



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

# **LICENCIATURA EN ECOLOGÍA**

Escuela Nacional de Estudios Superiores,  
Unidad Morelia

Desacoplamiento entre atributos aéreos y  
subterráneos en diez especies de encinos mexicanos

# **T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**LICENCIADO EN ECOLOGÍA**

P R E S E N T A:

LEONARDO MEZA RICO

DIRECTOR DE TESIS: DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO, 2022



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

# **LICENCIATURA EN ECOLOGÍA**

Escuela Nacional de Estudios Superiores,  
Unidad Morelia

Desacoplamiento entre atributos aéreos y  
subterráneos en diez especies de encinos mexicanos

# **T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**LICENCIADO EN ECOLOGÍA**

P R E S E N T A:

LEONARDO MEZA RICO

DIRECTOR DE TESIS: DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO, 2022



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

**MTRA. IVONNE RAMÍREZ WENCE**

DIRECTORA

DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR

**PRESENTE**

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión extraordinaria 17** del **H. Consejo Técnico** de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia celebrada el día **22 de septiembre del 2021**, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para la presentación del Trabajo Profesional del alumno **Leonardo Meza Rico** adscrito a la Licenciatura en Ecología con número de cuenta **417034681**, quien presenta la tesis titulada: "Desacoplamiento entre atributos aéreos y subterráneos en diez especies de encinos mexicanos" bajo la dirección como **tutor** del Dr. Fernando Pineda García.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

<b>Presidente:</b>	Dr. Alberto Ken Oyama Nakagawa
<b>Vocal:</b>	Dr. Antonio González Rodríguez
<b>Secretario:</b>	Dr. Fernando Pineda García
<b>Suplente 1:</b>	Dr. Hernando Alonso Rodríguez Correa
<b>Suplente 2:</b>	Dr. Rafael Aguilar Romero

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Morelia, Michoacán a 18 de octubre del 2021.

**DRA. YESENIA ARREDONDO LEÓN**  
**SECRETARIA GENERAL**

---

**CAMPUS MORELIA**

Antigua Carretera a Pátzcuaro N° 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta  
58190, Morelia, Michoacán, México. Tel: (443)689.3500 y (55)56.23.73.00, Extensión Red UNAM: 80614  
[www.enesmorelia.unam.mx](http://www.enesmorelia.unam.mx)

## **Agradecimientos institucionales**

Primeramente, quiero agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia por brindarme una educación de alta calidad y de manera gratuita. Agradezco enormemente al cuerpo docente que conforma la licenciatura en Ecología, por su dedicación, compromiso y versatilidad; sin ellos mi formación sería muy diferente.

Agradezco a la Dirección General de Asuntos de Personal Académico (DGAPA) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por financiar el proyecto que se convirtió en mi tesis de Licenciatura (Número de Proyecto: IA203221).

Quiero agradecer al Dr. Fernando Pineda-García, mi tutor, por plantear y financiar este proyecto; por brindarme ánimos, su paciencia, su tiempo, su apoyo y especialmente por guiarme en este proceso. Agradezco al Dr. Rafael Aguilar-Romero por su apoyo, su paciencia, su acompañamiento, así como sus lecciones de vida.

Agradezco al Dr. Antonio González y al Dr. Hernando Correa por sus enseñanzas en el aula, así como sus comentarios, los cuales enriquecieron este trabajo. Asimismo, agradezco al Dr. Ken Oyama y al Dr. Horacio Paz por sus observaciones en este proyecto y el tiempo brindado.

Finalmente, quiero agradecer a mis compañeros de laboratorio Alejandra Villaseñor y Alejandro López por su amistad y apoyo durante mi trayectoria en el laboratorio de Ecología Funcional.

## **Agradecimientos personales**

A mis padres, gracias por apoyarme, creer en mí e impulsarme a buscar la excelencia; por permitirme estudiar una carrera científica y cambiar conmigo. A mi hermano, por su ayuda incondicional, su profunda amistad y complicidad. A Mario Izúcar por todo el apoyo y afecto; por poner mis pies en la tierra y caminar conmigo.

## Índice

<b>Agradecimientos institucionales.....</b>	<b>3</b>
<b>Agradecimientos personales.....</b>	<b>4</b>
<b>Resumen.....</b>	<b>6</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>7</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>8</b>
<b>Preguntas de investigación.....</b>	<b>12</b>
<b>Justificación.....</b>	<b>12</b>
<b>Objetivo general.....</b>	<b>12</b>
<b>Objetivos particulares.....</b>	<b>12</b>
<b>Hipótesis.....</b>	<b>12</b>
<b>Materiales y métodos.....</b>	<b>13</b>
<i>Especies de estudio.....</i>	<i>13</i>
<i>Invernadero.....</i>	<i>15</i>
<i>Atributos morfo-funcionales.....</i>	<i>15</i>
<i>Caracterización de nicho ambiental.....</i>	<i>17</i>
<i>Análisis estadísticos.....</i>	<i>18</i>
<b>Resultados.....</b>	<b>20</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>32</b>
<b>Conclusiones.....</b>	<b>38</b>
<b>Referencias.....</b>	<b>39</b>
<b>Anexos.....</b>	<b>54</b>

## Resumen

La ecología funcional en plantas se ha enfocado en el estudio de estrategias funcionales y patrones generales en la covariación de atributos. En su mayoría, estos estudios pretenden dilucidar la forma en que las plantas obtienen recursos a través de sus órganos aéreos y subterráneos, y entender cómo esta capacidad de adquisición se relaciona con su distribución. Los encinos americanos son un linaje de árboles importantes e interesantes que radiaron a diversos ambientes fuera de las regiones templadas, implicando el desarrollo de adaptaciones para persistir en diferentes regímenes ambientales. Exploramos patrones de diferenciación en atributos funcionales relacionados con la capacidad adquisitiva de recursos, empleando plántulas de tres meses de edad, correspondientes a diez especies de encinos; siendo estas representativas de regiones semiáridas, templadas y subtropicales de México. En el presente trabajo, se examinó el eje “Fast-Slow” y su importancia para la diferenciación de estas especies en órganos aéreos y subterráneos. Adicionalmente, se exploró la relación entre la estrategia adquisitiva de las especies y las condiciones ambientales propias de sus hábitats. Se encontró una diferenciación significativa tanto en atributos aéreos como subterráneos y, en ambos casos, las especies se segregan de acuerdo al continuo Fast-Slow. Al analizar de forma bivariada los atributos, solamente se encontraron dos relaciones pareadas significativas, implicando una coordinación débil entre los órganos de la planta entera. Por otra parte, especies provenientes de sitios con una marcada estacionalidad en la precipitación presentan mayor elongación radicular, mientras que especies de sitios más húmedos exhiben hojas más grandes. En conjunto, estos resultados denotan una importante diversidad funcional en un grupo de especies cercanamente emparentadas, y su relación con las condiciones abióticas que enfrentan en su medio.

## **Abstract**

Plant functional ecology has focused on the study of functional strategies and general patterns of trait covariation. Mostly, studies intend to elucidate how plants cope with resource capture both at the above and belowground organs and to understand how the capacity for resource gain relates with the species distribution. American oaks are an interesting and important tree clade, they radiated into diverse environments outside temperate regions implying the development of adaptations to persist under different environmental regimes. Therefore, we explored patterns of differentiation in functional traits related with the capacity for resource use in 3-month seedlings of ten Mexican oak species representative from semiarid, temperate and subtropical montane regions. We examined the fast–slow trade-off and its importance in species differentiation on both above and belowground organs. Additionally, we investigated how resource acquisition strategy of the species was related with the environmental conditions experienced in their habitats. We found a significant differentiation in both above and belowground traits, and in both cases oak species segregated along the fast–slow continuum. We found only a few significant trait-by-trait relationships, implying a weak coordination among aerial and subterranean organs. Additionally, species from sites with higher precipitation seasonality had a higher root growth, and species from humid sites had larger leaves. These findings highlight important functional variation among oak seedlings which was related with the climatic conditions encompassed along their native geographic range.

## Introducción

Los atributos funcionales son características morfológicas, fisiológicas o fenológicas que influyen en el desarrollo y supervivencia de los individuos (Violle et al. 2007). El desempeño ecológico de las especies de plantas refleja las adaptaciones evolutivas y la capacidad funcional en el uso de recursos disponibles en el ambiente (Ryser 1996; Wilson et al. 1999; Poorter et al. 2010). La forma en que diferentes atributos están coordinados entre sí determina los mecanismos para adquirir recursos y tolerar el estrés (Westoby et al. 2002; Pineda-García et al. 2011, 2015; Violle et al. 2007). Entender estos mecanismos es particularmente importante debido al incremento en las presiones ambientales, derivadas del cambio climático antropogénico (IPCC 2014; Sáenz-Romero et al. 2010).

Los “trade offs”, disyuntivas o compromisos, son la expresión de conflictos en la inversión de recursos entre distintas funciones de un organismo (Grime et al. 1997; Westoby et al. 2002; Reich et al. 2003); y en el caso de los árboles, la evidencia indica la existencia múltiples disyuntivas funcionales (Westoby & Wright 2003; Wright et al. 2004; 2007; Chave et al. 2009; Weemstra et al. 2016). A nivel de la hoja, el Espectro de la economía foliar (LES en inglés), describe un trade off entre hojas de vida corta con alto contenido de nutrientes y alta tasa fotosintética, y hojas de vida larga con baja tasa fotosintética pero de mayor densidad, lo que brinda a estas últimas mayor resistencia estrés biótico y abiótico (Reich et al. 1997; Westoby et al. 2002; Wright et al. 2004). Del mismo modo, se ha descrito una disyuntiva a nivel del tallo, describiendo así el Espectro de Economía de la madera (WES) como la triple relación entre la eficiencia de transporte en el xilema, la seguridad hidráulica, y el soporte estructural (Chave et al. 2009). Sin embargo, esta evidencia no es clara para las raíces, por lo que se ha descartado la existencia de un único espectro de variación funcional (Mommer & Weemstra 2012; Kramer-Walter et al. 2016; Weemstra et al. 2016; Wang et al. 2017; Bergmann et al. 2020).

Recientemente, se ha propuesto que la mayoría de estos trade offs reflejan el máximo compromiso que las especies deben soportar para sobrevivir y crecer bajo diferentes disponibilidades de recursos: El eje “Fast-Slow” (Reich 2014). Específicamente, esta disyuntiva expresa el conflicto entre maximizar la adquisición y uso de recursos, el crecimiento, y la

capacidad de sobrevivir a su escasez (Reich 2014; Freschet et al. 2010). Plantas con una estrategia rápida tienen tejidos con tasas metabólicas altas, lo que requiere de un suministro constante de recursos; no obstante, especies que presentan esta estrategia son propensas a experimentar desbalances metabólicos y estrés durante periodos de baja disponibilidad. En contraste, la estrategia de lento crecimiento, conservadora de recursos, tiene tejidos con bajos contenidos de nutrientes y bajas tasas metabólicas pero con alta resistencia a condiciones estresantes, permitiendo a la planta mantener sus procesos fisiológicos ante niveles bajos de recursos (Ryser 1996; Westoby et al. 2002; McCormack et al. 2012; Reich 2014; Pineda-García et al. 2015; de la Riva et al. 2016; Aguilar-Romero et al. 2017). Asimismo, se espera que este eje Fast-Slow guíe la diferenciación entre especies a lo largo de gradientes ambientales (disponibilidad de luz, agua, fertilidad del suelo), tanto al interior como entre comunidades vegetales; con las especies “rápidas” estableciéndose en sitios benignos con alta disponibilidad de agua y/o nutrientes, mientras que las especies lentas se encuentran en zonas adversas (Ordoñez et al. 2009; Simpson et al. 2016; de la Riva et al. 2018; Fort & Freschet 2020).

El eje fast-slow implica que debería existir una fina coordinación entre órganos aéreos y subterráneos (Reich 2014). Especies que presentan hojas con una alta tasa de intercambio gaseoso requerirían un xilema y raíces eficientes para asegurar un suministro continuo de agua y nutrientes, en comparación a especies con tasas metabólicas lentas (Fort et al. 2017; de la Riva et al. 2018; Wargowsky et al. 2021). Sin embargo, las investigaciones sobre coordinación en la planta entera presentan resultados mixtos; mientras que algunos estudios encuentran sinergia entre algunos órganos, otros sugieren una importante multidimensionalidad, lo que implica una segmentación funcional de los órganos vegetales (Freschet et al. 2010; de la Riva et al. 2016; Kramer-Walter et al. 2016; Weemstra et al. 2016; Liese et al. 2017; Messier et al. 2017; Carvajal et al. 2019; Hu et al. 2019; Shen et al. 2019; Delpiano et al. 2020).

Los encinos son un grupo de árboles dominantes en las regiones templadas del hemisferio norte. Ostentan una gran importancia ecológica, impactando en las comunidades biológicas y en los procesos ecosistémicos, así como un valioso recurso de importancia económica (Lewington & Streeter 1993; Torres-Miranda et al. 2011; Cavender-Bares 2016). Desafortunadamente, debido a presiones antropogénicas como la deforestación y la creciente amenaza del cambio climático, las

especies de encinos están experimentando una drástica reducción en su hábitat, con impactos negativos en sus poblaciones a corto y largo plazo (Gómez-Mendoza & Arriaga 2007; Rathore et al. 2019; Sun et al. 2020). Adicionalmente, los primeros estadios ontogénicos son muy vulnerables; las bellotas y las plántulas son naturalmente propensas a desecarse, resultando en dificultades para establecerse (Bonfil & Soberón 1999; Cavender-Bares & Bazzaz 2000; Center et al. 2016; Guerra-Coss 2017; Ramírez-Morales 2019).

