



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

ECOLOGÍA

Relaciones hídricas entre diez especies del género  
*Quercus* de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato.

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ALEJANDRA VILLASEÑOR VILLANUEVA**

**TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

**DR. PEDRO GUILLERMO ÁNGELES ÁLVAREZ**

INSTITUTO DE ECOLOGIA, XALAPA.

**MORELIA, MICHOACÁN, 2023**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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





UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

ECOLOGÍA

Relaciones hídricas entre diez especies del género  
*Quercus* de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato.

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ALEJANDRA VILLASEÑOR VILLANUEVA**

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

DR. PEDRO GUILLERMO ÁNGELES ÁLVAREZ

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, XALAPA.

**MORELIA, MICHOACÁN, 2023**

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

OFICIO CPCB/066/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **17 de octubre de 2022** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **VILLASEÑOR VILLANUEVA ALEJANDRA** con número de cuenta **415073082** con la tesis titulada **“Relaciones hídricas entre diez especies del género *Quercus* de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato”**, realizada bajo la dirección del **DR.FERNANDO PINEDA GARCÍA** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA  
Vocal: DRA.TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO  
Vocal: DRA. CLARA LEONOR TINOCO OJANGUREN  
Vocal: DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA  
Secretario: DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 16 de enero de 2023

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **Agradecimientos institucionales**

Quiero agradecer en general al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por aceptarme entre sus filas y ayudarme en mi formación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de manutención otorgada (CVU: 1084655). Esta investigación fue financiada por la Dirección General de Asuntos de Personal Académico (DGAPA) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) a través del proyecto (IA203221) "Estrategias de uso del agua y su relación con la distribución de especies de encinos (género *Quercus*) a lo largo de gradientes ambientales locales en una comunidad semiárida de México", cuyo responsable es el Dr. Fernando Pineda García.

Asimismo, agradezco a los miembros de mi comité total, al Dr. Antonio González y al Dr. Guillermo Ángeles y a mi tutor el Dr. Fernando Pineda por todo el apoyo en el desarrollo y ejecución del proyecto, y por sus tan acertadas observaciones y comentarios.

## **Agradecimientos a título personal**

Se agradece el apoyo técnico recibido por parte del Dr. Rafael Aguilar Romero, M. en C. Gabriela López Barrera y el Dr. Sergio Rogelio Tinoco Martínez.

También agradezco a todos los que participaron en la cuantificación de los datos, al Lic. Alejandro López, al Lic. Guadalupe Arreola y al Lic. Leonardo Meza. Así como a todos los estudiantes de servicio social que nos acompañaron en los muestreos. Agradezco a la Ing. Ericka Delgado Bernal, así como a la Secretaría de Medio Ambiente y Ordenamiento Territorial del Estado de Guanajuato, por darnos todas las facilidades para trabajar en el Área Natural Protegida “Cuenca de la Esperanza”.

Quiero agradecer a mis padres por todo el apoyo que me han brindado siempre. A mis hermanas, que, aunque nunca entendieron lo que hago siempre estuvieron orgullosas de mí. A mis gatos que me acompañaron en mis noches de desvelo y me ayudaron a lidiar con la ansiedad causada por la pandemia.

A todas las y los secretarios de las distintas comisiones del Posgrado en ciencias biológicas que respondieron pronta y amablemente a todas mis dudas y me apoyaron mucho en este proceso.

A todos los profesores que tuve en la maestría, que, aunque a muchos no tuve el placer de conocerlos en persona pudimos adaptarnos a esa nueva modalidad de clases en línea, igualmente quiero agradecer a todos mis compañeros y amigos que hice durante esta etapa, que, aunque a varios no los conozco en persona, les estimo mucho.

Finalmente agradezco a los miembros del jurado, al Dr. Antonio González, a la Dra. Clara Tinoco, al Dr. Ken Oyama, a la Dra. Alma Orozco y a la Dra. Teresa Terrazas por darse el tiempo de revisar mi documento de tesis y por sus tan valiosos comentarios y sugerencias.

## Índice

Resumen.....	1
Abstract .....	3
Introducción .....	5
Hipótesis .....	12
Objetivo general.....	13
Objetivos específicos .....	13
Método.....	14
Sitio de estudio.....	14
Fenología de las hojas .....	18
Potencial hídrico.....	19
Curvas presión–volumen.....	20
Atributos anatómicos del xilema .....	21
Análisis estadístico.....	23
Resultados .....	26
Diferenciación a nivel de sección filogenética y entre especies en atributos indicadores de la resistencia a la sequía. ....	26
Diferenciación a lo largo del gradiente entre tolerancia y evasión a la deshidratación .....	35
Discusión .....	40
Conclusión .....	46
Referencias bibliográficas .....	47
Anexos .....	57

## Resumen

En ambientes con una alta restricción en la disponibilidad de agua, se ha propuesto que las especies de árboles presentan dos estrategias de resistencia para hacer frente a la sequía: evasión y tolerancia a la deshidratación. Generalmente, las especies que la evitan tienen atributos que les permiten mantener hidratados sus tejidos a pesar de haber una reducción en la disponibilidad de agua ambiental. En contraste, las especies capaces de tolerar la sequía pueden seguir fisiológicamente activas a pesar de experimentar deshidratación en sus tejidos. El género *Quercus* es biológica y ecológicamente diverso. Las especies de este género se distribuyen en una amplia variedad de ambientes, incluyendo sitios con una marcada estación seca. En México es común encontrar varias especies pertenecientes a las secciones taxonómicas más abundantes (*Quercus* y *Lobatae*) coexistiendo en una misma región. Tal es el caso de la Sierra de Santa Rosa en Guanajuato, una región semiárida, con un patrón de precipitación marcadamente estacional y donde habitan alrededor de 13 especies de encinos. Por lo tanto, en el presente estudio se exploró: i) si existe diferenciación en los mecanismos para hacerle frente a la sequía entre diez especies del género *Quercus* de la región o si la diferenciación está restringida a la sección taxonómica; ii) si la diferenciación de las especies ocurre a lo largo de la disyuntiva tolerar–evadir la deshidratación y iii) si existe una relación entre la estrategia de resistencia a la deshidratación y el ambiente donde se encuentran las especies. Se trabajó con diez especies del género *Quercus* cinco de la sección *Lobatae* y cinco de la sección *Quercus* y de cada especie se seleccionaron ocho individuos por especie. Para todas las especies se evaluó, durante un año, la fenología foliar, el potencial hídrico pre–amanecer y de medio día. Se calculó el potencial hídrico al cual se pierde turgor, el potencial osmótico a turgor completo y la capacidad de ajuste estomático. Además, se determinó la

eficiencia en el transporte de agua y la vulnerabilidad a la formación de embolismos del xilema. En total se trabajaron nueve atributos de uso de agua de las especies. El análisis de varianza filogenético arrojó diferenciación a nivel de sección en sólo un atributo, el tiempo al cual reducen su área foliar (LAL). A través del análisis de componentes principales se detectó que las especies se diferencian a lo largo de la disyuntiva propuesta. De tal manera, que en un extremo estuvieron las especies que pierden el turgor de sus tejidos a potenciales hídricos más negativos, con un xilema más resistente a la formación de embolismos y que pierden sus hojas al final de la temporada de sequía (caducifolias tardías). En contraste, las especies que evitan la deshidratación lo hacen cerrando sus estomas. Por último, se encontró una correlación entre la estrategia de uso de agua de cada especie y la disponibilidad de agua en el suelo: Las especies caducifolias tardías se encuentran en ambientes con menor disponibilidad de agua en el suelo y las perennes en sitios con un acceso al agua más estable a lo largo del año. Nuestros hallazgos sugieren que la alta diferenciación en el uso del agua entre las especies y su distribución en distintos ambientes hídricos permite la presencia de un alto número de especies cercanamente emparentadas en una misma comunidad.

