umécuaro presenta una menor variación a lo largo del perfil, la cual va de 0.8 a 1.1 g cm<sup>-3</sup> del horizonte superficial al más profundo, respectivamente. Aparentemente, la estructura de este perfil se mantiene más constante que la de los demás sitios. En los sitios de El Águila y de Atécuaro se observa un incremento en la densidad aparente conforme aumenta la profundidad. Aunque dicho aumento es igual en ambos sitios, de alrededor de 0.5 g/cm<sup>3</sup> desde el horizonte superficial hasta el más profundo, el sitio de Atécuaro presenta los valores más altos. Comparativamente, Atécuaro presenta una estructura más densa que El Águila.

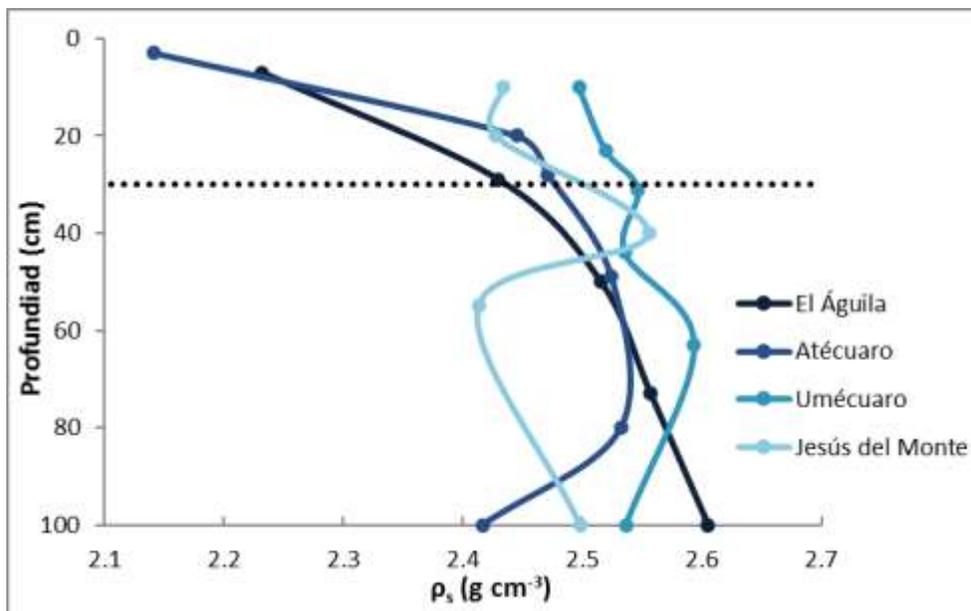
El sitio de Jesús del Monte presenta un comportamiento distinto a las tendencias de los otros sitios. Entre el horizonte superficial y el más profundo sólo hay una diferencia de 0.01 g cm<sup>-3</sup>, sin embargo, entre los 20 y 50 cm existe un aumento en los valores

de densidad, siendo el mayor ( $\sim 1.4 \text{ g cm}^{-3}$ ) a los 20 centímetros (Figura 10). Estos resultados sugieren que, en promedio, el sitio de Jesús del Monte es el que presenta una mayor densidad aparente y El Águila la menor. Umécuaro es el que presenta valores más constantes a lo largo del perfil.



**Figura 10.** Densidad aparente ( $\rho_b$ ) de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados. La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

*Densidad real ( $\rho_s$ )*

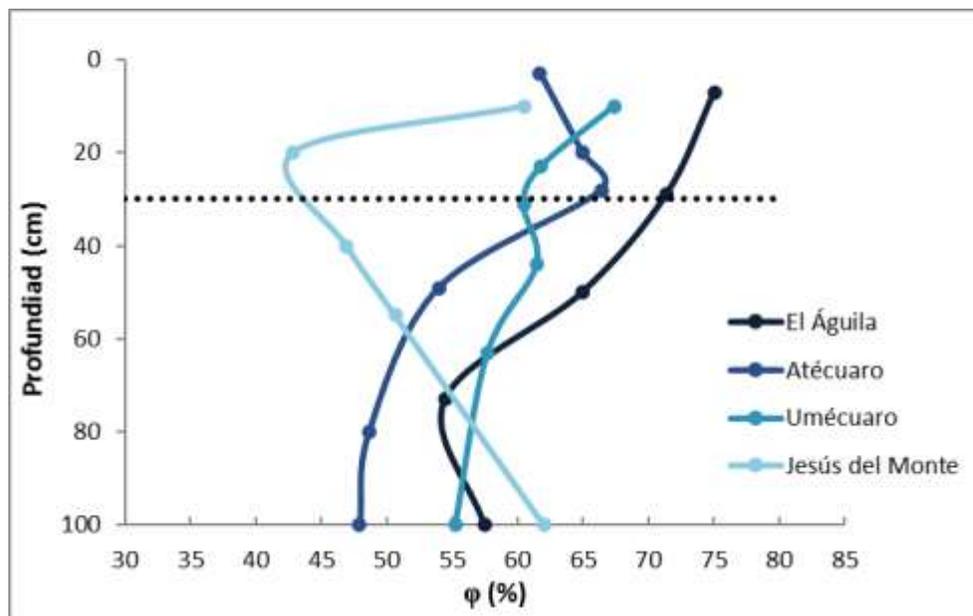


**Figura 11.** Densidad real ( $\rho_s$ ) de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados. La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

La densidad real no mostró diferencias marcadas entre los perfiles a profundidades mayores a 50 cm (Figura 11), con excepción del cuarto horizonte de Jesús del Monte que presentó el valor más bajo a esa profundidad. Las mayores diferencias se encontraron a nivel superficial, donde se pueden apreciar dos grupos: los de mayor densidad ( $\sim 2.4 \text{ g cm}^{-3}$ ), Jesús del Monte y Umécuaro; y los de menor densidad ( $\sim 2.2 \text{ g cm}^{-3}$ ), Atécuaro y El Águila.

#### Porosidad ( $\phi$ )

Se observa que en promedio la mitad del volumen de las muestras de suelo es espacio poroso y que conforme aumenta la profundidad disminuye para todos los sitios con excepción de Jesús del Monte donde se alcanza el valor máximo (62%) a los 100 cm de profundidad (Figura 12).



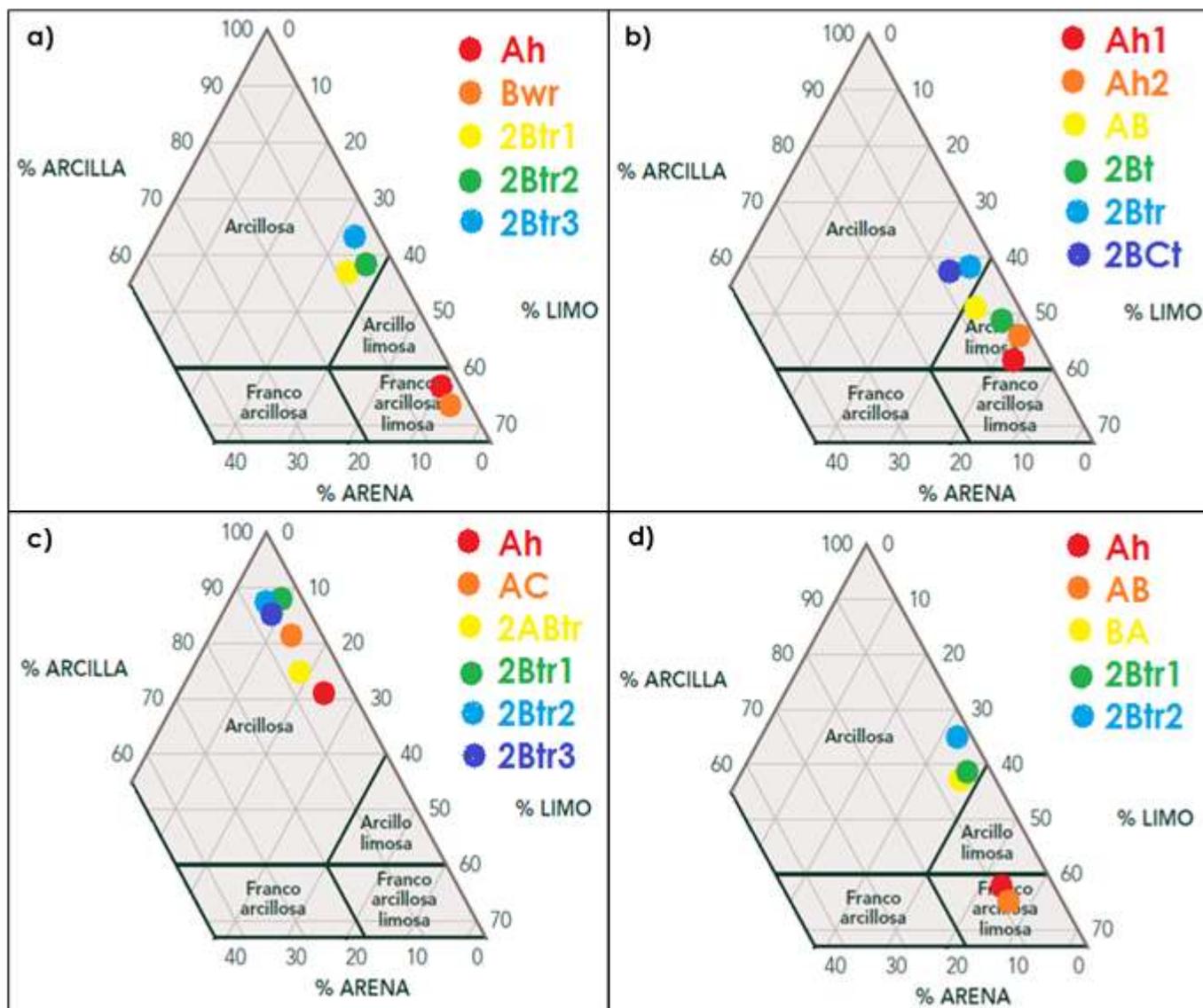
**Figura 12.** Contenido de espacio poroso ( $\phi$ ) de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.

La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

El Águila es el sitio que presenta, en promedio, el mayor espacio poroso a lo largo del perfil, aunque también es el que presenta la mayor disminución ya que a nivel superficial presenta un valor de 75% que disminuye hasta 57.5% a los 100 cm (Figura 12). Umécuaro es el sitio que presenta menor variación en el porcentaje de espacio poroso a lo largo del perfil, 12% de diferencia entre el horizonte superficial y el horizonte más profundo. Atécuaro presenta valores por encima de 60% en los primeros 40 cm, pero a mayor profundidad disminuye, alcanzando el menor volumen de espacio poroso de todos los sitios después de los 50 cm de profundidad.

### 7.1.2.1.- DISTRIBUCIÓN DEL TAMAÑO DE PARTÍCULAS (TEXTURA)

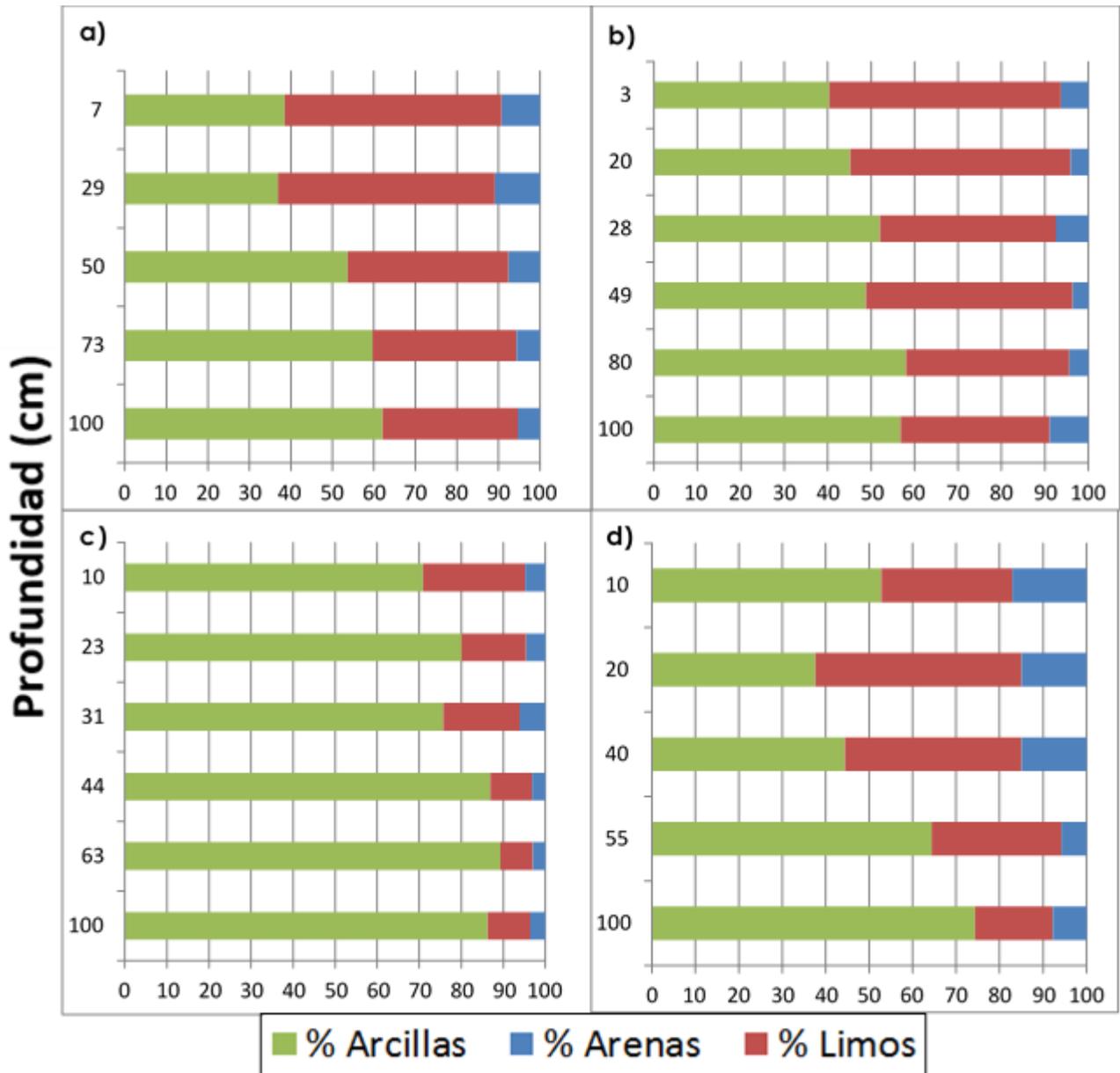
Todos los sitios presentaron texturas finas, predominantemente arcillosas, principalmente en los horizontes más profundos (Figura 13). El perfil del sitio de Umécuaro es el único que mantuvo la misma clase textural a lo largo del perfil (Figura 13c), los demás sitios presentaron una discontinuidad en la distribución del tamaño de las partículas y por lo tanto en la clase textural.



**Figura 13.** Clasificación textural de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.  
a) El Águila, b) Atécuaro, c) Umécuaro y d) Jesús del Monte.

En Umécuaro se presenta el menor contenido de arenas y el mayor contenido de arcillas en todo el perfil, alrededor del 85% a lo largo de los 100 cm (Figura 14c). Los otros tres sitios presentan un cambio en el contenido de arcillas conforme aumenta

la profundidad, marcado para los sitios de Jesús del Monte y El Águila (Figura 14a y 14d), y ligero para el sitio de Atécuaro (Figura 14b). De forma general, se observó que el contenido de arcillas en los primeros 50 cm presenta el siguiente patrón: Umécuaro > Atécuaro > Jesús del Monte = El Águila. Mientras que, en los últimos 50 cm, el contenido de arcillas cambia a: Umécuaro > Jesús del Monte > El Águila ≥ Atécuaro (Figura 14).



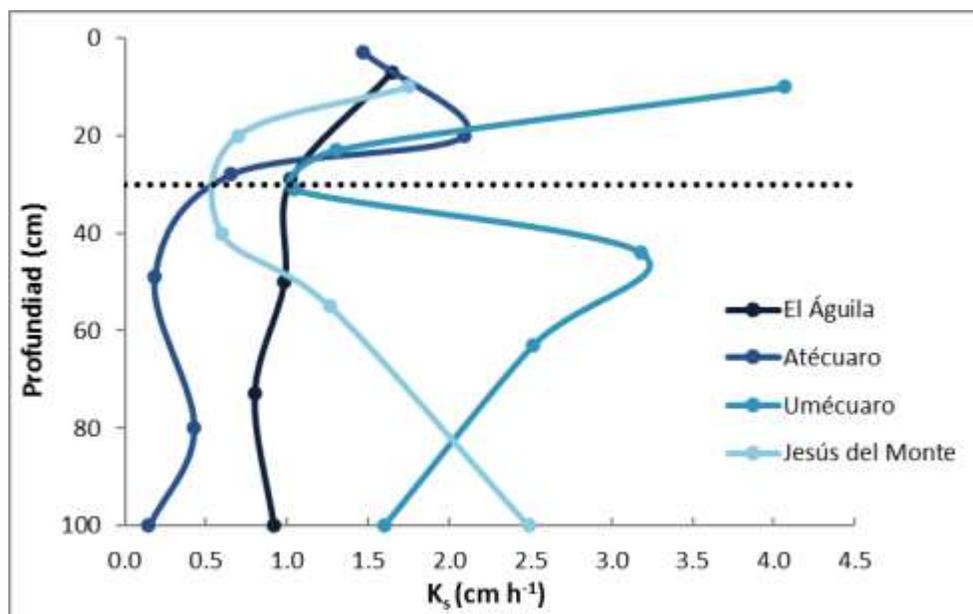
**Figura 14.** Distribución del tamaño de partículas de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.

a) El Águila, b) Atécuaro, c) Umécuaro y d) Jesús del Monte. Las barras verdes indican el contenido de arcillas, las barras azules el contenido de arenas y las barras rojas el contenido de limos

### 7.1.2.2.- CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA ( $K_s$ )

Para la medición de conductividad hidráulica se utilizaron los cilindros con muestras inalteradas, excepto para los horizontes más profundos de Umécuaro y El Águila, que presentaron mayor dificultad en su recolección. Debido que se encontró una gran variación entre las réplicas de una sola muestra –coeficientes de variación mayores a 40%– las mediciones de conductividad hidráulica se realizaron en muestras alteradas. Para ello se llenaron cilindros de las mismas características con muestra seca y tamizada a malla No. 10 (2 mm) con base en la densidad aparente de cada horizonte. El procedimiento para determinar la conductividad hidráulica fue el mismo que para los cilindros inalterados

El sitio de Umécuaro presenta, en promedio, la mayor conductividad hidráulica de los cuatro sitios a lo largo de todo el perfil; aunque existen dos puntos de menor conductividad (a 30 y 100 cm), los cuales se presentan como estratos semipermeables (Figura 15). El sitio de Atécuaro es el que presenta los menores valores de conductividad hidráulica a lo largo del perfil, además es el único sitio donde es obvia la disminución de la conductividad hidráulica después de los 30 cm de profundidad.