Interesantemente, en regiones como México, los encinos no están restringidos a climas templados, pues estos radiaron a áreas semiáridas y subtropicales (Valencia 2004; Nixon 2006; Hipp et al. 2018). Esto implica el desarrollo de nuevas adaptaciones y una diferenciación funcional para prevalecer y proliferar bajo diferentes condiciones ambientales (Cavender-Bares & Holbrook 2001; Cavender-Bares et al. 2004, 2018; Aguilar-Romero et al. 2017; Fallon & Cavender-Bares 2018; Hipp et al. 2018; Cavender-Bares 2019; Ramírez-Valiente et al. 2020). Particularmente, se ha sugerido que los encinos blancos (*Quercus sección Quercus*) son más tolerantes a la sequía que los encinos rojos (*Quercus sección Lobatae*) (Abrams 1990; 2003; Nixon 1993; Poulos et al. 2007; Aranda et al. 2014; Renninger et al. 2014). No obstante, evidencia empírica reciente ha demostrado que ambas secciones radiaron en paralelo a México (Hipp et al. 2018) y que la distribución de las especies, a lo largo de gradientes ambientales, es independiente de su sección taxonómica (Arenas-Navarro et al. 2020).

Cabe destacar que la diferenciación morfológica y fisiológica en la etapa de plántula ha sido estudiada en encinos; mostrando que las especies presentan marcadas estrategias funcionales contrastantes (Chiatante et al. 2015; Cavender-Bares et al. 2004; Kayama & Yamanaka 2016; Ramírez-Valiente et al. 2020; McCormack et al. 2020). Particularmente, algunas especies exhiben conjuntos de atributos que priorizan la ganancia de recursos y el crecimiento, mientras que otras se caracterizan por el síndrome opuesto, el cual está relacionado a la resistencia al estrés (Cavender-Bares et al. 2004; Ramírez-Valiente et al. 2020). Sin embargo, la investigación comprendiendo la diferenciación funcional en encinos neotropicales es escasa y se centra principalmente en individuos adultos. Dado el complejo clima y orografía presentes en México (Valencia 2004), es relevante realizar este tipo de trabajos pioneros y examinar los resultados a la luz de datos ambientales para comprender la variación funcional en este grupo. En el presente

trabajo, se comparan las estrategias de uso de recursos en plántulas de 10 especies de encinos mexicanos (blancos y rojos), para dilucidar si el eje Fast-Slow dirige la diferenciación entre especies a lo largo de un gradiente climático en México. Para ello se midieron doce atributos morfo-funcionales correspondientes a raíz, tallo y hoja, caracterizando su capacidad de uso de recursos y su tolerancia al estrés. También se exploró la asociación entre las estrategias de las especies y su hábitat.

## **Preguntas de investigación**

1. ¿Las especies de encinos difieren en los atributos funcionales relacionados al uso de recursos?
2. ¿Cuáles son las disyuntivas dirigiendo los patrones de diferenciación funcional entre estas especies?
3. ¿Las estrategias de uso de recursos están relacionadas con el nicho climático?

## **Justificación**

El estudio de las estrategias funcionales y la coordinación de atributos en plantas ha aumentado en los últimos años. Sin embargo, la literatura sobre la coordinación de planta completa exhibe resultados mixtos. Adicionalmente, aún desconocemos muchos aspectos de la ecología del género *Quercus* en México; mismo que representa un excelente modelo para realizar estudios funcionales comparativos por su gran diversidad y amplia distribución.

## **Objetivo general**

Examinar si existen estrategias coordinadas en el uso de recursos entre la parte aérea y subterránea, para 10 especies de encinos mexicanos.

## **Objetivos particulares**

- Detectar diferencias en los atributos funcionales de 10 especies de encinos mexicanos.
- Describir las estrategias funcionales en el uso de recursos para 10 especies de encinos mexicanos.
- Probar si estas estrategias están relacionadas con las condiciones climáticas en su rango de distribución geográfico.

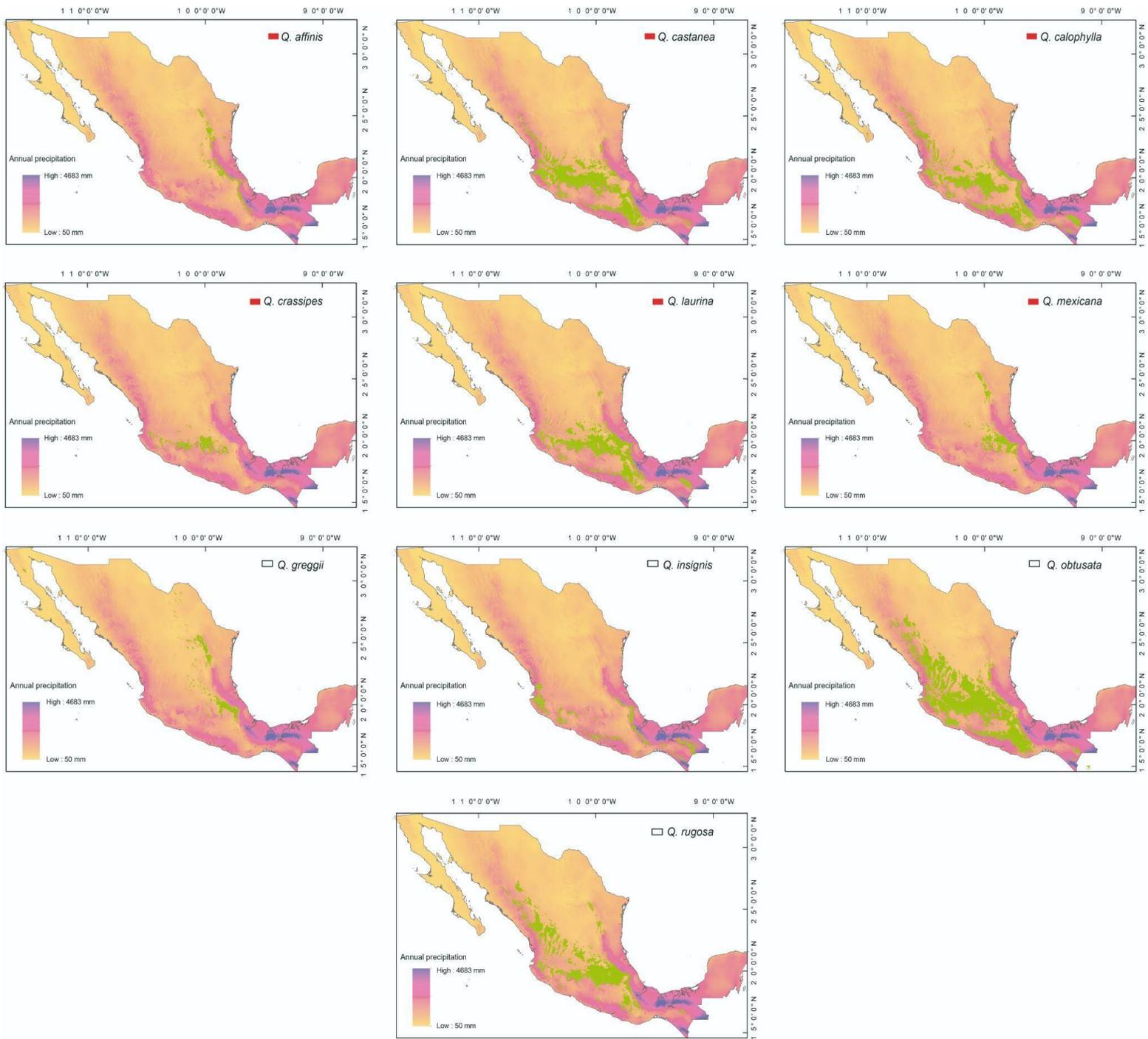
## **Hipótesis**

De acuerdo a Reich (2014) los atributos de raíz, hoja y tallo presentarán variación coordinada. Esto caracterizará la estrategia de las especies dentro de un espectro funcional, definido por una disyuntiva entre órganos capaces de adquirir rápidamente los recursos y órganos conservadores de ritmo lento. Asimismo, las estrategias funcionales reflejarán una respuesta adaptativa al clima que las especies enfrentan en su rango geográfico nativo.

## **Materiales y métodos**

### *Especies de estudio*

En total, fueron seleccionadas diez especies de encinos, con representantes de la sección *Lobatae* (encinos rojos) y la sección *Quercus* (encinos blancos) (sección *Lobatae*: *Q. affinis*, *Q. calophylla*, *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. laurina*, *Q. mexicana*; sección *Quercus*: *Q. greggii*, *Q. insignis*, *Q. obtusata*, *Q. rugosa*). Estas especies son excelentes para explorar la divergencia en sus estrategias de uso de recursos pues presentan contrastantes patrones de distribución en México (Figura 1); por ejemplo, *Q. greggii* y *Q. mexicana* se distribuyen en regiones semiáridas mientras que *Q. laurina* y *Q. calophylla* se encuentran en bosques templados; incluso, *Q. insignis* es un representante de los bosques mesófilos de montaña, caracterizados por una humedad extrema (Valencia 2004). Dado que estas especies no tienen una producción anual constante de bellotas, la selección de estas fue influenciada por la disponibilidad de semillas.



**Figura 1.** Distribución de las especies de estudio en México. Los modelos de distribución fueron generados a partir de 1387 registros de herbario (MEXU, UNAM) y el sitio Global Biodiversity Information (GBIF; <http://www.gbif.org/>). En cada mapa se muestra el patrón de precipitación anual. El rectángulo rojo y el blanco representan los encinos rojos y blancos respectivamente.

### *Invernadero*

Se colectaron bellotas de 7 a 15 individuos por especie, durante el pico de su producción (la masa de semilla varía de 1 a 29.9 gr). Las semillas fueron mezcladas por especie y una muestra de 100 bellotas fue extraída para representar cada una. Posteriormente se estableció un experimento de jardín común, con condiciones semicontroladas. Las bellotas fueron colocadas a germinar en camas con un sustrato de arena. Quince días después de que la radícula emergiera, y con el primer par de hojas desplegado, se seleccionaron diez plántulas por especie para ser trasplantadas a tubos de pvc de 50 centímetros de alto por 11 cm de diámetro que contenían el mismo sustrato utilizado para la germinación de las bellotas. Las dimensiones de los contenedores fueron elegidas para permitir el crecimiento vertical de la raíz (Paz et al. 2015). Adicionalmente, cada individuo recibió una dosis única de fertilizante de liberación controlada (5 g de Multicote; Haifa Chemicals, Haifa Bay, Israel).

Para estimar crecimiento del tallo y raíz, durante el proceso de trasplante, se midió la longitud máxima de estos dos órganos en cada plántula. Los individuos crecieron por un periodo de 3 meses, con alta disponibilidad de agua en el sustrato ( $\Psi$  entre 0 y  $-0.20$  MPa) y 80% de sombra en Morelia, México ( $19^{\circ}38'56.47''$  N,  $101^{\circ}13'42.57''$  W) de acuerdo a Ramos (2015), Llanderal-Mendoza et al. (2017) y Llanderal-Mendoza (2017). Las condiciones promedio del invernadero fueron: temperatura  $19.1$  °C (max  $35.79$  °C, min  $7.95$  °C) y una humedad relativa de 72.82% (max 97.27%, min 25.1%). Los individuos eran movidos al azar cada semana dentro del experimento.

### *Atributos morfo-funcionales*

Al final del periodo de crecimiento, y antes de la cosecha, se midió para cada individuo la longitud final del tallo (1 mm de precisión) y su diámetro (0.01 mm precisión). Cabe mencionar que al momento de la cosecha, todas las especies aún tenían cotiledones. Las plántulas fueron divididas en raíz, tallo, hojas, y los cotiledones fueron removidos. Para cada individuo, el sistema radicular entero fue cuidadosamente extraído y lavado. Las raíces limpias fueron colocadas en un recipiente plástico con una delgada capa de agua para permitir su correcta medición, tomando la profundidad radicular máxima (MDepth; 1 mm de precisión) (Paz et al. 2015).

Después, el sistema radicular fue separado de acuerdo al diámetro de las raíces: raíces finas de absorción ( $\leq 2$  mm) y raíces gruesas ( $\geq 2$  mm) (Pineda-García et al. 2011). La longitud total de las raíces finas fue calculada a partir de imágenes de 400 dpi, obtenidas con un escáner de doble lámpara (EPSON V800, Epson America Inc., Long Beach, CA, USA) y analizada con WinRhizo (Regent, Instruments, Inc., Neplean, ON, Canadá). Asimismo, se obtuvo su peso fresco (0.0001 g de resolución). De forma análoga, se calculó el área foliar total de tres hojas, maduras y saludables, a partir de imágenes obtenidas con el mismo escáner. El peso fresco de las estas también fue recabado. Finalmente, todos los componentes vegetales obtenidos fueron secados en un horno por 72 hrs a 70°C para estimar su peso seco.

La longitud radicular específica (SRL;  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) fue calculada como el cociente entre la longitud de las raíces finas y la biomasa de las mismas ( $\text{cm/g}$ ); esta indica la superficie de absorción por unidad de masa seca; plantas con alta SRL presentan mayores tasas potenciales de absorción de nutrientes y agua (Perez-Harguindeguy et al. 2013). El contenido de materia seca de las raíces finas (RDMC;  $\text{g g}^{-1}$ ) se calculó como el peso seco de las raíces finas dividido por su peso fresco; este atributo es un reflejo de la densidad radicular; tejidos de baja densidad se expanden más rápidamente y por lo tanto presentan una tasa de crecimiento relativo más acelerada, pero son estructuralmente más propensos a dañarse dado su bajo contenido de materia (Birouste et al. 2014; Pineda-García et al. 2015). El contenido de agua a saturación en raíces finas (RSWC; %) se evaluó al dividir la masa fresca de la muestra por su masa seca; representa la capacidad máxima de almacenar agua en el tejido radicular (Pineda-García et al. 2015). La tasa de elongación de la raíz principal fue calculada como  $\text{RER} = \ln(\text{profundidad radicular máxima final}) - \ln(\text{profundidad radicular máxima inicial}) / (\text{días})$ .

