



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERORES
UNIDAD MORELIA**

**Ensamblaje morfo-funcional de encinos en un centro de diversificación en
México**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

MARIBEL ARENAS NAVARRO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa
Escuela Nacional de Estudios Superiores-Unidad Morelia,
UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Felipe Francisco García Oliva
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y
Sustentabilidad, UNAM

Dr. Oswaldo Téllez Valdés
Facultad de Estudios Superiores Iztacala,
UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, ABRIL DEL 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERORES
UNIDAD MORELIA**

**Ensamblaje morfo-funcional de encinos en un centro de
diversificación en México**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

MARIBEL ARENAS NAVARRO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa
Escuela Nacional de Estudios Superiores-Unidad Morelia,
UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Felipe Francisco García Oliva
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y
Sustentabilidad, UNAM

Dr. Oswaldo Téllez Valdés
Facultad de Estudios Superiores Iztacala,
UNAM

MORELIA, MICHOACÁN DEL 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
OFICIO CPCB/271/2021
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **08 de febrero de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante **ARENAS NAVARRO MARIBEL** con número de cuenta **303067768** con la tesis titulada **“Ensamblaje morfo-funcional de encinos en un centro de diversificación en México”**, realizada bajo la dirección del **DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
Vocal: DRA. SUSANA VALENCIA AVALOS
Vocal: DR. ANTONIO GONZALEZ RODRIGUEZ
Vocal: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Secretario: DR. FELIPE FRANCISCO GARCÍA OLIVA

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

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 06 de abril de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas.

Al CONACYT por la beca otorgada (CVU: 440679/271063) para cursar los estudios de posgrado.

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP, UNAM) por los apoyos recibidos.

Al DGAPA PAPIIT IV, 201016.

Al Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa y a los miembros del Comité Tutor por sus valiosas aportaciones en cada etapa del proyecto: Dr. Felipe Francisco García Oliva y Dr. Oswaldo Téllez Valdés.

Agradecimientos personales

A mi familia. Las personas que siempre me han demostrado su apoyo y su amor incondicional. Mis padres Víctor Manuel Arenas González y Luz María Navarro Negrete, mis hermanos Hugo y Ale. Mi tía, Laura Navarro y mis primos Daniel y Carlos Adrián. ¡¡¡Gracias por todo!!!

Gabriel, por todos los viajes, los desayunos, las películas y los libros compartidos. Por todos los momentos juntos, en especial esos momentos en que me motivas a seguir trabajando cuando yo ya no quiero. Por todos los caminos recorridos y que nos faltan recorrer, por todos los colibríes que hemos visto y que faltan 🐢.

Mis amigas, que ya son familia. Con quien he crecido, hemos llorado, pero sobre todo festejado con el paso de los años. Neri, Itzia, Jimena, Laura D., Gabriela, Nallely y Sonia. Esta familia que cada día crece más (particularmente en estos años del doctorado) con esposos, parejas y retoños. Con mucho cariño para Mailany y Ana Pau.

Agradezco al Dr. Ken Oyama por recibirme en su laboratorio. Gracias por todos los consejos, las ideas y por todo el esfuerzo que implicó desarrollar este proyecto a la distancia, pero siempre presente en cada etapa del proyecto para orientarme y alentarme.

Agradezco al Dr. Felipe García Oliva por orientarme, motivarme y por el tiempo que se tomaba en aclarar todas mis dudas en cada etapa de la tesis doctoral.

Agradezco al Dr. Oswaldo Téllez por todo lo que aprendí antes de salir Recursos Naturales, por los consejos en esta etapa y por los proyectos que siguen.

Este trabajo requirió el tiempo y el esfuerzo de muchas personas, todos los que me acompañaron a medir, coleccionar, observar y caminar, muchas gracias a cada una de ellas. En campo, tuve la oportunidad de aprender de encinos de Alberto Pérez-Pedraza, César A. Torres-Miranda, Rafael Aguilar y Saddam Morales. Muchas gracias en especial a Cristopher Martínez y a Alberto Pérez-Pedraza fue un gran trabajo de equipo, no lo hubiera logrado sin ustedes. César Miguel, Saddam, Jhenni, Javi, Douglas, Melisa, Toni, Rox, Ricardo, Nando, Rafa, Gabriel, Hugo, Beto y Cris. Gracias, espero que lo hayan disfrutado tanto como yo.

Gracias al Dr. César Andrés Torres y todos los alumnos y alumnas del servicio social y tesisistas del Laboratorio de Biogeografía de la Conservación y Cambio Global de la ENES Morelia que participaron y que me ayudaron a medir cada hoja, tallo, bellotas, plántulas, etc. Cris, Javi, Manu, JJ, Gloria, Dalia, Rox, Jeni, Xany, Ernesto, Anni, Vane, Polo. Mi más sincero reconocimiento a cada uno por aportar en este proyecto y una disculpa si falta alguien.

A Jheni Reyes, gracias por aventurarte conmigo en el mundo de los encinos, eres una gran persona, una gran alumna y sobre todo una gran amiga. Gracias por todo el camino compartido (académico y personal) sobre todo por motivarme a crecer como profesional.

A la Dra. Susana Valencia por la identificación de las especies de encinos, gracias por compartir su conocimiento y cariño hacia los encinos.

A la Dra. Teresa Terrazas por compartir todo su conocimiento con infinita paciencia. A su gran equipo de trabajo, Ale, Daniel, Marysol, Eunice, Arantza y Alice. Gracias por ayudarme, explicarme y enseñarme el mundo de la anatomía vegetal.

Al Departamento de Ecología de la Universidad Tecnológica de Brandemburgo en Alemania por la estancia realizada. Gracias a cada uno por recibirme, por permitirme aprender muchas cosas nuevas.

Al Laboratorio de Ecología Funcional, al Dr. Fernando Pineda y sus alumnos por orientarme y aconsejarme al realizar la cosecha de las plántulas.

Al personal de la Secretaria de Desarrollo Institucional por ayudarme siempre para conseguir firmas, videoconferencias, etc. Su ayuda fue muy valiosa. Gracias.

Un agradecimiento especial para las personas de los Ejidos que nos permitieron trabajar en sus bosques. Al Ejido “Provincia” por recibirnos amablemente en sus cabañas, especialmente a Antonio Zepeda y a Arnold por acompañarnos a campo. Al Ejido de “El Cuale” por permitirnos conocer y explorar sus hermosos bosques, gracias a Fito y toda su familia que siempre nos recibió y nos ayudó en campo. Al Ejido de “La Cumbre” al señor Ramón, que nos acompañó y nos ayudó. Al Municipio de Talpa de Allende que nos orientó y nos permitió realizar este trabajo.

A Gabriela Barrera por recibirme en su casa cuando llegue a Morelia y a Víctor Rocha por ayudarme a cuidar las plántulas.

A Richi, César, Lau y Aleida por su amistad, consejos, por todos los años de risas, café, postres y campo que me siguen motivando en este camino.

Por último, a la Dra. Ana Silva Galicia, la persona más dedicada y lista que conozco, que siempre está ahí para aconsejarme y orientarme. Que alegría que pudimos compartir cada paso del doctorado, sufrir y disfrutar juntas. Gracias por rescatarme cada que lo necesito, por ser mi amiga y por ser una persona que me ayuda a para mejorar como persona y también académicamente.

A todos los que aportaron un granito de arena en este proyecto de manera personal y académica, con los que inicié y con los que terminé este proceso.

Dedicatoria

Con todo mi amor

A mi abuelita, María Luisa Negrete.

Mi abuelito, Artemio Navarro.

Mi tío, Miguel.

Mi primo, Alan.

Los extraño y los abrazo a la distancia

A mis padres y hermanos

A Gabriel



Cierra los ojos, aguza los oídos y, desde el sonido más leve hasta el más violento ruido, desde el tono más sencillo hasta la más elevada armonía, desde el grito más violento y apasionado hasta la más dulce palabra de la razón es la Naturaleza la que habla, la que revela su existencia, su fuerza, su vida y sus relaciones.

Johann Wolfgang Goethe

Índice

Resumen	1
Abstract	3
Introducción General	5
<i>Ensamblaje de las comunidades vegetales</i>	6
<i>Rasgos funcionales y estrategias ecológicas en plantas</i>	9
<i>El género Quercus L.</i>	12
1.2 Descripción del área de estudio	15
1.3 Objetivo General	17
1.4 Objetivos Particulares	17
1.5 Estructura de la tesis	18
Capítulo I	21
Environmental filters determine the distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot in western Mexico.	21
Capítulo II	38
Leaf habit and stem hydraulic traits determine functional segregation of multiple oak species along a water availability gradient.	38
Capítulo III	59
The role of wood anatomical traits in the coexistence of oak species along an environmental gradient.	59
Capítulo IV	92
Diferenciación y estrategias del uso del agua en plántulas en especies de encinos rojos y blancos entre hábitats contrastantes	92
Discusión general	119
Conclusiones	131
Referencias Bibliográficas	133
Anexo 1. Índice de valor de importancia (IVI) en el gradiente de elevación.	148
Anexo 2. Señal filogenética	149
Apéndice 1. El papel de la evapotranspiración en la distribución funcional foliar de 28 especies del género Quercus en España y México.	152

Resumen

El ensamblaje de las comunidades está determinado por factores bióticos y abióticos. Los factores abióticos imponen filtros a la supervivencia de las especies, de tal manera que sólo aquellas que posean ciertos rasgos funcionales pueden formar parte de la comunidad; mientras que los factores bióticos, determinan si las especies son excluidas o incluidas en la comunidad. Los rasgos funcionales son las características que nos permiten comprender las estrategias ecológicas de las plantas en los ecosistemas. Los encinos (género *Quercus*) son un clado modelo para analizar diferentes procesos ecológicos y evolutivos, debido a que se distribuyen en una amplia gama de hábitats en diferentes tipos de bosques, por lo que entender los mecanismos que permiten la coexistencia de las especies de encinos es de vital importancia para mantener la biodiversidad. México es uno de los centros de diversificación más importantes del género *Quercus* a nivel mundial con más de 161 especies registradas. La distribución de esta riqueza de especies de encinos no es homogénea en el país y existen sitios de una gran riqueza a nivel regional. En la presente tesis se analizaron los factores que determinan las estrategias ecológicas de las especies de encinos que les permite coexistir en un gradiente ambiental en una región (las Serranías Meridionales de Jalisco) con una gran riqueza de especies de encinos. En el Capítulo uno, se identificaron los diferentes ensamblajes de las especies de árboles registradas a lo largo del gradiente de elevación en tres tipos de bosques: bosque de encino, bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña. Se registraron 22 especies de encinos, 15 encinos rojos (sección *Lobatae*) y siete encinos blancos (sección *Quercus*), donde la humedad del suelo explicó gran parte de la variación espacial en relación con la riqueza de especies, seguida de las variables relacionadas con la precipitación. En el Capítulo dos, se examinó si las especies de encinos tienen asociaciones de rasgos que les permitan coexistir en un gradiente ambiental a través de un enfoque funcional. Se encontró que el gradiente de aridez en conjunción con las condiciones de temperatura y precipitación en primavera determinan las estrategias de tolerancia al déficit hídrico en la región. Estas condiciones a lo largo del gradiente ambiental llevan a la convergencia de estrategias ecológicas para la adquisición y almacenamiento de recursos dentro del espectro de la economía foliar como la caducidad de las hojas. Las especies de encinos con hábitos foliares caducifolios y brevicaducifolios dejan caer sus hojas durante las estaciones secas o temperaturas bajo cero para reducir la pérdida de agua y los costos por transpiración, maximizando su absorción de carbono y uso de nutrientes cuando la disponibilidad de agua no es limitada. En contraste, una estación seca más corta y una sequía menos severa en zonas altas promueven especies que retienen sus hojas durante la estación seca. A nivel de tallo en el Capítulo tres, se encontró una compensación hidráulica en el tamaño y la frecuencia de los vasos, lo que significa que el soporte mecánico estará relacionado

negativamente con el almacenamiento o la conducción de agua y nutrientes a lo largo del gradiente. Asimismo, se analizó la variación inter- e intra- específica en los rasgos anatómicos de la madera y su relación con los factores abióticos. Se encontró que las especies que presentan los vasos más estrechos están reforzadas por la disminución del diámetro y el lumen de las fibras, lo que significa que tener más fibras con un diámetro más pequeño las hace más pesadas y resistentes a la sequía. La gran variación inter- e intra- específica detectada en los rasgos anatómicos analizados, son resultado de la plasticidad fenotípica, que estuvo relacionada en este estudio con una mayor distancia ambiental. Integrando estos ejes en un espacio funcional a nivel de especie se observó una segregación de espacios funcionales que promueve la coexistencia entre especies de diferente sección filogenética. La superposición del espacio funcional entre las especies de hábito foliar caducifolio y perenne es baja, lo que sugiere que el primer mecanismo de segregación de especies está relacionado con la idoneidad del hábitat en ambas secciones. Aunque, la superposición del espacio funcional de las especies caducifolias y brevi-caducifolias de ambas secciones es mayor, existe cierta segregación espacial y filogenética que les permite reducir la presión competitiva por los recursos. Por último, en el Capítulo cuatro se analizó si estos patrones de diferenciación en las estrategias ecológicas entre encinos rojos y blancos aparecen en la etapa de plántula. Se seleccionaron seis especies provenientes de ambientes diferentes (húmedo y seco) y se mantuvieron en un cuarto de condiciones controladas por cuatro meses. Las especies analizadas mostraron diferencias entre la capacidad hidráulica de almacenamiento de agua en tallo y en la radícula como diferenciación funcional entre los ambientes. Las especies del mismo ambiente de secciones diferentes presentaron menor solapamiento en el espacio funcional que entre especies de la misma sección, lo que demuestra que desde plántulas los encinos presentan estrategias ecológicas diferentes que permiten que especies más distantes se establezcan y puedan coexistir. En conjunto, este trabajo muestra que las características ambientales en las Serranías Meridionales de Jalisco son los principales impulsores de la gran diversidad de estrategias funcionales a lo largo del gradiente ambiental, debido a la adaptación local en áreas montañosas estas condiciones llevan a la convergencia de estrategias ecológicas para la adquisición y almacenamiento de recursos dentro del espectro de la economía foliar como la caducidad de las hojas. Los encinos con densidades de madera similares tienen anatomías muy diversas, especialmente entre especies de diferentes secciones filogenéticas, lo que promueve diversas estrategias en el uso y almacenamiento de agua en el tallo. El espacio funcional analizado con rasgos de hoja, tallo y raíz está relacionado con la segregación de nicho, donde la plasticidad de los rasgos promueve la coexistencia de especies de diferentes secciones filogenéticas, manteniendo así el funcionamiento del ecosistema.

Abstract

Biotic and abiotic factors drive the assembly of the communities. Abiotic factors impose filters on the survival of species in such a way that only those that possess certain functional traits can form part of the community, while biotic factors determine whether species are excluded or included in the community. Functional traits are the characteristics that allow us to understand the ecological strategies of plants in ecosystems. Oaks (*Quercus* genus) is a model clade to analyze different ecological and evolutionary processes because they are distributed in a wide range of habitats and different types of forests; thus, understanding the mechanisms that allow the coexistence of oak species is of vital importance to maintain biodiversity. Mexico is one of the most important diversification centers of the *Quercus* genus worldwide, with more than 161 registered species. The distribution of this oak's species richness is not homogeneous in the country, and there are sites of high richness at the regional level. This thesis analyzed the factors that determine the ecological strategies of oak species that allow them to coexist in an environmental gradient in a region (the Serranías Meridionales of Jalisco) with a high oak species richness. In Chapter one, were identified the different assemblages of the tree species recorded along the elevation gradient in three forest types: oak forest, pine-oak forest, and mountain cloud forest. We recorded 22 oaks species, 15 red oaks (section *Lobatae*), and seven white oaks (section *Quercus*), where soil moisture explained a large part of the spatial variation related to the oak's species richness followed by the precipitation variables. In Chapter two, we examined whether oak species have trait associations that allow them to coexist in an environmental gradient through a functional approach. It was found that the aridity gradient in conjunction with the temperature and precipitation conditions in spring determine the strategies of tolerance to the water deficit in the region. These conditions along the elevation gradient lead to the convergence of ecological strategies to acquire and store resources within the leaf economy spectrum, such as leaf expiration. Oak species with deciduous and brevi-deciduous foliar habits drop their leaves during dry seasons or subzero temperatures to reduce water loss and transpiration costs, maximizing their carbon uptake and nutrient use when water is available and not limited. In contrast, a shorter dry season and less severe drought in highlands promote species that retain their leaves during the dry season. At the stem level, in chapter three hydraulic compensation was found in the diameter and frequency of the vessels, which means that the mechanical support is negatively related to the storage or conduction of water and nutrients along the gradient. Likewise, the inter- and intra-specific variation in the anatomical features of the wood and its relationship with abiotic factors were analyzed. It was found that the species with the narrowest vessels are reinforced by the decrease in the diameter and lumen of the fibers, which means that having more fibers with a smaller diameter

makes them heavier and more resistant to drought. The higher inter- and intra-specific variation detected in the anatomical traits analyzed results from phenotypic plasticity, which was related in this study to a greater environmental distance. Integrating the leaf and stem axes in a functional space, we observed segregation of functional spaces at the species level, promoting coexistence between species of the different phylogenetic sections. The functional space overlap between deciduous and perennial leaf habit species is low, suggesting that the first mechanism of species segregation is related to the suitability of the habitat in both sections. Although the functional space overlap between the deciduous and brevi-deciduous species of both sections is higher, spatial, and phylogenetic segregation allows them to reduce the competitive pressure for resources. Finally, in chapter four we analyzed if the differentiation patterns in the ecological strategies between red and white oaks appear in the seedling stage. Six oak species from different environments (wet and dry groups) were selected and they grew up for 4 months in a room of controlled conditions. The oak species analyzed showed differences between the hydraulic water storage capacity in the stem and roots as a functional differentiation between the environments. Species from the same environmental group but different sections presented less overlap in the functional space than between species from the same section. This shows that oaks seedlings showed different ecological strategies that allow more distant oak species to establish and coexist. As a whole, this work shows that the environmental characteristics in the Serranías Meridionales of Jalisco are the main drivers of the high diversity of functional strategies along the environmental gradient. Due to local adaptation in mountainous areas, these conditions lead to the convergence of ecological strategies as the acquisition and storage of resources within the leaf economy spectrum, such as the expiration of the leaves. Oak trees with similar wood stem densities have diverse anatomies, especially between species of different phylogenetic sections, promoting different strategies in the use and storage of water in the stem. The functional space, measured with leaf, stem, and root traits, is related to niche segregation, where the plasticity of the traits promotes the coexistence of species of different phylogenetic sections, thus maintaining the functioning of the ecosystem.

Introducción General



Ensamblaje de las comunidades vegetales

Uno de los temas con mayor relevancia en ecología, ha sido comprender los procesos que permiten entender cómo se ensamblan las especies para formar una comunidad (Halffter, 2003; Kraft & Ackerly, 2014; Zobel, 2016). Una comunidad es un sistema biológico que se define como un grupo de poblaciones de diferentes especies que ocupan un lugar y tiempo determinados (Morin, 2011; Stroud *et al.*, 2015); en donde los procesos históricos como la historia biogeográfica y la filogenética de las especies pueden influir directamente en el ensamblaje de la comunidad (Cavender-Bares, 2019).

El ensamblaje de las comunidades está regido por factores abióticos y bióticos, donde ambos operan simultáneamente en una amplia gama de escalas espacio-temporales (Díaz & Cabido, 2001; Kraft & Ackerly, 2014). Los factores abióticos imponen filtros a la supervivencia de las especies, de tal manera que sólo aquellas que posean ciertos rasgos funcionales pueden formar parte de la comunidad (Webb *et al.*, 2002); mientras que los factores bióticos, como la competencia o el mutualismo, determinan finalmente las especies que son excluidas o incluidas en la comunidad (Keddy, 1992; Webb *et al.*, 2002).

En las plantas, los rasgos funcionales se definen como características morfológicas, fisiológicas y fenológicas que tienen un impacto en diferentes componentes a lo largo de su ciclo de vida (Violle *et al.*, 2007); éstos se encuentran relacionados con la idoneidad del hábitat, por lo que nos permiten comprender las estrategias y las respuestas de las plantas a los filtros ambientales en los ecosistemas (Reich *et al.*, 2003; Garnier & Navas, 2012; Reich, 2014). Asimismo, los rasgos reflejan el legado de sus orígenes biogeográficos y ambientales, pero a su vez, evolucionan en respuesta a entornos ambientales cambiantes, donde algunos rasgos pueden mostrar una mayor capacidad de evolución que otros, desempeñando un papel central en los procesos ecológicos que influyen en el ensamblaje de las comunidades (Cavender-Bares, 2019).

En el ensamblaje de las comunidades, los hábitats funcionan como un filtro sobre los rasgos funcionales, permitiendo que aquellos más adecuados se filtren y permitan la supervivencia de la especie (Keddy, 1992). Es decir, cuantificando n rasgos para cada especie, se busca un procedimiento para especificar si ciertos rasgos permitirán o no que una especie persista bajo un conjunto definido de condiciones ambientales. En conjunto, los rasgos funcionales de las

plantas y la composición de especies con diferentes rasgos en las comunidades influyen en la estructura y las funciones del ecosistema representando los efectos de la historia filogenética y biogeográfica explicando la diversidad, composición y función de los ecosistemas que observamos hoy (Cavender-Bares, 2019).

Los procesos de ensamblaje mediante el cual las especies de un grupo regional sobreviven e interactúan son fundamentales para determinar las características de una comunidad (Drake, 1991; Stroud *et al.*, 2015; Zobel, 2016; Cavender-Bares *et al.*, 2018). Existen diferentes procesos que pueden estructurar a las comunidades vegetales como son: 1) la similitud limitante, también llamada diferenciación de nicho por algunos autores (Zobel, 2016), donde se plantea que las diferencias entre especies promueven la coexistencia mediante la reducción de la competencia y la complementariedad del nicho (Morin, 2011; Kraft & Ackerly, 2014); 2) la convergencia de rasgos, que se considera contrario a la similitud limitante, este puede surgir si los competidores más fuertes persisten en una comunidad, lo que da como resultado una equivalencia competitiva entre las especies coexistentes (Tilman, 2011; Zobel, 2016); 3) los filtros ambientales, establecen que las condiciones ambientales limitan el establecimiento o la supervivencia de las especies, permitiendo que solamente algunos rasgos persistan (Zobel, 1997, 2016; Kraft & Ackerly, 2014) y 4) la dispersión diferencial de especies, la cual se refiere al movimiento de un organismo durante su vida (en plantas solo ocurre en la etapa de semilla) (Cornwell & Ackerly, 2009; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Kraft & Ackerly, 2014).

Es probable que los procesos dominantes que estructuran las comunidades cambien a medida que el tamaño de la comunidad se modifica de un tamaño pequeño, en el que todos los individuos y especies dentro de ella pueden interactuar, a una escala más amplia en el que la mayoría de los individuos dentro de la comunidad probablemente no interactúan directamente, pero comparten un entorno similar (Cavender-Bares *et al.*, 2018). Al compartir un entorno ambiental similar las especies se clasificarán en función de su fisiología y su capacidad para competir con éxito por los recursos. Mientras que, a escalas locales, las interacciones bióticas dan forma a las distribuciones de las plantas y la comunidad favorece la coexistencia entre especies funcionalmente diferentes con el uso de recursos complementarios. Si los rasgos funcionales relevantes se conservan filogenéticamente, los

parientes cercanos deben responder de manera similar a los gradientes ambientales, pero disociarse en escalas más finas (Webb *et al.*, 2002; Silvertown *et al.* 2006; Kraft *et al.*, 2007).

La explicación de la coexistencia de especies cercanas se centra en la divergencia de nicho y la reducción de la similitud limitante; sin embargo, la coexistencia de especies se puede clasificar en estable o inestable (Chesson, 2000). La coexistencia estable se puede cuantificar por las tasas a largo plazo a las que los miembros de la comunidad se recuperan de la baja densidad. Se ha descrito que los mecanismos de coexistencia funcionan de dos formas principales; a través de mecanismos igualadores (*equalizing*, en inglés) porque tienden a minimizar las diferencias de adecuación o eficacia biológica entre especies, y mecanismos estabilizadores (*stabilizing*) o diferencias de nicho porque tienden a aumentar las interacciones intraespecíficas negativas e incluyen mecanismos tradicionales como la partición de recursos. Específicamente se ha descrito que cuanto más divergentes son dos nichos, las especies pueden diferir en su adecuación biológica dependiendo de factores abióticos en el espacio y tiempo y así coexistir con éxito (Chesson, 2000; Weber & Strauss, 2016). Por otra parte, los modelos de coexistencia inestable son los que la diversidad de especies decae con el tiempo e incorporan el recambio de especies (Chesson, 2000).

La coexistencia entre especies estrechamente relacionadas plantea un enigma ecológico con respecto al papel de la convergencia y la divergencia de los rasgos en el ensamblaje de comunidades vegetales (Webber & Strauss, 2016). En la teoría, se espera que los parientes cercanos compartan rasgos morfológicos y fisiológicos que influyen en sus respuestas a la variación ambiental. Estas características compartidas deberían favorecer la coexistencia en hábitats adecuados (Silvertown *et al.*, 2006). Sin embargo, la coexistencia de especies ecológicamente similares también puede resultar en que estas especies compitan fuertemente por los mismos recursos. Como resultado, los parientes cercanos pueden segregarse como resultado de la exclusión competitiva o desarrollar diferencias de nicho que estabilicen la coexistencia local (Silvertown *et al.*, 2006).

Dentro del estudio del ensamblaje de las comunidades existen medidas de diversidad específicas de acuerdo con el nivel de organización para predecir las propiedades a nivel de la comunidad (Moreno, 2001). La riqueza es una propiedad que expresa el número de especies presentes en una comunidad determinada (Moreno, 2001). Se ha asociado que la

riqueza de especies vegetales aumenta con la productividad del ecosistema, y que a su vez está relacionada con altas temperaturas, disponibilidad de agua y recursos como los nutrientes del suelo (Pausas & Austin, 2001; Francis & Currie, 2003; Tuomisto *et al.*, 2014). Estos gradientes ambientales y de disponibilidad de recursos actúan sobre el filtrado de especies a diferentes escalas espaciales. Por ejemplo, a escala local se ha descrito que las especies de plantas responden al pH, la humedad y los nutrientes del suelo (Grime, 1979; Pausas & Austin, 2001), mientras que a escala regional las variables climáticas son más relevantes (Currie, 1991; Bello *et al.*, 2012; Götzenberger *et al.*, 2012). Sin embargo, a escala regional, las características del paisaje como las montañas juegan un papel central en la regulación de condiciones como la temperatura, la precipitación, la humedad y las condiciones del suelo que generalmente cambian a lo largo de un gradiente de elevación, permitiéndonos analizar las adaptaciones de las especies a estos cambios (Beniston *et al.*, 1997; Fiedler & Beck, 2008).

Rasgos funcionales y estrategias ecológicas en plantas

La distribución de las plantas está condicionada principalmente por filtros ambientales, que determinan el establecimiento exitoso de la planta a lo largo de gradientes de recursos (Markesteyn *et al.*, 2011; Díaz *et al.*, 2016). Las especies de plantas tienen rasgos funcionales de hojas, tallos y raíces que están directamente involucrados en las estrategias de adquisición, uso y conservación de recursos (es decir, agua, nutrientes y luz) (Reich, 2014). Un análisis ecológico basado en rasgos funcionales es una herramienta clave para delinear las respuestas de las plantas a los filtros ambientales (Garnier & Navas, 2012; Reich, 2014), además de que el análisis de los rasgos funcionales ha demostrado que la partición de nichos funcionales puede facilitar la coexistencia y la segregación entre especies de plantas a lo largo de la disponibilidad de los recursos (Mayfield & Levine, 2010; Sterck *et al.*, 2011; de la Riva *et al.*, 2017).

El agua es uno de los recursos esenciales de las plantas para llevar a cabo sus funciones principales, y se encuentra distribuida de forma heterogénea espacial y temporalmente en el suelo (Craine & Dybzinski, 2013). La disponibilidad de agua determinará si desde el punto de vista de sus estrategias ecológicas, las plantas son tolerantes a la sequía o evitan la sequía, lo que afectará el establecimiento y la supervivencia de las especies en una comunidad

determinada (Van Ommen Kloeke *et al.*, 2012; Lusk *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016). La capacidad de actuar como una especie tolerante o que evita la sequía implica la coordinación entre múltiples órganos y rasgos bajo diferentes niveles de disponibilidad de agua (Ramírez-Valiente & Cavender-Bares, 2017; Querejeta *et al.*, 2018). Es decir, los rasgos de las hojas que permiten una fotosíntesis rápida, como la alta concentración de nitrógeno (N) en la hoja y alta tasa de fotosíntesis, aumentan la demanda de agua y nutrientes. Estos rasgos deben coordinarse con los rasgos de las raíces, con un sistema radical que garantice un gran volumen de absorción que permita financiar estos requisitos fotosintéticos respecto a la adquisición de recursos.

Las estrategias de resistencia a la sequía pueden estar alineadas con el espectro de la economía foliar (EEF) (Poorter & Markesteijn, 2008; Querejeta *et al.*, 2018). El espectro de la economía foliar (“*leaf economic spectrum*”; LES” en inglés) se caracteriza por la covariación en los rasgos morfo-fisiológicos clave de la hoja como duración de la vida de las hojas, masa foliar por área, tasas de fotosíntesis y respiración, así como las concentraciones de N y fósforo (P) (Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004). Se ha interpretado que tal covariación de rasgos de hoja está impulsada por compensaciones entre la adquisición o explotación y las estrategias de conservación o persistencia, promovidos por dependencias fisiológicas como la tasa de fotosíntesis y la concentración de N y P foliar (Wright *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2016; Onoda *et al.*, 2017). Por ejemplo, la variación foliar nos permite ubicar especies adquisitivas con altos valores área foliar específica (AFE) y baja inversión estructural relacionado con el contenido foliar de materia seca (CFMS); mientras que al otro extremo las especies conservativas presentan valores bajos de AFE y una mayor inversión en CFMS, lo que disminuye la herbivoría e incrementa la longevidad foliar (Reich *et al.*, 1999).

El hábito foliar y la fenología foliar se han asociado estrechamente con los rasgos relacionados con la economía foliar (Wright, 2004). La fenología foliar indica diferencias en la longevidad (o vida útil) de las hojas a nivel de hoja y representa las características demográficas de las hojas y los costos de construcción; mientras que los cambios en la duración del follaje indican diferencias en el período en el que las plantas muestran hojas maduras en su dosel (Williams-Linera & Meave 2002). De manera general, el hábito foliar diferencia a las especies entre perennes y caducifolias, las especies con hojas caducas pierden

sus hojas en la estación seca o en temperaturas bajo cero para reducir la pérdida de agua y los costos por transpiración y las especies con hojas perennes mantienen las hojas en el dosel durante todo el año (Fu *et al.*, 2012). Existe una gran variación en las estrategias del hábito foliar. Por ejemplo, las especies de hoja perenne pueden tener una longevidad de las hojas corta, pero mantener la duración del follaje durante períodos prolongados acompañados de un reemplazo de hojas constante (Brodribb & Holbrook, 2005). En contraste el hábito foliar caducifolio o la caducidad es un término categórico que generalmente incluye una alta variabilidad en la longevidad de la hojas reflejando la estacionalidad climática local (Singh & Kushwaha, 2005; Kikuzawa & Lechowicz, 2011).

Por su parte, el tallo desempeña una gran variedad de funciones, entre las principales están el transporte de agua y nutrientes (a través de los vasos, pero también en algunas especies a través de traqueidas), el soporte mecánico (a través de las fibras) y el almacenamiento de agua y nutrientes, así como defensa contra patógenos en el parénquima (Zanne *et al.*, 2010; Ziemińska *et al.*, 2015). La variación entre las características del xilema han permitido identificar varias compensaciones como: cambios en la fracción entre el diámetro y la frecuencia de los vasos, y entre las fracciones de pared y lumen de las fibras respecto al parénquima (Chave *et al.*, 2009; Zanne *et al.*, 2010; Ziemińska *et al.*, 2015; Chen *et al.*, 2020). Estos ajustes no son necesariamente excluyentes entre sí, y las plantas pueden presentar una combinación de estos rasgos para la adquisición y almacenamiento del agua (Gratani, 2014; Ziemińska *et al.*, 2015). Por último, la raíz es la responsable de la transferencia de recursos entre las estructuras aéreas y subterráneas de las plantas, siendo el principal órgano encargado de la adquisición de agua y nutrientes, directamente o a través de asociaciones simbióticas (Nicotra *et al.*, 2002; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Las raíces generalmente se clasifican por su diámetro en raíces gruesas (> 2 mm) y finas (< 2 mm). Las raíces finas son la vía principal para la absorción de agua y nutrientes, desempeñando un papel clave en la obtención de los nutrientes del suelo, el agua y el ciclo del carbono (C) (Jackson *et al.*, 1997). Por lo tanto, los rasgos de las raíces están estrechamente relacionados con la conductividad hidráulica y juegan un papel crucial en el control de la transpiración de las plantas (Huang & Eissenstat, 2000; Zhou *et al.*, 2021), que a su vez influyen en procesos fisiológicos, de crecimiento y en la estrategia de uso del agua (Paz, 2003; Hernández *et al.*, 2010; Alameda & Villar, 2012).

El género Quercus L.

El género *Quercus* pertenece a la familia Fagaceae, especies de árboles y arbustos que se distribuyen en los bosques en las regiones templadas y secas estacionalmente como las montañas del hemisferio norte (McVaugh, 1974; Manos & Stanford, 2001). Actualmente se reconoce que dos linajes del género *Quercus*, la sección *Lobatae* (encinos rojos) y la sección *Quercus* (encinos blancos), colonizaron e irradiaron simpátricamente y en paralelo hacia la zona templada a ambos lados de las Montañas Rocosas de América del Norte, lo que marcó un cambio importante en la diversidad y composición de especies, y posteriormente descendieron hacia México ocupando diferentes sierras (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur) hasta Centroamérica (Hipp *et al.*, 2018). Ambos grupos radiaron en una gran diversidad y en una extensión geográfica similar hace 35 Ma, posteriormente estos linajes se diversificaron y actualmente se reconocen adicionalmente otras tres secciones americanas: *Ponticae*, *Virentes* y *Protobalanus* (Cavender-Bares *et al.*, 2015; Denk *et al.*, 2017; Hipp *et al.*, 2018).

En México, los encinos han pasado por diferentes radiaciones en diversos hábitats que van desde el matorral hasta los bosques mesófilos y climas que van de lo templado a lo subtropical, con la mayor diversificación en regiones montañosas (Valencia-Á., 2004). Los diferentes gradientes de humedad en las diversas cordilleras y sierras en el país permitieron a los encinos mexicanos diversificarse entre los hábitats templados marcados por la estratificación altitudinal y progresivamente hacia climas tropicales y subtropicales dentro de México y hacia América Central (Cavender-Bares *et al.*, 2015; Hipp *et al.*, 2018).

La alta riqueza y el elevado endemismo del género *Quercus* en México han sido ampliamente referidos (Manos *et al.*, 1999; Torres-Miranda *et al.*, 2011; Rodríguez-Correa *et al.*, 2015; Téllez *et al.*, 2020). México alberga más de 161 especies de encinos (80 especies son encinos rojos, 81 encinos blancos; Valencia-Á., 2004) más la reciente descripción de *Q. meavei* (Valencia-A. *et al.*, 2016), *Q. mexiae*, *Q. centenaria* (González-Villarreal, 2018) y *Q. huicholensis* (McCauley & Oyama, 2020); de las cuales el 69 % son endémicas al país y 32 (19 %) especies se encuentran en alguna categoría de riesgo de acuerdo con la IUCN (Carrero *et al.*, 2020). Los estados con mayor diversidad de especies de encinos son Oaxaca, Nuevo León, Jalisco, Chihuahua y Veracruz (Valencia-Á., 2004). Mientras que a nivel

biogeográfico la porción norte y sur de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del Sur han sido considerados áreas con un alto grado de riqueza de especies (Torres-Miranda *et al.*, 2011; Torres-Miranda *et al.*, 2013). Dentro de éstas, Torres-Miranda *et al.* (2011) detectaron dos principales centros de riqueza y endemismo para la sección *Lobatae* en México, uno de ellos se localiza en las Serranías Meridionales de Jalisco y el segundo en la Sierra Norte de Oaxaca.

Recientemente se ha propuesto a los encinos como clado modelo (Cavender-Bares, 2019), debido a que habitan ecosistemas muy diversos en múltiples continentes (de la Riva *et al.*, 2019 [ver Apéndice]; Sancho-Knapik, *et al.*, 2021). Asimismo, dentro de este linaje se ha propuesto que la estacionalidad del clima y la disponibilidad de agua pueden ser fundamentales para explicar la evolución de los rasgos funcionales y la distribución de especies a grandes escalas espaciales (Cavender-Bares, 2019; Ramírez-Valiente *et al.*, 2020). Los encinos presentan una gran diversidad de estrategias ecológicas asociadas al ambiente local, como la inversión en el grosor de la corteza entre las especies con preferencias de hábitat contrastantes para sitios más húmedos o secos, donde especies de sitios más secos, con mayor frecuencia de incendios, invierten en corteza más gruesa contra la inversión al crecimiento (Schwilk *et al.*, 2013); compensaciones entre los rasgos vinculados a la vulnerabilidad del xilema, la capacidad de transporte hidráulico del xilema y la prevención de la sequía en gradientes hídricos en México (Aguilar-Romero *et al.*, 2017) y que las especies en zonas más áridas tienen mayor resistencia a la embolia y / o tienden a perder una mayor proporción de hojas durante la estación seca (Skelton *et al.*, 2019). Dentro de esta gama de estrategias el conservadurismo en algunos rasgos funcionales ha sobresalido, como la composición química de las hojas derivada de las firmas de reflectancia espectral, mientras que otros rasgos de la hoja como el AFE y las regiones espectrales estrechamente asociadas con la fotoquímica y los pigmentos captadores de luz, no lo son (Cavender-Bares *et al.*, 2016). Sin embargo, aún falta analizar una gran cantidad de especies para conocer las diferentes estrategias funcionales en diferentes gradientes ambientales y así contribuir a entender los mecanismos de ensamblaje de las comunidades en sitios de alta riqueza como los bosques de México.

Globalmente se ha reconocido que los encinos desempeñan un papel ecológico importante como especies dominantes en diversos ecosistemas, son especies formadoras de suelo, tienen diversos tipos de interacciones con hongos ectomicorrízicos (Smith & Read, 2002; Sebastiana *et al.*, 2019), proveen alimento a varios grupos de vertebrados con sus semillas (Vander Wall, 2001; Perea *et al.*, 2011) y proporcionan hábitats para un gran número de organismos (Bargali *et al.*, 2015). Los encinos son considerados un símbolo de la naturaleza en diferentes sociedades (Leroy *et al.*, 2020) y en México se han registrado 55 especies con usos no maderables, los cuales son uso medicinal, alimenticio, forraje y artesanal en diversos grupos étnicos del país, lo que indica un alto valor cultural (Luna-José *et al.*, 2003). Asimismo, dentro de los usos maderables los encinos son utilizados para construir barriles de vino, whisky, la producción de muebles, carbón, leña y obtención de taninos entre otros (Jerome *et al.*, 2017).

Debido al alto valor ecológico de los encinos en México el presente trabajo plantea entender cuáles son los filtros ambientales que operan dentro de una comunidad de encinos en las Serranías Meridionales de Jalisco y analizar que filtros ambientales delimitan su distribución en un gradiente de elevación. Posteriormente analizaremos cuales son los rasgos funcionales a nivel de tallo y hoja que les permiten establecerse y coexistir en un sitio de alta riqueza y, por último, analizaremos las estrategias ecológicas de las especies a nivel de plantulas en condiciones controladas. Ya que entender las estrategias ecológicas nos permitirá proponer estrategias para la conservación y restauración de los bosques de México basados en un enfoque funcional.

1.2 Descripción del área de estudio

El estado de Jalisco se ubica en el occidente de México abarcando el 4 % del territorio nacional, es considerado un estado que posee una alta riqueza específica y con un gran número de endemismos (Hernández-López, 1995). El sitio de estudio se ubicó en las Serranías Meridionales de la provincia florística de Jalisco (Torres-Miranda *et al.*, 2011), que comprende las Sierras “El Tuito-El Cuale-Talpa de Allende” (20 ° 20.885' - 20 ° 9.008 'N, y 105 ° 19,162 ' - 104 ° 40,106' W). Estos complejos montañosos están ubicados dentro de los municipios de Cabo Corrientes y Talpa de Allende en el estado de Jalisco, México (Figuras 1a y b), en el límite norte de las provincia biogeográfica de la Sierra Madre del Sur (Morrone *et al.*, 2017), abarcando un gradiente de elevación de 650 a 2.738 m. Los grupos de suelos dominantes son cambisol y regosol (INEGI, 2007). La temperatura media anual oscila entre 28.5 y 30.6 °C y la precipitación anual varía de 1,500 a 1,800 mm y el 80% de las precipitaciones se concentran entre junio y octubre (Servicio Meteorológico Nacional, 2017) (Figuras 1c, 1d y 1e).

En esta región, los tipos de bosque más comunes son bosque tropical caducifolio, bosque de encino, bosque de pino-encino, bosque nublado, bosque de *Abies* y sus diferentes zonas de transición (Cuevas-Guzmán *et al.*, 2010). Esta región florística es considerada uno de los centros de endemismo florístico más importantes (Hernández-López, 1995; González-Gallegos & Castro-Castro, 2012; Pérez de la Rosa & Gernandt, 2017; Vargas-Rodríguez *et al.*, 2017; González-Villarreal, 2018), y de acuerdo a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) pertenece a las áreas enfocadas en servicios ambientales hidrológicos y a una región terrestre prioritaria por su alto valor biológico en México (Arriaga-Cabrera *et al.*, 2000; Arriaga-Cabrera *et al.*, 2002).

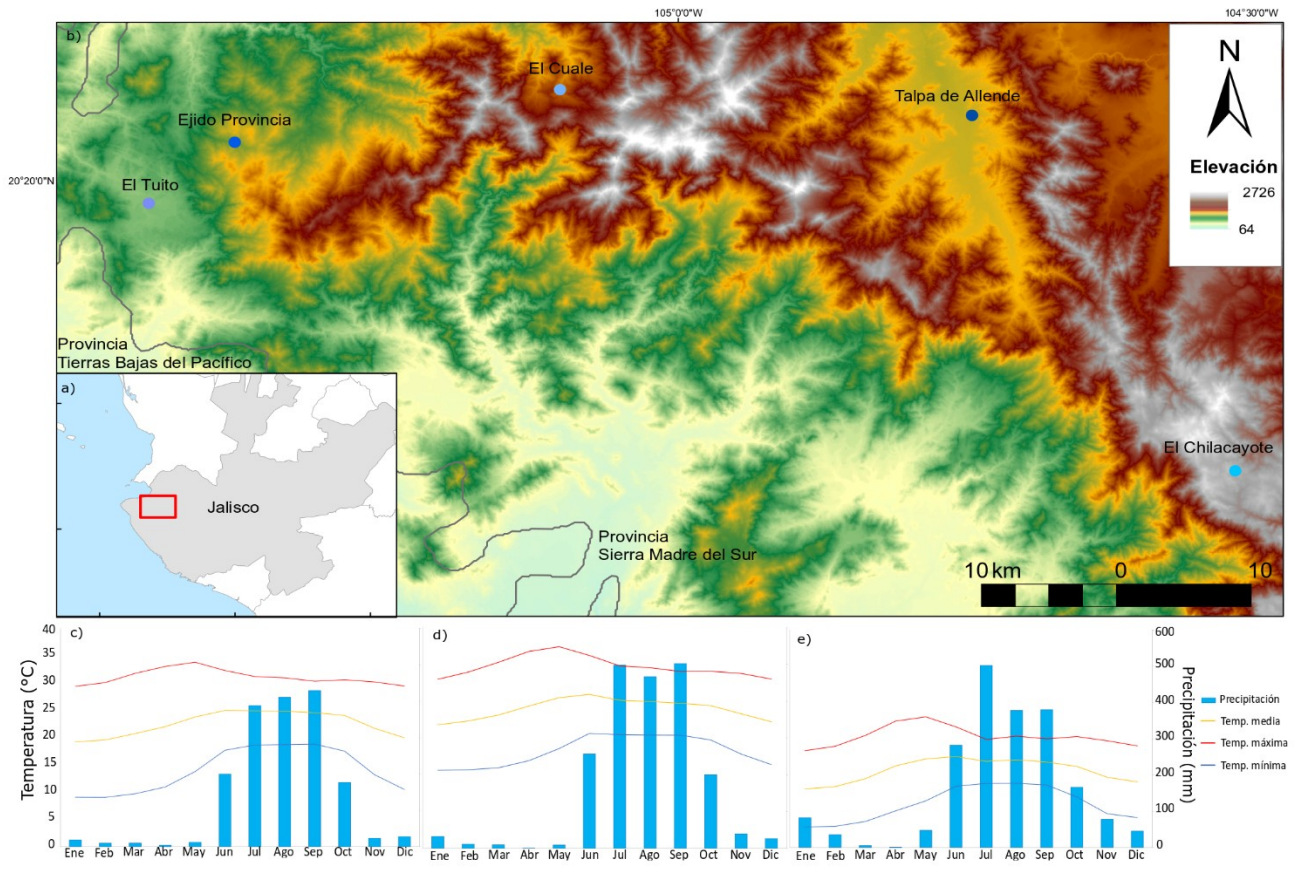


Figura 1. (a) Ubicación de las Serranías Meridionales en Jalisco, México. (b) Área de estudio en las Serranías Meridionales de Jalisco. (c) Climograma de la precipitación y la temperatura media, máxima y mínima registrada en la estación meteorológica de El Tuito (Estación 14059; elevación 600 m) en el periodo 1951-2019. (d) Climograma de la precipitación y la temperatura media, máxima y mínima registrada en la estación meteorológica de Talpa de Allende (Estación 14044; elevación 1704 m) en el periodo 1951-2019. (e) Climograma de la precipitación y la temperatura media, máxima y mínima registrada en la estación meteorológica de La Cumbre en Talpa de Allende (Estación 14271; elevación 2120 m) en el periodo 1976-1988.

1.3 Objetivo General

Analizar los filtros ambientales que determinan la riqueza y las estrategias ecológicas de especies de encinos de las secciones *Quercus* y *Lobatae* que les permitan coexistir en un gradiente ambiental en las Serranías Meridionales de Jalisco, México.

1.4 Objetivos Particulares

- 1.- Identificar los diferentes ensamblajes de las principales especies arbóreas y analizar los filtros ambientales que determinan la riqueza específica en las Serranías Meridionales de Jalisco, México.
- 2.- Examinar si las diferentes especies de encinos tienen asociaciones de rasgos específicos que les permitan coexistir en un gradiente ambiental a escala regional a través de un enfoque funcional.
- 3.- Analizar los rasgos anatómicos de la madera de 21 especies de encinos para identificar relación con factores ambientales, patrones fenológicos y restricciones filogenéticas.
- 4.- Determinar si existen patrones de diferenciación en las estrategias morfo-fisiológicas en la etapa de plántula entre encinos rojos y blancos de ambientes contrastantes.

1.5 Estructura de la tesis

Se presenta una introducción general, posteriormente se presentan cuatro capítulos (**Capítulo I**, **Capítulo II**, **Capítulo III** y **Capítulo IV**) donde se abordan los objetivos particulares. Posteriormente se presenta en la Discusión general y las Conclusiones.

Capítulo I. Environmental filters determine the distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot in western Mexico.

Este capítulo presenta un análisis de los filtros ambientales que determinan la riqueza de las principales especies arbóreas en las Serranías Meridionales de Jalisco, México. Los objetivos principales son: (1) identificar los diferentes ensamblajes de especies de árboles en una región crítica de biodiversidad; (2) analizar la riqueza de las especies arbóreas en un gradiente de elevación y (3) analizar los filtros ambientales que determinan la distribución de especies. Para este estudio se muestrearon 33 parcelas rectangulares de 0.1 ha para la caracterización de la vegetación y las variables ambientales. Se realizó un análisis de conglomerados y un análisis canónico de correspondencia. Posteriormente, utilizamos tres grupos de variables (climáticas, relieve y suelo) y modelos lineales generalizados para estimar las contribuciones de estas variables a la variación espacial en la riqueza de especies. Como resultados se registraron 63 especies de árboles, pertenecientes a 31 géneros y 21 familias, entre los que destacan los géneros *Quercus* y *Pinus* por su riqueza y abundancia. El análisis de agrupación definió ocho grupos dentro de tres tipos de bosques que son: bosque de encino, bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña. La riqueza de especies presenta un patrón de joroba en el gradiente de elevación y las variables climáticas y de suelo explicaron la variación de la riqueza de especies. Se considera que este sitio es un “*hot spot*” de diversidad de árboles en México.

Capítulo II. Leaf habit and stem hydraulic traits determine functional segregation of multiple oak species along a water availability gradient (artículo de requisito para obtener el grado).

En este capítulo implementamos un enfoque basado en el análisis de rasgos funcionales relacionados con hojas y tallos para explicar la coexistencia de 21 especies de encinos a lo largo de un gradiente de disponibilidad de agua. Nuestro principal objetivo fue investigar si

las diferentes especies de encinos tenían asociaciones de rasgos específicos que les permitieran coexistir en un gradiente ambiental a escala regional. Primero, exploramos la covariación de rasgos y se determinaron las principales dimensiones funcionales en las que se segregan las especies. En segundo lugar, exploramos si la variación ambiental actúa particularmente sobre ciertos rasgos, dando forma a las distribuciones de los encinos a lo largo del gradiente, independientemente del hábito foliar o la filogenia (a nivel de sección). En tercer lugar, cuantificamos la superposición de nichos entre los espacios funcionales de encinos en diferentes categorías. Encontramos que las especies analizadas mostraron tres dimensiones funcionales de variación de rasgos: un eje primario relacionado con el espectro de la economía foliar, que corresponde a la segregación de las especies de acuerdo con el hábito foliar; un segundo eje que refleja las propiedades hidráulicas del tallo y corresponde a la segregación de especies, seguido de segregación filogenética, y un tercer eje, representado principalmente por el área foliar y la altura de la planta, que corresponde a la segregación de especies. Finalmente, nuestros hallazgos indicaron que el espacio funcional medido con los rasgos de las hojas y del tallo está integralmente vinculado a la diferenciación de nichos funcionales.

Capítulo III. The role of wood anatomical traits in the coexistence of oak species along an environmental gradient.

En este capítulo analizamos los rasgos anatómicos de la madera de 21 especies de encinos para identificar su comportamiento en relación con factores ambientales, patrones fenológicos y restricciones filogenéticas mediante análisis de variación inter e intraespecífica. También medimos la plasticidad fenotípica de los rasgos de la madera para determinar el papel de la distancia ambiental y la distancia geográfica en la amplitud de la plasticidad fenotípica. Como resultado los encinos mostraron dos dimensiones funcionales de la variación de los rasgos de la madera: el eje primario está relacionado con el diámetro y la frecuencia de los vasos, y el eje secundario refleja la relación entre el lumen de las fibras y la densidad de la madera. La alta variación interespecífica de los rasgos de la madera y la segregación de especies se relacionó con la idoneidad del hábitat por el hábito de la hoja y la sección filogenética. A nivel intraespecífico, encontramos que trece especies mostraron una modificación en al menos un rasgo anatómico a lo largo del gradiente ambiental y, por último,

una mayor distancia ambiental resultó en un índice de plasticidad más alto entre los rasgos. Nuestros hallazgos brindan información sobre las estrategias anatómicas de la madera en encinos que se distribuyen a lo largo de gradientes ambientales, promoviendo patrones de coexistencia entre las especies.

Capítulo IV. Diferenciación y estrategias del uso del agua en plántulas en especies de encinos rojos y blancos entre ambientes contrastantes

En este capítulo se realizó un experimento con seis especies de encinos para examinar si existe covariación en los rasgos en especies del género *Quercus* y analizamos si existen patrones de diferenciación en estrategias morfo-fisiológicas en la etapa de plántula entre encinos rojos y blancos. Debido a que las diferencias de las especies en sus ambientes nativos reflejan diferencias genéticas y ambientales, se llevó a cabo un experimento en condiciones controladas. Se seleccionaron dos especies de encinos rojos (*Q. elliptica* y *Q. ilicifolia*) y una especie de encino blanco (*Q. resinosa*) de ambientes secos. Asimismo, se seleccionaron dos especies de encinos rojos (*Q. laurina* y *Q. scytophylla*) y una especie de encino blanco (*Q. martinezii*) de ambiente húmedo. Encontramos dos ejes de variación funcional, el primer eje reflejó la capacidad hidráulica de almacenamiento de agua en tallo y radícula como el primer eje de diferenciación funcional entre los ambientes y el segundo eje se relacionó con la longitud radicular específica y las estrategias de inversión en biomasa en hojas y raíz. Por último, nuestros hallazgos indican que el espacio funcional, medido con rasgos de hoja, tallo y raíz están relacionados con la segregación de nicho.

Capítulo I.

Environmental filters determine the distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot in western Mexico.

Arenas-Navarro M., García-Oliva F., Torres-Miranda A,
Téllez-Valdés O. y Oyama K.

Botanical Sciences 98(2): 219-237. 2020

DOI: 10.17129/botsci.2398



ENVIRONMENTAL FILTERS DETERMINE THE DISTRIBUTION OF TREE SPECIES IN A THREATENED BIODIVERSITY HOTSPOT IN WESTERN MEXICO

LOS FILTROS AMBIENTALES DETERMINAN LA DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES DE ÁRBOLES EN UNA REGIÓN CRÍTICA DE BIODIVERSIDAD AMENAZADA EN EL OCCIDENTE DE MÉXICO

¹MARIBEL ARENAS-NAVARRO^{1,2}, ³FELIPE GARCÍA-OLIVA³, ⁴ANDRÉS TORRES-MIRANDA², ⁴OSWALDO TÉLLEZ-VALDÉS⁴,
⁴KEN OYAMA^{2*}

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

²Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

³Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán, México.

⁴Laboratorio de Recursos Naturales, UBIPRO Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

*Corresponding author: kenoyama@unam.mx

Abstract

Background: Analyzing interactions between vegetation and environmental factors at regional scales provide information for the understanding of species assemblages.

Hypotheses: Environmental restrictions at higher elevations produce a decreasing species richness pattern along an elevational gradient and the climatic variables related to temperature and precipitation are the main filters of species distribution.

Objectives: (1) To identify the different assemblages of tree species occurring in a biodiversity hotspot; (2) to analyze the pattern of tree species richness along an elevational gradient; and (3) to analyze the environmental filters that determine the species distribution.

Study site: Serranías Meridionales of Jalisco in western Mexico.

Period of study: 2016-2018.

Methods: Thirty-three rectangular 0.1 ha plots were established for vegetation and environmental characterization. Cluster and canonical correspondence analyses were conducted to analyze tree species composition. We defined three groups of variables (climatic, relief and soil) to evaluate the influence of environmental filters. We used generalized linear models to assess the contribution of each group to the spatial variation in species richness.

Results: A total of 63 tree species were recorded. The cluster analysis defined eight groups within three forest types. The species richness showed a hump-shaped pattern along the elevational gradient and the climatic and soil variables explained a considerable amount of variation in the species richness.

Conclusions: The tree species richness in the Serranías Meridionales of Jalisco is dominated by a striking number of *Pinus* and *Quercus* species. This biodiversity hotspot is an important site for the understanding of tree ecological diversification in Mexico.

Keywords: Biodiversity hotspot, environmental variables, *Pinus*, *Quercus*, species richness.

Resumen

Antecedentes: El análisis de las interacciones entre la vegetación y el ambiente a escalas regionales permite entender el ensamblaje de especies.

Hipótesis: Restricciones ambientales en sitios elevados generan un patrón decreciente de riqueza de especies en gradientes altitudinales y la temperatura y la precipitación son los principales filtros de la distribución de especies.

Objetivos: (1) Identificar los diferentes ensamblajes de especies de árboles en una región crítica de biodiversidad; (2) analizar la riqueza de especies arbóreas en un gradiente altitudinal; (3) analizar los filtros ambientales que determinan la distribución de especies.

Sitio de estudio: Serranías Meridionales of Jalisco, México.

Período de estudio: 2016-2018.

Métodos: Se establecieron 33 parcelas de 0.1 ha para la caracterización de la vegetación y las variables ambientales. Se realizaron análisis de clasificación y canónicos de correspondencia. Utilizamos tres grupos de variables (climáticas, relieve y suelo) y modelos lineales generalizados para estimar las contribuciones de estas variables a la variación espacial en la riqueza de especies.

Resultados: Se registraron 63 especies de árboles. El análisis de agrupación definió ocho grupos dentro de tres tipos de bosques. La riqueza de especies presenta un patrón de joroba en el gradiente altitudinal y las variables climáticas y de suelo explicaron la variación de la riqueza de especies.

Conclusiones: La riqueza de árboles en las Serranías Meridionales of Jalisco es dominado por un número notable de especies de *Pinus* y *Quercus*. Este *hotspot* de biodiversidad es un sitio importante para el entendimiento de la diversificación de árboles en México.

Palabras clave: *Hotspot* de biodiversidad, *Pinus*, *Quercus*, riqueza de especies, variables ambientales.

This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) international.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



The assembly of plant communities is influenced by several processes, such as historical diversification, environmental filtering, long-term dispersal and ecological interactions, among others ([Götzenberger et al. 2011](#), [Zobel 2016](#), [Cavender-Bares et al. 2018](#)). Environmental factors impose filters on species survival, so that only those species that possess the proper attributes to face them can become part of the community ([Webb et al. 2002](#), [Götzenberger et al. 2011](#), [de Bello et al. 2012](#)). Environmental filters act at different spatial scales; at the local scale, plant species respond to soil pH, moisture and nutrients ([Grime 1979](#), [Pausas & Austin 2001](#)), while at the regional scale climatic variables are more relevant ([Currie 1991](#), [Götzenberger et al. 2011](#), [de Bello et al. 2012](#)).

Plant species richness increases with ecosystem productivity, which in turn is related to high temperature, water availability and resources such as soil nutrients ([Currie 1991](#), [Pausas & Austin 2001](#), [Tuomisto et al. 2014](#)). At the large scale, the water-related variables usually represent the strongest richness predictors in the tropical and subtropical regions for plants ([Hawkins et al. 2003](#), [Zhang et al. 2015](#)). At the regional scale, landscape features like mountains play a central role in the regulation of abiotic conditions such as temperature, precipitation, humidity and soil conditions that usually change along an elevational gradient ([Beniston et al. 1997](#), [Fiedler & Beck, 2008](#)). Plant species along elevational gradients in mountainous regions can be affected by temperature, precipitation, topography (*i.e.*, slope steepness and aspect) or soil traits (*i.e.*, soil water retention and fertility), all of which determines the amplitude of their spatial distribution ([McCain & Grytnes 2010](#), [Scherrer & Körner 2011](#), [Jiménez-Alfaro et al. 2014](#)), although the predominant factors underlying this variability appear to be specific to each taxonomic group ([Vázquez-García & Givnish 1998](#), [Tuomisto et al. 2014](#)).