**Figura 15.** Conductividad hidráulica ( $K_s$ ) de muestras alteradas de cada horizonte de los sitios estudiados.

La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

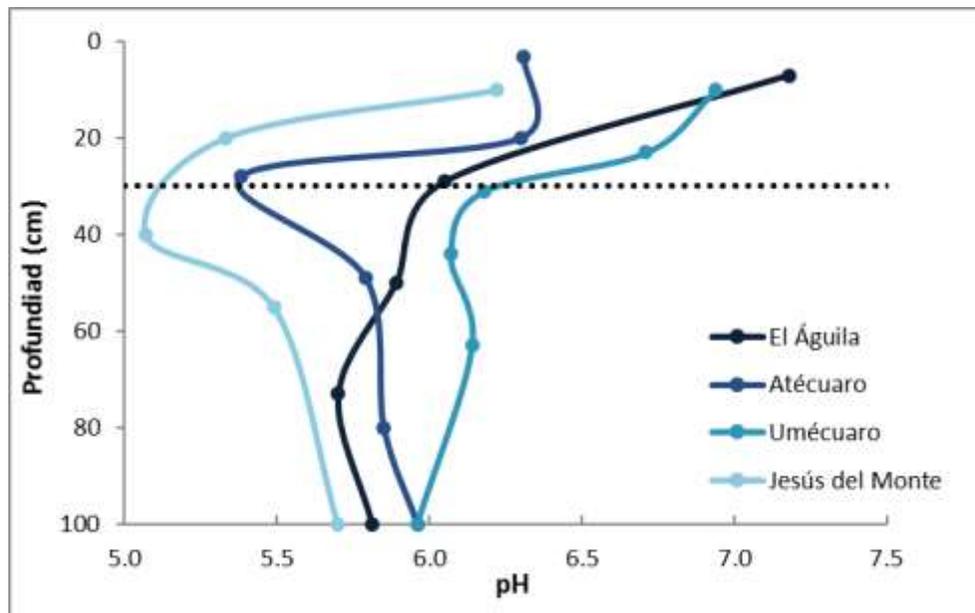
El Águila es el sitio que presenta una conductividad casi constante a lo largo del perfil (~1 cm/h) pero siempre menor a la de Umécuaro. Una vez más Jesús del Monte es el sitio con tendencia atípica, puesto que en éste se presentaron los

valores más bajos de conductividad hidráulica en los primeros 30 cm para aumentar después de los 40 cm de profundidad, alcanzando un valor mayor que el de Umécuaro a los 100 cm de profundidad (Figura 15).

### 7.1.3.- CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS

#### *Potencial de hidrógeno (pH) en agua*

Con base en los valores de pH medido en agua se aprecia que la mayoría de los horizontes de los suelos estudiados presentan condiciones ligeramente ácidas (Figura 16). Sólo los horizontes superficiales de los sitios de El Águila y Umécuaro presentan valores neutros. A partir de los 60 cm de profundidad, los valores de pH de los cuatro sitios convergen hacia un valor promedio de 5.7 (Figura 16).

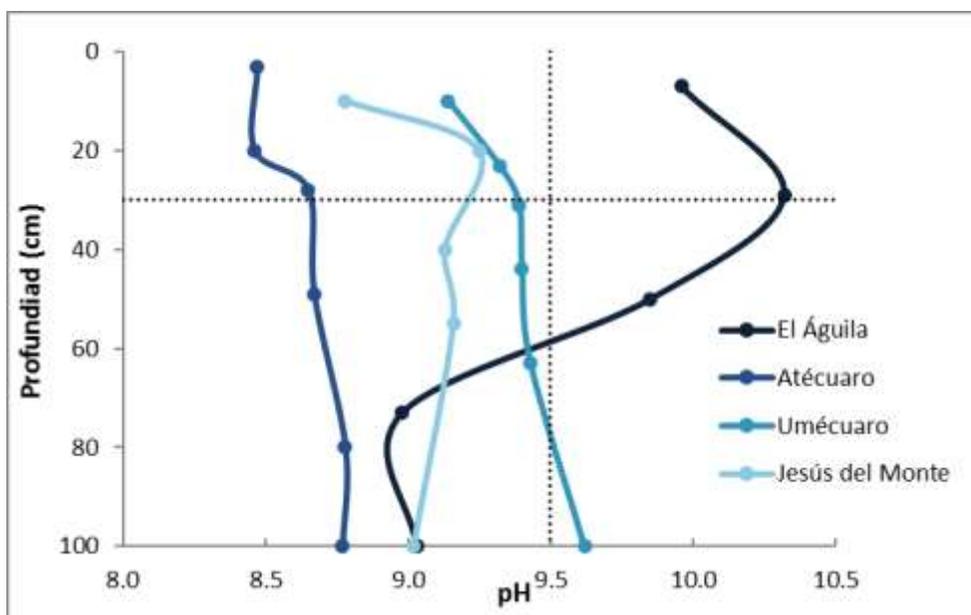


**Figura 16.** Potencial de hidrógeno (pH) determinado en agua de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.

La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

#### *Potencial de hidrógeno (pH) en NaF*

El Águila presentó valores superiores a 9.5 en los primeros tres horizontes, aproximadamente los primeros 50 cm, y Umécuaro en el último horizonte, los últimos 40 cm del perfil; por lo que sólo estos dos sitios presentan presencia de alófanos (Figura 17).



**Figura 17.** Potencial de hidrógeno (pH) determinado en fluoruro de sodio de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.

La línea punteada vertical indica el valor de pH umbral (9.5) de condiciones ácidas. La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

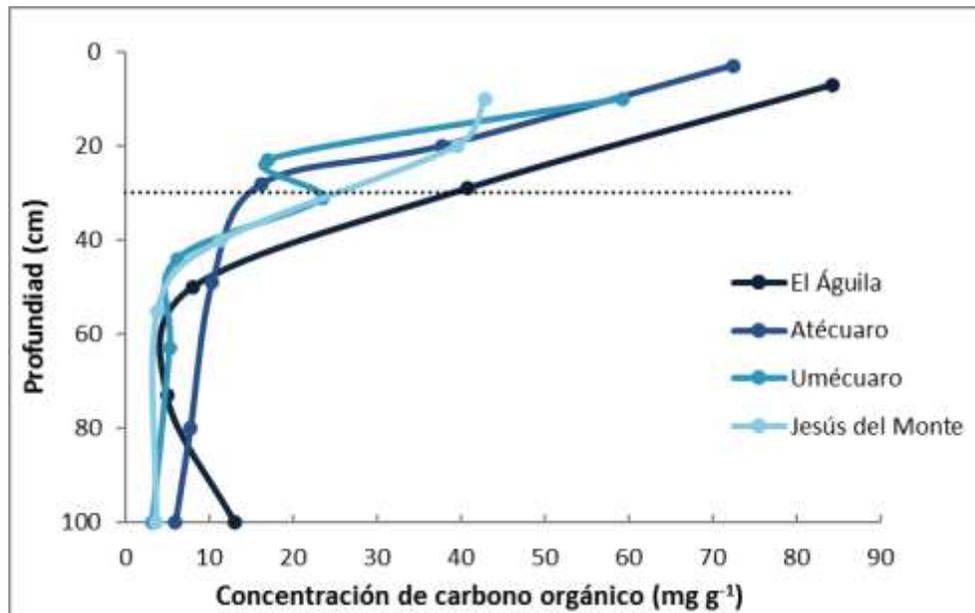
#### *Concentración y contenido de COS*

Puesto que en campo las pruebas para carbonatos fueron negativas, y que el pH en agua de todas las muestras fue ligeramente ácido, se descartó por completo la presencia de carbonatos, por lo cual la concentración de carbono total en las muestras de suelo se asume como carbono orgánico del suelo (COS).

En todos los sitios se presenta una disminución en la concentración de carbono orgánico desde la superficie hacia los horizontes más profundos (Figura 18). En los primeros 20 cm se observa que el contenido de carbono se arregla en el siguiente orden: El Águila>Atecuaró>Umecuaró>Jesús del Monte. Sin embargo, a partir de los 60 cm de profundidad la concentración de los cuatro sitios converge a un valor cercano a los 3 mg g<sup>-1</sup> (Figura 18). Solamente en el sitio de El Águila se nota un ligero aumento en la concentración de COS después de los 70 cm.

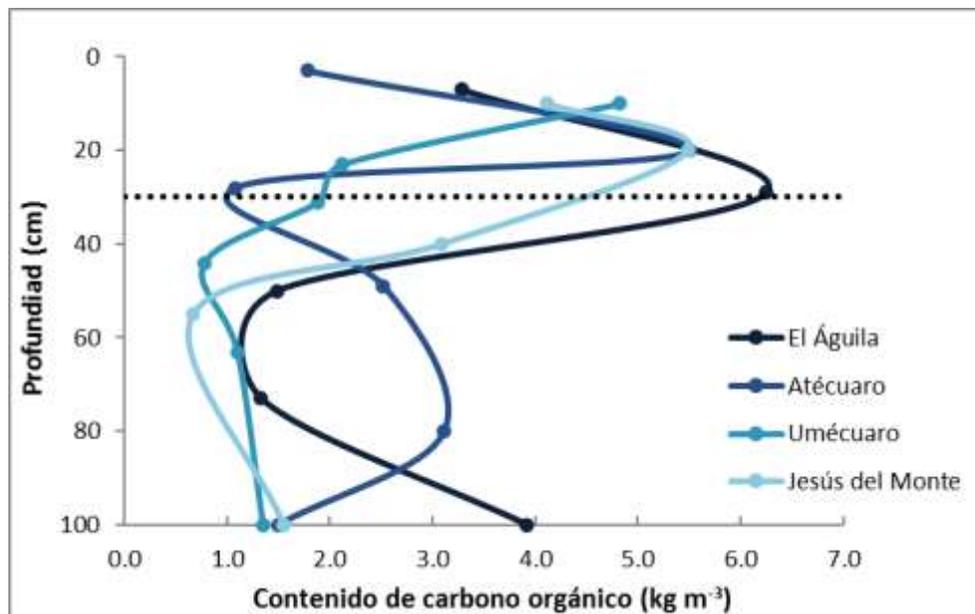
El sitio de Umécuaro presenta el mayor contenido de COS a nivel superficial, además es el único perfil cuyo valor más alto de COS fue a nivel superficial y donde se aprecia una disminución constante de éste a lo largo de los 100 cm de profundidad (Figura 19). Los demás sitios presentan un aumento en el contenido de COS entre los primeros 20 y 40 cm de profundidad, región donde se encontraron los valores más altos para estos tres perfiles y con contenidos similares, alrededor de 5.5 kg (Figura 19). Después estos tres sitios presentan una disminución abrupta en el

contenido de COS, hasta alrededor de una quinta parte del contenido hallado entre 20 y 40 cm.



**Figura 18.** Concentración de carbono orgánico de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.

La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.



**Figura 19.** Contenido de carbono orgánico en un metro cuadrado de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.

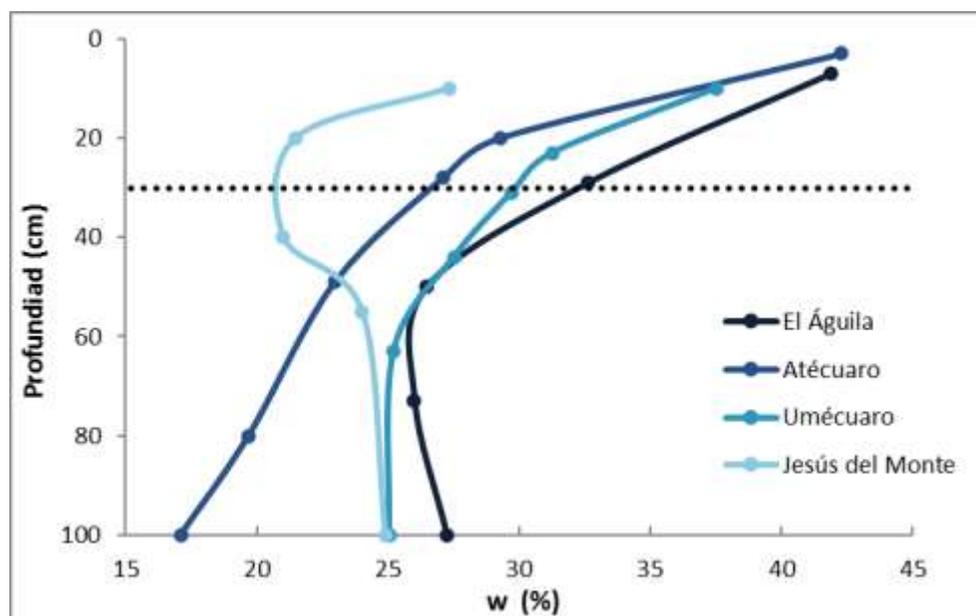
La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

Para el caso del El Águila, el contenido de COS se mantiene constante, alrededor de  $1.3 \text{ kg m}^{-2}$ , entre los 50 y 70 cm de profundidad; después aumenta 3 veces su valor ( $3.9 \text{ kg m}^{-2}$ ), el cual es mayor que el encontrado a nivel superficial ( $3.3 \text{ kg m}^{-2}$ ) (Figura 19). En el sitio de Atécuaro se encontró un aumento constante en el contenido de COS desde los 30 hasta los 80 cm de profundidad, donde el contenido ( $3.1 \text{ kg m}^{-2}$ ) fue mayor que el encontrado a nivel superficial ( $1.8 \text{ kg m}^{-2}$ ) (Figura 19). Sin embargo, hubo una disminución en el contenido de COS en los últimos 20 cm del perfil, llegando a un valor de  $1.5 \text{ kg m}^{-2}$  a los 100 cm, igual que Jesús del Monte y sólo ligeramente mayor que el de Umécuaro ( $1.3 \text{ kg m}^{-2}$ ) (Figura 19). Para el caso del sitio de Jesús del Monte después de los 60 cm existe un ligero aumento en dicho contenido hasta alcanzar el valor de  $1.5 \text{ kg m}^{-2}$  a los 100 cm de profundidad.

#### 7.1.4.- CONTENIDO DE AGUA DISPONIBLE

*Humedad de campo (w)*

En los sitios de El Águila, Atécuaro y Umécuaro se observa que el contenido de agua a humedad de campo disminuye conforme aumenta la profundidad, mientras que en Jesús del Monte se mantiene un valor promedio casi constante a lo largo de los 100 cm de profundidad. (Figura 20).



**Figura 20.** Contenido de agua a humedad de campo (w, %) para el fin de la estación seca de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.

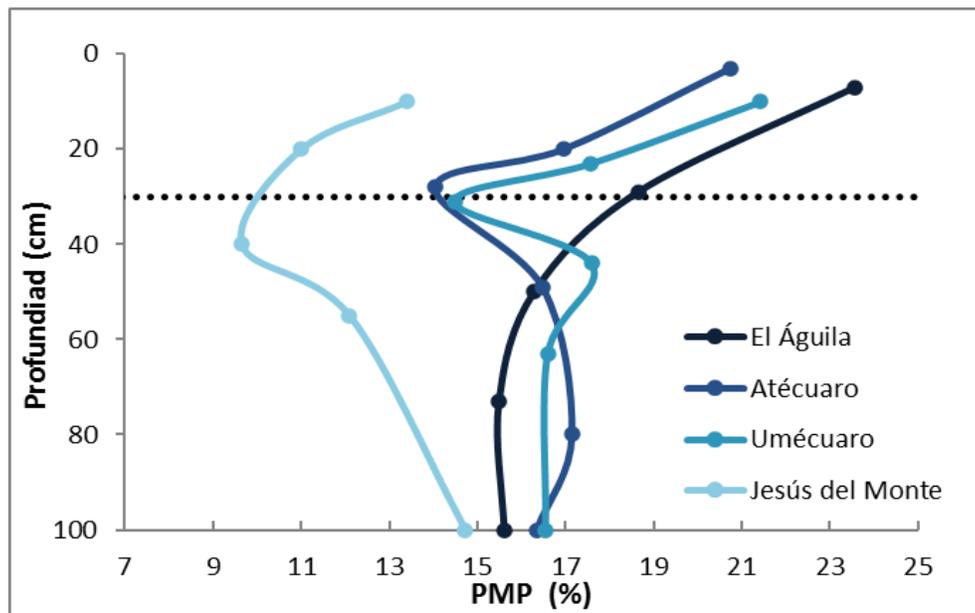
La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

Particularmente Atécuaro es el sitio que presentó una mayor disminución a lo largo de perfil y después de los 40 cm es el sitio con menor contenido de agua a humedad de campo de los cuatro sitios. El Águila tuvo el contenido de agua a

humedad de campo más alto de los cuatro sitios en todo el perfil, seguido de Umécuaro que alcanzó un valor de 25 % a los 100 cm, igual que Jesús del Monte (Figura 20).