Se obtuvo el área foliar específica (SLA;  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) de tres hojas maduras, sanas y completamente extendidas, por individuo; se calculó como el cociente entre el área foliar y su peso seco. SLA está relacionada con la capacidad fotosintética, contenido de nutrientes y crecimiento potencial. Adicionalmente se estimó el contenido foliar de materia seca (LDMC;  $\text{g g}^{-1}$ ) como el cociente entre el peso seco de la hoja y su peso fresco; este es representa la densidad foliar, la cual está relacionada con la dureza y el crecimiento potencial a nivel de individuo (Perez-Harguindeguy et al. 2013). El tamaño de la hoja (LS;  $\text{cm}^2$ ) también fue

incluido; estimado como el área foliar promedio de tres hojas, representa la superficie disponible para llevar a cabo el intercambio gaseoso (Pineda-García et al., 2011).

Adicionalmente, la densidad de la madera (WD;  $\text{g cm}^{-3}$ ) fue estimada para una sección de tallo (2 cm) sin corteza, de acuerdo a Pineda-García et al. (2011); la densidad de la madera está relacionada a la tolerancia a la sequía, la capacidad conductiva del xilema y el potencial de crecimiento (Perez-Harguindeguy et al. 2013). De igual forma, se calculó el contenido de agua a saturación en la madera (WSWC; %) como la diferencia entre el peso fresco de la muestra de tallo y su peso seco, dividida por el mismo peso seco. Este atributo indica la capacidad de almacenar agua en este órgano (Pineda-García et al. 2015). Al igual que en la raíz, se obtuvo la tasa de crecimiento relativo para el tallo (RGR;  $\text{cm cm}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) como:  $\ln(\text{altura final del tallo}) - \ln(\text{altura inicial del tallo})/(\text{días})$  Finalmente, se calculó el valor de Huber (Hv;  $\text{cm}^2 \text{ cm}^{-2}$ ) como el cociente entre el área transversal del tallo y el área foliar total por individuo; esto representa la capacidad de conducir agua, ponderada por el área de transpiración. Especies con Hv más alto tienen sistemas vasculares más lentos pero más resistentes a embolismos (Choat et al. 2005).

#### *Caracterización de nicho ambiental*

Para caracterizar las afinidades climáticas de cada especie se empleó un total de 1387 presencias registradas y georeferenciadas en México (Global Biodiversity Information Facility; <https://www.gbif.org/>, y Herbario Nacional de México; MEXU, UNAM). Estos puntos fueron interceptados con capas climáticas usando GIS (ArcViewer ver 3.3). Se extrajeron valores para 19 variables bioclimáticas derivadas de la precipitación y temperatura mensuales (de 1910 a 2009) (disponibles en <https://github.com/AngelaCrow/variables-bioclimatica>) (CuervoRobayo et al. 2014). Se incluyeron datos del contenido de agua en el suelo del mes más seco (Mayo), obtenidos de: [https://fgshare.com/articles/Global\\_High-Resolution\\_Soil-Water\\_Balance/7707605/3](https://fgshare.com/articles/Global_High-Resolution_Soil-Water_Balance/7707605/3) (Trabucco & Zomer 2010). Finalmente, se calculó el índice de aridez De Martonne (Maliva & Missimer 2012) como:  $AI = P/T + 10$ , donde P es la precipitación anual y T es la temperatura promedio anual.

### *Análisis estadísticos*

Primero, para dilucidar los patrones de variación funcional entre encinos rojos y blancos, se hizo un ANOVA filogenético. Luego, las diferencias entre especies fueron exploradas con un ANOVA de una vía. Finalmente, un Test de Tukey post hoc ( $\alpha=0.05$ ) fue ejecutado para explorar las diferencias entre pares de especies.

Para explorar los trade-offs operando potencialmente entre las especies de encinos, en la fase aérea y subterránea, se hicieron dos análisis de componentes principales independientes; usando los valores promedio por especie, de cada atributo funcional. El primer PCA incluyó todos los atributos aéreos (PCA\_AG: SLA, LDMC, LS, HV, RGR, WD, WSWC). El segundo PCA únicamente incluyó los atributos subterráneos (PCA\_BG: SRL, RDMC, MDepth, RSWC y RER).

Después, para ver si las estrategias funcionales de la parte subterránea estaban coordinadas con las aéreas, se realizó un análisis filogenético de últimos cuadrados (PGLS) entre los eigenvalues de cada especie; se extrajeron los dos primeros de componentes del PCA aéreo (PC\_AG) y se pusieron a prueba contra los dos primeros componentes del PCA subterráneo (PC\_BG). Además de explorar las relaciones entre ejes, también exploraron las relaciones bivariadas entre atributos funcionales.

Para explorar el nicho ambiental de cada especie, se hizo un PCA basado en las variables bioclimáticas (PCA\_ENV) extraídas de los registros georeferenciados. Primero se realizó una selección de variables basada en dos criterios (1) que tuviesen baja colinealidad para evitar errores asociados a la sobre representación de variables (Marquín et al. 2003; Aguilar-Romero et al. 2017), y (2) que representaran condiciones ambientales extremas que las especies experimentan a través del año en su hábitat (Thuiller et al. 2003; Ramírez-Morales 2019).

De esta forma, el subset de variables climáticas fue el siguiente:

- bio2 (rango diurno de temperatura promedio);
- bio5 (temperatura máxima del mes más cálido)
- bio15 (estacionalidad en la precipitación);
- bio18 (precipitación del trimestre más cálido);
- AI (índice de aridez);

- swcmay (contenido de agua en el suelo en el mes de mayo).

Finalmente, se exploró la asociación entre las estrategias de uso de recursos y las condiciones ambientales que cada especie enfrenta en su rango de distribución nativo; se emplearon PGLS entre los eigenvalues extraídos de los 2 primeros componentes del PCA\_ENV contra los valores obtenidos en el PC\_AG y PC\_BG. También probamos si los atributos funcionales, cada uno por separado, se correlacionan con los dos ejes del PC\_ENV. Todos los análisis se implementaron en R studio (versión 3.6.2) usando los paquetes: agricolae (Mendiburu, 2013), ape (Paradis & Schliep, 2019), caper (Orme et al. 2012), y phytools (Revell 2012).

## Resultados

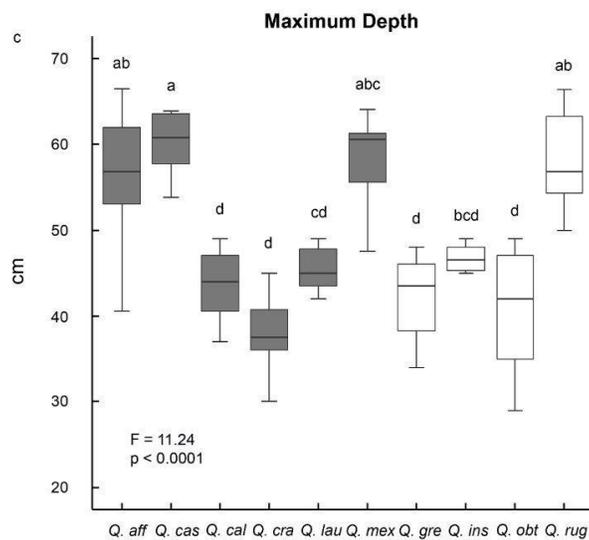
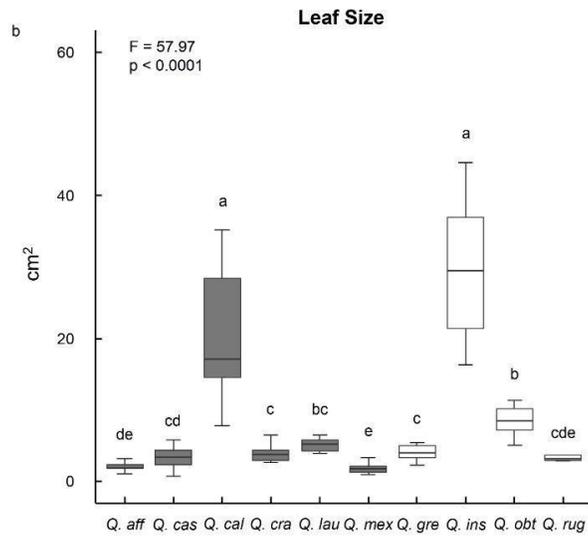
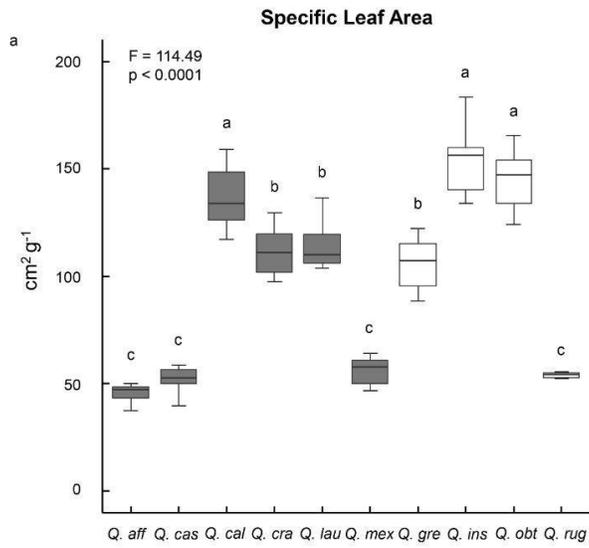
No se detectaron diferencias estadísticamente significativas para ningún atributo con el anova filogenético, separando por sección taxonómica (encinos blancos vs. rojos) ( $F < 2.80$ ,  $P > 0.80$ ; Anexo 2). No obstante, cuando exploramos las diferencias entre especies (ANOVA de una vía) los atributos morfo-funcionales mostraron diferencias significativas (Tabla 1). Tres atributos aéreos (SLA, LS, Hv) y dos atributos subterráneos (MDepth, RSWC) exhibieron la variación más grande (Figura 2; Tabla 1).

Tabla 1. Diferenciación en atributos morfo-funcionales de plántulas correspondientes a diez especies de encinos mexicanos.

Sección	Especies	SLA	LS	LDMC	WD	WSWC	HV	RGR	RDMC	SRL	RER	MDepth	RSWC										
<i>Lobatae</i>	<i>Q. affinis</i>	45.5	C	2.1	DE	0.48	A	0.31	A	0.005	B	0.20	CD	3546.8	ABC	0.012	AB	55.8	AB	410.5	AB		
	<i>Q. catalphylla</i>	136.9	A	22.4	A	0.38	C	0.54	C	0.15	CD	0.004	B	0.26	ABC	1833.2	C	0.014	AB	43.6	D	290.2	BCD
	<i>Q. castanea</i>	57.3	C	3.4	CD	0.45	AB	0.58	BC	0.26	AB	0.008	AB	0.25	A	1506.5	C	0.015	AB	60.1	A	308.4	D
	<i>Q. crassipes</i>	112.1	B	4.0	C	0.44	ABC	0.68	AB	0.19	BC	0.006	AB	0.25	AB	1545.8	AB	0.014	AB	38.4	D	306.5	CD
	<i>Q. laurina</i>	114.4	B	5.2	BC	0.43	BC	0.57	BC	0.11	DE	0.008	AB	0.22	CD	2149.1	BC	0.012	AB	44.8	CD	287.8	ABC
<i>Quercus</i>	<i>Q. mexicana</i>	57.3	C	1.9	E	0.43	ABC	0.58	BC	0.37	A	0.012	A	0.21	BCD	2181.3	BC	0.012	AB	55.6	ABC	395.2	ABCD
	<i>Q. greggii</i>	105.8	B	4.7	C	0.43	BC	0.75	A	0.26	AB	0.003	B	0.26	BCD	1760.4	A	0.011	B	42.1	D	294.9	ABC
	<i>Q. insignis</i>	153.1	A	30.2	A	0.43	BC	0.63	ABC	0.07	DE	0.008	AB	0.27	ABC	1503.9	D	0.017	A	46.1	BCD	240.9	BCD
	<i>Q. obtusata</i>	143.9	A	8.5	B	0.40	C	0.55	C	0.07	E	0.011	A	0.20	D	2723.9	C	0.014	AB	40.8	D	397.8	A
	<i>Q. rugosa</i>	52.7	C	3.4	CDE	0.45	ABC	0.72	AB	0.29	AB	0.003	B	0.23	BCD	1687.7	ABC	0.014	AB	58.1	AB	338.3	AB
	F	114.49	57.97	5.49	6.00	2.99	30.35	5.93	6.68	15.28	2.72	11.24	6.93										
	p	<0.00	<0.00	<0.00	<0.00	0.004	<0.00	<0.00	<0.00	<0.00	0.008	<0.00	<0.00										

Valores promedio de cada atributo funcional de las diez especies de encinos incluídas en este estudio. Las diferentes letras al costado representan grupos indicados por la prueba Tukey HSD ( $\alpha=0.05$ ). Abajo, valores F y p provenientes del ANOVA de una vía.