The understanding of the mechanisms responsible for community diversity along elevational gradients remains controversial ([Nogués-Bravo et al. 2008](#), [McCain & Grytnes 2010](#)). The complex interaction between geographic and environmental variables at varying spatial scales in different mountain systems produces different patterns of plant species richness ([Pausas & Austin 2001](#), [Salas-Morales et al. 2015](#), [Zhang et al. 2015](#)). [McCain & Grytnes \(2010\)](#) described four main patterns of elevational species richness: decreasing, low plateau, low plateau with a mid-elevational peak and mid-elevational peaks. The decreasing and the mid-elevational or “hump-shaped” patterns are the most frequently reported for plants ([Colwell et al. 2004](#), [Kessler et al. 2011](#), [de Bello et al. 2012](#)).

In Mexico, the Mexican Transition Zone is the area where the Nearctic and Neotropical regions overlap ([Morrone 2014](#)) and is considered an important biodiversity

hotspot for temperate taxa ([Challenger & Caballero 1998](#), [Myers et al. 2000](#)). Temperate forests in Mexico are dominated by plant species with Nearctic affinities that underwent an extraordinary diversification in mountain chains that served as corridors during cool periods ([Nixon 1993](#), [Styles 1993](#), [Hipp et al. 2018](#)). Mexican temperate forests are distributed mainly in mountain chains, where the climatic conditions range from subhumid to humid, with freezing temperatures in winter at high elevations ([Challenger & Caballero 1998](#)).

The floristic province of Sierras Meridionales of Jalisco ([Torres-Miranda et al. 2011](#)) is an important biodiversity hotspot due to its high species richness and endemism ([González-Villarreal 1986, 2018](#), [Gemandt & Pérez de la Rosa 2014](#)). In the Sierras Meridionales of Jalisco the climate along the elevational gradient shows a linear decrease of temperature and a more pronounced precipitation seasonality in lowlands ([SMN 2017](#)).

[Vázquez-García & Givnish \(1998\)](#) identified a decreasing pattern of species richness along the elevational gradient in the Manantlán Biosphere Reserve, where oaks were the dominant species at high elevations. Elsewhere, studies have reported that elevation is an important factor for determining oak species assemblages ([Morales-Saldaña 2017](#), [Torres-Miranda et al. 2011, 2013](#)). Therefore, studies on the interaction between plants and environmental factors are relevant for the understanding of how plants respond to changes in climate that in turn determine the assemblages of plant communities.

The aim of this study was to analyze the effects of environmental filters on the occurrence of different species assemblages in a biodiversity hotspot in western Mexico. The objectives of this study were: (1) to identify the different assemblages of tree species that occur in the Sierras Meridionales of Jalisco, (2) to examine the pattern of tree species richness along an elevation gradient, and (3) to analyze the environmental filters that determine the distribution of the dominant genera. In this study, we tested the following hypotheses: (1) the resource and temperature restrictions at upper elevations cause a decreasing species richness pattern, (2) the climatic variables related to temperature and precipitation are the main filters of the tree species distributions.

Materials and methods

Study site. The study site was located in the Serranías Meridionales of Jalisco floristic province ([Torres-Miranda et al. 2011](#)), which comprises the “El Tuito-El Cuale-Talpa de Allende” Sierras (20° 20.885’- 20° 9.008’ N, and 105° 19.162’- 104° 40.106’ W). These mountain complexes are located within Cabo Corrientes and Talpa de Allende counties in Jalisco state, Mexico ([Figure 1](#)), at the boundary

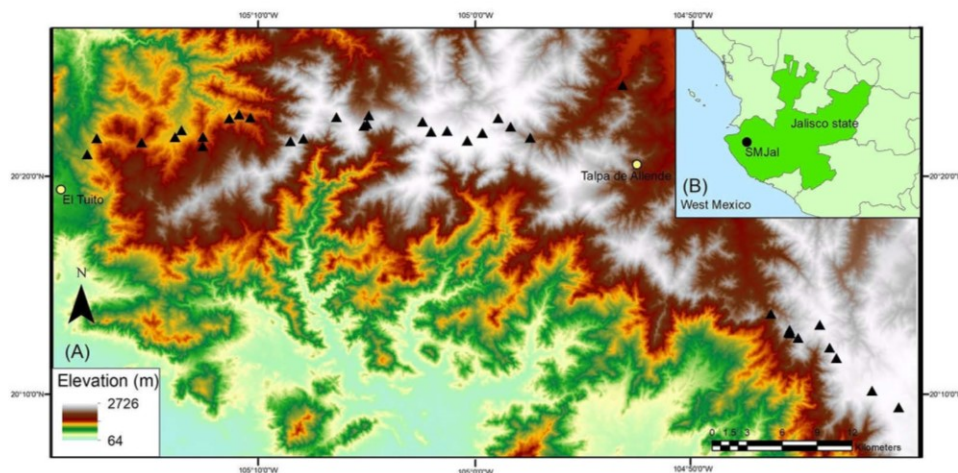


Figure 1. Study region. (A) Location of the Serranías Meridionales de Jalisco (Jalisco Southern Sierras) in Mexico, (B) Jalisco state and the Serranías Meridionales de Jalisco (SMJal). The black triangles represent the location of the vegetation sampling plots relative to the elevational gradient.

of the Sierra Madre del Sur and the Trans-Mexican Volcanic Belt biogeographic provinces, and they encompass an elevational gradient from 650 to 2,738 m. The dominant soil groups are Cambisol and Regosol (INEGI 2007). The mean annual temperature ranges from 28.5 to 30.6 °C and the annual precipitation ranges from 1,500 to 1,800 mm, with 80 % of the rainfall concentrated between June and October (SMN 2017). In this region, the most common forest types are deciduous forest, oak forest, pine-oak forest, cloud forest, fir forest and its different transition zones (Cuevas-Guzmán *et al.* 2010, Velázquez-Ruiz *et al.* 2012). This floristic region is considered one of the most important centers of floristic endemism (Hernández-López 1995, González-Gallegos & Castro-Castro 2012, Vargas-Rodríguez *et al.* 2010, de la Riva *et al.* 2019), and according to the Mexican Biodiversity Commission (CONABIO) belongs to a priority hydrological basin and a priority land region due to its high biological value in Mexico (Arriaga-Cabrera *et al.* 2000, Arriaga-Cabrera *et al.* 2002).

Data collection. A total of 33 rectangular 0.1 ha plots (50 × 20 m) were established to conduct vegetation sampling and soil characterization. In each plot, all trees with DBH > 15 cm were recorded. Specialists provided taxonomic identifications and vouchers were deposited at the National (MEXU) and Facultad de Ciencias (FCME) herbaria, both at Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Climatic and relief variables. The climatic variables for the study region were obtained using the climatic surfaces reported by Cuervo-Robayo *et al.* (2014) and interpolated

using the algorithm of thin plate smoothing splines implemented in ANUSPLIN 4.36 (Hutchinson 2006), using a digital elevation model with 60 m² resolution. Nineteen climatic variables were extracted for each plot and then potential evapotranspiration and the aridity index proposed by the United Nations Environment Programme (UNEP) were calculated (Middleton & Thomas 1997) (see Appendix 1 for the calculations). Additionally, three relief variables (slope steepness, aspect and elevation) were estimated from the digital elevation model, which was processed with the Spatial Analyst tool (ESRI 2013) of Geographical Information System ArcGIS ver. 10.2.

Edaphic characterization by plot. Composite soil samples were collected in the rainy season (August and November 2016) in each plot. The samples were stored in hermetically sealed plastic bags and placed in darkness at 4 °C until laboratory analysis. A subsample of all the soil samples by plot was oven-dried at 70 °C to constant weight, for gravimetric moisture determination and water content adjustment to express nutrient concentration on the basis of dry soil mass. For fresh soil samples, pH was measured in deionized water (soil/solution ratio, 1:2 w/v and litter/solution ratio 1:5 w/v) with a pH meter equipped with a glass electrode (Corning). To obtain the total nutrients for the soil samples, total carbon (TC) was determined with a total carbon analyzer UIC model CM5012 (Chicago, USA), by combustion and coulometric detection (Huffman 1977). Total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) were analyzed by colorimetry and were determined following acid digestion in a mixture of concentrated H₂SO₄ and K₂SO₄ plus CuSO₄, the latter as a catalyst; N was

determined by a micro-Kjeldahl method (Bremner 1996) and P by the molybdate colorimetric method following ascorbic acid reduction (Murphy & Riley 1962). Finally, to assess available nutrients the available inorganic N (NH_4^+ and NO_3^-) was extracted from 10 g fresh soil subsamples with 2 M KCl, followed by filtration through a Whatman No. 1 paper filter and then determined colorimetrically by the phenol-hypochlorite method (Robertson *et al.* 1999). The soil sample weight was corrected by moisture content.

Environmental filters. To analyze the influence of environment in the species composition, we defined three groups of environmental variables. The first group included climatic variables, the second group contained relief variables and the third group comprised soil traits. To minimize redundancy among environmental variables, a principal component analysis (PCA) was conducted to recognize the variables with the highest factor loading for each group of variables. Thereafter, Pearson's correlation coefficients were calculated for each group of variables and one variable of highly correlated pairs of variables was eliminated to avoid collinearity in subsequent analysis.

Following this criterion, we selected 15 variables divided into three groups. Group one (G1) six climatic variables were selected: maximum temperature of warmest month (mtwm), minimum temperature of coldest month (mtcm), temperature annual range (tar), precipitation of wettest quarter of the year (pwq), precipitation of coldest quarter (pcq) and UNEP aridity index. Group two (G2) corresponds to the relief variables and comprised elevation, slope steepness and aspect. Group three (G3) was composed by the following soil traits: TC, TN, TP, NO_3^- , soil pH, and soil moisture (Sm). The variable TP was transformed with $\log_{10}(x+1)$ due to close to zero values.

Statistical analyses. Cluster analysis.- The importance value index (IVI) for each species was estimated in each plot (Curtis & McIntosh 1951). This index is estimated based on the sum of the relative density (RDi) with respect to the total density of trees, relative dominance ($RDOi$) (based on basal area) relative to total tree dominance, and relative frequency (RFi) relative to total frequency of trees. IVI was calculated as: $IVI = (RDi + RFi + RDOi) / 3$. The cluster analysis based on the IVIs of all the species was used to establish the species assemblages; with the Bray-Curtis index the interspecific dissimilarity was calculated with an average linkage (unweighted pair-groups method using arithmetic averages; UPGMA) as clustering algorithm (Shen *et al.* 2015). This was done in the PATN program ver. 3.01 (Belbin 1995, 2003).

A canonical correspondence analysis (CCA) was conducted to relate community composition with the environmental variables (de Bello *et al.* 2012, Shen *et al.*

2015). We performed 999 permutations to evaluate the significance of the CCA model. The CCA was conducted with "vegan" package v.2.4-0 (Oksanen *et al.* 2016) in the R software v. 3.5 (R Core Team 2017).

Diversity analysis. We calculated species richness as the number of species per plot as the response variable and we called this variable "all species". To analyze the role of the different environmental filters by species group, we also calculated species richness per plot for the most dominant genera separately (*Quercus* and *Pinus*). In addition, the genus *Quercus* was divided by sections, *Quercus* s.s (white oaks) and *Lobatae* (red oaks).

To analyze the importance of the environmental filters of the target species groups, we used generalized linear models (GLMs) with a Poisson distribution and a log-link function (Zuur *et al.* 2009). First, we included all explanatory variables by each group of variables (called "Full model") and then the model selection was based on maximum likelihood by using the sample-corrected Akaike Information Criterion (AICc). The best model was selected when variables were removed in a stepwise procedure from the full model, and the difference between the full model and the best model was more than 2 ($\Delta\text{AICc} > 2$) (Burnham & Anderson 2002). By each response variable, we created at least two models by the environmental group (G1, G2 and G3), the full model and the best model, obtaining a total of 30 models.

Residuals of GLMs were graphically explored to check model assumptions (*i.e.*, distribution of residuals, independence, and homoscedasticity). We assessed spatial autocorrelation in model residuals by using Moran's I, which varies between 1 (positive autocorrelation) and -1 (negative autocorrelation). The expected Moran's I value when spatial autocorrelation is lacking is close to 0 (Borcard *et al.* 2011, Legendre & Legendre 2012). Lastly, to determine the predictive power for each best model, we calculated a Pseudo R^2 with the following formula (Dobson 2002, Zuur *et al.* 2009):

$$(\text{null deviance} - \text{residual deviance}) / \text{null deviance}.$$

The GLM was calculated with the "stats" package v. 3.4.3 (R Core Team 2017), the AICc was calculated with the "AICcmoDavg" package v. 2.2-2 (Mazerolle 2019) and spatial statistics were performed with the "spdep" package ver. 0.7-7 (Bivand & Wong 2018) in the R software v. 3.5 (R Core Team 2017).

Results

Cluster analysis and IVI. A total of 63 tree species corresponding to 31 genera and 21 families were recorded, of which Fagaceae and Pinaceae together represented 50 % of all species, with 22 (*Quercus*) and 10 species,

respectively (nine species of *Pinus* and one of *Abies*). IVIs indicated that these two families represent 74.7 % of the tree community, with the genus *Pinus* being the most important, accounting for 40.7 %, while the genus *Quercus* represented 34 %. The remaining 25.3 % was contributed by trees belonging to the Ericaceae, Clethraceae, Fabaceae, Betulaceae and Theaceae families.

Cluster analysis allowed us to define eight groups, which we defined as species assemblages and later we classified according to their IVI and floristic composition into three forest types (*i.e.*, oak, pine-oak and montane-cloud forests) at a Bray-Curtis similarity of 0.85 (Figure 2). The oak forest corresponded to two groups (Groups 1 and 2), while the pine-oak forest corresponded to four groups (Groups 3, 4, 5 and 6), and the cloud forest was represented by two groups (Groups 7 and 8) (Table 1).

In the oak forest, we found nine oak species that had IVIs values ranging between 7 and 51 % and three species of *Pinus*. The dominant species were *Quercus elliptica*, *Q. iltisii*, *Q. liebmannii*, and *Q. magnoliifolia*. The other species that contributed substantially were *Pinus oocarpa* (8-21 %) and *P. jaliscana* (20 %). In the pine-oak forest, we found seven species of *Pinus* sharing their habitat with 14 species of *Quercus*. The most important *Pinus* species were *Pinus douglasiana*, *P. jaliscana* and *P. oocarpa*, with IVIs values ranging between 6 and 49 %, while the highest

IVIs among oak species were *Quercus cuatensis*, *Q. mexiae*, *Q. crassifolia*, *Q. scytophylla*, *Q. jonesii* and *Q. magnoliifolia*, ranging between 8 and 34 %. In the montane cloud forest, we found four species of *Pinus* that presented IVIs values ranging between 6 and 21 % sharing their habitat with *Abies jaliscana*, a species that contributed significantly to forest structure according to its IVI values (12-47 %). The oak species had IVI values ranging between 6 and 17 % with *Quercus nixoniana* (17%) as the most important species, and species of the genera *Cornus*, *Carpinus*, *Magnolia*, *Myrsine* and *Nectandra* contributed with the remaining IVI values ranging between 5 and 16 % (Table 1).

Species richness and elevation. The highest species richness was found in the 1,800 to 2,200 m range, where we recorded 38 species (60 % of the total recorded species; Figure 3).

The elevational pattern for tree species richness showed a hump-shaped pattern, with a reduction at 1,600 m, and a drastic increase up to 2,200 m, at which point it decreases again until reaching the highest elevation. Elevational patterns for *Pinus* and *Quercus* also showed hump-shaped patterns. We recorded nine pine species, most of them in the 2,000 to 2,400 m range; the pines showed a gradual increase of species until reach 2,400 m; however, at the plot level the

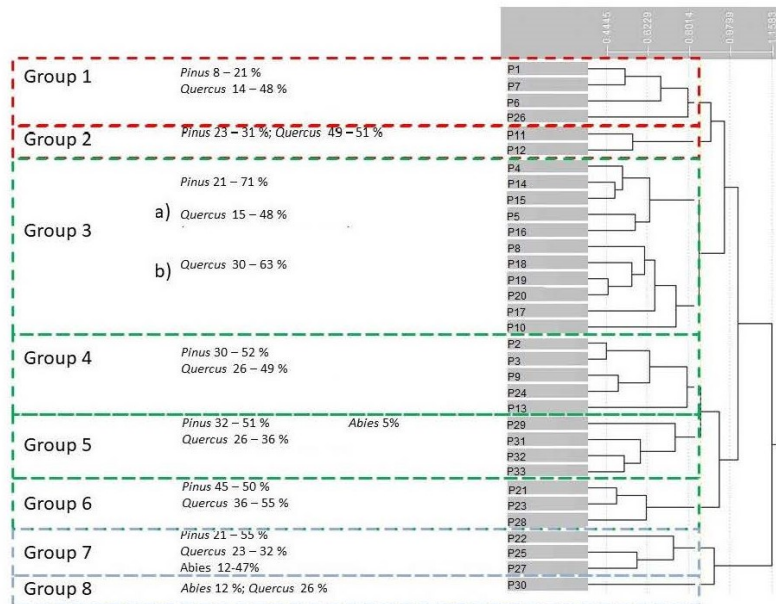


Figure 2. Dendrogram produced by the classification of vegetation samples based on the Bray-Curtis index. The genera along with the ranges of their importance value are shown. Groups 1 and 2 comprise the oak forests (red). Groups 3, 4, 5 and 6 comprise the pine-oak forests (green). Groups 7 and 8 comprise the cloud forests (blue).

Distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot

Table 1. Species assemblages classified into three forest types according to their importance value index (IVI) (%) and floristic composition after a cluster analysis. Endemic species indicated by an asterisk (*).

Forest type	Elevation range (m)	Group	<i>Pinus</i> species (IVI %)	<i>Quercus</i> species (IVI %)	Other species (IVI %)
Oak forest	850 - 1208	1	<i>P. devoniana</i> (10)	<i>Q. aristata</i> (14)	<i>Bejaria mexicana</i> (5-10)
			<i>P. oocarpa</i> (8 - 21)	<i>Q. elliptica</i> (14-21)	<i>Byrsonima crassifolia</i> (6-8)
		2	<i>Q. glaucescens</i> (7)	<i>Clethra</i> sp. (8-9)	
			<i>Q. liebmamii</i> (32)	<i>Conostegia xalapensis</i> (5-14)	
			<i>Q. magnoliifolia</i> (16-51)	<i>Lysiloma acapulcense</i> (13)	
				<i>Ternstroemia lineata</i> (10)	
Pine-Oak forest	892 - 2439	3	<i>P. jaliscana</i> * (20)	<i>Q. iltisii</i> * (15-34)	<i>Conostegia xalapensis</i> (10)
			<i>P. oocarpa</i> (10-12)	<i>Q. mexiae</i> * (8)	<i>Clethra</i> sp. (8-9)
				<i>Q. resinosa</i> (14-17)	<i>Ficus petiolaris</i> (9)
Pine-Oak forest	892 - 2439	4	<i>P. douglasiana</i> (6-14)	<i>Q. castanea</i> (11-15)	<i>Acacia macracantha</i> (10)
			<i>P. jaliscana</i> (11-38)	<i>Q. cualensis</i> * (5-31)	<i>Arbutus xalapensis</i> (6-9)
			<i>P. oocarpa</i> (9-29)	<i>Q. eduardii</i> (10-11)	<i>Bejaria mexicana</i> (5-20)
				<i>Q. elliptica</i> (10-21)	<i>Clethra rosei</i> (6-10)
				<i>Q. jonesii</i> (12)	<i>Juniperus jaliscana</i> * (5-6)
				<i>Q. laeta</i> (8-18)	
		4	<i>Q. magnoliifolia</i> (12-34)		
			<i>Q. mexiae</i> (11-15)		
			<i>Q. obtusata</i> (10)		
			<i>Q. tuitensis</i> * (15-20)		
			<i>P. douglasiana</i> (15-20)	<i>Q. castanea</i> (14-16)	<i>Acacia macracantha</i> (25)
			<i>P. oocarpa</i> (14-32)	<i>Q. jonesii</i> (12-17)	<i>Arbutus xalapensis</i> (11)
		5	<i>P. devoniana</i> (12-17)	<i>Q. mexiae</i> (25-45)	<i>Baccharis conferta</i> (8)
				<i>Q. crassifolia</i> (33)	<i>Clethra rosei</i> (8-9)
				<i>Q. resinosa</i> (30)	<i>Conostegia xalapensis</i> (16-18)
				<i>Q. scytophylla</i> (10)	<i>Gaultheria angustifolia</i> (8)
			<i>P. douglasiana</i> (9-12)	<i>Q. calophylla</i> (5-10)	<i>Abies jaliscana</i> (5-6)
			<i>P. herrerae</i> (10-12)	<i>Q. castanea</i> (9-10)	<i>Arbutus xalapensis</i> (5-8)
6	<i>P. oocarpa</i> (14-20)	<i>Q. mexiae</i> (5-10)	<i>Clethra rosei</i> (5-9)		
	<i>P. devoniana</i> (12-15)	<i>Q. elliptica</i> (11)	<i>Myrsine juergensenii</i> (5)		
	<i>P. pseudostrobus</i> (20)	<i>Q. obtusata</i> (7-17)	<i>Prunus</i> sp. (5-7)		
		<i>Q. scytophylla</i> (6-15)	<i>Ternstroemia dentisepala</i> (5-6)		
	<i>P. douglasiana</i> (11-49)	<i>Q. jonesii</i> (20-25)	<i>Arbutus xalapensis</i> (7-8)		
	<i>P. herrerae</i> (22-29)	<i>Q. crassifolia</i> (19)	<i>Cleyera integrifolia</i> (15-16)		
Cloud forest	2155 - 2507	7 and 8	<i>P. humholtzii</i> (11-20)	<i>Q. obtusata</i> (8-9)	
				<i>Q. scytophylla</i> (18-35)	
			<i>P. ayacahuite</i> (14-21)	<i>Q. crassifolia</i> (6)	<i>Abies jaliscana</i> (12-47)
			<i>P. maximoi</i> (22)	<i>Q. laurina</i> (10-16)	<i>Ahnus acuminata</i> (5)
			<i>P. pseudostrobus</i> (11-22)	<i>Q. martinezii</i> (16)	<i>Arbutus xalapensis</i> (10-11)
			<i>P. douglasiana</i> (6-10)	<i>Q. nixoniana</i> (17)	<i>Carpinus tropicalis</i> (9)
Cloud forest	2155 - 2507	7 and 8		<i>Q. obtusata</i> (7)	<i>Cornus disciflora</i> (14)
				<i>Q. scytophylla</i> (7-17)	<i>Magnolia pacifica</i> (5)
				<i>Q. uxoris</i> (8)	<i>Myrsine juergensenii</i> (15)
					<i>Nectandra salicifolia</i> (16)
					<i>Ostrya virginiana</i> (16)

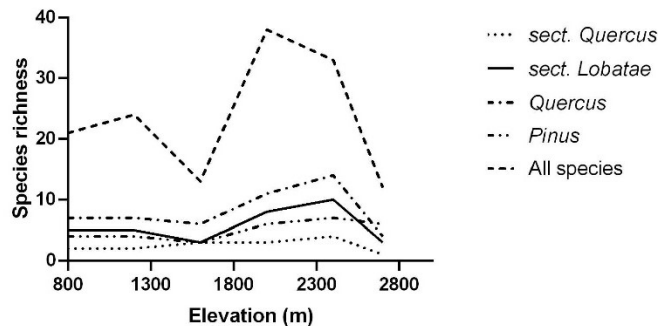


Figure 3. Elevational pattern of species richness for all species together, for the genera *Quercus* and *Pinus*, and for the sections *Quercus* s.s. and *Lobatae* of the genus *Quercus*.

largest pines species richness (four species) was located at 2,300 m. For oaks we recorded 22 species (seven and 15 species for sections *Quercus* s.s. and *Lobatae*, respectively); this genus showed a gradual increase up to an elevation of 2,400 m and then a decrease to a minimum of four species at the highest elevations. At the plot level, the highest oak species richness (four species) was recorded at 1,900 m (one and three species for sections *Quercus* s.s. and *Lobatae*, respectively). At the section level, the section *Quercus* s.s. showed a slight increase at 1,600 m and remained stable up to 2,400 m, beyond which elevation it showed a decrease in species richness; conversely sect. *Lobatae* showed a gradual increase in species richness with a small reduction at 1,600 m and, with a subsequent drastic increase until reaching 2,400 m and then a subsequent decrease. Tree species belonging to the families Lauraceae, Betulaceae and Theaceae were restricted to the cloud forest, thus displaying a very restricted elevational distribution in the area. However, the tree species that belong to the Ericaceae (five species), Fabaceae, Theaceae (three species each) and Clethraceae (two species) showed low values of species richness, but a wider distribution along the elevational gradient.

Effect of the environment on species distributions. The results of the canonical correspondence analysis (CCA) showed that aridity index, the maximum temperature of the warmest month, the available inorganic nitrogen and total carbon were the most important variables, indicating that the species' distributions were mainly related to a gradient of soil nutrient content and water availability (Figure 4). The first two axes of the CCA explained 0.52 of total variation (CCA1 = 0.29, $P < 0.001$; CCA2 = 0.23, $P < 0.001$). The first axis showed a soil nutrient gradient and the second axis a water availability gradient.

Individual GLMs were constructed for each group of species richness with each group of environmental variables

(G1 = climatic variables; G2 = relief factors; G3 = soil characteristics) and we reported the results of the best model obtained (Table 2; Appendix 2). Spatial autocorrelation in model residuals (Moran's I) ranged from -0.11 to 0.11. For total richness (*i.e.*, all species together), the soil variables explained 26 % of the variation, among which pH and soil moisture (Sm) were the most important variables; in contrast, climatic variables only explained 18 % of the variation where precipitation of the wettest quarter and the aridity index were the most important ones (Table 2). For *Pinus* richness, climatic variables explained 50 % of the variation, with minimum temperature of the coldest month being the most important predictors, while soil and relief variables explained 33 % and 33 % of the variation, respectively. For the *Quercus* genus, soil variables explained 18 % of the variation, among which soil moisture was the variable with the most significant contribution, while climatic variables explained 15 %. For the section *Quercus* s.s., the soil variables explained 16 % of the variation of the species richness, where total nitrogen was the most important variable, while both climatic and relief variables explained a minute proportion of total variance (6 % each). In turn, the climatic variables explained 28 % of the variation the species richness of the *Lobatae* section, where precipitation of the wettest quarter was the most important variable (Table 2).

Discussion

The temperate forests in Mexico are distributed along the mountain ranges and are characterized by a high biological diversity under a large environmental heterogeneity expressed at different spatial scales (Challenger & Caballero 1998, Rzedowski 2006). The high species richness in the Serranias Meridionales of Jalisco is mainly represented by the genera *Pinus* and *Quercus*, which together account for 49 % of total species richness and 74 %

Distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot

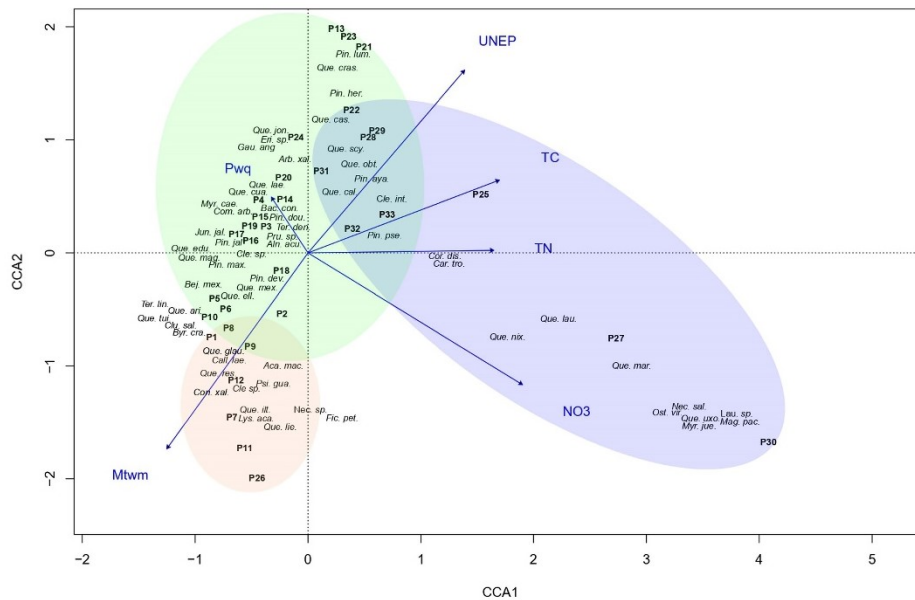


Figure 4. Sample ordination produced by the canonical correspondence analysis. The colored ellipses represent the three main forest groups detected in the cluster analysis encompassing the sampling plots (P1 to P33); red, oak forest; green, pine-oak forest; blue, cloud forest. UNEP, UNEP aridity index; Mtwm, Maximum temperature of warmest month; Pwq, Precipitation of wettest quarter; NO₃, Nitrate; TC, Total Carbon and TN, Total Nitrogen. Abbreviations of the species use the first three letters of the genus and the first three letters of the species name. *Abies jaliscana*, *Abi jal*; *Acacia macracantha*, *Aca mac*; *Arbutus xalapensis*, *Arb xal*; *Baccharis conferta*, *Bac con*; *Bejaria mexicana*, *Bej mex*; *Alnus acuminata*, *Aln acu*; *Byrsonima crassifolia*, *Byr cra*; *Calliandra laevis*, *Cal lae*; *Carpinus tropicalis*, *Car tro*; *Ostrya virginiana*, *Ost vir*; *Clethra rosei*, *Cle ros*; *C. hartwegii*, *Cle har*; *Cleyera integrifolia*, *Cle int*; *Chusia salvinii*, *Clu sal*; *Comarostaphylis arbutoides*, *Com arb*; *Conostegia xalapensis*, *Con xal*; *Cornus disciflora*, *Cor dis*; *Juniperus jaliscana*, *Jun jal*; *Ericaceae* sp., *Eri sp*; *Ficus petiolaris*, *Fic pet*; *Gaultheria angustifolia*, *Gau ang*; *Lauraceae* sp., *Lau sp*; *Lysiloma acapulcense*, *Lys aca*; *Magnolia pacifica*, *Mag pac*; *Myrica cerifera*, *Myr cer*; *Myrsine juergensenii*, *Myr jue*; *Nectandra salicifolia*, *Nec sal*; *Nectandra* sp., *Nec sp*; *Pinus ayacahuite*, *Pin aya*; *P. devoniana*, *Pin dev*; *P. douglasiana*, *Pin dow*; *P. herrerae*, *Pin her*; *P. jaliscana*, *Pin jal*; *P. lumholtzii*, *Pin lum*; *P. oocarpa*, *Pin ooc*; *P. pseudostrobus*, *Pin pse*; *P. maximinoi*, *Pin max*; *Prunus* sp., *Pru sp*; *Psidium guajava*, *Psi gua*; *Quercus aristata*, *Que ari*; *Q. calophylla*, *Que cal*; *Q. castanea*, *Que cas*; *Q. jonesii*, *Que jon*; *Q. mexicana*, *Que mex*; *Q. crassifolia*, *Que cra*; *Q. cuatensis*, *Que cua*; *Q. eduardii*, *Que edu*; *Q. elliptica*, *Que ell*; *Q. glaucescens*, *Que gla*; *Q. iltisii*, *Que ilt*; *Q. laeta*, *Que lae*; *Q. laurina*, *Que laur*; *Q. liebmannii*, *Que lie*; *Q. magnoliifolia*, *Que mag*; *Q. martinezii*, *Que mar*; *Q. nixoniana*, *Que nix*; *Q. obtusata*, *Que obt*; *Q. resinosa*, *Que res*; *Q. scytophylla*, *Que scy*; *Q. tuitensis*, *Que tui*; *Q. aff. uxoris*, *Que uxu*; *Ternstroemia lineata*, *Ter lin*; *T. dentisepala*, *Ter den*.

of the IVI in the study region. The remaining species richness is distributed among the families Ericaceae, Clethraceae, Fabaceae, Betulaceae, Theaceae and Magnoliaceae, showing that the Serranías Meridionales de Jalisco hosts a high phylogenetic richness.

The cluster analysis identified eight groups, with a clear dominance of several *Pinus* and *Quercus* species, that we classify according to their IVI and floristic composition into three forest types (*i.e.*, oak, pine-oak and montane-cloud forests) occurring along two main environmental gradients (nutrient soil conditions [NO₃], and water availability, as

measured by the UNEP aridity index). The oak forest showed a floristic composition dominated by deciduous oaks, with the presence of drought tolerant species or xeric affinity registered in other oak forest (Aguilar-Romero *et al.* 2016, de la Riva *et al.* 2019). The pine-oak forest showed a floristic composition dominated by a high diversity of red oaks and pines, with the presence of several temperate species typical of Mexican temperate forest (Challenger & Caballero 1998, Rzedowski 2006). The montane-cloud forest hosts several tropical and temperate tree species, which has been suggested that the area could be a Tertiary

Table 2. Results of the individual GLM for each group of variables. Model selection (best model) was based on the best-supported models according to maximum likelihood (smallest AICc) and ($\Delta AICc > 2$). Variables in bold font are those that show statistical significance ($P < 0.05$). Mtwm, Maximum temperature of warmest month; Mtem, Minimum temperature of coldest month; Pwq, Precipitation of wettest quarter of the year; Tar, Temperature annual range; Pcq, Precipitation of coldest quarter; UNEP, aridity index; Elev, Elevation; Slp, slope steepness; Asp, aspect; TC, Total Carbon; TN, Total Nitrogen; TP, Total Phosphorus; NO₃⁻, Nitrate; pHs, soil pH and Sm, soil moisture.

Group of variables			Full model Best model			
			AICc	AICc	$\Delta AICc$	Pseudo R ²
Climatic	Full model (Mtwm, Mtem, Pwq, Tar, Pcq, UNEP)					
	Best model					
	All species	Pwq, UNEP	175.1	173	2.1	0.18
	<i>Pinus</i>	Mtem	110.5	97.89	12.61	0.50
	<i>Quercus</i>	Pwq, Pcq, UNEP	116.4	112.3	4.1	0.15
	<i>Lobatae</i>	Pwq, Pcq, UNEP	95.97	91.06	4.91	0.28
	<i>Quercus s.s.</i>	Mtem, Tar, Pcq	76.93	66.71	10.22	0.06
Relief	Full model (Asp, Elev, Slp)					
	Best model					
	All species	Asp, Elev, Slp	175.85	-	-	0.06
	<i>Pinus</i>	Elev	103.06	98.47	4.59	0.33
	<i>Quercus</i>	Asp, Elev, Slp	112.76	-	-	0.12
	<i>Lobatae</i>	Asp	92.24	88.31	3.93	0.08
	<i>Quercus s.s.</i>	Asp, Slp	66.71	63.97	2.74	0.06
Soil	Full model (TC, TN, TP, NO ₃ ⁻ , pHs, Sm)					
	Best model					
	All species	pHs, Sm	174.95	165.08	9.87	0.26
	<i>Pinus</i>	TC, NO₃⁻	112.9	100.86	12.04	0.33
	<i>Quercus</i>	TC, pHs, Sm	120.89	112.24	8.65	0.18
	<i>Lobatae</i>	TC, pHs	102.96	90.96	12	0.06
	<i>Quercus s.s.</i>	TN	77.01	61.4	15.61	0.16

refuge being the most important forest in terms of richness and floristic composition for western Mexico (Vargas-Rodríguez *et al.* 2010, 2015).

The eight species assemblages included red and white oaks, which could indicate a phylogenetic overdispersion, which has been suggested as an explanation for how high oak diversity is maintained at the community level (Cavender-Bares *et al.* 2004). Oaks and pines have a temperate Nearctic origin and had a subsequent diversification in Mexico in montane regions, with 161 and 49 species, respectively (Valencia-Á. 2004, Gernandt & Pérez de la Rosa 2014, Hipp *et al.* 2018). The high diversity and high IVI values of both genera suggest that they play an important role in the ecosystem function in these temperate forest; however, more studies at the functional level are

needed to understand the role of both genera in the ecosystem functioning (de la Riva *et al.* 2019).

The Serranías Meridionales of Jalisco is a biodiversity hotspot with a high number of species including several endemic species of *Quercus* and *Pinus*, among others. This could be one of the regions with the highest oak species richness in the world with 22 species recorded. However, various floristic studies and new descriptions in the region could increase this number to 30 oak species (Morales-Saldaña 2017, González-Villarreal 2018), indicating that this region hosts 14 % of the species richness at country level (161 species), 49 % of state species richness (> 45 species). Comparing with other regional studies in Mexico, Ramírez-Toro *et al.* (2017) found that in the state of Oaxaca (the richest state in oak species with 52 species),

the physiographic provinces of the Sierra Madre de Oaxaca and Montañas y Valles del Occidente could be the richest regions in oak species in the country, with 38 and 29 species, respectively. Furthermore, compared to the species richness with other countries, the Serranías Meridionales of Jalisco has three times as many oak species as there are in Canada (10 species), and nearly the same as Central America (34) (Nixon 2006), India (35) (Negi & Naithani 1995) or Europe (30) (Xu *et al.* 2019).

Elevational patterns. We expected species richness to decrease towards higher elevations, but we found that the tree species richness presented a hump-shaped pattern in the Serranías Meridionales of Jalisco. Several studies of species richness in plants have revealed ‘hump-shaped’ patterns along elevational gradients such as ferns (Kluge *et al.* 2006, Kessler *et al.* 2011), epiphytes (Krömer *et al.* 2005), oaks (Morales-Saldaña 2017) and vascular plants (Kessler 2000), which seems to be the most frequent, but not the only one. The potential causes underlying the hump-shaped pattern of species richness have been discussed extensively, and it has been observed that the relationship between species richness and elevation varies greatly with the scale of the extent and if the full elevational gradient was surveyed or when the lower or upper limits were omitted (Nogués-Bravo *et al.* 2008).

It is important to recognize that our study encompassed a partial elevation range from 800 to 2,600 m, which imposes a limit to our interpretations for the full gradient.

The hump-shaped pattern in the Serranías Meridionales of Jalisco may be a consequence of the overlap of species of tropical and temperate affinities, reflecting their ecological characteristics, due to the local adaptation in mountainous areas as tolerance to cold temperatures and functional strategies to avoid water stress (Cavender-Bares & Holbrook 2001, Koehler *et al.* 2012).

The *Quercus* and *Pinus* species as dominant at mid-elevations has been explained by their ability to disperse and had undergone extensive adaptive radiation and the capacity to partitioning resources effectively (Hernández-López 1995, Vázquez-García & Givnish 1998). In addition, an important contribution to the total species richness at mid-elevations was the presence of typical cloud forest elements like *Magnolia pacifica*, *Alnus acuminata* and several Lauraceae species, among others. Conversely, we observed a decrease in the species richness at 1,600 m dominated by white oaks as *Quercus magnoliifolia* and *Q. resinosa*, both of which are characteristic of drier areas.

Other studies on species richness along elevational gradients in Mexico have reported a decreasing pattern of vascular plants (Vázquez-García & Givnish 1998, Salas-Morales & Meave 2012) or a hump-shaped pattern (Sánchez-González & López-Mata, 2005). Some of the

discrepancies in assessing spatial richness patterns between different studies could be sampling effort (*i.e.*, plot size and number), selection of growth forms (*i.e.*, trees, shrubs, herbs and epiphytes) and partial or total analysis across the elevational gradient (Lomolino 2001, Nogués-Bravo *et al.* 2008, McCain & Grytnes 2010). In our study, the collecting effort was homogeneous, but we analyzed a partial elevational gradient, so it would be important to perform the complete elevation gradient and see if the same elevation pattern is maintained.

Ecological filtering in Serranías Meridionales of Jalisco. In plant communities, it has been suggested that species with similar distributions respond similarly to environmental filters across ecological gradients (Ferrer-Castán & Vetaas 2003). In this context, mountain regions are good models to assess whether taxa respond differently to environmental filters (Jiménez-Alfaro *et al.* 2014). Plant species distribution over elevational gradients can be affected in diverse ways by climate, relief (*i.e.*, slope aspect and inclination) or soil characteristics (*i.e.*, soil water retention and heterogeneous distribution of fertility) (Pickering & Green 2009, Scherrer & Körner 2011, Jiménez-Alfaro *et al.* 2014, Estrada-Castillón *et al.* 2015). In our study, the soil and climatic variables explained the most of the variance in the different groups of species analyzed. When we analyzed the species richness for all species together, the soil variables, including pH and soil moisture, contributed with the most variance explained by the model (26 %), followed by the climatic variables (18 %). In general, climatic variables are the main factors that determine large scale patterns of species richness (Francis & Currie 2003, Götzenberger *et al.* 2011, de Bello *et al.* 2012).

In the lowland Neotropics, species richness of woody plants increases with the increment of annual precipitation and the decrease of the dry season length (Gentry 1988, Currie 1991, Clinebell *et al.* 1995, Francis & Currie 2003). However, studies at regional scale in temperate species showed that soil variables were more important than climatic variables (Diekmann *et al.* 2015, Walthert & Meier 2017). At local scales, soil traits like soil pH are key drivers of plant species richness (Pärtel 2002, Dubuis *et al.* 2013, Rao *et al.* 2018). In fact, our results indicate that soil moisture and soil pH could be important factors influencing species richness patterns at regional scale. Several studies at local scales (mostly in tropical forest) have reported that plant species richness and density increase with soil fertility (Grime 1979, Pausas & Austin 2001), although the generality of this conclusion has been questioned (Tuomisto *et al.* 2014).

The high species richness of the genus *Pinus* in Mexico is explained by the existence of two diversification centers, one of them located in the Trans-Mexican Volcanic Belt,

and the second in north-eastern Mexico (Farjon & Styles 1997), along with migration processes that resulted in regions with high endemism and species richness. Therefore, Mexico is considered a secondary center of diversification and richness for this genus, with 49 (40 %) of the approximately 120 species in the world (Germandt & Pérez de la Rosa 2014).

The variable group that mostly contributed to *Pinus* richness was the climatic (50 %), followed by soil (33 %) and relief (33 %) variables. Also, the importance of temperature and precipitation, and more particularly of its seasonality, were the primary factors determining the vegetation types and functional responses, due to thermal conditions in the growing season (Tang & Fang 2006, Zhou *et al.* 2016). Seasonal patterns in temperature and precipitation influence seed germination, seedling growth, productivity, phenology and litterfall production, all of which has an impact on the survival and establishment of plants in mountainous areas (Tang & Fang, 2006, Salamon-Albert *et al.* 2017).

The genus *Quercus* occurs across gradients of fertility, fire regimen and soil moisture (Cavender-Bares *et al.* 2004). Soil moisture was an important contributor in our analysis (18 %) in relation to species richness in this genus, followed by climatic variables related to precipitation (15 %). In Northern Florida, the soil moisture gradient was shown to explain part of the variation of the hydraulic properties of the species, which in turn are correlated with the distribution of individual species and their success in their respective habitats (Cavender-Bares & Holbrook 2001, Cavender-Bares *et al.* 2004), thus reflecting the great ability of oaks to adapt to different climatic and moisture gradients and promoting their occurrence in diverse habitats and climates that range from dry to temperate and subtropical forests (Valencia-Á. 2004, Hipp *et al.* 2018). The high species richness and high endemism of Mexican oaks have been highlighted by Manos *et al.* (1999), Nixon (1993), Valencia-Á. (2004), Torres-Miranda *et al.* (2011, 2013) and Rodríguez-Correa *et al.* (2015). This extraordinary diversification has been explained as a result of their ability to establish along moisture gradients in mountainous areas as the Mexican Transition Zone (Nixon 1993, Morales-Saldaña 2017, Hipp *et al.* 2018).

When dissecting the genus *Quercus* into its two sections, we found several differences. In the case of section *Lobatae*, the climatic variables contribute with the largest variance explained by the model (28 %), followed by the soil variables (6 %) for species richness. The results showed an increase in richness in those areas with higher precipitation within the warmest quarter of the year, which are not necessarily the areas receiving the highest annual rainfall. Particularly, seasonal water availability through precipitation has an impact on variables such as soil

moisture (Concilio *et al.* 2009, Salamon-Albert *et al.* 2017). Several studies on the distribution of oak species conducted at regional scales have suggested that species of section *Quercus s.s.* are more resistant to drought than section *Lobatae* (Abrams 1990, 2003, Nixon 1993, Aranda *et al.* 2014). However, through a study conducted across an aridity gradient in central Mexico, Aguilar-Romero *et al.* (2017) did not support this idea because they found that physiological components of the water-use strategy did not differ between oak sections, although they suggest a higher resistance to water stress in red than in white oaks.

Quercus s.s. species richness was primarily affected by soil traits such as total nitrogen soil content (16 %). This could be due to the ability of some white oaks to improve soil conditions; for example, Chávez-Vergara *et al.* (2015) found that *Q. deserticola* (sect. *Quercus s.s.*) produced more nutrient-rich litter with higher nitrogen concentration, thus enhancing microbial activity in the forest litter and soil fertility to the benefit of other coexisting species like *Q. castanea* (sect. *Lobatae*).

In this study, soil and climatic variables explained most of the variance in tree species richness of the different species groups analyzed. Temperature and precipitation across the elevational gradient affect numerous soil processes and properties; however, plant species also affect soil properties such as nutrient status, mainly by species-specific litter input having a deterministic impact on the survival and establishment of species assemblages (Walther & Meier 2017, Salamon-Albert *et al.* 2017). In the Serranías Meridionales of Jalisco, seasonal patterns in temperature and precipitation, the length of the nutrient gradient, the influence of pH on nutrient availability, and the correlation with soil moisture may all influence the shape of the response of species richness. The variation was not fully explained by the environmental filters examined, which suggests that other factors, such as interactions among species, might also be influencing their distribution.

Implications for conservation. In Mexico deforestation rates are high; during the last decade, the Food and Agriculture Organization (FAO) classified Mexico in the seventh place in the world with the yearly average surface deforested reaching almost one million hectares (Eguiluz-Piedra 2003, Rosete-Vergés *et al.* 2014). This alarming rate of forest cover loss urgently requires strong efforts to protect areas that feature high species richness and endemism, such as the Serranías Meridionales of Jalisco. Implementing a general protection and conservation program is needed to preserve not only species richness and endemism but all ecological processes that occur at different spatial scales. While conducting fieldwork for this study, we witnessed illegal tree cutting and forest clearing in this important biodiversity hotspot. The corruption of authorities is the main obstacle to preserve and protect the biodiversity in Mexico.

Acknowledgements

We thank to R. Velázquez-Durán for soil nutrient analyses. We also thank to R. Aguilar-Romero, A. Pérez-Pedraza, S. Morales, C. Miguel-Talonia, A. Noyola, M. Mata, Fito and G. López-Segoviano for assistance in the field work. We thank S. Valencia-Á. and D. Gernandt for species identification. We thank to two anonymous reviewers for helpful suggestions that improved an earlier version of this manuscript. We especially thank to people at Ejido Provincia, El Cuale, La Cumbre and county of Talpa de Allende for access and facilities to the study site. Funding was provided by CONACYT CVU/Grant (440679/271063) to M.A.-N.; DGAPA PAPIIT IV, 201016 to KO, and IA208218 to ATM. This paper constitutes a partial fulfillment of the Graduate Program in Biological Sciences of the National Autonomous University of Mexico (UNAM) for M. Arenas-Navarro.

Literature cited

- Abrams MD. 1990. Adaptations and responses to drought in *Quercus* species. *Tree Physiology* **7**: 227-238. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/7.1-2-3-4.227>
- Abrams MD. 2003. Where has all the white oaks gone? *BioScience* **53**: 927-939. DOI: [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0927:WHATWO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0927:WHATWO]2.0.CO;2)
- Aguilar-Romero R, García-Oliva F, Pineda-García F, Torres I, Peña-Vega E, Guilardi A, Oyama K. 2016. Patterns of distribution of nine *Quercus* species along an environmental gradient in a fragmented landscape in central Mexico. *Botanical Sciences* **94**: 471-482. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.620>.
- Aguilar-Romero R, Pineda-García F, Paz H, González-Rodríguez A, Oyama K. 2017. Differentiation in the water-use strategies among oak species from central Mexico. *Tree Physiology* **37**: 915-925. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx033>
- Aranda I, Ramírez-Valiente JA, Rodríguez-Calcerrada J. 2014. Características funcionales que influyen en la respuesta a la sequía de las especies del género *Quercus*: variación inter- e intra-específica. *Ecosistemas* **2**: 27-36. DOI: <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.05>
- Arriaga-Cabrera L, Espinoza-Rodríguez JM, Aguilar-Zúñiga C, Martínez-Romero E, Gómez-Mendoza L, Loa-Loza E, coord. 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. México, DF: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 970-9000-16-0
- Arriaga-Cabrera L, Aguilar-Sierra V, Alcocer-Durand J. 2002. *Aguas Continentales y Diversidad Biológica de México*. México, DF: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 970-9000-15-2
- Belbin L. 1995. A multivariate approach to the selection of biological reserves. *Biodiversity and Conservation* **4**: 951-963. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00058206>
- Belbin L. 2003. *PATN A Revised USER's Guide*. Canberra, Australia: CSIRO Division of Wildlife and Ecology.
- Beniston M, Diaz HF, Bradley RS. 1997. Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change* **36**: 233-251. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1005380714349>
- Bivand RS, Wong DW. 2018. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association. *Test* **27**: 716-748. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11749-018-0599-x>
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2011. *Numerical Ecology with R*. New York: Springer. ISBN: 978-1441979759; DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>
- Bremmer JM. 1996. Nitrogen-total. In: Sparks D, Page AL, Helmke PA, Loerppert RGH, Soltanpour PN, Tabatabai MA, Jhonson CT, Sumner ME, eds. *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Analysis*. Madison: Soil Science Society of American and American Society of Agronomy, pp. 1085-1121. DOI: <https://doi.org/10.2136/sssabookser5.3>
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. New York: Springer. ISBN 10: 0-387-95364-7; ISBN-13: 978-0387953649
- Cavender-Bares J, Holbrook NM. 2001. Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. *Plant, Cell and Environment* **24**: 1243-1256. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00797.x>
- Cavender-Bares J, Kitajima K, Bazzaz FA. 2004. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs* **74**: 635-662. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-4007>
- Cavender-Bares J, Kothari S, Meireles JE, Kaproth MA, Manos PS, Hipp AL. 2018. The role of diversification in community assembly of the oaks (*Quercus L.*) across the continental U.S. *American Journal of Botany* **105**: 565-586. DOI: <https://doi.org/10.1002/ajb2.1049>
- Challenger A, Caballero J. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Pasado, Presente y Futuro*. México, DF: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN 10: 970-9000-02-0; ISBN 13: 9789709000023
- Chávez-Vergara BM, González-Rodríguez A, Etchevers JD, Oyama K, García-Oliva F. 2015. Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico. *European Journal of Forest Research* **134**: 803-817. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0891-1>

- Clinebell RR, Phillips OL, Gentry AH, Stark N, Zuuring H. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* **4**: 56-90. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00115314>
- Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: What have we learned so far? *The American Naturalist* **163**: E1-E23. DOI: <https://doi.org/10.1086/382056>
- Concilio M, Chen J, Ma S, North M. 2009. Precipitation drives interannual variation in summer soil respiration in a Mediterranean-climate, mixed-conifer forest. *Climatic Change* **92**: 109-122. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-008-9475-0>
- Cuervo-Robayo AP, Téllez-Valdés O, Gómez-Albores MA, Venegas-Barrera CS, Manjarrez J, Martínez-Meyer E. 2014. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology* **34**: 2427-2437. DOI: <https://doi.org/10.102/joc.3848>
- Cuevas-Guzmán R, González-Gallegos JG, Hernández-López L, Íñiguez-Dávalos LI, Jardel-Peláez E, Rodríguez-Moreno P, Santiago-López AL. 2010. Sierra Madre del Sur y franja Neovolcánica de Jalisco. In: Toledo T, coord. *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. México, DF: Comisión Nacional para el Concimiento y Uso de la Biodiversidad, pp 68-79. ISBN: 978-607-7607-35-9
- Currie DJ. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist* **137**: 27-49.
- Curtis J, McIntosh R. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* **32**: 476-496. DOI: <https://doi.org/10.2307/1931725>
- de Bello F, Lavorel S, Lavergne S, Albert CH, Boulangeat I, Mazel F, Thuiller W. 2012. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: A case study in the French Alps. *Ecography* **36**: 393-402. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07438.x>
- de la Riva E.G, Arenas-Navarro M, Villar R, García-Oliva F, Oyama K. 2019. El papel de la evapotranspiración en la distribución funcional foliar de 28 especies del género *Quercus* de España y México. *Ecosistemas* **28**: 199-207. DOI: <https://doi.org/10.7818/ECOS.1803>
- Diekmann M, Michaelis J, Pannek A. 2015. Know your limits - The need for better data on species responses to soil variables. *Basic and Applied Ecology* **16**: 563-572. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.08.010>
- Dobson AJ. 2002. *Introduction to Generalized Linear Models*. Boca Raton, Florida: CRC Press. ISBN: 1-58488-165-8
- Dubuis A, Giovanettina S, Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Guisan A. 2013. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. *Journal of Vegetation Science* **24**: 593-606. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12002>
- Eguiluz-Piedra T. 2003. *The Present Situation of Mexican Forestry*. FAO Advisory. Committee on Paper and Wood Products. Report of the 44th Session Oaxaca, Mexico. http://www.fao.org/3/Y4829E/y4829e09.htm#P3829_314666 (accessed May 18, 2018)
- ESRI [Environmental Systems Research Institute] 2013. ArcGIS 10.2. Redlands, California. <http://www.esri.com/software/arcgis> (accessed January 25, 2017).
- Estrada-Castillón E, Arévalo JR, Villarreal-Quintanilla JA, Salinas-Rodríguez M, Encina-Domínguez J, González-Rodríguez H, Cantú-Ayala C. 2015. Classification and ordination of main plant communities along an altitudinal gradient in the arid and temperate climates of northeastern Mexico. *The Science of Nature* **102**: 59. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-015-1306-3>
- Farjon A, Styles BT. 1997. *Pinus (Pinaceae)*. *Flora Neotropica*. Monograph 75. New York: The New York Botanical Garden. ISBN: 0-89327-411-9
- Ferrer-Castán D, Vetaas OR. 2003. Floristic variation, chorological types and diversity: Do they correspond at broad and local scales? *Diversity and Distributions* **9**: 221-235. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00009.x>
- Fiedler K, Beck E. 2008. Investigating gradients in ecosystem analysis. In: Beck E, Bendix J, Kottke I, Makeschin F, Mosandl R, eds. *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*. Berlin: Springer, pp. 49-54. ISBN: 978-3-540-73526-7 DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-540-73526-7>
- Francis AP, Currie DJ. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for Angiosperms. *The American Naturalist* **161**: 523-536. DOI: <https://doi.org/10.1086/368223>
- Gentry AH. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**: 1-34. DOI: <https://doi.org/10.2307/2399464>
- Germandt DS, Pérez de la Rosa JA. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 126-133. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- González-Gallegos JG, Castro-Castro A. 2012. *Salvia cualensis* and *Salvia cualensis* var. *perezii* (Lamiaceae), two new taxa from the Sierra de El Cuale, Jalisco, Mexico. *Phytotaxa* **74**: 47-58. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.74.1.5>

- González-Villarreal LM. 1986. *Contribución al Conocimiento del Género Quercus (Fagaceae) en el Estado de Jalisco*. Guadalajara, México: Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. ISBN: 968-895-027-0
- González-Villarreal LM. 2018. Dos nuevas especies de encinos (*Quercus*: Fagaceae), adicionales para la flora de Jalisco y áreas colindantes, en el Occidente de México. *Ibugana* **9**: 47-71.
- Götzenberger L, de Bello F, Bråthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M, Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Zobel K, Zobel M. 2011. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* **87**: 111-127. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2011.00187.x>
- Grime JP. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. New York: John Wiley & Sons, Ltd. ISBN: 978-0-470-85040-4
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner RG. 2003. Energy, water, and broad scale geographic patterns of species richness. *Ecology* **84**: 3105-3117. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-8006>
- Hernández-López L. 1995. La flora endémica de la sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México: observaciones preliminares. In: Vázquez-García JA, Cuevas R, Cochrane T, eds. *Flora de Manantlán*. Fort Worth, Texas: Sida Botanical Miscellany 13 and Botanical Research Institute of Texas, pp. 72-81. ISSN: 0833-1475
- Hipp AL, Manos PS, González-Rodríguez A, Hahn M, Kaproth M, McVay JD, Valencia-Avalos S, Cavender-Bares J. 2018. Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist* **217**: 439-452. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14773>
- Huffman EWD. 1977. Performance of a new automatic carbon dioxide coulometer. *Microchemical Journal* **22**: 567-573. DOI: [https://doi.org/10.1016/0026-265X\(77\)90128-X](https://doi.org/10.1016/0026-265X(77)90128-X)
- Hutchinson MF. 2006. *Anusplin Version 4.36 User Guide*. Canberra, Australia: Centre for Resource and Environmental Studies. ISBN: 086740 512 0
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística y Geografía]. 2007. *Carta Edafológica Serie II. Escala 1:250 000 Puerto Vallarta F13-11*. <https://www.inegi.org.mx/temas/edafologia/default.html#Mapa> (accessed April 4, 2019).
- Jiménez-Alfaro B, Marcenó C, Bueno Á, Gavilán R, Obeso JR. 2014. Biogeographic deconstruction of alpine plant communities along altitudinal and topographic gradients. *Journal of Vegetation Science* **25**: 160-171. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12060>
- Kessler M. 2000. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology* **149**: 181-193. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1026500710274>
- Kessler M, Kluge J, Hemp A, Ohlemüller R. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* **20**: 868-880. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2011.00653.x>
- Kluge J, Kessler M, Dunn RR. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 358-371. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00223.x>
- Koehler K, Center A, Cavender-Bares J. 2012. Evidence for a freezing tolerance-growth rate trade-off in the live oaks (*Quercus* series *Virentes*) across the tropical-temperate divide. *New Phytologist* **193**: 730-744. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03992.x>
- Krömer T, Kessler M, Gradstein RS, Acebey A. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* **32**: 1799-1809. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01318.x>
- Legendre P, Legendre LF. 2012. *Numerical Ecology*. Vol. **24**. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science. ISBN: 9780444538680
- Lomolino M. 2001. Elevation gradients of species diversity: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* **10**: 3-13. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- Manos PS, Doyle JJ, Nixon KC. 1999. Phylogeny, biogeography and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**: 333-349. DOI: <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0614>
- Mazerolle MJ. 2019. *AICmodavg: Model Selection and Multimodel Inference based on (Q)AIC(c)*. R package v.2.2-2.
- McCain CM, Grytnes JA. 2010. Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. 1-10. DOI: <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022548>
- Middleton N, Thomas DSG. 1997. *World Atlas of Desertification* (United Nations Environment Programme). 2nd edition. Edward Arnold. London. ISBN: 0-340-69166-2
- Morales-Saldaña S. 2017. *Riqueza y distribución del género Quercus en la Sierra Madre del Sur, México*. MSc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone JJ. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* **3782**: 1-110. DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>

- González-Villarreal LM. 1986. *Contribución al Conocimiento del Género Quercus (Fagaceae) en el Estado de Jalisco*. Guadalajara, México: Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. ISBN: 968-895-027-0
- González-Villarreal LM. 2018. Dos nuevas especies de encinos (*Quercus*: Fagaceae), adicionales para la flora de Jalisco y áreas colindantes, en el Occidente de México. *Ibugana* **9**: 47-71.
- Götzenberger L, de Bello F, Bråthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M, Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Zobel K, Zobel M. 2011. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews* **87**: 111-127. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2011.00187.x>
- Grime JP. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. New York: John Wiley & Sons, Ltd. ISBN: 978-0-470-85040-4
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner RG. 2003. Energy, water, and broad scale geographic patterns of species richness. *Ecology* **84**: 3105-3117. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-8006>
- Hernández-López L. 1995. La flora endémica de la sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México: observaciones preliminares. In: Vázquez-García JA, Cuevas R, Cochrane T, eds. *Flora de Manantlán*. Fort Worth, Texas: Sida Botanical Miscellany 13 and Botanical Research Institute of Texas, pp. 72-81. ISSN: 0833-1475
- Hipp AL, Manos PS, González-Rodríguez A, Hahn M, Kaproth M, McVay JD, Valencia-Avalos S, Cavender-Bares J. 2018. Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist* **217**: 439-452. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14773>
- Huffman EWD. 1977. Performance of a new automatic carbon dioxide coulometer. *Microchemical Journal* **22**: 567-573. DOI: [https://doi.org/10.1016/0026-265X\(77\)90128-X](https://doi.org/10.1016/0026-265X(77)90128-X)
- Hutchinson MF. 2006. *Anusplin Version 4.36 User Guide*. Canberra, Australia: Centre for Resource and Environmental Studies. ISBN: 086740 512 0
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística y Geografía]. 2007. *Carta Edafológica Serie II. Escala 1:250 000 Puerto Vallarta F13-II*. <https://www.inegi.org.mx/temas/edafologia/default.html#Mapa> (accessed April 4, 2019).
- Jiménez-Alfaro B, Marcenó C, Bueno Á, Gavilán R, Obeso JR. 2014. Biogeographic deconstruction of alpine plant communities along altitudinal and topographic gradients. *Journal of Vegetation Science* **25**: 160-171. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12060>
- Kessler M. 2000. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology* **149**: 181-193. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1026500710274>
- Kessler M, Kluge J, Hemp A, Ohlemüller R. 2011. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography* **20**: 868-880. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00653.x>
- Kluge J, Kessler M, Dunn RR. 2006. What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 358-371. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00223.x>
- Koehler K, Center A, Cavender-Bares J. 2012. Evidence for a freezing tolerance-growth rate trade-off in the live oaks (*Quercus* series *Virentes*) across the tropical-temperate divide. *New Phytologist* **193**: 730-744. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03992.x>
- Krömer T, Kessler M, Gradstein RS, Acebey A. 2005. Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography* **32**: 1799-1809. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01318.x>
- Legendre P, Legendre LF. 2012. *Numerical Ecology*. Vol. 24. Amsterdam, Netherlands: Elsevier Science. ISBN: 9780444538680
- Lomolino M. 2001. Elevation gradients of species diversity: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* **10**: 3-13. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- Manos PS, Doyle JJ, Nixon KC. 1999. Phylogeny, biogeography and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**: 333-349. DOI: <https://doi.org/10.1006/mpcv.1999.0614>
- Mazerolle MJ. 2019. *AICmodavg: Model Selection and Multimodel Inference based on (Q)AIC(c)*. R package v.2.2-2.
- McCain CM, Grytnes JA. 2010. Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. 1-10. DOI: <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022548>
- Middleton N, Thomas DSG. 1997. *World Atlas of Desertification* (United Nations Environment Programme). 2nd edition. Edward Arnold. London. ISBN: 0-340-69166-2
- Morales-Saldaña S. 2017. *Riqueza y distribución del género Quercus en la Sierra Madre del Sur, México*. MSc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone JJ. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* **3782**: 1-110. DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>

- Shen ZH, Fang JY, Chiu CA, Chen TY. 2015. The geographical distribution and differentiation of Chinese beech forests and the association with *Quercus*. *Applied Vegetation Science* **18**: 23-33. DOI: <https://doi.org/10.1111/avsc.12108>
- Styles BT. 1993. Genus *Pinus*: a Mexican preview. In: Ramamooorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J, eds. *Biological Diversity of Mexico*. Nueva York: Oxford University Press, pp. 397-420. ISBN-13: 978-0195066746
- Tang Z, Fang J. 2006. Temperature variation along the northern and southern slopes of Mt. Taibai, China. *Agricultural and Forest Meteorology* **139**: 200-207. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.07.001>
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2011. Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, Section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany* **98**: 290-305. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1000218>
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2013. New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., Section *Lobatae*). *Systematic Biology* **62**: 555-573. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt021>
- Tuomisto H, Zuquim G, Cárdenas G. 2014. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography* **37**: 1034-1046. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.00770>
- Valencia-Á. S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 33-53. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.1692>
- Vargas-Rodríguez YL, Platt WJ, Vázquez-García JA, Boquin G. 2010. Selecting relict montane cloud forests for conservation priorities: The case of western Mexico. *Natural Areas Journal* **30**: 156-173. DOI: <https://doi.org/10.3375/043.030.0204>
- Vargas-Rodríguez YL, Platt WJ, Urbatsch LE, Foltz DW. 2015. Large scale patterns of genetic variation and differentiation in sugar maple from tropical Central America to temperate North America. *BMC Evolutionary Biology* **15**:257. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0518-7>
- Vázquez-García JA, Givnish T. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* **86**: 999-1020. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00325.x>
- Velázquez-Ruiz A, Martínez LM, Carrillo-González FM. 2012. Caracterización climática para la región de Bahía de Banderas mediante el sistema de Köppen, modificado por García, y técnicas de sistemas de información geográfica. *Investigaciones Geográficas* **79**: 7-19.
- Walthert L, Meier SE. 2017. Tree species distribution in temperate forests is more influenced by soil than by climate. *Ecology and Evolution* **7**: 9473-9484. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.3436>
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 475-505. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Xu X, Dimitrov D, Shrestha N, Rahbek C, Wang Z. 2019. A consistent species richness-climate relationship for oaks across the Northern Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography* **28**: 1051-1066. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12913>
- Zhang SB, Chen WY, Huang JL, Bi YF, Yang XF. 2015. Orchid species richness along elevational and environmental gradients in Yunnan, China. *PLOS ONE* **10**: e0142621. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142621>
- Zhou J, Lang X, Du B, Zhang H, Liu H, Zhang Y, Shang L. 2016. Litterfall and nutrient return in moist evergreen broad-leaved primary forest and mixed subtropical secondary deciduous broad-leaved forest in China. *European Journal of Forest Research* **135**: 77-86. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0918-7>
- Zobel M. 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science* **27**: 8-18. DOI: <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>
- Zuur A, Ieno E, Walker N, Saveliev A, Smith G. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. New York: Springer Science & Business Media. ISBN: 978-0-387-87457-9; DOI: <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

Associate editor: Enrique Jurado

Author Contributions: MAN., FGO. and KO. conceived and designed the research; MAN. and ATM. conducted field work; FGO. supervised the soil analysis; MAN., FGO., ATM. and OTV. contributed to data analyses. KO obtained the financial support for the research. MAN. and FGO. wrote the first draft of the paper and KO edited the final version. All authors contributed to drafts and agreed with the final manuscript.