*Punto de marchitez permanente (PMP)*

El sitio de El Águila presentó el contenido de agua en el punto de marchitez permanente más alto de los cuatro sitios de estudio en los primeros 40 cm del perfil y tuvo una disminución constante a lo largo de los 100 cm. Los sitios de Atécuaro y Umécuaro presentaron contenidos de agua en el PMP intermedios en la superficie y los valores más altos después de los 40 cm de profundidad (Figura 21). De los cuatro sitios, en Jesús del Monte se determinaron los valores más bajos de contenido de agua en el PMP a lo largo de todo el perfil, con un ligero aumento después de los 50 cm de profundidad, pero consistentemente por debajo de los demás sitios.



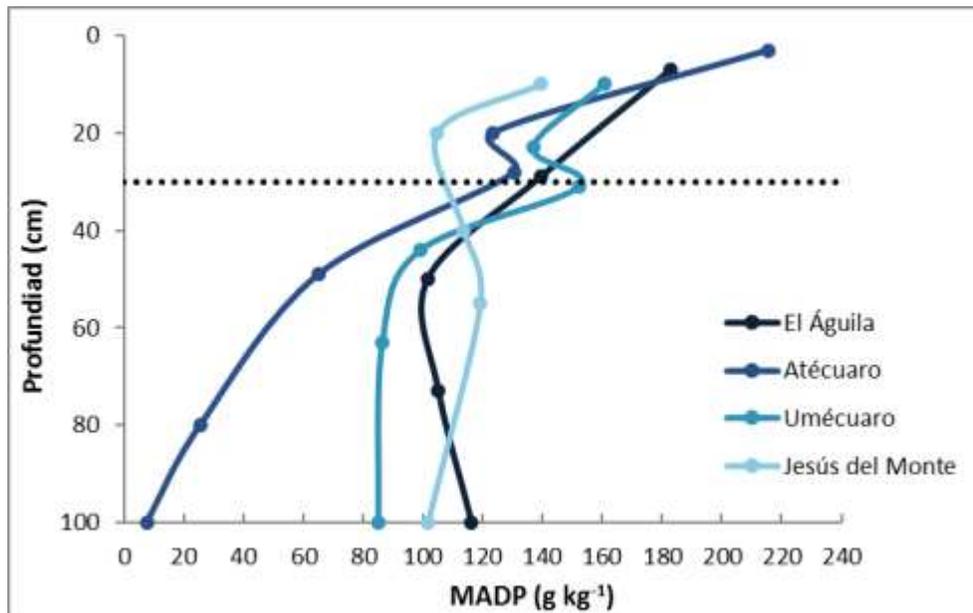
**Figura 21.** Contenido de agua en el punto de marchitez permanente (PMP, %) de cada horizonte de los cuatro perfiles estudiados.

La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

*Masa de agua disponible para las plantas en suelo por horizonte al final de la estación seca (MADP)*

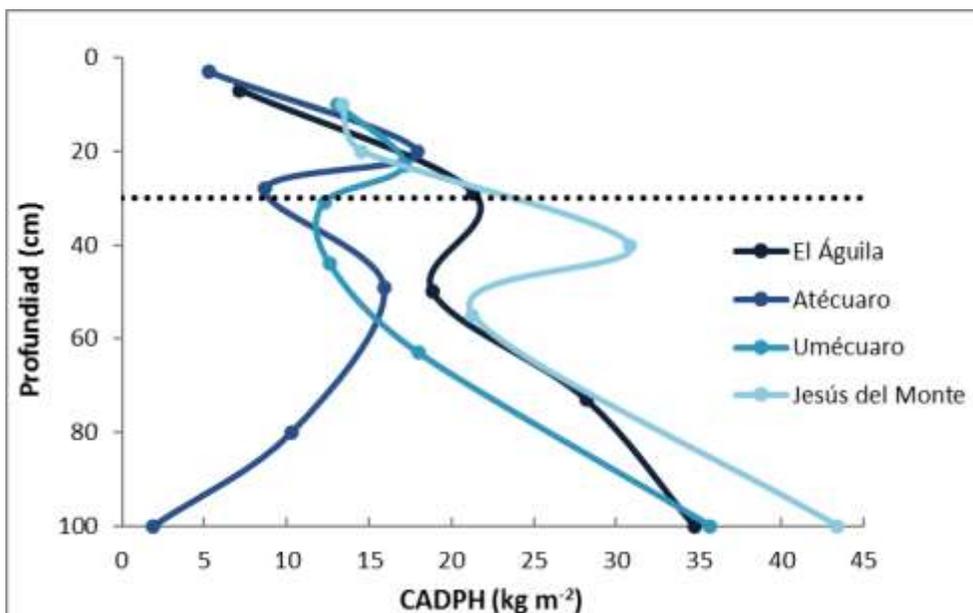
Aunque superficialmente el sitio de Atécuaro fue donde se presentó el valor más alto de masa de agua disponible para las plantas (MADP) ( $215 \text{ g kg}^{-1}$  suelo), también es el sitio donde hubo una mayor disminución a lo largo de los 100 cm de profundidad (Figura 22). En los primeros 40 cm, el sitio de El Águila presentó la mayor MADP, seguido de Umécuaro, Atécuaro y por último Jesús del Monte. En los últimos 60 cm de profundidad la tendencia observada a nivel superficial entre los sitios

estudiados se mantiene excepto para Jesús del Monte, sitio donde se alcanza la mayor MADP (Figura 22).



**Figura 22.** Masa de agua disponible para las plantas en suelo por horizonte (MADP) para el fin de la estación seca de los cuatro sitios estudiados. La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

Contenido de agua disponible para las plantas en suelo por metro cuadrado en cada horizonte (CADPH)



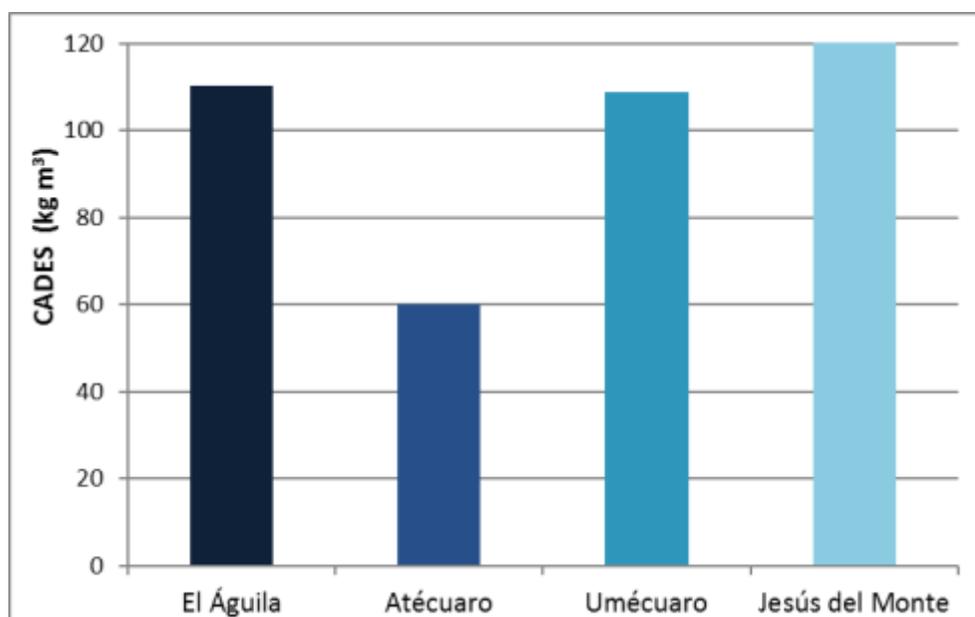
**Figura 23.** Contenido de agua disponible para las plantas en un metro cuadrado por horizonte (CADPH) para el fin de la estación seca de los cuatro perfiles.

La línea punteada horizontal indica las discontinuidades observadas en campo.

En los primeros 20 cm de profundidad los cuatro sitios presentaron valores de CADPH muy similares; sin embargo, al aumentar la profundidad estos contenidos divergen. Después de los 30 cm de profundidad, Jesús del Monte presentó el mayor CADPH, seguido de El Águila, Umécuaro y por último Atécuaro, que presentó un valor de CADPH cercano a cero a los 100 cm de profundidad (Figura 23). En los demás sitios se observó un ligero aumento en el contenido de agua disponible para las plantas por horizonte después de los 60 cm, aunque se mantuvo el orden antes mencionado.

*Contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico para el final de la estación seca (CADPES)*

Al sumar los contenidos de agua disponible para las plantas en suelo de cada horizonte, se determinó el contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico para el fin de la estación seca (CADPES) (Figura 24). Jesús del Monte presenta el mayor CADPES de los cuatro sitios (123 kg). Los sitios de El Águila y Umécuaro presentaron contenidos de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico similares, 110 y 108 kg, respectivamente. El sitio de Atécuaro con un valor de 60 kg presenta el valor más pequeño de CADPES de todos los sitios.



**Figura 24.** Contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico (CADPES) para el fin de la estación seca para los cuatro sitios estudiados.

### 7.1.5.- RELACIÓN ENTRE EL CONTENIDO DE AGUA DISPONIBLE PARA LAS PLANTAS EN SUELO Y VARIABLES ATMOSFÉRICAS

El análisis de correlación entre el contenido el CADPES y las variables ambientales anuales (Anexo 2) de cada sitio estudiado, no arrojó ninguna correlación significativa ( $n=4$ ,  $\alpha=0.05$ ) (Tabla 8).

	Precipitación anual media		Temperatura media anual		Índice de aridez de Lang	
	r	p	r	p	r	p
<b>CADPES</b>	-0.16	0.84	0.44	0.55	-0.25	0.75

**Tabla 8.** Coeficientes de correlación (r) y valores de p del análisis de correlación entre el CADPES y las variables atmosféricas.

### 7.1.6.- RELACIÓN ENTRE EL CONTENIDO DE AGUA DISPONIBLE PARA LAS PLANTAS EN SUELO Y CARACTERÍSTICAS FÍSICAS

De acuerdo con el modelo de regresión múltiple, la concentración de carbono orgánico, el espacio poroso y el espesor de cada horizonte explican de forma significativa el 66% de la variación de la MADP (Tabla 9). Los coeficientes asociados con la concentración de CO y el espacio poroso fueron positivos, mientras que el del espesor fue negativo.

**Tabla 9.** Análisis de regresión múltiple entre la MADP y parámetros edáficos.

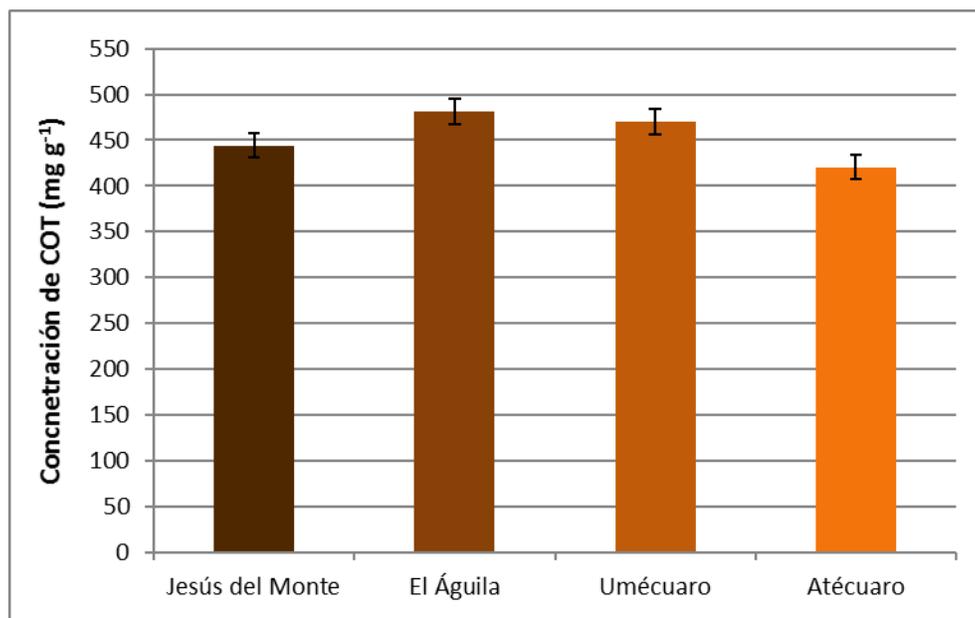
Variable dependiente	Predictores incluidos	Predictores significativos	Coefficientes	R <sup>2</sup> (p)
<b>MADP</b>	Espesor	Espesor	-1.13	0.66 (<0.001)
	Contenido de arcillas	Espacio poroso	1.95	
	Contenido de arenas	Concentración de CO	0.79	
	Concentración de CO			
	Conductividad hidráulica			

## 7.2.- HOJAS

En esta sección se utiliza un degradado de color café en las gráficas, haciendo alusión al contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico para el final de la estación seca (CADPES): Jesús del Monte > El Águila > Umécuaro > Atécuaro. El color más oscuro denota mayor CADPES y el color más claro menor CADPES.

### 7.2.1.- CONCENTRACIÓN DE CARBONO ORGÁNICO TOTAL (COT)

El análisis estadístico no arrojó diferencias significativas ( $n=4$ ,  $p=0.194$ ;  $F=1.835$ ) en la concentración de carbono orgánico total en hojas entre los sitios estudiados, aun cuando la concentración COT Atécuaro fue de  $421 \text{ mg C g}^{-1}$  y el sitio de El Águila presentó  $481 \text{ mg C g}^{-1}$  (Figura 25).



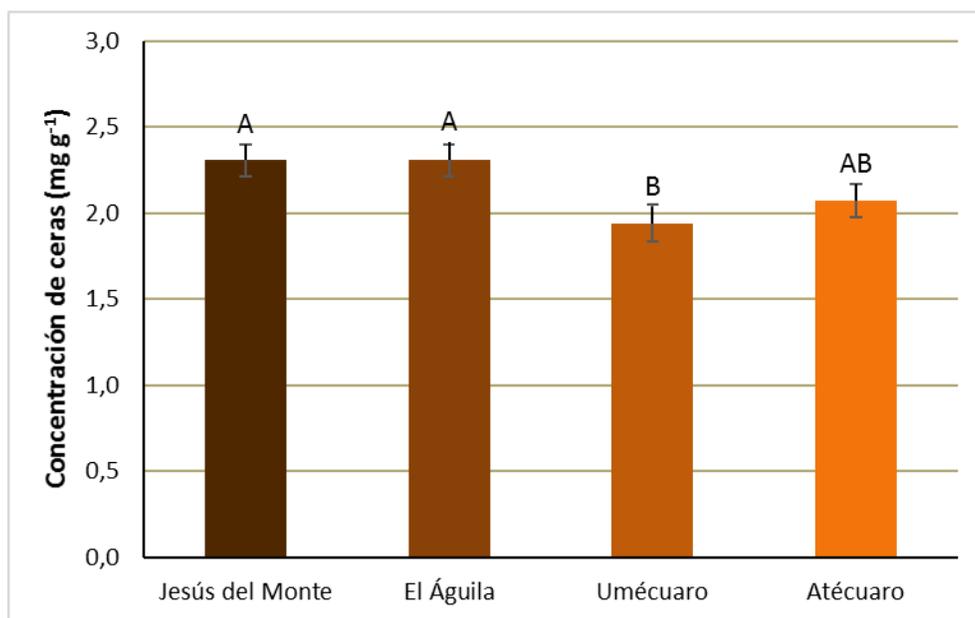
**Figura 25.** Concentración de COT en hojas de *Q. castanea* de los cuatro sitios estudiados. Se presenta el valor promedio y el error estándar asociado. El color de las barras hace referencia al valor del CADPES: el color más oscuro denota el valor más alto y el color más claro el menor.

### 7.2.2.- ANÁLISIS DE CERAS CUTICULARES

#### 7.2.2.1.- CERAS CUTICULARES TOTALES

La concentración de ceras en El Águila y Jesús del Monte fueron mayores ( $2.3 \text{ mg g}^{-1}$  en ambos casos) respecto a la concentración de ceras en Umécuaro ( $1.9 \text{ mg g}^{-1}$ ); mientras que las ceras de las hojas de individuos recolectadas en Atécuaro ( $2.1 \text{ mg g}^{-1}$ ) no fueron estadísticamente diferentes a los otros sitios ( $n=10$ ;  $p=0.076$ ;  $F=2.487$ ) (Figura 26).

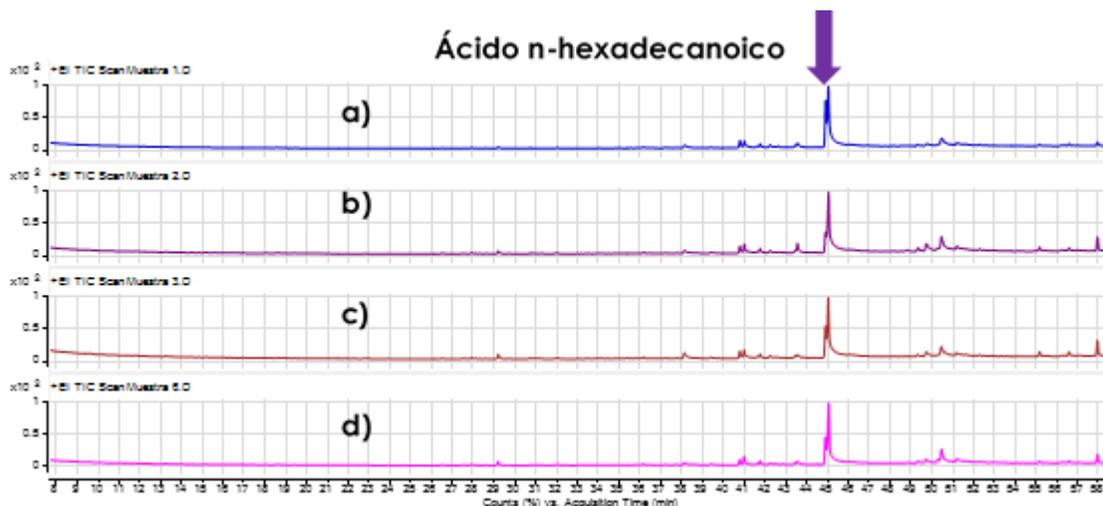
Con la concentración de COT y de ceras cuticulares se calculó la relación COT:Ceras; aunque no se encontraron diferencias significativas entre los cuatro sitios ( $n=10$ ;  $p=0.890$ ;  $F=0.206$ ), Umécuaro presentó el valor más alto,  $223 \text{ mg C mg}^{-1}$  ceras, seguido de Jesús del Monte ( $210 \text{ mg C mg}^{-1}$  ceras), Atécuaro ( $208 \text{ mg C mg}^{-1}$  ceras) y por último El Águila, con un valor de  $206 \text{ mg C mg}^{-1}$  ceras.