## **Abstract**

In environments with water limitation, it has been proposed that tree species have two strategies to resist drought: avoidance and tolerance to dehydration. Generally, the species that avoid have traits that allow them to keep their tissues hydrated despite a reduction in the availability of environmental water. In contrast, drought tolerant species can remain physiologically active despite experiencing tissue dehydration. The genus *Quercus* is biologically and ecologically diverse; its species are distributed in a wide variety of environments, including sites with a marked dry season. In Mexico it is common to find several species that belong to the two most abundant taxonomic sections (*Quercus* and *Lobatae*) coexisting in the same region. This is the case of the Sierra de Santa Rosa in Guanajuato, a semi-arid region, with a marked precipitation pattern and where ca. 13 species of oaks coexist. Therefore, in the present study we explored: i) whether differences in the mechanisms to cope with drought differ between species of the genus *Quercus* in the region or if the differentiation is restricted to the taxonomic section; ii) if the differentiation of the species occurs along the tolerance-avoidance dehydration trade-off; iii) if there is a relationship between the strategy of resistance to dehydration and the environment where the species occur. We worked with ten species of the *Quercus* genus, five from the *Lobatae* section and five from the *Quercus* section. We selected eight individuals of each specie. For all species, during a year we characterized the leaf phenology, the pre-dawn and midday water potential. In addition, we calculated the turgor lost point, the osmotic potential at full turgor and the stomatal regulation. At the anatomical level, we quantified the xylem capacity for water transport and its vulnerability to embolisms. In total, we worked on nine water use traits. The phylogenetic analysis of variance exhibited differences between sections only in one trait, the time at which the leaf area begins to reduce (LAL). At the principal component

analysis, we detected the species differ along the tolerance–avoidance to dehydration trade–off; in one side we found a group of species that had a more negative turgor lost point, had a more resistant to embolism xylem and lost the total of their leaf area at the end of the dry season (late–deciduous). On the other hand, species avoid dehydration through a stringent stomatal control. Finally, we found a correlation between species’ water use strategy and soil water availability; the late deciduous species are found in drier environments while perennials are in moister sites. These findings suggest that the high differentiation in water use between species and their distribution in different water environments allows the coexistence of an import number of closely related species in the same community.

## **Introducción**

Las relaciones hídricas se refieren a como las plantas mantienen la hidratación de sus células, es decir, el conjunto de rasgos funcionales por los cuales las plantas obtienen el agua del suelo, la modulan en los tejidos y regulan su pérdida por transpiración en las hojas (Slatyer y Markus 1968; Lambers et al., 2008; Kudoyarova et al., 2013). Asimismo, las relaciones hídricas influyen en el desarrollo, funcionamiento y distribución de las plantas (Sterck et al., 2011; Cosme et al., 2017; Fontes et al., 2020). Particularmente, se ha descrito que en sitios con una alta heterogeneidad en la disponibilidad de agua, la variación en las relaciones hídricas entre especies puede generar especialización a lo largo de gradientes de disponibilidad de agua, promoviendo la partición de las especies en el nicho hídrico y disminuyendo la competencia interespecífica (Engelbrecht et al., 2007; Fallon y Cavender-Bares, 2018; Teshera-Levy et al., 2020; García et al., 2022). Lo anterior podría explicar una alta diversidad de especies filogenéticamente emparentadas a nivel local (Webb, 2000; Cavender-Bares et al., 2004; Aguilar-Romero et al., 2017; Arenas-Navarro et al., 2020). Además, el estudio de las relaciones hídricas en las plantas puede ayudar a predecir qué conjunto de atributos funcionales son más sensibles ante los cambios de temperatura y precipitación, producto del cambio climático global (McDowell, 2011; Klein, 2015; Santiago et al., 2018; Sánchez-Salguero et al., 2020). Por lo tanto, entender los mecanismos fisiológicos que subyacen a las relaciones hídricas en las plantas es fundamental para comprender los patrones de distribución y diversidad de especies, así como para predecir las consecuencias del cambio climático sobre las comunidades vegetales.

De acuerdo con las predicciones de cambio climático, se espera un incremento en la frecuencia y la duración de las sequías (IPCC, 2014). Durante la sequía la disponibilidad de agua del suelo puede ser menor que la demanda de ésta por las plantas, en ese momento se

dice que el suelo tiene un déficit hídrico. Esto resulta en un cambio negativo en el estatus hídrico de las plantas (Gilbert y Medina, 2016; Volaire, 2018). El desequilibrio que genera una reducción de la disponibilidad de agua para las plantas es conocido como estrés hídrico (Tardieu, 1996). Uno de los primeros efectos del estrés hídrico en las plantas es el cese del crecimiento. Ante el déficit hídrico en el suelo, las plantas cierran sus estomas para estabilizar su estatus hídrico, con esto, la pérdida de agua por transpiración disminuye, pero como consecuencia dejan de fijar carbono (Flexas y Medrano, 2002). Por otro lado, un incremento en déficit hídrico en las plantas, puede promover la formación de burbujas en los vasos del xilema (embolismos en los vasos del xilema) o incluso que estos colapsen interrumpiendo el transporte de agua (cavitación) (Tyree y Sperry, 1989; Sperry y Pockman, 1993; Brodribb et al., 2003). El estrés hídrico puede tener diferentes efectos en el funcionamiento de las plantas y estos efectos dependen de la intensidad y duración del estrés, así como de las respuestas de las especies para lidiar con éste (Chaves et al., 2002; Jaleel et al., 2009).

Las especies de árboles tienen distintos rasgos o atributos fisiológicos que les permiten hacerle frente a la sequía. Clásicamente, estos rasgos se han agrupado en dos estrategias: evitar y tolerar la deshidratación (Levitt, 1972). En general, las especies con la estrategia de evitar son sensibles a la deshidratación de sus tejidos provocada por el déficit hídrico del suelo, entonces tienen rasgos que les permiten a las plantas evitar el estrés por déficit hídrico (Markesteyn y Poorter, 2009; Vinya et al., 2019). Algunos ejemplos de estos rasgos son: la capacidad de enraizamiento profundo, que les permite acceder a agua subterránea (Gill y Jackson, 2000; David et al., 2007); almacenar agua en los tejidos de hojas y tallos (Borchert, 1994); un alto control estomático (isohidría) (Meinzer et al., 2016; Fu y Meinzer, 2019; Fu et al., 2019); así como la facultad de perder total o parcialmente las hojas

(hábito caducifolio) durante una temporada del año para reducir la pérdida de agua por transpiración de las hojas (Reich y Borchert, 1984; Sobrado, 1991; Bian et al., 2009; Wolfe et al., 2016; Neves et al., 2022). Asimismo, las especies con esta estrategia suelen tener rasgos que les permiten maximizar la obtención de recursos en los meses donde no se presenta déficit hídrico en el suelo; por ejemplo, una alta conductividad hidráulica en el tallo y altas tasas fotosintéticas (Brodribb y Feild, 2000; Hubbard et al., 2001; Markesteijn et al., 2011). Por otro lado, la estrategia de tolerancia está definida por rasgos que les permiten a las plantas seguir fisiológicamente activas a pesar de que exista déficit hídrico en sus tejidos y/o en el suelo. Algunos de estos rasgos comprenden una mayor seguridad hidráulica contra la cavitación, lo que está asociado a vasos del xilema pequeños con paredes gruesas y a una alta densidad de la madera (Hacke et al., 2001; Brodribb et al., 2010). También acumulan sustancias osmóticamente activas, que les permiten a las plantas mantener la turgencia de las células en las hojas ( $\Psi_{tp}$  más negativo) y continuar con el intercambio gaseoso, a pesar de que exista déficit hídrico en el suelo, es decir tienen un menor ajuste estomático (anisohídricas) (Argentel Martínez et al., 2016; Zivcak et al., 2016). Del mismo modo, se suele asociar una alta eficiencia en el uso del agua con esta estrategia (Craven et al., 2013). Por otro lado, los rasgos asociados a la tolerancia a la deshidratación están relacionados con un uso lento pero continuo de los recursos, y por lo general tienen tejidos (como madera y hojas) con un costo de construcción más alto, pero más resistentes y duraderos (Sperry et al., 2008; Reich, 2014; Lima et al., 2018). Es importante tener en cuenta que estas estrategias no son discretas, por ejemplo, se ha encontrado que existen especies caducifolias que tiran sus hojas hasta la mitad de la temporada de sequía y que tienen atributos asociados con una estrategia de tolerancia (Méndez-Alonzo et al., 2012; Vinya et al., 2019). A su vez, existen otras estrategias fenológicas de las hojas como el hábito brevideciduo, en cuyo caso las

especies se quedan sin hojas sólo por un periodo muy corto y recuperan rápidamente el total de su follaje, lo cual se ha visto es una respuesta que evolucionó al cambio temporal en la disponibilidad de luz y a la disminución de la temperatura (Cristiano et al., 2014). Sin embargo, no es claro si este último comportamiento fenológico representan un mecanismo para evitar la sequía estacional ni cuál es su relación con otros atributos de resistencia a la sequía (Méndez-Alonzo et al., 2012; Neves et al., 2022).