Capítulo II

Leaf habit and stem hydraulic traits determine functional segregation of multiple oak species along a water availability gradient.

Arenas-Navarro M., García-Oliva F., Terrazas T., Torres-Miranda A. y Oyama K.



Artículo de requisito

Forests, 11, 894. 2020

DOI: 10.3390/f11080894

Article

Leaf Habit and Stem Hydraulic Traits Determine Functional Segregation of Multiple Oak Species along a Water Availability Gradient

Maribel Arenas-Navarro ^{1,2}, Felipe García-Oliva ³, Teresa Terrazas ⁴, Andrés Torres-Miranda ² and Ken Oyama ^{2,*}

¹ Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán CDMX CP 04510, Mexico; aenm887@gmail.com

² Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Morelia, Michoacán CP 58190, Mexico; catomi@gmail.com

³ Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Morelia, Michoacán CP 58190, Mexico; fgarcia@cieco.unam.mx

⁴ Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán CDMX CP 04510, Mexico; tterrazas@ib.unam.mx

* Correspondence: kenoyama@unam.mx

Received: 14 July 2020; Accepted: 13 August 2020; Published: 18 August 2020



Abstract: Oaks are a dominant woody plant genus in the northern hemisphere that occupy a wide range of habitats and are ecologically diverse. We implemented a functional trait approach that included nine functional traits related to leaves and stems in order to explain the species coexistence of 21 oak species along a water availability gradient in a temperate forest in Mexico. This particular forest is characterized as a biodiversity hotspot, with many oak species including some endemics. Our main aim was to investigate whether the different oak species had specific trait associations that allow them to coexist along an environmental gradient at regional scale. First, we explored trait covariation and determined the main functional dimensions in which oaks were segregated. Second, we explored how environmental variation has selected for restricted functional dimensions that shape oak distributions along the gradient, regardless of their leaf life span or phylogeny (section level). Third, we quantified the niche overlap between the oak functional spaces at different levels. The analyzed species showed three functional dimensions of trait variation: a primary axis related to the leaf economic spectrum, which corresponds to the segregation of the species according to leaf habit; a second axis that reflects the stem hydraulic properties and corresponds to species segregation followed by phylogenetic segregation, reflecting some degree of trait conservatism, and a third axis, represented mainly by leaf area and plant height, that corresponds to species segregation. Finally, our findings indicated that the functional space measured with leaf traits and stem traits such as hydraulic capacity was integrally linked to niche differentiation. This linkage suggests that the earliest mechanism of species segregation was related to habitat suitability and that the stem hydraulic trade-off reflects differences between phylogenetic sections; these traits may promote coexistence between distantly related oak species.

Keywords: *Quercus*; space segregation; tree functional traits; water availability gradient; hypervolume

1. Introduction

The habitat adaptation and distribution of plants are mainly conditioned by environmental filters, which determine successful plant establishment along resource gradients [1,2]. A functional trait-based approach is a key tool for delineating plant responses to environmental filters, since traits can be related

to habitat suitability and resource availability gradients [3,4]. Plants species have leaf, stem and root functional traits that are directly involved in resource acquisition, use and conservation strategies (i.e., water, nutrients, light) [4]. Studies based on functional traits have demonstrated that niche partitioning can facilitate coexistence and segregation among plant species along resource gradients [5–7].

Water availability is one of the essential resources that determines the distribution of plant species [8,9]. Water availability determines whether the ecological strategies of plants are drought-tolerant or drought-avoidant, affecting the establishment and survival of species in a given community [10–12]. The capacity to act as a drought-tolerant or drought-avoidant species involves coordination among multiple organs and traits under different levels of water availability [9,13]. The stem plays a central role in mechanical support, water transport (movement) and nutrient supply [14–16]. Species with a drought-tolerant strategy have xylem traits, such as high wood density and narrow vessels, that allow them to operate under a water deficit; these traits create restrictions for water transport but provide greater hydraulic safety. In contrast, species with a drought-avoidant strategy have wide vessels that confer a greater capacity for water conduction and therefore provide a high water supply to the leaves but have low resistance to cavitation [17,18].

Drought resistance strategies may be aligned with the leaf economic spectrum (LES) [13,19], but some controversy still exists about LES among species [20,21]. The LES is defined by six leaf traits: leaf life span, leaf mass per area, photosynthesis and respiration rates and nitrogen and phosphorus concentrations [22,23]. Generally, the covariation of these leaf traits along the LES is interpreted to be driven by leaf physiological dependencies and trade-offs between resource acquisition and storage strategies in plants [22,23]. For instance, highly resource-acquisitive strategies have been inferred to require low investment and result in a high foliar concentration of nutrients but short leaf life spans (i.e., deciduous trees), while resource-conservative strategies with high investment have lower foliar nutrient concentrations but support leaves that last for much longer (i.e., evergreen trees) [24,25]. Central to LES theory are trade-offs between resource acquisition and storage strategies, which are often based on species that belong to phenotypically divergent clades for which the diversification process has taken place over hundreds of millions of years [26]; this is not necessarily the case for trait evolution among closely related species [26,27].

Oaks (*Quercus* L., Fagaceae) are a woody plant genus that occupy a wide range of habitats and are ecologically diverse [28,29]. Oaks possess high rates of speciation and high ecological diversification [30,31], and several factors, such as the emergence of deciduous leaf habits in the genus, seem to drive their successful spatial radiation [32]. The predominantly American oak lineages, comprising mostly species from the *Lobatae* (red oaks) and *Quercus* (white oaks) sections, represent a high proportion of the aboveground live biomass and biodiversity in forests [30,33].

In the mountainous areas of Mexico, oaks inhabit several ecosystems from deciduous to cloud forests [34–36]. More than 20 transitions have been identified in the evolution of deciduous to evergreen oak habits in the last 20 Myr [36]. Within *Quercus*, there are contrasting patterns of distribution between red and white oaks, and differentiation in their drought-tolerance capacity has been suggested; specifically, white oak species seem to be more drought-tolerant [8,37,38], but see Aguilar-Romero et al. [39] for contrasting results. Thus, habitat partitioning by oak species may be restricted by environmental adaptations and by phylogenetic relatedness given their conserved adaptations [39–41]. In this regard, the oak clade is considered a good model for analyzing functional and niche partitioning among species due to the wide range of habitats where they are present and their variation in key functional features in the community assembly process [30,40]. In this study, our main aim was to investigate whether the different oak species have specific trait associations that allow them to coexist along an environmental gradient at regional scale. For this, we implemented a functional trait approach, considering leaf and stem traits in 21 oak species distributed along a water availability gradient in a temperate forest in Mexico. We analyzed the leaf and stem trait variation that allows us to identify different ecological strategies. We hypothesized that environmental filters drive trait variation along the gradient, reflecting trade-offs between functional traits. We quantified the functional traits associated with the phylogenetic

section and with leaf habits to determine whether oak species may be restricted by the environmental factors or by phylogenetic relatedness given their conserved traits. Additionally, we measured the variance in each functional dimension to explore whether the functional differentiation was related to the environmental gradient, the phylogenetic section, the leaf life span or the intraspecific variability. Finally, we calculated the functional space based on the leaf and stem traits for the phylogenetic section, the leaf habits and the species level to quantify the functional overlap, assuming that the differences in the functional space would reflect the different ecological strategies associated with coexistence and niche partitioning.

2. Materials and Methods

2.1. Study Site

This study was conducted in the floristic province of the Serranías Meridionales of Jalisco, in Western Mexico, which comprises the “El Tuito–El Cuale–Talpa de Allende” sierras ($20^{\circ}20.885'–20^{\circ}9.008' N$, and $105^{\circ}19.162'–104^{\circ}40.106' W$). These mountain complexes are located within Cabo Corrientes and Talpa de Allende counties in Jalisco state, within the boundary limits of the biogeographic provinces of the Sierra Madre del Sur and the Trans Mexican Volcanic Belt, with an elevational gradient that ranges from 650 to 2738 m. The dominant groups of soil type are Cambisol and Regosol. The mean annual temperature ranges from 28.5 to 30.6 °C; the annual precipitation ranges from 1500 to 1800 mm, with 80% of the rainfall concentrated between June and October [42]. The main vegetation types are tropical deciduous forest at low elevations, passing through oak forest, pine-oak forest, montane cloud forest in glens and fir forest at high elevations [33,43]. The Serranías Meridionales of Jalisco is a biodiversity hotspot, with many tree species, including several endemic species of *Quercus* and *Pinus*, among others [44,45], and this could be one of the regions with the highest oak species richness in the world, reaching up to 30 oak species [33,46].

2.2. Leaf and Stem Trait Measurements

Based on previous woody tree plot surveys across the region (33 rectangular plots, 0.1 ha; [33]), we were able to locate 21 oak species along the study area and we proceeded to measure functional traits on them. In each plot, we quantified the leaf and stem traits associated with resource uptake and water-use strategy between five and 15 adult individuals of each oak species, sampling a total of 275 individuals belonging to the 21 oak species (Table 1). We selected trees with stem diameter >20 cm, and we measured the height (m), took a wood sample at 1.30 DBH, and ten mature sun-exposed leaves with no visible damage were collected per individual. The collection of material and the measurements of foliar functional traits were performed according to the protocol recommended by Pérez-Harguindeguy et al. [47]. The leaf features measured were leaf area (LA, total leaf area; cm^2), specific leaf area (SLA; leaf area per unit of dry leaf weight; $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$), leaf dry matter content (LDMC; dry weight per unit of fresh water saturated weight; mg g^{-1}), nitrogen concentration (N; mg g^{-1}) and phosphorus concentration (P; mg g^{-1}) (Table 2) (see Appendix A for leaf chemical analysis). To obtain the leaf area, the fully extended leaf with the petiole was scanned with an HP brand scanner at a resolution of 300 dpi and the leaf areas were estimated using ImageJ software (<http://rsbweb.nih.gov/ij/> accessed on December 2017).

For stem traits, we sampled wood slides less than 5 cm in width at around 1.3 m trunk height. The wood density was determined by the water-displacement method in the laboratory [47], and other portions of the wood samples were fixed in glycerin–ethanol–water (1:1:1). In addition, transverse sections were cut 20 μm thick with a sliding microtome (Leica 2000 R, Westlar, Germany). The sections were double-stained with safranin-fast green and mounted with synthetic resin. For the vessel diameter (VD), a tangential vessel diameter of 50 vessels per individual was considered, using the image analyzer Image-Pro v.7.1 connected to an Olympus BX50 light microscope. The vessel frequency (VF) was calculated in one mm^2 , considering all the vessels within two of the widest rays in 25 optical

microscopic fields. For VD and VF, the average for each of the 275 individuals was calculated for the analyses.

Table 1. List of oak species in the study with the phylogenetic section and leaf habit category.

Species	Section	Leaf Habit
<i>Quercus aristata</i> Hook. & Arn.	<i>Lobatae</i>	deciduous
<i>Quercus calophylla</i> Schtdl. & Cham.	<i>Lobatae</i>	brevi-deciduous
<i>Quercus castanea</i> Née	<i>Lobatae</i>	brevi-deciduous
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	<i>Lobatae</i>	brevi-deciduous
<i>Quercus cualensis</i> L.M. González	<i>Lobatae</i>	brevi-deciduous
<i>Quercus eduardii</i> Trel.	<i>Lobatae</i>	brevi-deciduous
<i>Quercus elliptica</i> Née	<i>Lobatae</i>	deciduous
<i>Quercus glaucescens</i> Bonpl.	<i>Quercus</i>	brevi-deciduous
<i>Quercus iltisii</i> L.M. González	<i>Lobatae</i>	brevi-deciduous
<i>Quercus jonesii</i> Trel.	<i>Lobatae</i>	deciduous
<i>Quercus laeta</i> Liebm.	<i>Quercus</i>	deciduous
<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	<i>Lobatae</i>	brevi-deciduous
<i>Quercus liebmannii</i> Oerst. ex Trel.	<i>Quercus</i>	deciduous
<i>Quercus magnoliifolia</i> Née	<i>Quercus</i>	deciduous
<i>Quercus martinezii</i> C.H. Mull.	<i>Quercus</i>	evergreen
<i>Quercus mexiae</i> L.M. González	<i>Lobatae</i>	deciduous
<i>Quercus obtusata</i> Bonpl.	<i>Quercus</i>	brevi-deciduous
<i>Quercus resinosa</i> Liebm.	<i>Quercus</i>	deciduous
<i>Quercus scytophylla</i> Liebm.	<i>Lobatae</i>	brevi-deciduous
<i>Quercus tuitensis</i> L.M. González	<i>Lobatae</i>	deciduous
<i>Quercus aff. uxoris</i> McVaugh	<i>Lobatae</i>	evergreen

Table 2. Leaf and stem functional traits with mean standard and range of 9 functional traits of 275 oak individuals.

Traits	Abbreviation	Unit	Mean	Range
Leaf traits				
Leaf area	LA	cm ²	47.35	5.01–270.62
Specific leaf area	SLA	cm ² g ⁻¹	71.25	22.52–174.52
Leaf dry matter content	LDMC	mg g ⁻¹	0.436	0.20–0.64
Nitrogen concentration	N	mg g ⁻¹	10.59	6.74–16.63
Phosphorus concentration	P	mg g ⁻¹	1.03	0.39–2.5
Stem traits				
Vessel frequency	VF	mm ²	5.99	3.0–14.0
Vessel diameter	VD	μm	189.75	98.40–284.4
Wood density	WD	g/cm ³	0.66	0.36–0.89
Height	H	m	9.85	3.40–28.00

2.3. Leaf Life Span

We recorded the leaf life span of each species in the study area as an indicator of the water-use strategy in six to ten individual mature trees per species. We counted the number of leaves present in three sun-exposed terminal twigs, and we quantified the percentage of the total canopy cover every 30 days for one year (February 2017 to January 2018). We assigned the category of leaf habit based on the code proposed by Cavender-Bares et al. [8] for canopy foliation (see Appendix B).

2.4. Climatic Variables

Nineteen climatic variables were extracted for each plot. The climatic variables for the study site were obtained using the climatic surfaces reported by Cuervo-Robayo et al. [48] and interpolated using the thin plate smoothing splines algorithm implemented in ANUSPLIN 4.36 [49], using a digital elevation model at 60 m² resolution. The aridity index proposed by the United Nations Environment

Programme (UNEP) was calculated as a reflection of the water availability gradient in the region [50] (see Appendix C for the calculations) and ranged from subhumid (0.78 at low elevations) to humid (1.83 at high elevations).

To avoid multicollinearity among the environmental variables, we selected variables with biological significance and less correlation. The variables selected were (1) UNEP aridity index, (2) maximum temperature of the warmest month (mtwm), (3) minimum temperature of the coldest month (mtcm), (4) precipitation in the warmest quarter (pwq) and (5) precipitation in the coldest quarter (pcq).

2.5. Soil Characterization

Composite soil samples were collected during the rainy season (August and November 2016) in each plot. The samples were stored in hermetically sealed plastic bags and placed in darkness at 4 °C until laboratory analysis. A subsample of all the samples by plot was oven-dried at 70 °C for 72 h to a constant weight for moisture determination by the gravimetric method and water content adjustment to express the nutrient concentration on a dry soil mass basis. For the fresh soil samples, the pH was measured in deionized water (soil/solution ratio, 1:2 *w/v* and litter/solution ratio 1:5 *w/v*) with a pH meter equipped with a glass electrode (Corning). The total carbon (C) was determined with a total carbon analyzer UIC model CM5012 (Chicago, IL, USA) by combustion and coulometric detection [51]. The total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) were analyzed colorimetrically and were determined following acid digestion in a mixture of concentrated H₂SO₄ and K₂SO₄ plus CuSO₄, the latter as a catalyst; TN was determined by the micro-Kjeldahl method [52], and TP was determined by the molybdate colorimetric method following ascorbic acid reduction [53]. The available inorganic nitrogen (NH₄⁺ and NO₃⁻) was extracted from 10 g fresh soil subsamples with 2 M KCl, followed by filtration through a Whatman No. 1 paper filter, and it was then determined colorimetrically by the phenol-hypochlorite method [54]. Later, the soil sample weight was corrected for moisture content.

2.6. Data Analysis

For the statistical analyses, the oak species were sorted into different groups according to section—*Quercus* or *Lobatae*—and leaf habit—evergreen, deciduous or brevi-deciduous. A principal component analysis (PCA) was performed with the whole set of leaf and stem traits for 275 oak individuals. To determine the sources of variation in the PCA, we partitioned the total variance of each PC according to the variance explained by differences among factors analyzed as phylogenetic sections, leaf habits, traits among and within species and habitat measured as the variation among plots. We followed the nested random effects model proposed by Michelaki et al. [55], using the following syntax: PC ~ (1|section/leaf habit/species/habitat) + (1|habitat). Then, to understand whether the variance explained by the main explicative factor (e.g., leaf habit) is due to the differences between levels of this factor (i.e., if the variation observed in the previous analysis is due to differences among deciduous, brevi-deciduous and evergreen habits) or to the intrinsic variation within each level of this factor (i.e., if the variation observed in the previous analysis is due to the differences within deciduous, within brevi-deciduous or within evergreen groups), we ran a test to assess whether the interspecific variability depends on the leaf habits and phylogenetic section by partitioning the total variance in each PC axis among levels (e.g., leaf habits and species within leaf habits; [56]). This analysis between levels of factors was performed for PC₁ and PC₂ by the main explicative factor in the nested random effects models.

To determine whether oak species may be restricted by the environmental factors, we used generalized linear mixed models (GLMM) (considering species as a random variable) to assess whether the PCA scores of the first three components differed among all possible combinations of the following fixed explanatory factors: climatic and soil variables. We first tested the models for each explanatory factor and function independently. Secondly, to avoid the overestimation of the models with spurious parameters that had very poor weights on the models [57], we only fitted two-factor models using those environmental factors that had an effect on the different functional parameters when evaluated

independently. We tried alternative models in which the second environmental factor was added either additively or multiplicatively. Then, we made a comparison of the candidate model containing a term of interest to the corresponding “null” model lacking that term, which assumes no effect of any factor [58]. The best models were selected using their Akaike information criterion corrected for small sample sizes (AICc) between the null model and the candidate models [59]. Finally, we measured the proportion of explained variance in the best models by the Nakagawa and Schielzeth [60] method, which returns two complementary R^2 values: the marginal R^2 encompassing variance explained by only the fixed effects and the conditional R^2 comprising variance explained by the whole model (fixed and random effects). To fulfil the assumptions of normality and homoscedasticity, climatic and soil variables were transformed with $\log_{10}(x)$ or $\log_{10}(x + 1)$ if the values were low or close to zero.

The functional space of the oaks was calculated through an n-dimensional hypervolume approach [61] based on Hutchinson’s multidimensional niche concept [62]. The hypervolumes constructed from the functional traits represent axes of plant strategy variation, characterized by the phenotypic space occupied by a set of species [63]. This approach allows us to quantify functional spaces by assessing the functional trait space occupied by a set of species from different phylogenetic sections or leaf habits [6,61].

We used the first three PC axes (previously calculated) to reduce the number of dimensions in order to calculate the hypervolume for each section, leaf habit category and oak species level using a multidimensional kernel density estimation procedure [61]. We calculated the overlap between the hypervolume of each section, for each leaf habit and for each oak species, with a correlation analysis of the “hypervolume” package, which compares the similarity between different hypervolumes using the Sørensen functional similarity index. The Sørensen similarity index estimates the intersection between two hypervolumes (given two hypervolumes A and B, $S(A,B) = 2*|A \cap B|/(|A| + |B|)$ ranging from 0 (both input hypervolumes are fully disjunct) to 1 (both input hypervolumes are identical) [61,64]. We compared the environmental characteristics of each pair of oak species to distinguish between zero functional space overlap due to functional space segregation of the same environmental characteristics or due to a significantly different environmental characteristic. We first performed a PCA with the five environmental variables by plot. Then, we subjected the first two component scores to a one-way multiple analysis of variance (MANOVA) for each pair of oak species in their respective plots in search of environmental differences. The MANOVA values for environmental characteristics for species pairs were considered significant at ($p < 0.05$). Finally, a canonical correspondence analysis (CCA) was conducted to relate the oak community composition to the environmental variables. We performed 999 permutations to evaluate the significance of the CCA model.

Analyses were calculated with the packages “vegan” ver. 2.5 [65], “ade4” ver. 1.7 [66], “nlme” ver. 3.1 [67], “lme4” ver. 1.1 [68], “MuMIn” ver 1.43.6 [69] and “hypervolume” ver. 3.4.3 [61,70] in R software ver. 3.5 [71].

3. Results

The first three components of the PCA performed on the whole set of leaf and stem traits explained 56.1% of the total variance (Figure 1). The first axis (PC_1 , which explained 27.6% of the variance) was related to the trade-off between specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC). This reflects the leaf economic spectrum (LES), which refers to the trade-off (negative relationship) between resource acquisition and storage strategies in plants. The second axis (PC_2 , which explained 16.3 % of the total variance) was mainly explained by the stem hydraulic properties with the vessel diameter and vessel frequency; this stem hydraulic trade-off means that mechanical support will be negatively related to storage or conduction. Finally, the third axis (PC_3 , which explained 12.7% of the total variance) was represented mainly by variations in leaf area (LA) and plant height (see variable scores in Appendix D).

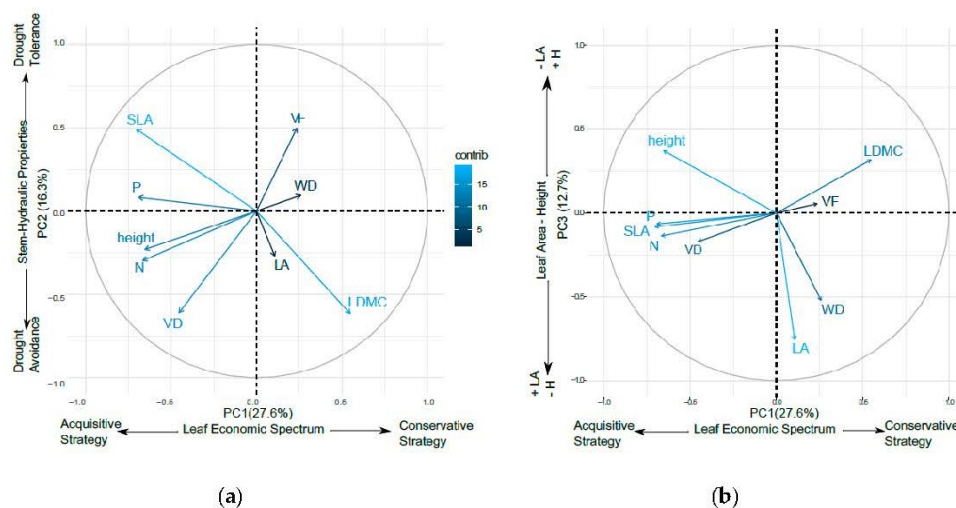


Figure 1. Principal components analysis (PCA) for the 9 leaf and stem for 21 oak species along the first three principal components (PC). (a) PC₁ and PC₂; (b) PC₁ and PC₃. Colors indicate the contribution of each trait along the axes. LA (leaf area), SLA (specific leaf area), LDMC (leaf dry matter content), N (nitrogen concentration), P (phosphorus concentration), VF (vessel frequency), VD (vessel diameter), WD (wood density).

3.1. Variance Partitioning of Functional Traits

The results for the functional trait space variation based on the variance explained by the differences between factors (phylogenetic sections, leaf habits, among and within species and habitat) showed that each PC had different sources of variation. Most of the variance explained in PC₁ was attributed to differences among leaf habits (58% of the total variation), followed by interspecific variability (32%). For PC₂, most of the variation depended on differences among species (40%), followed by differences between sections (28%). For the PC₃, most of the variation was due to the higher effect of the differences among species (50%) than of differences between sections (14%). The percentage of the variance explained by the intraspecific variability and the habitat was low (Table 3). In addition, the variance within factors showed contrasting patterns among the PC₁ and PC₂ (Figure 2); the variation in PC₁ was mostly attributable to the differences among deciduous, brevi-deciduous and evergreen trees (76%), while the differences in PC₂ were mostly related to the variation within each level of the factor. Thus, most of the variation was related to species variations within the *Lobatae* (51%) and *Quercus* (33%) sections.

Table 3. Variance partitioning of the first three principal components (PC). Variance partitioning for each PC among components expressing variation between species (Species), leaf habits (Leaf habit), sections (Sections), plots (Habitat) and species (Intraspecific).

Source of Variance	Proportion of Variance		
	PC ₁	PC ₂	PC ₃
Species	0.32	0.40	0.50
Sections	-	0.28	0.14
Leaf habit	0.58	0.07	-
Intraspecific	0.08	0.02	0.1
Habitat	-	0.05	0.05

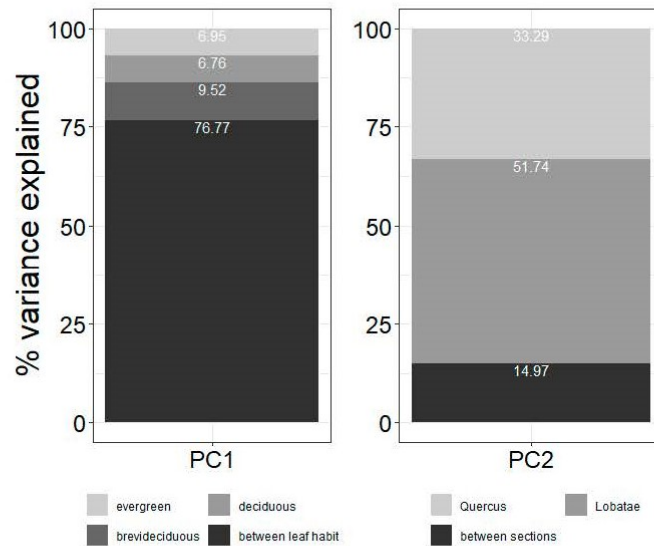


Figure 2. Variance explained by the main factor in PC₁ and PC₂ axis on the nested random effect models. The main explicative factor in PC₁ was leaf habit and in PC₂ was carried by sections.

3.2. Oak Functional Strategies

The GLMMs showed that the functional trait structure of the oak species studied was mostly determined by the UNEP aridity index, and a secondary influence was exerted by the seasonal conditions of precipitation and temperature (Table 4). The PC₁ (LES) showed a positive relationship with the UNEP aridity index and with the precipitation in the warmest quarter ($R^2_m = 0.09$; $R^2_c = 0.30$). PC₂ (stem hydraulic traits) had a positive relationship with the UNEP aridity index and with the maximum temperature of the warmest month ($R^2_m = 0.05$; $R^2_c = 0.23$). PC₃ (leaf area-height; LA-H) had a positive relationship with the aridity index and with the precipitation in the coldest quarter ($R^2_m = 0.16$; $R^2_c = 0.40$). Oak species reflect a continuous range of leaf and stem hydraulic strategies along the water availability gradient, where precipitation and temperature of the warmest months are extremely relevant because they determine the highest level of drought stress. Additionally, sites with high values of precipitation in winter showed higher values of plant size (i.e., height) and a reduced leaf area; in contrast, drier conditions promote the presence of oak species with lower sizes and higher leaf area values.

Table 4. Best fit of the generalized linear mixed models (GLMM) analyzing PCs in response to environmental factors. UNEP (United Nations Environment Programme) aridity index; pwq (precipitation of warmest quarter); mtwm (maximum temperature of warmest month), and pcq (precipitation of coldest quarter). Bold numbers are Akaike information criterion corrected for small sample sizes (AICc) from null models and non-bold numbers are the best supported model. The asterisk symbol (*) means the multiplication of factors.

		Model	R ² Marginal	R ² Conditional	AICc
Leaf economic spectrum	PC ₁	logUNEP * log (pwq)	0.09	0.30	597.00
					618.00
Hydraulic stem traits	PC ₂	logUNEP * log (mtwm)	0.05	0.23	642.71
					648.43
Leaf area and height	PC ₃	logUNEP * log (pcq)	0.16	0.40	562.10
					574.16

3.3. Functional Space and Overlap

The results of the hypervolume analysis showed that the overlap between *Lobatae* and *Quercus* sections was 45% (Figure 3a), which suggests functional trait segregation between both sections. The functional space assessed by leaf habit showed that brevi-deciduous species had the largest functional space, with an overlap of 58% with the deciduous species and a smaller overlap (28%) with the evergreen species. Finally, the deciduous species had low overlap with the evergreen species, of 4% (Figure 3b). The degree of hypervolume overlap among sections and leaf habit ranged between 4% and 58%, which indicates that oak trait space occupation is very variable.

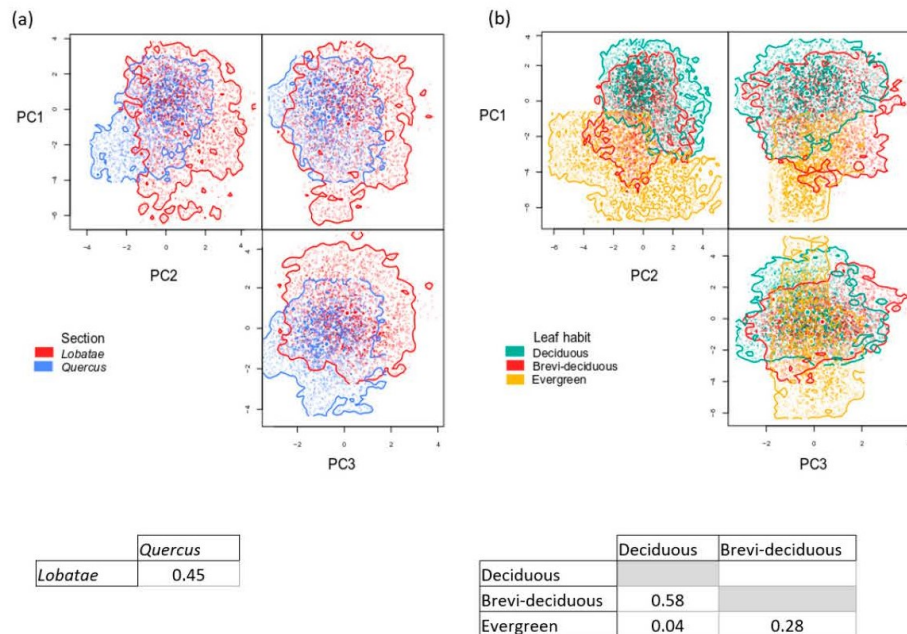


Figure 3. Functional hypervolumes and Sørensen functional similarity index among hypervolumes. (a) Section (*Quercus* and *Lobatae*), (b) Leaf habit (deciduous, brevi-deciduous, evergreen). Each functional axis was based on the first three PCA axes (see Figure 1). The colored points with contour for each section and for each leaf habit are the graphical representations of the hypervolumes, showing all possible pairwise overlaps in each PC axis.

At the species level, to measure the functional overlap, we calculated 210 species pairs. Of these, 62 species pairs (32%) showed zero functional overlap, and these pairs differed significantly in their environmental characteristics (see Appendix ?? for Sørensen similarity index among oak species pairs, Figure A1). Deciduous red oak species showed a between-species functional overlap ranging from 3% to 31% (Figure 4) and showed larger overlap with the deciduous white oaks (from 12% to 45%), followed by the brevi-deciduous red (1% to 42%) and white (6% to 36%) oaks, in species pairs that did not differ significantly in their environmental characteristics. Deciduous white oak species showed a between-species functional overlap that ranged from 3% to 49%, with a smaller overlap with the brevi-deciduous red oaks (from 2% to 39%) in similar environments. However, in sites that were significantly different in their environmental characteristics, they showed a larger overlap (from 2% to 58%).

The brevi-deciduous red oaks showed a between-species functional overlap ranging from 0% to 63%. When the environmental characteristics did not differ significantly, the brevi-deciduous red oaks showed a smaller functional overlap with the brevi-deciduous white oaks (1% to 37%) and with the evergreen oaks (1 to 5%). The two brevi-deciduous white oaks (*Q. glaucescens* and *Q. obtusata*) showed

a functional overlap of 47%, although their environmental characteristics were significantly different. These brevi-deciduous white oaks showed a smaller overlap with the evergreen species (2% to 12%). Finally, the two evergreen species, *Q. aff. uxoris* (red oak) and *Q. martinezii* (white oak), showed low functional overlap and similar environmental characteristics.

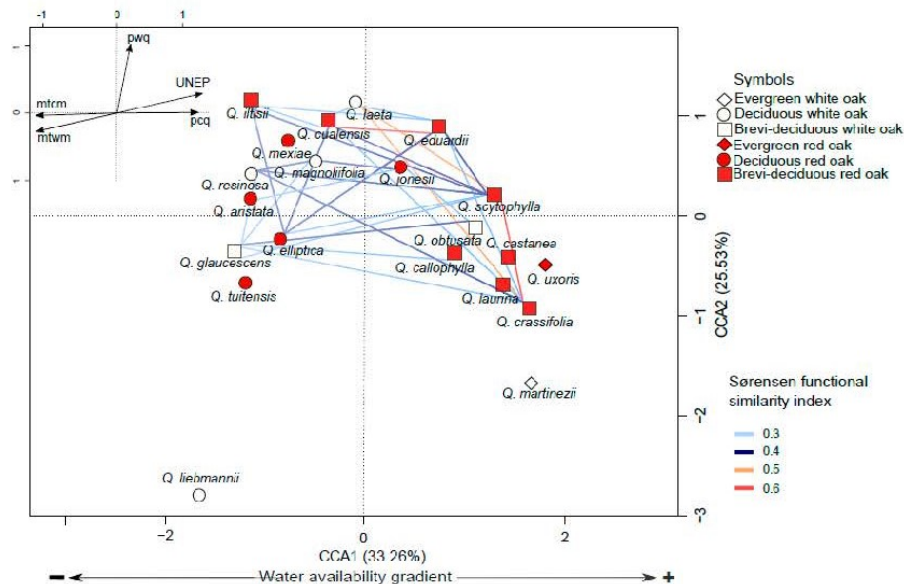


Figure 4. Sample ordination produced by canonical correspondence analysis. The vectors indicate the environmental variables. UNEP (United Nations Environment Programme) aridity index; mtwm (maximum temperature of warmest month); mtcm (maximum temperature of coldest month); pcq (precipitation of coldest quarter), and pwq (precipitation of warmest quarter). Lines indicate Sørensen functional similarity overlap ≥ 0.3 among oak species pairs.

The results of the canonical correspondence analysis of the first two axes of the CCA explained 0.29 of the total variation (CCA1 = 0.82, $p < 0.001$; CCA2 = 0.63, $p < 0.001$). The first axis was dominated by the UNEP aridity index and the second axis was dominated by the precipitation of the warmest quarter (Figure 4).

4. Discussion

4.1. Oaks Functional Strategies for Water Use

Oak species present a wide range of morphological and physiological responses to different environmental conditions [38,40] such as water availability [9,72,73]. We identified trait covariation from the PCA analysis in leaf and wood traits that responded to the water availability gradient in combination with the seasonal regimens of temperature and precipitation.

4.1.1. Leaf Economic Spectrum and Leaf Life Span Strategies

The LES theory is mostly related to the trade-off between high resource acquisition and resource conservation [23]. The first axis (PC₁) was defined by the negative correlation between SLA and LDMC in the resource acquisition strategies defined by the LES; thus, at one end of the axis, we found oak species with high SLA (such as *Quercus tuitensis*), while at the opposite end were the species with the highest LDMC (such as *Q. mexiae*). The partition variance analysis on the LES axis showed that the leaf habit explains most of the variation and indicates that, within each foliar habit, there is a great variation

in responses. In addition, the role of interspecific variability is greater than intraspecific variability. This one may differ among traits, species, or among the biogeographical selected range [74]. Previous studies within oak populations and among oak species [9,31,75] have found leaf trait variation along aridity/precipitation gradients, according to the LES expectations.

In our study, the LES in oak species is determined by the aridity index and the interaction of the precipitation in the warmest quarter, which determine the level of drought stress to which plants are exposed. For instance, the spring precipitation in combination with the spring maximum temperatures will determine the highest level of drought stress and, as consequence, will determine the ecological strategy for resource acquisition and storage, such as deciduousness [11,76]. Deciduous and brevi-deciduous species drop their leaves during dry seasons or freezing temperatures to reduce water loss and costs via transpiration, maximizing their carbon uptake and nutrient use when water availability is not limited [19,24]. In contrast, a shorter dry season and less severe drought in ecosystems usually promote species with longer leaf life spans that retain their leaves throughout the dry season [1,11,76]; other studies found that soil depth and rooting depth can favor evergreen species in seasonally affected areas [24,36].

This convergence of ecological strategies along resource and elevation gradients has been reported previously in tree species [25,77]. The high temperatures in the Serranías Meridionales of Jalisco in spring and the reduced amount of precipitation along the gradient could lead to trait convergence to acquisitive strategies such as deciduousness in oak species. At the driest part of the gradient, we found deciduous and brevi-deciduous species that show resource-acquisitive leaf traits, such as *Q. liebmannii*, *Q. tuitensis*, and *Q. glaucescens*, which are the characteristic species of the transition zone between tropical deciduous forest and oak forest [78]. On the other side of the gradient, brevi-deciduous and evergreen oak species located in humid areas of the gradient show a more conservative strategy, such as *Q. martinezii* and *Q. laurina*, which are typical species confined to high elevations and montane cloud forest [33,78].

4.1.2. Stem Hydraulic Strategies

The stem hydraulic properties in this study are explained by a negative correlation between the vessel diameter (VD) and the vessel frequency (VF). This stem hydraulic trade-off has been shown in previous studies and means that mechanical support will be negatively related to storage or conduction along the water availability gradient [15,16,79]. However, it is important to incorporate data on the fraction of fibers and axial and radial parenchyma to support this hypothesis, as well as to incorporate data from other species to understand the xylem variation and how species invest differently in support and transport in different environmental conditions [80,81]. Vessel diameter is one of the most important wood anatomical characteristics that determines the adaptation of plants to drought [79,82]. It is considered a characteristic with a strong phylogenetic conservatism for oaks [8] and other species [82,83]. We found strong species segregation in the variance, which was attributed to interspecific differences, followed by differences in phylogenetic sections. The section *Lobatae* contained most of the variation, reflecting that the VD/VF relationship can lead to various drought strategies, from a drought-tolerance strategy with narrow vessels ($98 \mu\text{m}/10 \text{ per mm}^2$; *Q. jonesii*) to a drought-avoidance strategy with wide vessels ($241 \mu\text{m}/5 \text{ mm}^2$; *Q. laurina*). In the section *Quercus*, the VD/VF relationship ranged from $152 \mu\text{m}/8 \text{ mm}^2$ (*Q. magnoliifolia*) to $284 \mu\text{m}/6 \text{ mm}^2$ (*Q. martinezii*).

In agreement with several studies in angiosperms, narrow vessels with a high frequency lead to greater hydraulic safety because of the lower risk of vessel implosion and cavitation related to the redundancy of vessels [16,84]. The narrower xylem vessels indicate that oak species are more drought and embolism resistant [40], as we found in red oaks in drier sites. This supports the idea that red oaks possess drought tolerant strategies, as shown by Aguilar-Romero et al. [39]. White oak species showed wider vessels with less variation than red oaks. Lobo et al. [40] found that *Quercus petraea* (white oak) has wider vessels with no variation along an aridity gradient, suggesting that other anatomical features could provide drought tolerance in this species.

Vulnerability to embolism depends on several anatomical traits in addition to vessel size, such as vessel frequency [85], the presence of more fiber cells between adjacent vessels [86], and the thickness of the pit membranes between two adjoining vessels [87]. Wide vessels in dry habitats are efficient water conductors but are mechanically weaker than narrower vessels. Therefore, one evolutionary strategy involves generating a mixture of wide and narrow vessels or vasicentric tracheids in the wood [84]. Vasicentric tracheids are wood anatomical features that provide support around the vessels under water stress, maintaining a minimally conductive stream [88]. It has been suggested that the presence of these tracheids in the Fagaceae family could provide them with the ability to spread readily from wet tropical forests into temperate areas that have a dry season [15]. This anatomical feature has been reported in oaks and other dry-habitat species [88], suggesting that it is an important trait that allows plants, especially oaks, to survive during drought conditions [89]. However, more research on this anatomical feature is needed.

Functionally, drought-tolerant and drought-avoidant strategies of water use should be coordinated between leaf and wood tissues [2,4,18]. Vessel diameters and wood tissues show a mixture of genetic control and plasticity depending on the environment [83]; it has been reported that the leaf habit (e.g., retaining leaves) can influence plasticity levels in some xylem characteristics [82]. We found that some deciduous species possess wide vessels and higher content of water in the stem tissue, which is typically due to an elevated proportion of parenchyma for storing reserves. This reflects that some leaf traits (in this case, LES) can act in a way that is not coordinated with the wood traits [20], as demonstrated in other studies of particular taxa [90,91].

4.1.3. Leaf Area and Plant Height

Variations in leaf area and plant height made up the third axis of variation, in which the interspecific differences explained most of the proportion of variance. Plant height is a major determinant of a plant's ability to compete for light; it determines how leaf microenvironments regulate various leaf morphological and physiological traits [92,93].

Leaf area has important consequences for leaf energy and water balance; leaves of different sizes growing in the same habitat are expected to have distinct thermal regulation abilities, which influence leaf water loss and heat shedding [2,23]. Despite the considerable interspecific variation in leaf area and plant height that exists along the gradient, we observed a relationship with the precipitation in the coldest quarter: taller oak species with long elliptic-lanceolate leaves had medium leaf area values, such as *Q. laurina* ($LA_{MEAN} = 21.6$), while in contrast, smaller trees with wide obovate and concave leaves had high leaf area values, such as *Q. jonesii* ($LA_{MEAN} = 97.7$). Oak species have high levels of plasticity at the leaf level and show high morphological and leaf area variation [30,73]. Several factors, such as ontogeny, genotype, and environmental interaction, affect leaf traits; these factors are also important to consider at the individual level in order to understand the plasticity of the species [94]. Additionally, it has been shown that the variations in tree height and leaf area were largely independent of the variations in traits represented in the LES [95].

4.2. Variation in Functional Traits and Niche Segregation

Functional traits determine the main components of individual performance, as well as being useful to detect interactions between plants [2,3]. Traditionally, some traits have been used to support resource partitioning and niche segregation, but none associated with the niche differences that stabilize species coexistence [7,96]. However, this differentiation has been only detected when considering multiple axes of trait variation together (i.e., phenology, seed size, height, SLA, wood density, specific root length), suggesting that the maintenance of species diversity has a multidimensional nature [7,97]. We documented the variation in the functional space of oak species at different levels (section, leaf habit, and species), in agreement with several studies demonstrating that niche partitioning can facilitate coexistence among species (i.e., [1,6,7]). We also documented that the variation in leaf traits and the stem hydraulic structures play a central role in functional differentiation among oaks. The differences in

leaf life span may facilitate the coexistence of oaks in their functional spaces, as shown by the functional overlap among leaf habits and species level. The functional space overlap between deciduous and evergreen species is exceptionally low, which suggests that the first strong mechanism of species segregation was related to environmental characteristics and habitat suitability [6]. In this sense, deciduous and brevi-deciduous oaks are characteristic of temperate ecosystems in tropical regions [36], where deciduousness could be considered a facultative strategy that allows them to be effective competitors by fully or partly shedding their leaves during the dry or winter season to reduce water loss [25].

The functional space overlap of deciduous and brevi-deciduous oak species is high. Despite this finding, some environmental and functional segregation exists that allows them to reduce the competitive pressure for resources. For example, *Q. laeta* (white deciduous) and *Q. cualensis* (red brevi-deciduous) coexist in the pine-oak forest in the Serranías Meridionales of Jalisco at an elevational range of 1800–2300 m [33,46] and showed a functional overlap of 39%. *Quercus cualensis* and *Q. iltisii* (red brevi-deciduous) showed a functional overlap of 30% but have significantly different environmental characteristics. *Quercus iltisii* is a lowland species (1000–1500 m) that is mainly distributed in tropical subdeciduous forests and the oak-pine forest ecotone. These findings demonstrate environmental and elevational characteristics and segregation in the study site [33,46].

Seasonal temperature and precipitation regimes are important environmental filters that determine the viability of ecological drought strategies in plants [40,98] and explain the adaptive differentiation of populations within oak species [9,36]. In oaks, within the red section, divergent leaf trait evolution has been shown to be independent of phylogenetic relationships that could provide functional complementarity among some red oak species [8].

Cavender-Bares et al. [99] stated that the diversity of oak species in a region depends on the rate of evolution of different traits, and labile traits are critical for lineages to switch between available habitats and community types, while conserved traits are those that facilitate coexistence. Here, we documented that leaf traits reflect the LES across a wide range of variation as a reflection of habitat suitability among several species and that wood traits showed a stem hydraulic trade-off in vessel diameter and frequency that reflects phylogenetic section differences; these traits may promote coexistence between distantly related oak species. We propose that these traits contribute to explaining the coexistence of the high number of *Quercus* species with high endemism existing in the hotspot of Serranías Meridionales of Jalisco in Mexico [33,44].

5. Conclusions

Oak species in the Serranías Meridionales of Jalisco showed three functional dimensions: a primary dimension that reflects the LES that corresponds to the leaf habit; a second dimension that includes the stem hydraulic properties that show a phylogenetic component, in which red oaks are able to share resources with distantly related species (white oak species), and the third dimension was represented mainly by leaf area and plant height. Our findings indicate that the functional space, measured with leaf and stem traits such as hydraulic capacity, is linked to this niche segregation. Incorporating the variation in functional traits caused by phenotypic plasticity in a region can provide a better estimate of the functional space for different species by localizing the range of trait values. It is important to remember that trait plasticity promotes species coexistence across environmental gradients by enhancing and stabilizing niche differences and by generating competitive trade-offs between species. However, a trait-based approach to the quantification of species niche parameters remains challenging because of the difficulty of selecting traits that are specifically related to biotic versus abiotic filtering processes [100]. Finally, it is necessary to incorporate more studies under controlled conditions to understand the different variation strategies of the genus *Quercus* in order to understand the differential variation in the traits of co-occurring species.

Author Contributions: Conceptualization, M.A.-N., A.T.-M., and K.O.; methodology, M.A.-N., F.G.-O., and T.T.; supervision, F.G.-O. and K.O.; funding acquisition, K.O.; M.A.-N. wrote the first draft of manuscript. All authors

contributed to the discussion, revision, and improvement of the manuscript. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research was funded by CONACYT CVU/grant number 440679/271063 to M.A.-N.; DGAPA PAPIIT IV, 201016 to K.O., and IA208218 to A.T.M.

Acknowledgments: We thank to R. Velázquez-Durán for leaf and soil nutrient analyses. We also thank R. Aguilar-Romero, A. Pérez-Pedraza, C. Ortega-Martínez, J. Reyes-Galvez, J. Piña-Torres, D. Castillejos, H. Arenas-Navarro, and G. López-Segoviano for assistance with the field work. We thank S. Valencia-Á. for species identification. We thank social service students from Biogeography Conservation and Climate Change laboratory at ENES-Morelia for assistance. We especially thank the people of the Ejido Provincia, El Cuale, La Cumbre and county of Talpa de Allende for access to facilities and the study site. This paper constitutes a partial fulfillment of the Graduate Program in Biological Sciences of the National Autonomous University of Mexico (UNAM) for M.A.-N.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

Appendix A. Leaf Chemical Analysis

Chemical composition was determined for a mixture of dry leaves from five different individuals per species per plot. Nitrogen (N) and phosphorus (P) forms were analyzed colorimetrically using a Bran-Luebbe Auto Analyzer 3 (Norderstedt, Germany). N and P were determined following acid digestion in a mixture of concentrate H_2SO_4 and K_2SO_4 plus $CuSO_4$, the latter as a catalyst; N was determined by the micro-Kjeldahl method [52] and P by the molybdate colorimetric method following ascorbic acid reduction [53].

Appendix B. Leaf Habit Category

The category of leaf habit based on the code proposed by Cavender-Bares et al. [8] for canopy foliation was averaged for six to ten individuals per species over one year. The period was calculated as the number of days per year that a tree maintained 50% or more of its relative maximum foliage. Species were coded as deciduous when leaves drop synchronously at the onset of drought or freezing temperatures and leaves are absent for a significant portion of each year (<300 days); brevi-deciduous when leaves are generally present year round or with a brief period of leaflessness (≥ 300 days), and evergreen with a leaf life span >1 year, with leaves present year round (365 days).

Appendix C. Potential Evapotranspiration and Aridity Index Calculations

Potential evapotranspiration was calculated with the Hargreaves and Samani [101] method, based on the following equation:

$$ET_0 = C_i (T_{med} + 17.78) * Evap\ eq * (T_{max} - T_{min})^{0.5}$$

ET_0 = potential evapotranspiration by mm/day

C_i = constant 0.0023

T_{med} = average temperature in °C

T_{max} = maximum temperature in °C

T_{min} = minimum temperature in °C

$Evap\ eq$ = equivalent evaporation in mm/day

$$Evap\ eq = R_s * 1/\lambda$$

R_s = Solar extraterrestrial radiation based on latitude and longitude in MJules/m²/day [102].

$1/\lambda$ = inverse of the latent heat of vaporization (0.408) [103].

The aridity index proposed by the United Nations Environment Programme (UNEP) expresses the relationship between average annual precipitation (Pa) and potential evapotranspiration ($Evapot$) in a given area [50], which was calculated as $I = Pa/Evapot$.

Appendix D.

PCA performed with the whole set of leaf and stem traits for 275 individuals. Acronyms: LA (leaf area), SLA (specific leaf area), LDMC (leaf dry matter content), N (nitrogen concentration), P (phosphorus concentration), VF (vessel frequency), VD (vessel diameter), WD (wood density).

Table A1. Variable Scores for the Principal Components Analysis (PCA).

	PC ₁	PC ₂	PC ₃
LDMC	0.347	-0.507	0.296
SLA	-0.446	0.404	-0.077
LA	0.067	-0.222	-0.706
N	-0.422	-0.245	-0.127
P	-0.438	0.067	-0.060
WD	0.164	0.078	-0.487
VD	-0.287	-0.503	-0.159
VF	0.149	0.410	0.051
Height	-0.414	-0.190	0.348

Appendix E.

Hypervolumes for each plant dimension were based on each of the first three PCA axes at species level (see Figure A1). The MANOVA results for environmental characteristics for species pairs were coded as ND = no significant differences. Symbol “*” ($p < 0.05$) indicates significant differences in environmental conditions among species pairs.