**Figura 26.** Concentración de ceras cuticulares extraídas por gramo de hojas de *Q. castanea*.

Se presenta el valor promedio por sitio y el error estándar asociado. El color de las barras hace referencia al valor del CADPES: el color más oscuro denota el valor más alto y el color más claro el menor. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ( $n=10$ ;  $p=0.076$ ;  $F=2.487$ ).

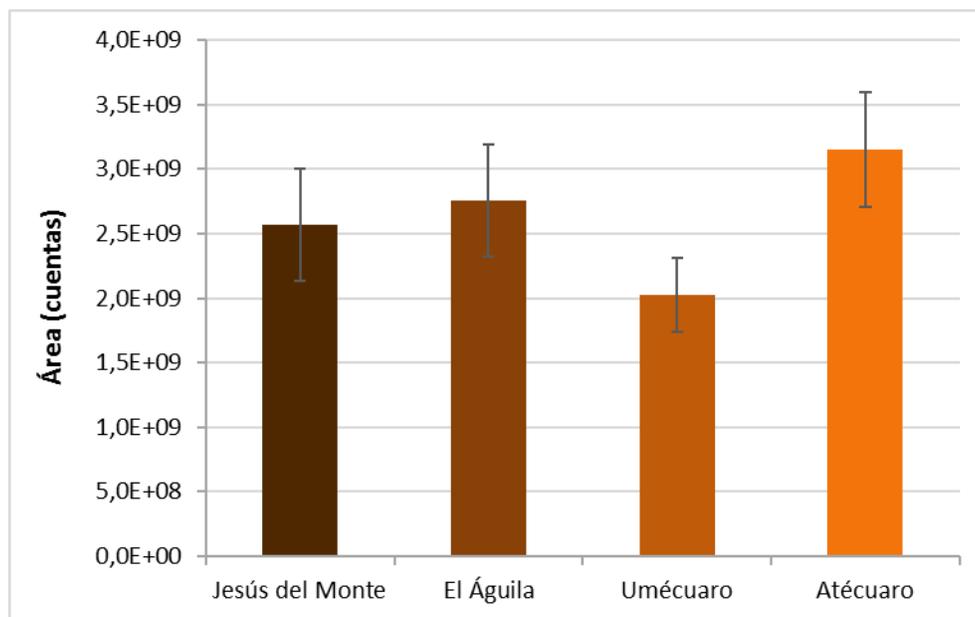
### 7.2.2.2.- ÁCIDO *n*-HEXADECANOICO



**Figura 27.** Cromatogramas representativos de las ceras extraídas de hojas verdes de *Q. castanea* de cada sitio de estudio.

Se presenta la señal asociada a ácido *n*-hexadecanoico a los 45 minutos de análisis. a) Atécuaro, b) El Águila, c) Jesús del Monte y d) Umécuaro.

En todas las muestras analizadas se presentó, a los 45 minutos de análisis, la señal que fue asignada al ácido *n*-hexadecanoico (Figura 27). No hubo diferencias significativas en la señal cromatográfica asociada al ácido *n*-hexadecanoico entre los cuatro sitios ( $n=10$ ;  $p=0.278$ ;  $F=1.336$ ). Los valores observados en cada sitio fueron: Atécuaro=  $3.15 \times 10^9$ , Umécuaro=  $2.03 \times 10^9$ , El águila=  $2.17 \times 10^9$  y Jesús del Monte=  $2.56 \times 10^9$  (Figura 28).

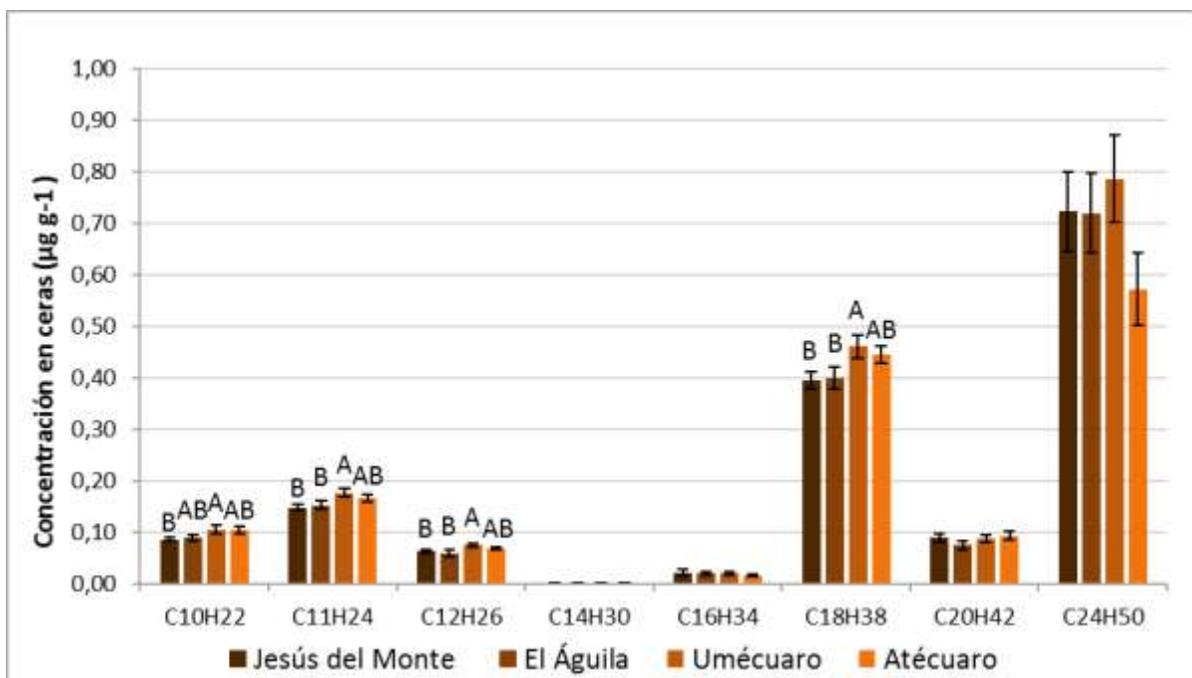


**Figura 28.** Área bajo la curva asociada a ácido *n*-hexadecanoico presente en las ceras cuticulares de hojas de *Q. castanea* de los cuatro sitios de estudio.

Se presenta el valor promedio por sitio y el error estándar asociado. El color de las barras hace referencia al valor del CADPES: el color más oscuro denota el valor más alto y el color más claro el menor.

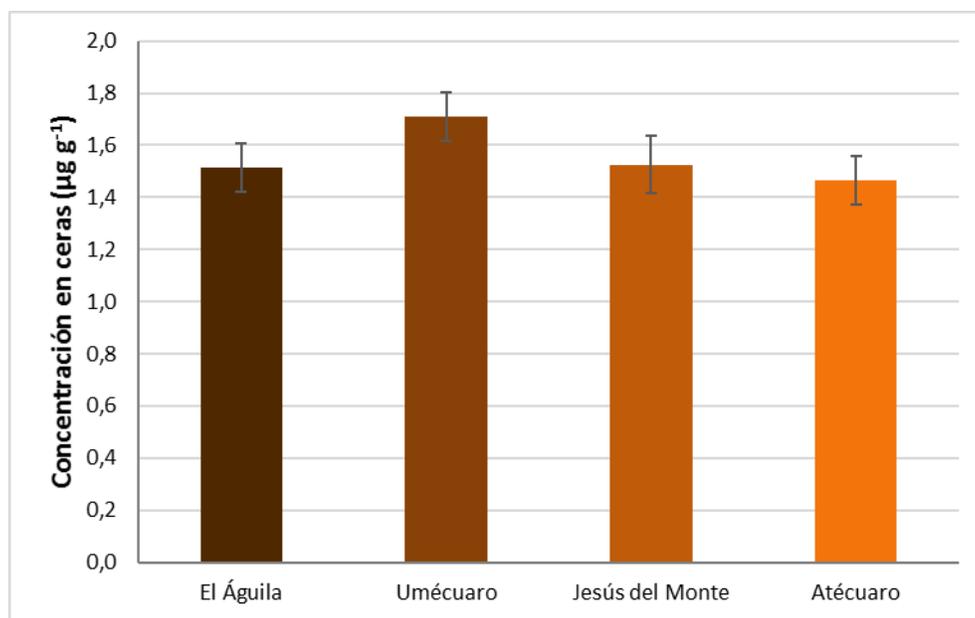
### 7.2.2.3.- ALCANOS LINEALES

Fueron identificadas ocho cadenas de alcanos lineales, desde *n*-decano ( $C_{10}H_{22}$ ) hasta *n*-tetracosano ( $C_{24}H_{50}$ ), principalmente cadenas pares, con excepción de *n*-docosano ( $C_{22}H_{46}$ ) que no fue identificado (Figura 29). Cualitativamente, las muestras de los cuatro sitios presentaron un patrón de síntesis similar, puesto que las ocho cadenas identificadas estuvieron presentes en todos los sitios. De forma general, Umécuaro presentó mayor concentración en las cadenas individuales de *n*-alcanos que los otros tres sitios en la mayoría de los alcanos; y El Águila y Jesús del Monte presentaron concentraciones similares y menores a las de Umécuaro (Figura 29). Las cadenas que presentaron diferencias estadísticamente significativas ( $n=10$ ) fueron *n*-decano ( $C_{10}H_{22}$ ) ( $p=0.093$ ;  $F=2.301$ ), *n*-undecano ( $C_{11}H_{24}$ ) ( $p=0.071$ ;  $F=2.551$ ), *n*-dodecano ( $C_{12}H_{26}$ ) ( $p=0.061$ ;  $F=2.679$ ) y *n*-octadecano ( $C_{18}H_{38}$ ) ( $p=0.051$ ;  $F=2.846$ ).



**Figura 29.** Concentración individual de los alcanos lineales identificados en ceras extraídas de hojas de *Q. castanea* de los cuatro sitios de estudio.

Se presenta el valor promedio por cadena y el error estándar asociado. El color de las barras hace referencia al valor del CADPES: el color más oscuro denota el valor más alto y el color más claro el menor. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas.



**Figura 30.** Concentración total de alcanos lineales identificados por gramo de cera extraída en hojas de *Q. castanea* de los cuatro sitios de estudio.

Se presentan los valores promedio y el error estándar asociado. El color de las barras hace referencia al valor del CADPES: el color más oscuro denota el valor más alto y el color más claro el menor.

Al integrar las cadenas individuales en la concentración total de *n*-alcanos no se presentaron diferencias significativas entre los sitios estudiados ( $n=10$ ;  $p=0.312$ ;  $F=1.233$ ), aunque en las hojas provenientes de Umécuaro se presentó un valor aparentemente más alto ( $1.71 \text{ mg g}^{-1}$ ) respecto a los otros sitios (Figura 30). Además, se determinó que esta concentración presenta una correlación negativa significativa con la señal cromatográfica del ácido *n*-hexadecanoico ( $r=-0.95$ ,  $p=0.047$ ).

### 7.2.3.- RELACIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS FOLIARES CON VARIABLES ATMOSFÉRICAS Y EL CONTENIDO DE AGUA DISPONIBLE PARA LAS PLANTAS EN SUELO EN UN METRO CÚBICO AL FINAL DE LA ESTACIÓN SECA (CADPES)

El análisis de correlación entre las características químicas foliares determinadas y las variables atmosféricas y el CADPES ( $n=4$ ) sólo arrojó una correlación significativa entre la concentración de *n*-hexadecano ( $\text{C}_{16}\text{H}_{34}$ ) y el CADPES (Tabla 10).

Con base en el análisis de correlación, se realizó un análisis de regresión lineal simple entre dichas variables, y se determinó que el CADPES explica de forma significativa el 94% de la variación de la concentración de *n*-hexadecano ( $R^2=0.94$ ,  $p=0.028$ ;  $F=34.34$ ) (Figura 31).

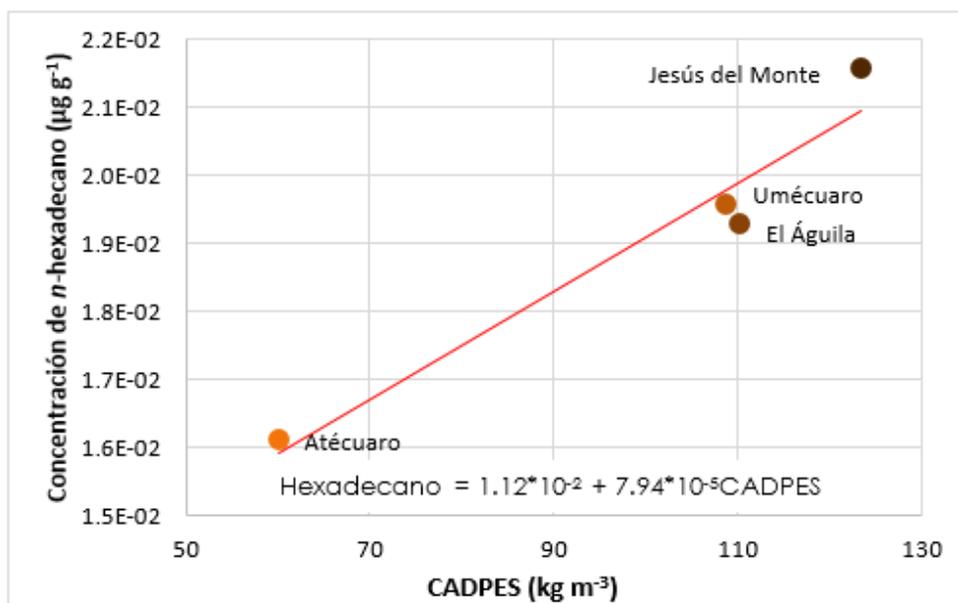


Figura 31. Regresión lineal de la concentración de *n*-hexadecano en función del CADPES.

**Tabla 10.** Coeficientes de correlación (valores de p) entre características foliares y variables atmosféricas y el CADPES.

	Precipitación	Temperatura	Índice de aridez de Lang	CADPES
Concentración de COT	0.50 (0.49)	-0.25 (0.75)	0.51 (0.49)	0.67 (0.33)
Concentración de ceras cuticulares	0.23 (0.77)	0.79 (0.21)	-0.01 (0.99)	0.42 (0.58)
Ácido <i>n</i> -hexadecanoico	0.32 (0.68)	0.21 (0.79)	0.21 (0.79)	-0.68 (0.32)
Concentración total de alcanos	-0.24 (0.75)	-0.48 (0.52)	-0.08 (0.92)	0.43 (0.57)
Concentración <i>n</i> -decano (C <sub>10</sub> H <sub>22</sub> )	-0.08 (0.92)	-0.83 (0.17)	0.15 (0.85)	-0.67 (0.33)
Concentración <i>n</i> -undecano (C <sub>11</sub> H <sub>24</sub> )	-0.08 (0.92)	-0.88 (0.12)	0.17 (0.83)	-0.40 (0.60)
Concentración <i>n</i> -dodecano (C <sub>12</sub> H <sub>26</sub> )	-0.48 (0.52)	-0.60 (0.40)	-0.25 (0.75)	-0.31 (0.69)
Concentración <i>n</i> -tetradecano (C <sub>14</sub> H <sub>30</sub> )	0.00 (1.00)	0.76 (0.24)	-0.20 (0.80)	0.85 (0.15)
Concentración <i>n</i> -hexadecano (C <sub>16</sub> H <sub>34</sub> )	-0.36 (0.64)	0.59 (0.41)	-0.46 (0.54)	<b>0.97 (0.03)*</b>
Concentración <i>n</i> -octadecano (C <sub>18</sub> H <sub>38</sub> )	-0.17 (0.83)	-0.82 (0.18)	0.07 (0.93)	-0.53 (0.47)
Concentración <i>n</i> -eicosano (C <sub>20</sub> H <sub>42</sub> )	-0.79 (0.21)	0.05 (0.95)	-0.69 (0.31)	-0.49 (0.51)
Concentración <i>n</i> -tetracosano (C <sub>24</sub> H <sub>50</sub> )	-0.09 (0.91)	-0.04 (0.96)	-0.06 (0.94)	0.87 (0.13)

\*Correlación estadísticamente significativa.

## **8.- DISCUSIÓN**

### **8.1.- DISPONIBILIDAD DE AGUA EN SUELO A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE PRECIPITACIÓN**

Generalmente la precipitación anual promedio es utilizada como un indicador de la disponibilidad de agua para las plantas, no obstante, este parámetro no está relacionado directamente con el acceso que tienen las plantas a este recurso (Moles et al., 2014; Zhang et al., 2019), puesto que es el suelo quien las provee directamente de ésta. Por lo tanto, se sugiere que el agua disponible en el suelo es un mejor indicador de la disponibilidad de este líquido para las plantas (Zhang et al., 2019). En este estudio se utilizó el contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico al final de la estación seca (CADPES) como un indicador de la capacidad de los suelos estudiados para proveer agua aprovechable por las plantas en un período de nula, o insignificante lluvia. Se determinaron valores disímiles de CADPES entre los cuatro sitios de estudio y, como era de esperarse, no se encontró una correlación significativa entre este parámetro y la precipitación media anual de cada sitio. Jesús del Monte presentó el valor más alto (123 kg) pese a ser el sitio con menor precipitación (850 mm), seguido de los sitios de El Águila (110 kg) y Umécuaro (108 kg), con el sitio de Atécuaro con el valor más bajo (60 kg) aunque tiene el segundo valor más alto de precipitación (1,000 mm).