El estudio de los atributos y estrategias funcionales de las plantas nos permite obtener información pertinente a otros niveles de organización, como mecanismos de coexistencia y ensamblaje de comunidades biológicas. Particularmente, se han planteado dos procesos que determinan la estructura de las comunidades: el filtrado ambiental y la competencia interespecífica (Webb, 2000; Cavender-Bares et al., 2004). En el primer caso se espera que el ambiente permita que solo las especies que poseen las características fenotípicas para soportar ciertas condiciones ambientales permanezcan en ese lugar (Weiher y Keddy, 1995; Kelly et al., 2001; Kluge y Kessler, 2011). En algunos sitios este proceso puede promover la coexistencia de especies estrechamente relacionadas filogenéticamente, ya que se esperaría que tengan atributos que les permitan hacerle frente a condiciones similares. En el segundo caso, se espera que las especies cercanamente emparentadas tengan nichos similares y por lo tanto, compitan por los mismos recursos, lo que limitaría su coexistencia a largo plazo (Gause, 1934; Smrček, 1973). En comunidades con una alta heterogeneidad ambiental y una alta diversidad de especies del mismo género, ambos procesos podrían estar operando a diferentes escalas, siendo el filtraje ambiental más importante a escalas mayores y las interacciones biológicas a escala local (Webb, 2000; Cavender-Bares et al., 2004). La diversidad de rasgos para responder a la sequía entre las especies de una comunidad puede

promover un uso diferencial (en espacio y tiempo) del agua, lo que puede dar lugar a la partición del nicho hídrico entre las especies a nivel local (Engelbrecht et al., 2007; Teshera-Levy et al., 2020; Garcia et al., 2022). Este puede ser un mecanismo factible para explicar la coexistencia local de un alto número de especies cercanamente emparentadas (Webb, 2000).

El género *Quercus* está ampliamente distribuido en el hemisferio norte y además es altamente diverso en el neotrópico, especialmente en México (Nixon, 2006). Además, las especies de este género son ecológicamente diversas y se distribuyen en una gran variedad de ambientes (Nixon, 2006). El género se divide en dos subgéneros: *Cerris* y *Quercus*. El primero incluye especies de Europa y Asia y el segundo incluye principalmente especies Neárticas, pero también algunas Euroasiáticas. El subgénero *Quercus* a su vez se divide en cinco secciones cuyas especies se distribuyen extensamente en América del Norte, *Ponticae*, *Virentes*, *Protobalanus*, *Quercus* y *Lobatae*, (Denk et al., 2017). Las secciones *Quercus* y *Lobatae* son las más ampliamente distribuidas en México y comúnmente coocurren en simpatría (Cavender–Bares et al., 2018). En algunas zonas de América se han detectado bosques de encinos compuestos por una gran riqueza de especies de estas dos secciones (Nixon, 1993; Cavender–Bares et al., 2004; Valencia, 2004; Arenas–Navarro, et al., 2020). De acuerdo con diferentes autores, las especies de la sección *Quercus* son más tolerantes al estrés por deshidratación que las especies de la sección *Lobatae* (Nixon, 1993; Zavala-Chávez, 1998; Cavender-Bares et al., 2004; Poulos et al., 2007). Sin embargo, estudios recientes detectaron que la resistencia a la deshidratación entre las especies de encinos mexicanas parece ser independiente de la sección a la que pertenecían (Aguilar-Romero et al., 2017; Arenas-Navarro et al., 2020; Arenas-Navarro et al., 2021).

Trabajos recientes han demostrado variación en el uso de agua entre las especies de encinos y su relación con la distribución de las especies a lo largo de gradientes de aridez a nivel de regional y local (Zacarias-Eslava et al., 2011; Aguilar-Romero et al., 2017; Fallon y Cavender-Bares et al., 2018; Mota-Gutiérrez et al., 2020; Arenas-Navarro et al., 2020). En el centro de México, se pueden ubicar comunidades semiáridas alrededor de los 2000 m.s.n.m., un ejemplo es la Sierra de Santa Rosa en Guanajuato, región caracterizada por tener un marcado patrón en la estacionalidad de la precipitación y una alta variación interanual de la misma, a su vez, tiene una topografía compleja que promueve la generación de gradientes hídricos (Martínez-Cruz et al., 2009). En este sitio se ha registrado que confluyen alrededor de 13 especies de encinos, y la evidencia sobre la configuración espacial de las poblaciones en esta comunidad señala que tienen una distribución diferencial (Martínez-Cruz et al., 2009). En particular, en la zona se han reportado distintos arreglos de las especies de encinos de ambas secciones, por ejemplo, *Quercus jonesii* Trel se distribuye en un gradiente altitudinal de entre los 2000–2600 m.s.n.m. y se encuentra en laderas rocosas. También se reportaron asociaciones entre *Q. laurina* Humb. y Bonpl. con *Q. rugosa* Née, *Q. potosina* Trel con *Q. castanea* Née y *Q. potosina* Trel con *Q. eduardii* Trel (Martínez-Cruz et al., 2009). El primer par de especies es más frecuente ubicarlo en los microambientes de mayor altitud, que además eran los ambientes más húmedos, y las últimas dos asociaciones, en las crestas de los cerros (Pineda-García, obs. pers.). Esta evidencia sugiere que, en esta comunidad semiárida, la distribución de las especies de encino puede estar influenciada por su capacidad de explotación del agua y su tolerancia a la deshidratación. Por lo tanto, en el presente estudio se exploró si las diez especies de encinos más abundantes en la región difieren en sus relaciones hídricas como una posible explicación a la confluencia a nivel local de un número importante de especies. Para lo cual, en el campo, en cada especie se hicieron

mediciones mensuales del potencial hídrico pre-amanecer (entre las 2 a las 5 horas del día) y del potencial hídrico de medio día (entre las 12 a las 15 horas de la tarde), como un indicador de la humedad del suelo y como indicador del máximo estrés hídrico que soportaron a lo largo del año muestreado, respectivamente. A su vez, esta información permitió caracterizar la estrategia de ajuste estomático de cada una de las especies (hidroespacio), es decir si respondían cerrando sus estomas ante un pequeño cambio en el estatus hídrico del suelo (isohídricas) o si mantenían los estomas abiertos a pesar de experimentar un severo cambio en el estatus hídrico del suelo (anisohídricas). De la misma forma, para caracterizar la fenología de las hojas, mensualmente se colectaron cinco muestras aleatorias de ramillas terminales y se les determinó el área foliar. Por último, se determinó la tolerancia a la deshidratación del xilema y de las hojas. En el xilema, a través de cortes y observaciones microscópicas se determinó en los vasos su resistencia a la formación de embolismos y su capacidad de flujo de agua. En las hojas se caracterizó el punto de pérdida de turgor y el potencial osmótico a turgor completo a través de curvas presión-volumen.

## **Hipótesis**

Dada la marcada estacionalidad en el patrón de precipitación y la presencia de gradientes hídricos en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato, las especies de encinos presentarán variación en su estrategia de uso del agua. En ese sentido, esperamos que exista una alta diferenciación entre las especies independientemente de la sección taxonómica a la que pertenecen. En particular, se espera que las especies se diferencien a lo largo de la disyuntiva entre tolerar y evadir la deshidratación. Las especies tolerantes estarían caracterizadas por una pérdida de turgor a potenciales hídricos más negativos, un xilema más resistente a la formación de embolismos y que sean las menos caducifolias. En contraste, las especies con una estrategia de evitar la deshidratación tendrán una mayor regulación estomática (isohídricas) y una mayor capacidad de conducir agua en el xilema y serán las más caducifolias. A su vez, esperamos que estas dos estrategias se ubiquen en ambientes hídricos contrastantes, es decir, las especies tolerantes se encontrarán en sitios con un mayor déficit hídrico y las especies con una estrategia de evitar la sequía en ambiente con menor variación en la disponibilidad de agua en el suelo.