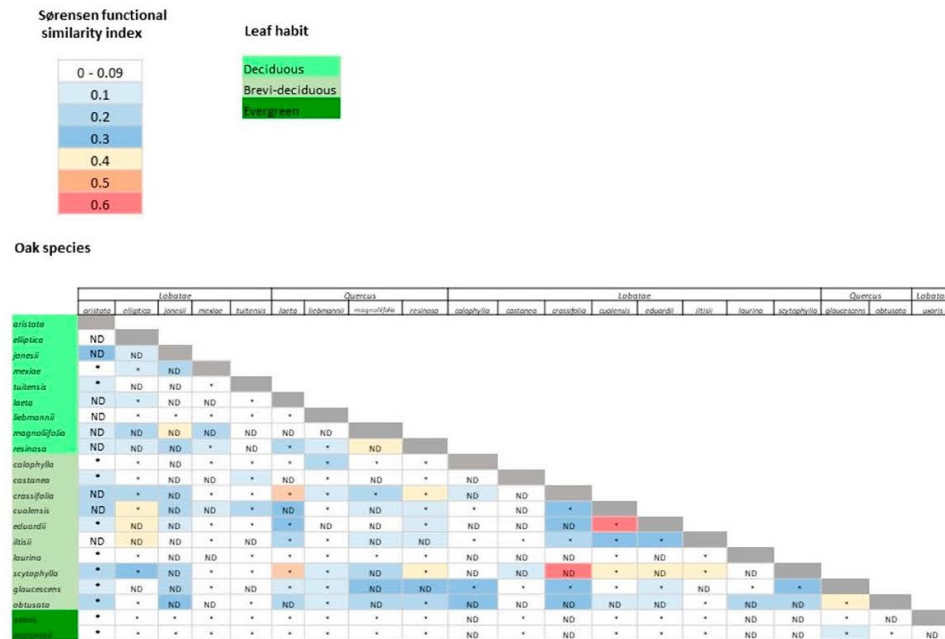


Figure A1. Sørensen Similarity Index among Oak Species Pairs.

References

1. Markesteijn, L.; Poorter, L.; Bongers, F.; Paz, H.; Sack, L. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: Coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytol.* **2011**, *191*, 480–495. [CrossRef]

2. Díaz, S.; Kattge, J.; Cornelissen, J.H.C.; Wright, I.J.; Lavorel, S.; Dray, S.; Reu, B.; Kleyer, M.; Wirth, C.; Colin Prentice, I.; et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature* **2016**, *529*, 167–171. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
3. Garnier, E.; Navas, M.-L. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agron. Sustain. Dev.* **2012**, *32*, 365–399. [[CrossRef](#)]
4. Reich, P.B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *J. Ecol.* **2014**, *102*, 275–301. [[CrossRef](#)]
5. Sterck, F.; Markesteijn, L.; Schieving, F.; Poorter, L. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2011**, *108*, 20627–20632. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
6. de la Riva, E.G.; Marañón, T.; Violle, C.; Villar, R.; Pérez-Ramos, I.M. Biogeochemical and Ecomorphological Niche Segregation of Mediterranean Woody Species along a Local Gradient. *Front. Plant Sci.* **2017**, *8*, 1242. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
7. Pérez-Ramos, I.M.; Matías, L.; Gómez-Aparicio, L.; Godoy, Ó. Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. *Nat. Commun.* **2019**, *10*, 1–11. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
8. Cavender-Bares, J.; Kitajima, K.; Bazzaz, F.A. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecol. Monogr.* **2004**, *74*, 635–662. [[CrossRef](#)]
9. Ramírez-Valiente, J.A.; Cavender-Bares, J. Evolutionary trade-offs between drought resistance mechanisms across a precipitation gradient in a seasonally dry tropical oak (*Quercus oleoides*). *Tree Physiol.* **2017**, *37*, 889–901. [[CrossRef](#)]
10. Van Ommen Kloeke, A.E.E.; Douma, J.C.; Ordoñez, J.C.; Reich, P.B.; Van Bodegom, P.M. Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **2012**, *21*, 224–235. [[CrossRef](#)]
11. Lusk, C.H.; Jimenez-Castillo, M.; Aragón, R.; Easdale, T.A.; Poorter, L.; Hinojosa, L.F.; Mason, N.W.H. Testing for functional convergence of temperate rainforest tree assemblages in Chile and New Zealand. *N. Z. J. Bot.* **2016**, *54*, 175–203. [[CrossRef](#)]
12. Wang, T.; Wang, Z.; Xia, F.; Su, Y. Local adaptation to temperature and precipitation in naturally fragmented populations of *Cephalotaxus oliveri*, an endangered conifer endemic to China. *Sci. Rep.* **2016**, *6*, 1–12. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
13. Querejeta, J.I.; Prieto, I.; Torres, P.; Campoy, M.; Alguacil, M.M.; Roldán, A. Water-spender strategy is linked to higher leaf nutrient concentrations across plant species colonizing a dry and nutrient-poor epiphytic habitat. *Environ. Exp. Bot.* **2018**, *153*, 302–310. [[CrossRef](#)]
14. Sperry, J.S.; Meinzer, F.C.; McCulloh, K.A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. *Plant Cell Environ.* **2008**, *31*, 632–645. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
15. Carlquist, S. *Comparative Wood Anatomy*, 2nd ed.; Springer: Berlin, Germany, 2001.
16. Poorter, L.; McDonald, I.; Alarcón, A.; Fichtler, E.; Licona, J.C.; Peña-Claros, M.; Sterck, F.; Villegas, Z.; Sass-Klaassen, U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytol.* **2010**, *185*, 481–492. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
17. Meinzer, F.C.; Johnson, D.M.; Lachenbruch, B.; McCulloh, K.A.; Woodruff, D.R. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Funct. Ecol.* **2009**, *23*, 922–930. [[CrossRef](#)]
18. Méndez-Alonzo, R.; Paz, H.; Zuluaga, R.C.; Rosell, J.A.; Olson, M.E. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* **2012**, *93*, 2397–2406. [[CrossRef](#)]
19. Poorter, L.; Markesteijn, L. Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. *Biotropica* **2008**, *40*, 321–331. [[CrossRef](#)]
20. Baraloto, C.; Paine, C.E.T.; Poorter, L.; Beauchene, J.; Bonal, D.; Domenach, A.M.; Hérault, B.; Patiño, S.; Roggy, J.C.; Chave, J. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecol. Lett.* **2010**, *13*, 1338–1347. [[CrossRef](#)]
21. Li, L.; McCormack, M.L.; Ma, C.; Kong, D.; Zhang, Q.; Chen, X.; Zeng, H.; Niinemets, Ü.; Guo, D. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecol. Lett.* **2015**, *18*, 899–906. [[CrossRef](#)]
22. Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B.; Vose, J.M.; Gresham, C.; Volin, J.C.; Bowman, W.D. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* **1999**, *80*, 1955–1969. [[CrossRef](#)]

23. Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J.H.C.; Diemer, M.; et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **2004**, *428*, 821–827. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
24. Givnish, T.J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: Solving the triple paradox. *Silva Fenn.* **2002**, *36*, 703–743. [[CrossRef](#)]
25. Bai, K.; He, C.; Wan, X.; Jiang, D. Leaf economics of evergreen and deciduous tree species along an elevational gradient in a subtropical mountain. *AoB Plants* **2015**, *7*, 1–15. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
26. Mason, C.; Donovan, L. Evolution of the leaf economics spectrum in herbs: Evidence from environmental divergences in leaf physiology across Helianthus (Asteraceae). *Evolution* **2015**, *69*. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
27. Edwards, E.J.; Chatelet, D.S.; Sack, L.; Donoghue, M.J. Leaf life span and the leaf economic spectrum in the context of whole plant architecture. *J. Ecol.* **2014**, *102*, 328–336. [[CrossRef](#)]
28. Manos, P.S.; Doyle, J.J.; Nixon, K.C. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in Quercus subgenus Quercus (Fagaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* **1999**, *12*, 333–349. [[CrossRef](#)]
29. Deng, M.; Jiang, X.-L.; Hipp, A.L.; Manos, P.S.; Hahn, M. Phylogeny and biogeography of East Asian evergreen oaks (Quercus section Cyclobalanopsis; Fagaceae): Insights into the Cenozoic history of evergreen broad-leaved forests in subtropical Asia. *Mol. Phylogenet. Evol.* **2018**, *119*, 170–181. [[CrossRef](#)]
30. Cavender-Bares, J. Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (Quercus), a model clade for integrating ecology and evolution. *New Phytol.* **2018**, *221*, 669–692. [[CrossRef](#)]
31. de la Riva, E.G.; Arenas Navarro, M.; Villar Montero, R.; García Oliva, F.; Oyama, K. El papel de la evapotranspiración en la distribución funcional foliar de 28 especies del género Quercus de España y México. *Ecosistemas* **2019**, *28*, 199–207. [[CrossRef](#)]
32. Bouchenak-Khelladi, Y.; Onstein, R.E.; Xing, Y.; Schwery, O.; Linder, H.P. On the complexity of triggering evolutionary radiations. *New Phytol.* **2015**, *207*, 313–326. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
33. Arenas-Navarro, M.; García-Oliva, F.; Torres-Miranda, A.; Téllez-Valdés, O.; Oyama, K. Environmental filters determine the distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot in western Mexico. *Bot. Sci.* **2020**, *98*, 219–237. [[CrossRef](#)]
34. Valencia-A, S. Diversidad del género Quercus (Fagaceae) en México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* **2004**, *75*, 33–53.
35. Nixon, K.C. Global Neotropical distribution and diversity of oak (genus Quercus) and oak forest. In *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*; Kappelle, M., Ed.; Springer: Berlin, Germany, 2006; pp. 3–13. ISBN 978-3-540-28909-8.
36. Hipp, A.L.; Manos, P.S.; González-Rodríguez, A.; Hahn, M.; Kaproth, M.; McVay, J.D.; Valencia-Ávalos, S.; Cavender-Bares, J. Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytol.* **2018**, *217*, 439–452. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
37. Nixon, K.C. Infrageneric classification of Quercus (Fagaceae) and typification of sectional names. *Ann. des Sci. For.* **1993**, *50*, 25–34. [[CrossRef](#)]
38. Renninger, H.J.; Carlo, N.; Clark, K.L.; Schafer, K.V.R. Physiological strategies of co-occurring oaks in a water- and nutrient-limited ecosystem. *Tree Physiol.* **2014**, *34*, 159–173. [[CrossRef](#)]
39. Aguilar-Romero, R.; Pineda-García, F.; Paz, H.; González-Rodríguez, A.; Oyama, K. Differentiation in the water-use strategies among oak species from central Mexico. *Tree Physiol.* **2017**, *37*, 915–925. [[CrossRef](#)]
40. Lobo, A.; Torres-Ruiz, J.M.; Burlett, R.; Lemaire, C.; Parise, C.; Francioni, C.; Truffaut, L.; Tomášková, I.; Hansen, J.K.; Kjær, E.D.; et al. Assessing inter- and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. *For. Ecol. Manag.* **2018**, *424*, 53–61. [[CrossRef](#)]
41. Torres-Ruiz, J.M.; Kremer, A.; Carins Murphy, M.R.; Brodribb, T.; Lamarque, L.J.; Truffaut, L.; Bonne, F.; Ducouso, A.; Delzon, S. Genetic differentiation in functional traits among European sessile oak populations. *Tree Physiol.* **2019**. [[CrossRef](#)]
42. Servicio Meteorológico Nacional Normales Climatológicas por Estado. Available online: <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=jal> (accessed on 5 December 2017).
43. Velázquez-Ruiz, A.; Martínez, L.M.; Carrillo, F.M. Caracterización climática para la región de Bahía de Banderas mediante el sistema de Köppen, modificado por García, y técnicas de sistemas de información geográfica. *Invest. Geogr.* **2012**, *79*, 7–19. [[CrossRef](#)]
44. Torres-Miranda, A.; Luna-Vega, I.; Oyama, K. New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (Quercus L., Section Lobatae). *Syst. Biol.* **2013**, *62*, 555–573. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]

45. Vargas-Rodriguez, Y.L.; Urbatsch, E.; Karaman-Castro, V.; Figueroa-Rangel, B.L. *Acer binzayedii* (Sapindaceae), a new maple species from Mexico. *Brittonia* **2017**, *69*, 249–252. [CrossRef]
46. González-Villarreal, L.M. Two new species of oak (Fagaceae, Quercus sect. Lobatae) from the Sierra Madre del Sur, Mexico. *Brittonia* **2003**, *55*, 49–60. [CrossRef]
47. Pérez-Harguindeguy, N.; Diaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M.S.; Cornwell, W.; Craine, J.; Gurrich, D.; et al. New handbook for standardise measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* **2013**, *61*, 167–234. [CrossRef]
48. Cuervo-Robayo, A.P.; Téllez-Valdés, O.; Gómez-Albores, M.A.; Venegas-Barrera, C.S.; Manjarrez, J.; Martínez-Meyer, E. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *Int. J. Climatol.* **2014**, *34*, 2427–2437. [CrossRef]
49. Hutchinson, M.F. *Anusplin Version 4.36 User Guide*; Centre for Resource and Environmental Studies. The Australian National University: Canberra, Australia, 2006.
50. United Nations Environment Programme. *World Atlas of Desertification*, 2nd ed.; Middleton, N., Thomas, D.S.G., Eds.; United Nations Environment Programme/Edward Arnold: London, UK, 1997; ISBN 0340555122.
51. Huffman, E.W., Jr. Performance of a new automatic carbon dioxide coulometer. *Microchem. J.* **1977**, *22*, 567–573. [CrossRef]
52. Bremner, J.M. Nitrogen-total. In *Methods of Soil Analysis Part 3: Chemical Analysis*; Sparks, D., Page, A.L., Helmke, P.A., Loerppert, R.G.H., Soltanpour, P.N., Tabatabai, M.A., Jhonson, C.T., Sumner, M.E., Eds.; Soil Science Society of American and American Society of Agronomy: Madison, WI, USA, 1996; pp. 1085–1121.
53. Murphy, J.; Riley, J.P. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* **1962**, *27*, 31–36. [CrossRef]
54. Robertson, P.G.; Coleman, D.C.; Bledsoe, C.S.; Sollins, P. *Standard Soil Methods for Long-Term Ecological Research (LTER)*; Oxford University Press: Oxford, UK, 1999.
55. Michelaki, C.; Fyllas, N.M.; Galanidis, A.; Aloupi, M.; Evangelou, E.; Arianoutsou, M.; Dimitrakopoulos, P.G. An integrated phenotypic trait-network in thermo-Mediterranean vegetation describing alternative, coexisting resource-use strategies. *Sci. Total Environ.* **2019**, *672*, 583–592. [CrossRef]
56. de Bello, F.; Lavorel, S.; Albert, C.H.; Thuiller, W.; Grigulis, K.; Dolezal, J.; Janeček, Š.; Lepš, J. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods Ecol. Evol.* **2011**, *2*, 163–174. [CrossRef]
57. Grueber, C.E.; Nakagawa, S.; Laws, R.J.; Jamieson, I.G. Multimodel inference in ecology and evolution: Challenges and solutions. *J. Evol. Biol.* **2011**, *24*, 699–711. [CrossRef]
58. Harrison, X.A.; Donaldson, L.; Correa-Cano, M.E.; Evans, J.; Fisher, D.N.; Goodwin, C.E.D.; Robinson, B.S.; Hodgson, D.J.; Inger, R. A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ* **2018**, *2018*, e4794. [CrossRef] [PubMed]
59. Burnham, K.P.; Anderson, D.R. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*; Springer: New York, NY, USA, 2002.
60. Nakagawa, S.; Schielzeth, H. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* **2013**, *4*, 133–142. [CrossRef]
61. Blonder, B.; Morrow, C.B.; Maitner, B.; Harris, D.J.; Lamanna, C.; Violle, C.; Enquist, B.J.; Kerkhoff, A.J. New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods Ecol. Evol.* **2018**, *9*, 305–319. [CrossRef]
62. Hutchinson, G.E. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* **1957**, *22*, 415–427. [CrossRef]
63. Lamanna, C.; Blonder, B.; Violle, C.; Kraft, N.; Sandel, B.; Šimová, I.; Donoghue, J.; Svenning, J.-C.; McGill, B.; Boyle, B.; et al. Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2014**, *111*, 13745–13750. [CrossRef]
64. Mammola, S. Assessing similarity of n-dimensional hypervolumes: Which metric to use? *J. Biogeogr.* **2019**, *46*, 2012–2023. [CrossRef]
65. Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; McGlinn, D.; Minchin, P.; B. O'Hara, R.; Simpson, G.; Solymos, P. *Vegan: Community Ecology Package. Ordination Methods, Diversity Analysis and Other Functions for Community and Vegetation Ecologists. Version 2.4-0.* Available online: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (accessed on 24 April 2016).
66. Bougeard, S.; Dray, S. Supervised multiblock analysis in R with the ade4 Package. *J. Stat. Softw.* **2018**, *86*, 1–17. [CrossRef]

67. Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models; R Package Version 3.1-121. Available online: <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme> (accessed on 1 April 2019).
68. Bates, D.; Mächler, M.; Bolker, B.; Walker, S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* **2015**, *67*, 1–48. [[CrossRef](#)]
69. Bartoň, K. MuMIn: Multi-Model Inference; R Packag. version 1.43.17. Available online: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn> (accessed on 15 February 2020).
70. Blonder, B.; Lamanna, C.; Violle, C.; Enquist, B.J. The n-dimensional hypervolume. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **2014**, *23*, 595–609. [[CrossRef](#)]
71. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Available online: <https://cran.r-project.org> (accessed on 26 October 2017).
72. Uribe-Salas, D.; Sáenz-Romero, C.; González-Rodríguez, A.; Téllez-Valdéz, O.; Oyama, K. Foliar morphological variation in the white oak *Quercus rugosa* Née (Fagaceae) along a latitudinal gradient in Mexico: Potential implications for management and conservation. *For. Ecol. Manag.* **2008**, *256*, 2121–2126. [[CrossRef](#)]
73. Lara-De La Cruz, L.I.; García-Oliva, F.; Oyama, K.; Rodríguez, A.G. Association of functional trait variation of *Quercus castanea* with temperature and water availability gradients at the landscape level. *Bot. Sci.* **2020**, *98*. [[CrossRef](#)]
74. de la Riva, E.G.; Pérez-Ramos, I.M.; Tosto, A.; Navarro-Fernández, C.M.; Olmo, M.; Marañón, T.; Villar, R. Disentangling the relative importance of species occurrence, abundance and intraspecific variability in community assembly: A trait-based approach at the whole-plant level in Mediterranean forests. *Oikos* **2016**, *125*, 354–363. [[CrossRef](#)]
75. Ramirez-Valiente, J.A.; Sanchez-Gomez, D.; Aranda, I.; Valladares, F. Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiol.* **2010**, *30*, 618–627. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
76. Borchert, R.; Robertson, K.; Schwartz, M.D.; Williams-Linera, G. Phenology of temperate trees in tropical climates. *Int. J. Biometeorol.* **2005**, *50*, 57–65. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
77. Read, Q.D.; Moorhead, L.C.; Swenson, N.G.; Bailey, J.K.; Sanders, N.J. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Funct. Ecol.* **2014**, *28*, 37–45. [[CrossRef](#)]
78. González Villarreal, L.M.; Universidad de Guadalajara, Instituto de Botánica. *Contribución al Conocimiento del Género Quercus (Fagaceae) en el Estado de Jalisco*; Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara: Guadalajara, Mexico, 1986; ISBN 9688950270.
79. Zanne, A.E.; Westoby, M.; Falster, D.S.; Ackerly, D.D.; Loarie, S.R.; Arnold, S.E.J.; Coomes, D.A. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *Am. J. Bot.* **2010**, *97*, 207–215. [[CrossRef](#)]
80. Ziemnińska, K.; Westoby, M.; Wright, I.J. Broad Anatomical variation within a narrow wood density range—A study of twig wood across 69 Australian angiosperms. *PLoS ONE* **2015**, *10*, e0124892. [[CrossRef](#)]
81. Fortunel, C.; Ruelle, J.; Beauchêne, J.; Fine, P.V.A.; Baraloto, C. Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New Phytol.* **2014**, *202*, 79–94. [[CrossRef](#)]
82. Scholz, A.; Stein, A.; Choat, B.; Jansen, S. How drought and deciduousness shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. *IAWA J.* **2014**, *35*, 337–355. [[CrossRef](#)]
83. Fisher, J.B.; Goldstein, G.; Jones, T.J.; Cordell, S. Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *Am. J. Bot.* **2007**, *94*, 709–715. [[CrossRef](#)]
84. Tyree, M.T.; Davis, S.D.; Cochard, H. Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA J.* **1994**, *15*, 335–360. [[CrossRef](#)]
85. Jacobsen, A.L.; Ewers, F.W.; Pratt, R.B.; Paddock, W.A.; Davis, S.D. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiol.* **2005**, *139*, 546–556. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
86. Cai, J.; Li, S.; Zhang, H.; Zhang, S.; Tyree, M.T. Recalcitrant vulnerability curves: Methods of analysis and the concept of fibre bridges for enhanced cavitation resistance. *Plant. Cell Environ.* **2014**, *37*, 35–44. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
87. Li, S.; Lens, F.; Espino, S.; Karimi, Z.; Klepsch, M.; Schenk, H.J.; Schmitt, M.; Schuldt, B.; Jansen, S. Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA J.* **2016**, *37*, 152–171. [[CrossRef](#)]

88. Carlquist, S. Vasicentric tracheids as a drought survival mechanism in the woody flora of southern California and similar regions; review of vasicentric tracheids. *Aliso* **1985**, *11*, 37–68.
89. Fontes, C.G.; Cavender-Bares, J. Toward an integrated view of the ‘elephant’: Unlocking the mysteries of water transport and xylem vulnerability in oaks. *Tree Physiol.* **2019**, *40*, 1–4. [[CrossRef](#)]
90. Martin, R.E.; Asner, G.P.; Sack, L. Genetic variation in leaf pigment, optical and photosynthetic function among diverse phenotypes of *Metrosideros polymorpha* grown in a common garden. *Oecologia* **2007**, *151*, 387–400. [[CrossRef](#)]
91. Dunbar-Co, S.; Sporck, M.J.; Sack, L. Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian Plantago radiation. *Int. J. Plant Sci.* **2009**, *170*, 61–75. [[CrossRef](#)]
92. Moles, A.; Warton, D.; Warman, L.; Swenson, N.; Laffan, S.; Zanne, A.; Pitman, A.; Hemmings, F.; Leishman, M. Global patterns in plant height. *J. Ecol.* **2009**, *97*, 923–932. [[CrossRef](#)]
93. Laughlin, D.C. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *J. Ecol.* **2014**, *102*, 186–193. [[CrossRef](#)]
94. Russo, S.E.; Kitajima, K. The Ecophysiology of leaf lifespan in tropical forests: Adaptive and plastic responses to environmental heterogeneity. In *Tropical Tree Physiology*; Goldstein, G., Santiago, L., Eds.; Springer: Cham, Germany, 2016; pp. 357–383. ISBN 978-3-319-27422-5.
95. Bruehlheide, H.; Dengler, J.; Purschke, O.; Lenoir, J.; Jiménez-Alfaro, B.; Hennekens, S.M.; Botta-Dukát, Z.; Chytrý, M.; Field, R.; Jansen, F.; et al. Global trait–environment relationships of plant communities. *Nat. Ecol. Evol.* **2018**, *2*, 1906–1917. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
96. Chesson, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **2000**, *31*, 343–366. [[CrossRef](#)]
97. Kraft, N.J.B.; Godoy, O.; Levine, J.M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2015**, *112*, 797–802. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
98. Gleason, S.M.; Butler, D.W.; Waryszak, P. Shifts in leaf and stem hydraulic traits across aridity gradients in Eastern Australia. *Int. J. Plant Sci.* **2013**, *174*, 1292–1301. [[CrossRef](#)]
99. Cavender-Bares, J.; Ackerly, D.D.; Baum, D.A.; Bazzaz, F.A. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *Am. Nat.* **2004**, *163*, 823–843. [[CrossRef](#)]
100. Violle, C.; Jiang, L. Towards a trait-based quantification of species niche. *J. Plant Ecol.* **2009**, *2*, 87–93. [[CrossRef](#)]
101. Hargreaves, G.H.; Samani, Z.A. Reference crop evapotranspiration from temperature. *Appl. Eng. Agric.* **1985**, *1*, 96–99. [[CrossRef](#)]
102. NASA National Aeronautics and Space Administration. Available online: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (accessed on 25 December 2017).
103. Allen, R.G. *Evapotranspiración del Cultivo: Guías Para la Determinación de los Requerimientos de Agua de los Cultivos*; Food & Agriculture Org.: Roma, Italy, 2006; Volume 56.



© 2020 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Capítulo III

The role of wood anatomical traits in the coexistence of oak species along an environmental gradient.

Arenas-Navarro M., Oyama K., García-Oliva F., Torres-
Miranda A., de la Riva E.G., Terrazas T.

En revisión:

AoB PLANTS

The role of wood anatomical traits in the coexistence of oak species along an environmental gradient

Maribel Arenas-Navarro ^{1,2}, Ken Oyama ², Felipe García-Oliva ³, Andrés Torres-Miranda ², Enrique G. de la Riva ⁴, Teresa Terrazas ^{5*}

¹ Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán CDMX CP 04510, Mexico; ² Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Morelia, Michoacán CP 58190, Mexico; ³ Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Morelia, Michoacán CP 58190, Mexico; ⁴ Department of Ecology, Brandenburg University of Technology, Cottbus, Germany; ⁵ Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán CDMX CP 04510, Mexico.

*Author for correspondence:

Teresa Terrazas

email: tterrazas@ib.unam.mx

Summary

- Oaks (*Quercus* L.) are a dominant woody plant genus in the northern hemisphere, which occupy a wide range of habitats and are ecologically diverse.
- We analyzed the wood anatomical traits of 21 oak species in a biodiversity hot spot to identify their performance according to abiotic factors, leaf phenological patterns and phylogenetic restrictions by analyzing the inter- and intraspecific variation. We also measured the phenotypic plasticity of wood traits to determine the role of environment and geographic distance in the amplitude of phenotypic plasticity.
- Oak species showed two functional dimensions of wood trait variation: the primary axis was related to the vessel diameter and frequency trade-off, and the secondary axis reflected the fiber lumen and wood density. The high interspecific wood trait variation and species segregation was related to habitat suitability by leaf habit and phylogenetic section. At the intraspecific level, we found that thirteen oak species showed a modification of at least one anatomical wood cell along the environmental gradient and for last higher environmental distance resulted in a higher relative distance plasticity index among traits.
- Our findings provide insight into the wood anatomical strategies that occur along environmental gradients, promoting co-occurrence patterns among close relative's species.

Keywords

fiber traits, hydraulic traits, phenotypic plasticity, *Quercus*, wood anatomy

Introduction

Plants possess physiological and anatomical adaptations in leaves, stem, and roots for dealing with abiotic factors and stress conditions (i.e., drought, salinity, extreme temperatures, and inadequate or excessive light conditions) (Niinemets, 2010; Gratani, 2014; Chelli-Chaabouni, 2014). Stems play an enormous variety of roles, such as transporting, storing, and releasing water and nutrients from the roots to the leaves through the xylem of woody plants (Tyree, 1997).

Angiosperm wood is composed of several distinct cell types, such as vessels, fibers, tracheids and parenchyma. Their main functions are separated into water transport and nutrients (via vessels but also in some species via tracheids) from mechanical support (mainly via fibers) and metabolite transport and water and nutrients storage, as well as defense against pathogens for the parenchyma (axial and radial) (Zanne *et al.*, 2010; Ziemińska *et al.*, 2015). The variation among wood traits has allowed identification of several trade-offs and includes the following: changes in the fraction of sapwood occupied by vessel lumina (open conduit spaces), between vessel diameter and vessel frequency; the fraction of fiber wall and fiber lumen and the parenchyma-fiber fraction (Chave *et al.*, 2009; Zanne *et al.*, 2010; Ziemińska *et al.*, 2015; Chen *et al.*, 2020). These adjustments are not necessarily mutually exclusive, and plants may present a combination of these traits for the acquisition and storage of water (Gratani, 2014; Ziemińska *et al.*, 2015).

The ability of plants to modify their functional traits has been suggested to be associated with their distribution patterns and survival success (Díaz *et al.*, 2016). At the regional level, the species pool is distributed in local communities based on their functional traits and their ability to compete successfully for resources within a local community, resulting in co-occurrence among functionally similar species (Chesson, 2000; Kraft *et al.*, 2015). At a finer scale, within local communities, close relatives should then segregate among functionally similar species, favoring coexistence among functionally dissimilar species with complementary resource usage (Webb *et al.*, 2002; Silvertown *et al.*, 2006).

Variation in wood anatomical traits represents adaptive structural solutions to achieve an optimal balance among the competing needs of support, storage, and transport under phylogenetic constraints (Chave *et al.*, 2006; Swenson & Enquist, 2007; Martinez-Cabrera *et al.*, 2009). When phylogenetically conserved traits are correlated with specific

environmental conditions, close relatives should respond similarly to environmental gradients (Chave *et al.*, 2006; Swenson & Enquist, 2007). Wood density is considered a phylogenetically conserved trait, which reflects a plant's carbon investment, correlated with mechanical properties and life history strategies (Chave *et al.*, 2006; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009). High wood densities reflect a higher carbon investment, providing stronger defense and lower vulnerability. In contrast, low density allows a fast growth in plant size because it has less construction cost (Chave *et al.*, 2006; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009).

Differences in wood density at the regional scale have been correlated with climatic gradients (Clough *et al.*, 2017; Nabais *et al.*, 2018) and elevation (Chave *et al.*, 2006; Swenson & Enquist, 2007). However, other wood anatomical traits showed contrasting patterns along elevational gradients (Jiménez-Noriega *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2020), vessel diameter and length of vessel elements, tracheids, and fiber-tracheids decrease with elevation, whereas the vessel frequency increases (Van den Oever *et al.*, 1981; Motomura *et al.*, 2007). In general, wood anatomical structures appear to be functionally more diverse than previously thought in their ecological and physiological roles, and additional studies at the inter- and intraspecific levels are needed (Ziemińska *et al.*, 2015; Lobo *et al.*, 2018; Rosas *et al.*, 2019).

Inter- and intraspecific differences in wood anatomical and hydraulic traits along environmental gradients or contrasting sites reflect the differences in the way plants adapt or adjust their traits to environmental variability (Schreiber *et al.*, 2015; Nabais *et al.*, 2018; Rosas *et al.*, 2019). Plants can exhibit phenotypic plasticity when they are exposed to environmental changes (Ackerly *et al.*, 2000; Price *et al.*, 2003), and such plastic responses may be crucial to survival in heterogeneous and variable conditions (Ackerly *et al.*, 2000; Gratani, 2014). Differences among species and populations may reflect different selective pressures; thus, it is important to identify plant functional traits in which plasticity may play a determining role in plants (Gratani, 2014). Studies at the inter- and intraspecific levels among closely related species can help to understand correlations among anatomical and hydraulic traits and provide information on how variable these traits respond to environmental gradients.

Oaks (*Quercus* L., Fagaceae) are a woody plant genus that occupy habitats that range from dry chaparral to cloud forests (Nixon, 1993; Valencia-Á., 2004; Hipp *et al.*,

2018). The American oak lineages, comprising mostly species from the *Lobatae* (red oaks) and *Quercus* (white oaks) sections, represent a high proportion of the aboveground live biomass and biodiversity in Mexican forests (Rzedowski, 2006; Valencia-Á., 2004; Téllez *et al.*, 2020). Temperate forests in Mexico are distributed mainly in the mountain chains, hosting a great diversity and endemism of woody species, such as oaks that underwent extraordinary diversification (Nixon, 1993; Hipp *et al.*, 2018). At the regional scale, mountains play a central role in the regulation of abiotic factors such as temperature and precipitation, creating environmental gradients and should be restricting functional similarity among close relatives (Cavender-Bares *et al.*, 2004; McCain & Grytnes, 2010).

In this study, our main aim was to analyze whether the different oak species have specific wood trait associations, which allow them to coexist along an environmental gradient at the regional scale. We analyzed the wood anatomical and hydraulic conductance traits of 21 oak species to identify their performance under abiotic factors and the differentiation in life history strategies (e.g., leaf habit) and possible phylogenetic restrictions. We also measured the phenotypic plasticity of anatomical and hydraulic traits for each species to determine the role of environment and geographic distance in the amplitude of phenotypic plasticity.

Materials and Methods

Site description

The study site was conducted in the floristic province of Serranías Meridionales of Jalisco, in west Mexico which comprises the “El Tuito-El Cuale-Talpa de Allende” Sierras (20° 20.885'- 20°110 9.008' N, and 105° 19.162'- 104° 40.106' W). This mountain complex is located within Cabo Corrientes and Talpa de Allende counties in Jalisco state, Mexico; in the boundary limits of the biogeographic provinces of the Sierra Madre del Sur and the Trans-Mexican Volcanic Belt with an altitudinal gradient that ranges from 650 to 2738 m. The average annual temperature ranges from 28.5 to 30.6 °C and the annual precipitation from 1500 to 1800 mm, with 80% of the rainfall concentrated between June and October (Arenas-Navarro *et al.*, 2020b). The main vegetation types are tropical deciduous forests at low elevations, oak, pine-oak, and fir forests at high elevations and montane cloud forests

in glens (Arenas-Navarro *et al.*, 2020b). The Serranías Meridionales of Jalisco are a biodiversity hotspot with many endemic species, including several endemic species of *Quercus* and *Pinus* among others (Torres-Miranda *et al.*, 2013; Vargas-Rodriguez *et al.*, 2017; Arenas-Navarro *et al.*, 2020b).

Wood trait measurements

Based on previous woody plot surveys across the region (33 rectangular 0.1 ha plots; see Arenas-Navarro *et al.*, 2020b), we were able to locate 21 oak species along the study area (see Table S1 for species names) and we proceeded to measure wood functional traits on them. At each plot, we selected five adult individuals of each oak species present per plot, sampling 275 oak individuals. For each tree, we recorded the height (m), and for wood traits, we removed a wood slide less than 5 cm in width at ~1.3 m trunk height with a saw in each tree avoiding the reaction wood because of the steep slope in some plots. For this slide, we removed bark, and wood from sapwood was used to determine density by the water-displacement method in the laboratory (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Portions of the wood samples were fixed in glycerin-ethanol-water (1:1:1). Lastly, transverse and longitudinal sections were cut 20 μm thick with a sliding microtome (Leica 2000 R, Westlar, Germany). Sections were double stained with safranin-fast green and mounted with synthetic resin. For vessel diameter (VD), the tangential vessel diameter of 50 vessels per individual was counted. Vessel frequency (VF) was calculated in 1 mm^2 considering all the vessels within two of the widest rays in 25 optical microscopic fields. Vessel area (VA) was calculated from diameters, assuming a circular cross section of 50 vessels and using the average. Fibers were separated into three fractions: fiber wall (F_W), fiber lumen (F_L), and fiber total diameter (F_D), quantifying 25 fibers per individual of each one. Anatomical traits were measured using an image analysis program (Image-Pro v.7.1 Pro v.7.1 connected to an Olympus BX50 light microscope); in addition, four hydraulic traits were calculated from the anatomical traits as vessel composition index (S), vessel composition index (F), vulnerability index (VI) and relative hydraulic conductivity (RC) for each individual (Table 1).

Relative distance plasticity index (RDPI)

The relative distance plasticity index ($RDPI$) was calculated to test for overall plasticity

of species according to Valladares *et al.* (2006). *RDPI* calculates the distance of one trait between two individuals: individual j of a particular species x growing under condition i with a second individual j' of the same species x growing under another condition i' . The sum of one pair is then divided by the total number of compared pairs or distances n . *RDPI* ranged from 0 (no plasticity) to 1 (maximal plasticity) (Eq. 1).

$$RDPI = \Sigma [d_{ij} \rightarrow i'j' / (xi'j' + xij)]/n$$

Eq. 1 – Equation for the relative distance plasticity index (*RDPI*).

RDPI has the advantage of not assuming any particular distribution of the data and significantly increasing the power of the statistical analyses (Valladares *et al.*, 2006). *RDPI* was calculated for 19 species with “Plasticity” R package (Ameztegui, 2017), excluding *Quercus martinezii* and *Q. uxoris* because they were collected in a single plot each.

Environmental variables

The climatic variables for the study site were obtained using the climatic surfaces reported by Cuervo-Robayo *et al.* (2014) and interpolated using the thin plate smoothing splines algorithm implemented in ANUSPLIN 4.36 (Hutchinson, 2006) using a digital elevation model at 60 m² resolution. Nineteen climatic variables were extracted for each plot. To avoid multicollinearity among the environmental variables, we selected variables with less correlation. The climatic variables selected were: minimum temperature of the coldest period (mtcp), mean temperature of the driest quarter (mtdq), precipitation of the warmest quarter (pwaq), precipitation of the wettest quarter (pwq), and precipitation of the coldest quarter (pcq).

Additionally, elevation was extracted from the digital elevation model at 60 m² resolution, which was processed with the Spatial Analyst tool (ESRI, 2013) of Geographical Information System ArcGIS ver. 10.2 and was included as an environmental variable.

Data analyses

Prior to any statistical analysis, we tested for normal distribution with Shapiro-Wilk's normality test and in consequence, all traits have been log₁₀ transformed to improve the normality criteria. Pearson's correlation analysis was used to test for relationships between traits and only correlation at $P < 0.01$ is described (Fig. 1). We selected five anatomical traits because of the high correlation among them, and we performed a Principal Component Analysis (PCA) with 275 oak individuals to analyze the existence of trade-offs between anatomical traits; later, we performed a second PCA incorporating the environmental variables to illustrate the correlation among anatomical traits and environment.

To determine whether oak species traits may be restricted by the environmental factors we used generalized linear mixed models (GLMM) (considering species as a random variable) to assess whether the PCA scores of the first two components differed among all possible combinations of environmental- and elevation-fixed explanatory factors. We tested the models for each explanatory factor and function independently. Then, we compared the candidate model containing a term of interest to the corresponding "null" model lacking that term, which assumes no effect of any factor. The best models were selected using their Akaike information criterion corrected for small sample sizes (AICc) between the null model and the candidate models. Finally, we measured the proportion of explained variance in the best models by the Nakagawa & Schielzeth (2013) method, which returns two complementary R^2 values: the marginal R^2 encompassing the variance explained by only the fixed effects and the conditional R^2 comprising the variance explained by the whole model (fixed and random effects).

Interspecific differences in anatomical and hydraulic traits for the 21 oak species were tested using one-way ANOVA and then compared post hoc via a Tukey's Honest Significant Differences (HSD) test. Differences between sections were tested with Student's t test, and differences between leaf habit were tested with one-way ANOVA and then compared post hoc via Tukey's-HSD test. Lastly, we created six subgroups of species according to their section (*Quercus* and *Lobatae*) and leaf habit (deciduous, brevi-deciduous and evergreen); we applied a one-way ANOVA and then compared post hoc via a Tukey's-HSD test. The subgroups are: deciduous red oaks (dro); deciduous white oaks

(dwo); brevi-deciduous red oaks (bro); brevi-deciduous white oaks (bwo); evergreen red oaks (ero) and evergreen white oaks (ewo).

Intraspecific differences in anatomical and hydraulic traits were measured in 19 species; species present in only two plots (four species) were tested with Student's *t* test, and species with three plots were tested with one-way ANOVA (15 species). *Quercus martinezii* and *Q. uxoris* were measured in only one plot because of the restricted distribution in the study area.

To compare the *RDPI* values between sections and leaf habit (brevideciduous and deciduous) a Student's *t* test was performed. *RDPI* ranges from 0 (no plasticity) to 1 (maximal plasticity), the index was *arcsin*-square root transformed prior to analysis (Grassein *et al.*, 2010). We obtained the average of the *RDPI* by species from one plot to another plot and constructed a distance matrix per section. We used multiple regression on distance matrices (MRM) (Legendre & Legendre, 1998; Lichstein, 2007) to determine the extent to which geographic distance and environmental distance influence the *RDPI*. MRM performs a multiple regression analysis between two or more distance matrices, using permutations to determine the significance of the coefficients of determination (Legendre & Legendre, 1998; Lichstein, 2007). MRM was conducted using *RDPI* distances as response and geographical and environmental distance matrices as predictors. The geographical distance matrix was calculated with the geographical distances between each pair of plots, using their geographical coordinates and Euclidean distances. To construct the environmental distance matrix, we standardized the different units of the different environmental variables and used these values to build up a distance matrix based on Euclidean distances by pair of plots. MRM analyses were conducted using 5000 random permutations of the rows and columns of the dependent matrix in the package "ecodist" ver 2.0.1 (Goslee & Urban, 2007).

Analyses were calculated with the packages "vegan" ver. 2.5 (Oksanen *et al.*, 2016), "ade4" ver. 1.7 (Bougeard & Dray, 2018), "nlme" ver. 3.1 (Pinheiro *et al.*, 2015), "lme4" ver. 1.1 (Bates *et al.*, 2015), "corrplot" ver. 0.84 (Taiyun & Viliam, 2017), and "agricolae" 1.3-3 (De Mendiburu, 2020) in R software ver. 3.5 (R Core Team, 2017).

Results

Pearson's correlation showed a high correlation for anatomical traits between VD and VA ($R = 1$) and for hydraulic traits between S and VI ($R = 0.87$). Thus, we decided to discard VA and S from our analyses (Fig. 1). As F_D is correlated with fiber fractions, we discarded F_D only in the PCA to avoid redundancy and we used F_L and F_W instead. VD was positively correlated with hydraulic traits, such as RC ($R = 0.76$) and VI ($R = 0.59$); and it was negatively correlated with VF ($R = -0.32$). VF was positively correlated with F ($R = 0.96$) and was negatively with VI ($R = -0.82$).

The first PCA performed with the five anatomical traits explained 50.8% of the total variance in the first two principal components (Fig. S1). The first axis (PC_1) explained 27.1% of the variance and was related to the trade-off between vessel diameter (VD) and vessel frequency (VF). The second axis (PC_2) explained 23.7% of the total variance and was explained by fiber lumen (F_L) and wood density (WD) (see variable scores in Supporting Information Table S2). The second PCA performed with the anatomical traits and the environmental variables reflected that the first two components of the PCA explained 54.28% of the total variance (Fig. 2). The first axis (PC_1) explained 38.9% of the variance and was related to the minimum temperature of the coldest period and the precipitation of coldest quarter. The second axis (PC_2) explained 15.4% of the total variance and was explained by the trade-off between vessel diameter (VD) and vessel frequency (VF). These results reflected the distribution of the anatomical traits along the environmental gradient.

The GLMMs showed that the wood anatomical and hydraulic traits of the oak species studied were influenced by elevation and the seasonal conditions of precipitation and temperature (Table 2). The PC_1 (trade-off between $VD-VF$) and the PC_2 (F_L-WD) showed a positive relationship with the precipitation of the wettest quarter ($R^2_m = 0.03$; $R^2_c = 0.64$ and $R^2_m = 0.04$; $R^2_c = 0.28$, respectively). Vessel diameter and its correlated hydraulic traits (i.e., vulnerability index and relative hydraulic conductivity) showed a relationship with minimum temperature of the coldest period ($R^2_m = 0.07$; $R^2_c = 0.54$) (Table 2). Vessel frequency, fiber diameter, and vessel lumen fraction showed a positive relationship with the precipitation of the warmest quarter (Table 2). Fiber lumen showed a

negative relationship with mean temperature of the driest quarter ($R^2_m = 0.06$; $R^2_c = 0.31$). Fiber wall and wood density showed a negative relationship with elevation ($R^2_m = 0.01$; $R^2_c = 0.31$ and $R^2_m = 0.10$; $R^2_c = 0.23$, respectively). Finally, height showed a positive relationship with precipitation of the wettest quarter ($R^2_m = 0.16$; $R^2_c = 0.66$).

Interspecific variation

We found significant differences in wood anatomical and hydraulic traits among the oak species, section, leaf habit and section/leaf habit subgroups (Table 3). The ANOVA analyses showed that a high interspecific variation among oak species existed in the study area (Fig. 3). In contrast to species in drier areas with high VF and narrow VD , such as *Q. jonesii* and *Q. aristata*, species located in humid areas, such as *Q. martinezii* and *Q. uxoris*, had wide VD and low VF (Fig. 3). Regarding the fibers, compared to *Q. tuitensis* with the narrower F_D , *Q. calophylla* showed wider F_D ; and regarding fiber fractions, there were differences among the species between the lumen and wall thickness. For example, *Q. iltisii* exhibited a narrow F_L , in contrast to *Q. uxoris*. Otherwise, *Q. tuitensis*, *Q. crassifolia* exhibited a thinner F_W compared to *Q. resinosa* and *Q. glaucescens* (Fig. S2e). Oak species showed a variation in wood density, which ranged from 0.57 g/cm³ in *Q. crassifolia* as medium density to 0.74 g/cm³ in *Q. liebmanii* as a high density (Fig. S2e, f).

By section, we found differences in VD , fiber wall and lumen and wood density, where wider vessels and thicker fiber walls were in section *Quercus* (Fig. 4). By leaf habit, we found differences between categories in VD (Fig. 4); however, in VF , we found significant differences in deciduous, in respect to brevideciduous and evergreen with the lowest VF per mm². We did not find differences in F_D , but we found differences in F_W in brevideciduous, in respect to deciduous and evergreen and in F_L we found differences in brevideciduous among the two others. The deciduous wood density was higher between brevideciduous and evergreen oaks.

In the subgroups conformed by section/leaf habit, we did not find differences between evergreen red oaks and evergreen white oaks in VD and VF with the widest vessels and lowest frequency (Fig. 4). Deciduous red oaks were different from the subgroups showing a smaller VD , followed by the brevideciduous red, deciduous white and finally the brevideciduous white oaks. In respect to VF , brevideciduous red showed a significant difference between the deciduous red oaks (Fig. 4). For the WD , we found that evergreen

red and white oaks were different to other subgroups. Regarding the fibers, the subgroups did not show differences in the F_D ; however, we found differences in F_L among the evergreen red and the deciduous white and differences in F_W among the brevideciduous red and brevideciduous white oaks (Fig. 4).

The interspecific variation for the hydraulic traits reflected a high variation of hydraulic traits among species; we have species with high VI and RC , such as *Q. martinezii* and *Q. uxoris* from humid sites, and species, such as *Q. liebmanii* and *Q. iltisii* from subhumid sites; conversely, we found species with low VI and RC , such as *Q. jonesii* and *Q. castanea* species, present in the pine-oak forest in dry slopes and *Q. aristata* from the oak forest and transition to tropical dry forest. However, the vessel lumen fractions reflect a lower variation; on one side are the species *Q. jonesii* and *Q. laeta*, and on the other side are species such as *Q. elliptica* and *Q. liebmanii*.

At the section level, the hydraulic traits only showed significant differences in RC , where the section *Quercus* showed higher RC values. At leaf habit level, we found differences in VI among the three categories, with the highest VI values found in evergreen oaks. For RC , we found that evergreen trees possess higher RC than brevideciduous and deciduous oaks. In the subgroups conformed by section/leaf habit, we did not find differences in evergreen red and white oaks, VI and RC , with the widest vessels and the lowest frequency; in addition, we did not find differences in the deciduous red and white oaks in VI , but we found differences in RC . Brevideciduous red and white oaks did not show differences in VI , but they showed differences in RC .

Intraspecific variation

We found significant differences in wood anatomical and hydraulic traits at the intraspecific level. The oak species that showed differences in VD and VF among sites were *Quercus eduardii*, *Q. elliptica*, and *Q. obtusata* (Table 4); nevertheless, species such as *Q. calophylla*, *Q. iltisii*, *Q. mexiae*, *Q. resinosa*, and *Q. tuitensis* showed differences in VD and *Q. aristata*, *Q. castanea*, *Q. cualensis* in VF . For the fiber traits, we found differences in F_D and F_W among sites for *Q. cualensis* and *Q. mexiae*; in F_W for *Q. eduardii* and in F_L for *Q. aristata* and *Q. elliptica*. Finally, for WD we found differences in *Q. aristata*, *Q. cualensis*, *Q. elliptica*, *Q. jonesii*, and *Q. obtusata* (Table 4).

For hydraulic traits, we found differences in *VI* among plots for *Q. aristata*, *Q. castanea*, *Q. eduardii*, *Q. elliptica*, and *Q. iltisii* (Table S3); for RC we found differences in *Q. elliptica*, *Q. glaucescens* and *Q. mexiae* and last, for *F* in *Q. castanea*, *Q. cualensis*, *Q. eduardii*, and *Q. elliptica*.

Relative distance plasticity index

The oak species showed low values of relative distance plasticity index in anatomical and hydraulic traits, which ranged from 0.009 to 0.43. The species that showed the highest *RDPI* values in wood anatomical traits, were *Q. elliptica* (*VD* = 0.13; Fig. S3a), *Q. castanea* (*VF* = 0.26) and *Q. aristata* for the fiber fractions (*F_L* = 0.33; *F_W* = 0.33). The species that showed the highest *RDPI* value in wood density was *Q. elliptica* (0.14). The species that showed the highest *RDPI* values in hydraulic traits were *Q. castanea* (*VI* = 0.30) and *Q. elliptica* (*RC* = 0.43; *F* = 0.23; Fig. S3b).

We performed a Student's t-test among sections with the *RDPI* values; the test showed differences among sections in *VF* ($t = 3.313$; $df = 16.362$; $P = 0.004$), *VI* ($t = 3.313$; $df = 16.988$; $P = 0.004$), and *F* ($t = 3.220$; $df = 14.711$; $P = 0.005$), reflecting that red oak species possess higher values of *RDPI*. At the leaf habit level, we found differences in *F_L* among deciduous and brevideciduous ($t = -2.62$; $df = 16.44$; $P = 0.01$), reflecting that deciduous oak species possess higher values of *RDPI*.

The MRM showed that environmental distance is a better predictor than geographical distance in both sections (Fig. 5). Regarding the anatomical traits of the section *Lobatae*, the increase in *RDPI* for *VD* was greater, in respect to a higher environmental distance ($R^2 = 0.58$; $P = 0.0002$), while in the hydraulic features, the *RC* was the one with the highest relationship ($R^2 = 0.61$; $P = 0.0002$). For the section *Quercus*, the greater relationship was for the *RDPI* for *F_W* ($R^2 = 0.75$; $P = 0.0002$) for the anatomical traits and for *F* ($R^2 = 0.67$; $P = 0.0002$) for the hydraulic traits.

Discussion

Variation in wood traits across the environment

Oak species show a wide range of morphological and anatomical responses to environmental conditions (Cavender-Bares, 2018; Lobo *et al.*, 2018; de la Riva *et al.*, 2019; Arenas-Navarro *et al.*, 2020a). We identified a correlation in wood anatomical traits that

responded to the environmental gradient and a trade-off between the vessel diameter and the vessel frequency as the main driver in the distribution of oak species in our study area.

The influence of vessel diameter and frequency on conductivity has long been recognized (Sperry *et al.*, 2008; Poorter *et al.*, 2010) and leads to that mechanical support will be negatively related to storage or support, such as in our results along the water availability gradient. These two traits have a direct impact on hydraulic conductivity, which is more sensitive to changes in the total lumen fraction (Tyree and Zimmermann, 2002). Vessel diameter is one of the most important wood anatomical characteristics, which determines the adaptation of plants to drought (Zanne *et al.*, 2010; Scholz *et al.*, 2014) and is considered a characteristic with a phylogenetic conservatism for oaks (Cavender-Bares *et al.*, 2004; Robert *et al.*, 2017) and other species (Fisher *et al.*, 2007; Scholz *et al.*, 2014). Based on the results here presented this assertion should be confirmed in future studies for oaks, incorporating neotropical oaks like the ones we analyzed in this study together with oaks from high latitudes.

A second trade-off between fiber lumen and wood density was also identified. Our results showed that the increase in wood density was driven by decreasing fiber diameter and fiber lumen, which would mean that having more fibers with a smaller diameter makes them heavier. This is consistent with previous works on shrubs (Jacobsen *et al.*, 2005; 2007; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009), demonstrating that dense woods have more fiber cells per unit area than do light woods (Martínez-Cabrera *et al.*, 2009; Ziemińska *et al.*, 2015). Wood density is one of the most measured ecological traits that corresponds with a complex structure with multiple functions (Ziemińska *et al.*, 2015). The variation in wood density across species has proved to be mainly driven by fiber wall and fiber lumen (Ziemińska *et al.*, 2015) more than by the fraction of wood that is vessels (Jacobsen *et al.*, 2007; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009; Ziemińska *et al.*, 2013).

At genus level, oaks are species with hard and medium wood density, occupying a central position within the overall distribution of angiosperm wood density values (Robert *et al.*, 2017). We found oak species with similar wood densities that have diverse anatomies, especially between species from different phylogenetic sections with medium density. Although wood density showed a significant negative relationship with elevation; the deciduous species with the highest density values are in lowlands; however, the low

relationship with elevation may be due because red deciduous oaks, such as *Quercus aristata*, *Q. ilicifolia* and *Q. elliptica*, are distributed along the elevation gradient (800 – 2000 m). In fact, the red deciduous oak *Q. jonesii* is distributed at higher elevations (1600 – 2500 m) in dry slopes, possessing a high wood density, narrow vessels, and thick fiber walls.

Seasonal temperature and precipitation are extremely relevant because they determine the highest level of drought stress, influencing the fiber traits. The fiber diameter showed a positive relationship with the total precipitation; however, the fiber fractions (F_L and F_W) showed a negative relationship with temperature, demonstrating that in places with higher temperatures the lumen and wall tend to be reduced which may be related with xylogenesis.

Previous findings that linked increasing wood mechanical strength with increasing cavitation resistance have found a mechanical reinforcement of vessels by the neighboring fiber matrix (Hacke *et al.*, 2001; Jacobsen *et al.*, 2005; 2007) or with very small vessels (<15 μm) or tracheids, and vasicentric tracheids plus the parenchyma could also play an auxiliary role during stress, such as drought or freeze-thaw events (Carlquist, 1985; Ziemińska *et al.*, 2015). All the oak species studied here showed the occurrence of vasicentric tracheids, this cell and the parenchyma surrounding the wide vessels prevent cavitation, since narrow vessel or vessel group are rare. It is hypothesized that vasicentric tracheids connect vessels forming bridges to allocate sapflow between conduits, allowing a minimal conductive stream if vessels are embolized (Pan & Tyree, 2019). It has been suggested that the presence of vasicentric tracheids in the Fagaceae family could provide the ability to distribute into different seasonal dry forests as has been observed in Californian (Carlquist 1985), Mediterranean (Sousa *et al.*, 2009) and Indian (Gupta & Gupta, 2020) oaks. The occurrence of vasicentric tracheids appears to be a conserved phylogenetic trait for the genus *Quercus* to survive during drought conditions, but more research on this cell is needed (Fontes & Cavender-Bares, 2019; Pan & Tyree, 2019).

Interspecific variation, among sections and section/leaf habit

Analyzing the variation in wood anatomical and hydraulic traits in a biodiversity hot spot can help us to understand the adaptations in oak species by interpreting the variation of wood structures across taxa and environmental gradients. Previously, we found that oak

species segregation was related to environmental characteristics determined by leaf habit, followed by phylogenetic sections (Arenas-Navarro *et al.*, 2020a). In this study, we found significant differences in wood anatomical and hydraulic traits among oak species, among sections and among leaf habit by sections subgroups. Patterns of trait variation among species sometimes reflect phylogenetic relationships in that more closely related taxa share similar trait values (Robert *et al.*, 2017; Lobo *et al.*, 2018; Rosas *et al.*, 2019). White oaks possess wider vessel diameter than those in section *Lobatae*, and we found differences among the fiber fractions, where red oaks showed a higher F_L and lower F_W in respect to white oaks. Historical diversification processes have also influenced the evolution of functional traits, influencing the extent to which closely related species are adapted to similar or contrasting habitats (Cavender-Bares *et al.*, 2018). Dated phylogenetic information from Hipp *et al.* (2018) reveals that genus *Quercus* radiated in North America starting ca. 35 Ma as the temperate forest biome was expanding southward to middle latitudes (Manos & Stanford, 2001); then, the sections *Quercus* and *Lobatae* colonized both western and eastern North America in parallel, diversifying in apparent sympatry and subsequently radiating southward into Mexico along the elevation gradients (Hipp *et al.*, 2018). Functional convergence in oak species from distinct clades adapted to the same local habitats is a mechanism that allows distantly related species to coexist in North America and may indicate that the complementarity between them is important (Cavender-Bares *et al.*, 2018).

The leaf economic spectrum is the trade-off between high resource acquisition and resource conservation strategies, which is reflected in the leaf longevity, leaf habit, and leaf-emergence (Wright *et al.*, 2004; Reich, 2014). These leaf strategies have benefits in the face of alternating stress and are functionally drought-tolerant. The drought-avoidant strategies of water use should be coordinated between leaf and wood tissues (Díaz & Cabido, 2001; Méndez-Alonzo *et al.*, 2012; Reich, 2014). We found significant differences among the three leaf habit categories in anatomical traits; the widest vessels ($> 230 \mu\text{m}$) were observed in the evergreen oaks located in humid places, in contrast to the narrow vessels (150-200 μm) in the deciduous oaks in dry places. Deciduous oaks showed the highest vessel frequency, brevideciduous showed narrow fiber wall thickness and evergreens possessed the highest relative hydraulic conductivity. However, these

differences are more evident when we considered the subgroups between sections and among leaf habits. The white evergreen oak, *Q. martinezii* possesses the wider vessels and red deciduous oak (*Q. jonesii*) the narrower vessels, finding the medium-sized vessel among white and red brevideciduous oaks. This contrast with the vessel frequency showing that red and white deciduous oaks possess a higher frequency than red brevideciduous, which, however, is not clearly different between white deciduous and red and white evergreen oaks, suggesting that fiber fractions play an important differentiation mechanism. Compared to red evergreen oaks with wide vessel and wide fiber lumen (i.e., *Q. uxoris*), white deciduous oaks possess wide vessels but narrow fiber lumen (i.e., *Q. laeta*); although brevideciduous species coexist along the gradient, the white brevideciduous oaks possessing thicker fiber walls (i.e., *Q. glaucescens*) than red brevideciduous oaks (i.e., *Q. crassifolia*).

Co-occurrence of oak species with different leaf habits and phylogenetic trajectories may promote complementary resource acquisition (Cavender-Bares *et al.*, 2004; Cavender-Bares *et al.*, 2018; Arenas-Navarro *et al.*, 2020a). Here, we documented that interspecific variation and phylogenetic relatedness of oak species in wood anatomical structures, such as vessels and fibers fractions, contribute to the understanding of the adaptations along environmental gradients.

Intraspecific variation and phenotypic plasticity

Intraspecific trait variability is relevant to understand plant community assembly and ecosystem functioning at regional scales because it allows us to integrate organ and anatomical level traits, as these tend to be more sensitive to the environment and to show higher intraspecific trait variability as a result of local genetic adaptation and phenotypic plasticity (Ackerly *et al.*, 2000; Violle *et al.*, 2012; Rosas *et al.*, 2019). We found that oak species distributed along contrasting environmental sites showed higher plasticity in anatomical and hydraulic traits. These findings support our results with the multiple regression on distance matrices analyses, where higher environmental distance showed higher relative distance plasticity index among traits. In addition, these results have important implications for predicting species responses to changing environmental conditions (Rosas *et al.*, 2019). We need to complement the study of intraspecific

functional trait covariance in wood structures to understand the adaptive value of trait combinations in different environments.