Los valores determinados de CADPES se deben, en primera instancia a las diferencias en el contenido de humedad de campo, el cual está condicionado por el nivel de precipitación y las características físicas de cada suelo. El Águila y Umécuaro presentaron los valores más altos de los cuatro sitios a lo largo de los 100 cm de profundidad debido a que son los sitios con los mayores niveles de precipitación, 1,200 y 1,000 mm respectivamente. Además, estos sitios presentaron los valores más altos de porosidad, lo cual favorece la retención e infiltración de agua. El sitio de Atécuaro presentó un valor alto de humedad de campo a nivel superficial; no obstante, éste disminuyó a lo largo de los 100 cm de profundidad debido a que las características físicas de este suelo impiden la infiltración y retención de agua: bajos niveles de porosidad (los más bajos de los cuatro sitios en los últimos 50 cm del perfil) y la más baja conductividad hidráulica en la mayor parte del perfil (últimos 70 cm). Jesús del Monte, el sitio con la menor precipitación de los cuatro estudiados (850 mm) presentó los valores más pequeños de humedad de campo en los primeros 50 cm, resultado del más bajo nivel de precipitación; sin embargo, este valor aumentó en los últimos 50 cm del perfil hasta alcanzar el mismo valor que Umécuaro, debido a que en este intervalo aumentó su porosidad y conductividad hidráulica.

En segundo lugar, los valores obtenidos de CADPES son consecuencia del contenido de agua en el punto de marchitez permanente (PMP). Este parámetro presentó valores similares entre los sitios de El Águila, Atécuaro y Umécuaro, sin embargo, en Atécuaro los valores son cercanos a los determinados a humedad campo en la mayoría del perfil (límite superior del contenido de agua disponible), por lo que se reduce la cantidad de agua disponible en este sitio en comparación con los otros dos. En Jesús del Monte se determinaron los valores más bajos de contenido de agua en el PMP de los cuatro sitios, lo cual propicia un abatimiento del límite inferior del CADPES en este sitio y por ende un mayor contenido de agua disponible con respecto a los demás sitios. Aunque el límite superior del CADPES se encuentra condicionado en cierta medida por el nivel de precipitación, el contenido de agua en el PMP es considerado un factor intrínseco al suelo en cuestión independiente de las condiciones ambientales (Romano y Santini, 2002).

Se determinó que las características del suelo que presentaron una correlación significativa con la masa de agua disponible para las plantas en suelo por horizonte (MADP) para el fin de la estación seca (del cual parte el CADPES) fueron el espesor del horizonte, el porcentaje de espacio poroso y la concentración de carbono orgánico. En adición, se encontró que dichos parámetros en conjunto son capaces de predecir el 66% de la variación del contenido de la MADP, lo cual indica causalidad entre estos parámetros y el agua disponible para las plantas en suelo durante este período. Esto sugiere que el espesor de los horizontes, la concentración de carbono orgánico y el porcentaje de espacio poroso son predictores de precisión media de la masa de agua disponible para las plantas en suelo para el fin de la estación seca en los sitios de estudio, al mismo nivel que en otros trabajos (Reichert et al, 2020).

La concentración de carbono orgánico presentó el mayor coeficiente de correlación ( $r=0.74$ ) con la MADP para el fin de la estación seca, lo cual es concordante con diversos estudios que han determinado que el aumento de la concentración de carbono orgánico, o materia orgánica en general, produce un aumento en el contenido de humedad, y en consecuencia en el contenido de agua disponible para las plantas en suelo (Rawls et al., 2003, Zhang et al 2020). Esto se debe a que la concentración y composición de la materia orgánica del suelo afectan su estructura y propiedades de adsorción, debido a que la MOS actúa como una superficie eléctricamente cargada y como un facilitador de la agregación (Binkley y Fisher, 2013; Kirkham, 2014; Reichert et al, 2020). Además, se ha reconocido la importancia del uso de la concentración de carbono orgánico en las ecuaciones de pedotransferencia para predecir de forma precisa los contenidos de humedad en suelo (Rawls et al, 2003; Algayer et al., 2020).

El porcentaje de espacio poroso tuvo el segundo mayor coeficiente de correlación ( $r=0.62$ ) con la MADP para el fin de la estación seca, esto es consecuencia de que la retención de agua no sólo se lleva a cabo en las superficies minerales, sino también en los poros de la matriz del suelo (Hao et al., 2008), como ha sido reportado en otros estudios (Hao et al., 2008; Kool et al., 2019; Reichert et al., 2020). El espesor de los horizontes presentó una correlación negativa ( $r=-0.58$ ) con la MADP, lo cual puede deberse a una mayor dificultad para el desplazamiento y homogeneización del contenido de agua en horizontes gruesos que en horizontes delgados. Aunque la relación directa entre el espesor de los horizontes y el contenido de agua disponible para las plantas ha sido escasamente explorada, se ha determinado que el volumen del suelo es un factor determinante en la cantidad de agua disponible retenida por éstos (Algayer et al., 2020).

Diversos estudios sugieren que los contenidos mínimos de agua disponible para las plantas en suelo para su crecimiento óptimo y una menor susceptibilidad al estrés hídrico por parte de éstas se encuentra entre  $0.20$  y  $0.30 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$  ( $199.7 - 299.55 \text{ kg m}^{-3}$ ) (Cockfort y Olsson, 1997; Reynolds et al., 2002; Reynolds y Topp, 2008). Aunque los valores de CADPES determinados en los cuatro sitios de estudio se encuentran por debajo de dicho intervalo, esto puede ser mitigado por las características particulares del tipo de plantas (Zhang et al., 2020). Particularmente, se sugiere que la especie *Quercus castanea* presenta alta tolerancia a la sequía (Valencia 2010; Ramírez-Morales, 2019), lo cual puede estar asociado al hábito foliar caducifolio como una estrategia de evasión al estrés hídrico (Vico et al., 2014; Ramírez-Valiente y Cavender-Bares, 2017).

No obstante, las diferencias encontradas en el CADPES podrían propiciar diferencias en la producción de las ceras cuticulares, especialmente en los alcanos lineales, debido a que el agua disponible determina una gran variedad de procesos y servicios ecosistémicos como la productividad primaria neta (Dymond et al., 2016), y se ha reportado su influencia en características relacionadas con el uso del agua, como área foliar, área foliar específica y el contenido foliar de materia seca (Zhang et al., 2019). Además, cambios en la producción de ceras cuticulares han sido relacionados con variaciones en la disponibilidad de agua (Kosma y Jenks, 2007; Freeman y Pancost, 2014), por lo que hipotetizamos que las diferencias encontradas en el CADPES pueden propiciar cambios en la concentración y composición de las ceras cuticulares en los sitios de estudio puesto que son los valores durante el período de mayor déficit de agua.

## **8.2.- RESPUESTA FOLIAR A LA DISPONIBILIDAD DE AGUA**

En este estudio no se encontraron diferencias significativas relacionadas con la concentración de carbono orgánico total, la señal cromatográfica asociada a ácido *n*-hexadecanoico y la concentración total de *n*-alcanos identificados en

hojas verdes de *Quercus castanea* entre los cuatro sitios de estudio. La concentración de carbono total determinadas son concordantes con reportes previos para la misma especie y fecha dentro de la cuenca de Cuitzeo (Chávez-Vergara et al., 2015), y la inexistencia de diferencias entre sitios refleja la similitud en las características foliares inherentes a la especie. En el caso de la concentración total de *n*-alcanos, la similitud entre los individuos de las cuatro poblaciones estudiadas sugiere que existe una inversión análoga, tanto energética como de recursos, en la producción de estos componentes de las ceras cuticulares.

Aunque la concentración total de alcanos identificados no presentó diferencias significativas entre los sitios de estudio, se observó que Jesús del Monte y El Águila presentaron concentraciones cercanas entre ellos (1.52 y 1.51  $\mu\text{g g}^{-1}$  cera, respectivamente) y menores a la de Umécuaro (1.71  $\mu\text{g g}^{-1}$  cera). En un estudio realizado sobre cinco especies de árboles de la familia Moraceae (Guo et al., 2014), se determinaron diferencias en la concentración total de alcanos lineales entre los tres sitios de estudio, aunque no se realizó ningún tipo de análisis de correlación con las condiciones ambientales en ellos y se utilizaron las concentraciones de todas las cadenas presentes (desde 18 hasta 38 átomos de carbono). Feakins y colaboradores (2016) determinaron, en un transecto altitudinal de 0.2 a 3.6 km en Perú, que la concentración total de alcanos en árboles de 152 especies tiende a aumentar con la altitud, resultados concordantes con los obtenidos por Guo y colaboradores (2016) en nueve especies herbáceas de la familia Compositae. En un estudio donde se analizaron estos compuestos a lo largo de un transecto desde el norte de Finlandia hasta el sur de Italia (Sachse et al, 2006), se encontraron diferencias en la concentración total de *n*-alcanos para diferentes especies vegetales, incluido un encino (*Quercus variabilis*), que no pudieron ser relacionadas a la distribución geográfica. Estos resultados indican que la concentración total de *n*-alcanos no presenta una respuesta única ni lineal a las condiciones ambientales, probablemente debido a que, como con la cutícula en conjunto, la función de éstos tiene mayor relación con su composición que con la cantidad total.

Con respecto al ácido hexadecanoico, la ausencia de diferencias entre sitios puede ser consecuencia del tipo de variable utilizada, puesto que el área presenta valores extremadamente altos y por lo tanto con una alta dispersión, la cual se vería disminuida al hacer la transformación a concentración. Aun así se aprecia que Umécuaro presentó una menor proporción de este compuesto que los demás sitios ( $2.03 \cdot 10^9$  cuentas) y que hubo una mayor similitud entre los sitios de Jesús del Monte ( $2.57 \cdot 10^9$  cuentas) y Umécuaro ( $2.76 \cdot 10^9$  cuentas), tendencia observada en la concentración total de los alcanos lineales y que se repite en otras características foliares. El ácido *n*-hexadecanoico tiene importancia biológica puesto que se reporta que es uno de los precursores de los compuestos alifáticos presentes en las

ceras cuticulares (Tafolla-Arellano et al., 2013; Yeats y Rose, 2013). En este estudio se determinó que este compuesto presenta una correlación negativa fuerte con la concentración total de los alcanos lineales identificados ( $r=-0.95$ ), mayoritariamente pares, lo cual es concordante con los estudios que sugieren que el ácido *n*-hexadecanoico es precursor específico para las cadenas impares de alcanos lineales (Grice et al., 2008; Zhou et al., 2010), con los cuales se esperaría una correlación positiva.

La concentración de ceras cuticulares, y de cuatro de las cadenas de los alcanos lineales identificados (*n*-decano, *n*-undecano, *n*-dodecano y *n*-octadecano) presentaron diferencias significativas entre los sitios de estudio: Umécuaró presentó concentraciones diferentes a las de Jesús del Monte y El Águila, entre los que no hubo diferencias. No obstante, el sentido de dichas diferencias no fue el mismo en ambos casos. Con respecto a la concentración de ceras cuticulares Umécuaró presentó una menor concentración a las de El Águila y Jesús del Monte, mientras que para la concentración de las cadenas individuales de *n*-alcanos Umécuaró presentó una concentración mayor a la de los otros dos sitios. Resulta pertinente destacar que, en ninguno de estos dos parámetros, el sitio de Atécuaró presentó diferencias significativas con respecto a ninguno de los otros tres sitios a pesar de presentar el menor CADPES. Esto sugiere que, para las poblaciones estudiadas y el momento de muestreo de material vegetal, el contenido de agua disponible para las plantas en suelo al final de la estación seca no es el principal control de la producción de ceras y alcanos lineales cuticulares; no obstante, los análisis estadísticos sugieren la influencia de este factor en la producción de los alcanos lineales foliares que deberá ser probado con un diseño más robusto.

La concentración de la cadena de *n*-hexadecano ( $C_{16}H_{34}$ ) presentó una correlación significativa fuerte con el CADPES. Contrario a la hipótesis inicial de este trabajo, la relación entre estas variables fue positiva ( $r=0.97$ ), lo que indica que la producción de *n*-hexadecano aumenta en el mismo sentido que la disponibilidad de agua en suelo. La mayoría de los estudios que han correlacionado a los alcanos lineales de ceras cuticulares con parámetros conexos con el agua presentan correlaciones negativas (Hoffmann et al., 2013; Bliedtner et al, 2018;). No obstante, en estos estudios no se utilizan la concentración total o individual de estos compuestos, sino índices que sólo toman en cuenta las cadenas impares de más de 25 átomos de carbono, lo cual complica la comparación con nuestros resultados. En especies el género *Miconia* de los Andes ecuatorianos, Teunissen van Manem y colaboradores (2020) determinaron correlaciones negativas entre la concentración de las cadenas de 25, 27 y 29 átomos carbono y las condiciones ambientales (temperatura anual promedio, humedad relativa promedio y precipitación anual promedio), mientras que las concentraciones de las cadenas de 31 y 33 átomos de carbono presentaron coeficientes positivos y la cadena de

23 átomos de carbono ambos tipos. Esto sugiere que, para una misma especie, la concentración individual de alcanos lineales puede responder a diversos estímulos ambientales (Feakins et al, 2016).

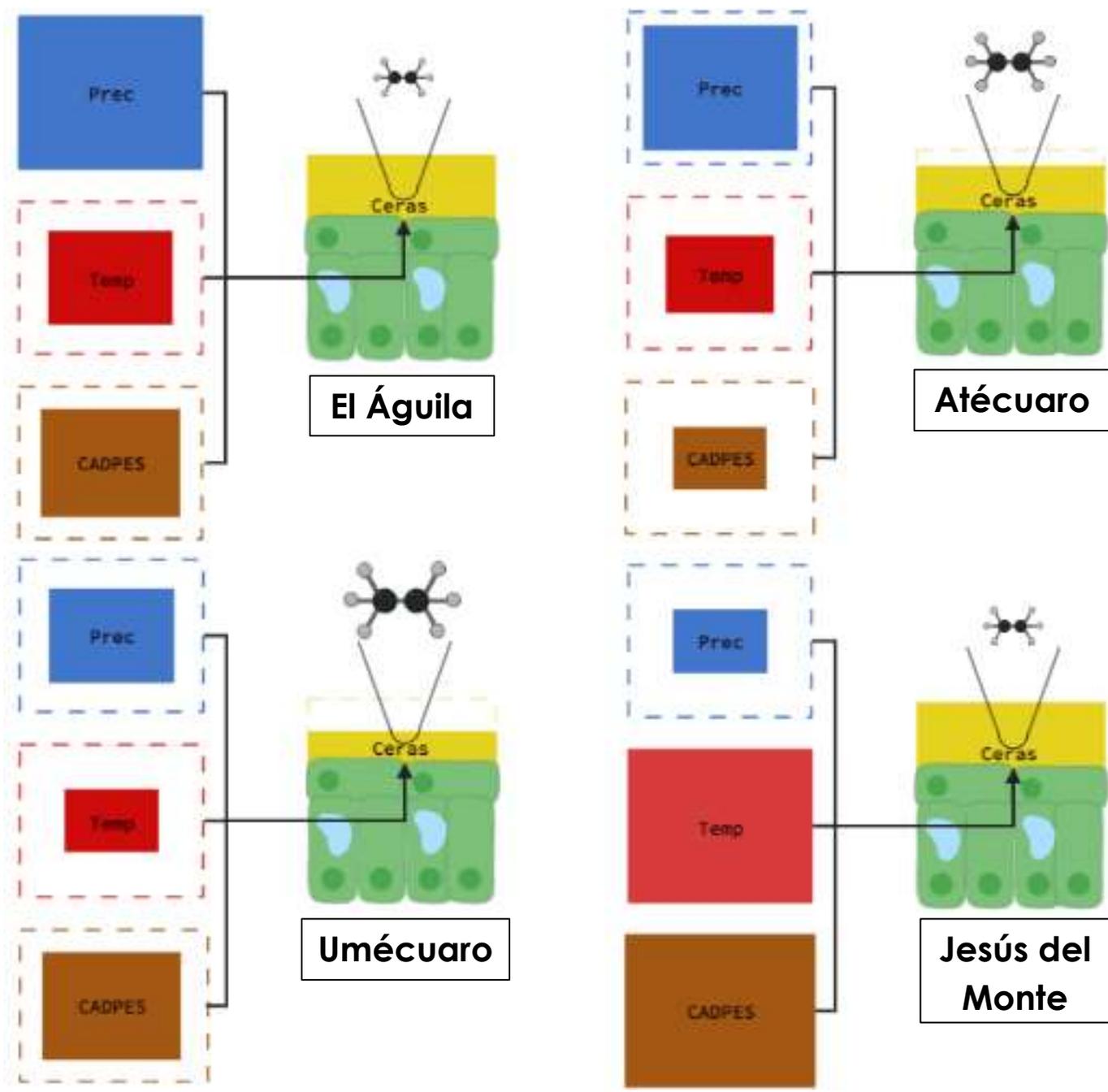
Una de las limitaciones del presente estudio es el reducido número de puntos de muestreo para establecer correlaciones más sólidas; sin embargo, se abre la posibilidad de dirigir preguntas más específicas sobre un menor número de parámetros ambientales como son la temperatura y el CADPES, y su papel como probables controles de la producción de los componentes de las ceras cuticulares en las hojas de *Quercus castanea*, pues ambos presentaron el mayor número de correlaciones de medias a fuertes ( $r > 0.50$ ) (Tabla 7).