## **Objetivo general**

Explorar la variación en las relaciones hídricas y resistencia a la sequía entre diez especies de *Quercus* en una zona con marcada estacionalidad en el centro de México.

## **Objetivos específicos**

1. Monitorear el cambio en los  $\Psi_{md}$  y  $\Psi_{pd}$  de las especies a lo largo de un año.
2. Estimar el nivel de ajuste estomático (anisohídria o isohídria) de las distintas especies.
3. Determinar para cada especie el tiempo que permanecen sin hojas o con el menor número de hojas a lo largo de un año como indicador de la fenología.
4. Cuantificar atributos anatómicos del xilema del tallo relacionados con la resistencia a la formación de embolismos y la eficiencia en el transporte de agua.
5. Cuantificar la pérdida de turgor y el potencial osmótico en ramillas terminales durante el pico de la temporada de lluvias en las diez especies de encinos.
6. Examinar si la diferenciación entre las especies está restringida por las relaciones filogenéticas.
7. Explorar si la diferenciación entre especies es guiada por la disyuntiva funcional entre tolerar vs evitar la deshidratación.

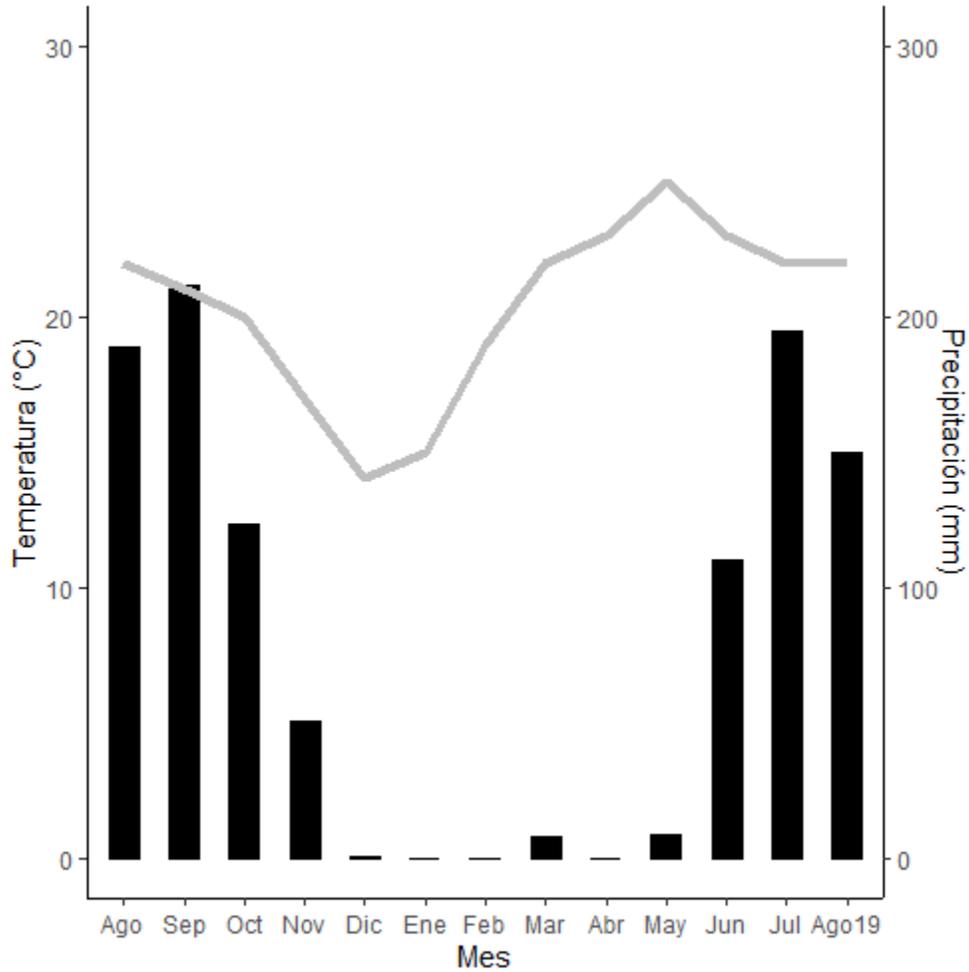
## Método

### Sitio de estudio

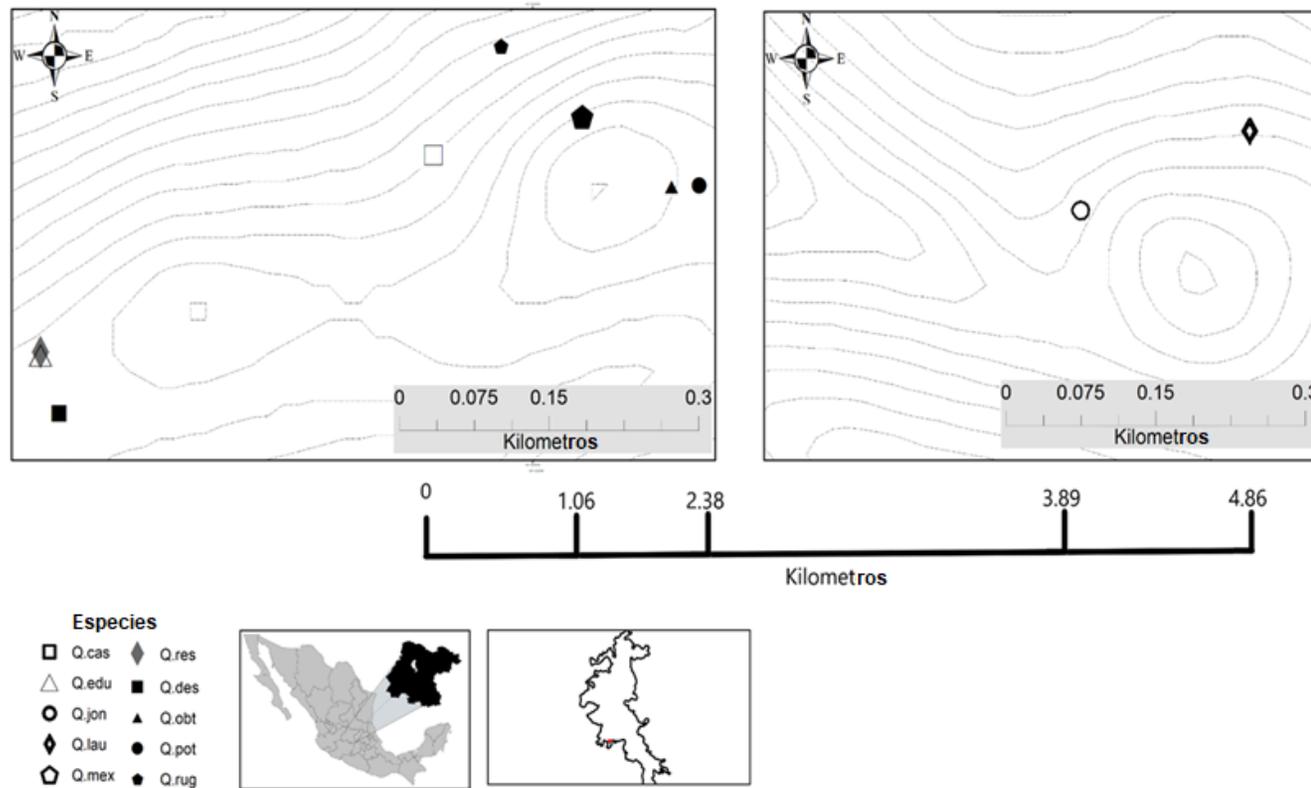
El estudio se realizó en el Área Natural Protegida Sierra de Santa Rosa en el estado de Guanajuato, este lugar se encuentra entre los 20°45'–21°25' N y los 100°53'–101°25' O (CONANP, 1998). El clima es templado semiárido con lluvias en verano, la precipitación promedio anual es de 800 mm con un periodo de sequía de siete meses (de noviembre a mayo), la temperatura media anual es de 18°C (CONANP, 1998) (Figura 1). En la porción norte de la microcuenca las heladas son importantes y ocasionalmente se presentan nevadas (CONANP, 1998). El tipo de vegetación que predomina es el bosque de encino (*Quercus* sp.) en asociación con madroño (*Arbutus* sp.) y pingüica (*Arctostaphylos pungens* Kunth). De acuerdo con lo descrito por Martínez–Cruz et al., (2009), pueden distinguirse cuatro asociaciones de especies de encinos en esta región, las cuales responden a características micro climáticas de la zona. Por ejemplo, la especie *Quercus jonesii*, se distribuye de manera muy limitada sobre afloramientos rocosos en sitios con mucha incidencia solar y una altitud de 2000–2600 metros sobre el nivel del mar (m. s. n.m.) (Martínez–Cruz et al., 2009). Por otro lado, *Quercus laurina* y *Q. rugosa* se distribuyen en zonas altas y húmedas en la región (2600–2750 m.s.n.m.) en laderas con pendientes de 30° (Martínez–Cruz et al., 2009). *Q. Quercus castanea* y *Q. potosina* se encuentra en sitios con altitud de 2300–2600 m.s.n.m. y pendientes de 30° (Martínez–Cruz et al., 2009). Mientras que la asociación *Q. eduardii*–*Q. Q. potosina*, se distribuye sobre pendientes de más de 30° o sobre pequeñas mesetas en un intervalo altitudinal de 2400–2500 m.s.n.m. (Martínez–Cruz et al., 2009). Adicionalmente, observamos que *Q. deserticola* se distribuye en las zonas planas y menos húmedas de la zona, lo que concuerda con lo observado por Aguilar–Romero et al. (2017) y Mota-Gutiérrez et al. (2020) para la cuenca del lago de Cuitzeo. Finalmente, durante el muestreo observamos que