Adjustments in the oak species along the water availability the gradient rely more on changes in resource allocation between the leaf economic spectrum, as has been shown in previous results (Arenas-Navarro *et al.*, 2020a). In this study, wood traits reflect a coordinated strategy among water transport and reservoir and prevent embolism by seasonal environmental conditions. This strategy was defined by two variation axes, defined by vessel diameter and frequency and fiber and wood density, where oak species in drier environments increase wood density by reducing fiber lumen while increasing storage capacity and adjust water flow reducing their vessel size. Moreover, the thirteen oak species showed modifications in at least one anatomical wood cell type and nine species showed modification in hydraulic traits to adjust their performance along the environmental gradient. Several studies have shown low plasticity across populations in other species (Scholz *et al.*, 2014; Salazar *et al.*, 2019) or in species with no variation along an aridity gradient (e.g., *Q. petraea*) in some vessel traits, suggesting that other anatomical features (e.g., parenchyma or vasicentric tracheids) regulate drought tolerance (Sousa *et al.*, 2009; Lobo *et al.*, 2018). It has been shown that the amount of parenchyma influences the variation of the density of wood within the fiber-parenchyma spectra (see Ziemińska *et al.*, 2015). This implies that there is still great anatomical variation in wood microstructures in oaks that can lead to the same wood density value (Ziemińska *et al.*, 2015) which is more perceptible in closely related species in similar habitats (Chave *et al.*, 2009; Fortunel *et al.*, 2014) and future studies should focus on them.

Oak species in the Serranías Meridionales of Jalisco showed two functional dimensions of wood trait variation: the primary axis was related to the vessel diameter and frequency trade-off, and the secondary axis reflected the fiber lumen and wood density. Seasonal temperature and precipitation influence the fiber traits, demonstrating that the lumen and wall tend to be reduced in places with higher temperatures. The interspecific wood trait variation and species segregation were related to habitat suitability by leaf habit and phylogenetic section, and at the intraspecific level the higher environmental distance resulted in a higher relative distance plasticity index among traits. At the local scale, communities tend to segregate close relatives and functionally similar species and favor

coexistence among functionally dissimilar species with complementary resource usage (Webb *et al.*, 2002; Silvertown *et al.*, 2006). Our findings provide insight into the wood anatomical strategies that occur along environmental gradients, promoting co-occurrence patterns among close relative's species.

Acknowledgements

We thank to R. Aguilar-Romero, A. Pérez-Pedraza, C. Ortega-Martínez, J. Reyes-Galvez, J. Piña-Torres, D. Castillejos, M. Naranjo, A. López-Chávez, H. Rodríguez-Correa for assistance with the field work. We thank to M. Ramirez for assistance in the laboratory with wood samples. We thank to S. Valencia-Á. for species identification. We especially thank to the people of the Ejido Provincia, El Cuale, La Cumbre and county of Talpa de Allende for access to facilities and the study site. This paper constitutes a partial fulfillment of the Graduate Program in Biological Sciences (Posgrado en Ciencias Biológicas) of the National Autonomous University of Mexico (UNAM) for M.A.-N.

References

- Ackerly DD, Dudley SA, Sultan SE, Schmitt J, Coleman JS, Linder CR, Sandquist DR, Geber MA, Evans AS, Dawson TE, *et al.* 2000.** The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions: new research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *BioScience* **50**: 979–995.
- Ameztegui A. 2017.** Plasticity: An R package to determine several plasticity indices. [WWW document] URL <https://github.com/ameztegui/Plasticity> [accessed 20 April 2020].
- Arenas-Navarro M, García-Oliva F, Terrazas T, Torres-Miranda A, Oyama K. 2020a.** Leaf Habit and Stem Hydraulic Traits Determine Functional Segregation of Multiple Oak Species along a Water Availability Gradient. *Forests* **11**: 894.
- Arenas-Navarro M, García-Oliva F, Torres-Miranda A, Téllez-Valdés O, Oyama K. 2020b.** Environmental filters determine the distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot in western Mexico. *Botanical Sciences* **98**: 219–237.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015.** Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**: 1–48.
- Bougeard S, Dray S. 2018.** Supervised Multiblock Analysis in R with the **ade4** Package. *Journal of Statistical Software* **86**: 1–17.
- Carlquist S. 1985.** Vasicentric tracheids as a drought survival mechanism in the woody flora of southern California and similar regions; review of vasicentric tracheids.

Aliso 11: 37–68.

- Cavender-Bares J. 2018.** Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (*Quercus*), a model clade for integrating ecology and evolution. *New Phytologist* 221: 669–692.
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA. 2004.** Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities. *The American Naturalist* 163: 823–843.
- Cavender-Bares J, Kothari S, Meireles JE, Kaproth MA, Manos PS, Hipp AL. 2018.** The role of diversification in community assembly of the oaks (*Quercus* L.) across the continental U.S. *American Journal of Botany* 105: 565–586.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis S, Swenson N, Zanne A. 2009.** Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters* 12: 351–366.
- Chave J, Muller-Landau HC, Baker TR, Easdale TA, Steege Ht, Webb CO. 2006.** Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16: 2356–2367.
- Chelli-Chaabouni A. 2014.** Mechanisms and adaptation of plants to environmental stress: a case of woody species. In: Ahmad P, Wani MR, eds. *Physiological mechanisms and adaptation strategies in plants under changing environment*: Volume 1. New York, NY: Springer New York, 1–24.
- Chen Z, Shu S, Zhang Y, Luan J, Li S, Sun P, Wan X, Liu S. 2020.** Tradeoff between storage capacity and embolism resistance in the xylem of temperate broadleaf tree species. *Tree Physiology* 40: 1029–1042.
- Chesson P. 2000.** Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.
- Clough B, Curzon MT, Domke GM, Russel MB, Woodall CW. 2017.** Climate-driven trends in stem wood density of tree species in the eastern United States: Ecological impact and implications for national forest carbon assessments. *Global Ecology and Biogeography* 26: 1153–1164.
- Cuervo-Robayo AP, Téllez-Valdés O, Gómez-Albores MA, Venegas-Barrera CS, Manjarrez J, Martínez-Meyer E. 2014.** An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology* 34: 2427–2437.
- de la Riva EG, Arenas-Navarro M, Villar Montero R, García-Oliva F, Oyama K. 2019.** El papel de la evapotranspiración en la distribución funcional foliar de 28 especies del género *Quercus* de España y México. *Ecosistemas* 28: 199–207.
- De Mendiburu F. 2020.** agricolae ver. 1.3-3. [WWW document] URL <http://tarwi.lamolina.edu.pe/~fmendiburu>. [accessed 26 October 2019].
- Díaz S, Cabido M. 2001.** Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646–655.

- Diaz S, Kattge J, Cornelissen J, Wright I, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice I, et al. 2016.** The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**: 167–171.
- ESRI. 2013.** ArcGIS 10.2. [WWW document] URL <http://www.esri.com/software/arcgis> [accessed 7 November 2019].
- Fisher JB, Goldstein G, Jones TJ, Cordell S. 2007.** Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *American Journal of Botany* **94**: 709–715.
- Fontes CG, Cavender-Bares J. 2019.** Toward an integrated view of the ‘elephant’: Unlocking the mysteries of water transport and xylem vulnerability in oaks. *Tree Physiology* **40**: 1–4.
- Fortunel C, Ruelle J, Beauchêne J, Fine PVA, Baraloto C. 2014.** Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New Phytologist* **202**: 79–94.
- Goslee S, Urban D. 2007.** The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software* **22**: 1–19.
- Grassein F, Till-Bottraud I, Lavorel S. 2010.** Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Annals of Botany* **106**: 637–645.
- Gratani L. 2014.** Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany* **2014**: 1–17.
- Gupta P, Gupta S. 2020.** Wood anatomy of Indian oaks, with reference to systematic, ecological and evolutionary perspectives. *Nordic Journal of Botany* **38**: njb.02570.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA. 2001.** Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**: 457–461.
- Hipp AL, Manos PS, González-Rodríguez A, Hahn M, Kaproth M, McVay JD, Valencia-Ávalos S, Cavender-Bares J. 2018.** Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist* **217**: 439–452.
- Hutchinson MF. 2006.** Anusplin Version 4.36 User Guide.
- Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock WA, Davis SD. 2005.** Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology* **139**: 546 – 556.
- Jacobsen AL, Agenbag L, Esler KJ, Pratt RB, Ewers FW, Davis SD. 2007.** Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology* **95**: 171–183.

- Jiménez-Noriega MS, Terrazas T, López-Mata L, Sánchez-González A, Vibrans H. 2017.** Anatomical variation of five plant species along an elevation gradient in Mexico City basin within the Trans-Mexican Volcanic Belt, Mexico. *Journal of Mountain Science* **14**: 2182–2199.
- Kraft NJB, Godoy O, Levine JM. 2015.** Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**: 797–802.
- Legendre P, Legendre L. 1998.** *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier Science.
- Lichstein JW. 2007.** Multiple regression on distance matrices: A multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology* **188**: 117–131.
- Lobo A, Torres-Ruiz JM, Burlett R, Lemaire C, Parise C, Francioni C, Truffaut L, Tomášková I, Hansen JK, Kjær ED, et al. 2018.** Assessing inter- and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. *Forest Ecology and Management* **424**: 53–61.
- Manos PS, Stanford AM. 2001.** The historical biogeography of Fagaceae: Tracking the Tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* **162**: 577–593.
- Martínez-Cabrera HI, Jones CS, Espino S, Schenk HJ. 2009.** Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany* **96**: 1388–1398.
- McCain CM, Grytnes JA. 2010.** Elevational gradients in species richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, 1-10.
- Méndez-Alonzo R, Paz H, Zuluaga RC, Rosell JA, Olson ME. 2012.** Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* **93**: 2397–2406.
- Motomura H, Noshiro S, Mikage M. 2007.** Variable Wood Formation and Adaptation to the Alpine Environment of *Ephedra pachyclada* (Gnetales: Ephedraceae) in the Mustang District, Western Nepal. *Annals of Botany* **100**: 315–324.
- Nabais C, Hansen JK, David-Schwartz R, Klisz M, López R, Rozenberg P. 2018.** The effect of climate on wood density: What provenance trials tell us? *Forest Ecology and Management* **408**: 148–156.
- Nakagawa S, Schielzeth H. 2013.** A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* **4**: 133–142.
- Niinemets Ü. 2010.** Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management* **260**: 1623–1639.

- Nixon KC. 1993.** Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annales des sciences forestières* **50**: 25–34.
- Van den Oever L, Baas P, Zandee M. 1981.** Comparative wood anatomy of Symplocos and latitude and altitude of provenance. *IAWA Bulletin New Series* **2**: 3–24.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Mcglinn D, Minchin P, B O'Hara R, Simpson G, Solymos P. 2016.** vegan: Community Ecology Package. Ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. version 2.4-0. [WWW document] URL <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. [2 November 2019].
- Pan R, Tyree MT. 2019.** How does water flow from vessel to vessel? Further investigation of the tracheid bridge concept. *Tree Physiology* **39**:1019–1031.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell W, Craine J, Gurvich D, et al. 2013.** New handbook for standardise measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167–234.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D. 2015.** nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R Package version 3.1-121. [WWW document] URL <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme> [21 March 2019].
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona JC, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010.** The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* **185**: 481–492.
- Price TD, Qvarnström A, Irwin DE. 2003.** The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**: 1433–1440.
- R Core Team. 2017.** R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria. [WWW document] URL <http://www.R-project.org/> [accessed 19 February 2020].
- Reich PB. 2014.** The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275–301.
- Robert EMR, Mencuccini M, Martínez-Vilalta J. 2017.** The anatomy and functioning of the xylem in oaks. In: Gil-Pelegrín E, Peguero-Pina JJ, Sancho-Knapik D, eds. *Oaks Physiological Ecology. Exploring the functional diversity of genus Quercus L.* Cham: Springer International Publishing, 261–302.
- Rosas T, Mencuccini M, Barba J, Cochard H, Saura-Mas S, Martínez-Vilalta J. 2019.** Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist* **223**: 632–646.
- Rzedowski J. 2006.** *Vegetación de México*. 1ra. Edición Digital, Comisión Nacional para

el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

- Salazar PC, Navarro-Cerrillo RM, Cruz G, Grados N, Villar R. 2019.** Variability in growth and biomass allocation and the phenotypic plasticity of seven *Prosopis pallida* populations in response to water availability. *Trees - Structure and Function* **33**: 1409–1422.
- Scholz A, Stein A, Choat B, Jansen S. 2014.** How drought and deciduousness shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. *IAWA Journal* **35**: 337–355.
- Schreiber GS, Hacke UG, Hamann A. 2015.** Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree. *Functional Ecology* **29**: 1392–1401.
- Silvertown J, Dodd M, Gowing D, Lawson C, McConway K. 2006.** Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology* **87**: S39–S49.
- Sousa VB, Leal S, Quilhó T, Pereira H. 2009.** Characterization of cork oak (*Quercus suber*) Wood Anatomy. *IAWA Journal* **30**: 149–161.
- Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA. 2008.** Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* **31**: 632–645.
- Swenson NG, Enquist BJ. 2007.** Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its communitywide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* **94**: 451–459.
- Taiyun W, Viliam S. 2017.** R package ‘corrplot’: Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84) [WWW document] URL <https://github.com/taiyun/corrplot>. [accessed 1 February 2020].
- Téllez O, Mattana E, Diazgranados M, Kühn N, Castillo-Lorenzo E, Lira R, Montes-Leyva L, Rodriguez I, Flores Ortiz CM, Way M, et al. 2020.** Native trees of Mexico: diversity, distribution, uses and conservation. *PeerJ* **8**: e9898.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2013.** New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., Section *Lobatae*). *Systematic Biology* **62**: 555–573.
- Tyree MT. 1997.** The Cohesion-Tension theory of sap ascent: current controversies. *Journal of Experimental Botany* **48**: 1753–1765.
- Tyree MT, Zimmermann MH. 2002.** Xylem structure and the ascent of sap. Springer, New York.
- Valencia-Á. S. 2004.** Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 33–53.
- Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala MA. 2006.** Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its

ecological applications. *Journal of Ecology* **94**: 1103–1116.

Vargas-Rodriguez YL, Urbatsch E, Karaman-Castro V, Figueroa-Rangel BL. 2017. *Acer binzayedii* (Sapindaceae), a new maple species from Mexico. *Brittonia* **69**: 249–252.

Violle C, Enquist B, McGill B, Jiang L, Albert C, Hulshof C, Jung V, Messier J. 2012. The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution* **27**: 244–252.

Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics* **33**: 475–505.

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–827.

Yang D, Wang AY, Zhang JL, Bradshaw CJA, Hao GY. 2020. Variation in stem xylem traits is related to differentiation of upper limits of tree species along an elevational gradient. *Forests* **11**, 349.

Zanne AE, Westoby M, Falster DS, Ackerly DD, Loarie SR, Arnold SEJ, Coomes DA. 2010. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany* **97**: 207–215.

Ziemińska K, Butler DW, Gleason SM, Wright IJ, Westoby M. 2013. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS* **5**: plt046.

Ziemińska K, Westoby M, Wright IJ. 2015. Broad anatomical variation within a narrow wood density range—a study of twig wood across 69 Australian angiosperms. *PLOS ONE* **10**: e0124892.

Supporting Information

Additional supporting information may be found in the online version of this article.

Table S1. Oak species analyzed in this study with their phylogenetic section and leaf habit category.

Fig. S1. Principal components analysis with wood anatomical traits.

Table S2. Variables scores of the first Principal Components Analysis.

Fig. S2. Boxplots of interspecific variation in wood anatomical traits.

Table S3. Intraspecific variation for hydraulic traits.

Fig. S3. Relative distance plasticity index (*RDPI*) values for each oak specie.

Tables.

Table 1. Wood anatomical and hydraulic traits measured in oak species.

Anatomical traits	Unit	Description / Formula
VD	μm	Vessel diameter (average equivalent 50 circle diameter per individual)
VF	$/\text{mm}^2$	Vessel density, <i>i.e.</i> number of vessels per mm^2
VA	μm^2	Vessel area (average equivalent 50 circle area per individual)
WD	g/cm^3	Wood density
F_D	μm	Fiber total diameter (average 25 per individual). $F_D = F_L + 2(F_W)$
F_L	μm	Fiber lumen diameter (average 25 per individual)
F_W	μm	Fiber wall thickness (average 25 per individual)
Hydraulic traits		
S	-	Vessel composition index; $S = VA/VF$
F	-	Vessel lumen fraction; $F = VF * VA$
VI	-	Vulnerability Index= VD/ VF
RC	-	Relative hydraulic conductivity; $RC = r^4 VD$

Table 2. Best-fitted of the GLMMs models analyzing PC's, wood anatomical and hydraulic traits in response to environmental factors. Bold number are AICc from null models. Acronyms: minimum temperature of the coldest period (mtcp), precipitation of the warmest quarter (pwaq), precipitation of the wettest quarter (pwq), precipitation of the coldest quarter (pcq) and elevation (elev).

Response variable	Model	R^2		AICc
		marginal	conditional	
PC ₁	pwq	0.03	0.64	742.43 910.7
PC ₂	pwq	0.04	0.28	754.91 815.23
Vessel diameter	mtcp	0.07	0.54	-808.02 -723.35
Vessel frequency	pwaq	0.01	0.27	-447.45 -388.48
Fiber diameter	pwaq	0.004	0.31	-611.08 -551.23
Fiber lumen	mtdq	0.05	0.30	-370.40 -294.57
Fiber wall	elev	0.02	0.32	-525.14 -462.85
Wood density	elev	0.10	0.23	-871.00 -806.82
Height	pwq	0.16	0.66	-248.89 -70.33
Vessel lumen fraction	pwaq	0.01	0.21	-460.15 -407.87
Vulnerability index	mtcp	0.02	0.43	-331.28 -244.02
Relative hydraulic conductivity	mtcp	0.04	0.42	-331.28 -244.02

Table 3. Trait variation among species, phylogenetic section, leaf habit and section/leaf habit. Differences among species, leaf habit and section/leaf habit in anatomical and hydraulic were tested using one-way

ANOVA and then compared post hoc via a Tukey's Honest Significant Differences (HSD). Section was analyzed via t student's test. The traits abbreviations are listed in the Table 1.

	Species		Section		Leaf habit		Section/Leaf habit	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>t</i> (<i>df</i>)	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>H</i>	16.57	<0.0001	0.50 (220.2)	0.61	55.44	<0.0001	25.3	<0.0001
Anatomical								
<i>VD</i>	9.733	<0.0001	-5.65 (208.65)	<0.0001	28.56	<0.0001	21.7	<0.0001
<i>VF</i>	7.028	<0.0001	-1.78 (226.27)	0.07	6.341	0.002	2.913	0.01
<i>VA</i>	9.633	<0.0001	5.57 (208.45)	<0.0001	28.61	<0.0001	21.45	<0.0001
<i>F_D</i>	11.01	<0.0001	-2.53 (214.02)	0.01	1.079	0.341	2.401	0.03
<i>F_W</i>	10.9	<0.0001	-3.97 (211.92)	<0.0001	4.582	0.01	4.495	0.0002
<i>F_L</i>	8.203	<0.0001	3.36 (196.62)	0.0009	9.427	0.0001	5.523	<0.0001
<i>WD</i>	6.572	<0.0001	-3.48 (210.33)	0.0006	11.18	<0.0001	6.843	0.0002
Hydraulic								
<i>VI</i>	9.324	<0.0001	0.98 (228.4)	0.328	16.97	<0.0001	7.425	<0.0001
<i>RC</i>	7.154	<0.0001	6.80 (198.44)	<0.0001	18.51	<0.0001	19.63	<0.0001
<i>F</i>	5.611	<0.0001	3.50 (220.77)	0.0005	2.019	0.135	2.527	0.02
<i>S</i>	8.031	<0.0001	0.29 (229.11)	0.771	11.66	<0.0001	4.769	0.0003

Table 4. Differences in wood anatomical traits among plots per specie. Significant differences are in bold. * are t student tests for two sites. One-way ANOVA was carried for three sites. Lh (Leaf habit), dec (deciduous), br (brevideciduous), *VF* (Vessel Frequency), *VD* (Vessel Diameter), *F_D* (Fiber total diameter), *F_W* (Fiber wall), *F_L* (Fiber lumen) and *WD* (wood density).

Lh	<i>Quercus</i> species	<i>VD</i>		<i>VF</i>		<i>F_D</i>		<i>F_W</i>		<i>F_L</i>		<i>WD</i>	
Section	<i>Lobatae</i>	<i>t/F</i>	<i>P</i>	<i>t/F</i>	<i>P</i>	<i>t/F</i>	<i>P</i>	<i>t/F</i>	<i>P</i>	<i>t/F</i>	<i>P</i>	<i>t/F</i>	<i>P</i>
dec	<i>Q. aristata</i> *	2.1	0.071	-2.41	0.049	-1.76	0.118	0.63	0.541	-4.18	0.01	3.43	0.009
dec	<i>Q. elliptica</i>	13.1	0.0009	4.3	0.03	2.94	0.09	2.48	0.125	4.49	0.03	7.21	0.008
dec	<i>Q. jonesii</i>	0.47	0.631	1.44	0.273	0.78	0.48	0.62	0.55	0.81	0.47	12.9	0.001
dec	<i>Q. mexiae</i>	5.72	0.018	2.66	0.11	5.58	0.02	3.59	0.05	1.35	0.297	2.56	0.119
dec	<i>Q. tuitensis</i>	4.74	0.03	0.966	0.408	0.64	0.541	2.06	0.17	0.15	0.865	0.07	0.932
br	<i>Q. calophylla</i> *	3.42	0.009	0.4	0.702	1.67	0.139	-0.17	0.869	0.91	0.397	-0.72	0.489
br	<i>Q. castanea</i> *	1.93	0.115	-4.07	0.004	0.13	0.896	0.01	0.99	-0.59	0.571	-0.38	0.719
br	<i>Q. crassifolia</i>	1.87	0.197	0.56	0.585	0.14	0.87	2.91	0.093	0.34	0.716	0.15	0.854
br	<i>Q. cualensis</i>	0.01	0.986	3.9	0.049	7.42	0.01	6.48	0.01	0.52	0.609	14.9	0.0005
br	<i>Q. eduardii</i>	10.2	0.002	17.59	0.0002	2.01	0.176	5.56	0.02	2.67	0.11	0.22	0.805
br	<i>Q. iltisii</i>	4.99	0.026	3.73	0.054	0.15	0.862	0.09	0.909	0.19	0.831	0.1	0.909
br	<i>Q. laurina</i>	0.78	0.478	0.06	0.94	2.8	0.1	2.04	0.172	1.43	0.278	15.8	0.0004
br	<i>Q. scytophylla</i>	0.13	0.878	0.003	0.997	0.007	0.936	0.02	0.886	0.05	0.824	1.81	0.206

Section *Quercus*

dec	<i>Q. laeta</i>	0.69	0.519	0.09	0.909	2.42	0.131	1.14	0.351	0.68	0.525	0.25	0.781
dec	<i>Q. liebmanii</i> *	-0.87	0.411	0.89	0.401	-0.07	0.945	0.89	0.521	0.78	0.368	0.23	0.817
dec	<i>Q. magnoliifolia</i>	0.45	0.648	0.1	0.904	0.31	0.736	1.11	0.361	0.93	0.42	1.03	0.386
dec	<i>Q. resinosa</i>	11.6	0.001	2	0.178	0.08	0.918	0.03	0.962	0.27	0.766	0.35	0.688
br	<i>Q. glaucescens</i>	2.97	0.0891	0.25	0.783	0.04	0.952	0.36	0.704	0.13	0.882	0.19	0.826
br	<i>Q. obtusata</i>	5.85	0.016	0.5	0.619	0.25	0.614	0.61	0.712	0.7	0.658	8.23	0.005

Figures.

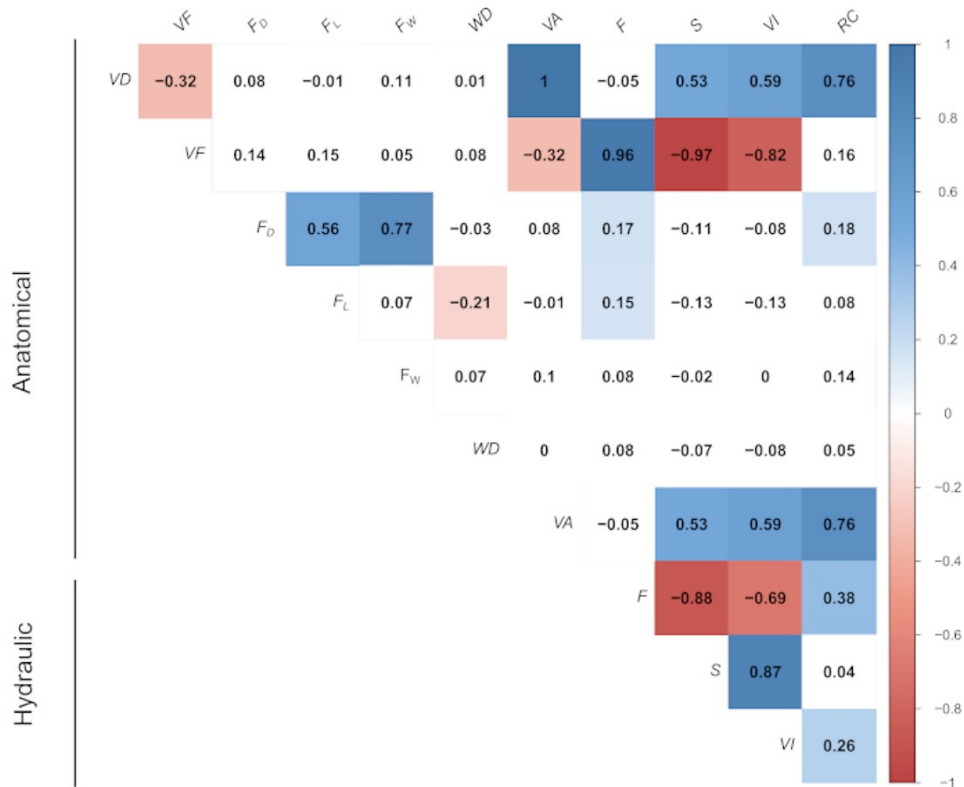


Fig. 1.- Pearson's correlation among anatomical and hydraulic traits. The gradient color represents positive and negative significant correlations at $P < 0.01$. The traits abbreviations are listed in the Table 1.

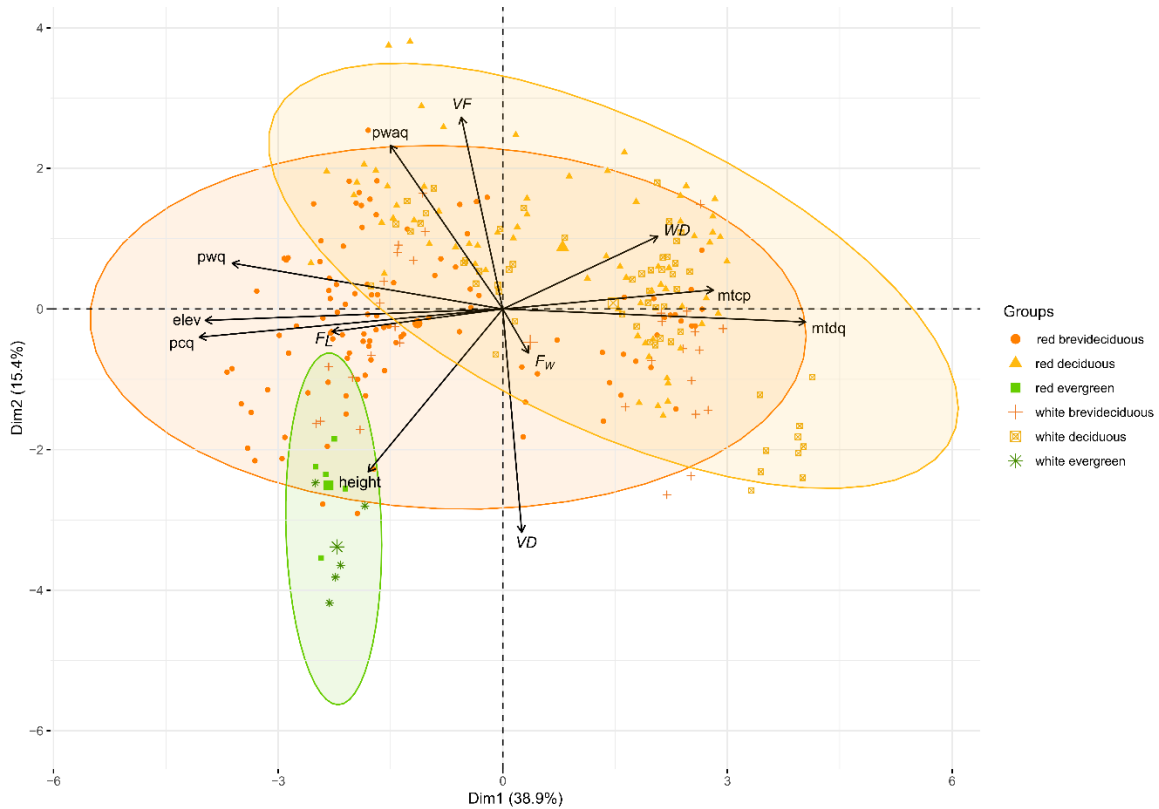


Fig. 2. Principal components analysis with five wood anatomical traits and the environmental variables. *VF* (Vessel Frequency), *VD* (Vessel Diameter), *WD* (wood density), *FL* (Fiber lumen), *FW* (Fiber wall) and height tree. minimum temperature of the coldest period (mtcq), mean temperature of the driest quarter (mtdq), precipitation of the warmest quarter (pwaq), precipitation of the wettest quarter (pwq), and precipitation of the coldest quarter (pcq).

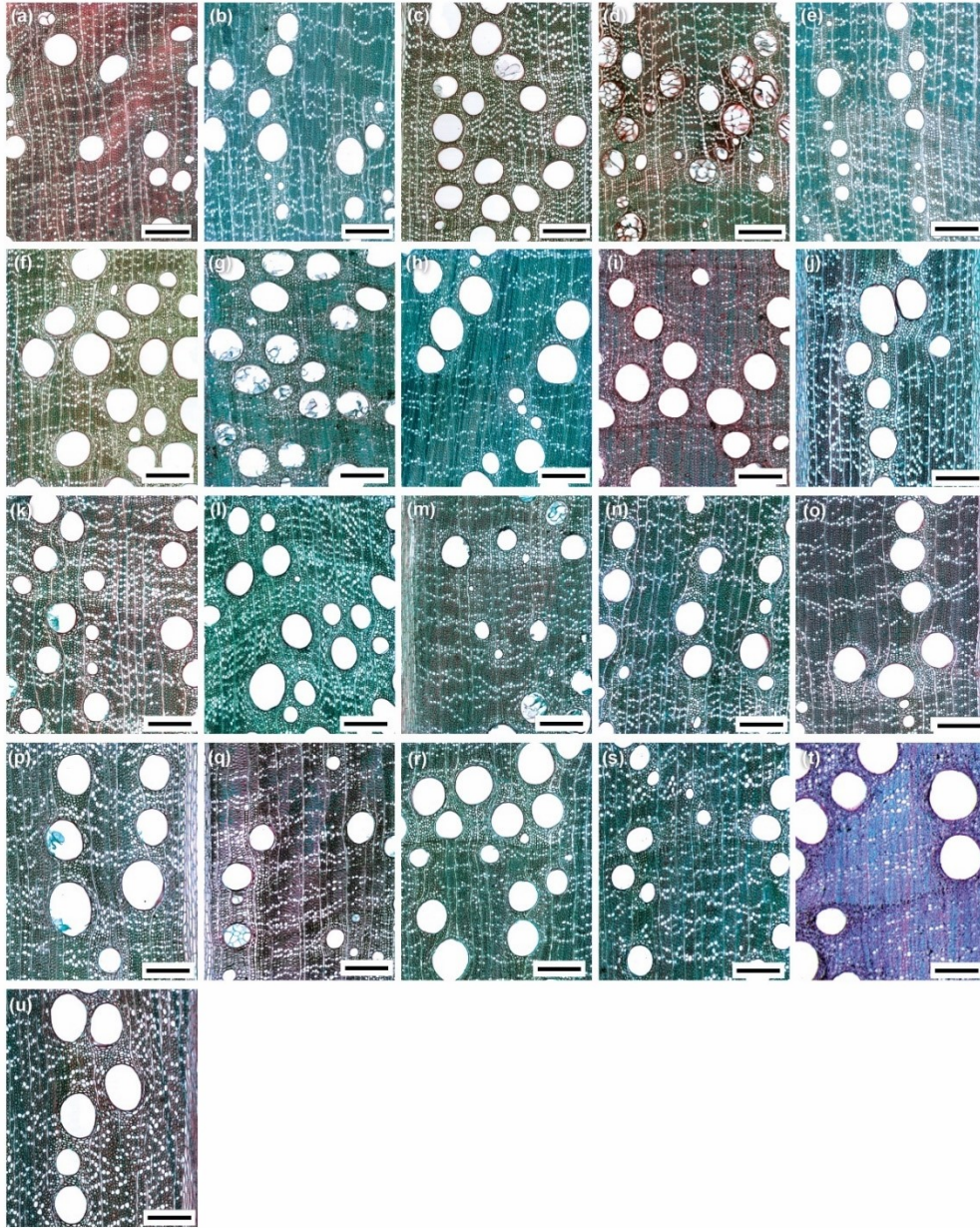


Fig. 3. Oak wood species. Red deciduous oak species are (a) *Quercus aristata*; (b) *Q. elliptica*; (c) *Q. jonesii*; (d) *Q. mexiae*; (e) *Q. tuitensis*. White deciduous oak species are (f) *Q. laeta*; (g) *Q. liebmanii*; (h) *Q. magnoliifolia*; (i) *Q. resinosa*. Red brevideciduous oak species are (j) *Q. calophylla*; (k) *Q. castanea*; (l) *Q. crassifolia*; (m) *Q. cualensis*; (n) *Q. eduardii*; (o) *Q. iltisii*; (p) *Q. laurina*; (q) *Q. scytophylla*. White brevideciduous species are (r) *Q. glaucescens*; (s) *Q. obtusata*. Red evergreen is (t) *Q. uxoris* and white evergreen is (u) *Q. martinezii*.

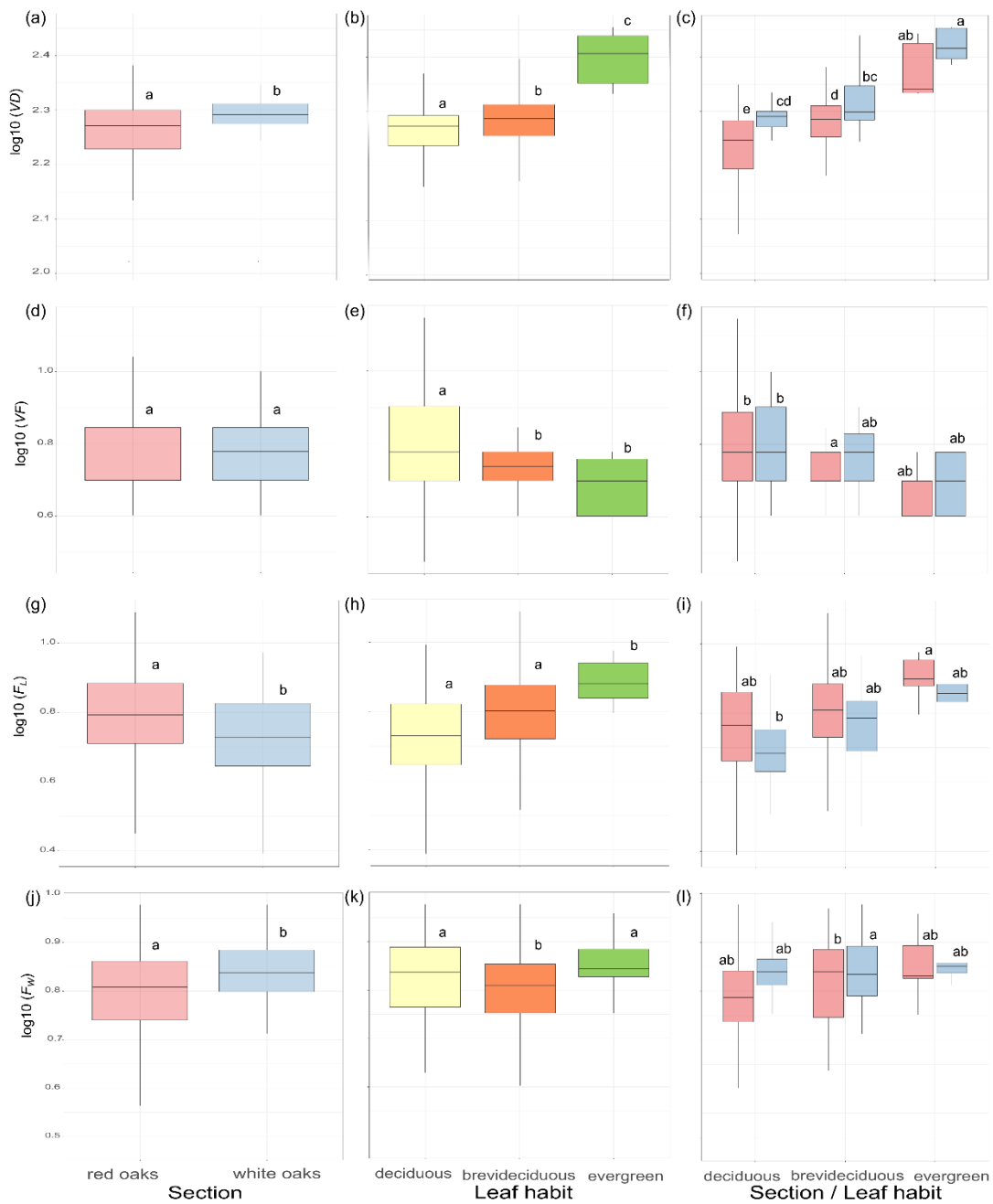


Fig. 4. Boxplots of trait variation among phylogenetic section (a), (d), (g) and (j); leaf habit (b), (e), (h), (k) and section/leaf habit (c), (f), (i), (l). Same letters indicate no significant differences at $P < 0.05$.

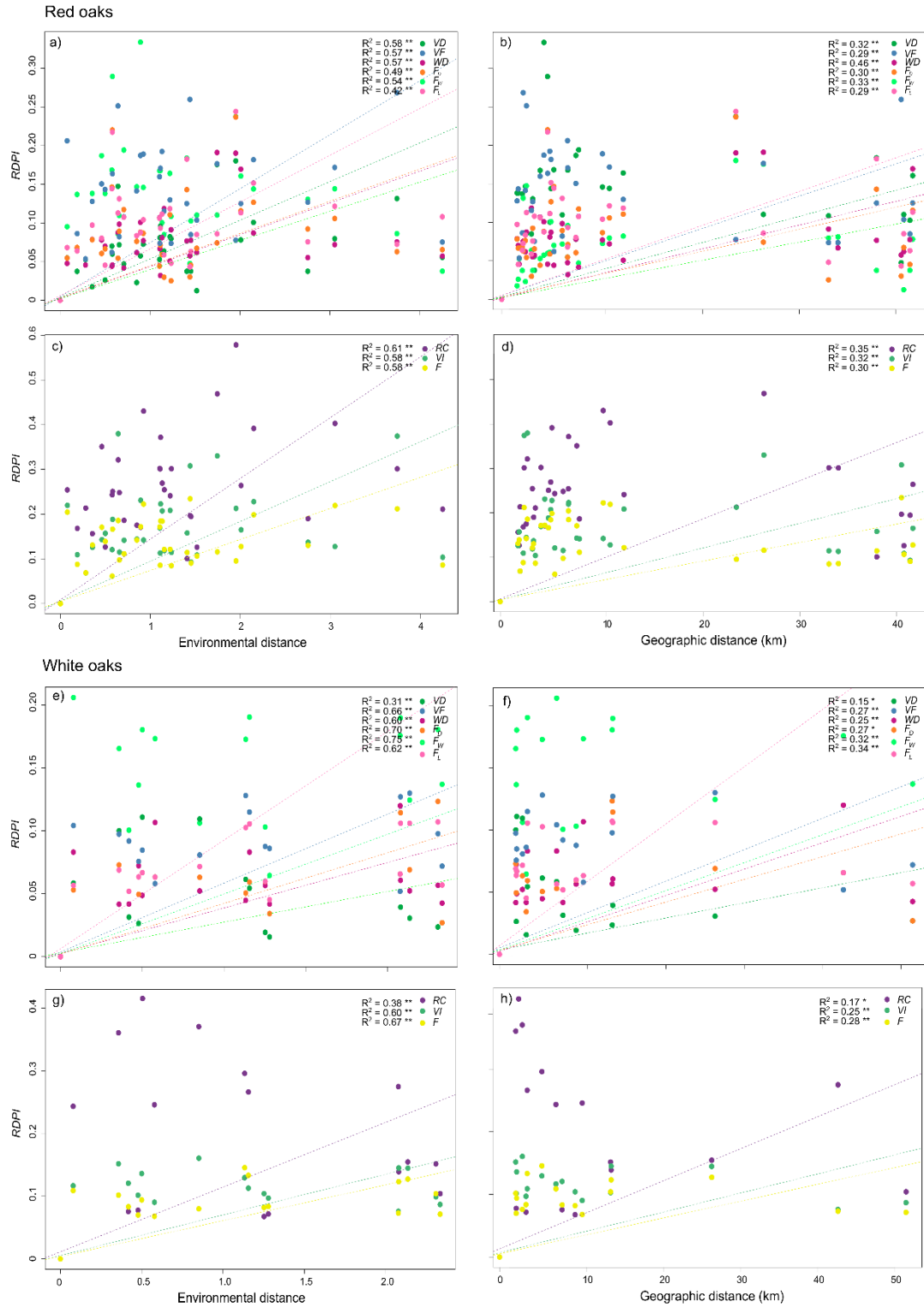


Fig. 5. Multiple regression on distance matrices (MRM) by section. Red oaks are a-d. White oaks are e-h among anatomical and hydraulically relative distance plasticity index (*RDPI*) and environmental distance and geographic distance (km).

Capítulo IV

Diferenciación y estrategias del uso del agua en plántulas en especies de encinos rojos y blancos entre hábitats contrastantes

Arenas-Navarro M., Pineda F., García-Oliva F., Torres-
Miranda A., Paz, H. y Oyama K.

Resumen

El ensamblaje de las comunidades está regido por factores de organización bióticos y abióticos que determinan la composición y abundancia de las especies coexistentes. Los encinos son ecológicamente diversos en múltiples ecosistemas, encontrando que las secciones *Quercus* (encinos blancos) y *Lobatae* (encinos rojos) coexisten a lo largo de diferentes gradientes ambientales. En este trabajo se analizó si existen patrones de diferenciación en estrategias morfo-fisiológicas en la etapa de plántula entre encinos rojos y blancos. Debido a que las diferencias de las especies en sus ambientes nativos reflejan diferencias genéticas y ambientales, se llevó a cabo un experimento en condiciones controladas. Se seleccionaron seis especies de ambientes contrastantes (seco y húmedo). Las especies de ambiente seco seleccionadas fueron *Q. elliptica*, *Q. iltisii* (encinos rojos) y *Q. resinosa* (encino blanco). Las especies de ambiente húmedo seleccionadas fueron *Q. laurina*, *Q. scytophylla* (encinos rojos) y *Q. martinezii* (encino blanco). Como resultado, encontramos dos ejes de variación funcional, el primer eje reflejó la capacidad hidráulica de almacenamiento de agua en tallo y raíces como el primer eje de diferenciación funcional entre los ambientes y el segundo eje se relacionó con la longitud radicular específica y la estrategia de inversión en biomasa en hojas y raíz, las cuales reflejaron diferencias a nivel de sección. Por último, nuestros hallazgos indican que el espacio funcional, medido con rasgos de hoja, tallo y raíz están relacionados con la segregación de nicho, especies del mismo ambiente de secciones diferentes presentaron menor solapamiento en el espacio funcional que entre especies de la misma sección, lo que demuestra que las plántulas poseen estrategias ecológicas diferentes que permiten que especies más distantes se establezcan y coexistir.

Introducción

El ensamblaje de las comunidades está regido por factores de organización bióticos y abióticos que determinan la composición y abundancia de las especies coexistentes (Kraft & Ackerly, 2014). Los factores bióticos se centran en las interacciones entre poblaciones, que promueven y limitan la coexistencia de especies (Webb *et al.*, 2002). Mientras que los factores abióticos imponen filtros a la supervivencia de las especies, de tal manera que sólo aquellas que posean ciertos rasgos funcionales pueden formar parte de la comunidad (Webb *et al.*, 2002; Violle *et al.*, 2007). Los rasgos funcionales se definen como características morfológicas-fisiológicas-fenológicas que tienen un impacto en diferentes componentes de aptitud a lo largo de su ciclo de vida (Violle *et al.*, 2007); estos se encuentran relacionados con la idoneidad del hábitat y los gradientes de disponibilidad de recursos, por lo que nos permiten comprender las estrategias y las respuestas de las plantas a los filtros ambientales en los ecosistemas (Reich *et al.*, 2003; Garnier & Navas, 2012; Reich, 2014).

Las plantas tienen rasgos funcionales a nivel de hoja, tallo y raíz que están directamente involucrados en las estrategias de adquisición, uso y conservación de recursos como agua, nutrientes, luz, etc. (Reich, 2014). El espectro de la economía foliar (“*leaf economic spectrum*; *LES*” en inglés) se caracteriza por la covariación global en los rasgos morfo-fisiológicos clave de la hoja (Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004). Se ha interpretado que tal covariación de rasgos de hoja está impulsada por compensaciones entre la productividad o explotación y las estrategias de conservación o persistencia (Niinemets, 2001; Díaz *et al.*, 2016). Por ejemplo, la correlación negativa de rasgos como el área foliar específica (AFE) y el contenido foliar de materia seca (CFMS) se interpreta como el intercambio entre la adquisición de recursos y las estrategias de almacenamiento en las plantas, promovidos por dependencias fisiológicas como tasas de fotosíntesis y respiración y la concentración de nitrógeno (N) y fósforo (P) (Wright *et al.*, 2004; Onoda *et al.*, 2017). Es así que las estrategias de alta adquisición de recursos requieren una baja inversión y dan como resultado una alta concentración foliar de nutrientes y una gran superficie foliar con una baja inversión en biomasa (Givnish, 2002). Por su parte, el tallo desempeña un papel central en el soporte mecánico, el transporte de agua (movimiento) y en el suministro y almacén de nutrientes (Carlquist, 2001; Sperry *et al.*, 2008; Poorter *et al.*, 2010). Especies con estrategias tolerantes a la sequía presentan rasgos de xilema, como alta densidad de madera y vasos estrechos, que les permiten operar bajo déficit hídrico; proporcionando restricciones para el transporte de agua, pero ofreciendo una mayor seguridad hidráulica. En contraste, las especies con una estrategia para evitar la sequía tienen vasos anchos que les confieren una mayor capacidad de conducción de agua y, por lo tanto, proporcionan un alto suministro de agua a las hojas, pero presentan una baja resistencia a la cavitación (Meinzer *et al.*, 2009; Méndez-Alonzo *et al.*, 2012). De manera general, las estrategias funcionales de las plantas pueden ubicarse en un eje entre la adquisición de recursos y la conservación de los recursos, donde los rasgos en una planta completa (hojas, tallo y raíces) se coordinan dentro de un espectro económico (Reich, 2014). Es decir, los rasgos de las hojas que permiten una fotosíntesis rápida, como el N alto y la tasa de fotosíntesis alta, aumentan la demanda de agua y nutrientes. Estos rasgos foliares deben coordinarse con los rasgos de las raíces, con un sistema radical grande que garantice una amplia superficie de absorción que permita financiar estos requisitos fotosintéticos con respecto a la adquisición de recursos.

Se ha propuesto que las diferentes condiciones climáticas, son la clave de la evolución coordinada de rasgos a través de la selección natural (Ackerly *et al.*, 2000). En los ecosistemas tanto el agua como los nutrientes pueden limitar el crecimiento; no obstante, las especies coexistentes pueden exhibir una partición de estos recursos ya sea espacial o temporalmente o pueden usar los recursos de manera más eficiente para competir de manera efectiva (Moreno-Gutiérrez *et al.*, 2012). En entornos con mayor disponibilidad de agua (mésicos), las plantas tienen un alto suministro de

recursos que pueden soportar altas tasas de crecimiento y promover la evolución de rasgos que maximizan la adquisición, mejorando así la capacidad competitiva. Por el contrario, se esperaría que las plantas de ambientes más secos tengan características de mayor resistencia a la sequía y / o estrategias de evitación que mejoren la probabilidad de supervivencia y la capacidad competitiva bajo estrés por sequía (Kaproth & Cavender, 2016).

Los procesos de diversificación histórica han influido en la evolución de los rasgos funcionales, afectando la medida en que las especies estrechamente relacionadas se adaptan a hábitats similares o contrastantes (Cavender-Bares *et al.*, 2018). Los organismos con adaptaciones similares tienden a prosperar en el mismo hábitat; sin embargo, la coexistencia de especies en una misma comunidad depende en parte de que no compitan tan intensamente (Ricklefs, 2008; Kraft & Ackerly, 2004). Las especies estrechamente relacionadas comparten una gran parte de sus adaptaciones debido a su ancestro común (Webb *et al.*, 2005), por lo que se espera que exhiban ciertas diferencias funcionales para dividir los recursos, promoviendo la segregación de nichos (Donoghue 2008; Ricklefs, 2008).

Los encinos (*Quercus* L., Fagaceae) son un género de plantas leñosas que ocupan una amplia gama de hábitats y son ecológicamente diversos (Manos *et al.*, 1999; Nixon, 2006; Cavender-Bares, 2018). Dentro del género, las secciones *Quercus* (encinos blancos) y *Lobatae* (encinos rojos) irradian en simpatria y colonizaron América del Norte en paralelo y posteriormente hacia el sur a lo largo de los diferentes complejos montañosos (Hipp *et al.*, 2018). La simpatria de encinos rojos y blancos a grandes escalas espaciales y en múltiples ecosistemas indica mecanismos de coexistencia ecológica (Cavender-Bares *et al.* 2004, 2016). En México, los encinos tienen gran importancia ya que representan almacenes de biomasa sobre el suelo y representan parte de la biodiversidad en los bosques (Valencia-Á., 2004; Rzedowski, 2006; Téllez *et al.*, 2020). En particular, los encinos rojos y blancos poseen una gran riqueza, destacando el alto endemismo de los encinos rojos (Valencia-Á., 2004; Torres-Miranda *et al.*, 2011). Los patrones generales de distribución de ambas secciones son contrastantes en algunos ecosistemas (Valencia-Á., 2004; Torres-Miranda *et al.*, 2011; Rodríguez-Correa *et al.*, 2015); sin embargo, ambas secciones coexisten a lo largo de diferentes gradientes ambientales (Aguilar-Romero *et al.*, 2016; Arenas-Navarro *et al.* 2020b, Sabás-Rosales *et al.*, 2014; Chávez-Vergara *et al.*, 2015).

En las Serranías Meridionales de Jalisco (SMJal), México, se han registrado 22 especies de encinos (15 encinos rojos y 7 encinos blancos), distribuidos en el bosque de encino, bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña (Arenas-Navarro *et al.*, 2020b). En un estudio previo, se demostró que individuos adultos de las especies de encinos en las SMJal mostraron dos dimensiones

funcionales principales: una dimensión primaria que refleja el espectro de la economía foliar que se corresponde con el hábito foliar y una segunda dimensión que incluye las propiedades hidráulicas del tallo que muestran un componente filogenético (Arenas-Navarro *et al.*, 2020a; Arenas-Navarro *et al. en revisión*). Además, se encontró que el espacio funcional está relacionado con esta segregación de nicho donde encinos de secciones diferentes mostraron menor solapamiento funcional que especies de la misma sección en ambientes similares (Arenas-Navarro *et al.*, 2020a).

Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es analizar las estrategias funcionales en la etapa de plántula en encinos rojos y blancos que coexisten en condiciones naturales. Para esto, seleccionamos especies que comparten características ambientales similares, por lo que el gradiente ambiental se clasificó en seco y húmedo (ver método) para contrastar las estrategias de las plántulas entre grupos ambientales. Debido a que las diferencias de las especies en sus ambientes nativos reflejan diferencias genéticas y ambientales, se llevó a cabo un experimento en condiciones controladas para analizar si estas diferencias se mantienen. En virtud de que en las SMJal existen el doble de especies de encinos rojos respecto a los encinos blancos (Arenas-Navarro *et al.*, 2020b), cada grupo tiene dos encinos rojos y un encino blanco. Los objetivos particulares son: 1) Analizar si existe un patrón general de covariación en los rasgos funcionales en plántulas de encinos en condiciones controladas; 2) Examinar si las estrategias funcionales y los rasgos a nivel de hoja, tallo y raíz están condicionadas por una señal filogenética o por condiciones ambientales y 3) Cuantificar la superposición del espacio funcional a nivel de especie, sección y grupo ambiental.

Materiales y Métodos

El estudio se realizó con plántulas de encino (*Quercus*, Fagaceae) pertenecientes a las SMJal, en el occidente de México, lo que comprende las Sierras de “El Tuito- El Cuale-Talpa de Allende” (20° 20.8850 – 20° 9.0080 N, y 105° 19.1620 – 104° 40.1060 O). La temperatura media anual oscila entre 28.5 y 30.6 °C; la precipitación anual varía de 1500 a 1800 mm, con un 80 % de las precipitaciones concentradas entre junio y octubre (Servicio Meteorológico Nacional, 2017).

Especies de estudio

El estudio se realizó con plántulas de seis especies del género *Quercus*, de las cuales cuatro especies pertenecen a la sección *Lobatae* (*Quercus elliptica*, *Q. iltisii*, *Q. laurina* y *Q. scytophylla*) y dos especies pertenecen a la sección *Quercus* (*Q. resinosa* y *Q. martinezii*). Se registró la distribución de las especies en campo en las SMJal con un GPS marca Garmin eTrex 10 y posteriormente se obtuvieron los datos climáticos de las especies de las variables climáticas de Cuervo-Robayo *et al.*

(2014; Tabla 1) usando el programa ArcGIS software (ESRI, 2013). Las especies se dividieron en dos grupos de acuerdo con sus características ambientales. En el grupo de especies de ambiente seco se ubicaron las especies que en promedio se ubican en áreas que reciben menos de 1500 mm de precipitación anual (Pa), con una temperatura promedio anual (Tpa) mayor de 16 °C; mientras que las especies de ambiente húmedo se ubicaron en áreas que reciben más de 1700 mm de Pa y una Tpa menor de 14 °C. El grupo de ambiente seco se conformó por *Quercus elliptica*, *Q. iltisii* (encinos rojos) y *Q. resinosa* (encino blanco). Mientras que el grupo de ambiente húmedo se conformó por *Q. laurina*, *Q. scytophylla* (encinos rojos) y *Q. martinezii* (encino blanco).

Tabla 1. Datos de las especies seleccionadas, la sección taxonómica a la que pertenecen y el ambiente al que fueron asignadas. El mes de colecta corresponde al mes del pico de fructificación del año 2017 con excepción de *Q. laurina* y *Q. martinezii* que se colectaron en 2018. Abreviaturas: Tpa: Temperatura promedio anual; Tpmc: Temperatura máxima del periodo más cálido; Tpmf: Temperatura mínima del periodo más frío; Pa: Precipitación anual (mm).

Especie	Sección	Colecta	Ambiente	Tpa (°C)	Tpmc (°C)	Tpmf (°C)	Pa (mm)	Altitud (msnm)
<i>Q. elliptica</i>	<i>Lobatae</i>	Agosto- Septiembre	Seco	17.66	29.20	5.02	1363.11	600-1500
<i>Q. iltisii</i>	<i>Lobatae</i>	Mayo-Junio	Seco	20.22	32.27	7.03	1330.18	650-1400
<i>Q. resinosa</i>	<i>Quercus</i>	Agosto	Seco	16.62	27.53	4.47	1451.17	550-1600
<i>Q. laurina</i>	<i>Lobatae</i>	Enero- Febrero	Húmedo	12.80	23.13	2.37	1737.25	1400-2500
<i>Q. scytophylla</i>	<i>Lobatae</i>	Agosto	Húmedo	13.67	24.44	2.68	1745.60	1123-2512
<i>Q. martinezii</i>	<i>Quercus</i>	Septiembre- Octubre	Húmedo	13.42	23.96	2.58	1705.49	1600-2500

Diseño del experimento

De cada especie de encino se colectaron bellotas de entre 7 y 10 individuos, durante los picos de producción de bellotas de cada especie, a continuación, las bellotas fueron almacenadas a 4 °C en bolsas. Posteriormente, todas las bellotas de la misma especie fueron mezcladas para tener una muestra de bellotas aleatoria y se seleccionaron por el método de flotación en agua (Bonner, 2003). Con el fin de asegurar 30 plántulas por especie se germinaron en un invernadero entre 100 y 200 bellotas por especie. Para su germinación, las bellotas se colocaron en camas húmedas de *peat moss*. A los 15 días de que la radícula emergió y con el primer par de hojas verdaderas completamente expandidas, se seleccionaron aleatoriamente 30 plántulas y fueron trasplantadas a bolsas de 20 x 30 cm llenas de arena sílica con drenaje en la base conteniendo una plántula por maceta.

Se estableció un experimento en un cuarto de crecimiento de condiciones controladas para explorar la diferenciación funcional entre las plántulas de las diferentes especies. Debido a que se compararon especies de hábitats contrastantes es importante destacar que se seleccionaron condiciones estándar lo suficientemente favorables para que todas las especies logaran un crecimiento exponencial, basándonos en las condiciones en campo. A los 20 días dentro de la cámara cada planta recibió una dosis única de fertilizante de liberación prolongada (14.61 g de Multicote 8: 18N – 6P – 12K + 2MgO + ME; Haifa Chemicals). Después de 30 días bajo las condiciones del cuarto de crecimiento se cosecharon al azar 10 plántulas por especie para obtener la biomasa inicial, la cual posteriormente se utilizó para la determinación de la tasa relativa de crecimiento (ver más adelante). El resto de las plántulas de cada especie creció bajo condiciones controladas por un periodo de 3 meses (90 días) a una temperatura de 25 °C, con humedad relativa de 70% y un promedio de radiación fotosintéticamente activa de $400 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ con 12 horas de luz. Para eliminar cualquier sesgo en el desarrollo de las plántulas, la posición de las macetas se reasignaba con una periodicidad de dos veces por semana y las plantas no saludables se descartaron. Una vez transcurrido el periodo de crecimiento, se extrajo cada plántula de su bolsa y se lavó el sistema radical con el mayor cuidado posible con agua corriente para retirar elementos del suelo. Las plántulas se diseccionaron en sus diferentes componentes (hojas, tallo y sistema radicular excluyendo cotiledones). Obtuvimos el peso fresco y en algunos casos se saturó con agua. Una vez procesados todos los tejidos se secaron al horno durante 72 horas a 70 °C y se obtuvo su peso seco para realizar los cálculos correspondientes.