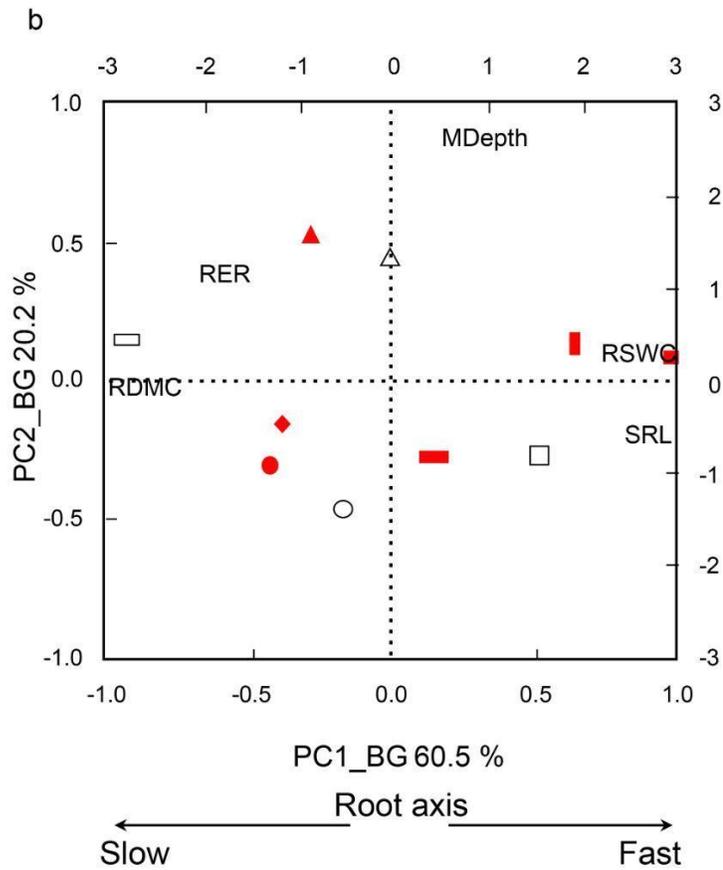
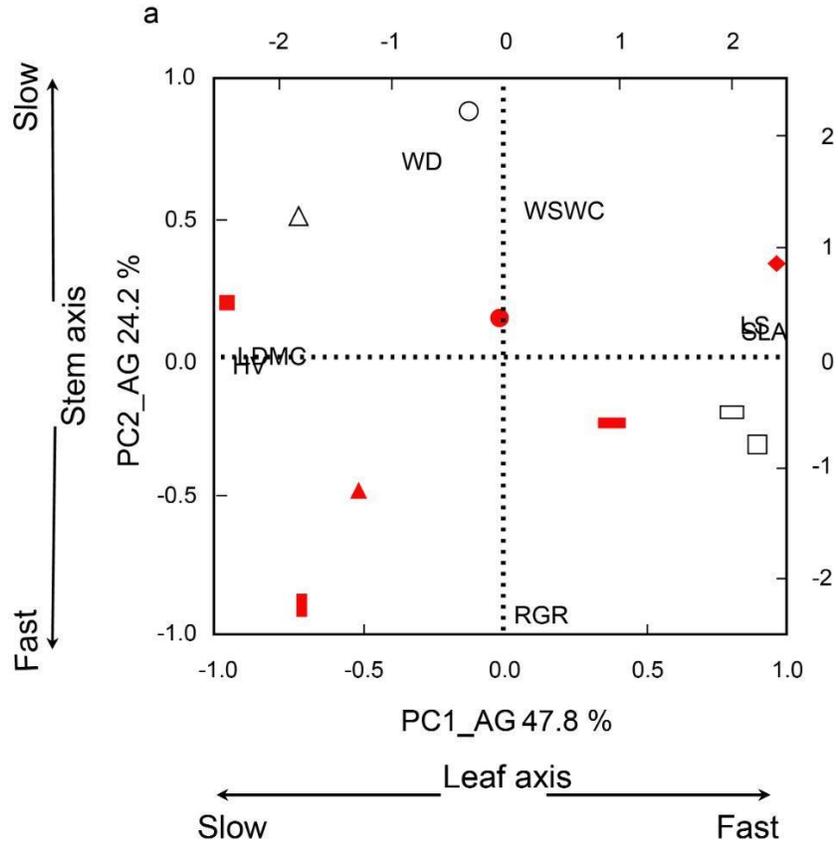
Area foliar específica (SLA; cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>), Contenido foliar de materia seca (LDMC; g g<sup>-1</sup>), Tamaño de hoja (LS; cm<sup>2</sup>), Densidad de la madera (WD; g cm<sup>-3</sup>), Contenido de agua a saturación en la madera (WSWC; %), Tasa de crecimiento relativo del tallo (RGR; cm cm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), Valor de Huber (HV; cm<sup>2</sup> cm<sup>-2</sup>), Longitud radicular específica (SRL; cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>), Contenido de materia seca en raíces finas (RDMC; g g<sup>-1</sup>), Contenido de agua a saturación en raíces finas (RSWC; %), Tasa de elongación de la raíz principal (RER; cm cm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), Profundidad radicular máxima (MDepth; cm).



**Figura 2.** Diferenciación funcional entre especies de encinos mexicanos. a) Área foliar específica (cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>), b) Tamaño de la hoja (cm<sup>2</sup>), c) Profundidad radicular máxima (cm). Los valores de F y p corresponden al ANOVA de una vía; las letras representan grupos indicados por la prueba de Tukey HSD ( $\alpha=0.05$ ). Las cajas grises representan los encinos rojos (Sección *Lobatae*) y las cajas blancas representan los encinos blancos (Sección *Quercus*). *Q. aff*=*Q. affinis*, *Q. cas*=*Q. castanea*, *Q. cal*=*Q. calophylla*, *Q. cra*=*Q. crassipes*, *Q. lau*=*Q. laurina*, *Q. mex*=*Q. mexicana*, *Q. gre*=*Q. greggii*, *Q. ins*=*Q. insignis*, *Q. obt*=*Q. obtusata*, *Q. rug*=*Q. rugosa*.

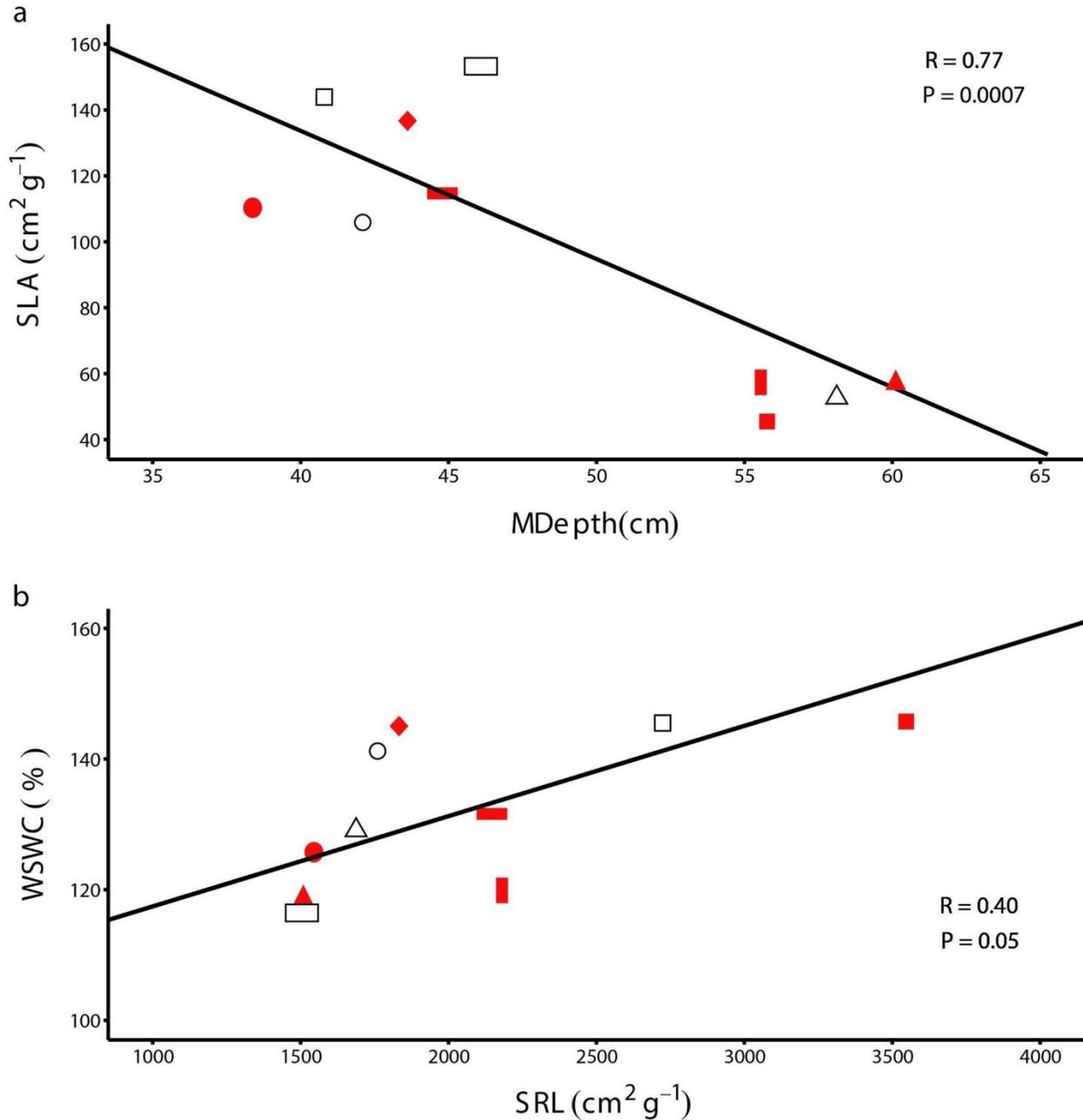
Los primeros dos componentes del PCA aéreo explicaron el 72% de la variación. El primer eje explicó el 47.8%, y estaba definido por el área foliar específica, tamaño de hoja, valor de Huber, y el contenido de materia seca en la hoja (Figura 3a). Especies con una gran área foliar específica y gran tamaño foliar se encontraban en el lado positivo del eje. Al contrario, las especies con un alto valor de Huber y hojas densas (alto contenido de materia seca en las hojas), se encontraban en el lado negativo del eje (Figura 3a). El segundo componente principal (24.2%) está definido por una asociación negativa entre la densidad del tallo y su tasa de crecimiento relativo. Especies con tejidos de baja densidad pero con un alto potencial de crecimiento, estaban localizadas en el extremo negativo del eje y las especies con tallos densos se situaban en el lado positivo del componente (Figura 3a).

Para los atributos subterráneos, los dos primeros componentes del PCA explicaron un 80.7% de la variación. El primer eje (60.5%) está definido por la longitud radicular específica (SRL), el contenido de agua a saturación en raíz (RSWC), y el contenido de materia seca en raíz (RDMC). Especies con raíces con una alta capacidad de almacenar agua y una alta longitud específica estaban positivamente posicionadas en el componente, mientras que especies con raíces densas (alto RDMC) estaban en el lado negativo. El segundo componente estaba positivamente asociado con la profundidad radicular máxima y la tasa de elongación radicular (Fig. 3b).



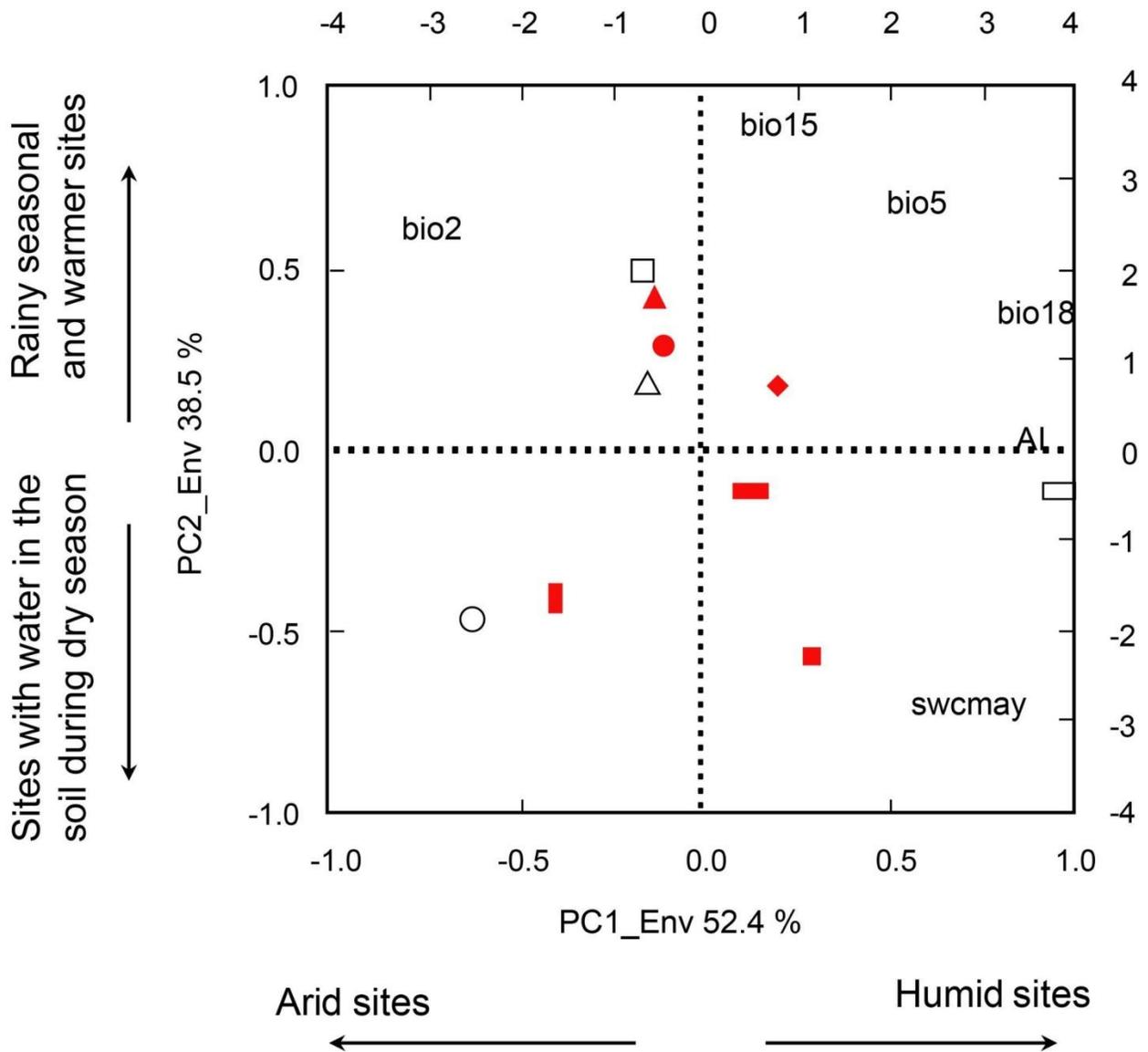
**Figura 3.** Análisis de Componentes Principales exhibiendo el eje Fast-Slow entre las diez especies de encinos. a) Componentes principales de los atributos aéreos (PCA\_AG); Área foliar específica (SLA;  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ), Contenido foliar de materia seca (LDMC;  $\text{g g}^{-1}$ ), Tamaño de hoja (LS;  $\text{cm}^2$ ), Densidad de la madera (WD;  $\text{g cm}^{-3}$ ), Contenido de agua a saturación en la madera (WSWC; %), Tasa de crecimiento relativo del tallo (RGR;  $\text{cm cm}^{-1} \text{día}^{-1}$ ), Valor de Huber (Hv;  $\text{cm}^2 \text{cm}^{-2}$ ). b) Componentes principales de los atributos subterráneos (PCA\_BG); Longitud radicular específica (SRL;  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ), Contenido de materia seca en raíces finas (RDMC;  $\text{g g}^{-1}$ ), Contenido de agua a saturación en raíces finas (RSWC; %), Tasa de elongación de la raíz principal (RER;  $\text{cm cm}^{-1} \text{día}^{-1}$ ), Profundidad radicular máxima (MDepth;  $\text{cm}$ ). Los símbolos rojos y abiertos se refieren a robles rojos y blancos, respectivamente. Símbolos: *Q. affinis*, cuadrado rojo; *Q. calophylla*, diamante rojo; *Q. castanea*, triángulo rojo; *Q. crassipes*, círculo rojo; *Q. greggii*, círculo abierto; *Q. insignis*, rectángulo abierto; *Q. laurina*, rectángulo relleno de rojo; *Q. mexicana*, rectángulo vertical rojo; *Q. obtusata*, cuadrado abierto; *Q. rugosa*, triángulo abierto.