los individuos de *Q. resinosa* se distribuían en conjunto con *Q. eduardii* en zonas con pendiente pronunciada (obs pers.).

En el presente estudio se trabajó con las diez especies de encinos más abundantes en la zona, cinco de las cuales pertenecen a la sección *Lobatae* (*Q. castanea* Neé, *Q. jonesii* Trel, *Q. eduardii* Trel, *Q. laurina* Humb y Bonp y *Q. mexicana* Humb y Bonp) y las otras cinco a la sección *Quercus* (*Q. deserticola* Trel, *Q. obtusata* Bonp, *Q. potosina* Trel, *Q. resinosa* Liemb y *Q. rugosa* Neé). En cada ensayo se trabajó con ocho individuos de cada una de estas especies y siempre se utilizaron los mismos individuos. Los individuos de cada especie se localizaban en contigüidad formando manchones y en general la distancia entre los manchones de especies fue de menos de seis kilómetros (Figura 2). Así mismo, un criterio adicional de selección fue la accesibilidad a cada población ya que requeríamos de transportar el equipo y el tanque de gas nitrógeno para las mediciones de potencial hídrico. Por último, para mantener la ubicación de cada individuo, se le colocó una pequeña marca en la base del tallo con el nombre de la especie y el número de individuo asignado, además se registró su ubicación geográfica con una unidad GPS portátil (Modelo eTrex 10, precisión 2 m.)(Figura 2).



**Figura 1.** Temperatura promedio y precipitación mensuales en el año de muestreo inició en agosto del 2018 y finalizó en agosto de 2019. Los datos fueron obtenidos del Observatorio Meteorológico de la Ciudad de Guanajuato, Guanajuato. (021.015N, -015 N, -101.266 E UTM.). Las barras negras indican la acumulación mensual de lluvia y la línea continua gris indica la temperatura promedio mensual.



**Figura 2.** Localización de las poblaciones de las diez especies con las que se trabajó en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. Los símbolos sin relleno representan a las especies de la sección Lobatae y los símbolos negros a los de la sección *Quercus*. Símbolos: Cuadrado sin relleno= *Q. castanea*, triángulo sin relleno= *Q. eduardii*, círculo sin relleno= *Q. jonesii*, rombo sin relleno= *Q. laurina*, triángulo invertido sin relleno= *Q. mexicana*, cuadrado relleno= *Q. deserticola*, triángulo relleno= *Q. obtusata*, círculo relleno= *Q. potosina*, rombo relleno= *Q. resinosa* y triángulo invertido relleno= *Q. rugosa*. Acrónimos: Q. cas= *Quercus castanea*, Q. jon= *Quercus jonesii*, Q. edu= *Quercus eduardii*, Q. lau= *Quercus laurina*, Q. mex= *Quercus mexicana*, Q. des= *Quercus deserticola*, Q. obt= *Quercus obtusata*, Q. pot= *Quercus potosina*, Q. res= *Quercus resinosa* y Q. rug= *Quercus rugosa*. Las líneas continuas representan las curvas de nivel a 10 m.

## **Fenología de las hojas**

Durante un año, comenzando en agosto del 2018 y finalizando en julio del 2019, se realizaron mediciones del cambio en el área foliar en ramillas terminales de manera mensual, y durante la temporada de mayor sequía las mediciones se hicieron de forma quincenal en cada uno de los ocho individuos de cada especie. Para esto, en cada fecha de muestreo se colectaron aleatoriamente, de cada individuo, cinco ramillas terminales completamente desarrolladas, expuestas al sol y sin daño por herbivoría. Para el conjunto total de hojas de cada ramilla, se obtuvo una imagen de alta resolución (96 ppp) con un escáner (Epson V800, Epson Corporation, Japón) y se calculó el área foliar total en cada ramilla con el programa WinRhizo® (Régent Instrument Inc., 2001). Con esta información se trazó el cambio en el porcentaje de área foliar durante el año para cada especie. Por individuo, estos valores se transformaron a porcentaje usando el valor más alto de área foliar de cada individuo durante el año como el 100% y el valor de cada individuo se promedió para obtener un valor por especie por fecha de muestreo, siguiendo el método de González-Rebeles et al. (2021). Para cada fecha de medición se obtuvo un valor promedio para el conjunto de individuos de cada especie; este cambio porcentual se graficó contra los días de la duración del muestreo, teniendo el día 1 como el 4 de agosto del 2018. A los datos del cambio del porcentaje de área foliar de cada especie, medidos mensualmente se les ajustó un modelo cuadrático y se calculó el día en el cual pierden el 50% de área foliar (**LAL**) y el número de días en que pasan con 50% o menos de su área foliar (**DL50**). Aunque durante el muestreo *Quercus rugosa* y *Q. laurina* no se quedaron totalmente sin hojas y si se quedaron con un porcentaje menor al 50% de área foliar en su copa en algún momento del muestreo. Para el caso de *Q. eduardii*, aunque todos los individuos de la población se quedaron completamente sin hojas, su respuesta fue la más asincrónica de todas las especies.

## Potencial hídrico

El potencial hídrico de cada individuo de cada especie se midió al mismo tiempo que la fenología. Con una cámara de Scholander (Modelo 1505D, PMS Inc., Estados Unidos de América), se midió el potencial hídrico pre-amanecer ( $\Psi_{pd}$ ). en dos a tres ramillas terminales con hojas completamente bien desarrolladas. Posteriormente, entre las 13 y 14 horas del día se midió el potencial hídrico de medio día ( $\Psi_{md}$ ). Se obtuvo un valor promedio de  $\Psi_{pd}$  y  $\Psi_{md}$  por fecha de muestreo por especie y para hacer una caracterización descriptiva del comportamiento del potencial hídrico a lo largo del año se graficaron contra los días de duración del muestreo. Con los datos de la temporada de sequía (enero a mayo), obtuvimos el promedio para el conjunto de individuos el potencial hídrico de medio día mínimo, es decir más negativo, que experimentaron los individuos de cada especie durante un año de muestreo ( $\Psi_{min}$ ) como un indicador de su tolerancia al estrés hídrico.