Hoja. El área foliar (AF) de cada hoja se obtuvo a partir de imágenes digitales a 300 dpi utilizando un escáner de alta resolución de la marca HP. Se estimó utilizando el software ImageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij>). El área foliar total (AFt) de cada plántula fue la suma del AF de todas las hojas. El área foliar específica (AFE) se calculó dividiendo el área foliar por su masa seca y describe el área foliar por unidad de biomasa foliar invertida. El contenido de materia seca de la hoja (CFMS) se obtuvo de la división entre la masa seca y la masa fresca de una hoja saturada de agua. El AF y el AFE se calcularon en cinco hojas maduras por plántula sin daño (Tabla 2).

Tallo. La densidad del tallo (DT) y el contenido de agua del tallo se obtuvieron de una sección del tallo de 3 cm de largo de la parte basal sin corteza a través del método de desplazamiento de agua en el laboratorio (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013) y el contenido de agua en el tallo (CAT) como indicador de la capacidad para almacenar agua, siguiendo a Pineda-García *et al.* (2011)

Raíz. El sistema radical se dividió en dos clases diamétricas: raíces finas o raíces de absorción (≤ 2 mm) y raíces gruesas o raíces de almacenamiento (> 2 mm). La longitud radical específica (LRE) que es un indicador de la eficiencia de absorción de agua por unidad de masa invertida en raíces finas

se obtuvo a partir de imágenes digitales tomadas con un escáner de doble lámpara (Epson 10000XL) a 400 dpi y utilizando el software WinRhizo (Regent Instruments, Inc., Neplean, ON, Canadá). El contenido de agua de la raíz (RWC) se calculó como el peso fresco de las raíces gruesas menos el peso seco dividido por el peso seco de las raíces gruesas expresado en porcentaje. El contenido de materia seca de raíces gruesas (RDMC), análogo al contenido de materia seca de la hoja, se calculó como la masa seca de las raíces gruesas dividida por su masa fresca.

Adicionalmente se calculó la fracción de área foliar (FAF) que es la relación entre el AFt por unidad de peso seco de la planta. La FAF refleja el tamaño de la superficie de captura de luz y asimilación de carbono en relación con la biomasa de la planta (Chiarello *et al.*, 1989). El cociente raíz / vástago (R/V) se calculó con el peso seco del sistema radical entre el peso seco de la parte aérea. El R/V es una medida del patrón de asignación de biomasa a las estructuras de absorción de agua y nutrientes respecto a las estructuras de captura de luz y asimilación de carbono (Hunt, 1982). Así mismo, se calculó el cociente de longitud radical total / área foliar total (LRt / AFt) que expresa la longitud de la raíz desplegada por unidad de área foliar, indicando la relación entre el despliegue de superficies de captura de luz y carbono, y de superficies de captura de agua y nutrientes (Paz, 2003). Por último, se obtuvo la tasa relativa de crecimiento mediante la siguiente fórmula: $TRC = \ln(\text{biomasa inicial}) - \ln(\text{biomasa final}) / (\text{días})$. Al llegar a los 120 días se cosecharon 10 plántulas para obtener la biomasa final.

Tabla 2. Lista de rasgos morfológicos y funcionales, su fórmula, su abreviatura y la unidad de medida de cada uno. Ps=peso seco; Pf=peso fresco, vol= volumen.

Rasgo	Fórmula	Abreviatura	Unidades
Área foliar	Área foliar (5 hojas)	AF	cm ²
Área foliar total	Suma del AF de cada hoja por individuo	AFt	cm ²
Área foliar específica	Área foliar / peso seco de la hoja (5 hojas)	AFE	cm ² /g
Contenido foliar de materia seca	Ps de la hoja / pf de la hoja	CFMS	g/g ⁻¹
Densidad del tallo	Ps del xilema/ vol. del xilema	DT	g / cm ³
Contenido de agua en tallo	(Pf – ps del tallo) / ps del tallo x 100	CAT	%
Longitud radicular específica	Longitud total de las raíces finas / ps raíces finas	LRE	cm/ g
Contenido de agua en raíces	(Pf – ps raíces gruesas / ps raíces gruesas x 100	CAR	%
Contenido de materia seca en raíces gruesas	ps raíces gruesas/ ps raíces gruesas	CMSRg	g/g ⁻¹
Fracción del área foliar	AFt / Peso total de la planta	FAF	cm ² /g
Cociente raíz /vástago	ps del sistema radicular / ps parte aérea	R/V	g/g

Cociente de longitud radicular total / área foliar	LRT / Aft	LR/AF	cm/ cm ²
Tasa relativa de crecimiento	ln (biomasa inicial)-ln (Biomasa final) / (días)	TRC	gg ⁻¹ día ⁻¹

Análisis estadísticos

Para analizar la variación de estrategias funcionales por especie, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con los valores promedio de los siguientes rasgos para cada especie: AFE, CFMS, FAF, CAT, DT, LRE, CMSRg, CAR, R/V, LR/AF y TRC. Se realizaron modelos lineales entre los componentes principales y los rasgos para observar las estrategias funcionales. Antes de los modelos lineales se realizó una prueba de Kolmogorov-Smirnov para probar la normalidad de los datos, cumpliendo así los criterios de normalidad.

Para analizar las diferencias en los rasgos funcionales en las estrategias de uso de agua entre secciones y el ambiente, se realizaron pruebas *t* de *Student* de los rasgos a nivel de individuo con las plántulas de la segunda cosecha. Antes de estos análisis probamos la distribución normal de los rasgos de los individuos con la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk, en consecuencia, todos los rasgos se transformaron en log10 para mejorar los criterios de normalidad. Finalmente, con los rasgos a nivel de individuo se calculó el espacio funcional que ocupa cada especie de encino. El espacio funcional se calculó como el enfoque de hipervolumen *n*-funcional basado en el concepto de nicho multidimensional de Hutchinson (Lamanna *et al.*, 2014). Este enfoque nos permitió cuantificar espacios funcionales mediante la evaluación del espacio del rasgo funcional ocupado por una especie o para un conjunto de especies (de la Riva *et al.*, 2017; Blonder *et al.*, 2018; Arenas-Navarro *et al.*, 2020a). Para calcular el hipervolumen se realizó un ACP con rasgos de los 20 individuos de cada especie. Una vez obtenidos los valores con los primeros tres ejes se utilizó un procedimiento de estimación de kernel multidimensional (Blonder *et al.*, 2018). Posteriormente calculamos la superposición entre el hipervolumen de cada especie, por sección y por ambiente con un análisis de correlación del paquete "*hypervolume*", que compara la similitud entre diferentes hipervolumenes utilizando el índice de similitud funcional de Sørensen. El índice de similitud de Sørensen estima la intersección entre dos hipervolumenes (dados dos hipervolumenes A y B, $S(A, B) = 2 * |A \cap B| / (|A| + |B|)$) que van desde 0 (ambos hipervolumenes de entrada están completamente disyuntos) a 1 (ambos hipervolumenes de entrada son idénticos) (Blonder *et al.*, 2018; Mammola, 2019).

Los análisis se calcularon con los paquetes "*vegan*" ver. 2.5 (Oksanen *et al.*, 2016), e "*hypervolume*" ver. 3.4.3 (Blonder *et al.*, 2014, 2018) en R software ver. 3.5 (R Core Team, 2017).

Resultados

Los primeros dos componentes del ACP con los valores promedio explicaron el 79.3 % de la varianza total (Figura 1). El primer eje (CP1, explicó el 55.5 % de la varianza) está relacionado con contenido de agua en tallo (CAT) y el contenido foliar de materia seca (CFMS) del lado positivo y el Contenido de materia seca en raíces gruesas (CMSRg) y la densidad del tallo (DT) del lado negativo, reflejando la capacidad de almacenamiento de agua y la resistencia a embolismo de las especies. *Quercus resinosa* al ser una especie característica de las zonas secas presenta la densidad del tallo más alta y un menor contenido de agua en tallo, ubicándose en el extremo positivo, mientras que *Q. laurina* presenta menor densidad y siendo una especie característica de ambiente húmedo se ubica en el lado opuesto. El segundo eje (CP2, que explicó 23.8 % de la varianza total) está relacionado con el FAF, LR/Af y LRE reflejando las estrategias de adquisición e inversión en biomas en hojas y raíz. Donde las especies que poseen una mayor FAF son *Q. laurina* y *Q. scytophylla*. Asimismo, se detectaron asociaciones entre los rasgos; encontramos una relación negativa entre el contenido foliar de materia seca y el área foliar específica, lo que refleja el espectro de la economía foliar, que se refiere a la compensación entre la adquisición de recursos y las estrategias de almacenamiento en las plantas. El contenido de agua en el tallo presentó una relación positiva con el contenido foliar de materia seca y una relación negativa con el contenido de materia seca en raíces gruesas; mientras que este último se relacionó positivamente con la densidad del tallo y con la tasa de crecimiento relativo. Por último, la longitud radical específica, presentó una relación positiva con el cociente de longitud radical total / área foliar.

Las especies con mayor contenido foliar de materia seca y baja área foliar específica se asocian a una estrategia conservativa, que a su vez presentan mayor contenido de agua en tallo y raíces; mientras que la estrategia de explotación se relacionó con valores altos de área foliar específica, mayor densidad en el tallo, mayor contenido de materia seca en raíces gruesas y una mayor tasa de crecimiento relativa.

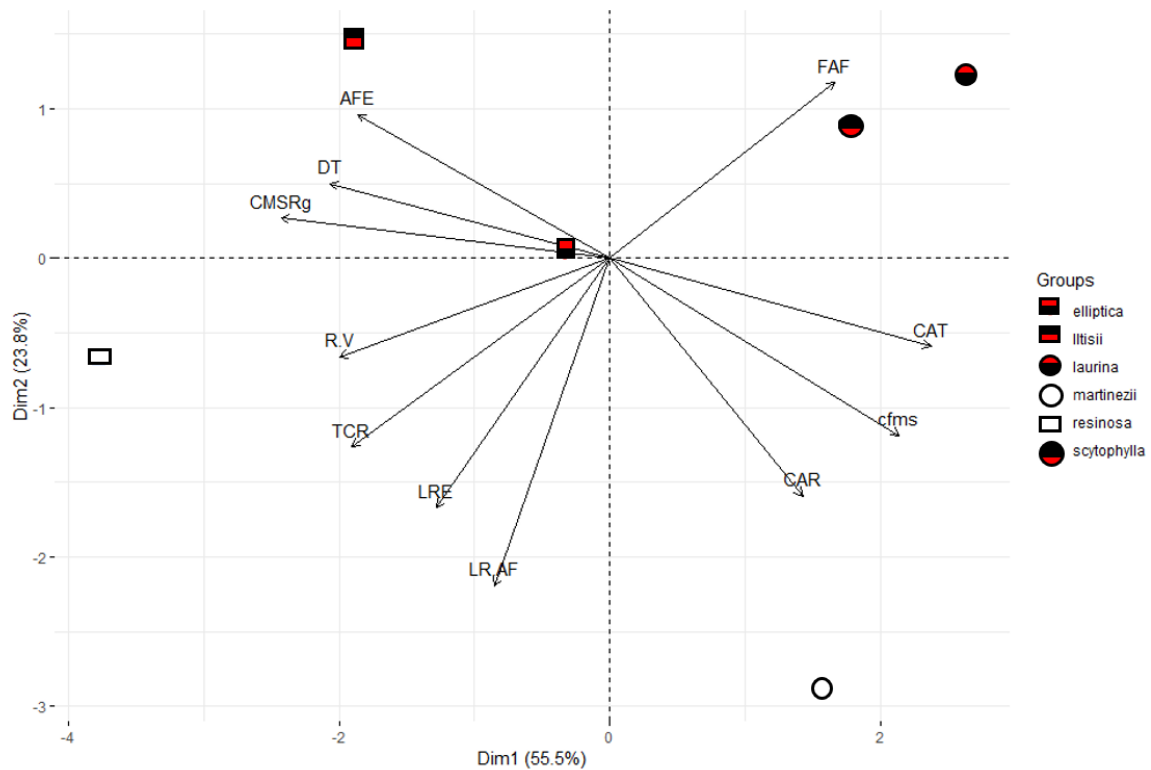


Figura 1.- Análisis de componentes principales por especie. Las especies de la sección *Lobatae* están coloreadas de color rojo, mientras que las especies de la sección *Quercus* están coloreadas de color blanco. Las especies de ambiente húmedo son círculos y las especies de ambiente seco son cuadrados. Abreviaturas. AFE: Área foliar específica; CFMS: Contenido foliar de materia seca; DT: Densidad del tallo; CAT: Contenido de agua en tallo; LRE: Longitud radical específica; CAR; Contenido de agua en raíces; CMSRg: Contenido de materia seca en raíces gruesas; FAF: Fracción del área foliar; R.V: Cociente raíz /vástago; LR.AF: Cociente de longitud radical total / área foliar y TCR: Tasa relativa de crecimiento.

Los modelos lineales mostraron que el CP1 se encuentra relacionado con CFMS, CAT, DT y CMSRg, las especies de ambiente húmedo se ubican en un extremo y a las especies de ambiente seco en un gradiente. Mientras que CP2 solo está relacionado con el LR/AF, donde se puede ubicar a las especies de encinos blancos con un mayor cociente de longitud radical total / área foliar (Figura 2).

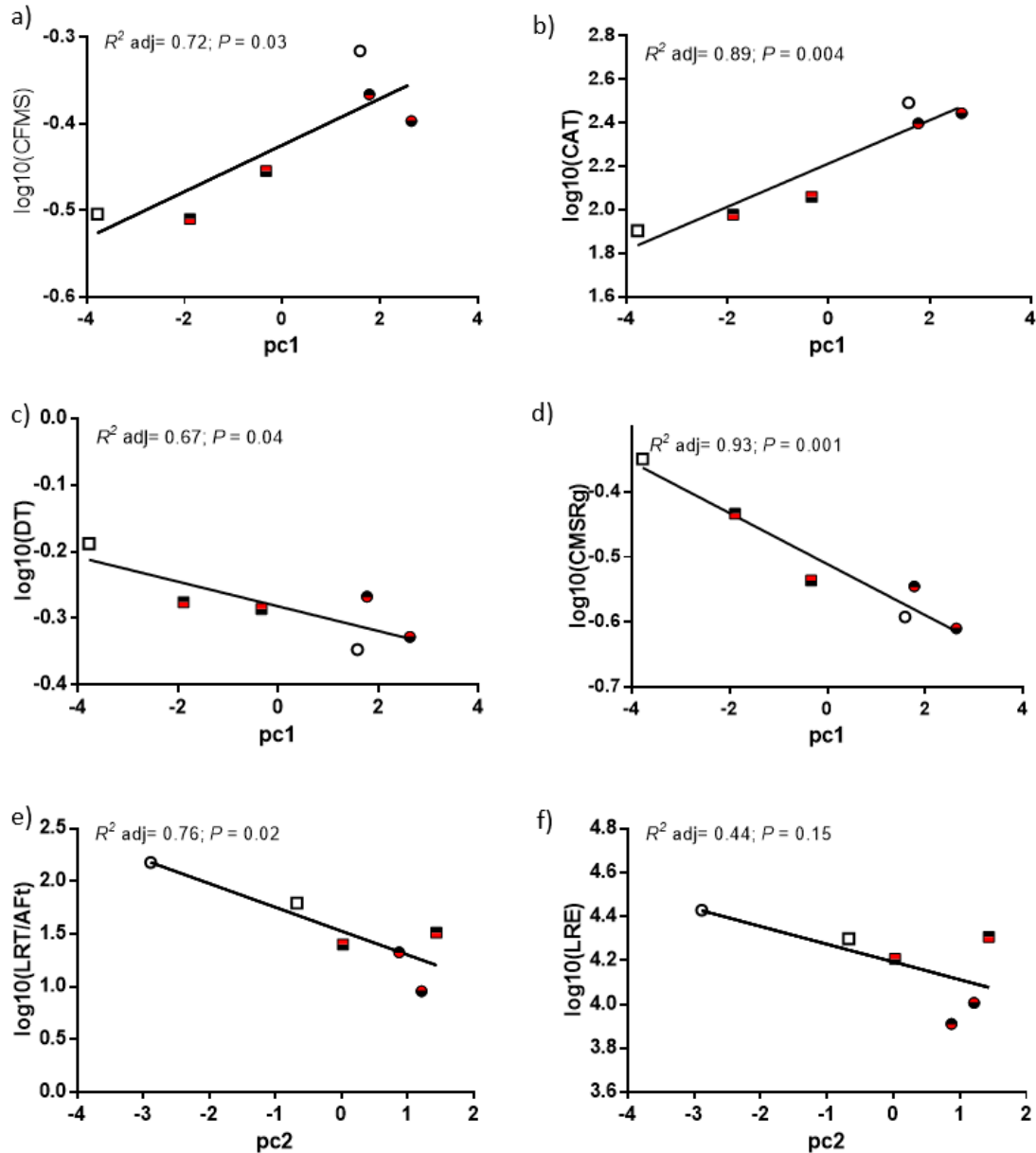


Figura 2. Relaciones entre los rasgos funcionales y las puntuaciones del primer eje (CP1) y el segundo eje (CP2) del análisis de componente principales. a) Contenido foliar de la materia seca (CFMS); b) Contenido de agua en tallo (CAT); c) Densidad del tallo (DT); d) Contenido de la materia seca en raíces gruesas (CMSRg); e) Cociente de longitud radical total / área foliar (LRT/AFt); f) Longitud radical específica (LRE). Símbolos: *Q. elliptica* \blacksquare *Q. iltisii* \blacksquare *Q. resinosa* \square , *Q. scytophylla* \bullet *Q. laurina* \bullet , *Q. martinezii* \circ

Diferencias en rasgos entre secciones taxonómicas y ambiente

Las pruebas de *t* de *student* encontraron diferencias significativas en el CP1 ($t = 2.77$; $df = 20.29$; $P = 0.01$) y CP2 ($t = -3.53$; $df = 43.05$; $P < 0.0001$) y en los rasgos de AF ($t = -6.89$; $df = 19.937$; $P =$

>0.0001), FAF ($t = 4.13$; $df = 22.55$; $P = 0.0004$), CMSRg ($t = -2.14$; $df = 18.78$; $P = 0.04$), LR/AF ($t = -6.84$; $df = 26.72$; $P = <0.0001$) y AFt ($t = -5.47$; $df = 20.3$; $P = <0.0001$) entre las dos secciones taxonómicas. Mientras que, al analizar el tipo de ambiente, se encontraron diferencias significativas en casi todos los rasgos, excepto CP2, CAR y LR/AF (Tabla 3).

Tabla 3. Patrones generales de diferenciación de rasgos funcionales en plantulas de encinos entre especies de la sección *Quercus* y *Lobatae* y entre ambientes seco y húmedo.

	Sección			Ambiente		
	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
CP1	2.77	20.29	0.01	-9.68	47.14	<0.0001
CP2	-3.53	43.05	<0.0001	-1.78	42.45	0.08
AF	-6.89	19.94	<0.0001	2.07	47.72	0.04
CFMS	0.02	23.14	0.98	-6.00	41.68	<0.0001
AFE	0.34	24.96	0.73	4.37	44.40	<0.0001
FAF	4.13	22.56	<0.001	-2.66	47.37	0.01
CAT	0.77	24.31	0.44	-11.47	47.99	<0.0001
DT	-1.99	24.29	0.05	2.43	44.04	0.01
LRE	-4.63	48.00	<0.0001	2.40	38.81	0.02
CMSRg	-2.15	18.79	0.04	5.15	47.72	<0.0001
CAR	-0.76	26.98	0.45	-1.21	38.28	0.23
R/V	-2.00	21.96	0.05	3.69	46.99	<0.001
LR/AF	-6.84	26.73	<0.0001	0.67	30.25	0.50
Aft	-5.47	20.30	<0.0001	2.55	47.99	0.01

Espacio funcional y sobrelape

Los resultados del ACP a nivel de individuo mantuvieron la tendencia en las variables más importantes. Los primeros tres componentes del ACP explicaron el 64.3 % de la varianza total (Material Suplementario Figura 2). Los resultados del análisis del espacio funcional mostraron que el sobrelape entre ambiente fue de un 28%, mientras que nivel de sección el sobrelape es de 37 % (Figura 4). El espacio funcional evaluado a nivel de especie mostró que en ambientes secos las especies de la sección *Lobatae* (*Quercus elliptica*, *Q. iltisii*) presentaron valores de superposición entre ellas de 42%; mientras que *Q. resinosa* presentó un sobrelape con las especies de encinos rojos que va del 19 al 29 %. Las especies de ambientes húmedos de la sección *Lobatae* (*Q. laurina*, *Q. scytophylla*) presentaron un valor de superposición entre ellas del 35 %, mientras que *Q. martinezii* presentó un

sobrelape con estas del 0 al 6 % (Figura 4). Al comparar especies de la misma sección de ambientes contrastantes encontramos que las especies de encinos rojos de los ambientes secos mostraron valores de superposición entre 4 y 31 % con los encinos rojos de ambientes húmedos. Mientras que los encinos blancos de ambientes contrastantes presentaron un sobrelape de 2%. Por último, *Q. resinosa* no presentó sobrelape con las especies de encinos rojos de ambientes húmedas.

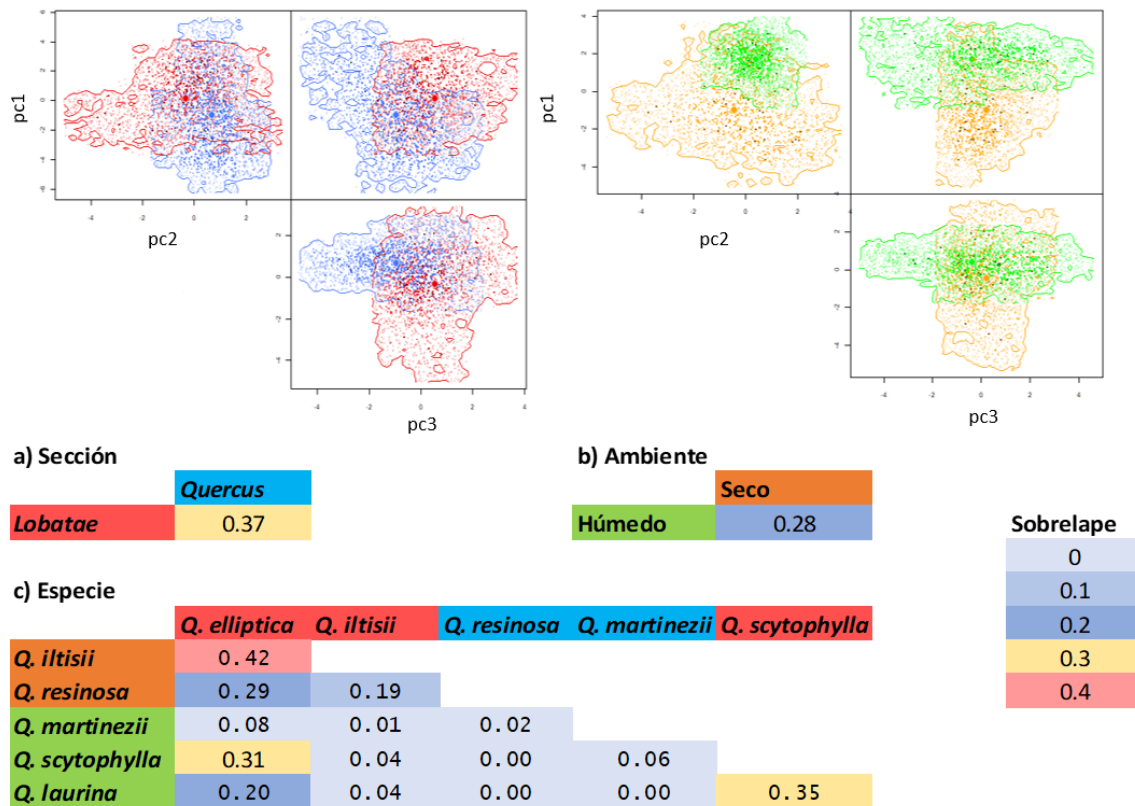


Figura 3. Los hipervolumenes para cada dimensión de la planta se basaron en cada uno de los primeros tres ejes de ACP a nivel de individuo. Los valores de sobrelape van desde 0 (ambos hipervolumenes de entrada están completamente disyuntos) a 1 (ambos hipervolumenes de entrada son idénticos).

Discusión

Covariación de rasgos funcionales

La covariación de rasgos a nivel de hoja, tallo y raíz en las seis especies de plántulas de encinos analizadas nos permitieron observar las estrategias ecológicas. La relación negativa de AFE/CFMS se relaciona principalmente con la teoría del espectro de la economía foliar, que es la compensación entre la alta adquisición de recursos y la conservación de recursos (Wright *et al.*, 2004).

Las especies con estrategias adquisitivas requieren una baja inversión y dan como resultado una alta concentración foliar de nutrientes, pero la vida útil de las hojas es corta, mientras que las estrategias de conservación de recursos con una alta inversión tienen concentraciones foliares de nutrientes más bajas, pero sostienen hojas que duran más (Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004). Diversos estudios previos dentro de las poblaciones de encinos y entre las especies encinos (Ramírez-Valiente *et al.*, 2010; de la Riva *et al.*, 2016; Aguilar-Romero *et al.*, 2017; Ramírez-Valiente & Cavender-Bares, 2017; Arenas-Navarro *et al.*, 2020a) han encontrado variaciones en los rasgos de las hojas a lo largo de gradientes de aridez y precipitación, de acuerdo con las expectativas del espectro de la economía foliar. Desde una perspectiva evolutiva, se ha sugerido que las relaciones entre los rasgos del espectro de la economía foliar están influenciadas por restricciones específicas de un ecosistema causadas por la evolución en condiciones ambientales particulares (Li *et al.*, 2015; Mason & Donovan, 2015). En las especies de encinos que habitan en las SMJal el espectro de la economía foliar está asociado al hábito foliar, donde debido a las características climáticas y los regímenes estacionales de temperatura y de precipitación la mayoría de las especies presentan un hábito foliar brevi-decíduo (i.e. *Q. iltisii*, *Q. laurina* y *Q. scytophylla*) o decíduo (i.e. *Q. resinosa* y *Q. elliptica*; Arenas-Navarro *et al.* 2020a). Durante la estación seca o temperaturas bajo cero las especies de encinos de hoja caduca o brevi-caducifolia dejan caer sus hojas para reducir la pérdida de agua y los costos por transpiración, maximizando su absorción de carbono y uso de nutrientes cuando la disponibilidad de agua no es limitada (Givnish, 2002; Bai *et al.*, 2015). En contraste, en las zonas altas con mayor humedad y con una estación seca más corta y una sequía menos severa generalmente existen especies con hojas con una vida útil más larga que retienen sus hojas durante la estación seca (i.e. *Q. martinezii*) (Borchert *et al.*, 2005; Markesteijn *et al.*, 2011; Lusk *et al.*, 2016).

Las especies de la sección *Lobatae* presentaron diferencias en las estrategias funcionales en las zonas secas. *Quercus iltisii* presentó valores altos de AFE y bajo CFMS, así como alta LRE con una alta TCR ubicándose dentro de las estrategias adquisitivas; por otro lado *Q. elliptica* presentó hojas pequeñas esclerófilas con baja AFE y mayor CFMS, con menor LRE y menor TCR. Ramírez-Valiente *et al.* (2017) encontró diferencias en poblaciones en *Q. oleoides* (especie que habita los bosques tropicales estacionalmente secos de Centroamérica), donde las poblaciones de lugares más húmedos poseen hojas esclerófilas, con bajo AFE y con tejidos más densos que aumentan la tolerancia a la desecación bajo potenciales hídricos bajos. Desde una perspectiva de economía de recursos, el tejido foliar esclerófilo es costoso de construir en términos de carbono y nutrientes, además de que requiere largos intervalos de recuperación balanceando costos entre resistencia y asimilación de carbono, lo que indica que las estrategias de resistencia a la sequía no están necesariamente vinculadas

estrechamente con las estrategias de uso de recursos en algunas especies de encinos (Villar *et al.*, 2004; Ramírez-Valiente & Cavender-Bares, 2017).

Otra relación negativa encontrada fue entre CAT y CMSRg, donde las especies de ambiente húmedo con mayor CAT presentan menor CMSRg contrario a las de ambiente seco, que poseen menor CAR, mayor densidad, y mayor CMSRg. La capacidad de tolerar niveles de déficit hídrico está asociada con tejidos densos, lo que impacta en la tasa de crecimiento ya que son más costosos (Pineda-García *et al.*, 2016). Por otra parte, se ha reportado que la capacidad de almacenar agua en el tallo presenta una relación negativa con CFMS y la densidad del tallo (Pinzón-Pérez, 2013). Por lo tanto, es probable que las especies de árboles con mayor densidad tengan vasos estrechos y mayor cantidad de fibras potencialmente hacen que los árboles sean menos vulnerables a la cavitación del xilema (Hacke *et al.*, 2001). El papel del agua del tallo en el mantenimiento del equilibrio hídrico de la planta es muy importante, sin embargo, la capacidad de liberar el agua (cambio en el potencial hídrico) depende de su acomodo espacial entre los tejidos. El tejido vivo (parénquima radial, floema y cámbium vascular) puede estirarse o contraerse elásticamente para permitir que el agua fluya hacia adentro o hacia afuera, mientras que la liberación de agua de las células muertas o lignificadas (fibras de madera, vasos del xilema y traqueidas) es administrada por mecanismos capilares y / o cavitación (Tyree & Yang, 1990; Jupa *et al.*, 2016). El parénquima desempeña varias funciones hidráulicas además del almacenamiento de agua como el llenado de vasos después de una embolia (Zwieniecki *et al.*, 2013; Trifiló *et al.*, 2014); defensa de patógenos; cierre de heridas y almacenamiento de componentes minerales (Romero & Bolker, 2008; Spicer, 2014). Se ha encontrado que la cantidad de parénquima está relacionada negativamente con la cantidad de fibras, lo que a su vez está asociado a densidades altas en la madera (Ziemińska *et al.*, 2015). Sin embargo, en densidades bajas o intermedias en especies cercanas existe una gran diversidad en la disposición espacial de los componentes del xilema, donde este puede participar no solo en el almacenamiento de agua, sino podría participar en la reparación de embolias y en el relleno de los vasos en sitios donde el agua no está disponible como largas estaciones secas o sitios con bajas temperaturas (Ziemińska *et al.*, 2015; Jupa *et al.*, 2016). En encinos adultos se encontraron diferencias entre las fracciones de las fibras (tamaño del lumen y de la pared de las fibras) a nivel de sección, donde los encinos rojos mostraron un lumen más amplio y una pared menos amplia respecto a los encinos blancos (Arenas-Navarro *et al. en revisión*), por lo que incorporar datos sobre la disposición espacial de las estructuras anatómicas en el tallo podría brindar más información de las funciones hidráulicas del tallo en especies cercanas.

El ambiente como principal impulsor de los rasgos funcionales

Los encinos poseen una amplia gama de respuestas morfológicas y anatómicas a las condiciones ambientales (Aguilar-Romero *et al.*, 2017; Cavender-Bares, 2018; Lobo *et al.*, 2018; de la Riva *et al.*, 2019). En este estudio el CP1 reflejó la capacidad hidráulica de almacenamiento de agua en tallo y raíces como el primer eje de diferenciación funcional entre los ambientes. Las especies de ambiente seco presentaron menor CAT y CFMS, y TCR más altas, (pero no significativamente entre ambientes; $t = 1.028$, $df = 4$, $P = 0.36$) lo que hace que su estrategia ecológica sea adquisitiva, contrario a las especies de ambiente húmedo. Por ejemplo, *Quercus iltisii* presentó valores altos de AFE, densidad del tallo alto y TCR alta, lo que la ubica como una especie altamente adquisitiva; sin embargo, se ha sugerido que maximizar dos rasgos de formar adquisitiva podría ser una estrategia de alto riesgo para las plántulas, que puede ser posiblemente mitigada por la producción de una gran cantidad de plántulas, lo que aumenta la posibilidad de que al menos una se encuentre en una situación favorable (Wright & Westoby, 1999).

El CP2 se relacionó con la LRE, la fracción de área foliar y el cociente de longitud radicular total / área foliar reflejando las estrategias de inversión en biomasa en hojas y raíz. Las raíces finas son los órganos principales para la adquisición de agua y nutrientes y también son responsables de transferir recursos entre las partes subterráneas y aéreas respondiendo a la heterogeneidad en la disponibilidad de recursos en múltiples escalas espaciales y temporales, mientras resisten los ataques de una amplia gama de organismos y tensiones ambientales (Luke McCormack *et al.*, 2012). Generalmente, una mayor inversión en LRE se asocia a especies de ambientes secos o con periodos largos de sequía, lo que les permite a las especies explorar las capas más profundas del suelo y les confiere tasas más altas de absorción de nutrientes y agua, así como una vida útil de la raíz más corta (Poorter & Hayashida-Oliver, 2000; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Diferentes estudios han encontrado que las plántulas de los bosques más secos tienen raíces más profundas que las de los bosques más húmedos invirtiendo más biomasa en el eje de la raíz primaria y desviando menos hacia las raíces laterales (Nicotra *et al.*, 2002; Paz, 2003; Poorter & Marksteijn, 2008). Sin embargo, en este estudio *Q. martinezii* una especie de ambientes húmedos y suelos profundos fue la especie que más desarrollo la LRE, por lo que se ha sugerido que, para algunas plantas leñosas perennes, invertir en un LRE alto podría ser más significativo en las primeras etapas de crecimiento, antes de que ocurran cantidades significativas de engrosamiento secundario (Wright & Westoby, 1999). Por otro lado, las especies del grupo ambiental méxico presentaron un FAF más alto. Estas especies en etapa de plántula invirtieron en una mayor superficie de captación de luz en relación con la biomasa de la planta. En general, FAF se ha asociado con un mayor AFE (Paz, 2003; Bloor & Grubb, 2004; Villar *et al.*, 2017) siendo interpretado como adaptaciones al ciclo de vida de diferentes especies, lo que puede significar una estrategia funcional en la etapa de plántula relacionada con la captura de recursos

limitantes como la falta de luz en bosques templados (Ward, 2020). Asimismo, la poca profundidad de enraizamiento está asociada con ambientes húmedos (Canadell *et al.*, 1996); por ejemplo, las especies de encino como *Q. palustris* asignaron menos de su biomasa total bajo tierra, con alta disponibilidad de agua, lo que indica un sistema de raíces relativamente poco profundo en comparación con las otras especies de encinos americanos coexistentes (Teshera-Levy *et al.*, 2019).

Espacio funcional y solapamiento

Con base en el espacio morfo-funcional generado fue posible detectar diferentes estrategias funcionales en dos ejes de variación principal, con diferencias esenciales en algunos rasgos en respuesta a condiciones ambientales particulares de cada especie. Sin embargo, un enfoque basado en rasgos para la cuantificación de los parámetros del nicho de especies sigue siendo un desafío debido a la dificultad de seleccionar rasgos que estén específicamente relacionados con los procesos del filtrado biótico versus el abiótico (Violle & Jiang, 2009). Las especies de plantas poseen rasgos funcionales que se sabe *a priori* brindan ventajas para la supervivencia en sus hábitats nativos, que reflejan compensaciones fundamentales en los rasgos funcionales y en su historia de vida, lo que impide que las especies se desempeñen bien en hábitats contrastantes (Cavender-Bares *et al.*, 2004). Por lo que, al comparar especies de características ambientales contrastantes, se podría esperar un solapamiento funcional nulo. Por otra parte, las especies del mismo ambiente de secciones diferentes presentaron menor solapamiento en el espacio funcional que entre especies de la misma sección (Figura 4), encontrando resultados similares a lo observado en individuos adultos en campo, lo que demuestra que desde plántulas los encinos presentan estrategias ecológicas diferentes que permiten que especies más distantes se establezcan y coexistan.

Asimismo, diversos estudios han encontrado que especies de encinos coexistentes tienen diferentes profundidades de enraizamiento y extraen agua de diferentes capas del suelo (Bréda *et al.*, 1995; Goulden, 1996; Damesin *et al.*, 1997; Donovan *et al.*, 2000) o toleran la sequía mediante un estricto control de la conductancia estomática (Damesin *et al.*, 1998; Renninger *et al.*, 2014). Además, Chávez-Vergara *et al.*, (2015) reportaron que la fertilidad del suelo aumentó en áreas donde especies de ambas secciones coexisten, promoviendo la actividad microbiana y las transformaciones de nutrientes en la hojarasca del suelo. Las secciones *Quercus* y *Lobatae* irradiaron en simpatria y colonizaron el oeste y este de América del Norte en paralelo y posteriormente se irradiaron hacia el sur a lo largo de los diferentes complejos montañosos diversificándose y adaptándose a las mismas condiciones ambientales (Hipp *et al.*, 2018; Cavender-Bares, 2018). Estas secciones presentan diferencias en rasgos clave que les permite una repartición adecuada de los recursos. En este estudio encontramos diferencias significativas a nivel de sección (Tabla 3); no obstante, el número de

especies de la sección *Quercus* es muy reducido para encontrar un patrón o un hablar de rasgos conservados filogenéticamente. Cavender-Bares y col. (2004) mencionan que la diversidad de especies de encinos en una región depende de la tasa de evolución de diferentes rasgos, y los rasgos lábiles son críticos para que los linajes cambien entre los hábitats disponibles y los tipos de comunidades, mientras que los rasgos conservados son los encargados de facilitar la coexistencia. Por lo que es de suma importancia seguir incorporando especies a experimentos en condiciones controladas para conocer si existen rasgos conservados filogenéticamente.

Conclusiones

Nuestros resultados indican que hay dos ejes principales de variación funcional en las plántulas de encinos de ambientes contrastantes. El primer eje refleja la capacidad de almacenamiento de agua y la resistencia a embolismo de las especies, mientras que el segundo eje reflejó las estrategias de adquisición e inversión en biomasa en hojas y raíz. Las plántulas de especies de encinos usan dos estrategias funcionales independientes y que los rasgos han evolucionado de manera coordinada a lo largo de estos dos ejes como respuesta a diferentes ambientes. Nuestros hallazgos indican que el espacio funcional, medido con rasgos de hoja, tallo y raíz, está relacionado con esta segregación de nicho. Es importante recordar que la plasticidad de los rasgos promueve la coexistencia de especies a través de gradientes ambientales al mejorar y estabilizar las diferencias de nicho y al generar intercambios competitivos entre especies por lo que sugerimos que la complementariedad de especies es importante para mantener el funcionamiento del ecosistema y la diversidad de especies de encinos. Por último, es importante realizar estudios de variación funcional intraespecífica para conocer las diferentes adaptaciones en los gradientes ambientales y ante el cambio climático.

Referencias

Ackerly DD, Dudley SA, Sultan SE, Schmitt J, Coleman JS, Linder CR, Sandquist DR, Geber MA, Evans AS, Dawson TE, et al. 2000. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions: New research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. *BioScience* **50**: 979–995.

Aguilar-Romero R, García-Oliva F, Pineda-García F, Torres I, Peña-Vega E, Ghilardi A, Oyama K. 2016. Patterns of distribution of nine *Quercus* species along an environmental gradient in a fragmented landscape in central Mexico. *Botanical Sciences* **94**: 471–482.

Aguilar-Romero R, Pineda-García F, Paz H, González-Rodríguez A, Oyama K. 2017. Differentiation in the water-use strategies among oak species from central Mexico. *Tree Physiology* **37**: 915–925.

Arenas-Navarro M, García-Oliva F, Terrazas T, Torres-Miranda A, Oyama K. 2020a. Leaf Habit and Stem Hydraulic Traits Determine Functional Segregation of Multiple Oak Species along a Water Availability Gradient. *Forests* **11**: 894.

- Arenas-Navarro M, García-Oliva F, Torres-Miranda A, Téllez-Valdés O, Oyama K. 2020b.** Environmental filters determine the distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot in western Mexico. *Botanical Sciences* **98**: 219–237.
- Arenas-Navarro M, Oyama K., García-Oliva F, Torres-Miranda A, de la Riva E.G., Terrazas T. (En revision).** The role of wood anatomical traits in the coexistence of oak species along an environmental gradient.
- Bai K, He C, Wan X, Jiang D. 2015.** Leaf economics of evergreen and deciduous tree species along an elevational gradient in a subtropical mountain. *AoB PLANTS* **7**: 1–15.
- Baraloto C, Paine CET, Poorter L, Beauchene J, Bonal D, Domenach AM, Hérault B, Patiño S, Roggy JC, Chave J. 2010.** Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* **13**: 1338–1347.
- Blonder B, Lamanna C, Violle C, Enquist BJ. 2014.** The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography* **23**: 595–609.
- Blonder B, Morrow CB, Maitner B, Harris DJ, Lamanna C, Violle C, Enquist BJ, Kerkhoff AJ. 2018.** New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution* **9**: 305–319.
- Bloor JMG, Grubb PJ. 2004.** Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional Ecology* **18**: 337–348.
- Bonner FT. 2003.** Collection and care of acorns. A practical guide for seed collectors and nursery managers.
- Borchert R, Robertson K, Schwartz MD, Williams-Linera G. 2005.** Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology* **50**: 57–65.
- Bréda N, Granier A, Barataud F, Moyne C. 1995.** Soil water dynamics in an oak stand. *Plant and Soil* **172**: 17–27.
- Carlquist S. 2001.** *Comparative Wood Anatomy*. Berlin: Springer-Verlag.
- Cavender-Bares J. 2018.** Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (*Quercus*), a model clade for integrating ecology and evolution. *New Phytologist* **221**: 669–692.
- Cavender-Bares J. 2016.** Diversity, distribution and ecosystem services of the North American Oaks. *International Oaks* **27**: 37–48.
- Cavender-Bares J, Kitajima K, Bazzaz FA. 2004.** Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs* **74**: 635–662.
- Chávez-Vergara BM, González-Rodríguez A, Etchevers JD, Oyama K, Garcia-Oliva F. 2015.** Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico. *European Journal of Forest Research* **134**: 803–817.
- Chiarello N, Mooney H, Williams K. 1989.** Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. In: Pearcy R, Ehleringer J, Mooney H, Rundell P, eds. *Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation*. Nueva York, USA: Chapman and Hall, 327–365.
- Choat B, Ball MC, Luly JG, Holtum JAM. 2005.** Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees - Structure and Function* **19**: 305–311.

- Cuervo-Robayo AP, Téllez-Valdés O, Gómez-Albores MA, Venegas-Barrera CS, Manjarrez J, Martínez-Meyer E. 2014.** An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology* **34**: 2427–2437.
- Damesin C, Rambal S, Joffre R. 1997.** Between-tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* among Mediterranean habitats with different water availability. *Oecologia* **111**: 26–35.
- Damesin C, Rambal S, Joffre R. 1998.** Co-occurrence of trees with different leaf habit: A functional approach on Mediterranean oaks. *Acta Oecologica* **19**: 195–204.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, et al. 2016.** The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**: 167–171.
- Dickson R, Tomlinson Pt. 1996.** Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. *Annales des sciences forestières* **53**: 181–196.
- Donovan LA, West JB, McLeod KW. 2000.** *Quercus* species differ in water and nutrient characteristics in a resource-limited fall-line sandhill habitat. *Tree Physiology* **20**: 929–936.
- Garnier E, Navas M-L. 2012.** A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **32**: 365–399.
- Givnish TJ. 2002.** Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* **36**: 703–743.
- González-Villarreal LM. 1986.** *Contribución al conocimiento del género Quercus (Fagaceae) en el estado de Jalisco*. Guadalajara, México.: Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara.
- González-Villarreal LM. 2003.** Two new species of oak (Fagaceae , *Quercus* sect . Lobatae) from the Sierra Madre del Sur , Mexico. *Brittonia* **55**: 49–60.
- Goulden ML. 1996.** Carbon assimilation and water-use efficiency by neighboring Mediterranean-climate oaks that differ in water access. *Tree Physiology* **16**: 417–424.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA. 2001.** Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**: 457–461.
- Hipp AL, Manos PS, González-Rodríguez A, Hahn M, Kaproth M, McVay JD, Valencia-Ávalos S, Cavender-Bares J. 2018.** Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist* **217**: 439–452.
- Hunt R. 1982.** *Plant Growth Curves. The functional Approach to Growth Analysis*. Londres, R.U.: Edward Arnold.
- Jacobsen AL, Agenbag L, Esler KJ, Pratt RB, Ewers FW, Davis SD. 2007.** Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology* **95**: 171–183.
- Jupa R, Plavcová L, Gloser V, Jansen S. 2016.** Linking xylem water storage with anatomical parameters in five temperate tree species. *Tree Physiology* **36**: 756–769.
- Kaproth MA, Cavender-Bares J. 2016.** Drought tolerance and climatic distributions of the american oaks. *International Oaks*, **27**: 49-60.

- Kraft NJB, Ackerly DD. 2014.** Assembly of Plant Communities. In: Ecology and the Environment. New York, NY: Springer New York, 67–88.
- de la Riva EG, Arenas Navarro M, Villar Montero R, García Oliva F, Oyama K. 2019.** El papel de la evapotranspiración en la distribución funcional foliar de 28 especies del género *Quercus* de España y México. *Ecosistemas* **28**: 199–207.
- de la Riva EG, Marañón T, Violle C, Villar R, Pérez-Ramos IM. 2017.** Biogeochemical and Ecomorphological Niche Segregation of Mediterranean Woody Species along a Local Gradient. *Frontiers in Plant Science* **8**: 1242.
- de la Riva EG, Olmo M, Poorter H, Uberta JL, Villar R. 2016.** Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 mediterranean woody species along a water availability gradient. *PLoS ONE* **11**: 1–18.
- Lamanna C, Blonder B, Violle C, Kraft N, Sandel B, Šimová I, Donoghue J, Svenning J-C, McGill B, Boyle B, et al. 2014.** Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**: 13745–13750.
- Li L, McCormack ML, Ma C, Kong D, Zhang Q, Chen X, Zeng H, Niinemets Ü, Guo D. 2015.** Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecology Letters* **18**: 899–906.
- Lobo A, Torres-Ruiz JM, Burlett R, Lemaire C, Parise C, Francioni C, Truffaut L, Tomášková I, Hansen JK, Kjær ED, et al. 2018.** Assessing inter- and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. *Forest Ecology and Management* **424**: 53–61.
- Luke McCormack M, Adams TS, Smithwick EAH, Eissenstat DM. 2012.** Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist* **195**: 823–831.
- Lusk CH, Jimenez-Castillo M, Aragón R, Easdale TA, Poorter L, Hinojosa LF, Mason NWH. 2016.** Testing for functional convergence of temperate rainforest tree assemblages in Chile and New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **54**: 175–203.
- Mammola S. 2019.** Assessing similarity of n- dimensional hypervolumes: Which metric to use? *Journal of Biogeography* **46**: 2012–2023.
- Manos PS, Doyle JJ, Nixon KC. 1999.** Phylogeny, Biogeography, and Processes of Molecular Differentiation in *Quercus* Subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**: 333–349.
- Markestijn L, Poorter L, Bongers F, Paz H, Sack L. 2011.** Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: Coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist* **191**: 480–495.
- Mason C, Donovan L. 2015.** Evolution of the leaf economics spectrum in herbs: Evidence from environmental divergences in leaf physiology across *Helianthus* (Asteraceae). *Evolution* **69**.
- Maya-García R, Torres-Miranda CA, Cuevas-Reyes P, Oyama K. 2020.** Morphological differentiation among populations of *Quercus elliptica* Neé (Fagaceae) along an environmental gradient in Mexico and Central America. *Botanical Sciences* **98**: 50-65.
- Meinzer FC, Johnson DM, Lachenbruch B, McCulloh KA, Woodruff DR. 2009.** Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology* **23**: 922–930.

- Méndez-Alonzo R, Paz H, Zuluaga RC, Rosell JA, Olson ME. 2012.** Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* **93**: 2397–2406.
- Moreno-Gutiérrez C, Dawson TE, Nicolás E, Querejeta JI. 2012.** Isotopes reveal contrasting water use strategies among coexisting plant species in a Mediterranean ecosystem. *New Phytologist* **196**: 489–496.
- Nicotra A, Babicka N, Westoby M. 2002.** Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* **130**: 136–145.
- Niinemets Ü. 2001.** Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* **82**: 453–469.
- Nixon KC. 2006.** Global Neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forest. In: Kappelle M, ed. *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Berlin: Springer, 3–13.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Mcglinn D, Minchin P, B O'Hara R, Simpson G, Solymos P. 2016.** *vegan*: Community Ecology Package. Ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. Version 2.4-0. URL <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Onoda Y, Wright IJ, Evans JR, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M. 2017.** Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist* **214**: 1447–1463.
- Paz H. 2003.** Root/Shoot Allocation and Root Architecture in Seedlings: Variation among Forest Sites, Microhabitats, and Ecological Groups. *Biotropica* **35**: 318–332.
- Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell W, Craine J, Gurvich D, et al. 2013.** New handbook for standardise measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167–234.
- Pineda-García F, Paz H, Meinzer FC, Angeles G. 2016.** Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology* **36**: 208–217.
- Pineda-García F, Paz H, Tinoco-Ojanguren C. 2011.** Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell & Environment* **34**: 1536–1547.
- Pinzón-Pérez L. 2013.** Análisis morfo-funcional de plántulas para la selección de especies útiles en la restauración de bosques secos tropicales secundarios. Tesis Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Poorter L, Hayashida-Oliver Y. 2000.** Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 481–498.
- Poorter L, Markesteijn L. 2008.** Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. *Biotropica* **40**: 321–331.
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona JC, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010.** The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* **185**: 481–492.

- R Core Team. 2017.** R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Ramírez-Valiente JA, Cavender-Bares J. 2017.** Evolutionary trade-offs between drought resistance mechanisms across a precipitation gradient in a seasonally dry tropical oak (*Quercus oleoides*). *Tree physiology* **37**: 889–901.
- Ramirez-Valiente JA, Sanchez-Gomez D, Aranda I, Valladares F. 2010.** Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology* **30**: 618–627.
- Ramírez-Valiente JA, López R, Hipp AL, Aranda I. 2020.** Correlated evolution of morphology, gas exchange, growth rates and hydraulics as a response to precipitation and temperature regimes in oaks (*Quercus*). *New Phytologist* **227**: 794–809.
- Reich PB. 2014.** The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275–301.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD. 1999.** Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* **80**: 1955–1969.
- Reich PB, Wright IJ, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB. 2003.** The Evolution of Plant Functional Variation : Traits , Spectra , and Strategies Source. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S143–S164.
- Renninger HJ, Carlo N, Clark KL, Schäfer KVR. 2014.** Physiological strategies of co-occurring oaks in a water- and nutrient-limited ecosystem. *Tree Physiology* **34**: 159–173.
- Ricklefs RE. 2008.** *The economy of nature*. Macmillan.
- Rodríguez-Correa H, Oyama K, MacGregor-Fors I, González-Rodríguez. 2015.** How are Oaks distributed in the neotropics? a perspective from species turnover, areas of endemism, and climatic niches. *International Journal of Plant Sciences* **176**: 222–231.
- Romero C, Bolker BM. 2008.** Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Canadian Journal of Forest Research* **38**: 611–618.
- Rzedowski J. 2006.** *Vegetación de México*.
- Sabás-Rosales JL, Sosa-Ramírez J, Luna-Ruiz JDJ. 2015.** Diversidad, distribución y caracterización básica del hábitat de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) del Estado de San Luis Potosí, México. *Botanical Sciences*, **93**: 881–897.
- Servicio Meteorológico Nacional (SMN). 2017.** Normales Climatológicas por Estado.
- Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA. 2008.** Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* **31**: 632–645.
- Spicer R. 2014.** Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *Journal of Experimental Botany* **65**: 1829–1848.
- Tellez O, Mattana E, Diazgranados M, Kühn N, Castillo-Lorenzo E, Lira R, Montes-Leyva L, Rodriguez I, Flores Ortiz CM, Way M, et al. 2020.** Native trees of Mexico: diversity, distribution, uses and conservation. *PeerJ* **8**: e9898.
- Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K. 2011.** Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, Section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany* **98**: 290–

305.

Trifiló P, Raimondo F, A LGM, Barbera PM, Salleo S, Nardini A. 2014. Relax and refill: xylem rehydration prior to hydraulic measurements favours embolism repair in stems and generates artificially low PLC values. *Plant, Cell & Environment* **37**: 2491–2499.

Tyree MT, Yang S. 1990. Water-storage capacity of Thuja, Tsuga and Acer stems measured by dehydration isotherms. *Planta* **182**: 420–426.

Valencia-A. S. 2004. Diversidad del género Quercus (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **75**: 33–53.

Villar R, Ruiz-Benito P, de la Riva EG, Poorter H, Cornelissen JHC, Quero JL. 2017. Growth and Growth-Related Traits for a Range of Quercus Species Grown as Seedlings Under Controlled Conditions and for Adult Plants from the Field BT - Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L. In: Gil-Pelegrín E, Peguero-Pina JJ, Sancho-Knapik D, eds. Cham: Springer International Publishing, 393–417.

Villar R, Ruiz-Robledo J, Quero JL, Poorter H, Valladares F, Marañón T. 2008. *CAPÍTULO 7 Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas.*

Violle C, Jiang L. 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology* **2**: 87–93.

Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882–892.

Ward D. 2020. Shade is the most important factor limiting growth of a woody range expander. *PLOS ONE* **15**: e0242003.

Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 475–505.

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–827.

Wright IJ, Westoby M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* **87**: 85–97.

Ziemińska K, Westoby M, Wright IJ. 2015. Broad Anatomical Variation within a Narrow Wood Density Range—A Study of Twig Wood across 69 Australian Angiosperms (S Delzon, Ed.). *PLOS ONE* **10**: e0124892.

Zwieniecki MA, Melcher PJ, Ahrens ET. 2013. Analysis of spatial and temporal dynamics of xylem refilling in *Acer rubrum* L. using magnetic resonance imaging. *Frontiers in plant science* **4**: 265.

Material Suplementario.

Material Suplementario 1. Descripción de las especies analizadas en este estudio

Sección *Lobatae*

Quercus elliptica Née. Árboles de 8-10 m de alto, con corteza oscura, copa medianamente extendida con hojas maduras rígidas, enteras coriáceas, elípticas y lanceoladas. Habita principalmente en bosque tropical caducifolio, bosque de encino, bosque de pino-encino y bosque húmedo. La especie abarca un rango altitudinal que va desde los 470 a los 3100 m, con distribución amplia en México en los estados de Chiapas, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Sinaloa y Veracruz hasta Centro América (González-Villarreal, 1986; Maya-García *et al.*, 2020).

Quercus iltisii L. M. González. Árboles grandes de 10-15 m de alto, con corteza grisácea y delgada, copa amplia con hojas largas, delgadas, subcoriáceas, lanceoladas, de color verde claro. Habita principalmente bosque tropical caducifolio y en zonas de transición hacia el bosque de pino encino. La especie abarca un rango altitudinal que va desde los 300 a los 1500 m con distribución en los estados de Colima y Jalisco (González-Villarreal, 2003).

Quercus laurina Humb. & Bonpl. Árboles grandes y altos de 15-30 m, corteza finamente agrietada de color gris oscuro, copa ancha con hojas maduras rígidas, coriáceas, verdes lustrosas y tardíamente deciduas. Habita principalmente bosque húmedo de pino-encino, bosque de oyamel y bosque mesófilo de montaña. La especie abarca un rango altitudinal que va desde los 1600 a los 3000m en los estados de Ciudad de México, Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Tlaxcala y Veracruz (González-Villareal, 1986; Valencia-Á., 2004).

Quercus scytophylla Liebm. Árboles grandes de 15-20 m de alto, corteza agrietada café oscuro, copa ancha con hojas oblanceoladas, con un diente terminal, con 1-7 aristas deltoides con un haz lustroso y un envés blanquecino. Habita principalmente bosque húmedo de pino-encinos y bosque mesófilo de montaña. La especie abarca un rango altitudinal que va desde los 900 a los 2600 m en los estados de Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Nayarit, Oaxaca y Puebla (González-Villareal, 1986; Valencia-Á., 2004).

Sección *Quercus*

Quercus martinezii C.H. Müller. Árboles grandes de 20-25 m de alto, con corteza gruesa y grisácea, copa ancha y amplia, hojas maduras siempre verdes, gruesas y coriáceas, generalmente dentadas, haz verde-grisáceo, el envés blanquecino, oblanceoladas y obovadas. Habita principalmente bosque de encino y bosque de pino y encino, ocupando generalmente los ambientes secos. La especie abarca un rango altitudinal que va desde los 1800 a los 2600m en los estados de Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Nayarit y Oaxaca (González-Villareal, 1986; Valencia-Á., 2004).

Quercus resinosa Liebm. Árboles de 6-10 m de alto, con corteza gruesa, copa ancha y baja, hojas maduras deciduas, grandes anchamente obovadas con el mucrón generalmente doblado hacia adentro junto con el borde revoluto. Habita principalmente bosque de encino y bosque de pino y encino, ocupando generalmente los ambientes secos. La especie abarca un rango altitudinal que va desde los 1300 a los 2500m en los estados de Aguascalientes, Durango, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Nayarit, San Luis Potosí y Zacatecas (González-Villareal, 1986; Valencia-Á., 2004).

Discusión General



Los bosques templados en México se distribuyen a lo largo de las cadenas montañosas de diferentes edades y diferentes orígenes, que se caracterizan por una alta diversidad biológica bajo una gran heterogeneidad ambiental (Challenger, 1998; Rzedowski, 2006). La composición florística de las especies de árboles registrados nos permitió identificar tres tipos de bosque, que son bosque de encino, bosque de pino-encino y bosque mesófilo (Arenas-Navarro *et al.*, 2020b). Estos bosques se distribuyen a lo largo de dos gradientes ambientales que son los nutrientes del suelo (NO₃⁻) y la disponibilidad de agua, recursos sumamente importantes para los procesos fisiológicos de las plantas.

La distribución de las plantas a lo largo de los gradientes de elevación puede verse afectada en diversas formas según el clima, el relieve (por ejemplo, el aspecto de la pendiente y la inclinación) o las características del suelo (por ejemplo, la retención de agua del suelo y la distribución de nutrientes) (Pickering & Green, 2009; Jiménez-Alfaro *et al.*, 2014; Estrada *et al.*, 2015; Scherrer & Körner, 2011). La alta riqueza de especies del género *Quercus* (22 especies; 15 encinos rojos y 7 encinos blancos) es producto de la diversificación que sufrieron ambos grupos a lo largo de los continuos montañosos en México (Hipp *et al.*, 2018). A lo largo del gradiente de elevación la riqueza de especies de los encinos presentó un patrón de joroba, con la mayor cantidad de especies a los 2400 m; sin embargo, las diferentes secciones muestran patrones contrastantes en su distribución a lo largo de este gradiente. Los encinos rojos presentan una menor riqueza a los 1600 m, mientras que los encinos blancos presentan un aumento; posteriormente con el incremento de la elevación las especies de encinos rojos presentan una mayor riqueza de especies, mientras que la riqueza de las especies de encinos blancos se mantiene. Esto sugiere un continuo recambio de especies de encinos rojos a lo largo del gradiente de elevación, mientras que los encinos blancos presentan distribuciones más amplias. Varios estudios de la riqueza de especies en plantas han revelado patrones en forma de joroba a lo largo de gradientes de elevación, por ejemplo, helechos (Kluge *et al.*, 2006; Kessler *et al.*, 2011), epífitas (Krömer *et al.*, 2005) encinos (Morales-Saldaña, 2017) y plantas vasculares (Kessler, 2000), que parece ser la más frecuente, pero no la única. El patrón en forma de joroba en las Serranías Meridionales de Jalisco puede ser una consecuencia de la superposición de especies de afinidades tropicales y templadas. Asimismo, el índice del valor de importancia de las especies, reflejo el cambio de la densidad de especies respecto al total de árboles a lo largo del gradiente de elevación permitiendo

agrupar diferentes ensambles de especies y reflejando sus características similares, debido a la adaptación local en áreas montañosas como la tolerancia a las bajas temperaturas y estrategias funcionales para evitar el estrés hídrico.