No detectamos asociaciones entre los componentes principales aéreos y los subterráneos (para todas las exploraciones:  $F < 3.81$ ,  $P > 0.08$ ,  $df = 8$ ). Sin embargo, cuando exploramos las asociaciones entre de pares de atributos encontramos que las especies con un área foliar específica grande (hojas de bajo costo pero con una alta capacidad de ganar carbono) tienen raíces menos profundas (baja profundidad radicular máxima) (SLA vs. MaxDepth  $r = -0.77$   $P = 0.0007$ ) (Figura 4; Anexo 3). También, especies con alta capacidad de almacenar agua en el tallo, son más eficientes para absorber nutrientes (WSWC vs. SRL  $r = 0.65$ ,  $P = 0.04$ ) (Figura 4; Anexo 3).



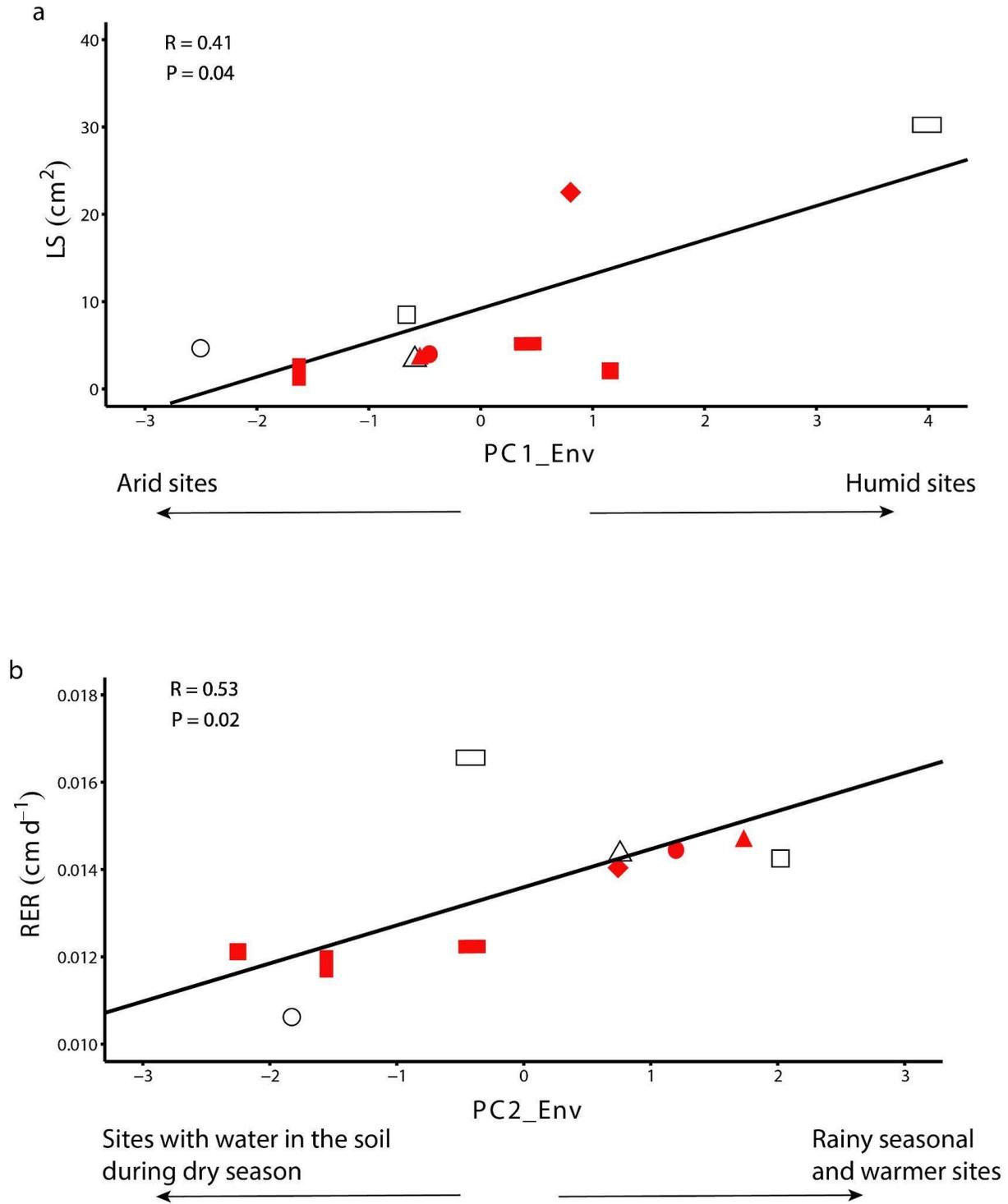
**Figura 4.** Relaciones entre pares de atributos funcionales aéreos y subterráneos. a) Correlación entre Área foliar específica (SLA;  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) y Profundidad radicular máxima (MDepth; cm); b) correlación entre Contenido de agua a saturación en la madera (WSWC; %) y Longitud radicular específica (SRL;  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ). Los símbolos rojos y abiertos se refieren a robles rojos y blancos, respectivamente. Símbolos: *Q. affinis*, cuadrado rojo; *Q. calophylla*, diamante rojo; *Q. castanea*, triángulo rojo; *Q. crassipes*, círculo rojo; *Q. greggii*, círculo abierto; *Q. insignis*, rectángulo abierto; *Q. laurina*, rectángulo relleno de rojo; *Q. mexicana*, rectángulo vertical rojo; *Q. obtusata*, cuadrado abierto; *Q. rugosa*, triángulo abierto.

Para el PCA ambiental, los dos primeros ejes abarcaron 90.9% de la variación. El PC1 explicó 52.4% de la variación y estaba definido por el Índice de Aridez y un gradiente de precipitación; especies con valores positivos están distribuidas en sitios menos áridos (AI) con una alta precipitación durante el cuarto más cálido (bio18). En contraste, especies con valores negativos estaban distribuidas en sitios con un alto rango diurno de temperatura (bio2) y aridez. El segundo eje explicó el 38.5% de la variación y estaba relacionado con la estacionalidad de la precipitación y temperatura; especies con valores positivos habitan sitios con temperaturas elevadas en el mes más cálido (bio5) y con alta estacionalidad en la precipitación (bio15). Por otra parte, sitios con valores negativos tuvieron mayores contenidos de agua en el suelo durante el mes de Mayo (swcmay) (Figura 5).



**Figura 5.** Análisis de componentes principales para las variables ambientales del hábitat de las diez especies de encinos (PCA\_Env). El análisis incluyó el valor promedio de las variables ambientales de cada especie. Variables: bio2: rango diario de temperatura promedio; bio5: temperatura máxima del mes más cálido; bio15: estacionalidad en la precipitación; bio18: precipitación del trimestre más cálido; AI: índice de aridez; swcmay: el contenido de agua en el suelo en el mes de mayo. Los símbolos rojos y abiertos se refieren a robles rojos y blancos, respectivamente. Símbolos: *Q. affinis*, cuadrado rojo; *Q. calophylla*, diamante rojo; *Q. castanea*, triángulo rojo; *Q. crassipes*, círculo rojo; *Q. greggii*, círculo abierto; *Q. insignis*, rectángulo abierto; *Q. laurina*, rectángulo relleno de rojo; *Q. mexicana*, rectángulo vertical rojo; *Q. obtusata*, cuadrado abierto; *Q. rugosa*, triángulo abierto.

No se detectó ninguna asociación entre los ejes funcionales (componentes principales aéreos y subterráneos) y los componentes ambientales (para todas las exploraciones:  $F < 1.64$ ,  $P > 0.23$ ). No obstante, al explorar cada atributo individualmente contra los ejes ambientales, identificamos que encinos con hojas grandes (*Q. insignis*, *Q. affinis*, *Q. laurina*) se distribuyen en sitios más húmedos, mientras que especies con hojas pequeñas están localizadas en sitios áridos (*Q. greggii*, *Q. mexicana*) (Figura 6; Anexo 4) (Wang et al. 2018). También se encontró que especies con una rápida tasa de crecimiento radicular están restringidas a sitios cálidos con una mayor estacionalidad en la precipitación (*Q. castanea*, *Q. obtusata*, *Q. crassipes*) (Figura 6; Anexo 4).



**Figura 6.** Relación entre los atributos morfo-funcionales y los componentes principales ambientales. a) Correlación entre el tamaño de la hoja (LS; cm<sup>2</sup>) y el primer componente principal (PC1\_Env). b) correlación entre la tasa de elongación de la raíz principal (TCR; cm cm<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) y el segundo

componente principal (PC2\_Env). Los símbolos rojos y abiertos se refieren a robles rojos y blancos, respectivamente. Símbolos: *Q. affinis*, cuadrado rojo; *Q. calophylla*, diamante rojo; *Q. castanea*, triángulo rojo; *Q. crassipes*, círculo rojo; *Q. greggii*, círculo abierto; *Q. insignis*, rectángulo abierto; *Q. laurina*, rectángulo relleno de rojo; *Q. mexicana*, rectángulo vertical rojo; *Q. obtusata*, cuadrado abierto; *Q. rugosa*, triángulo abierto.

## Discusión

En general, estos resultados ilustran las estrategias funcionales propias de encinos del centro de México. Se encontraron diferencias significativas en los atributos aéreos y subterráneos de plántulas de diez especies de encinos. Interesantemente, se detectó que el continuo Fast-Slow guió la diferenciación funcional de estas especies, tanto en los atributos aéreos y subterráneos. A pesar de esto, no se encontró una coordinación entre las estrategias de raíz, tallo y hoja, empleando métodos multivariados (Baraloto et al. 2010). Sorprendentemente, sí se encontraron algunas relaciones significativas entre pares de atributos, implicando una muy débil correlación entre órganos aéreos y subterráneos. Las especies parecen estar distribuidas a lo largo de dos gradientes ambientales ortogonales: un gradiente de aridez y un segundo gradiente de estacionalidad en la precipitación y la temperatura. Claramente, tanto atributos aéreos como subterráneos estuvieron relacionados con estos ejes climáticos; especies de sitios con una alta estacionalidad en la temperatura tienden a elongar de forma más rápida sus raíces y especies de sitios áridos tienen hojas de menor tamaño. En conjunto, estos resultados denotan las diversas adaptaciones exhibidas por las plántulas de encinos para lidiar con las amplias condiciones climáticas a las que están expuestas en su rango de distribución geográfico.

Se ha planteado que los encinos rojos y blancos difieren en sus estrategias para maximizar la explotación de recursos y tolerar el estrés ambiental; así, se ha sugerido que los encinos blancos son más resistentes a la sequía (Abrams 1990; 2003; Nixon 1993; Poulos 2009; Renninger et al. 2014; Aranda et al. 2014). Nuestros resultados no apoyan la hipótesis previa ya que ninguno de los atributos examinados difirió entre secciones. (Anexo 2). Además, hojas grandes con un alta área foliar específica y tallos con una mayor proporción de área foliar (Valor de Huber;  $H_v$ ) fueron características observadas en encinos blancos (sección *Quercus*) (Figura 2; Tabla 1), implicando una mayor capacidad de absorber carbono y una menor resistencia al estrés hídrico; en otras palabras, algunas de estas especies parecen tener un comportamiento adquisitivo y de rápido crecimiento, en vez de uno lento y conservador. Este resultado concuerda con evidencia reciente sobre estrategias funcionales en encinos mexicanos adultos (Aguilar-Romero et al. 2017; Arenas-Navarro et al. 2020; Mota-Gutiérrez et al. 2020).