Por otra parte, los datos de  $\Psi_{pd}$  y  $\Psi_{md}$  de enero a mayo (temporada de sequía) y antes de que los árboles tiraran sus hojas se usaron para calcular el hidro-espacio de las especies, como indicador de la estrategia de cierre estomático, es decir, su nivel de isohídria o anisohídria, siguiendo el protocolo propuesto por Fu et al., (2019). Para cada especie se graficó el  $\Psi_{md}$  contra el  $\Psi_{pd}$  y posteriormente, se descartaron todos los datos que quedaron por debajo (más negativos) del momento en el que  $\Psi_{md}$  y  $\Psi_{pd}$  fueron similares. Para cada especie, a este subconjunto de datos se les trazó una regresión lineal, obteniendo la ordenada al origen y la pendiente, y se calculó el hidro-espacio (**HA**) siguiendo la formula (Fu y Meinzer 2019):

1

$$HA = \frac{\alpha^2}{2(1 - \beta)}$$

Donde  $\alpha$  es la intersección de la regresión lineal y  $\beta$  la pendiente. En este sentido, los valores altos de HA representan mayor grado de anisohídria en las especies, mientras que valores bajos representan mayor grado de isohídria (Meinzer et al., 2016; Fu y Meinzer, 2019).

### **Curvas presión–volumen**

Las curvas de presión–volumen (P–V) se generaron durante el pico de la temporada de lluvias en agosto de 2018 para garantizar que los árboles estuvieran en su nivel de máxima hidratación por lo que no están experimentando desbalances hídricos. Durante el pre–amanecer, se recolectó una rama expuesta al sol por individuo de cada especie. Para evitar su desecación durante el transporte, se metieron a una bolsa de sello hermético que contenía una toallita de papel humedecida con agua, antes de cerrarla se le sopló para saturarla de vapor de agua y CO<sub>2</sub>, y se colocaron en una hielera. En el laboratorio, las curvas se generaron siguiendo la técnica de secado en banco (bench drying technique) (Sack y Pasquet-Kok 2011). En cada una de las ocho ramas por especie se midió el potencial hídrico de las ramas con la bomba de Scholander (Modelo 1505D, PMS Inc, Estados Unidos de América) y luego su peso fresco, a una precisión de 0.0001g con una balanza analítica (PIONEER, Ohaus Corporation, Estados Unidos de América, precisión de 0.0001 g). Posteriormente, se dejaron deshidratar en un sitio con entrada de aire durante cinco minutos. Transcurrido ese tiempo, se midió otra vez su potencial hídrico y se cuantificó su peso. Este procedimiento se repitió progresivamente hasta que las ramillas alcanzaron un potencial hídrico de aproximadamente –3 MPa (Meinzer et al., 2014). Los valores de potencial hídrico y de peso por ramilla se

utilizaron para generar las curvas Presión–Volumen (P.V.), a través de las cuales se obtienen atributos de las hojas relacionados con la resistencia a la deshidratación. Para la estimación de los atributos se utilizó el protocolo y hoja de cálculo generada por Sack y Pasquet-Kok (2011). Se calculó el potencial osmótico a turgencia completa ( $\pi_{FT}$ ); este parámetro es un indicador de la cantidad de solutos contenidos en la célula cuando está en turgor completo (completo estado de hidratación), un menor valor (más negativo) indica más concentración de solutos en las células de las hojas (Lambers et al., 2008). Así mismo, se calculó el potencial hídrico al punto de pérdida de turgencia ( $\Psi_{TIP}$ ), el cual se ha encontrado que es un buen indicador de la tolerancia a la deshidratación en las plantas (Lambers et al., 2008; Bartlett et al., 2012)

### **Atributos anatómicos del xilema**

Para cuantificar atributos del xilema indicadores de la capacidad de flujo de agua y de su resistencia a la formación de embolismos, en agosto, que es el pico de la temporada de lluvias en nuestro sitio de estudio, se colectó una ramilla de nuevo crecimiento de cada uno de los ocho individuos de cada especie (El diámetro promedio de todas las especies fue de 2.25 mm, el diámetro promedio mayor fue de 4.4 mm de *Q. jonesii* y el diámetro promedio menor fue de 1.07 mm de *Q. laurina*). Si bien, no se pueden hacer generalizaciones de nivel de planta completa ya que solo se trabajó con las ramillas terminales de todos los individuos y no se trabajó con el tallo principal ni raíces, puede ayudar a entender los factores funcionales y fisiológicos que influyeron en respuesta a la variación de la disponibilidad de recursos de ese año. Antes de su procesamiento, las muestras se conservaron en alcohol y glicerol (50/50). En el laboratorio, las muestras se lavaron con agua destilada y posteriormente se hicieron cortes de 10 micras de espesor con un microtomo (Vibratome VT1000S Leica Microsystems,

Alemania) y se tiñeron con azul de toluidina al 5%. Posteriormente se sometieron a un proceso de deshidratación haciéndolas pasar por alcohol a distinta concentración y luego se sumergieron en una solución de xilol. Finalmente, se fijaron con resina sintética en un portaobjetos. Las muestras se observaron en un microscopio (Axio Imager A2, Carl Zeiss, Alemania), y dependiendo de la especie se tomaron entre dos y cuatro fotos con el objetivo 10x y diez fotos con el objetivo 40x, esto para conseguir la zona que tuviera el mejor contraste y los vasos más completos para ser medidos.

La fotografía bajo el objetivo 10x se utilizó para cuantificar la densidad de vasos (VF), como el número de vasos presente en un mm<sup>2</sup>. Para esto de cada muestra se seleccionó cuidadosamente un área del corte que estuviera completo y con vasos visibles. Posteriormente, con la ayuda de Image J ® se contaron manualmente, es decir, no de forma automatizada, cada uno de los vasos en el área seleccionada para evitar confundirlos con algún otro tipo celular como floema o medula. Los vasos se empezaron a contar a las 12 horas y siguiendo las manecillas del reloj, además con la ayuda de Image J ® se iban marcando los vasos manualmente. Para el caso de las fotografías 10x los vasos que se midieron estaban concentrados entre cambium y medula. Con el objetivo 40x se tomaron fotografías para estimar el diámetro ponderado de 25 vasos, estos se seleccionaron cuidadosamente tratando de capturar la variación en los tamaños de los vasos. Ya que los vasos no eran circulares se calculó el diámetro ponderado, para a esto a cada vaso se le midió su diámetro mayor y diámetro menor y se sacó un promedio por vaso a 25 vasos por individuo por especie. El diámetro ponderado se utilizó para calcular el diámetro hidráulico (**D<sub>h</sub>**), el cual se calculó de la siguiente forma:

$$D_h = \left[ (1/n) \sum_{i=1}^n d^4 \right]^{1/4}$$

Donde *d* es el *i*-ésimo diámetro de *n* vasos del xilema (Poorter et al., 2010).

Por otra parte, a 25 fibras por individuo por especie se les midió su diámetro mayor y menor incluyendo pared y lumen y con esto se calculó el diámetro promedio de cada fibra (**FD**). El índice de vulnerabilidad (**IV**) se determinó utilizando el método de Carlquist (1977) donde  $IV = D_h/VF$ , donde  $D_h$  es el diámetro hidráulico ( $\mu\text{m}$ ) y  $VF$  es la densidad de vasos en un milímetro cuadrado (número de vasos/ $\text{mm}^2$ ) (Anexo 3). También se calculó la conductividad hidráulica teórica de agua (**K<sub>h</sub>**) ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{Mpa}^{-1}$ ) con la fórmula de Poorter et al., (2010):

$$K_h = (\pi \rho_w \times 128n \times VF \times D_h)$$

Donde  $n$  es la viscosidad del agua a  $20^\circ\text{C}$  ( $1.002 \times 10^{-3}$  a  $20^\circ\text{C}$ ),  $\rho_w$  es la densidad del agua a  $20^\circ\text{C}$  ( $998.2 \text{ kg m}^{-3}$ ),  $VF$  es la densidad de vasos en un  $\text{mm}^2$  y  $D_h$  es el diámetro hidráulico en metros.

Todos estos atributos se promediaron para obtener un valor por especie. Donde  $d$  es el  $i$ -ésimo diámetro de  $n$  vasos del xilema Poorter et al., (2010).