En nuestro estudio (*Capítulo I*), las variables edafológicas y climáticas explicaron la mayor parte de la varianza en los diferentes grupos de especies analizados. La humedad del suelo contribuyó de manera importante en nuestro análisis (18%) en relación con la riqueza de especies a nivel de género, seguida de las variables climáticas relacionadas con la precipitación (15%). En el norte de Florida, se demostró que el gradiente de humedad del suelo explica parte de la variación de las propiedades hidráulicas de las especies, que a su vez están correlacionadas con la distribución de especies individuales y el éxito en sus respectivos hábitats (Cavender-Bares & Holbrook, 2001; Cavender-Bares *et al.*, 2004a), reflejando así la gran capacidad de los encinos para adaptarse a diferentes gradientes y promoviendo su ocurrencia en diversos hábitats a lo largo de las diferentes cadenas montañosas (Valencia-Á., 2004; Hipp *et al.*, 2018).

Al analizar el género *Quercus* en sus dos secciones, encontramos varias diferencias. En el caso de los encinos rojos, las variables climáticas contribuyen con la mayor varianza explicada por el modelo (28%), seguidas de las variables de suelo (6%) para la riqueza de especies. Los resultados mostraron un aumento de la riqueza en aquellas áreas con mayor precipitación dentro del trimestre más cálido del año, que no son necesariamente las áreas que reciben mayor precipitación anual. En el caso de los encinos blancos la riqueza de especies se vio relacionada principalmente por las características del suelo, como el contenido de nitrógeno total del suelo (16%). Esto podría deberse a la capacidad de algunos encinos blancos para optimizar las condiciones del suelo (Chávez-Vergara *et al.*, 2015), mejorando así la actividad microbiana en la hojarasca forestal y la fertilidad del suelo en beneficio de otras especies de encinos coexistentes. La temperatura y la precipitación a lo largo del gradiente de elevación afectan numerosos procesos y propiedades del suelo; sin embargo, las especies de plantas también afectan las propiedades del suelo, como la concentración de nutrientes disponibles, principalmente por la entrada de hojarasca específica que podría tener un impacto determinista en la supervivencia y el establecimiento de conjuntos de especies (Salamon-Albert *et al.*, 2017; Walthert & Meier, 2017).

En las Serranías Meridionales de Jalisco, los patrones estacionales de temperatura y precipitación, el gradiente de nutrientes, la influencia del pH en la disponibilidad de nutrientes y la correlación con la humedad del suelo pueden influir en la forma de la respuesta de la riqueza de especies. Sin embargo, la variación no fue completamente explicada por los filtros ambientales examinados, lo que sugiere que otros factores, como las interacciones entre especies, también podrían estar influyendo en su distribución.

Rasgos funcionales de los encinos en la Serranías Meridionales de Jalisco

Los rasgos funcionales de las plantas influyen en la estructura y las funciones del ecosistema, representando los efectos de la historia filogenética y biogeográfica de las especies (Cavender-Bares, 2019), lo que ayuda a explicar la diversidad, composición y función de los ecosistemas actuales. En encinos adultos, mediante un análisis de componentes principales identificamos dos ejes de covariación en rasgos de las hojas y el tallo que responden al gradiente de disponibilidad de agua en combinación con los regímenes estacionales de temperatura y precipitación (*Capítulo II*). El primer eje fue definido por la correlación negativa entre área foliar específica y el contenido foliar de materia seca dentro de las estrategias definidas por el espectro de la economía foliar, asimismo el análisis de partición de la varianza mostró que el hábito foliar explica la mayor parte de la variación indicando que dentro de cada hábito foliar detectado (caducifolio, brevi-caducifolio y perenne), hay una gran variación interespecífica. Estudios previos dentro de las poblaciones de encinos (Ramírez-Valiente *et al.*, 2010; Ramírez-Valiente & Cavender-Bares, 2017; de la Riva *et al.*, 2019) han encontrado variaciones en los rasgos de las hojas a lo largo de gradientes de aridez / precipitación, de acuerdo con las expectativas del espectro de la economía foliar.

En nuestro estudio, el espectro de la economía foliar está determinado por el índice de aridez y la interacción de la precipitación en el trimestre más cálido, que determinan el nivel de estrés por sequía al que están expuestas las plantas. En primavera, la combinación de la precipitación y las temperaturas máximas determinarán el nivel más alto de estrés por sequía y, en consecuencia, determinará la estrategia ecológica para la adquisición y almacenamiento de recursos, como la caducidad de las hojas (Borchert *et al.*, 2005; Lusk *et al.*, 2016). Las especies que presentan hábitos foliares caducifolios y brevi-caducifolios dejan caer sus hojas

durante las estaciones secas o con temperaturas bajo cero para reducir la pérdida de agua y los costos por transpiración, maximizando su absorción de carbono y uso de nutrientes cuando la disponibilidad de agua no es limitada (Givnish, 2002; Poorter & Markesteijn, 2008). En contraste, una estación seca más corta y una sequía menos severa en los ecosistemas generalmente promueven especies con hojas con una vida útil más larga y que retienen sus hojas durante la estación seca (Borchert *et al.*, 2005; Markesteijn *et al.*, 2011; Lusk *et al.*, 2016). En especies con hábito foliar perenne en clima templado, la vida útil de la hoja puede extenderse durante un período mucho más largo, en cuyo caso las plantas pueden mantener varias cohortes de hojas de diferentes edades simultáneamente; mientras que algunas especies tropicales mantienen un dosel de hojas útiles (fotosintéticamente activas) continuo con una vida útil muy corta, porque tienen una tasa alta y continua de producción de hojas (Brodribb & Holbrook, 2005; Pérez-Harwindeguy *et al.*, 2016). Asimismo, otros estudios encontraron que la profundidad de las raíces puede favorecer a las especies de hoja perenne en áreas que existe un déficit hídrico estacional (Givnish, 2002; Hipp *et al.*, 2018).

El hábito foliar permite vincular la respuesta a nivel de dosel con la disponibilidad de agua del suelo, ya que el hábito foliar depende del potencial hídrico del suelo cerca de las raíces y la transpiración (Brodribb & Holbrook, 2005; Bucci *et al.*, 2005). Diversos estudios han encontrado que el hábito foliar es un mejor predictor de las relaciones hídricas que la longevidad de las hojas a nivel individual (Fu *et al.*, 2012; González-Rebeles *et al.*, 2021). Sin embargo, es importante considerar que la longevidad de las hojas y mediciones a nivel anatómico y fisiológico pueden aportar información más clara sobre el uso del agua y que deberían incorporarse a futuro. Asimismo, encontramos una alta variación entre cada hábito foliar, por lo que se sugiere que existen una gran cantidad de diferencias anatómicas y morfológicas a nivel de hoja a lo largo del gradiente ambiental como lo han demostrado estudios recientes estudios en encinos (Alonso-Forn *et al.*, 2020; Sancho-Knapik *et al.*, 2021) que regulan el momento óptimo de cuando expandir y cuando tirar las hojas en coordinación con los rasgos funcionales encargados del transporte y almacenamiento del agua.

Se ha inferido que el ancestro de las secciones *Quercus* y *Lobatae* habitó en altas latitudes con un estado ancestral deciduo, donde la caducidad de las hojas evolucionó como una estrategia para evitar la sequía y la temperatura de congelación (Hipp *et al.*, 2018). La

transición de hojas caducas a perennes se ha asociado con una disminución de la estacionalidad de la temperatura, un aumento de la temperatura media en los meses más fríos (es decir, una disminución de la intensidad del frío) y una disminución de la temperatura media en los meses más cálidos (Hipp *et al.*, 2018). A escala latitudinal, se ha descrito que las especies de la sección *Lobatae* que habitan en altas latitudes (cercasas a los 40°) son deciduas y en latitudes medias (25°) ocurre un cambio en el hábito de las hojas de deciduas a perennifolias. Esta transición reflejó cambios anatómicos en las hoja, particularmente el rasgo de masa foliar por área aumentó para lograr tasas de asimilación de carbono más altas (Sancho-Knapik *et al.*, 2021). Esta variación está estrechamente coordinada con los cambios en la duración de la temporada de crecimiento y la temperatura (Sancho-Knapik *et al.*, 2021); sin embargo, los autores reconocen la necesidad de incluir más especies de encinos rojos en sus análisis en el gradiente latitudinal.

Los gradientes altitudinales están asociados con gradientes climáticos que estructuran las comunidades vegetales (Vázquez-García & Givnish, 1998; Salas-Morales & Meave, 2012; Arenas-Navarro *et al.*, 2020b). En encinos se ha observado que los rasgos de resistencia a la sequía y al congelamiento estructuran la distribución de diversas especies a escala local y regional (Ramírez-Valiente *et al.*, 2017; Fallon & Cavender, 2018). En los sistemas montañosos de México, las condiciones ambientales a lo largo del gradiente de elevación podrían haber llevado a la convergencia de rasgos de hojas entre ambas secciones. La convergencia de estrategias ecológicas a lo largo de gradientes de recursos y elevación se ha informado anteriormente en especies de árboles (Read *et al.*, 2014; Bai *et al.*, 2015) y en encinos (Fallon & Cavender-Bares, 2018; Ramírez-Valiente *et al.*, 2020) como estrategias que ayudan explicar sus distribuciones a lo largo de gradientes de elevación.

El segundo eje de variación se encontró en los rasgos del tallo, explicado por una correlación negativa entre el diámetro y la frecuencia de los vasos en el xilema. Esta correlación se ha explicado como una compensación hidráulica que significa que el soporte mecánico estará relacionado negativamente con el almacenamiento o la conducción de agua y nutrientes a lo largo del gradiente (Carlquist, 2001; Poorter *et al.*, 2010; Zanne *et al.*, 2010). El diámetro de los vasos (VD) es una de las características anatómicas más importantes de la madera, ya que determinan la adaptación de las plantas a la sequía (Zanne *et al.*, 2010; Scholz *et al.*, 2014).

Asimismo, se considera una característica con un fuerte conservadurismo filogenético en varias especies (Fisher *et al.*, 2007; Scholz *et al.*, 2014). Nosotros encontramos una fuerte segregación de la varianza a nivel de especies, que se atribuyó a diferencias interespecíficas, seguida de diferencias en las secciones filogenéticas. En nuestro estudio los encinos rojos poseen la mayor parte de la variación, lo que refleja que la relación VD / VF puede conducir a varias estrategias de adaptación a la sequía, desde una estrategia de tolerancia a la sequía con vasos estrechos ($98 \mu\text{m} / 10 \text{mm}^2$; *Q. jonesii*) hasta una estrategia para evitar la sequía con vasos anchos ($241 \mu\text{m} / 5 \text{mm}^2$; *Q. laurina*). En los encinos blancos, la relación VD / VF osciló entre $152 \mu\text{m} / 8 \text{mm}^2$ (*Q. magnoliifolia*) y $284 \mu\text{m} / 6 \text{mm}^2$ (*Q. martinezii*), presentando vasos más anchos que los encinos rojos, a lo largo del gradiente, contrario a lo reportado por Cavender-Bares *et al.* (2004b), por lo que es necesario ampliar los estudios anatómicos de encinos para analizar este rasgo.

De acuerdo con varios estudios en angiospermas, los vasos del xilema estrechos con una alta frecuencia proporcionan una mayor seguridad hidráulica debido al menor riesgo de implosión y cavitación de los vasos relacionados con la redundancia de vasos (Tyree *et al.*, 1994; Poorter *et al.*, 2010). Si bien los vasos más estrechos indican que las especies son más resistentes a la sequía y la embolia, las especies analizadas no presentan vasos menores a 50 micras. Sin embargo, las especies presentan una considerable reducción del diámetro de los vasos y una mayor frecuencia en zonas con menor precipitación (principalmente los encinos rojos), aunado a la presencia de elementos celulares que posiblemente ayuden a evitar las embolias como las traqueidas vasicéntricas y el parénquima axial y radial que toca a los vasos.

Un estudio con más detalle (*Capítulo III*) demostró que al analizar solamente el componente anatómico del xilema encontramos un eje secundario a la relación entre la VD/VF de los vasos del xilema. Este eje secundario está relacionado con el tamaño del lumen de las fibras y la densidad de la madera. Nuestros resultados mostraron que el aumento en la densidad de la madera se debió a la disminución del diámetro y el lumen de las fibras, lo que significaría que tener más fibras con un diámetro más pequeño las hace más pesadas. Esto es consistente con trabajos previos sobre arbustos (Jacobsen *et al.*, 2005; Jacobsen *et al.*, 2007; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009), demostrando que las maderas densas tienen más células de fibra por

unidad de área que las maderas ligeras (Martínez-Cabrera *et al.*, 2009; Ziemińska *et al.*, 2013; Ziemińska *et al.*, 2015). Asimismo, el diámetro de la fibra mostró una relación positiva con la precipitación total; sin embargo, las fracciones de las fibras (pared y lumen) mostraron que en lugares con temperaturas más altas el lumen y la pared tienden a reducirse lo que puede estar relacionado con la xilogénesis, produciendo fibras típicas de sitios con estrés hídrico.

Al nivel de género, los encinos se consideran especies con una densidad media a alta (Robert *et al.*, 2017). Nosotros encontramos especies de encinos con densidades de madera similares que tienen diversas anatomías, especialmente entre especies de diferentes secciones filogenéticas y con diferentes hábitos foliares. Algo que presentaron en común todas las especies fue la presencia de traqueidas vasicéntricas, las cuales, junto con el parénquima rodean los vasos anchos y se ha sugerido que evitan la cavitación. Se plantea la hipótesis de que las traqueidas vasicéntricas conectan los vasos formando puentes para distribuir el flujo de agua entre los conductos, lo que permite una corriente conductora mínima si los vasos están embolizados (Pan & Tyree, 2019). Se ha sugerido que la presencia de traqueidas vasicéntricas en la familia Fagaceae podría proporcionar la capacidad de distribuirse en diferentes bosques secos estacionales, como se ha observado en California (Carlquist, 1985), el Mediterráneo (Sousa *et al.*, 2009) e India (Gupta & Gupta, 2020). La aparición de traqueidas vasicéntricas parece ser un rasgo filogenético conservado para que el género *Quercus* que favorece su supervivencia durante condiciones de sequía, pero se necesita más investigación sobre este tipo celular (Fontes & Cavender-Bares, 2019; Pan & Tyree, 2019).

Otro aspecto importante fue la variación de rasgos de madera a nivel intraespecífico, donde encontramos que las especies de encinos distribuidas a lo largo de sitios ambientales contrastantes mostraron una mayor plasticidad en los rasgos anatómicos e hidráulicos. Estos hallazgos apoyan nuestros resultados, donde una mayor distancia ambiental mostró un índice de plasticidad de distancia relativa más alto entre los rasgos. Además, estos resultados tienen implicaciones importantes para predecir las respuestas de las especies ante el cambio en las condiciones ambientales (Rosas *et al.*, 2019).

El espacio funcional y la coexistencia

Los rasgos funcionales determinan los principales componentes del desempeño y las estrategias ecológicas en las plantas (Garnier & Navas, 2012; Díaz *et al.*, 2016), reflejando la estrategia general de una especie, sin embargo, al ser analizados a nivel de individuo reflejan la variación intraespecífica, que existe en un determinado espacio ambiental (Carmona *et al.*, 2016). El concepto de espacio puede ser analizado desde el concepto de un hipervolumen multidimensional propuesto por Hutchinson (1957). Este concepto n -dimensional asume que un sistema puede caracterizarse por un conjunto de ejes independientes (por ejemplo: rasgos funcionales, requisitos de recursos o tolerancias abióticas, etc.) que constituyen un espacio euclidiano n -dimensional, en el cual se puede delinear una forma geométrica dentro de este espacio y posteriormente se puede describir el tamaño, la posición y la geometría del sistema (Blonder *et al.*, 2018). Una especie podría persistir en cualquier punto dentro de los límites del hipervolumen que define su nicho, pero la adecuación biológica y la densidad poblacional no es uniforme en todo el hipervolumen, ya que en teoría existe una parte óptima del nicho (con una mayor densidad poblacional) y condiciones subóptimas cerca de los límites (con una menor densidad) (Carmona *et al.*, 2016; Blonder *et al.*, 2018;).

Las comunidades de encinos en México presentan una elevada riqueza de especies (Nixon, 1993; Valencia-Á., 2004). Asimismo, se ha descrito que existe una densidad poblacional diferencial de las especies a lo largo de los gradientes ambientales locales (Aguilar-Romero *et al.*, 2017; Mota-Gutiérrez *et al.*, 2019). Previamente Fallon & Cavender (2018) encontraron un alto grado de superposición de la distribución de las especies de encinos analizadas en Arizona, pero los picos de mayor abundancia no se sobrelapan entre las especies, observando una segregación de nicho de las especies que pertenecen a la misma sección filogenética. En el *Capítulo I* se observó que existe un alto grado de superposición de algunas especies en el gradiente altitudinal, ya que el índice de valor de importancia de las especies de encinos registradas cambia a lo largo de los tipos de vegetación y del gradiente altitudinal (Anexo 1), lo que se puede asociar a diferentes valores de la densidad de los individuos, sugiriendo una segregación de nicho similar a la encontrada por Fallon & Cavender (2018). Estos resultados apoyan la hipótesis de que existen mecanismos

igualadores de la coexistencia dependientes de la densidad como las plagas o interacciones que previene la aparición de especies de la misma sección y que permiten que especies de encinos rojos y blancos coexistan con mayor frecuencia, pero con densidades poblacionales diferentes.

En los últimos años, los rasgos funcionales se utilizan cada vez más para cuantificar los nichos de especies (Lamanna *et al.*, 2014; de la Riva *et al.*, 2017; Pérez-Ramos *et al.*, 2019). Sin embargo, no todas las combinaciones de rasgos confieren la misma eficacia biológica, lo que implica que la selección de los rasgos y los valores representados dentro de una especie o comunidad, no están igualmente representados y la selección de estos es de suma importancia (Blonder *et al.*, 2018). La teoría del nicho propone que las diferencias de especies permiten la coexistencia dentro de las comunidades y la diferenciación en la composición de especies entre comunidades mediante la limitación de la similitud y el filtrado ambiental (Ricklefs, 2004). Si los nichos de dos especies se sobrelapan, se espera que estas especies también sean similares en ciertos rasgos funcionales, mientras que si se excluyen totalmente se infiere que las estrategias ecológicas son diferentes (Wright, *et al.* 2004; Westoby & Wright 2006). Sin embargo, esta diferenciación solo se ha detectado al considerar múltiples ejes de variación de rasgos conjuntos (es decir: fenología, tamaño de semilla, altura, AFE, densidad de la madera, longitud específica de la raíz, etc.), sugiriendo que el mantenimiento de la diversidad de especies tiene una naturaleza multidimensional (Kraft *et al.*, 2015; Pérez-Ramos *et al.*, 2019).

En el presente trabajo documentamos que la integración y la variación en los rasgos de hoja y tallo en encinos adultos (*Capítulo III*), y en plántulas (*Capítulo IV*) a nivel de hoja, tallo y raíz juegan un papel central en la diferenciación funcional entre los encinos. En los *Capítulos III* y *IV* documentamos que los encinos de ambas secciones convergen hacia la misma estrategia ecológica, como lo demuestra la superposición funcional entre los hábitos foliares y el nivel de especie, no obstante, al integrar los rasgos de hoja, tallo y raíz a nivel de especie se observa una segregación del nicho de diferentes secciones taxonómicas en ambientes similares lo que permite facilitar la coexistencia. La superposición del espacio funcional entre las especies de hoja caduca y perenne es excepcionalmente baja, lo que sugiere que el primer mecanismo fuerte de segregación de especies está relacionado con las

características ambientales y la idoneidad del hábitat (de la Riva *et al.*, 2017, Di Paola *et al.* 2017) en ambas secciones. La convergencia ecológica en encinos está respaldada por patrones de diversificación de rasgos funcionales individuales y de especies en concordancia con estudios previos a escalas regionales (Cavender-Bares & Holbrook, 2001; Cavender-Bares *et al.*, 2004a; 2004b;) y a escala continental (Hipp *et al.*, 2018, Sancho-Knapik *et al.*, 2021). Aunque, la superposición del espacio funcional de las especies caducifolias y brevicaducifolias de ambas secciones es mayor, existe cierta segregación espacial y filogenética que les permite reducir la presión competitiva por los recursos. Asimismo, en los encinos rojos, se ha demostrado que la evolución de los rasgos de las hojas es independiente de la relación filogenética, lo que podría proporcionar una complementariedad funcional entre algunas especies (Cavender-Bares *et al.*, 2004b).

De acuerdo con la teoría de coexistencia (Chesson, 2000), las diferencias en el nicho derivadas de la fluctuación ambiental (cambios en la precipitación y la temperatura a lo largo del año) actúan como mecanismo estabilizador de la coexistencia. Incorporar la información anatómica del xilema al espacio funcional, permitió delinear un espacio funcional más detallado, ya que se pudo observar que la mayor parte de la variación del eje funcional del tallo se explica por la sección taxonómica a la que corresponden las especies. La coexistencia de especies con diferente hábito y fenología foliares en angiospermas incorporando rasgos anatómicos e hidráulicos de hoja y tallo ha sido ampliamente referida como un mecanismo de evolución correlacionada entre tallos y hojas en la tolerancia a la sequía (Fu *et al.*, 2012; Méndez-Alonzo *et al.* 2012; Vico *et al.* 2015). Sin embargo, también se han descrito desacoples entre tallo y hoja, como estrategia en condiciones particulares (Baraloto *et al.*, 2010).

Una limitación del uso de correlaciones de rasgos para examinar las compensaciones funcionales es que estas correlaciones pueden estar sesgadas por la similitud potencial de especies estrechamente relacionadas (Felsenstein, 1985) como en el caso del género *Quercus*. Por lo que tener en cuenta el efecto de la filogenia puede evitar el problema de la no independencia de las especies, y los contrastes filogenéticos independientes pueden usarse para examinar la evolución correlacionada entre rasgos y entre taxones (Felsenstein, 1985; Garland *et al.*, 1992). No obstante, se ha demostrado que el análisis de rasgos con contrastes

filogenéticos independientes puede incrementar o disminuir la magnitud de los coeficientes de correlación entre los rasgos analizados de manera tradicional (Fu *et al.*, 2012).

Los estudios de encinos que incorporan información filogenética en los análisis de los rasgos han encontrado diferentes resultados. Recientemente Villaseñor-Villanueva (2020) en la Cuenca de la Esperanza en Guanajuato, México, encontró una marcada diferenciación en las relaciones hídricas de las hojas en diez especies de encinos, con una baja señal filogenética, lo que sugiere un bajo nivel de conservación de estos atributos. Contrario a lo que encontraron Fallon & Cavender (2018) en el sureste de Arizona, al evaluar seis especies, encontrando una baja diferenciación de los mismos atributos evaluados. De manera preliminar, para las 18 especies de encinos analizadas en esta tesis presentes en la filogenia de Hipp *et al.* (2020) se calculó el valor promedio para 13 rasgos (hoja y tallo) y se exploró si existía señal filogenética a través de la K de Blomberg (Anexo 2) y se realizó un análisis de componentes principales con los valores promedio de cada atributo por especie y con los contrastes independientes de la filogenia. Al igual que Villaseñor-Villanueva (2020) encontramos una señal filogenética débil para todos los rasgos ($K < 0.33$) y un patrón similar en ambos análisis de componentes principales, el primer eje dominado por rasgos de hoja y el segundo eje por rasgos del tallo. Estos resultados corroboran que las especies de encinos mexicanas presentan una mayor labilidad en los diferentes rasgos evaluados, como respuesta a los diferentes gradientes ambientales en México (Hipp *et al.*, 2018). Dentro del género *Quercus* se considera que condiciones ambientales como la estacionalidad del clima y la disponibilidad de agua han sido fundamentales para explicar la evolución de los rasgos funcionales y la distribución de las especies (Cavender-Bares, 2019). En México los diferentes sistemas montañosos permitieron una combinación extraordinaria de conservadurismo y labilidad en diferentes rasgos del género *Quercus*, lo que promovió un alto grado de riqueza y endemismo. Sin embargo, es importante seguir incorporando más especies de encinos mexicanos, principalmente de la sección *Lobatae*, e integrar la diversidad funcional y filogenética para establecer una mejor relación sobre los rasgos conservados que permiten la coexistencia de los encinos rojos y blancos.

Conclusiones

Las Serranías Meridionales de Jalisco son un centro de riqueza y endemismo, donde diversos procesos históricos permitieron la diversificación del género *Quercus*.

Las características ambientales en las Serranías Meridionales de Jalisco son las principales impulsoras de la gran diversidad de estrategias funcionales a lo largo del gradiente ambiental en la zona, marcado por las condiciones de temperatura y precipitación en primavera que determinan las estrategias de tolerancia y evitación al déficit hídrico en la región.

Las especies de encinos mostraron dos dimensiones funcionales principales: una dimensión que refleja el espectro de la economía foliar que corresponde al hábito foliar y una segunda dimensión que incluye las propiedades anatómicas del tallo que sugiere un componente filogenético.

La coexistencia de especies de encinos con diferentes hábitos foliares y diferentes características anatómicas del xilema de diferentes secciones filogenéticas puede promover la adquisición de recursos complementarios a través de la segregación del nicho en el gradiente altitudinal.

La incorporación de la variación en los rasgos funcionales causada por la plasticidad fenotípica proporciona una mejor estimación del espacio funcional para diferentes especies al localizar el rango de valores de los rasgos, promoviendo la coexistencia de especies a través de gradientes ambientales.

Po último, hacen falta realizar más estudios anatómicos en las plántulas y en adultos, para conocer la diversidad de estrategias ecológicas que existen en los diferentes ecosistemas donde habitan los encinos.

Implicaciones para la conservación

En el 2018 fuimos testigos de la tala ilegal en los bosques de la SMJal, particularmente en el municipio de Talpa de Allende, desapareciendo la mitad de las parcelas estudiadas en esta tesis. Los bosques del estado de Jalisco actualmente sufren de un alarmante tasa de pérdida de cobertura forestal (del Castillo & Gómez-Durán, 2020); Talpa de Allende es un núcleo de actividad económica forestal, agrícola y de turismo religioso (García-Jiménez 2010; García-Jiménez *et al.*, 2019). Sin embargo, actualmente los bosques de Talpa de Allende son amenazados por la tala ilegal, la expansión de la agricultura, el turismo desordenado con la consecuente erosión de suelos y contaminación de agua (García-Jiménez *et al.*, 2019). Es necesario implementar programas de protección, conservación y restauración de los bosques en México con la participación de la comunidad, autoridades y universidades.

Referencias Bibliográficas

- Aguilar-Romero, R., Pineda-García, F., Paz, H., González-Rodríguez, A., & Oyama, K. (2017). Differentiation in the water-use strategies among oak species from central Mexico. *Tree Physiology*, 37, 915–925. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx033>
- Alameda, D., & Villar, R. (2012). Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl. seedlings under soil compaction conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 79, 49–57. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.01.004>
- Alonso-Forn, D., Sancho-Knapik, D., Ferrio, J. P., Peguero-Pina, J. J., Bueno, A., Onoda, Y., ... & Gil-Pelegrín, E. (2020). Revisiting the functional basis of sclerophylly within the leaf economics spectrum of oaks: Different roads to Rome. *Current Forestry Reports* 6, 260–281. <https://doi.org/10.1007/s40725-020-00122-7>
- Arenas-Navarro, M., García-Oliva, F., Terrazas, T., Torres-Miranda, A., & Oyama, K. (2020a). Leaf habit and stem hydraulic traits determine functional segregation of multiple oak species along a water availability gradient. *Forests* 11, 894. <https://doi.org/10.3390/f11080894>
- Arenas-Navarro, M., García-Oliva, F., Torres-Miranda, A., Téllez-Valdés, O., & Oyama, K. (2020b). Environmental filters determine the distribution of tree species in a threatened biodiversity hotspot in western Mexico. *Botanical Sciences* 98, 219–237. <https://doi.org/10.17129/botsci.2398>
- Arriaga-Cabrera, L., Aguilar-Sierra, V., & Alcocer-Durand, J. (2002). *Aguas Continentales y Diversidad Biológica de México*. D.F. Mexico: Comisión Nacional para el Concimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Arriaga-Cabrera, L., Espinoza-Rodríguez, J., Aguilar-Zuñiga, C., Martínez-Romero, E., Gómez-Mendoza, L., & E., L.-L. (2000). *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. D.F. Mexico.
- Bai, K., He, C., Wan, X., & Jiang, D. (2015). Leaf economics of evergreen and deciduous tree species along an elevational gradient in a subtropical mountain. *AoB PLANTS*, 7, 1–15. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv064>
- Bargali, K., Joshi, B., Bargali, S., & Singh, S. (2015). Oaks and the biodiversity they sustain. *International Oaks*, 26, 65–76.
- Bello, F. de, Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C. H., Boulangeat, I., Mazel, F., & Thuiller, W. (2012). Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography*, 36, 393–402. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07438.x>
- Beniston, M., Díaz, H. F., & Bradley, R. S. (1997). Climatic change at high elevation sites:

- an overview. *Climatic Change*, 36, 233–251.
<https://doi.org/10.1023/A:1005380714349>
- Blonder, B., Morrow, C.B., Maitner, B., Harris, D.J., Lamanna, C., Violle, C., Enquist, B.J., & Kerkho, A.J. (2018). New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution* 9, 305–319.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12865>
- Borchert, R., Robertson, K., Schwartz, M. D., & Williams-Linera, G. (2005). Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology*, 50, 57–65. <https://doi.org/10.1007/s00484-005-0261-7>
- Brodribb, T.J., & Holbrook, N.M. (2005). Leaf physiology does not predict leaf habit; examples from tropical dry forest. *Trees* 19: 290-295. DOI 10.1007/s00468-004-0390-3
- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Campanello, P., & Scholz, F.G. (2005). Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* 19, 296-304. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0391-2>
- Carlquist, S. (1985). Vasicentric tracheids as a drought survival mechanism in the woody flora of southern California and similar regions; review of vasicentric tracheids. *Aliso*, 11, 37–68.
- Carlquist, S. (2001). *Comparative Wood Anatomy* (second ed.). Berlin: Springer-Verlag.
- Carmona, C. P., de Bello, F., Mason, N., & Lepš, J. (2016). Traits without borders: Integrating functional diversity across scales. *Trends in Ecology & Evolution*, 31, 382–394. DOI: 10.1016/j.tree.2016.02.003
- Carrero, C., Jerome, D., Beckman, E., Byrne, A., Coombes, A., Deng, M., ... & Westwood, M. (2020). *The Red List of Oaks*. Lisle, IL: The Morton Arboretum.
- Cavender-Bares, J. (2019). Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (*Quercus*), a model clade for integrating ecology and evolution. *New Phytologist*, 221, 669–692. <https://doi.org/10.1111/nph.15450>
- Cavender-Bares, J., & Holbrook, N. M. (2001). Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. *Plant, Cell and Environment*, 24, 1243–1256. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00797.x>
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., & Bazzaz, F. A. (2004a). Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163, 823–843. Retrieved from <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/386375>
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K., & Bazzaz, F. A. (2004b). Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 floridian oak species. *Ecological*

Monographs, 74, 635–662. <https://doi.org/10.1890/03-4007>

- Cavender-Bares, J., González-Rodríguez, A., Eaton, D. A. R., Hipp, A. A. L., Beulke, A., & Manos, P. S. (2015). Phylogeny and biogeography of the American live oaks (*Quercus* subsection *Virentes*): a genomic and population genetics approach. *Molecular Ecology*, 24, 3668–3687. <https://doi.org/10.1111/mec.13269>
- Cavender-Bares, J., Meireles, J., Couture, J., Kaproth, M., Kingdon, C., Singh, A., ... & Townsend, P. (2016). Associations of leaf spectra with genetic and phylogenetic variation in oaks: prospects for remote detection of biodiversity. *Remote Sensing*, 8, 221. <https://doi.org/10.3390/rs8030221>
- Cavender-Bares, J., Kothari, S., Meireles, J. E., Kaproth, M. A., Manos, P. S., & Hipp, A. L. (2018). The role of diversification in community assembly of the oaks (*Quercus* L.) across the continental U.S. *American Journal of Botany*, 105, 565–586. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1049>
- Challenger, A. (1998). *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México : pasado, presente y futuro* (1. ed.). Mexico city, Mexico: Comisión Nacional para el Concimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S., Swenson, N., & Zanne, A. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chávez-Vergara, B. M., González-Rodríguez, A., Etchevers, J. D., Oyama, K., & García-Oliva, F. (2015). Foliar nutrient resorption constrains soil nutrient transformations under two native oak species in a temperate deciduous forest in Mexico. *European Journal of Forest Research*, 134, 803–817. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0891-1>
- Chen, Z., Zhu, S., Zhang, Y., Luan, J., Li, S., Sun, P., ... & Liu, S. (2020). Tradeoff between storage capacity and embolism resistance in the xylem of temperate broadleaf tree species. *Tree Physiology*, 40(8), 1029–1042. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa046>
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 343–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Cornwell, W. K., & Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126. <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>
- Craine, J. M., & Dybzinski, R. (2013). Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*, 27, 833–840. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
- Cuevas-Guzmán, R., González-Gallegos, J. G., Hernández-López, L., Íñiguez-Dávalos, L. I., Jardel-Peláez, E., Rodríguez-Moreno, P., & Santiago-López, A. L. (2010). Sierra Madre del Sur y Franja Neovolcánica de Jalisco. In *El Bosque mesófilo de montaña en*

- México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible.* (pp. 68–79). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Currie, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, 137, 27–49. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2462155>
- de la Riva, E. G., Arenas-Navarro, M., Villar-Montero, R., García-Oliva, F., & Oyama, K. (2019). The role of evapotranspiration on the foliar functional distribution of 28 *Quercus* species from Mexico and Spain. *Ecosistemas*, 28, 199–207. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1803>
- de la Riva, E. G., Marañón, T., Violle, C., Villar, R., & Pérez-Ramos, I. M. (2017). Biogeochemical and ecomorphological niche segregation of mediterranean woody species along a local gradient. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1242. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01242>
- del Castillo A., & Gómez-Durán T. (2020). Tala ilegal inunda el mercado de la madera en México. *Mongabay Latam, Periodismo Ambiental Independiente*, <https://es.mongabay.com/2020/09/mexico-tala-ilegal-gana-terreno-en-el-mercado-de-la-madera/>
- Denk, T., Grimm, G., Manos, P., Deng, M., & Hipp, A. (2017). An updated infrageneric classification of the oaks: review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns. In *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* (pp. 13–38). https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5_2
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... & Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Di Paola, A., Paquette, A., Trabucco, A., Mereu, S., Valentini, R., & Paparella, F. 2017. Coexistence trend contingent to Mediterranean oaks with different leaf habits. *Ecology and Evolution* 7:3006-3015. DOI: 10.1002/ece3.2840
- Drake, J. A. (1991). Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *The American Naturalist*, 137(1), 1–26. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2462154>
- Estrada, E., Arévalo, J. R., Villarreal-Quintanilla, J. A., Salinas-R, M., Encina-Domínguez, J., González-Rodríguez, H., & Ayala, C. (2015). Classification and ordination of main plant communities along an altitudinal gradient in the arid and temperate climates of northeastern Mexico. *The Science of Nature*, 102, 59. <https://doi.org/10.1007/s00114-015-1306-3>

- Fallon, B., & Cavender-Bares, J. (2018). Leaf-level trade-offs between drought avoidance and desiccation recovery drive elevation stratification in arid oaks. *Ecosphere*, 9, e02149. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2149>
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125: 1–15. www.jstor.org/stable/2461605
- Fiedler, K., & Beck, E. (2008). Investigating gradients in ecosystem analysis. In: Beck E., Bendix J., Kottke I., Makeschin F., Mosandl R. (eds) *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), vol 198. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-73526-7_6
- Fisher, J. B., Goldstein, G., Jones, T. J., & Cordell, S. (2007). Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *American Journal of Botany*, 94, 709–715. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.5.709>
- Fontes, C. G., & Cavender-Bares, J. (2019). Toward an integrated view of the ‘elephant’: unlocking the mysteries of water transport and xylem vulnerability in oaks. *Tree Physiology*, 40, 1–4. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz116>
- Francis, A. P., & Currie, D. J. (2003). A globally consistent richness–climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, 161, 523–536. <https://doi.org/10.1086/368223>
- Fu, P.-L., Jiang, Y.-J., Wang, A.-Y., Brodribb, T. J., Zhang, J.-L., Zhu, S.-D., & Cao, K.-F. (2012) Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany*, 110, 189–199. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs092>
- García-Jiménez, C.I. (2010), “Situación actual de los aspectos sociales, económicos y de infraestructura”, en Vargas-Rodríguez, Y., Vázquez-García A., Quintero Moro, T., Muñiz-Castro M.A. & Shalisko Viacheslav (eds.), *Estudio técnico justificativo para la declaratoria del Parque Estatal Bosque de Arce, Talpa de Allende, Jalisco*, Secretaría de Desarrollo Urbano-Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Territorial del Estado de Jalisco-Savho Consultoría y Construcción S. A. de C.V., Guadalajara, México. pp. 166-206.
- García Jiménez, C.I., Vargas-Rodríguez, Y. L., & Quiroz-Caro, B.Y. (2019). Conflictos ambientales y sus efectos en la calidad de vida en una región occidental de México. *Economía, sociedad y territorio*, 19, 273-304. <https://doi.org/10.22136/est20191316>
- Garland, T., Harvey, P.H., & Ives, A.R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41, 18–32. <https://doi.org/10.1093/sysbio/41.1.18>
- Garnier, E., & Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 365–399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>

- Givnish, T. J. (2002). Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36, 703–743. <https://doi.org/10.14214/sf.535>
- González-Gallegos, J. G., & Castro-Castro, A. (2012). *Salvia cualensis* and *Salvia cualensis* var. *perezii* (Lamiaceae), two new taxa from the Sierra de El Cuale, Jalisco, Mexico. *Phytotaxa*, 74, 47–58. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.74.1.5>
- González-Villarreal, L. M. (2018). Dos nuevas especies de encinos (*Quercus*: Fagaceae), adicionales para la flora de Jalisco y áreas colindantes, en el Occidente de México. *Ibugana*, 9, 47–72. Retrieved from <https://dialnet.unirioja.es/ejemplar/503190>
- González-Rebeles, G., Terrazas, T., Mendez-Alonzo, R., Paz, H., Brodribb, T.J., & Tinoco-Ojanguren C. (2021). Leaf water relations reflect canopy phenology rather than leaf life span in Sonoran Desert trees. *Tree Physiology*. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab032>
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., ... & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111–127. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- Gratani, L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*, 1–17. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Grime, J. P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. New York: John Wiley & Sons, Ltd.
- Gupta, P., & Gupta, S. (2020). Wood anatomy of Indian oaks, with reference to systematic, ecological and evolutionary perspectives. *Nordic Journal of Botany*, 38, njb.02570. <https://doi.org/10.1111/njb.02570>
- Halffter, G. (2003). Sobre diversidad biológica: una presentación, dos conferencias y un apéndice. *Boletín de La Sociedad Entomológica Aragonesa*, 33, 1–17.
- Hernández-López, L. (1995). La flora endémica de la sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México: observaciones preliminares. In J. A. Vázquez-García, R. Cuevas, & T. Cochrane (Eds.), *Flora de Manantlán*. (pp. 72–81). Fort Worth, Tex.: Sida Botanical Miscellany 13 and Botanical Research Institute of Texas.
- Hernández, E. I., Vilagrosa, A., Pausas, J. G., & Bellot, J. (2010). Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology*, 207, 233–244. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9668-2>
- Hipp, A.L., Manos, P.S., González-Rodríguez, A., Hahn, M., Kaproth, M., McVay, J.D., ... & Cavender-Bares, J. (2018). Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist*, 217, 439–452. <https://doi.org/10.1111/nph.14773>
- Hipp, A.L., Manos, P.S., Hahn, M., Avishai, M., Bodénès, C., Cavender-Bares, J., Crowl, A.A., ... & Valencia-Á, S. (2020). Genomic landscape of the global oak phylogeny.

- New Phytologist*, 226, 1198-1212. <https://doi.org/10.1111/nph.16162>
- Huang, B., & Eissenstat, D. M. (2000). Linking Hydraulic Conductivity to Anatomy in Plants that Vary in Specific Root Length. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 125, 260–264. <https://doi.org/10.21273/JASHS.125.2.260>
- Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- INEGI. (2007). Carta Edafológica Serie II. Escala 1:250 000 Puerto Vallarta F13-11. Retrieved April 4, 2019, from <https://www.inegi.org.mx/temas/%0Aedafologia/default.html#Mapa>
- Jackson, R. B., Mooney, H. A., & Schulze, E.-D. (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(14), 7362 LP – 7366. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.14.7362>
- Jacobsen, A. L., Agenbag, L., Esler, K. J., Pratt, R. B., Ewers, F. W., & Davis, S.D. (2007). Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology*, 95, 171–183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01186.x>
- Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., Pratt, R. B., Paddock, W. A., & Davis, S.D. (2005). Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology*, 139, 546 – 556. <https://doi.org/10.1104/pp.104.058404>
- Jerome, D., Beckman, E., Kenny, L., Wenzell, K., Kua, C., & Westwood, M. (2017). *The Red List of US Oaks*. Lisle, IL: The Morton Arboretum.
- Jiménez-Alfaro, B., Marcenó, C., Bueno, Á., Gavilán, R., & Obeso, J.R. (2014). Biogeographic deconstruction of alpine plant communities along altitudinal and topographic gradients. *Journal of Vegetation Science*, 25, 160–171. <https://doi.org/10.1111/jvs.12060>
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kessler, M. (2000). Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. *Plant Ecology*, 149, 181–193. <https://doi.org/10.1023/A:1026500710274>
- Kessler, M., Kluge, J., Hemp, A., & Ohlemüller, R. (2011). A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 868–880. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00653.x>
- Kikuzawa, K., & Lechowicz, M.J. (2011). Ecology of leaf longevity. Springer Science & Business Media. Japan: Springer Japan. DOI: 10.1007/978-4-431-53918-6
- Kluge, J., Kessler, M., & Dunn, R. R. (2006). What drives elevational patterns of diversity? A test of geometric constraints, climate and species pool effects for pteridophytes on

- an elevational gradient in Costa Rica. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 358–371. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00223.x>
- Koehler, K., Center, A., & Cavender-Bares, J. (2012). Evidence for a freezing tolerance–growth rate trade-off in the live oaks (*Quercus* series *Virentes*) across the tropical–temperate divide. *New Phytologist*, 193, 730–744. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03992.x>
- Kraft, N.J.B., & Ackerly, D.D. (2014). Assembly of Plant Communities. In *Ecology and the Environment* (pp. 67–88). New York, NY: Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7501-9_1
- Kraft, N.J.B., Godoy, O., & Levine, J. M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 112, 797–802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>
- Krömer, T., Kessler, M., Robbert Gradstein, S., & Acebey, A. (2005). Diversity patterns of vascular epiphytes along an elevational gradient in the Andes. *Journal of Biogeography*, 32, 1799–1809. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01318.x>
- Lamanna, C., Blonder, B., Violle, C., Kraft, N., Sandel, B., Šímová, I., Donoghue, J., Svenning, J.-C., ... & Enquist, B.J. (2014) Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 13745–13750. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317722111>
- Leroy, T., Plomion, C., & Kremer, A. (2020). Oak symbolism in the light of genomics. *New Phytologist*, 226, 1012–1017. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.15987>
- Lessard, J.-P., Weinstein, B. G., Borregaard, M.K., Marske, K.A., Martin, D.R., McGuire, J. A., ... & Graham, C.H. (2015). Process-based species pools reveal the hidden signature of biotic interactions amid the influence of temperature filtering. *The American Naturalist*, 187, 75–88. <https://doi.org/10.1086/684128>
- Lobo, A., Torres-Ruiz, J.M., Burlett, R., Lemaire, C., Parise, C., Francioni, C., ... & Delzon, S. (2018). Assessing inter- and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. *Forest Ecology and Management*, 424, 53–61. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.031>
- Luna-José, A., Montalvo-Espinosa, L., & Rendon-Aguilar, B. (2003). Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 72, 107–117.
- Lusk, C. H., Jimenez-Castillo, M., Aragón, R., Easdale, T. A., Poorter, L., Hinojosa, L. F., & Mason, N.W.H. (2016). Testing for functional convergence of temperate rainforest tree assemblages in Chile and New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 54, 175–203. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2016.1143019>
- Manos, P.S., Doyle, J.J., & Nixon, K.C. (1999). Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12, 333–349. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0614>

- Manos, P.S., & Stanford, A. M. (2001). The historical biogeography of Fagaceae: tracking the tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, 162, S77–S93. <https://doi.org/10.1086/323280>
- Markestijn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., & Sack, L. (2011). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: Coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191, 480–495. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x>
- Martínez-Cabrera, H. I., Jones, C. S., Espino, S., & Schenk, H.J. (2009). Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany*, 96, 1388–1398. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800237>
- Mayfield, M. M., & Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x>
- McCauley, R. A., & Oyama, K. (2020). A re-evaluation of taxonomy in *Quercus* section *Lobatae* subsection *Racemiflorae* (Fagaceae), resurrection of the name *Q. pennivenia* and description of a new taxon, *Q. huicholensis*. *Phytotaxa*, 471, 247–257. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.471.3.6>
- McVaugh, R. (1974). *Fagaceae*. Flora Novo-Galiciana. *Contributions from the University Michigan Herbarium*. Ann Arbor, Michigan.
- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Zuluaga, R.C., Rosell, J.A., & Olson, M.E. (2012). Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, 93, 2397–2406. <https://doi.org/10.1890/11-1213.1>
- Morales-Saldaña, S. (2017). *Riqueza y distribución del género Quercus en la Sierra Madre del Sur, México*. (Tesis de Maestría). Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Morin, P. J. (2011). *Community ecology*. *Community Ecology* (2nd ed.). Wiley-Blackwell. [https://doi.org/10.1016/0025-5408\(96\)80019-5](https://doi.org/10.1016/0025-5408(96)80019-5)
- Morrone, J., Escalante, T., & Rodríguez-Tapia, G. (2017). Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa*, 4277, 277–279. [doi:http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8](http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8)
- Mota-Gutiérrez, D., Arreola-González, G., Aguilar-Romero, R., Paz, H., Cavender-Bares, J., Oyama K., González-Rodríguez A., & Pineda-García, F. (2020). Seasonal variation in native hydraulic conductivity between two deciduous oak species. *Journal of Plant Ecology*, 13, 78–86. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz051>
- Nicotra, A., Babicka, N., & Westoby, M. (2002). Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia*, 130, 136–145.

<https://doi.org/10.1007/s004420100788>

- Niinemets, Ü. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82, 453–469.
[https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0453:GSCCOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0453:GSCCOL]2.0.CO;2)
- Onoda, Y., Wright, I.J., Evans, J.R., Hikosaka, K., Kitajima, K., Niinemets, Ü., ... & Westoby, M. (2017). Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 214, 1447–1463.
<https://doi.org/10.1111/nph.14496>
- Pan, R., & Tyree, M.T. (2019). How does water flow from vessel to vessel? Further investigation of the tracheid bridge concept. *Tree Physiology*, 39, 1019–1031.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpz015>
- Pausas, J.G., & Austin, M.P. (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12, 153–166.
<https://doi.org/https://doi.org/10.2307/3236601>
- Paz, H. (2003). Root/Shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica*, 35, 318–332.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00586.x>
- Perea, R., San Miguel, A., & Gil, L. (2011). Leftovers in seed dispersal: ecological implications of partial seed consumption for oak regeneration. *Journal of Ecology*, 99, 194–201. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01749.x>
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... & Cornelissen, J. (2013). New handbook for standardise measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
<https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pérez-Ramos, I. M., Matías, L., Gómez-Aparicio, L., & Godoy, Ó. (2019). Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. *Nature Communications*, 10, 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10453-0>
- Pérez de la Rosa, J. A., & Gernandt, D. S. (2017). *Pinus vallartensis* (Pinaceae), a new species from western Jalisco, Mexico. *Phytotaxa*, 331, 233–242.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.331.2.7>
- Pickering, C. M., & Green, K. (2009). Vascular plant distribution in relation to topography, soils and micro-climate at five GLORIA sites in the Snowy Mountains, Australia. *Australian Journal of Botany*, 57, 189. <https://doi.org/10.1071/BT08133>
- Poorter, L., & Markesteijn, L. (2008). Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. *Biotropica*, 40, 321–331. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00380.x>
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., ... &

- Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185, 481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Querejeta, J. I., Prieto, I., Torres, P., Campoy, M., Alguacil, M. M., & Roldán, A. (2018). Water-spender strategy is linked to higher leaf nutrient concentrations across plant species colonizing a dry and nutrient-poor epiphytic habitat. *Environmental and Experimental Botany*, 153, 302–310. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2018.06.007>
- 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 Physiology*, 37, 889–901. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx040>
- Ramírez-Valiente, J. A., Sánchez-Gómez, D., Aranda, I., & Valladares, F. (2010). Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology*, 30, 618–627. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq013>
- Ramírez-Valiente, J. A., López, R., Hipp, A. L., & Aranda, I. (2020). Correlated evolution of morphology, gas exchange, growth rates and hydraulics as a response to precipitation and temperature regimes in oaks (*Quercus*). *New Phytologist*, 227, 794–809. <https://doi.org/10.1111/nph.16320>
- Read, Q.D., Moorhead, L.C., Swenson, N.G., Bailey, J.K., & Sanders, N.J. (2014). Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology*, 28, 37–45. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12162>
- Reich, P. B. (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., & Bowman, W.D. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955–1969. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1955:GOLTRA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1955:GOLTRA]2.0.CO;2)
- Reich, P. B., Wright, I. J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003). The evolution of plant functional variation : traits , spectra , and strategies source. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S143–S164.
- Ricklefs, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7:1-15. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x>
- Robert, E. M. R., Mencuccini, M., & Martínez-Vilalta, J. (2017). The anatomy and functioning of the xylem in oaks. In E. Gil-Pelegrín, J. J. Peguero-Pina, & D. Sancho-Knapik (Eds.), *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* (pp. 261–302). Cham: Springer International Publishing.

https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5_8

Rodríguez-Correa, H., Oyama, K., MacGregor-Fors, I., & González-Rodríguez, A. (2015). How are oaks distributed in the neotropics? a perspective from species turnover, areas of endemism, and climatic niches. *International Journal of Plant Sciences*, 176, 222–231. <https://doi.org/10.1086/679904>

Rosas, T., Mencuccini, M., Barba, J., Cochard, H., Saura-Mas, S., & Martínez-Vilalta, J. (2019). Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist*, 223, 632–646. <https://doi.org/10.1111/nph.15684>

Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Retrieved from https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf

Salamon-Albert, É., Abaligeti, G., & Ortmann-Ajkai, A. (2017). Functional response trait analysis improves climate sensitivity estimation in beech forests at a trailing edge. *Forests*, 8, 324. <https://doi.org/https://doi.org/10.3390/f8090324>

Sancho-Knapik, D., Escudero, A., Mediavilla, S., Scoffoni, C., Zailaa, J., Cavender-Bares, J., Álvarez-Arenas, T.G., Molins, A., Alonso-Forn, D., ... & Gil-Pelegrín, E. (2021). Deciduous and evergreen oaks show contrasting adaptive responses in leaf mass per area across environments. *New Phytologist*, 230, 521-534. <https://doi.org/10.1111/nph.17151>

Scherrer, D., & Körner, C. (2011). Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of Biogeography*, 38, 406–416. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02407.x>

Scholz, A., Stein, A., Choat, B., & Jansen, S. (2014). How drought and deciduousness shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. *IAWA Journal*, 35, 337–355. <https://doi.org/10.1163/22941932-00000070>

Schwilk, D., Brown, T., Lackey, R., & Willms, J. (2013). Oak bark allometry and fire survival strategies in the Chihuahuan Desert sky islands, Texas, USA. *PLoS ONE*. [https://doi.org/PLoS ONE 8: e79285](https://doi.org/PLoSONE 8: e79285)

Sebastiana, M., Duarte, B., Monteiro, F., Malhó, R., Caçador, I., & Matos, A. R. (2019). The leaf lipid composition of ectomycorrhizal oak plants shows a drought-tolerance signature. *Plant Physiology and Biochemistry*, 144, 157–165. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.09.032>

Servicio Meteorológico Nacional. (2017). Normales Climatológicas por Estado. Retrieved December 5, 2017, from <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=jal>

Singh, K.P., & Kushwaha, C.P. (2005). Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science*, 89, 964-975. www.jstor.org/stable/24110749.

- Skelton, R. P., Anderegg, L. D. L., & Lamarque, L. J. (2019). Examining variation in hydraulic and resource acquisition traits along climatic gradients tests our understanding of plant form and function. *New Phytologist*, 223, 505–507. <https://doi.org/10.1111/nph.15893>
- Smith, E., & Read, D. (2002). *Mycorrhizal Symbiosis*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-652840-4.X5000-1>
- Sousa, V. B., Leal, S., Quilhó, T., & Pereira, H. (2009). Characterization of cork oak (*Quercus suber*) wood anatomy. *IAWA Journal*, 30, 149–161. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000210>
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F., & Poorter, L. (2011). Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 20627–20632. <https://doi.org/10.1073/pnas.1106950108>
- Stroud, J. T., Bush, M. R., Ladd, M. C., Nowicki, R. J., Shantz, A. A., & Sweatman, J. (2015). Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and Evolution*, 5, 4757–4765. <https://doi.org/10.1002/ece3.1651>
- Téllez, O., Mattana, E., Diazgranados, M., Kühn, N., Castillo-Lorenzo, E., Lira, R., ... & Ulian, T. (2020). Native trees of Mexico: diversity, distribution, uses and conservation. *PeerJ*, 8, e9898. <https://doi.org/10.7717/peerj.9898>
- Tilman, D. (2011). Diversification, Biotic Interchange, and the Universal Trade-Off Hypothesis. *The American Naturalist*, 178, 355–371. <https://doi.org/10.1086/661245>
- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I., & Oyama, K. (2011). Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, Section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany*, 98, 290–305. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000218>
- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I., & Oyama, K. (2013). New approaches to the biogeography and areas of endemism of red oaks (*Quercus* L., Section *Lobatae*). *Systematic Biology*, 62, 555–573. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt021>
- Tuomisto, H., Zuquim, G., & Cárdenas, G. (2014). Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography*, 1034–1046. <https://doi.org/10.1111/ecog.00770>
- Tyree, M. T., Davis, S. D., & Cochard, H. (1994). Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal*, 15, 335–360.
- Valencia-Á., S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 75, 33–53.
- Valencia-Á., S., Sabas-Rosales, L., & Soto-Arellano, O. (2016). A new species of *Quercus*, section *Lobatae* (Fagaceae) from the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Phytotaxa*, 269, 120. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.269.2.5>

- Van Ommen Kloeke, A. E. E., Douma, J. C., Ordoñez, J. C., Reich, P. B., & Van Bodegom, P. M. (2012). Global quantification of contrasting leaf life span strategies for deciduous and evergreen species in response to environmental conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 224–235. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00667.x>
- Vander Wall, S. B. (2001). The evolutionary ecology of nut dispersal. *The Botanical Review*, 67, 74–117. <https://doi.org/10.1007/BF02857850>
- Vargas-Rodriguez, Y. L., Urbatsch, E., Karaman-Castro, V., & Figueroa-Rangel, B. L. (2017). *Acer binzayedii* (Sapindaceae), a new maple species from Mexico. *Brittonia*, 69, 249–252. <https://doi.org/10.1007/s12228-017-9465-5>
- 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., & Porporato, A. (2015). Climatic, ecophysiological, and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. *Ecohydrology*, 8, 658–679. doi: 10.1002/eco.1533.
- Villar, R., Ruiz-Robledo J, Quero JL, Poorter H, Valladares F, & Marañón T. (2004). CAPÍTULO 7 Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. EN: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas 191-227. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8
- Villaseñor-Villanueva A. (2020). *Resistencia a la sequía en distintas especies de árboles del género Quercus en México*. (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México. México. 47 pp.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Walthert, L., & Meier, E. S. (2017). Tree species distribution in temperate forests is more influenced by soil than by climate. *Ecology and Evolution*, 7, 9473–9484. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ece3.3436>
- Wang, T., Wang, Z., Xia, F., & Su, Y. (2016). Local adaptation to temperature and precipitation in naturally fragmented populations of *Cephalotaxus oliveri*, an endangered conifer endemic to China. *Scientific Reports*, 6, 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep25031>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Westoby, M., & Wright, I.J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*. 21: 261-268. DOI:<https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.004>

- Williams-Linera G., & Meave, J. (2002). Patrones Fenológicos. In: Guariguata MR, Kattan GH (eds) *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, Editorial Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica, pp 407-431
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Zanne, A. E., Westoby, M., Falster, D.S., Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Arnold, S.E.J., & Coomes, D.A. (2010). Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 97, 207–215. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900178>
- Zhou, M., Bai, W., Li, Q., Guo, Y., & Zhang, W.-H. (2021). Root anatomical traits determined leaf-level physiology and responses to precipitation change of herbaceous species in a temperate steppe. *New Phytologist*, 229, 1481–1491. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.16797>
- Ziemińska, K., Butler, D. W., Gleason, S. M., Wright, I. J., & Westoby, M. (2013). Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS*, 5. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plt046>
- Ziemińska, K., Westoby, M., & Wright, I. J. (2015). Broad anatomical variation within a narrow wood density range—a study of twig wood across 69 Australian Angiosperms. *PLOS ONE*, 10(4), e0124892. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124892>
- Zobel, M. (1997). The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 266–269. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01096-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01096-3)
- Zobel, M. (2016). The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science*, 27, 8–18. <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>

Anexo 1.

Índice de valor de importancia (IVI) en el gradiente de elevación.

Se utilizó el índice de valor de importancia (IVI) para cada especie estimado previamente en cada 33 parcelas rectangulares de 0.1 ha (Arenas-Navarro *et al.*, 2020b). El índice se estimó con base a la suma de la densidad relativa (RD_i) con respecto a la densidad total de árboles, la dominancia relativa (RDO_i) (basada en el área basal) en relación con la dominancia total de los árboles y la frecuencia relativa (RF_i) en relación con el total de la frecuencia de árboles. El IVI se calculó como: $IVI = (RD_i + RF_i + RDO_i) / 3$.