Interesantemente, se ha propuesto un grado de conservatismo filogenético distinto para atributos aéreos y subterráneos. La evidencia recopilada de plantas leñosas muestra que los atributos de la raíz y la madera están filogenéticamente más restringidos (varían menos en la filogenia), pero no los foliares (Swenson & Enquist 2007; Kong et al. 2014; Valverde-Barrantes et al. 2017). Nuestros resultados no sugieren que los atributos estudiados se encuentren conservados dentro de las secciones taxonómicas; ninguno difiere significativamente (Tabla 1). Adicionalmente, no se detectaron diferencias significativas para el área foliar específica, sugiriendo que no es un carácter conservado en este subconjunto de especies; lo que contrasta con evidencia previa para encinos adultos (Cavender-Bares et al. 2004, 2018; Pearse & Hipp 2009; Hipp et al. 2018; Moreira et al. 2020). En general, nuestros resultados sugieren una alta labilidad funcional, lo que podría estar relacionado con el proceso de colonización a hábitats contrastantes (de regiones semiáridas a subtropicales) que experimentó este grupo durante su expansión del Neártico hacia el Neotrópico. No obstante, para abordar propiamente el conservatismo filogenético de atributos funcionales, en este grupo, es necesario incluir un mayor número de especies y un análisis filogenético más formal.

Se encontró el continuo Fast Slow tanto en atributos aéreos como subterráneos para estas diez especies. Esto concuerda con trabajos realizados en plántulas de encinos (Corcuera et al. 2002; Cavender-Bares et al. 2004; Chiatante et al. 2015; Ramírez-Valiente et al. 2020), los cuales descubren que algunas especies despliegan un conjunto de atributos que se alinean más con una estrategia rápida mientras que otras varían más en la porción lenta del espectro. Fue evidente que el PC1 de los atributos funcionales fue un claro reflejo del LES, representando el trade off entre órganos adquisitivos, de rápido crecimiento, y órganos conservadores de lento ritmo (Wright et al. 2004; Reich 2014); ya que este primer eje estuvo definido por la asociación negativa entre hojas con una mayor capacidad de capturar recursos y hojas con más resistencia al estrés (Figura 3a).

Plantas con hojas grandes y área foliar específica alta, como *Q. insignis*, maximizan la capacidad de capturar luz, lo que deviene en tasas fotosintéticas altas y últimamente, tasas de crecimiento altas (Reich et al. 1992; Wright et al. 2004; Poorter & Bongers 2006). En contraste, especies como *Q. castanea*, *Q. rugosa* y *Q. mexicana* tuvieron hojas y tallos más densos, así como valores

de Huber altos (indicando que estos tallos proveen de recursos a menores áreas foliares). Particularmente, la densidad de los tejidos, como medida de los costos de construcción, está positivamente relacionada con periodos de vida más largos, bajo contenido de nutrientes y una estrategia lenta de vida (Westoby et al. 2002; Wright et al. 2004; Adler et al. 2014; Aguilar-Romero et al. 2017). Adicionalmente, estas especies también estaban limitadas en su conducción hidráulica en el tallo (valores de Huber altos); lo que se relaciona a sistemas vasculares de baja eficiencia de transporte pero resistentes a la disfunción bajo estrés (Choat et al. 2005; Markesteijn et al. 2011).

En cambio, el segundo eje fue únicamente definido por atributos de la madera, sugiriendo que el tallo varía independientemente de los atributos foliares. Se detectó un grupo de encinos (*Q. greggii*, *Q. rugosa*, *Q. crassipes*) con madera densa, resultado de fibras gruesas y/o una alta proporción de fibras con paredes celulares reforzadas (Zieminska et al. 2013; Jacobsen et al. 2007; Pratt et al. 2007). De forma opuesta, un grupo de especies (i.e. *Q. laurina*) tuvo tasas de crecimiento altas, lo que suele garantizar dominancia en dosel arbóreo, en menor tiempo (Seiwa 2000; Poorter & Bongers 2006; Poorter et al. 2008).

Estudios anteriores centrados en encinos europeos, asiáticos y norteamericanos, detectaron coordinación funcional entre atributos del tallo y la hoja; lo anterior, empleando atributos relacionados al uso del carbón, agua y nutrientes, en plántulas (Ramírez-Valiente et al. 2020) y adultos (Cavender-Bares et al. 2004; de la Riva et al. 2014; Kawai & Okada 2019; Skelton et al. 2021). En encinos mexicanos, no es claro si el tallo y hoja operan independientemente uno de otro. Un trabajo reciente en individuos adultos, usando atributos morfo-funcionales, detectó independencia entre estos órganos (Arenas-Navarro et al. 2020). No obstante, otro estudio encontró una asociación entre la eficiencia en el uso del agua y la fenología, con la resistencia a la formación de embolismos en el tallo (Aguilar-Romero et al. 2017). En general, hacen falta estudios para dilucidar si la falta de coordinación entre el espectro económico foliar (LES) y el espectro económico de la madera (WES), en encinos mexicanos, es un patrón general o si está promovido por presiones ambientales particulares.

Con respecto a los atributos de la raíz, el primer eje de este PCA refleja el continuo Fast-Slow, y estuvo definido por la asociación negativa entre raíces finas de baja densidad y raíces finas más densas (Figura 3b). Los bajos costos de construcción asociados con una alta longitud radicular específica (SRL), son considerados parte de una estrategia explotadora capaz de aumentar la capacidad de obtener agua y nutrientes (Weemstra et al. 2016; Freschet & Roumet 2017 pero ver Kramer-Walter et al. 2016; Bergmann et al. 2020). En contraste, el segundo eje estaba definido únicamente por la profundidad radicular máxima y la tasa de elongación de la raíz principal (Figura 3b). Desplegar rápidamente la raíz principal permite a las especies escapar de la sequía en las primeras capas del suelo, garantizando acceso a fuentes de agua más estables (Paz et al. 2015; Matheny et al. 2017; Mathias et al. 2016). Es importante mencionar que la relación ortogonal entre estos ejes subterráneos concuerda con múltiples estudios reconociendo la multidimensionalidad de los atributos radiculares (Mommer & Weemstra 2012; Kong et al. 2014; Kramer-Walter et al., 2016; Weemstra et al. 2016). Se especula que la compleja distribución de los recursos en el suelo y las múltiples funciones de este órgano generan diferentes patrones en el ensamblaje funcional de estos atributos (Kramer-Walter et al. 2016; Freschet et al. 2017; Weemstra et al. 2016). Adicionalmente se espera que plantas considerablemente dependientes de hongos micorrízicos, como los encinos, experimenten cambios morfo-fisiológicos a raíz de esta interacción (Makita et al. 2012), desviando los patrones de variación lejos de un espectro económico radicular simplificado (Weemstra et al. 2016; Bergmann et al. 2020).

En general, la falta de correlación entre los ejes funcionales multivariados, entre órganos, y las pocas correlaciones entre atributos aéreos y subterráneos (Figura 4) sugieren el desacoplamiento funcional entre los órganos de estos encinos. Aunque la existencia de la coordinación de planta completa fue propuesta (Freschet et al. 2010; Reich 2014), la evidencia empírica reciente es mixta (de la Riva et al. 2016; Kramer-Walter et al. 2016; Weemstra et al. 2016; Liese et al. 2017; Messier et al. 2017; Carvajal et al. 2019; Hu et al. 2019; Shen et al. 2019; Delpiano et al. 2020). Se ha propuesto que esta coordinación es factible en ambientes extremos que imponen presiones similares en el suelo y la atmósfera (Freschet et al. 2010; de la Riva et al. 2018), mientras que condiciones benignas, donde el factor limitante de un nivel particular (suelo o atmósfera) dicta la supervivencia, promueve la persistencia de plantas con variadas combinaciones funcionales

(Baraloto et al 2010). Sin embargo, esta hipótesis aún debe explorarse más (i.e. Carvajal et al. 2020)

Cabe destacar que la investigación sobre coordinación fisiológica entre órganos es escasa para los encinos (Cavender-Bares et al. 2004; Ramírez-Valiente et al. 2020; Skelton et al. 2021), y aún más para encinos mexicanos (Aguilar-Romero et al. 2017; Arenas-Navarro et al. 2020). Entre otras líneas de investigación, el estudio de la supervivencia de plántulas y el efecto materno sobre la descendencia, en encinos mexicanos, ha sido descuidado. Para encinos europeos, se ha probado que la masa de la semilla influencia el desempeño de las plántulas e incluso algunos atributos morfo-funcionales en las primeras etapas de desarrollo (60 días de edad) (Quero et al 2007; Pérez-Ramos et al. 2010; González-Rodríguez et al. 2011) y este efecto decrece con la edad (después de 9 de edad) (Pérez-Ramos et al. 2010; Landergott et al. 2012). Las especies estudiadas exhiben variación considerable en la masa de sus bellotas y esto podría nublar la resolución de los resultados. No obstante, el grado de impacto que este efecto pudiese tener en los atributos exhibidos por nuestras plántulas (90 días de edad), es aún una pregunta abierta, especialmente para las especies de encinos mexicanos.

Aunque las especies de encinos estudiadas se segregan a lo largo de dos ejes ambientales, sorprendentemente no se detectó una asociación fuerte entre las estrategias funcionales y los gradientes ambientales; es decir, no se encontraron correlaciones entre ejes funcionales y los ejes ambientales obtenidos a partir de análisis multivariados. Sin embargo, hubo relaciones significativas entre algunos atributos funcionales y los ejes ambientales. Especies con hojas grandes de hojas grandes se distribuyen en sitios más húmedos. Se reconoce ampliamente que el tamaño de la hoja incrementa en ambientes con alta humedad y temperaturas cálidas, donde la probabilidad de experimentar desbalances hídricos (debido a áreas de transpiración grandes) es mínima (Wright et al. 2017; Dong et al. 2020; Li et al. 2020). Por otro lado, se dilucidó que encinos con una rápida tasa de elongación radicular se distribuyen en sitios con un marcado patrón de estacionalidad, resaltando la importancia de los cambios temporales en la disponibilidad de agua para las plántulas de encino (McCormack et al. 2020). Esto sugiere que especies de sitios con un limitado periodo de lluvias tienen un rápido crecimiento radicular para escapar del primer horizonte en suelo, el cual tiende a secarse rápidamente al final de la

temporada de lluvias (Paz et al. 2015; Mathias et al. 2016; Matheny et al. 2017). Cabe mencionar que evidencia previa en encinos ha demostrado una fuerte asociación de la respuesta fisiológica y fenológica a través de gradientes ambientales, en plántulas (Cavender-Bares et al. 2004; Ramírez-Valiente et al. 2015, 2020; Cavender-Bares & Ramírez-Valiente 2017) y adultos (Aguilar-Romero et al. 2017; Skelton et al. 2021). Estos trabajos, en conjunto con los presentes resultados, sugieren que los atributos fisiológicos, especialmente los relacionados con la resistencia al estrés, son mejores predictores de los patrones de distribución de las especies a lo largo de gradientes ambientales.

## **Conclusiones**

Encontramos variación interespecífica importante en atributos morfo-funcionales, tanto en atributos aéreos como subterráneos, en plántulas de encinos mexicanos. Particularmente, esta diferenciación presente en estadios tempranos de desarrollo ontogénico podrían ser indicativos del proceso de colonización de hábitats en condiciones orográficas y climáticas complejas presentes en México. Aún más, al analizar múltiples atributos para diferentes tejidos, reconocemos que las diferencias entre especies de encinos están guiadas por la disyuntiva “Fast-Slow”; en general, detectamos que el extremo rápido estaba definido por tejidos con una alta capacidad de capturar recursos, mientras que la estrategia lenta se caracterizó por tejidos densos y más resistentes. A Pesar de nuestra hipótesis inicial, los atributos de la hoja, tallo y raíz varían independientemente uno de otro, demostrando segmentación funcional entre los diferentes órganos vegetales. Tal y como se esperaba, las plántulas exhibieron estrategias funcionales para lidiar con las condiciones climáticas experimentadas en su rango nativo de distribución geográfico. Interesantemente, especies con una rápida tasa de elongación radicular se distribuyen en sitios más cálidos y con una marcada estacionalidad en la precipitación. En conjunto, estos resultados resaltan la importancia de estudiar clados evolutiva- y ecológicamente complejos para entender mejor la covariación funcional de atributos y su significancia adaptativa.

## Referencias

Abrams MD (1990) Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiol* 7:227–238. <https://doi.org/10.1093/treephys/7.1-2-3-4.227>

Abrams MD (2003) Where has all the white oak gone? *Bioscience* 53:927–939. [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)

Adler PB, Salguero-Gómez R, Compagnoni A, Hsu JS, RayMukherjee J, Mbeau-Ache C, Franco M (2014) Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proc Natl Acad Sci USA* 111:740–745. <https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111>

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 Physiol* 37:915–925. <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* 23:27–36. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.05>

Arenas-Navarro M, García-Oliva F, Terrazas T, Torres-Miranda A, Oyama K (2020) 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>

Baraloto C, Paine CET, Poorter L, Beauchene J, Bonal D, Domenach AM, Hérault B, Patino S, Roggy JC, Chave J (2010) Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecol Lett* 13:1338–1347. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01517.x>

Bergmann J, Weigelt A, van der Plas F, Laughlin DC, Kuyper TW, Guerrero-Ramirez N, Valverde-Barrantes OJ, Bruelheide H, Freschet GT, Iversen CM, Kattge J, McCormack ML, Meier IC, Rillig MC, Roumet C, Semchenko M, Sweeney CJ, van Ruijven J, York LM, Mommer L (2020) The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Sci Adv.* <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba3756>

Birouste M, Zamora-Ledezma E, Bossard C, Pérez-Ramos IM, Roumet C (2014) Measurement of fine root tissue density: a comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content. *Plant Soil* 374:299–313. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1874-y>

Bonfl C, Soberón J (1999) *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Appl Vege Sci* 2:189–200. <https://doi.org/10.2307/1478982>

Carvajal DE, Loayza AP, Rios RS, Delpiano CA, Squeo FA (2019) A hyper-arid environment shapes an inverse pattern of the fast–slow plant economics spectrum for above-, but not below-ground resource acquisition strategies. *J Ecol* 107:1079–1092. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13092>

Cavender-Bares J (2016) Diversity, distribution and ecosystem services of the North American oaks. *Int Oaks* 27:37–48

Cavender-Bares J (2019) Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (*Quercus*), a model clade for integrating ecology and evolution. *New Phytol* 221:669–692. <https://doi.org/10.1111/nph.15450>