Se ha determinado la influencia de distintos factores ambientales (p. ej. precipitación, temperatura, altitud, etc.) en la producción de los alcanos lineales foliares; sin embargo, no de forma consistente (Hoffmann et al., 2013; Guo et al., 2016; Bai et al., 2019; Teunissen van Manem et al., 2020) y generalmente el análisis se realiza con base en índices que sólo toman en cuenta las cadenas impares de más de 25 átomos de carbono. Adicionalmente también existen estudios en donde se ha concluido que la presencia o ausencia de variaciones en estos compuestos para una sola especie no tiene relación con factores externos y son adjudicados a factores intrínsecos, como la carga genética o funcionalidad (Noström et al., 2017; Andrae et al. 2019). Esto permite concluir que la producción de los *n*-alcanos foliares puede ser un atributo fenotípico plástico de las especies vegetales, una característica genética potencialmente fija en las poblaciones o un incluso una característica relacionada con el ecotipo como ha sido sugerido por otros estudios: Dodd et al., 1998; Rajčević et al., 2014; Andrae et al., 2019. Cabe señalar que se encontraron las mismas cadenas de alcanos lineales identificadas en los cuatro sitios estudiados, lo que sugiere que el patrón de producción de estos compuestos parece ser característico para la especie *Quercus castanea*, por lo menos en las poblaciones estudiadas y en el intervalo identificado. Esto es concordante con diversos estudios que reportan diferencias interespecíficas en el patrón de alcanos lineales presentes en ceras cuticulares (Hoffmann et al., 2013; Diefendorf et al., 2015; Bliedtner et al, 2018; Hassanzadeh-Khayyat et al., 2019; Teunissen van Manem et al., 2020).

Particularmente en la Cuenca de Cuitzeo se ha determinado que la amplia distribución de *Quercus castanea* no responde a las condiciones de precipitación o temperatura, la topografía ni la disponibilidad de nutrientes en suelo (Aguilar-Romero et al., 2016). Además, Oyama y colaboradores (2017) determinaron niveles elevados y similares de diversidad genética en los individuos de fragmentos de bosques de *Q. castanea* dentro de la cuenca, incluidas las poblaciones de Jesús del Monte y Umécuaro estudiadas en este trabajo, con baja diferenciación

genética entre los adultos de dichas poblaciones y conectividad significativa entre los fragmentos; en conjunto esto sugiere la existencia de homogeneidad genética histórica de *Q. castanea* dentro de la cuenca, a pesar de los eventos de fragmentación. Adicionalmente, se ha determinado que en las poblaciones de *Q. castanea* presentes en la cuenca sólo el grosor de las hojas presenta una mayor variación entre poblaciones y una correlación significativa negativa con la estacionalidad de la precipitación, mientras que otros atributos relacionados con el uso del agua (área foliar, masa por área foliar, índice de Huber) presentan mayores diferencias intrapoblacionales y dentro de un mismo individuo, pese a encontrarse en un amplio espectro de condiciones de precipitación y temperatura (Lara-De la Cruz et al., 2020). Este conjunto de información permite hipotetizar que las diferencias encontradas entre Umécuaro con respecto a Jesús del Monte y El Águila no pueden ser atribuidas directamente a diferencias genéticas entre dichas poblaciones y que la respuesta de estas especies a diversas condiciones ambientales no es obvia, como aparenta ser la producción de las ceras cuticulares y de los *n*-alcanos. Adicionalmente, también sugiere la existencia de un factor, o combinación de factores, no considerados en este estudio, que propicia que las poblaciones de El Águila, Umécuaro y Jesús del Monte exhiban diferencias relacionadas con la cantidad y composición de las ceras cuticulares.

En la Figura 32 se presenta un resumen gráfico de los resultados más sobresalientes de este trabajo.



**Figura 32.** Resumen gráfico de los resultados más sobresalientes de este estudio. La producción de ceras cuticulares y de las cadenas individuales de *n*-alcanos no responden de forma lineal a las diferentes condiciones ambientales de cada sitio de estudio (precipitación, temperatura y CADPES). Los cuadros con bordes punteados hacen referencia a la diferencia entre dicha variable y el valor más alto determinado en los cuatro sitios.

## 9.- CONCLUSIONES

A pesar de que los cuatro suelos estudiados se encuentran dentro de la misma cuenca hidrológica y separados por unos pocos kilómetros, éstos presentaron distintos contenidos de agua disponible para las plantas al final de la estación seca en el año 2019, con una tendencia contraintuitiva al nivel de precipitación de cada uno. Esto como consecuencia de las diferencias en cuanto a características físicas de cada uno, dentro de las que se delimitó que el contenido de carbono orgánico, el porcentaje de espacio poroso y el espesor de cada horizonte son parámetros capaces de predecir con un 66% de precisión dicho contenido.

Si bien los *n*-alcanos de ceras cuticulares parecen reflejar las condiciones ambientales del lugar donde se ha establecido las plantas, para las poblaciones estudiadas de *Quercus castanea* se observó que la precipitación no presenta influencia. El contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico la final de la estación seca (CADPES), y posiblemente la temperatura, parecen tener influencia sobre la producción de estos compuestos, no obstante, no se presentan como los factores de mayor importancia en el momento de la recolección del material vegetal. Existe un factor, o una mezcla de factores, no considerados en este estudio que tienen mayor influencia y provocan diferencias en la población de Umécuaro con respecto a las de Jesús del Monte y El Águila, que resultan similares. Es necesario un análisis más profundo que considere el estadio fenológico y la disponibilidad de agua durante la época de lluvias, además de la identificación y cuantificación de todos los alcanos lineales presentes, tanto pares como impares, para delimitar los factores que influyen en la producción de estos compuestos.

### *Consideraciones finales*

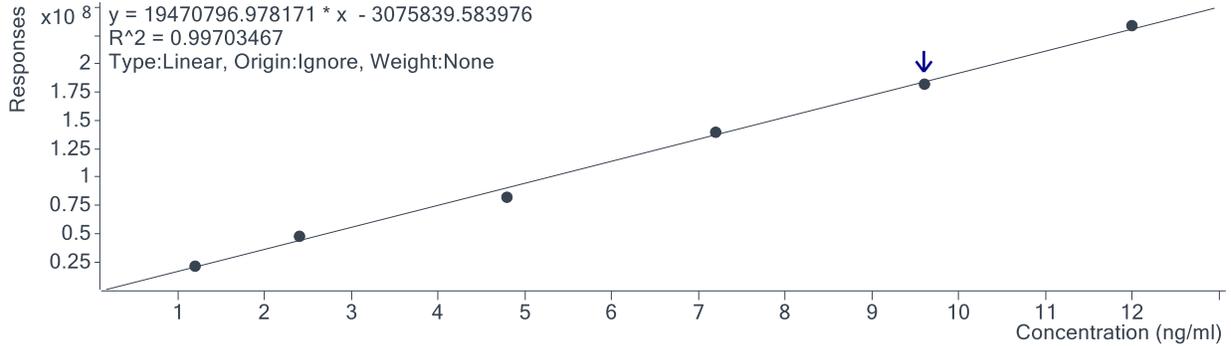
A pesar de que son pocos los reportes de las concentraciones de alcanos lineales de longitud menor a 25 átomos de carbono (debido más a un consenso implícito que a la ausencia de éstos en las muestras vegetales), se ha determinado que estas cadenas pueden ser más abundantes que las más largas en algunas especies de árboles (Hassanzadeh-Khayyat et al., 2019), e incluso presentar mayor concentración que las cadenas con número impar de carbono en el mismo intervalo (Chowdhury, 2010; Kuhn et al, 2010). No obstante, resulta necesario determinar todo el espectro de alcanos lineales presentes en las ceras de *Q. castanea* con el fin de realizar un análisis más preciso sobre la influencia de las condiciones ambientales sobre estos compuestos, ya que se ha visto que sobre las cadenas de más de 25 átomos de carbono son apreciables variaciones dirigidas por diversas condiciones ambientales (Hoffmann et al., 2013; Tipple y Pagani, 2013; Guo et al., 2014; Bush and McInerney, 2015); y en este intervalo se podría delimitar

con mayor precisión el factor, o factores, externos que tienen mayor influencia en la producción de estos compuestos.

Un análisis a lo largo de la vida útil de las hojas sería de utilidad en la verificación de las diferencias encontradas entre las poblaciones de Umécuaro y Jesús del Monte y El Águila, debido a que el muestreo se realizó con base en la fenología estudiada en el sitio de El Águila y se ha determinado que existen cambios foliares debidos a la reabsorción de nutrientes en diversas fases del desarrollo de las hojas (Chávez-Vergara et al., 2015), lo cual es concordante con estudios que han determinado variaciones en la concentración y composición de alcanos lineales a lo largo del ciclo de vida foliar (Tipple et al., 2012; Freeman y Pancost, 2014; Sachse et al., 2015), lo cual podría explicar las diferencias encontradas en este estudio.

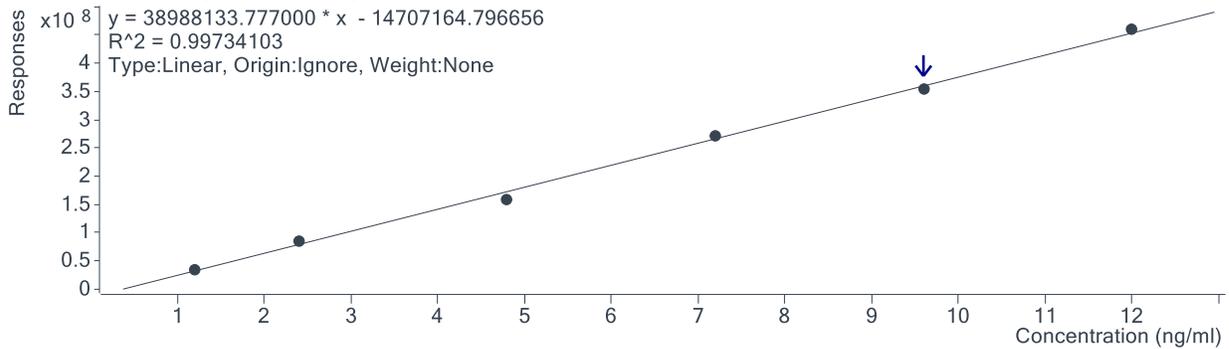
## ANEXO 1

Decane - 6 Levels, 6 Levels Used, 6 Points, 6 Points Used, 0 QCs



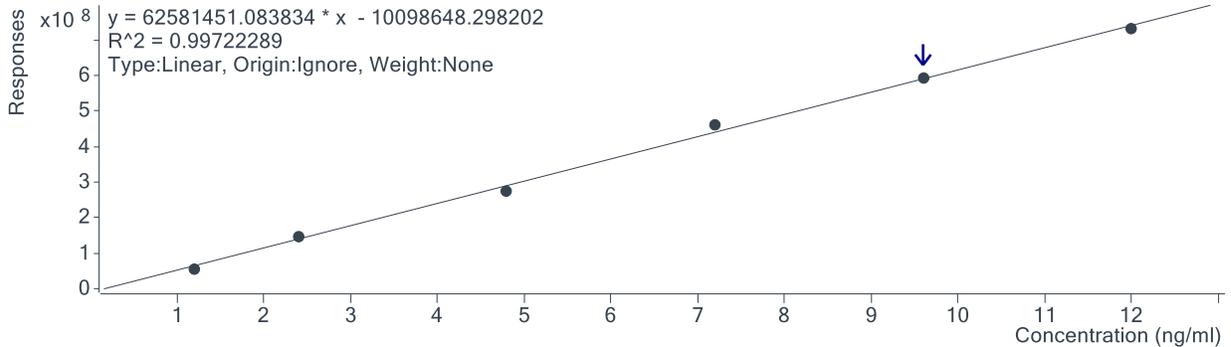
1.1. Curva de calibración de seis niveles para *n*-decano ( $C_{10}H_{22}$ ).

Undecane - 6 Levels, 6 Levels Used, 6 Points, 6 Points Used, 0 QCs

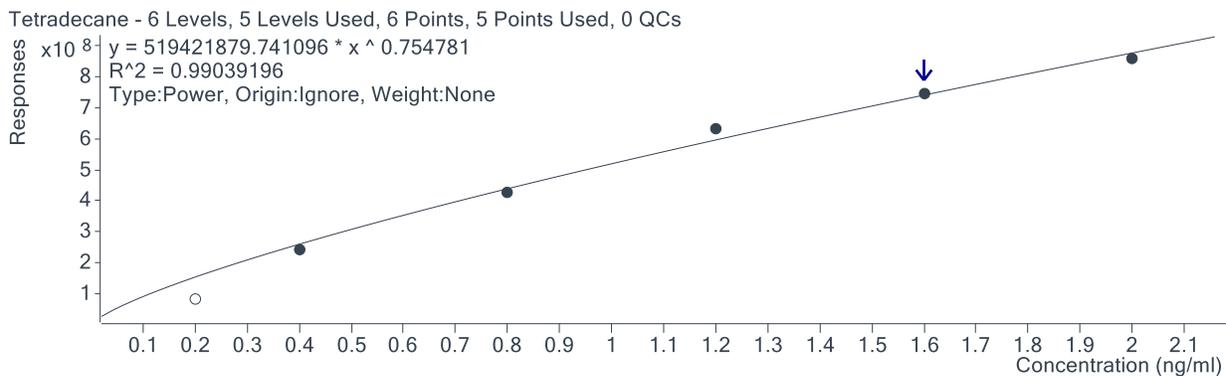


1.2. Curva de calibración de seis niveles para *n*-undecano ( $C_{11}H_{24}$ ).

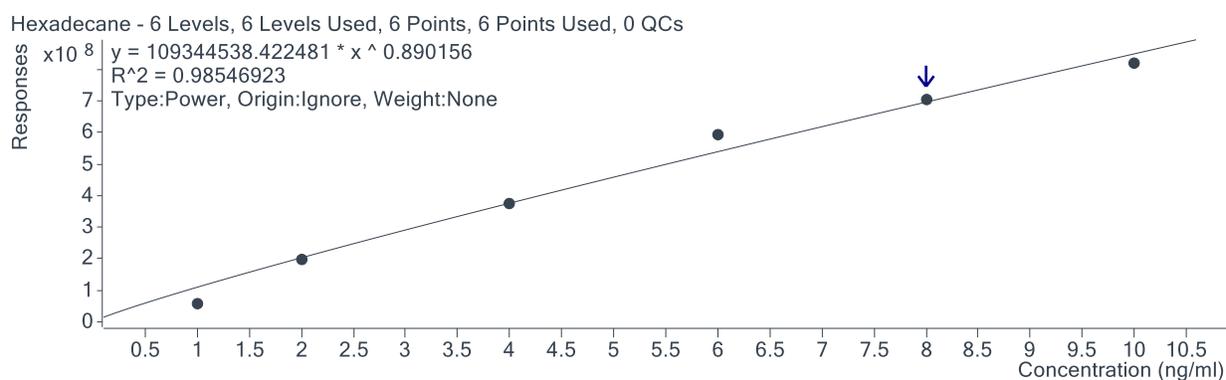
Dodecane - 6 Levels, 6 Levels Used, 6 Points, 6 Points Used, 0 QCs



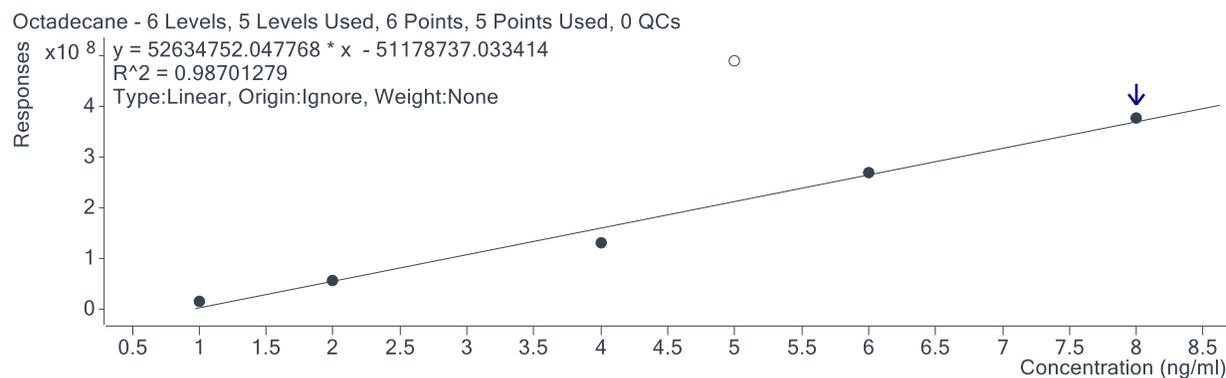
1.3. Curva de calibración de seis niveles para *n*-dodecano ( $C_{12}H_{26}$ ).