### **Análisis estadístico**

Debido a que las especies no representan puntos de análisis independientes, se realizaron análisis basados en métodos comparados para controlar el efecto del grado de parentesco que las especies comparten (Felsenstein, 1985). Para esto, se utilizó la filogenia generada para los encinos de América (Hipp et al., 2020), en la que se encuentran representadas todas las especies del presente estudio (Anexo 1). De dicha filogenia se extrajeron las diez especies de nuestro estudio con la función *drop.tip* del paquete *ape 5.0* (Paradis y Schliep, 2019) del software *R Project* (Anexo 1). Para determinar si los atributos de uso del agua estaban limitados a nivel de la sección, se calculó un valor promedio de cada atributo (LAL, DL50,

$\Psi_{\min}$ , HA,  $\pi_{Ft}$ ,  $\Psi_{Tlp}$ , FD, IV,  $K_h$ ) para cada especie y se realizó un ANOVA filogenético, para lo que se utilizó la función *aov.phylo* del paquete *geiger v.2.0* (Pennell et al., 2008). Posteriormente, en los casos en que no se presentó un efecto de la sección taxonómica y para explorar el grado de diferenciación en los atributos entre las especies se realizó una ANOVA de una vía.

Por otra parte, con los valores promedio de cada atributo de cada especie se generaron Contrastes Independientes de la Filogenia (PIC) (Felsenstein, 1985), los que se obtuvieron utilizando la función *pic* del paquete *ape* (Paradis y Schliep, 2019). Para explorar si las especies se diferencian a lo largo del gradiente entre tolerar - evitar la deshidratación, se utilizó el valor de los contrastes de cada atributo y se generó un análisis de componentes principales (PCA). De la misma forma, se generó un segundo análisis de componentes principales utilizando a cada especie como un punto independiente de análisis. En ambos casos se utilizaron los valores positivizados del potencial osmótico a turgencia completa ( $\pi_{Ft}$ ), potencial hídrico al punto de pérdida de turgencia ( $\Psi_{Tlp}$ ) y potencial hídrico de medio día mínimo ( $\Psi_{\min}$ ). Posteriormente, se exploró la relación que tenía cada uno de los atributos con los dos ejes que explicaron el mayor porcentaje de varianza a través de una correlación de *Pearson*.

Finalmente, para caracterizar el hábitat hídrico de cada especie, utilizamos el valor del potencial hídrico pre-amanecer ( $\Psi_{pd}$ ) como indicador del nivel de humedad en el suelo ( $\Psi_{suelo}$ ), ya que el potencial hídrico de la planta y el suelo tienden a equilibrarse durante la noche. Particularmente, para esta caracterización utilizamos el valor mínimo (más negativo) que experimentó cada individuo de cada especie durante la temporada seca. Para explorar si existe una relación entre la estrategia de uso de agua y el hábitat hídrico, se realizó una correlación simple de *Pearson* entre el  $\Psi_{suelo}$  contra los eigen valores de cada especie de los

dos primeros ejes del PCA. Todos los análisis se realizaron con ayuda del software R Project v 4.0.0.

## Resultados

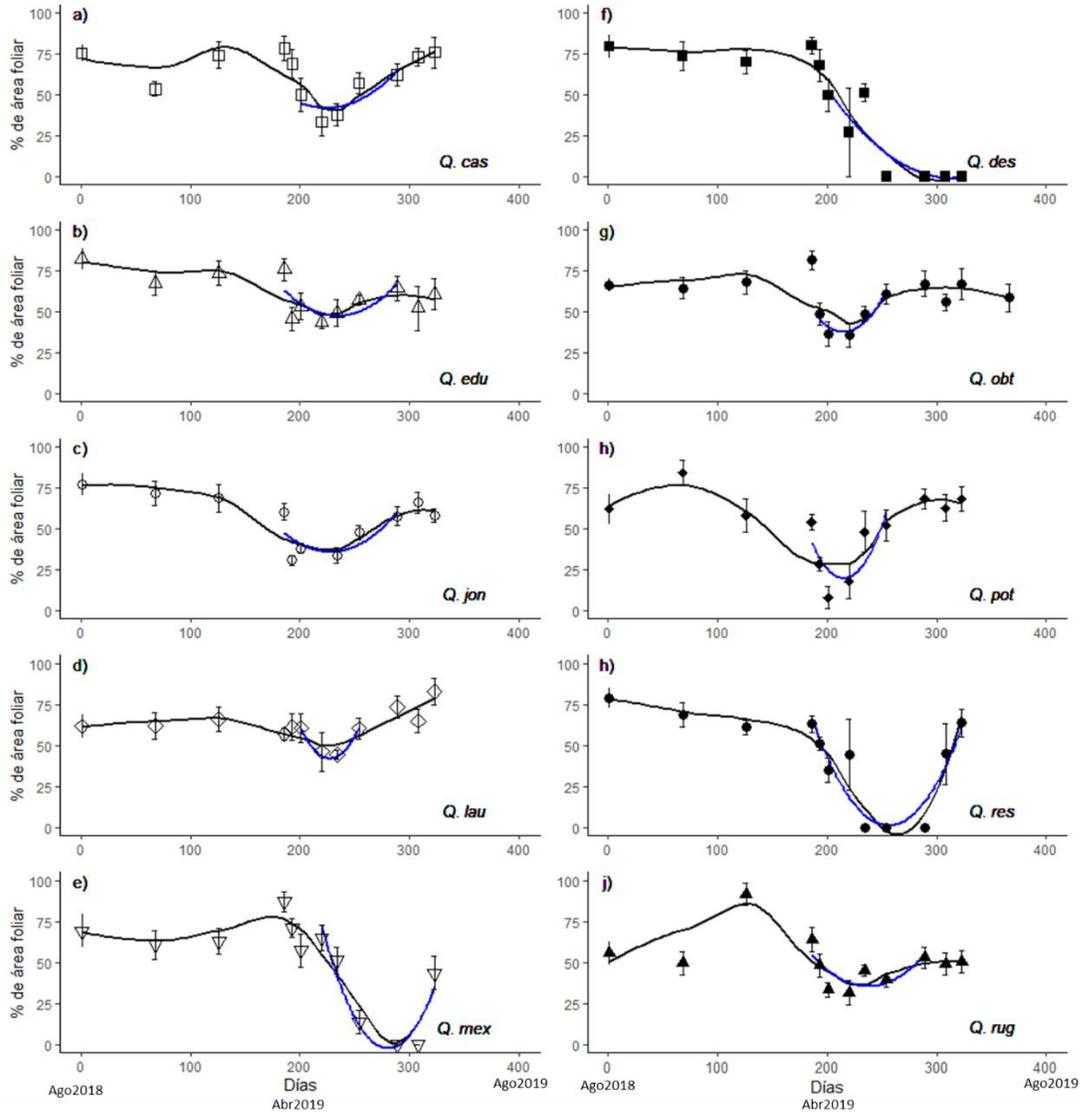
### Diferenciación a nivel de sección filogenética y entre especies en atributos indicadores de la resistencia a la sequía.

Únicamente detectamos diferencias a nivel de sección filogenética para el día en el que las especies pierden el 50% de su área foliar (LAL) con el ANOVA filogenético ( $R^2= 0.46$ ,  $p= 0.03$ ). En general, las especies de la sección *Quercus* pierde el 50% de su área foliar antes que las especies de la sección *Lobatae*. En el resto de los atributos no se encontraron diferencias significativas entre secciones (Tabla 1).

**Tabla 1.** Diferenciación a nivel de la sección taxonómica, exploradas a través de una ANOVA filogenética. En el análisis se usó la media de cada atributo para cada especie, y se probó si existían diferencias a nivel de la sección filogenética (*Lobatae* vs *Quercus*). Los valores de  $F$ ,  $R^2$  y  $p$  se muestran en la tabla. Los valores de  $p$  en negritas indican significancia  $< 0.05$ . Atributos:  $\pi_{Ft}$  potencial osmótico a turgencia completa (MPa x-1);  $\Psi_{Tlp}$  potencial hídrico al punto de pérdida de turgencia (MPa x-1);  $K_h$  = conductividad hidráulica teórica del xilema ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ),  $IV$ = índice de vulnerabilidad del xilema;  $FD$ = diámetro de fibra el xilema ( $\mu\text{m}$ );  $\Psi_{\text{min}}$ = Potencial hídrico de medio día mínimo (MPa);  $DL50$  (días que las especies pasan con menos del 50% de sus área foliar);  $LAL$  (el día, contando como uno el inicio del muestreo, en el que las especies perdieron el 50% de su área foliar);  $HA$ = Hidro-espacio ( $\text{MPa}^2$ ).