Cavender-Bares J, Bazzaz FA (2000) Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124:8–18. <https://doi.org/10.1007/PL00008865>

Cavender-Bares J, Holbrook NM (2001) Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. *Plant Cell Environ* 24:1243–1256. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00797.x>

Cavender-Bares J, Ramírez-Valiente JA (2017) Physiological evidence from common garden experiments for local adaptation and adaptive plasticity to climate in American live oaks (*Quercus* Section *Virentes*): Implications for conservation under global change. In: Gil-Pelegrín E, Peguero-Pina J, Sancho-Knapik D (eds) *Oaks physiological ecology exploring the functional diversity of genus Quercus L.*, Springer, Berlin, pp 107–135. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5_4)

Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *Am Nat* 163:823–843. <https://doi.org/10.1086/386375>

Cavender-Bares J, Kothari S, Meireles J, Kaproth M, Manos P, Hipp A (2018) The role of diversification in community assembly of the oaks (*Quercus* L.) across continental US. *Am J Bot* 105:565–586. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1049>

Center A, Etterson JR, Deacon NJ, Cavender-Bares J (2016) Seed production timing influences seedling fitness in the tropical live oak *Quercus oleoides* of Costa Rican dry forests. *Am J Bot* 103:1407–1419. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500389>

Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol Lett* 12:351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>

Chiatante D, Tognetti R, Scippa GS, Congiu T, Baesso B, Terzaghi M, Montagnoli A (2015) Interspecific variation in functional traits of oak seedlings (*Quercus ilex*, *Quercus trojana*, *Quercus virgiliana*) grown under artificial drought and fire conditions. *J Plant Res* 128:595–611. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0729-4>

Choat B, Ball MC, Lully JG, Holtum JA (2005) Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees* 19:305–311. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0392-1>

Corcuera L, Camarero JJ, Gil-Pelegrín E (2002) Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure–volume curves. *Trees* 16:465–472. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0187-1>

Cuervo-Robayo AP, Téllez-Valdés O, Gómez-Albores MA, VenegasBarrera CS, Manjarrez J, Martínez-Meyer E (2014) An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *Int J Climatol* 34:2427–2437. <https://doi.org/10.1002/joc.3848>

de la Riva EG, Pérez-Ramos IM, Navarro-Fernández CM, 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. <https://doi.org/10.7818/ECOS.869>

de la Riva EG, Tosto A, Pérez-Ramos IM, Navarro-Fernández CM, Olmo M, Anten NP, Marañón T, Villar R (2016) A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? *J Veg Sci* 27:187–199. <https://doi.org/10.1111/jvs.12341>

de la Riva EG, Marañón T, Pérez-Ramos IM, Navarro-Fernandez CM, Olmo M, Villar R (2018) Root traits across environmental gradients in Mediterranean woody communities: are they aligned along the root economics spectrum? *Plant Soil* 424:35–48. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3433-4>

Delpiano CA, Prieto I, Loayza AP, Carvajal DE, Squeo FA (2020) Different responses of leaf and root traits to changes in soil nutrient availability do not converge into a community-level plant economics spectrum. *Plant Soil* 450:463–478. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04515-2>

Dong N, Prentice IC, Wright IJ, Evans BJ, Togashi HF, Caddy-Retalic S, McInerney FA, Sparrow B, Leitch E, Lowe AJ (2020) Components of leaf-trait variation along environmental gradients. *New Phytol* 228:82–94. <https://doi.org/10.1111/nph.16558>

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>

Fort F, Freschet GT (2020) Plant ecological indicator values as predictors of fine-root trait variations. *J Ecol* 108:1565–1577. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13368>

Fort F, Volaire F, Guilioni L, Barkaoui K, Navas ML, Roumet C (2017) Root traits are related to plant water-use among rangeland Mediterranean species. *Funct Ecol* 31:1700–1709. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12888>

Fortunel C, Fine PV, Baraloto C (2012) Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Funct Ecol* 26:1153–1161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02020.x>

Freschet GT, Roumet C (2017) Sampling roots to capture plant and soil functions. *Funct Ecol* 31:1506–1518. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12883>

Freschet GT, Cornelissen JH, Van Logtestijn RS, Aerts R (2010) Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *J Ecol* 98:362–373. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01615.x>

Freschet GT, Valverde-Barrantes OJ, Tucker CM, Craine JM, McCormack ML, Violle C, Fort F, Blackwood CB, Urban-Mead KR, Iversen CM, Bonis A, Comas LH, Cornelissen JHC, Dong M, Guo D, Hobbie SE, Holdaway RJ, Kembel SW, Makita N, Onipchenko VG, Picon-Cochard C, Reich PB, de la Riva EG, Smith SW, Soudzilovskaia NA, Tjoelker MG, Wardle DA, Roumet C (2017) Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *J Ecol* 105:1182–1196. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12769>

Gómez-Mendoza L, Arriaga L (2007) Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conserv Biol* 21:1545–1555. <https://doi.org/10.1111/j.15231739.2007.00814.x>

González-Rodríguez V, Villar R, Navarro-Cerrillo R (2011) Maternal influences on seed mass effect and initial seedling growth in four *Quercus* species. *Acta Oecol* 37:1–9

Grime JP, Thompson K, Hunt R, Hodgson JG, Cornelissen JHC, Rorison IH, Hendry GAF, Ashenden TW, Askew AP, Band SR, Booth RE, Bossard CC, Campbell BD, Cooper JEL, Davison AW, Gupta PL, Hall W, Hand DW, Hannah MA, Hillier SH, Hodgkinson DJ, Jalili A, Liu Z, Mackey JML, Matthews N, Mowforth MA, Neal AM, Reader RJ, Reiling K, Ross-Fraser W, Spencer RE, Sutton F, Tasker DE, Thorpe PC, Whitehouse J (1997) Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* 79:259. <https://doi.org/10.2307/3546011>

Guerra-Coss FA (2017) Germinación, supervivencia y respuestas funcionales de *Quercus eduardii* (Fagaceae) en escenarios de cambio de uso de suelo y de cambio climático -Dissertation, Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica. <http://hdl.handle.net/11627/3067>

Hipp AL, Manos PS, González-Rodríguez A, Hahn M, Kaproth M, McVay JD, Valencia S, Cavender-Bares J (2018) Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytol* 217:439–452. <https://doi.org/10.1111/nph.14773>

Hu YK, Pan X, Yang XJ, Liu GF, Liu XY, Song YB, Zhang MY, Cui LJ, Dong M (2019) Is there coordination of leaf and fine root traits at local scales? A test in temperate forest swamps. *Ecol Evol* 9:8714–8723. <https://doi.org/10.1002/ece3.5421>

IPCC (2014) Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. In: Barros VR, Field CB, Dokken DJ, Mastrandrea MD, Mach KJ, Bilir TE, Chatterjee M, Ebi KL, Estrada YO, Genova RC, Girma B, Kissel ES, Levy AN, MacCracken S, Mastrandrea PR, White LI (eds.), Part B: regional aspects. Contribution of Working Group II to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, New York, pp 688.

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. *J Ecol* 95:171–183. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01186.x>

Kawai K, Okada N (2019) Coordination of leaf and stem traits in 25 species of Fagaceae from three biomes of East Asia. *Botany* 97:391–403. <https://doi.org/10.1139/cjb-2019-0010>

Kayama M, Yamanaka T (2016) Growth Characteristics of Ectomycorrhizal Seedlings of *Quercus glauca*, *Quercus salicina*, *Quercus myrsinaefolia*, and *Castanopsis cuspidata* Planted in Calcareous Soil. *Forests* 7(11):266. <https://doi.org/10.3390/f7110266>

Kong D, Ma C, Zhang Q, Li L, Chen X, Zeng H, Guo D (2014) Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytol* 203:863–872. <https://doi.org/10.1111/nph.12842>

Kramer-Walter KR, Bellingham PJ, Millar TR, Smitsen RD, Richardson SJ, Laughlin DC (2016) Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *J Ecol* 104:1299–1310. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12562>

Landergott U, Gugerli F, Hoebee S, Finkeldey R, Holderegger R (2012) Effects of seed mass on seedling height and competition in European white oaks. *Flora* 207:721–725. <https://doi.org/10.1016/j.fora.2012.09.001>

Lewington R, Streeter D (1993) The natural history of the oak tree. Dorling Kindersley, New York

Li Y, Reich PB, Schmid B, Shrestha N, Feng X, Lyu T, Maitner BS, Xu X, Li Y, Zou D, Tan Z-H, Su X, Tang Z, Guo Q, Feng X, Enquist BJ, Wang Z (2020) Leaf size of woody dicots predicts ecosystem primary productivity. *Ecol Lett* 23:1003–1013. <https://doi.org/10.1111/ele.13503>

Liese R, Alings K, Meier IC (2017) Root branching is a leading root trait of the plant economics spectrum in temperate trees. *Front Plant Sci* 8:315. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00315>

Llenderal Mendoza J (2017) Variación adaptativa en el encino *Quercus rugosa* Née (Fagaceae) a lo largo de un gradiente latitudinal y climático. (PhD Thesis) Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México

Llenderal-Mendoza J, Gugger PF, Oyama K, Uribe-Salas D, GonzálezRodríguez A (2017) Climatic determinants of acorn size and germination percentage of *Quercus rugosa* (Fagaceae) along a latitudinal gradient in Mexico. *Bot Sci* 95:37–45. <https://doi.org/10.1712/botsci.640>

Makita N, Hirano Y, Yamanaka T, Yoshimura K, Kosugi Y (2012) Ectomycorrhizal-fungal colonization induces physio-morphological changes in *Quercus serrata* leaves and roots. *J Plant Nutr Soil Sci* 175:900–906. <https://doi.org/10.1002/jpln.201100417>

Maliva R, Missimer T (2012) Arid lands water evaluation and management. Springer, Berlin

Markesteyn 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. *Plant Cell Environ* 34:137–148. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x>

Marquínez J, Lastra J, García P (2003) Estimation models for precipitation in mountainous regions: the use of GIS and multivariate analysis. *J Hydrol* 270:1–11. [https://doi.org/10.1016/S0022-1694\(02\)00110-5](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(02)00110-5)

Matheny AM, Fiorella RP, Bohrer G, Poulsen CJ, Morin TH, Wunderlich A, Voguel CS, Curtis PS (2017) Contrasting strategies of hydraulic control in two codominant temperate tree species. *Ecohydrology* 10:e1815. <https://doi.org/10.1002/eco.1815>

Mathias C, Nouvellon Y, Laclau J-P, Stape JL, Bouillet J-P, Lambais GR, Maire G (2016) Importance of deep water uptake in tropical eucalypt forest. *Funct Ecol* 31:509–519. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12727>

McCormack ML, Adams TS, Smithwick EA, Eissenstat DM (2012) Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytol* 195:823–831. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04198.x>

McCormack ML, Kaproth MA, Cavender-Bares J, Carlson E, Hipp A, Han Y, Kennedy P (2020) Climate and phylogenetic history structure morphological and architectural trait variation among fine-root orders. *New Phytol* 228:1824–1834. <https://doi.org/10.1111/nph.16804>

Mendiburu F (2013) *Agricolae: statistical procedures for agricultural research*. R Package Version 1, pp 1–4. <http://CRAN.Rproject.org/package=agricolae>

Messier J, Lechowicz MJ, McGill BJ, Violle C, Enquist BJ (2017) Interspecific integration of trait dimensions at local scales: the plant phenotype as an integrated network. *J Ecol* 105:1775–1790. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12755>

Mommer L, Weemstra M (2012) The role of roots in the resource economics spectrum. *New Phytol* 195:725–727. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04247.x>

Moreira X, Abdala-Roberts L, Galmán A, Bartlow AW, Berny-Mier JC, Carrari E, Covelo F, de la Fuente M, Ferrenberg S, Fyllas NM, Hoshika Y, Lee SR, Marquis RJ, Nakamura M, Nell CS, Pesendorfer MB, Steele MA, Vázquez-González C, Zhang S, Rasmann S (2020) Ontogenetic consistency in oak defense syndromes. *J Ecol*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13376>

Mota-Gutiérrez D, Arreola-González G, Aguilar-Romero R, Paz H, Cavender-Bares J, Oyama K, González-Rodríguez A, PinedaGarcía F (2020) Seasonal variation in native hydraulic conductivity between two deciduous oak species. *J Plant Ecol* 13:78–86. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz051>

Nixon KC (1993) The genus *Quercus* in México. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (eds) *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press, Nueva York, pp 447–458

Nixon KC (2006) Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and Oak Forests. In: Kappelle M (ed) *Ecology and conservation of neotropical montane oak forests*. Springer, Berlin, pp 3–13. [https://doi.org/10.1007/3-540-28909-7\\_1](https://doi.org/10.1007/3-540-28909-7_1)

Ordoñez JC, Van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009) A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Glob Ecol Biogeogr* 18:137–149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>

Orme D, Freckleton R, Thomas G, Petzoldt T, Fritz S (2012) The caper package: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R. <http://caper.r-forge.r-project.org> Paradis E, Schliep K (2019) ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35:526–528

Paz H, Pineda-García F, Pinzón-Pérez LF (2015) Root depth and morphology in response to soil drought: comparing ecological groups along the secondary succession in a tropical dry forest. *Oecologia* 179:551–561. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3359-6>

Pearse IS, Hipp A (2009) Phylogenetic and trait similarity to a native species predict herbivory on non-native oaks. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:18097–18102. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904867106>

Perez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M, Cornwell W, Craine J, Gurvich D, Urcelay C, Veneklaas E, Reich P, Poorter L, Wright I, Ray P, Enrico L, Pausas J, de Vos A, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J, Thompson K, Morgan H, ter Steege H, van der Heijden M, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M, Conti G, Staver A, Aquino S, Cornelissen J (2013) *New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide*. *Aust J Bot* 61:167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>