**1.4.** Curva de calibración de seis niveles para *n*-tetradecano (C<sub>14</sub>H<sub>30</sub>).

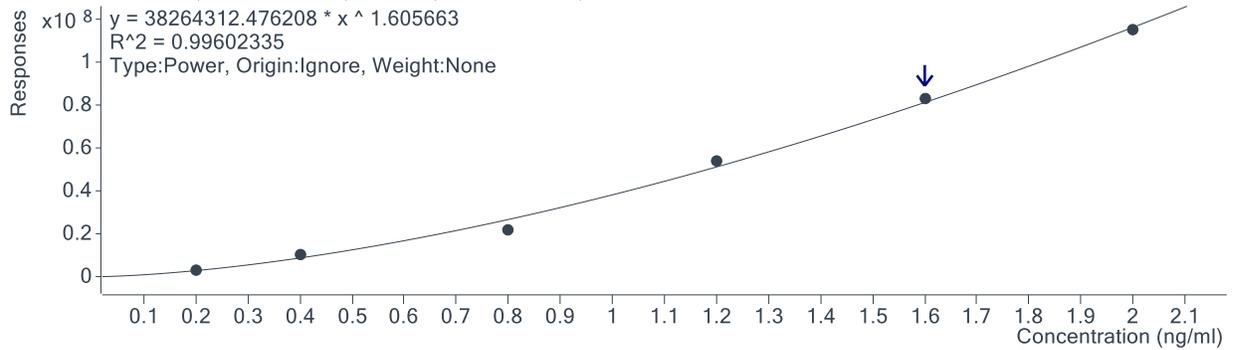


**1.5.** Curva de calibración de seis niveles para *n*-hexadecano (C<sub>16</sub>H<sub>34</sub>).



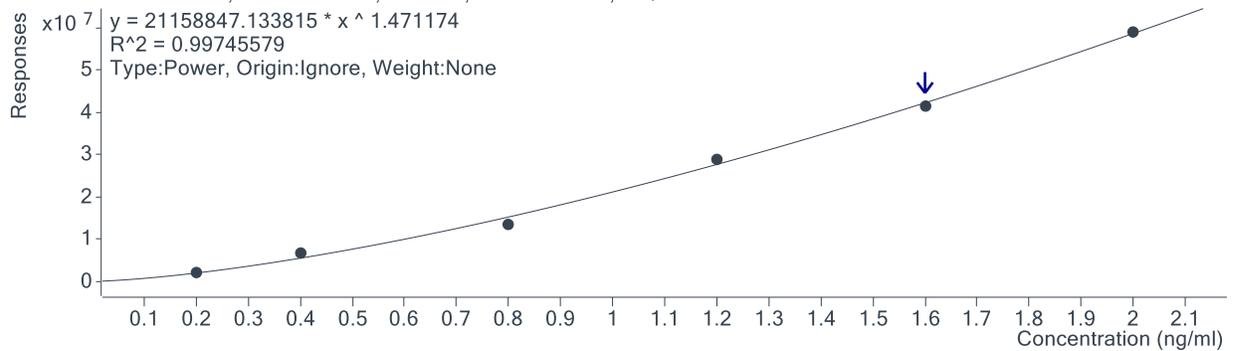
**1.6.** Curva de calibración de seis niveles para *n*-octadecano (C<sub>18</sub>H<sub>38</sub>).

Eicosane - 6 Levels, 6 Levels Used, 6 Points, 6 Points Used, 0 QCs



**1.7.** Curva de calibración de seis niveles para *n*-eicosano ( $C_{20}H_{42}$ ).

Tetracosane - 6 Levels, 6 Levels Used, 6 Points, 6 Points Used, 0 QCs



**1.8.** Curva de calibración de seis niveles para *n*-tetracosano ( $C_{24}H_{50}$ ).

## ANEXO 2

2.1. Variables atmosféricas y contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico por sitio.

Sitio	Precipitación anual promedio (mm)	Temperatura media anual (°C)	Índice de aridez de Lang (mm °C <sup>-1</sup> )	* CADPES (kg m <sup>-3</sup> )
El Águila	1,200	15.8	75.9	110.2
Atécuaro	1,000	15.6	64.1	60.0
Umécuaro	950	15.1	62.9	108.8
Jesús del Monte	850	17.0	50.0	123.4

\*CADPES: Contenido de agua disponible para las plantas en suelo en un metro cúbico al final de la estación seca.

**2.2.** Parámetros edáficos relacionados con el contenido de agua disponible para las plantas en suelo de cada horizonte.

Sitio	Espesor (cm)	Contenido de arcillas (%)	Contenido de arenas (%)	Densidad aparente (g cm <sup>-3</sup> )	Porosidad (%)	Concentración de carbono orgánico (mg g <sup>-1</sup> )	Conductividad hidráulica (cm h <sup>-1</sup> )	* MADP (g kg <sup>-1</sup> )
El Águila	7	38.5	9.22	0.56	75.0	84.34	1.6	182.8
	22	36.9	10.85	0.70	71.4	40.82	1.0	139.5
	21	53.7	7.52	0.88	64.9	8.01	1.0	101.6
	23	59.7	5.63	1.16	54.5	4.97	0.8	105.2
	27	62.1	5.31	1.11	57.5	13.10	0.9	116.2
Atécuaro	3	40.4	6.29	0.82	61.7	72.43	1.5	215.5
	17	45.2	4.12	0.86	65.0	37.79	2.1	123.2
	8	52	7.47	0.83	66.4	16.29	0.6	130.6
	21	48.8	3.59	1.16	54.0	10.33	0.2	65.2
	31	58	4.36	1.30	48.6	7.73	0.4	25.5
	20	56.8	8.91	1.26	47.9	5.96	0.1	7.5
Umécuaro	10	70.9	4.79	0.81	67.4	59.24	4.1	160.7
	13	80.1	4.52	0.96	61.8	16.96	1.3	136.9
	8	75.7	6.14	1.01	60.5	23.44	1.0	152.4
	13	86.9	3.16	0.98	61.5	6.16	3.2	99.3
	19	89.3	2.93	1.10	57.7	5.28	2.5	86.3
	37	86.3	3.63	1.13	55.3	3.217	1.6	85.0
Jesús del Monte	10	52.8	17.08	0.96	60.5	42.89	1.8	139.3
	10	37.6	14.96	1.39	42.9	39.56	0.7	104.8
	20	44.4	14.91	1.36	46.9	11.38	0.6	113.6
	15	64.4	5.79	1.19	50.7	3.73	1.3	119.2
	45	74.4	7.72	0.95	62.1	3.63	2.5	101.7

\*MADP: Masa de agua disponible para las plantas en suelo por horizonte al final de la estación seca.

### 2.3. Composición química foliar para cada sitio.

	Sitio			
	El Águila	Atécuaro	Umécuaro	Jesús del Monte
Concentración de carbono orgánico total (mg g <sup>-1</sup> hoja)	481.0	420.7	470.4	444.3
Concentración de ceras cuticulares (mg g <sup>-1</sup> hoja)	2.3063	2.0740	1.9391	2.3057
Ácido <i>n</i> -hexadecanoico (cuentas)	2,756,285,466	3,153,245,745	2,025,632,030	2,565,142,261
Concentración total de alcanos (µg g <sup>-1</sup> cera)	1.5132	1.4648	1.7104	1.5251
Concentración <i>n</i> -decano (C <sub>10</sub> H <sub>22</sub> ) (µg g <sup>-1</sup> cera)	0.0885	0.1033	0.1041	0.0855
Concentración <i>n</i> -undecano (C <sub>11</sub> H <sub>24</sub> ) (µg g <sup>-1</sup> cera)	0.1526	0.1652	0.1762	0.1477
Concentración <i>n</i> -dodecano (C <sub>12</sub> H <sub>26</sub> ) (µg g <sup>-1</sup> cera)	0.0577	0.0686	0.0747	0.0625
Concentración <i>n</i> -tetradecano (C <sub>14</sub> H <sub>30</sub> ) (µg g <sup>-1</sup> cera)	0.0011	0.0002	0.0005	0.0013
Concentración <i>n</i> -hexadecano (C <sub>16</sub> H <sub>34</sub> ) (µg g <sup>-1</sup> cera)	0.0193	0.0161	0.0196	0.0216
Concentración <i>n</i> -octadecano (C <sub>18</sub> H <sub>38</sub> ) (µg g <sup>-1</sup> cera)	0.3994	0.4459	0.4614	0.3951
Concentración <i>n</i> -eicosano (C <sub>20</sub> H <sub>42</sub> ) (µg g <sup>-1</sup> cera)	0.0744	0.0931	0.0873	0.0887
Concentración <i>n</i> -tetracosano (C <sub>24</sub> H <sub>50</sub> ) (µg g <sup>-1</sup> cera)	0.7203	0.5724	0.7865	0.7229

## BIBLIOGRAFÍA

- Agella, I. I., Velázquez-Durán, R., Lozano García, M. S., Bischoff, J., Domínguez Vázquez, G. y Garduño Monroy, V. H. (2010). Evolución paleolimnológica del Lago de Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno. *Bol. Soc. Geol. Mex.*, 62(3), 345-357.
- Aguilar-Romero, R., García-Oliva, F., Pineda-García, F., Torres, I., Peña-Vega, E., Ghilardi, A. y Oyama, K. (2016). Patterns of distribution of nine *Quercus* species along an environmental gradient in a fragmented landscape in central Mexico. *Bota. Sci.*; 94(3), 1-12.
- Algayer, B., Lagacherie, P. y Lemaire, J. (2020). Adapting the available water capacity indicator to forest soils: An example from the Haut-Languedoc (France). *Geoderma*, 357, 113962.
- Andrae, J. W., McInerney, F., A., Tibby J., Henderson, A. C. G., Hall, P. A., Marshall, J. C., McGregor, G. B., Barr, C. y Greenway, M. (2019). Variation in leaf wax *n*-alkane characteristics with climate in the broad-leaved paperbark (*Melaleuca quinquenervia*). *Org. Geochem.*, 130, 33-42.
- Angella, G., Frías, C. y Salgado, R. (2016). *Conceptos básicos de las relaciones agua-suelo-planta*. Argentina: INTA Ediciones.
- Arizaga, S., Martínez-Cruz, J., Salcedo-Cabral, M. y Bello-González, M. A. (2009). *Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos*. México: INE-SEMARNAT.
- Asbjornsen, H., Goldsmith, G. R., Alvarado-Barrientos, M. S., Rebel, K., van Osch, K. P., Rietkerk, M., Chen, J., Gotsch, S., Tobón, C., Geissert, D. R., Gómez-Tagle, A., Vache, K. y Dawson, T. E. (2011). Ecohydrological advances and applications in plant-water relations research: a review. *J. Plant Ecol.*, 4(1-2), 3-22.
- Assunção Montenegro, A. A., Monteiro dos Santos Souza, T. E., Rodrigues de Souza, E. y Lima Montenegro, S. M. G. (2018). Temporal dynamics of soil moisture and rainfall erosivity in a tropical volcanic archipelago. *J. Hydrol.*, 563, 737-749.
- Bai, Y., Azamdzhon, M., Wang, S., Fang, X., Guo, H., Zhou, P., Chen, C., Liu, X., Jia, S. y Wang, Q. (2019). An evaluation of biological and climatic effects on plant *n*-alkane distributions and  $\delta^2\text{H}_{\text{alk}}$  in a field experiment conducted in central Tibet. *Org. Geochem.*, 135, 53-63.
- Bakker, M. L. y Alvarado, P. I. (2006). Alcanos lineales de la cera cuticular de hojas de *Populus alba*, *Populus deltoides* (Salicaceae), *Robinia pseudoacacia* (Fabaceae), *Ulmus pumila* (Ulmaceae) y *Fraxinus americana* (Oleaceae) en Tandil, Buenos Aires, Argentina. *Darwiniana*, 44(1), 58-63.
- Bartholomeus, R. P., Witte, J.-P. M., van Bodegon, P. M., van Dam, J. C. y Aerts, R. (2011). Climate change threatens endangered plant species by stronger and interacting water-related stresses. *J. Geophys. Res.*, 116, G04023.
- Bhattacharya, A. (2019). *Changing climate and resource use efficiency in plants*. Elsevier Academic Press.
- Biederman, J. A., Scott, R. L., Goulden, M. L., Vargas, R., Litvak, M. E., Kolb, T. E., Yépez, E. A., Oechel, W. C., Blanken, P. D., Bell, T.W., Garatuza-Payan, J., Maurer, G. E., Dore, S. y Burns, S.P. (2016). Terrestrial carbon balance in a drier world: the effects of water availability in southwestern North America. *Glob. Change Biol.*, 22, 1867-1879.
- Binkley, D. y Fisher, R. F. (2013). *Ecology and management of forest soils*. John Wiley & Sons.

- Bliedtner, M., Schäfer, I.K., Zech, R. y von Suchodoletz, (2018). H. Leaf wax *n*-alkanes in modern plants and topsoils from eastern Georgia (Caucasus)-implications for reconstructing regional paleovegetation. *Biogeosciences*, 15, 3927-3936.
- Blum, A. (2011). *Plant breeding for water-limited environments*. Springer.
- Buschhaus, C. y Jetter, R. (2011). Composition differences between epicuticular and intracuticular wax substructures: How do plants seal their epidermal surfaces? *J. Exp. Bot.*, 62(3), 841-853.
- Bush, R. T. y McInerney, F. A. (2013). Leaf wax *n*-alkane distributions in and across modern plants: Implications for paleoecology and chemotaxonomy. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 117, 161-179.
- Bush, R. T. y McInerney, F. A. (2015). Influence of temperature and C<sub>4</sub> abundance on *n*-alkane chain length distributions across the central USA. *Org. Geochem.*, 79, 65-73.
- Campbell, G. S. (1994). *Soil physics with basic transport models for soil – plant systems*. Países Bajos: Elsevier.
- Cavender-Bares, J. (2019). Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (*Quercus*), a model clade for integrating ecology and evolution. *New Phytol.*, 221, 669-692.
- Chávez-Vergara, B., Merino, A., Vázquez-Marrufo, G. y García-Oliva, F. (2014). Organic matter dynamics and microbial activity during decomposition of forest floor under two native neotropical oak species in a temperate deciduous forest in Mexico. *Geoderma*, 235-236, 133-145.
- Chávez-Vergara, B. M., González-Rodríguez, A., Etchevers, J. D., Oyama, K. y García-Oliva, F. (2015). Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico. *Eur. J. Forest Res.*, 134, 803-817.
- Chowdhury, N., Ghosh, A., Bhattacharjee, I., Laskar, S. y Chandra, G. (2010). Determination of the *n*-alkane profile of epicuticular wax extracted from mature leaves of *Cestrum nocturnum* (Solanaceae: Solanales). *Nat. Prod. Res.*, 24(14), 1313-1317.
- Cockroft, B. y Olsson, K. A. (1997). Case studies of soil quality in the Canadian Prairies: long-term field experiments. En: Gregorich EG, Carter MR (Eds.). *Development in Soil Science 25. Soil Quality for crop production and ecosystem health*. (pp. 351-398). Países Bajos: Elsevier.
- Denk, T., Grimm, G. W., Manos, P. S., Deng, M y Hipp, A. L. (2017). An Updated Infrageneric Classification of the Oaks: Review of Previous Taxonomic Schemes and Synthesis of Evolutionary Patterns. En: Gil-Pelegrín, E., Peguero-Pina, J. J. y Sancho-Knapik, D. *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* (pp. 12-38). Suiza: Springer.
- Diefendorf, A. F., Freeman, K. H., Wing, S. L. y Graham, H. V. (2011). Production of *n*-alkyl lipids in living plants and implications for the geologic past. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 75, 7472-7485.
- Diefendorf, A. F., Leslie, A. B. y Wing, S. L. (2015). Leaf wax composition and carbon isotopes vary among major conifer groups. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 170, 145-156.
- Dodd, R. S., Rafii, Z. A. y Power, A. B. (1998). Ecotypic adaptation in *Austrocedrus chilensis* in cuticular Hydrocarbon composition. *New Phytol.*, 138, 699-708.
- Eglinton, G., Hamilton, R. J. y Raphael, R. A. (1962). Hydrocarbon constituents of the wax coating of plant leaves: a taxonomic survey. *Nature*, 193, 739-742.
- Eglinton, T. I. y Eglinton, G. (2008). Molecular proxies for paleoclimatology. *EPSL.*, 275, 1-16.
- FAO. (2009). *Guía para la descripción de suelos*. Roma: FAO.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. y Basra, S. M.A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.*, 29(1), 185-212.

- Feakins, S.J., Peters, T., Wu, M. S., Shenkin, A., Salinas, N., Girardin, C. A. J., Bentley, L. P., Blonder, B., Enquist, B. J., Marin, R. E., Asner, G. P. y Malhi Y. (2016). Production of leaf wax *n*-alkanes across a tropical forest elevation transect. *Org. Geochem.*, 100, 89-100.
- Freeman, K. H. y Pancost, R. D. (2014). Biomarkers for terrestrial plants and climate. En: Holland, H. D. y Turekian, K. K. (Eds.) *Treatise on Geochemistry*. 2ª ed. (pp. 395-416). Elsevier Science.
- Flores Delgadillo, L. y Alcalá Martínez, J. R. (2010). *Manual de procedimientos analíticos. Laboratorio de física de suelos*. México: UNAM.
- Gocke, M., Kuzyakov, Y. y Weisenberg, G. (2013). Differentiation of plant derived organic matter in soil, loess and rhizoliths based on *n*-alkane molecular proxies. *Biogeochemistry*, 112(1-3), 23-40.
- Grice, K., Lu, H., Zhou, Y., Stuart-Williams, H., Farquhar, G. D. (2008). Biosynthetic and environmental effects on the stable carbon isotopic compositions of anteiso- (3-methyl) and iso- (2-methyl) alkanes in tobacco leaves. *Phytochemistry*, 69, 2807-2814.
- Grice, K. y Eiserbeck, C. (2014). The analysis and application of biomarkers. En: Holland, H. D. y Turekian, K.K. *Treatise on Geochemistry*. 2ª ed. (pp. 47-78). Elsevier Science.
- Guo, N., Gao, J., He, Y., Zhang, Z. y Guo, Y. (2014) Variations in leaf epicuticular *n*-alkanes in some *Broussonetia*, *Ficus* and *Humulus* species. *Biochem. Syst. Ecol.*, 54, 150-156.
- Guo, N., Gao, J. He, Y. y Guo, Y. (2016) *Compositae plants differed in leaf cuticular waxes between high and low Altitudes*. *Chem. Biodiversity*, 15, 710-718.
- Gurr, M. I., Harwood, J. L. y Frayan, K. N. (2002). *Lipid biochemistry*. 5 ed. Blackwell Science.
- Hao, X., Ball, B. C., Culley, M. R. y Parkin, G. W. (2008). Soil density and porosity. En: Carter, M. R. y Gregorich, E. G. (eds.). *Soil sampling and methods of analysis*. 2a ed. (pp. 743-759). EUA: CRC Press.
- Hassanzadeh-Khayyat, M., Akaberi, M., Haghhigh, H. M. Sahebkar, A. y Emami, S. A. (2019), Distribution and variability of *n*-alkanes in waxes of conifers. *J. For. Res.*, 30(2), 429-433.
- Hernández-Calderón, E., González-Rodríguez, A., Méndez-Alonzo, R. Vega-Peña, E. y Oyama, K. (2013). Contrasting leaf phenology in two white oaks, *Quercus magnoliifolia* and *Quercus resinosa*, along an altitudinal gradient in Mexico. *Can. J. For. Res.*, 43, 208–213.
- Hillel, D. (2004). *Introduction to environmental soil physics*. 1ª ed. EUA:Elsevier Academic Press.
- Hillel D. (2008). *Soil in the environment: crucible of terrestrial life*. 1a ed. EUA: Elsevier Academic Press.
- Hoffmann, B., Kahmen, A., Cernusak, L. A., Arndt, S. K. y Sachse, D. (2013). Abundance and distribution of leaf wax *n*-alkanes in leaves of *Acacia* and *Eucalyptus* trees along a strong humidity gradient in northern Australia. *Org. Geochem.*, 62, 62-67
- Huffman, E. W. D. (1997). Performance of a new automatic carbon dioxide coulometer. *Microchem. J.*, 22, 567-573.
- Jambrina-Enríquez, M., Herrera-Herrera, A. V. y Mallol, C. (2018). Wax lipids in fresh and charred anatomical parts of the *Celtis australis* tree: Insights on paleofire interpretation. *Org. Geochem.*, 122, 147-160.
- Jenks, M. A. y Ashworth, E. N. (1999) Plant epicuticular waxes: function, production and genetics. En: Janick, J. (ed.) *Horticultural reviews*. Volume 23. (pp. 1-68). EUA: John Wiley & Sons.
- Jetter, R., Kunst, L. y Samuels, A. L. (2006). Composition of plant cuticular waxes. En: Riederer, M. y Müller, C. (Eds.) *Biology of the plant cuticle*. (pp. 145-181). UK: Blackwell.
- Karavani, A., De Cáceres, M., Martínez de Aragón, J. Bonet, J. A. y de-Miguel, S. (2018). Effect of climatic and soil moisture conditions on mushroom productivity and related ecosystem services in Mediterranean pine stands facing climate change. *Agric. For. Meteorol.*, 248, 432-440.
- Kirkham, M. B. (2014). *Principles of soil plant water relations*. 2ª ed. EUA: Elsevier Academic Press.