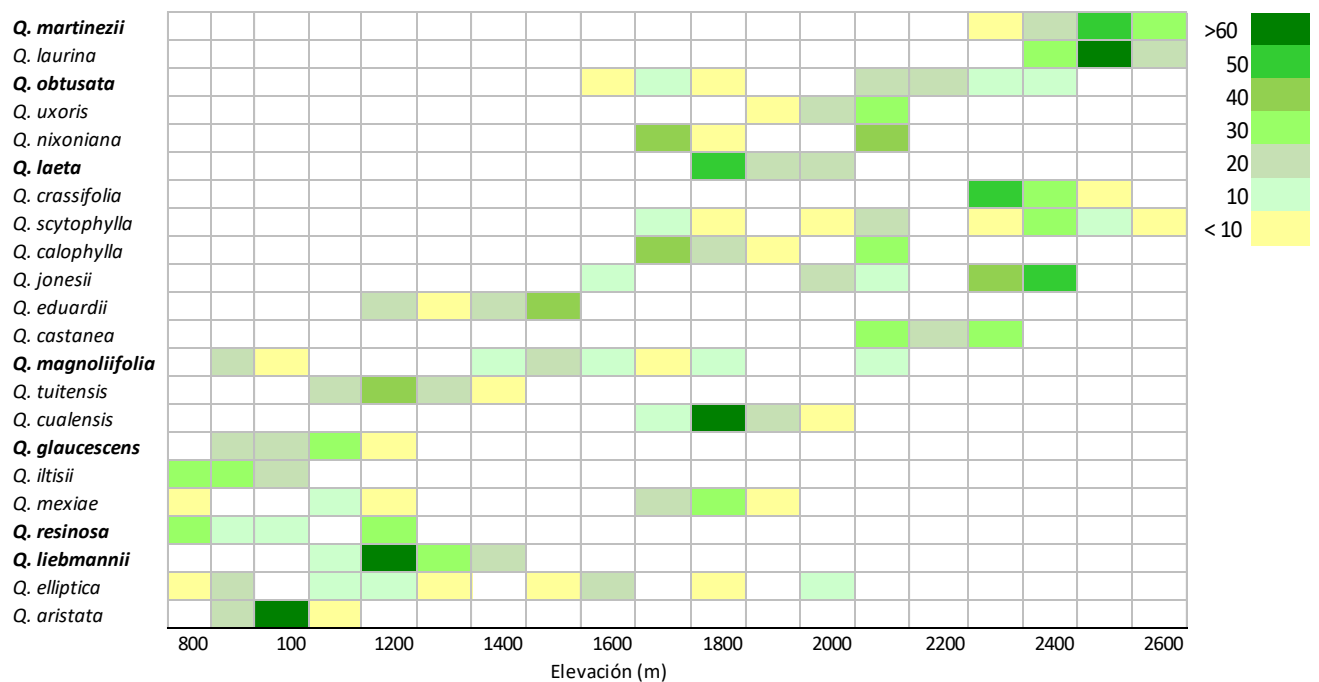


Figura1. Índice de valor de importancia de las especies de encinos registradas en la SMJal. El IVI de cada especie de encino se sumó y se expresó en porcentaje a lo largo del gradiente de elevación. Las especies en negritas son las especies que corresponden a la sección *Quercus*.

Anexo 2.

Señal filogenética

Se utilizó la filogenia generada para los encinos de Hipp et al., (2020). Se extrajeron 18 especies presentes en este estudio (Figura 1). Se cálculo el valor promedio para 13 atributos para cada especie. Se exploró si existía una señal filogenética a través de la estadística K de Blomberg y una prueba de aleatorización implementada a través de PICs (Blomberg et al., 2003) con el paquete R (v2.14.1, R Development Core Team, 2008). Se encontró que los rasgos tenían una filogenia débil, con valores de Blomberg K <1 (Tabla 1). Posteriormente, para explorar la relación entre los rasgos se realizó un análisis de componentes principales (PCA) utilizando cada especie como punto de análisis y el promedio de cada rasgo (enfoque tradicional) y otro PCA utilizando los contrastes filogenéticos independientes (PICs; Figura 2).

Figura 1. Filogenia de 18 especies de encinos extraída de Hipp *et al.*, (2020). Los números representan los nodos.

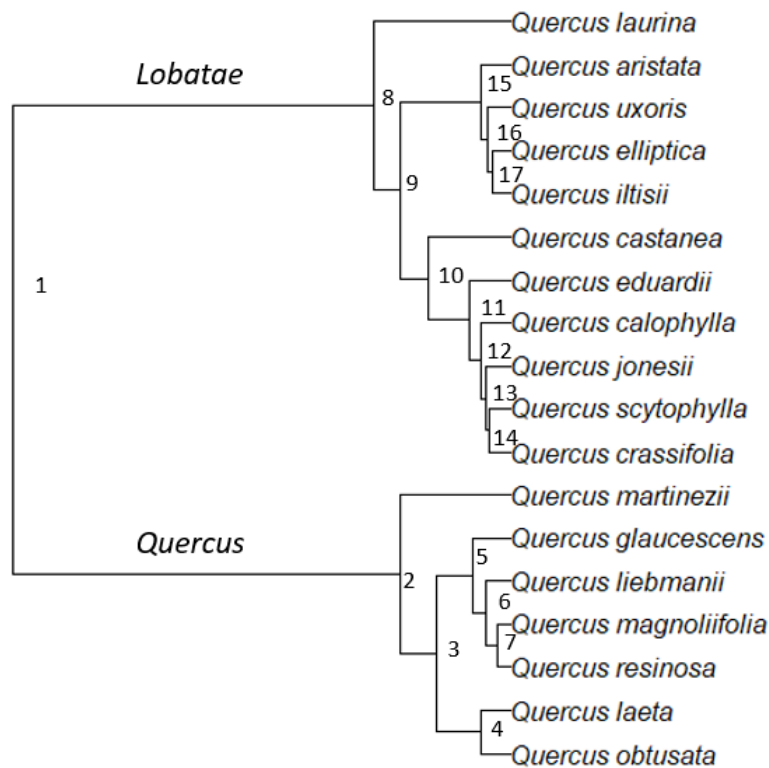
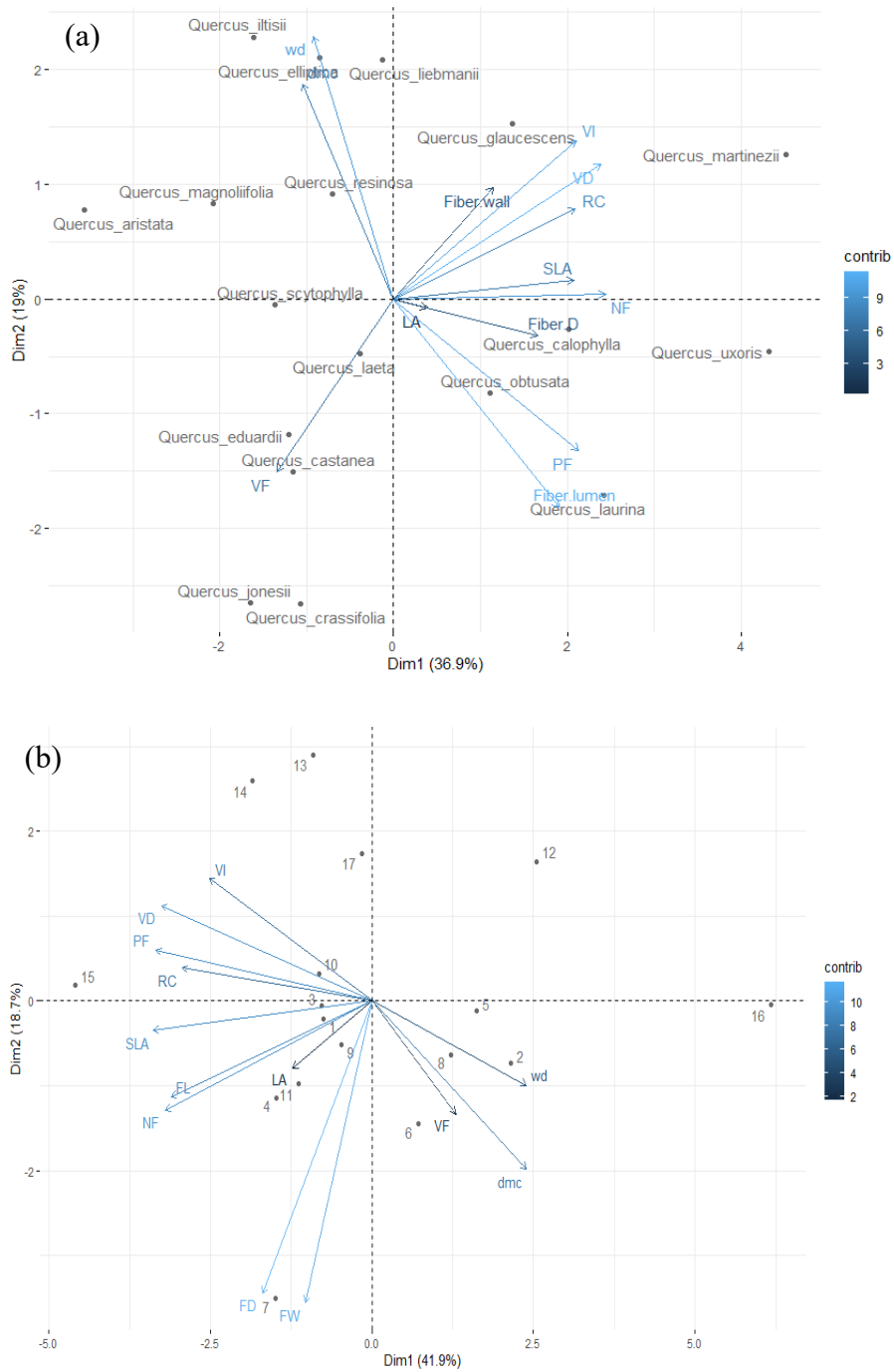


Tabla 1. K de Blomberg para cada rasgo promedio de 18 especies. La K Blomberg y el valor *P* de la varianza observada frente a la aleatoriedad de los contrastes filogenéticos independientes (PICs) se calcularon en rasgos transformados con log10.

	Rasgo	K	<i>P</i>
Área foliar	AF	0.20	0.03
Área foliar específica	AFE	0.11	0.66
Contenido foliar de materia seca	CFMS	0.15	0.18
Nitrógeno foliar	NF	0.14	0.56
Fósforo foliar	PF	0.16	0.25
Densidad de la madera	DM	0.24	0.02
Diámetro de los vasos	VD	0.27	0.02
Frecuencia de los vasos	VF	0.12	0.54
Índice de vulnerabilidad	VI	0.17	0.14
Conductividad hidráulica relativa	RC	0.33	0.005
Diámetro total de las fibras	F _D	0.1	0.80
Diámetro del lumen de las fibras	F _L	0.14	0.34
Grosor de la pared de las fibras	F _P	0.08	0.91

Figura 2. Análisis de componentes principales (PCA) con los valores promedio de cada rasgo para cada especie (a) y con los contrastes independientes de la filogenia (b). En la figura (b) los números representan los nodos internos de la filogenia señalados en la Figura 1.



Apéndice 1. El papel de la evapotranspiración en la distribución funcional foliar de 28 especies del género *Quercus* en España y México.

AEET
ASOCIACIÓN ESPAÑOLA
DE ECOLOGÍA TERRESTRE

Ecosistemas 28(3): 199-207 [Septiembre-Diciembre 2019]
Doi.: 10.7818/ECOS.1803
Artículo publicado en Open Access bajo los términos
de Creative Commons attribution Non Comercial License 3.0.
INVESTIGACIÓN

ecosistemas
REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE
ISSN 1697-2473 / Open access
disponible en www.revistaecosistemas.net

El papel de la evapotranspiración en la distribución funcional foliar de 28 especies del género *Quercus* de España y México

E.G. de la Riva^{1,*}, M. Arenas^{2,3}, R. Villar⁴, F. García-Oliva⁵, K. Oyama³

- (1) Department of Ecology, Brandenburg University of Technology, Cottbus, Germany.
(2) Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México
(3) Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia, UNAM, México.
(4) Área de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, Spain
(5) Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM, México.

* Autor de correspondencia: E. García de la Riva [Enrique.GarciadelRiva@b-tu.de / enga70@gmail.com]

> Recibido el 15 de julio de 2019 - Aceptado el 30 de octubre de 2019

de la Riva, E.G., Arenas, M., Villar, R., García-Oliva, F., Oyama, K. 2019. El papel de la evapotranspiración en la distribución funcional foliar de 28 especies del género *Quercus* de España y México. *Ecosistemas* 28(3):199-207. Doi.: 10.7818/ECOS.1803

El género *Quercus* constituye el grupo de especies leñosas más importante del hemisferio norte, con una amplia distribución tanto en España como en México. El estudio de sus rasgos funcionales nos permite conocer su grado de diversificación y su adaptación al medio, así como las limitaciones morfológicas y fisiológicas que restringen su evolución. El principal objetivo del presente estudio es comprender como se segregan los rasgos funcionales foliares dentro del género *Quercus*, y que factores determinan dicha segregación. Para ello hemos medido cinco rasgos foliares en un total de 28 especies del género *Quercus* de España y México a lo largo de un gradiente de evapotranspiración potencial. Nuestros resultados muestran dos dimensiones independientes de variación funcional foliar: por un lado, las especies se distribuyen de acuerdo con el espectro de economía foliar a lo largo del gradiente de humedad edáfica, encontrándose las especies más conservativas en el uso de recursos en regiones con mayor evapotranspiración potencial y las especies más adquisitivas en zonas con menor evapotranspiración. Por otro lado, el tamaño foliar está principalmente condicionado por el origen geográfico de las especies. Estos resultados sugieren que las variaciones evolutivas dentro de un mismo linaje están asociadas a la variación coordinada de sus rasgos, siendo la humedad un factor clave en la variación funcional del género *Quercus*. Además, destacar que no se aprecia relación entre la longevidad foliar y el espectro de economía foliar, lo cual podría deberse a que la historia evolutiva del hábito foliar en los robles de ambos países ha sido diferente.

Palabras clave: área específica foliar; rasgos funcionales; robles; espectro de economía foliar

de la Riva, E.G., Arenas, M., Villar, R., García-Oliva, F., Oyama, K. 2019. The role of evapotranspiration on the foliar functional distribution of 30 *Quercus* species from Mexico and Spain. *Ecosistemas* 28(3):199-207. Doi.: 10.7818/ECOS.1803

Quercus species represent the most important woody genus in the northern hemisphere, with broad environmental distribution in Spain and Mexico. Functional plant traits are commonly used as indicators of species diversification and environmental adaptations, and they allow us to better understand the morphological and physiological limitations of the species that restrict its evolution. The main objective of this study is to explore the spectrum of variation of *Quercus* genus, by analyzing the variation in five functional leaf traits of 28 *Quercus* species from Spain and Mexico along an environmental gradient of potential evapotranspiration. We found two major dimensions of functional variation: on one hand, the species are segregating along the humidity gradient according with the leaf economics spectrum. Therefore, we found species associated to a conservative use of resources in areas with higher evapotranspiration rate and acquisitive species in the areas with lower evapotranspiration. On the other hand, the leaf size is mainly determined by the geographical origin of the species. These results suggest that the evolutionary modifications within the same genus are related with the leaf traits variation, being humidity a key factor of functional trait variation within the *Quercus* genus. In addition, we would like to highlight that we do not find relationship between leaf longevity and leaf economic spectrum, which may be explained by the different evolutionary histories of the leaf habit in oaks between both countries.

Key words: specific leaf area; functional traits; oaks; leaf economic spectrum

Introducción

Las especies del género *Quercus* ("robles" en sentido amplio; Puñido 2002) dominan gran parte de los bosques en las zonas templadas del hemisferio norte, así como las transiciones subtropicales (Deng et al. 2018, Hipp et al. 2018; Nixon 1997). Por ejemplo, los inventarios forestales tanto de México como de España han revelado que los robles son el grupo con mayor biomasa forestal en sendos países (29% y 30% respectivamente; Cavender-Bares

2016; Villar et al. 2017). Todo lo anterior es congruente con el hecho de que Nixon (1997) acuñara al género *Quercus* como "el género de especies leñosas más importante del hemisferio norte".

Una de las mayores preocupaciones de la ecología funcional y evolutiva es comprender las relaciones entre la diversidad (taxonómica, filogenética y funcional) y los procesos ecológicos y evolutivos que tienen lugar en el planeta Tierra (Cavender-Bares 2019). En este sentido los robles, como resultado de su amplia distribución, se han convertido en un grupo diana desde un enfoque tanto ev-

lutivo como funcional (p. ej. Cavender-Bares 2019; Corcuera et al. 2002; de la Riva et al. 2014; Hipps et al. 2018; Gil-Pelegrín et al. 2017; Oyama et al. 2018; Rodríguez-Correa et al. 2017).

El estudio de los rasgos funcionales, proporciona un marco útil para examinar las estrategias de las especies, permitiéndonos a su vez comprender mejor su adaptación al medio en función de cómo extraen los recursos (Díaz et al. 2016; Reich 2014). Parte de la variabilidad de estos rasgos está condicionada en gran medida por la historia filogenética de las distintas especies. Así, la caracterización funcional de especies dentro de un mismo linaje evolutivo, nos permite conocer su grado de diversificación funcional y al mismo tiempo comprender las limitaciones morfológicas, fisiológicas o de desarrollo que restringen la variación y evolución de las mismas (de la Riva et al. 2014; Edwards et al. 2014). A grosso modo se puede considerar que existe una cierta constancia geográfica de las variables morfológicas y fenológicas básicas dentro del género *Quercus*. Por ejemplo, de forma general, los robles son árboles de pequeño o mediano porte, monoicos y polinización anemófila (Pulido 2002). También a nivel funcional, en el estudio llevado a cabo por Villar et al. (2017) se aprecia agregación en algunos rasgos funcionales de siete robles de la península Ibérica respecto a otras 17 especies leñosas, como en el peso de la semilla o el área específica foliar. Sin embargo, existe cierta flexibilidad funcional dentro del género, tanto a nivel intra- como inter-específico (Aguilar-Romero et al. 2017; Baldocchi et al. 2010; Cavender-Bares 2019; de la Riva et al. 2014; Villar et al. 2017), lo que seguramente haya contribuido a su gran abundancia y diversidad en una amplia gama de ambientes. Desde un punto de vista evolutivo, diferentes factores parecen haber favorecido la radiación de este género a lo largo del hemisferio norte, como la dispersión de sus semillas mediante vertebrados o la aparición de especies con hábito foliar caducifolio dentro del género (Bouchenak-Khelladi et al. 2015; Larson-Johnson 2016), si bien otros factores bióticos (p. ej. competición o herbivoría) y abióticos (p. ej. climáticos) pueden condicionar la variabilidad de ciertos rasgos funcionales (Funk et al. 2017; Violle et al. 2009).

Los diferentes rasgos foliares nos permiten entender cómo responden las especies vegetales al ambiente en función de sus estrategias en el uso y adquisición de recursos (Funk et al. 2017), lo que se conoce como Espectro de Economía Foliar o su acrónimo "LES" (del inglés Leaf Economic Spectrum; Wright et al. 2004). Dicho espectro de variación funcional permite segregar las especies a lo largo de un continuo funcional, basado en el compromiso entre la inversión de recursos en los diferentes tejidos de la planta frente a su perdurabilidad y grado de resistencia a diferentes tipos de estrés ambiental. Así, en un extremo del gradiente funcional encontramos especies con valores de rasgos asociados a una rápida adquisición de recursos y tasas de crecimiento más elevadas; mientras que en el extremo contrario se encontrarían las especies de crecimiento lento con rasgos que les permiten maximizar la conservación de los recursos, aumentando a su vez su resistencia frente a diferentes perturbaciones (Wright et al. 2004; Villar et al. 2006; Poorter y Gamier 2007).

En resumen, los robles representan un buen modelo experimental para entender la ecología e historia evolutiva de las plantas y sobre el papel de la diversificación en los procesos de ensamblaje de las comunidades, además de ayudarnos a entender la importancia de la flexibilidad en los rasgos funcionales para adaptarse a nuevos entornos (Cavender-Bares 2019). A pesar de ser un grupo ampliamente estudiado, pocos trabajos se han llevado a cabo a nivel funcional con especies de diferentes continentes (ver por ejemplo Baldocchi et al. 2010 o Corcuera et al. 2002). El principal objetivo del presente estudio es comprender como se segregan los rasgos funcionales foliares dentro del género *Quercus*, y que factores determinan dicha segregación. Para ello hemos seleccionado un total de 28 especies del género *Quercus* a lo largo de un gradiente climático en dos países de continentes diferentes (España y México). En clima mediterráneo se ha observado que factores climáticos

como la temperatura y precipitación están relacionados con la variación funcional en el género *Quercus* (Villar et al. 2017). Así, por un lado, y basándonos en resultados previos con un sub-set de la base de datos española (solo cinco especies; de la Riva et al. 2014), nuestra hipótesis inicial es que las 28 especies se distribuyen en función de sus rasgos foliares acorde con el LES, mostrando las especies de zonas más húmedas valores más elevados de área específica foliar (SLA) y concentración de nutrientes y bajo contenido de materia seca (LDMC), y lo opuesto en el otro extremo del gradiente. Por otro lado, algunos estudios con determinados linajes (p. ej. *Viburnum* o *Helianthus*) han encontrado que la variación funcional de las hojas puede estar condicionada a estrategias que se han conservado en unos clados determinados dentro de un mismo género (Edwards et al. 2014; Mason y Donovan 2015) o al hábito foliar (Escudero et al. 2017). Nuestra segunda hipótesis es que la variación funcional foliar está condicionada tanto filogenéticamente como por el hábito foliar. Para ello analizamos, si hay segregación de los rasgos foliares entre las diferentes secciones del género *Quercus* (*Lobatae*, *Quercus*, *Ilex* y *Cerris*), o por el contrario si la segregación viene condicionada por la longevidad foliar (perennifolias, caducifolias o brevi-caducifolias) o la distribución geográfica (España o México).

Material y Métodos

Para el presente trabajo se han compilado datos foliares de diferentes estudios llevados a cabo en el sur de la península Ibérica (España; de la Riva et al. 2018) y en las Serranías Meridionales de Jalisco (México; Arenas-Navarro et al., sin publicar). Las 28 especies de robles se distribuyen en bosques puros y mixtos de un total de 39 zonas (7 en España y 32 en México; Tabla 1), cubriendo un amplio gradiente ambiental, tanto de manera conjunta como por separado. Así las especies del sur de la península Ibérica (6 especies en total) cubren un rango de evapotranspiración potencial entre 1316 mm día⁻¹ y 1739 mm día⁻¹ anuales; con formaciones forestales de bosques subhúmedos dominadas por especies caducifolias (p. ej. *Quercus canariensis* o *Quercus pyrenaica*) a bosques dominados por especies perennifolias de zonas semiáridas (p. ej. *Quercus ilex* o *Quercus coccifera*). Mientras que los robles mexicanos (22 especies en total) se distribuyen en un rango de evapotranspiración potencial un poco más bajo, entre 1466 mm día⁻¹, correspondiente a bosques templados de *Pinus-Quercus* con robles caducifolios y brevi-caducifolios (p. ej. *Quercus calophylla* o *Quercus scytophylla*), correspondiente a 1666 mm día⁻¹, bosques tropicales sub-caducifolios también dominados por especies caducifolias y brevi-caducifolias (p. ej. *Quercus arisata* o *Quercus iltsii*).

En general, la recolección de material y las medidas de los rasgos funcionales foliares se realizaron según el protocolo recomendado por Pérez-Harguindeguy et al. (2013), seleccionándose hojas sanas en un total de cinco o seis individuos (dependiendo del estudio) por especie y zona. Los rasgos de hoja medidos fueron: área foliar (LA, área total de la hoja; cm²), área específica foliar (SLA; área foliar por unidad de peso seco de hoja; m² kg⁻¹), contenido en materia seca (LDMC; peso seco por unidad de peso fresco saturado de agua; g g⁻¹), concentración de nitrógeno (N; mg g⁻¹) y concentración de fósforo (P; mg g⁻¹); los valores medios por especie de cada rasgo foliar están indicados en la Tabla 2.

Además, las 28 especies se clasificaron en función de: a) país de origen (España y México); b) hábito foliar, agrupándose en perennifolias, caducifolias y brevi-caducifolias; y c) la sección filogenética a la que pertenece cada especie, agrupándose en un total de cuatro secciones, *Quercus*, *Cerris*, *Ilex* y *Lobatae*. La clasificación filogenética se hizo acuerdo a Simeone et al. (2013) y Hipps et al. (2018). Para la caracterizar la humedad de cada zona, se obtuvo el índice de evapotranspiración potencial (Global Reference Evapo-Transpiration) basado en Trabucco y Zomer (2018), utilizando la base de datos del consorcio CGIAR (<http://www.cgiar-csi.org/>).

Tabla 1. Localización de las áreas de estudio y evapotranspiración potencial basada en Trabucco y Zomer (2018) (<http://www.cgjar-csi.org/>).**Table 1.** Study area localization and potential evapotranspiration based on Trabucco and Zomer (2018) (<http://www.cgjar-csi.org/>).

País	Código Zona	Zona	Latitud	Longitud	Altitude (m.a.s.l.)	EVAP (mm al día ⁻¹)
España	1	Virgen de Linares	37° 56. 95'N	04° 46. 22'W	253	1739
	2	Collina de el Molino	37° 56. 81'N	04° 53' 44'W	329	1722
	3	Cañon de el Molino	37° 56. 64'N	04° 53' 62'W	312	1650
	4	Las Tonadas	38° 1' 32'N	05° 01' 65'W	550	1728
	5	Sierra de Cardena	38° 15'00'N	04° 13'10" W	422	1693
	6	Parque natural de alcornoques	36° 22' 07'N	05° 32' 40'W	320	1519
	7	Sierra Nevada	37° 04' 50'N	03° 27' 50'W	1825	1316
	8	Camino a Provincia	20° 21' 45'N	105° 1T 26'W	945	1652
	9	"Provincia"	20° 21' 33'N	105°15'22.8'W	1147	1625
	10	La Virgen	20° 21' 44'N	105° OT 53'W	1846	1539
	11	Camino antiguo a la mina	20° 21' 37'N	105° OV 29'W	1838	1546
	12	Los derrumbes	20° 22' 42'N	105°10' 20'W	1165	1629
	13	Camino "Madereros"	20° 22' 49'N	105° 10' 51'W	1038	1637
	14	El aguacate	20° 22' 38'N	105° 11' 17'W	974	1643
	15	La vibora	20° 21' 47'N	105° 12' 31'W	1080	1632
	16	El venado	20° 21' 21'N	105° 12' 32'W	1222	1608
	17	Camino a "Provincia"	20° 22' 05'N	105° 13 30'W	886	1649
	18	Barandilla	20° 21' 46'N	105° 13 48'W	899	1641
	19	Aserradero	20° 20' 59'N	105° 1T 51'W	868	1666
México	20	Camino a "El Chilacayote"	20° 09 20'N	104° 40' 24'W	2311	1487
	21	Camino mina "Zimapan"	20° 22' 41'N	105° 06' 21'W	2065	1526
	22	El mirador	20° 22' 18'N	105° 05' 04'W	1853	1530
	23	El comedor	20° 22' 22'N	105° 04' 56'W	1777	1535
	24	El encino	20° 22' 47'N	105° 04' 51'W	1649	1537
	25	La flecha	20° 21' 45'N	104° 5T 24'W	1570	1525
	26	Camino a Talpa	20° 22' 15'N	104° 58' 18'W	1883	1487
	27	El orejon	20° 22' 39'N	104° 58' 53'W	2179	1480
	28	La puerta	20° 21' 58'N	104° 59' 36'W	2428	1486
	29	Camino "El Cuale"	20° 21' 36'N	105° 00' 18'W	2522	1485
	30	Mirador "La Tetilla"	20° 22' 04'N	105° 01' 14'W	2450	1473
	31	Agallas	20° 22' 29'N	105° 02' 22'W	2066	1466
	32	El cerezo	20° 22' 01'N	105° 01' 58'W	2340	1467
	33	Los mezcales	20° 24' 11'N	104° 53 09'W	1209	1650
	34	La Cumbre	20° 10' 05'N	104° 41' 38'W	2321	1495
	35	Camino a "La Cumbre"	20° 17 05'N	104° 43 36'W	2120	1503
	36	Peñon	20° 13 07'N	104° 44' 03'W	2181	1500
	37	La Cañada	20° 11' 36'N	104° 43 17'W	2178	1499
	38	La Cañada 2	20° 12' 32'N	104° 45' 03'W	1855	1523
	39	Los mezcales 2	20° 24' 21'N	104° 51' 53'W	1220	1639

Análisis de datos

En primer lugar, para analizar la interrelación entre rasgos e identificar las diferentes estrategias de variación funcional se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con los cinco rasgos analizados (LA, N y P se transformaron logarítmicamente para cumplir con el criterio de normalidad). Como el número de individuos por especie variaba en función de la representatividad espacial de las diferentes especies (p. ej. *Q. coccifera* aparece en tres zonas y es la especie más representada con un total de 36 individuos, mientras que especies como *Q. martinensis* o *Q. pyrenaica* aparecen en una sola zona y solo se tiene cinco individuos), realizamos una prueba de sensibilidad para evaluar la consistencia del PCA frente al número mínimo de réplicas por especie.

En total se realizaron 100 PCAs seleccionando de forma aleatoria cinco individuos por especie. Por un lado, para evaluar que la robustez del PCA era independiente de los cinco individuos seleccionados, observamos el grado de correlación de los autovectores (eigenvalues en inglés) de los rasgos funcionales en los dos ejes

principales en todas las posibles combinaciones por pares de los 100 PCAs (en total 4950 comparaciones). Por otro lado, para evaluar la consistencia del PCA frente a un número diferente de réplicas por especie, observamos el grado de correlación entre el valor medio de los autovectores de los 100 PCAs aleatorios con los autovectores del PCA realizado con el total de individuos. Como la posición de los rasgos en el PCA fueron bastante robustas independientemente de las cinco individuos considerados (coeficiente de correlación $r > 0.95$ en todas las comparaciones por pares) y para el total de individuos ($r > 0.99$ para la comparación entre el total de individuos y el valor promedio de los autovectores obtenidos con cinco individuos por especie), se utilizaron los autovalores (la posición de cada individuo en los dos primeros ejes del PCA, eigenvalues en inglés) de todos los individuos para los análisis posteriores. En total, trabajamos con 373 individuos.

A continuación, utilizamos modelos mixtos lineales generalizados para analizar qué factores controlan la distribución de los individuos a lo largo de los dos ejes principales del PCA. Utilizamos como componentes fijos del modelo una variable continua trans-

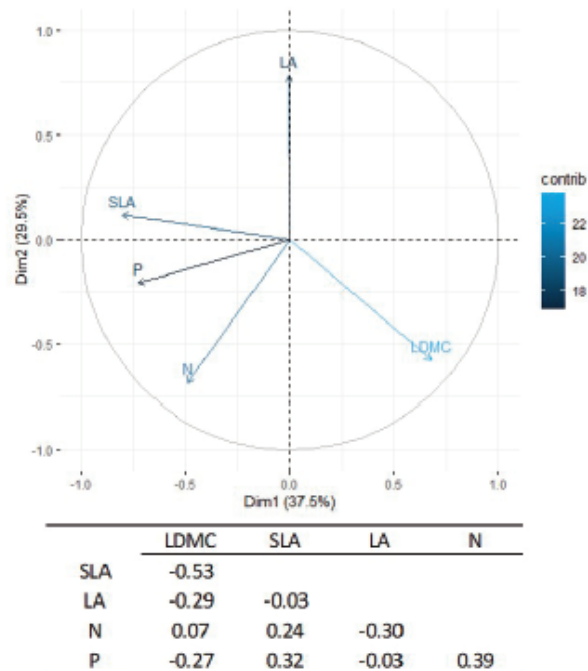


Figura 1. Análisis de componentes principales (PCA), en el que se aprecia el espectro de economía foliar en el eje principal. Se muestran los vectores de las variables (rasgos foliares) utilizadas y su correlación (coeficientes de correlación de Pearson). LA: área foliar, LDMC: contenido de materia seca foliar, N: concentración de nitrógeno foliar, P: concentración de fósforo foliar, SLA: área específica foliar.

Figure 1. Principal Component Analysis (PCA) showing the leaf economics spectrum in the first axis. Variables (leaf traits) used for the PCA are displayed with their vector and their correlation (Pearson correlation coefficients). LA: leaf size, LDMC: leaf dry matter content, N: leaf nitrogen concentration, P: leaf phosphorus concentration, SLA: specific leaf area.

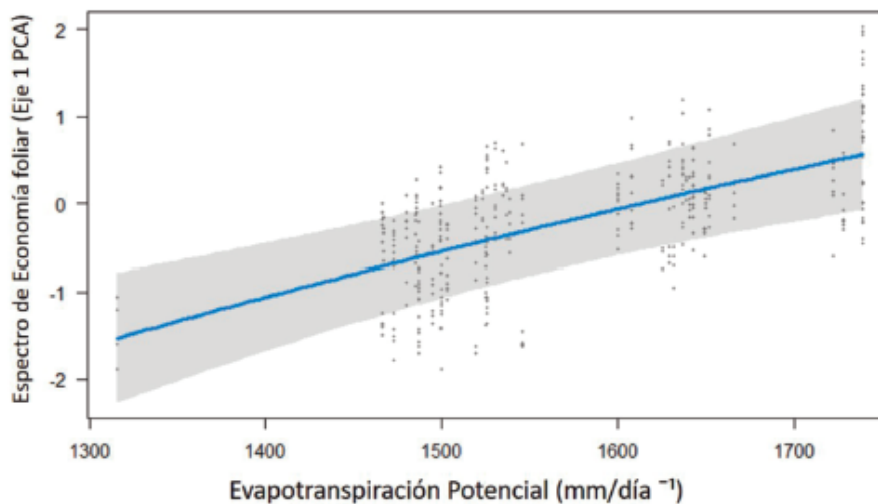


Figura 2. Relación entre la evapotranspiración potencial anual y el espectro de economía foliar, representado por el eje principal 1 del PCA (Fig. 1). $R^2=0.11$ y $P\text{-valor}<0.001$.

Figure 2. Relationship between annual potential evapotranspiration and Leaf Economic Spectrum, based on the first axis from PCA (Fig. 1). $R^2=0.11$ and $P\text{-value}<0.001$.

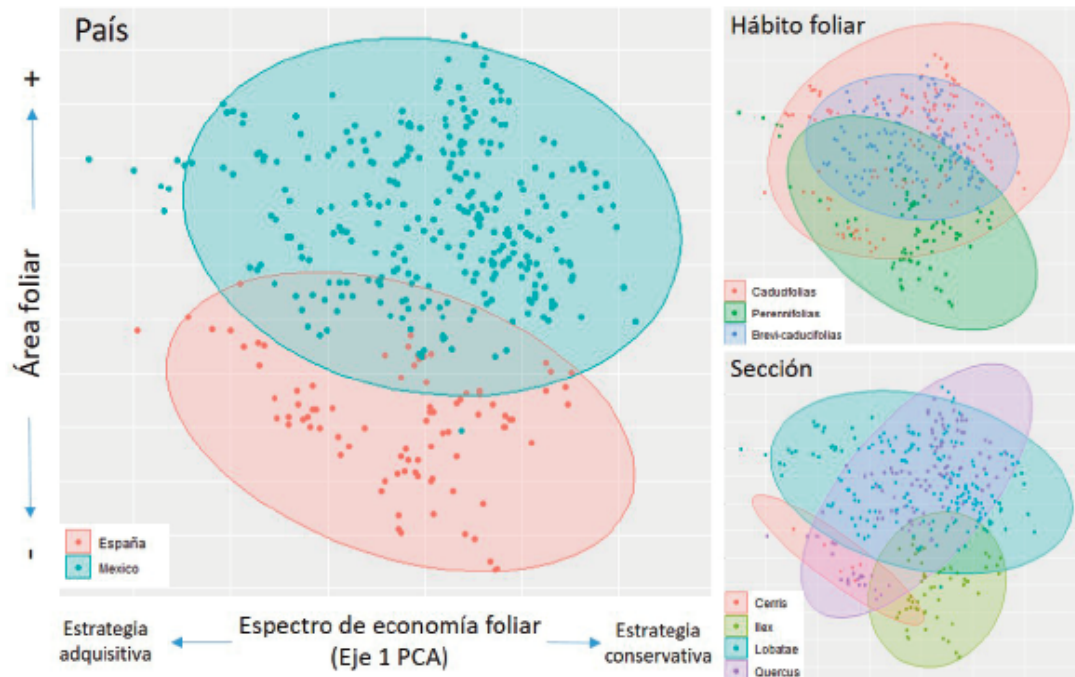


Figura 3. Gráfico bidimensional de los auto-valores obtenidos en el PCA (Fig. 1), para los 373 individuos de las 28 especies de robles, en función del país, el hábito foliar o la sección filogenética.

Figure 3. Two dimensional graph of the eigenvalues obtained with the PCA (Fig. 1), for the 373 individuals from 28 oaks species, depending on the country, leaf habit and phylogenetic section.

Discusión

Los resultados obtenidos parecen mostrar dos dimensiones independientes de variación funcional a nivel de hoja. El eje principal del PCA sigue el patrón que cabría esperar según el "espectro de economía foliar" (Wright et al. 2004), corroborando nuestras expectativas iniciales. Así, en un extremo del eje se encuentra las especies con un mayor SLA y concentración de nutrientes (p. ej. *Q. canariensis* o *Q. lutealis*), mientras que el extremo opuesto se encuentran las especies con un mayor contenido en materia seca foliar (p. ej. *Q. ilex* o *Q. mexiae*). Nuestros resultados concuerdan con los patrones observados previamente tanto a nivel global (Wright et al. 2004; Osnas et al. 2013), como en los géneros *Quercus* (de la Riva et al. 2014; Peguera-Pina et al. 2017; Ramírez-Valiente et al. 2017) o *Viburnum* (Edwards et al. 2014). Esto sugiere que las variaciones evolutivas dentro de un mismo linaje son el resultado de la variación coordinada de sus rasgos, por lo que el espectro de economía foliar sería el resultado de la convergencia evolutiva de los rasgos foliares (Peguera-Pina et al. 2017). Este equilibrio en el uso y adquisición de nutrientes se basa en el compromiso necesario entre el soporte mecánico y la resistencia de los tejidos vegetales con la conductancia y almacenamiento tanto del agua como de los productos asimilados (Pratt et al. 2007). Así pues, especies más "adquisitivas" necesitan hojas con mayor SLA y alta tasa de renovación de nutrientes que favorezcan tasas fotosintéticas más altas, garantizando el suministro suficiente de agua y asimilados necesarios para mantener elevadas tasas de crecimiento (Lambers y Poorter 1992; Wright et al. 2004). El síndrome opuesto vendría caracterizado por especies "conservativas" en el uso de los nutrientes y agua; hojas con mayor contenido de materia seca y densidad de sus tejidos, que, si bien favorecen la longevidad de los

mismos, es a costa de un mayor coste de construcción y crecimiento lento (Villar et al. 2006; Wright et al. 2004). En este sentido, nuestros resultados muestran que parte de esta variación en la estructura funcional de la hoja en los robles viene definida por la evapotranspiración, independientemente del hábito foliar o el grupo filogenético, destacando los efectos del clima (y la humedad asociada al mismo) como motor de cambio en la distribución de las especies del género *Quercus*. Este patrón observado previamente en otros estudios con amplio número de especies de distintos géneros y diferentes escalas espaciales (p.ej. Cornwell y Ackerly 2009; de la Riva et al. 2016; 2018; Wright et al. 2004), refuerza la importancia que tiene la disponibilidad de agua y su papel evolutivo, tanto en la configuración de las comunidades actuales como en la distribución espacial de las especies dentro de un mismo género.

La segunda dimensión funcional, definida por el segundo eje del PCA, está caracterizada principalmente por la variación en el tamaño de la hoja y de forma secundaria por la concentración de nitrógeno foliar. En este caso, la segregación de los individuos a lo largo de esta dimensión está definida por la distribución geográfica de los mismos; los individuos de hoja más grande pertenecen a las especies mexicanas, mientras que los individuos con hojas de menor tamaño y mayor concentración de nitrógeno se encuentran en España. En general, el aumento de aridez o las heladas invernales promueve una reducción de tamaño de la hoja (Peguera-Pina et al. 2014; Wright et al. 2017), patrón previamente observado también en el género *Quercus* (Corcuera et al. 2002). Los robles de climas mediterráneos suelen tener hojas más pequeñas que los de climas templados (Corcuera et al. 2002), siendo un factor clave en la resistencia frente a la sequía estival que sufren los robles de climas mediterráneos (Peguera-Pina et al. 2014). Por ejemplo, el menor tamaño foliar de los robles mediterráneos favorece el enfriamiento

miento por convección de sus hojas (Gil-Pelegrín et al. 2017; Escudero et al. 2017). La evapotranspiración (a priori) no parece tener un papel principal en la variación de esta dimensión funcional, sin embargo, en España se encuentran las zonas más áridas del gradiente con mayores tasas de evapotranspiración y con mayor probabilidad de heladas invernales, donde residen las especies con el menor tamaño foliar (*Q. ilex*, *Q. coccifera* y *Q. faginea*). Además, parece no existir una relación lineal entre el tamaño foliar de los robles y el SLA, mostrando las especies mediterráneas una elevada variabilidad del área específica foliar con tamaños pequeños de hoja en comparación a los robles de climas templados (Corcuera et al. 2002). Con respecto al nitrógeno, los robles caducifolios de clima mediterráneo muestran mayor capacidad fotosintética que los de otras regiones como resultado de la compensación por la asimilación de carbono derivada de la sequía estival (Escudero et al. 2017), lo cual podría explicar la alta concentración de N que muestran las especies caducifolias mediterráneas de nuestro estudio (*Q. canariensis*, *Q. pyrenaica* y *Q. faginea*).

Nos gustaría destacar que, si bien no encontramos en principio diferencias significativas entre los grupos filogenéticos o el hábito foliar, es en gran medida debido a que ambos componentes parecen estar condicionados por la distribución geográfica, absorbiendo dicho factor la mayor parte de la varianza. España posee 12 especies de *Quercus* pertenecientes a las secciones *Quercus*, *Cerris* e *Ilex* (Do Amaral Franco 1990), mientras que México posee más de 161 especies de las secciones *Quercus*, *Lobatae*, *Virentes* y *Protobalanus* (Valencia-A 2004; Denk et al. 2017). Asimismo, el sitio de estudio en México es reconocido como un centro de riqueza y endemismo de la sección *Lobatae* (Torres-Mirada et al. 2011). Es así que, en este estudio, en España dominan los individuos de especies perennifolias de las secciones *Cerris* e *Ilex*, típicas de clima Mediterráneo (Barrón et al. 2017), mientras que en México dominan los individuos de especies caducifolias y brevi-caducifolias de la sección *Lobatae*, típicas de América del Norte (Hipp et al. 2018). Esta segregación en el hábito foliar sugiere diferentes tipos de requerimientos entre ambos países, si bien ambos síndromes son capaces de coexistir en una misma zona (Escudero et al. 2017), como por ejemplo *Q. suber* o *Q. canariensis* en el Parque Natural de Alcornocales (España) o *Q. nixoniana* y *Q. scytophylla* en los bosques de las Serranías Meridionales de Jalisco del occidente de México. En general, la longevidad foliar es una característica esencial en la estrategia de fijación del carbono, encontrándose negativamente relacionada con el SLA, y está asociada con una baja concentración de nutrientes y bajas tasas de intercambio gaseoso (Reich et al. 1999; Poorter et al. 2009), patrón previamente observado en robles de la península ibérica (Mediavilla et al. 2002; Niinemets et al. 2004; Escudero et al. 2017). En este sentido, dicho patrón es más evidente en las especies de clima mediterráneo donde, como explicábamos anteriormente, las zonas más áridas estuvieron dominadas por especies esclerófilas perennifolias mientras que las zonas de menor evapotranspiración estuvieron dominadas por especies caducifolias, con excepción de *Q. suber* que se encuentra en una zona bastante húmeda dentro del clima Mediterráneo (Parque Natural de Alcornocales, España). Cabe mencionar que estas poblaciones de *Q. suber* muestran características más adquisitivas de lo que cabría esperar por su longevidad foliar (de la Riva et al. 2014), seguramente como consecuencia de la gran plasticidad que muestran los robles de climas xéricos en función de la disponibilidad hídrica (García-Nogale et al. 2016; Ramírez-Valiente et al. 2017), lo que les permite tener capacidades similares de fijación de carbono a pesar de las diferencias en la longevidad foliar (Baldocchi et al. 2010; Escudero et al. 2017). Sin embargo, las especies mexicanas muestran el patrón opuesto, así las especies perennifolias (p. ej. *Q. nixoniana* o *Q. uxoris*) poseen características muy adquisitivas, con valores muy altos de SLA y bajo LDMC. Si bien diversos autores proponen de manera general que existe una diferencia en la distribución de las especies de robles por sección en México debido a su afinidad climática (Nixon 1993; Rodríguez-Correa et al. 2015). Se ha observado previamente a escala local en robles que la disponibilidad hídrica condiciona la abs-

ción de las hojas y la tolerancia a la sequía (Aguilar-Romero et al. 2017; Ramírez-Valiente y Cavender-Bares 2017). En la región central de México, Aguilar-Romero et al. (2017) encontraron diferencias en algunos rasgos funcionales analizados a nivel de sección; sin embargo, independientemente de la sección las especies caducifolias con un xilema vulnerable a embolismos se ubicaron en zonas áridas, mientras que las especies brevi-caducifolias con un xilema más protegido se ubicaron en zonas más húmedas.

La diferencia entre ambos países también puede estar explicada en parte por la diferente historia evolutiva: las especies esclerófilas del Mediterráneo evolucionaron a partir de ancestro perennes, adaptándose con estrategias de tolerancia a la sequía cuando el clima empezó a ser más cálido y seco (principios del cenozoico), mientras que las especies caducifolias quedaron relegadas a los climas más templados (Gil-Pelegrín et al. 2017). Por el contrario, muchas de las especies perennifolias mexicanas evolucionaron a mediados del cenozoico a partir de especies caducifolias, como una estrategia ventajosa en climas con menor variación estacional (Hipp et al. 2018), pues una mayor longevidad foliar puede resultar beneficioso para el balance de carbono y nutrientes cuando la estación seca es corta y suave (Cornelissen et al. 1996; Poorter y Markesteijn 2008), mientras que la caducidad de las hojas, como mecanismos de evitación a la sequía (Ramírez-Valiente y Cavender-Bares 2017), les permitió a las especies caducifolias evolucionar en los climas más secos y fríos de México (Hipp et al. 2018).

Conclusiones

Nuestro estudio con 28 especies de robles de dos continentes diferentes revela una elevada diversidad funcional foliar, lo que permite explicar la distribución de dichas especies a lo largo del amplio gradiente ambiental estudiado. En general, se observan dos dimensiones independientes de variación funcional foliar: por un lado, las especies se distribuyen de acuerdo con el espectro de economía foliar, resultado de la variación en la evapotranspiración potencial a lo largo del gradiente, así las especies con rasgos asociados a estrategias conservativas en el uso de recursos se encuentran en las zonas con mayores tasas de evapotranspiración potencial, mientras que las especies con estrategia adquisitivas se encuentran en las zonas más húmedas. Por otro lado, el tamaño foliar está principalmente condicionada por el origen geográfico de las especies, así los individuos muestreados en España, principalmente de especies perennifolias de las secciones *Cerris* e *Ilex*, presentan un tamaño foliar mucho menor que los individuos mexicanos, dominando las especies caducifolias de la sección *Lobatae*.

En resumen, nuestros resultados sugieren que las variaciones evolutivas dentro de un mismo linaje están asociadas a la variación coordinada de sus rasgos, siendo la humedad un factor clave en la variación funcional del género *Quercus*. Además, destacar que la diferente historia evolutiva de las especies en ambos países parece difuminar los patrones asociados con el hábito foliar a lo largo de dicho gradiente, si bien estudios específicos y con un mayor número de especies son necesarios para poder clarificar esta interpretación.

Agradecimientos

Los autores agradecemos a Rodrigo Velázquez-Duran por realizar los análisis de nutrientes foliares de las especies de México, Rafael Aguilar-Romero por el apoyo en el trabajo de campo en México, y a Teodoro Marañón, Ignacio Pérez-Ramos y Manuel Olmo por la ayuda en la toma de datos en España. Arenas-Navarro agradece al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al CONACYT (271063) por la beca otorgada. Este trabajo estuvo parcialmente financiado por los proyectos del Ministerio de Economía y Competitividad (Gobierno de España) DIVERBOS (CGL2011-30285-C02-523 02) y ECO-MEDIT (CGL2014-53236-R) y fondos FEDER.

Referencias

- Aguilar-Romero R., Pineda-García F., Paz H., González-Rodríguez A., Oyama K. 2017. Differentiation in the water-use strategies among oak species from central Mexico. *Tree physiology* 915-925.
- Baldocchi, D.D., Ma, S., Rambal, S., Misson, L., Ourcival, J.M., Limousin, J.M., et al. 2010. On the differential advantages of evergreenness and deciduousness in mediterranean oak woodlands: a flux perspective. *Ecological Applications* 20: 1583-1597.
- Barrón, E., Averyanova, A., Kvaček, Z., Momohara, A., Pigg, K. B., Popova, S., et al. 2017. The Fossil History of *Quercus*. En Gil-Pelegrín, E., Peguero-Pina, J.J., Sancho-Knapik, D. *Oaks physiological ecology: Exploring the functional diversity of genus Quercus L.* pp. 39-105. Springer, Cham.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Onstein, R. E., Xing, Y., Schwery, O., Linder, H.P. 2015. On the complexity of triggering evolutionary radiations. *New Phytologist* 207: 313-326.
- Cavender-Bares, J. 2016. Diversity, distribution and ecosystem services of the North American oaks. *International Oaks* 27:37-49.
- Cavender-Bares, J. 2019. Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (*Quercus*), a model dade for integrating ecology and evolution. *New Phytologist* 221:669-692.
- Corcuera, L., Camarero, J.J., Gil-Pelegrín, E. 2002. Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees* 16:465-472.
- Cornelissen, J.H.C., Diez, P.C., Hunt, R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of ecology* 84:755-765.
- Cornwell, W.K., Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109-126.
- de la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I., Navarro-Fernández, C.N., Olmo, M., Marañón, T., Villar, R. 2014. Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas* 23: 82-89.
- de la Riva, E.G., Tosto, A., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C.M., Olmo, M., Anten, et al. 2016. A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science* 27: 187-199.
- de la Riva, E.G., Violle, C., Pérez-Ramos, I.M., Marañón, T., Navarro-Fernández, C.M., Olmo, M., Villar, R. 2018. A multidimensional functional trait approach reveals the imprint of environmental stress in Mediterranean woody communities. *Ecosystems* 21: 248-262.
- Deng, M., Jiang, X.L., Hipp, A.L., Manos, P.S., Hahn, M. 2018. Phylogeny and biogeography of East Asian evergreen oaks (*Quercus* section *Cyclobalanopsis*; Fagaceae): insights into the Cenozoic history of evergreen broad-leaved forests in subtropical Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 119: 170-181.
- Denk, T., Grimm, G. W., Manos, P. S., Deng, M., 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., Sancho-Knapik, D. (eds.), *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* (pp. 13-38). Springer, Cham, Alemania.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., et al. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529:167-71.
- Do Amaral Franco, J. 1990. *Quercus*. En: López, G. (ed.), *Flora Ibérica*, Vol. 2, pp. 15-26. Real Jardín Botánico de Madrid, Servicio de Publicaciones del CSIC, Madrid, España.
- Edwards, E.J., Chatelet, D.S., Sack, L., Donoghue, M.J. 2014. Leaf life span and the leaf economic spectrum in the context of whole plant architecture. *Journal of Ecology* 102: 328-336.
- Escudero, A., Mediavilla, S., Olmo, M., Villar, R., Merino, J. 2017. Coexistence of deciduous and evergreen Oak species in Mediterranean environments: costs associated with the leaf and root traits of both habits. En: Gil-Pelegrín, E., Peguero-Pina, J.J., Sancho-Knapik, D. *Oaks physiological ecology. Exploring the functional diversity of genus Quercus L.* pp. 195-237. Springer, Cham, Alemania.
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firm, J., et al. 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* 92:1156-1173.
- García-Nogales, A., Linares, J.C., Laureano, R.G., Seco, J.I., Merino, J. 2016. Range-wide variation in life-history phenotypes: spatiotemporal plasticity across the latitudinal gradient of the evergreen oak *Quercus ilex*. *Journal of Biogeography* 43: 2366-2379.
- Gil-Pelegrín, E., Peguero-Pina, J.J., Sancho-Knapik, D. (Eds.). 2017. *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* (Vol. 7). Springer, New York, NY, Estados Unidos.
- Hipp, A.L., Manos, P.S., González-Rodríguez, A., Hahn, M., Kaproth, M., et al. 2018. Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist* 217: 439-452.
- Lambers, H., Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23:188-261.
- Larson-Johnson, K. 2016. Phylogenetic investigation of the complex evolutionary history of dispersal mode and diversification rates across living and fossil Fagales. *New Phytologist* 209: 418-435.
- Mason, C.M., Donovan, L.A. 2015. Evolution of the leaf economics spectrum in herbs: evidence from environmental divergences in leaf physiology across *Hellianthus* (Asteraceae). *Evolution* 69: 2705-2720.
- Mediavilla, S., Santiago, H., Escudero, A. 2002. Stomatal and mesophyll limitations to photosynthesis in one evergreen and one deciduous Mediterranean oak species. *Photosynthetica* 40:553-559.
- Niinemets, U., Tenhunen J.D., Beyschlag, W. 2004. Spatial and age-dependent modifications of photosynthetic capacity in four Mediterranean oak species. *Functional Plant Biology* 31:1179-1193.
- Nixon, K.C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. En: Ramamoorthy T.P., R Bye, A. Lot. I. Fa. (eds.) *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, pp. 447-458. Oxford University Press, Oxford, New York, NY, Estados Unidos.
- Nixon, K.C. 1997. *Quercus* Linnaeus. En: *Flora of North America Editorial Committee, ed. Flora of North America: North of Mexico*, pp. 431-506. Oxford University Press, New York, NY, Estados Unidos.
- Osnas, J.L., Lichstein, J.W., Reich, P.B., Pacala, S.W. 2013. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science* 340: 741-744.
- Oyama K., Ramírez-Toro, W., Peñalosa-Ramírez, J.M., Pérez-Pedraza, A.E., Torres-Miranda, C.A., Ruiz-Sánchez, E., González-Rodríguez A. 2018. High Genetic Diversity and Connectivity Among Populations of *Quercus candicans*, *Quercus crassifolia*, and *Quercus castanea* in a Heterogeneous Landscape in Mexico. *Tropical Conservation Science* 11:1-14.
- Peguero-Pina, J.J., Aranda, I., Cano, F.J., Galmés, J., Gil-Pelegrín, E., Niinemets, Ü., et al. 2017. The Role of Mesophyll Conductance in Oak Photosynthesis: Among- and Within-Species Variability. En: Gil-Pelegrín, E., Peguero-Pina, J.J., Sancho-Knapik, D. *Oaks physiological ecology. Exploring the functional diversity of genus Quercus L.* pp. 303-325. Springer, Cham, Alemania.
- Peguero-Pina, J.J., Sancho-Knapik, D., Barrón, E., Camarero, J.J., Villagrosa, A., Gil-Pelegrín, E. 2014. Morphological and physiological divergences within *Quercus ilex* support the existence of different ecotypes depending on climatic dryness. *Annals of botany* 114:301-313.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- Poorter, H., Garnier, E. 2007. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. En: Punnaire, F.I., Valadares, F. (eds.) *Functional Plant Ecology*, 2ª ed., pp. 67-100. CRC Press, Boca Raton, FL, Estados Unidos.
- Poorter, L., Markesteijn, L. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40:321-331.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182:565-588.
- Pratt, R.B., Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., Davis, S.D. 2007. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytol* 174:787-798.
- Pulido, F.J. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista chilena de historia natural* 75:5-15.
- R Core Team 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.R-project.org/>.

- Ramírez-Valiente, J.A., Center, A., Sparks, J.P., Sparks, K.L., Ettersson, J.R., Longwell, T., et al. 2017. Population-level differentiation in growth rates and leaf traits in seedlings of the neotropical live oak *Quercus oleoides* grown under natural and manipulated precipitation regimes. *Frontiers in plant science* 8:585.
- 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 physiology* 37:889-901.
- Reich, P.B. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102:275-301.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., Bowman, W.D. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969.
- Rodríguez-Correa, H., Oyama, K., MacGregor-Fors, I., González-Rodríguez, A. 2015. How are oaks distributed in the Neotropics? A perspective from species turnover, areas of endemism, and climatic niches. *International Journal of Plant Sciences* 176: 222-231.
- Rodríguez-Correa, H., Oyama, K., Quesada, M., Fuchs, E.J., Quezada, M., Ferrufino, L., et al. 2017. Complex phylogeographic patterns indicate Central American origin of two widespread Mesoamerican *Quercus* (Fagaceae) species. *Tree Genetics and Genomes* 13:62.
- Simeone, M. C., Piredda, R., Papini, A., Vessella, F., Schirone, B. 2013. Application of plastid and nuclear markers to DNA barcoding of Euro-Mediterranean oaks (*Quercus*, Fagaceae): problems, prospects and phylogenetic implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* 172:478-499.
- Torres-Miranda, A., Luna-Vega, I., Oyama, K. 2011. Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, Section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany* 290-305.
- Trabucco, A., Zomer, R.J. 2018. Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration (ET0) Climate Database v2. CGIAR Consortium for Spatial Information (CGIAR-CSI). [online], disponible en CGIAR-CSI GeoPortal, en <https://cgiarcsi.community>
- Valencia-A., S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 33-53.
- Vielle, C., Garnier, E., Leconteur, J., Roumet, C., Pothier, C., Blanchard, A., Navas, M.L. 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* 160:747-755.
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., De Jong, Y., Poorter, H. 2006. Differences in construction costs and chemical composition between deciduous and evergreen woody species are small as compared to differences among families. *Plant, Cell and Environment* 29:1629-1643
- Villar, R., Ruiz-Benito, P., Enrique, G., Poorter, H., Cornelissen, J.H., Quero, J.L. 2017. Growth and growth-related traits for a range of *Quercus* species grown as seedlings under controlled conditions and for adult plants from the field. En: Gil-Pelegrín, E., Peguero-Pina, J.J., Sancho-Knapik, D. *Oaks physiological ecology. Exploring the functional diversity of genus Quercus L.* pp. 393-417. Springer, Cham, Alemania.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-7.
- Wright, I. J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I. C., Westoby, M., Díaz, S., et al. 2017. Global climatic drivers of leaf size. *Science* 357(6354), 917-921