Pérez-Ramos IM, Gómez-Aparicio L, Villar R, García LV, Marañón T (2010) Seedling growth and morphology of three oak species along a field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response. *J Veg Sci* 21:419–437. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01165.x>

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 Environ* 34:1536–1547. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02351.x>

Pineda-García F, Paz H, Meinzer FC, Angeles G (2015) Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiol* 36:208–217. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv124>

Poorter L, Bongers F (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733–1743. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1733:LTAGPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2)

Poorter L, Wright SJ, Paz H, Ackerly DD, Condit R, Ibarra-Manríquez G, Harms KE, Licona JC, Martínez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Peña-Claros M, Webb C, Wright I (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology* 89:1908–1920. <https://doi.org/10.1890/07-0207.1>

Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona J-C, 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 Phytol* 185:481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>

Poulos HM (2009) A review of the evidence for pine-oak niche differentiation in the American southwest. *J Sustain For* 28:92–107. <https://doi.org/10.1080/10549810802626415>

Poulos HM, Goodale UM, Berlyn GP (2007) Drought response of two Mexican oak species, *Quercus laceyi* and *Q. sideroxylla* (Fagaceae), in relation to elevational position. *Am J Bot* 94:809–818. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.5.809>

Pratt R, Jacobsen AL, Ewers FW, Davis S (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. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02061.x>

Quero JL, Villar R, Marañón T, Zamora R, Poorter L (2007) Seed-mass effects in four Mediterranean *Quercus* species (Fagaceae) growing in contrasting light environments. *Am J Bot* 94:1795–1803. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.11.1795>

Ramírez-Morales MDC (2019) Interacción humedad–suelo: filtro ecológico en el establecimiento de plántulas de cuatro especies de encinos mexicanos (Master’s thesis). <http://hdl.handle.net/11627/4867>

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 Physiol* 37:889–901. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx040>

Ramírez-Valiente JA, Koehler K, Cavender-Bares J (2015) Climatic origins predict variation in photoprotective leaf pigments in response to drought and low temperatures in live oaks (*Quercus* series *Virentes*). *Tree Physiol* 35:521–534. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv032>

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 Phytol* 227:794–809. <https://doi.org/10.1111/nph.16320>

Ramos S (2015) Variación ecofisiológica y genética entre los encinos rojos mexicanos *Quercus afnis* scheidw y *Q. laurina* Humb. et Bonpl (Fagaceae) y sus híbridos (PhD. Thesis) Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, México

Rathore P, Roy A, Karnatak H (2019) Assessing the vulnerability of Oak (*Quercus*) forest ecosystems under projected climate and land use land cover changes in Western Himalaya. *Biodivers Conserv* 28:2275–2294. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1679-7>

Reich PB (2014) The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol* 102:275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>

Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol Monogr* 62:365–392. <https://doi.org/10.2307/2937116>

Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997) From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc Natl Acad Sci USA* 94:13730–13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>

Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci* 164:143–164. <https://doi.org/10.1086/374368>

Renninger HJ, Carlo N, Clark KL, Schäfer KV (2014) Physiological strategies of co-occurring oaks in a water-and nutrient-limited ecosystem. *Tree Physiol* 34:159–173. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt122>

Revell LJ (2012) phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol Evol* 3:217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>

Ryser P (1996) The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Funct Ecol* 10:717–723. <https://doi.org/10.2307/2390506>

Sáenz-Romero C, Rehfeldt GE, Crookston NL, Duval P, St-Amant R, Beaulieu J, Richardson BA (2010) Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Clim Change* 102:595–623. <https://doi.org/10.1007/s10584-009-9753-5>

Seiwa K (2000) Effects of seed size and emergence time on tree seedling establishment: importance of developmental constraints. *Oecologia* 123:208–215. <https://doi.org/10.1007/s004420051007>

Shen Y, Umaña MN, Li W, Fang M, Chen Y, Lu H, Yu S (2019) Coordination of leaf, stem and root traits in determining seedling mortality in a subtropical forest. *For Ecol Manag* 446:285–292. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.032>

Simpson AH, Richardson SJ, Laughlin DC (2016) Soil–climate interactions explain variation in foliar, stem, root and reproductive traits across temperate forests. *Glob Ecol Biogeogr* 25:964–978. <https://doi.org/10.1111/geb.12457>

Skelton R, Anderegg L, Diaz J, Kling M, Papper P, Lamarque L, Delzon S, Dawson T, Ackerly D (2021) Evolutionary relationships between drought-related traits and climate shape large hydraulic safety margins in western North American oaks. *PNAS*. <https://doi.org/10.1073/pnas.2008987118>

Sun S, Zhang Y, Huang D, Wang H, Cao Q, Fan P, Yang N, Zheng P, Wang R (2020) The effect of climate change on the richness distribution pattern of oaks (*Quercus* L.) in China. *SciTotal Environ*. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140786>

Swenson NG, Enquist BJ (2007) Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *Am J Bot* 94:451–459. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.451>

Thuiller W, Araújo MB, Lavorel S (2003) Generalized model vs. Classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *J Veg Sci* 14:669–680. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02199.x>

Torres-Miranda A, Luna-Vega I, Oyama K (2011) Conservation biogeography of red oaks (*Quercus*, section *Lobatae*) in Mexico and Central America. *Am J Bot* 98:290–305. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000218>

Trabucco A, Zomer RJ (2010) Global soil water balance geospatial database. CGIAR Consortium for Spatial Information. Published online, available from the CGIAR-CSI GeoPortal at <http://www.cgiar-csi.org/data/climate>

Valencia AS (2004) *Quercus* (Fagaceae) diversity in Mexico. *Bot Sci* 75:33–53. <https://doi.org/10.1712/botsci.1692>

Valverde-Barrantes OJ, Freschet GT, Roumet C, Blackwood CB (2017) A worldview of root traits: the influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait

variation of fine-root tissues in seed plants. *New Phytol* 215:1562–1573.  
<https://doi.org/10.1111/nph.14571>

Violle C, Navas ML, VileD KE, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

Wang R, Wang Q, Zhao N, Yu G, He N (2017) Complex trait relationships between leaves and absorptive roots: Coordination in tissue N concentration but divergence in morphology. *Ecol Evol* 7:2697–2705. <https://doi.org/10.1002/ece3.2895>

Wang R, Wang Q, Zhao N, Xu Z, Zhu X, Jiao C, Yu G, He N (2018) Different phylogenetic and environmental controls of first-order root morphological and nutrient traits: Evidence of multidimensional root traits. *Funct Ecol* 32:29–39. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12983>

Wargowsky IK, NeSmith JE, Holdo RM (2021) Root vascular traits differ systematically between African savanna tree and grass species, with implications for water use. *Am J Bot* 108:83–90. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1597>

Weemstra M, Mommer L, Visser EJ, van Ruijven J, Kuyper TW, Mohren GM, Sterck FJ (2016) Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytol* 211:1159–1169. <https://doi.org/10.1111/nph.14003>

Westoby M, Wright IJ (2003) The leaf size–twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia* 135:621–628. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1231-6>

Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 33:125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>

Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol* 143:155–162. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x>

Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Paz H, Pitman NCA, Poorters L, Silman MR, Vriesendorp CF, Webb CO, Westoby M, Wright SJ (2007) Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Ann Bot* 99:1003–1015. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>

Wright IJ, Dong N, Maire V, Prentice IC, Westoby M, Díaz S, Gallagher RV, Jacobs BF, Kooyman R, Law EA, Leishman MR, Niinemets U, Reich PB, Sack L, Villar R, Wang H, Wilf P (2017) Global climatic drivers of leaf size. *Science* 357:917–921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>

Zieminska K, Butler DW, Gleason SM, Wright IJ, Westoby M (2013) Fiber wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS*. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plt046>

## Anexos

**Anexo 1.** Condiciones ambientales promedio de cada una de las diez especies de encinos, en México. Se muestran los valores promedio de cada variable ambiental y su error estándar asociado.

---

Section	Species	Altitud (m) (SE)	Mean Annual Temperature (°C) (SE)	Annual Precipitation (mm) (SE)
<i>Lobatae</i>	<i>Q. affinis</i>	1919.5 (46.46)	15.2 (0.3)	1079.1 (59.5)
	<i>Q. calophylla</i>	2073.3 (30.10)	16.1 (0.2)	1154.1 (22.6)
	<i>Q. castanea</i>	1974.1 (23.27)	16.8 (0.1)	925.7 (15.2)
	<i>Q. crassipes</i>	2368.8 (34.71)	14.9 (0.1)	958.1 (16)
	<i>Q. laurina</i>	2343.4 (30.84)	14.6 (0.2)	1039.8 (25.1)
	<i>Q. mexicana</i>	2490.6 (27.82)	13.6 (0.1)	690.9 (15.8)
<i>Quercus</i>	<i>Q. greggii</i>	2406.5 (34.71)	13.6 (0.2)	581 (14.7)
	<i>Q. insignis</i>	1422.5 (134.06)	17.9 (0.3)	1761.6 (106.1)
	<i>Q. obtusata</i>	2009.6 (26.52)	16.6 (0.2)	919 (16.5)
	<i>Q. rugosa</i>	2372.2 (19.34)	14.3 (0.1)	891.5 (16.8)

---

**Anexo 2.** Diferenciación funcional entre secciones filogenéticas, exploradas a través de un ANOVA filogenético.

<b>Trait</b>	<b><i>F</i></b>	<b><i>p</i></b>	<b><i>r</i><sup>2</sup></b>
<b>LDMC</b>	0.16	0.94	0.02
<b>LS</b>	0.66	0.87	0.08
<b>SLA</b>	1.00	0.80	0.11
<b>WSWC</b>	0.06	0.96	0.01
<b>SRG</b>	0.18	0.92	0.02
<b>HV</b>	0.73	0.82	0.08
<b>WD</b>	2.81	0.71	0.26
<b>RSWC</b>	0.16	0.91	0.02
<b>RDMC</b>	0.22	0.92	0.03
<b>SRL</b>	0.22	0.92	0.03
<b>MDepth</b>	0.30	0.90	0.04
<b>RER</b>	0.50	0.86	0.07

Anexo 3. Asociaciones entre atributos aéreos y subterráneos de las especies de estudio. Las relaciones se examinaron usando PGLS.

Las asociaciones significativas se muestran en negritas. Abreviaciones: SLA: área foliar específica; LDMC: contenido foliar de materia seca; WD: densidad de la madera; WSWC: contenido de agua a saturación en la madera; HV: valor de Huber; SRG: Tasa de crecimiento del tallo; LS: tamaño de la hoja ; RDMC: contenido de materia seca en raíz secundaria; SRL: longitud radicular en raíz secundaria; RER: tasa de elongación radicular; MDepth: profundidad radicular máxima; RSWC: contenido de agua a saturación en raíz secundaria.

Trait	Mdepth			RDMC			SRL			RER			RSWC		
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>
<b>SLA</b>	27.88	<b>0.0007</b>	-0.77	1.38	0.27	0.14	0.02	0.89	-0.00	0.00	0.96	0.00	3.70	0.09	-0.31
<b>LS</b>	1.94	0.20	-0.19	3.28	0.10	0.29	0.09	0.76	-0.01	1.20	0.30	0.13	5.05	0.06	0.38
<b>HV</b>	5.00	0.06	0.38	0.50	0.49	0.06	0.00	0.95	-0.00	0.00	0.95	-0.00	3.69	0.09	0.31
<b>LDMC</b>	3.74	0.09	0.31	0.37	0.55	-0.04	0.00	0.92	0.00	0.07	0.79	0.00	0.44	0.52	0.05
<b>WD</b>	0.13	0.72	0.01	0.90	0.36	0.10	1.47	0.25	-0.15	1.26	0.29	-0.13	0.24	0.63	0.02
<b>WSCW</b>	1.95	0.20	-0.19	0.11	0.74	-0.01	5.51	<b>0.04</b>	0.40	1.42	0.26	0.15	0.12	0.73	0.01
<b>SGR</b>	0.11	0.73	0.01	2.12	0.18	-0.21	0.07	0.80	0.00	0.01	0.90	0.00	1.2	0.30	0.13

Anexo 4. Asociación entre atributos aéreos y subterráneos, con ejes ambientales. Las relaciones se exploraron con PGLS. PC\_ENV: componentes principales de las variables ambientales; PC\_BG: componentes principales de los atributos subterráneos; PC\_AG: componentes principales de los atributos aéreos; SLA: área foliar específica; LDMC: contenido foliar de materia seca; WD: densidad de la madera; WSWC: contenido de agua a saturación en la madera; HV: valor de Huber; SRG: Tasa de crecimiento del tallo; LS: tamaño de la hoja ; RDMC: contenido de materia seca en raíz secundaria; SRL: longitud radicular en raíz secundaria; RER: tasa de elongación radicular; MDepth: profundidad radicular máxima; RSWC: contenido de agua a saturación en raíz secundaria.

Trait	PC1_ENV			PC2_ENV		
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>r</i> <sup>2</sup>
SLA	0.62	0.45	0.07	0.02	0.87	0.00
LS	5.74	<b>0.04</b>	0.41	0.21	0.65	0.02
HV	3.85	0.08	-0.32	1.39	0.27	-0.14
LDMC	0.02	0.88	0.00	0.11	0.74	0.01
WD	1.94	0.20	-0.19	0.98	0.35	0.10
WSCW	0.00	0.97	-0.00	0.21	0.65	-0.02
SGR	0.27	0.61	-0.03	0.10	0.75	0.01
MDepth	0.00	0.99	0.00	0.03	0.85	0.00
RDMC	0.48	0.50	0.05	0.00	0.97	0.00
SRL	0.00	0.93	0.00	0.81	0.39	-0.09
RER	6.49	<b>0.03</b>	-0.44	9.21	<b>0.02</b>	0.53
RSWC	1.80	0.21	-0.18	0.00	0.97	0.00

Anexo 5. Relaciones filogenéticas entre las diez especies de encinos mexicanos de acuerdo a Hipp et al (2018).