- Koch, K., Hartmann, K. D., Schreiber, L., Barthlott, W. y Neinhuis, C. (2006) Influences of air humidity during the cultivation of plants on wax chemical composition, morphology and leaf surface wettability. *Environ. Exp. Bot.* 56, 1-9.
- Kool, D., Tong, B., Tian, Z., Heirman, J. L., Sauer, T. J. y Horton, R. (2019). Soil water retention and hydraulic conductivity dynamics following tillage. *Soil Till. Res.*, 193, 95-100.
- Kosma, D. K. y Jenks, M. A. (2007). Eco-physiological and molecular-genetic determinants of plant cuticle function in drought and salt stress tolerance. En: Jenks, M. A., Hasegawa, P. M. y Jain, S. M. *Advances in molecular breeding toward drought and salt tolerant crops.* (pp. 90-120). Países Bajos: Springer.
- Kuhn, T. K., Krull, E. S., Bowater, A., Grice, K. y Gleixner G. (2010). The occurrence of short chain *n*-alkanes with an even over odd predominance in higher plants and soils. *Org. Geochem.*, 41, 88-95.
- Kunts, L., Samuels, A. L. y Jetter, R. (2005). The plant cuticle: formation and structure of epidermal surfaces. En: Murphy, D. (Ed). *Plant Lipids. Biology, Utilisation and Manipulation.* (pp. 270-302). EUA: Blackwell.
- Lara-De la Cruz, L., García-Oliva, F., Oyama, K. y González-Rodríguez, A. (2020). Association of functional trait variation of *Quercus castanea* with temperature and water availability gradients at the landscape level. *Bot. Sci.*, 98(1), 16-27.
- Li, Y., Hou, X., Li, X., Zhao, X., Wu, Z., Xiao, Y., y Guo, Y. (2019). Will the climate of plant origins influence the chemical profiles of cuticular waxes on leaves of *Leymus chinensis* in a common garden experiment? *Ecol. Evol.*, 10, 543-556
- Liu, X., Feakins, S. J., Dong, X., Xue, Q., Marek, T., Leskovar, D. I., Neely, C. B. y Ibrahim, A. M. H. (2017). Experimental study of leaf wax *n*-alkane response in winter wheat cultivars to drought conditions. *Org. Chem.*, 113, 210-223.
- López Granados E, Mendoza Cantú M, Boco Verdine G y Bravo Espinosa M. (2007). Patrones de degradación ambiental en la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán: una perspectiva especial. En Sánchez Brito, C., Bravo Espinosa, M, Fragoso Tirado, L. E. y Rulfo Vilchis, F. O. (Eds.). *Avances de investigación en agricultura sostenible IV: Bases metodológicas para el manejo integral de cuencas hidrológicas.* (pp. 97-125). México: INIFAP. Centro de Investigación Regional Pacífico Centro. C.E. Uruapan, Michoacán, México.
- Lostau, D., Hungate, B. y Drake, B. G. (2001). Water, nitrogen rising atmospheric CO<sub>2</sub>, and terrestrial productivity. En: Roy, J., Saugier, B. y Mooney, H. A. *Terrestrial global productivity.* 1ª ed. (pp. 123-167). EUA: Elsevier Academic Press.
- Lozano-Rivas, W. A. (2016). *Suelos: Guía de prácticas simplificadas en campo y laboratorio.* 1ª ed.: Colombia: JSTOR.
- Macková, J., Vasková, M., Macek, P., Hronková, M., Schreiber, L. y Santrucek, J. (2013). Plant response to drought stress simulated by ABA application: Changes in chemical composition of cuticular waxes. *Environ. Exper. Bot.*, 86, 70-75.
- Marron, N., Dreyer, E., Boudouresque, E., Delay, D., Petit, J., Delmotte, F., Brignolas, F. (2003). Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus x canadensis* (Moench) clones, 'Dorskamp' and 'Luisa\_Avanzo'. *Tree physiol.*, 23, 1225-1235.
- Maffei, M., Meregalli, M. y Scannerini, S. (1997). Chemotaxonomic significance of surface wax *n*-alkanes in the Cactaceae. *Biochem. Syst. Ecol.*, 25(3), 241-253.
- Meza Ochoa, V.E. (2012). Suelos parcialmente saturados, de la investigación a la cátedra universitaria. *Bol. Cienc. Tierra*, 21, 23-38.
- Moles, A. T., Perkins, S. E., Laffan, S. W., Flores-Moreno, H., Awasthy, M., Tindall, M. L., Sack, L., Pitman, A., Kattge, J., Aarssen, L. W., Anand, M., Bahn, M., Blonder, B., Cavender-Bares, J., Cornelissen, J. H. C., Cornwell, W. K., Díaz, S. Dickie, J. B., Freschet, G. T., Griffiths, J. G., Gutierrez, A. G., Hemmings, F. A., Hickler, T., Hitchcock, T. D., Keighery, M., Kleyer, M., Kurokawa, H., Leishman, M. R., Liu, K., Niinemets, U., Onipchenko, V., Onoda, Y., Penuelas, J., Pillar, V. D., Reich, P. B., Shiodera, S., Siefert, A., Sosinski Jr, E. E.,

- Soudzilovskaia, N. A., Swaine, E. K., Swenson, N. G., van Bodegom, P. M., Warman, L., Weiher, E., Wright, I. J., Zhang, H., Zobel, M. y Bonser, S. P. (2014). Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *J. Veg. Sci.*, 25, 1167-1180.
- Morrison, R. T. y Boyd, R. N. (1998). *Química orgánica*. 5a ed.: EUA: Addison Wesley Iberoamericana.
- Norström, E., Katransiotis, C., Smittenberg, R. H. y Kouli, K. (2017). Chemotaxonomy in some Mediterranean plants and implications for fossil biomarker records. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 219, 96-110.
- Ouellete, R. J. y Rawn, J. D. (2014). *Organic chemistry: structure, mechanisms, and synthesis*. 1a ed. EUA: Elsevier Academic Press.
- Oyama, K., Herrera-Arroyo, M. L., Rocha-Ramírez, V., Benítez-Malvido, J., Ruiz-Sánchez, E., González-Rodríguez, A. (2017). Gene flow interruption in a recently human-modified landscape: The value of isolated trees for the maintenance of genetic diversity in a Mexican endemic red oak. *For. Ecol. Manag.*, 390, 27-35.
- Pallardy, S. G. (2008). *Physiology of woody plants*. 3ª ed. EUA: Elsevier Academic Press.
- Pennisi, E. (2008). The blue revolution, drop by drop, gene by gene. *Science.*, 320(5873), 171-173.
- Pérez López, S. P. (2014). *Regeneración natural de Quercus castanea Neé (Fagaceae) en bosques fragmentados de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán*. Morelia, Michoacán: UMSNH.
- Pereira, J. S., Chaves, M. M., Caldeira, M.-C. y Correia, A. V. (2006) *Water availability and productivity*. En: Morison, J. I. L. y Morecroft, M. D. (Eds.) *Plant growth and climate change*. 1a ed. (pp. 118-145). India: Blackwell Publishing.
- Piasentier, E., Bovolenta, S. y Malossini, F. (2000). The *n*-alkane concentrations in buds and leaves of browsed broadleaf trees. *J. Agr. Sci-Cambridge.*, 135, 311-320.
- Rajčević, N., Dodoš, T., Novaković, J., Janačković, P. y Marin, P. D. (2020). Epicuticular wax variability of *Juniperus deltoides* R.P. Adams from the central Balkan—Ecology and chemophenetics. *Biochem. Syst. Ecol.*, 89, 104008.
- Ramos, M. C. y Martínez-Casasnovas, J. A. (2010). Effects of precipitation patterns and temperature trends on soil water available for vineyards in a Mediterranean climate area. *Agric. Water Manage.*, 97, 1495-1505.
- Ramírez-Valiente, J. A., Cavender-Bares, J. (2017). Evolutionary trade-offs between drought resistance mechanisms across a precipitation gradient in a seasonally dry tropical oak (*Quercus oleoides*). *Tree Physiol.*, 37, 889-901.
- Rao, Z., Wu, Y., Zhu, Z., Jia, G. y Henderson, A. (2011). Is the maximum carbon of long-chain *n*-alkanes an indicator of grassland or forest? Evidence from surface soils and modern plants. *Chin. Sci. Bul.*, 56(16), 1714-1720.
- Rawls, W. J., Pachepsky, Y. A., Ritchie, J. C., Sobecki, T. M. y Bloodworth, H. (2003). *Effect of soil organic carbon on soil water retention*. *Geoderma*, 116, 61-76.
- Reichert, J. M., Albuquerque, J. A., Solano Peraza, J. E. y da Costa, A. (2020). *Estimating water retention and availability in cultivated soils of southern Brazil*. *Geoderma Reg.*, 21, e00277.
- Reichle, D. E. (2020). *Ecosystem productivity*. En: Reichle, D. E. *The global carbon cycle and climate change. Scaling ecological energetics from organism to the biosphere*. 1a ed. (pp. 157-181). EUA: Elsevier Academic Press.
- Reynolds, W. D., Bowman, B. T., Drury, C. F., Tan, C. S. y Lu, X. (2002). Indicators of good soil physical quality: density and storage parameters. *Geoderma*, 110, 131-146.
- Reynolds, W. D. y Topp, G. C. (2008). *Soil water analyses: principles and parameters*. En: Carter, M. R. y Gregorich, E. G. (eds.). *Soil sampling and methods of analysis*. 2a ed. (pp. 913-937). EUA: CRC Press.
- Riederer, M. (2006). Introduction: biology of the plant cuticle. En: Riederer, M. y Müller, C. (Eds.) *Biology of the plant cuticle*. (pp. 1-10). UK: Blackwell.

- Romano, N. y Santini, A. (2002). Water retention and storage: field. En: Dane, J. H. y Topp, G. C. *Methods of soil analysis, part 4, physical methods*. (pp. 721-738). EUA: Soil Science Society of America.
- Sachse, D. Radke, J. y Gleixner, G. (2006).  $\delta D$  values of individual *n*-alkanes from terrestrial plants along a climatic gradient – Implications for the sedimentary biomarker record. *Org. Geoche.*, 37, 469-483.
- Sachse, D., Dawson, T. E. y Kahmen, A. (2015). Seasonal variation of leaf wax *n*-alkane production and  $\delta^2H$  values from the evergreen oak tree, *Quercus agrifolia*. *Isotopes Environ. Health Stud.*, 51(1), 124-142.
- Sánchez Morales, D. V. (2008). *Características hidrofísicas de andosoles y acrisoles y su funcionamiento en dos cuencas del estado de Michoacán*. México, D.F.: UNAM.
- Saxton, K. E. y Rawls, W. (2006). Soil water characteristic estimates by texture and organic matter for hydrologic solutions. *J. Soil Sci. Soc. Am. J.*, 70, 1569–1578.
- Schäfer, I., Lanny, V., Franke, J., Eglinton, T., Izech, M., Vysloužilová, B. y Zech, R. (2016). Leaf waxes in litter and topsoils along a European transect. *SOIL*, 2, 551-564.
- Shao, H.-B., Chu, L.-Y., Jaleel, C. A. y Zhao, C.-X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C. R. Biol.*, 331, 215-225.
- Shepherd, T. y Griffiths, D. W. (2006). The effects of stress on plant cuticular waxes. *New Phytol.*, 171, 469-499.
- Shukla, M. K. (2014). *Soil physics. An introduction*. EUA: CRC Press.
- Srivastava, K. y Wiesenberg, G. L. B. (2018). Severe drought-influenced composition and  $d^{13}C$  of plant and soil *n*-alkanes in model temperate grassland and heathland ecosystems. *Org. Geochem.*, 116, 77-89
- Tafolla-Arellano, J. C., González-León, A., Tiznado-Hernández, M. E., Zacarías García, L. y Báez-Sañudo, R. (2013). Composición, fisiología y biosíntesis de la cutícula en plantas. *Rev. Fitotec. Mex.*, 36(1), 3-12.
- Taiz, L. y Zeiger, E. (2002). *Plant physiology*. 3ª ed. Sinauer Associates.
- Teunissen van Manen, M. L., Jansen, B., Cuesta, F., León-Yáñez, S. L. y Gosling, W. D. (2019). Leaf wax *n*-alkane patterns of six tropical montane tree species show species-specific environmental response. *Eco. Evol.*, 9, 9120-9128.
- Tipple, B. J., Berke, M. A., Doman, C. E., Khachatryan, S. y Ehleringer, J. R. (2012). Leaf-wax *n*-alkanes record the plant-water environment at leaf flush. *PNAS*, 110(7), 2659-2664.
- Tipple, B. J. y Pagani, M. (2013). Environmental control on eastern broadleaf forest species' leaf wax distributions and D/H ratios. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 111, 64-77.
- Topp, G. C., Reynolds, W. D., Cook, F. J., Kirby, J. M. y Carter, M. R. (1997). Physical attributes of soil quality. En: Gregorich EG, Carter MR (Eds.). *Development in Soil Science 25. Soil Quality for crop production and ecosystem health*. (pp. 21-58). Países Bajos: Elsevier.
- Valencia-Avalos, S. (2004). *Diversidad del género Quercus (Fagaceae) en México*. Bol. Soc. Bot. Méx., 75, 33-53.
- Valencia Avalos, S. (2010). Notes on the Genus *Quercus* in Mexico. *Int. Oak J.*, 21, 100-120.
- Verlues, P. E., Bhaskara, C. B., Kesari, R. y Kumar, M. N. (2014). Drought tolerance mechanisms and their molecular basis. En: Jenks, M. A. y Hasegawa, P. M. *Plant abiotic stress*. 2ª ed. (pp. 15-46). Oxford, UK: Wiley-Blackwel.
- Vico, G., Thompson, S. E., Manzoni, S., Molini, A., Albertson, J. D., Almeida-Cortez, J. S., Fay, P. A., Feng, X., Guswa, A. J., Liu, H., Wilson, T. G. y Porporato, A. (2014). Climatic, ecophysiological, and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. *Ecohydrol.*, 8(4), 660-681.
- Wang, J., Axia, E., Xu, Y., Wang, G., Zhou, L., Jia, Y., Chen, Z. y Li, J. (2018). Temperature effect on abundance and distribution of leaf wax *n*-alkanes across a temperature gradient along the 400 mm isohyet in China. *Org. Geochem.*, 120, 31-41
- Xiao, Y., Li, X., Yao, L., Xu, D., Li, Y., Zhang, X., Li, Z., Xiao, Q., Ni, Y. y Guo, Y. (2020). Chemical profiles of cuticular waxes on various organs of *Sorghum bicolor* and their antifungal activities. *Plant Physiol. Biochem.*, 155, 596-604.

- Xue, D., Zhang, X., Lu, X., Chen, G. y Chen, Z.-H. (2017). Molecular and evolutionary mechanisms of cuticular wax for plant drought tolerance. *Front Plant Sci.*, 8, 621.
- Yeats, T. H. y Rose, J. K. C. (2013). The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiol.*, 163, 5-20.
- Zech, M. y Glasser, B. (2008). Improved compound-specific  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of *n*-alkanes for application in palaeoenvironmental studies. *Rapid Commun. Mass. Spectrom.*, 22, 135-142.
- Zech, M., Zech, R., Buggle, B. y Zöller, L. (2011). Novel methodological approaches in loess research-interrogating biomarkers and compound-specific stable isotopes. *E&G-Quat. Sci. Jor.*, 60(1), 170-187.
- Zhang, C., Wang, Y., Jia, X., Shao, M. y An, Z. (2020). Variations in capacity and storage of plant-available water in deep profiles along a revegetation and precipitation gradient. *J. Hydrol.*, 581, 124401.
- Zhou, Y., Grice, K., Stuart-Williams, H., Farquhar, G. D., Hocart, C. H., Lu, H. y Liu, W. (2010). Biosynthetic origin of the saw-toothed profile in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^2\text{H}$  of *n*-alkanes and systematic isotopic differences between *n*-, iso- and anteiso-alkanes in leaf waxes of land plants. *Phytochemistry*, 71, 388-403.