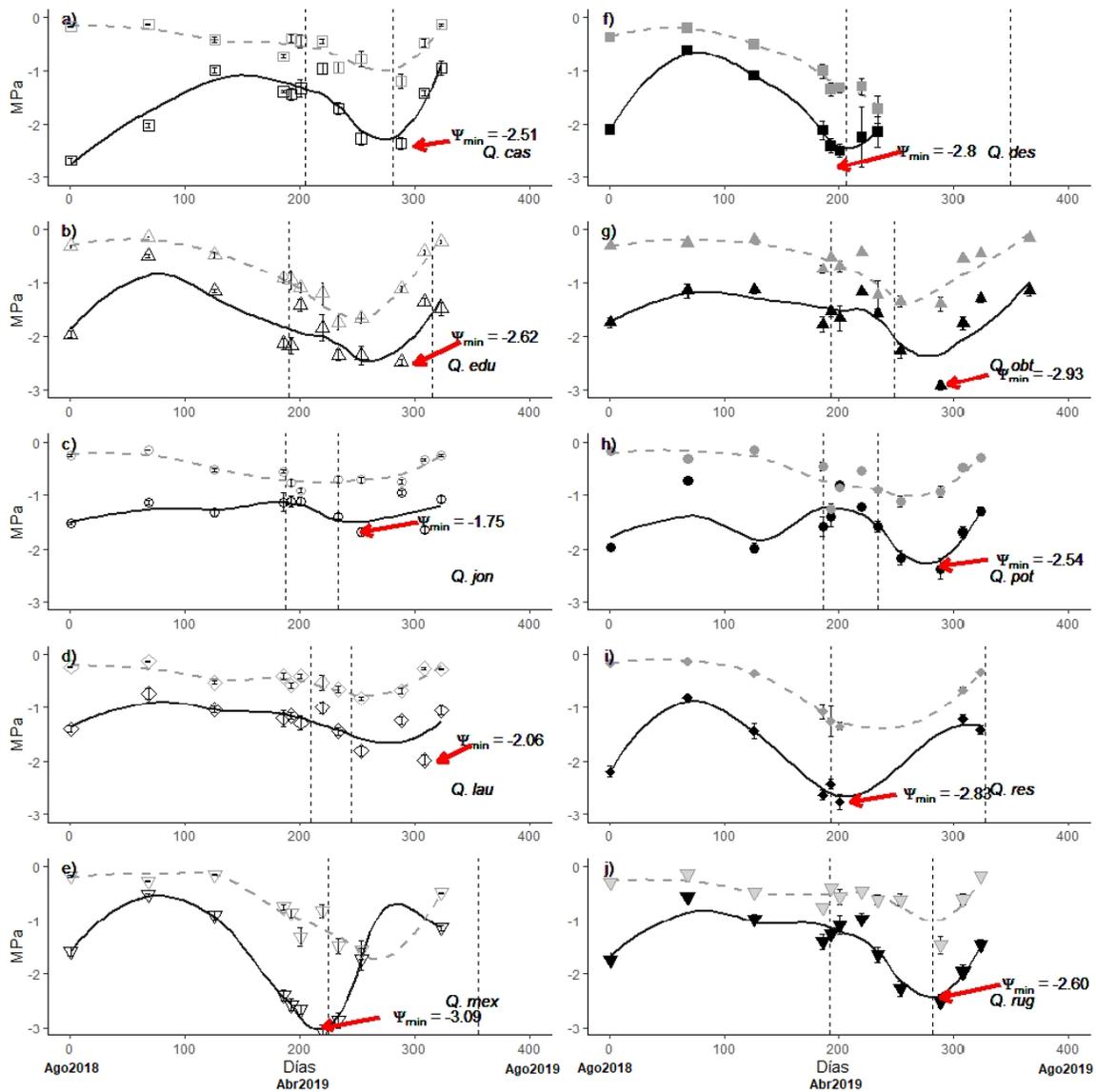
atributo	F	$R^2$	$p$
$\pi_{Ft}$	0.01	0.001	0.92
$\Psi_{Tlp}$	2.20	0.216	0.18
$K_h$	1.65	0.171	0.24
$IV$	1.54	0.161	0.25
$FD$	0.01	0.001	0.92
$\Psi_{\text{min}}$	1.91	0.091	0.20
$DL50$	1.40	0.042	0.27
$LAL$	6.81	0.46	<b>0.03</b>
$HA$	0.84	0.095	0.39

Respecto a los patrones fenológicos observados para el conjunto de especies, y, debido a que a los datos obtenidos del muestreo anual de la fenología se les trazó un modelo cuadrático para obtener los datos de LAL y DL50, únicamente se cuenta con un valor por especie. En general, se detectó que, a partir de febrero, ~200 días después de que comenzó el monitoreo, todas las especies tiran al menos 50% de su área foliar (LAL). Sin embargo, entre las especies existió variación en el porcentaje de área foliar que tiran y el tiempo que se quedan con un porcentaje menor al 50% de área foliar. De acuerdo con el modelo cuadrático ajustado a los datos pudimos detectar tres tipos de comportamiento. Por un lado, está el grupo conformado por *Q. potosina*, *Q. jonesii*, *Q. obtusata* y *Q. castanea* que pierden más del 50% de su área foliar (LAL) hacia el mes de febrero y pasan entre 46 y 77 sin hojas en sus copas y posteriormente, las recuperan en su totalidad entre marzo y abril, antes de que comience la temporada de lluvias (Figura 3a, c, g, h). Por otro lado, está el grupo de *Q. eduardii*, *Q. resinosa*, *Q. deserticola* y *Q. mexicana* que empiezan a perder hasta el 50% de su área foliar en marzo, se quedan completamente sin hojas en la copa (DL50), a excepción de *Q. eduardii* que en promedio perdió 75% de su área foliar a los 124–143 días y finalmente, la recuperan en la temporada de lluvias (entre junio y julio) (Figura 3b, e, f, i). Cabe señalar, que los distintos individuos de *Q. eduardii* sí se quedan completamente sin hojas, pero no lo hacen de forma sincrónica, lo que generó este patrón a nivel de todos los individuos muestreados. Por último, están *Q. laurina* y *Q. rugosa* que pierden solo hasta el 50% de su área foliar (DL50), pero no se quedaron completamente sin hojas en ningún momento del muestreo (3d y j).



**Figura 3.** Fenología foliar a lo largo de un año de diez especies de encinos que se distribuyen en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. En la gráfica está representado el porcentaje de área foliar promedio de ocho individuos que se registró a partir del inicio del muestreo en agosto de 2018 (Ago2018) hasta agosto de 2019 (Ago2019), también se señala el mes de abril de 2019 (Abr2019), la línea negra continua representa el ajuste lineal suave a todos los datos. A cada especie se le ajustó un modelo cuadrático (línea azul) al momento del año (temporada de sequía) en que empiezan a perder hojas. Con este modelo se calculó el tiempo al cual pierden el 50% de su área foliar (DL50) y el tiempo que se quedan con menos del 50% de área foliar (LAL). Las líneas punteadas verticales indican los días en que las especies permanecen con el 50% de su área foliar o menos. Los paneles de la a) a la e) corresponden a las especies de la sección *Lobatae* (*Q. cas* = *Q. castanea*; *Q. edu* = *Q. eduardii*; *Q. jon* = *Q. jonesii*; *Q. lau* = *Q. laurina*; *Q. mex* = *Q. mexicana*) y los paneles de la f) a la j) corresponden a las especies de la sección *Quercus* (*Q. des* = *Q. deserticola*; *Q. obt* = *Q. obtusata*; *Q. pot* = *Q. potosina*; *Q. res* = *Q. resinosa*; *Q. rug* = *Q. rugosa*).

Para todas las especies el potencial hídrico pre-amanecer comenzó a descender hacia el mes de febrero. Sin embargo, la magnitud del cambio a lo largo del año fue distinta entre las especies. Las especies con una menor variación en el  $\Psi_{pd}$  a lo largo del año fueron *Q. jonesii* y *Q. laurina* que presentaron un valor menos negativo que  $-1$  MPa (Figura 4c y d), mientras que *Q. castanea*, *Q. potosina*, *Q. obtusata*, *Q. resinosa* y *Q. rugosa* presentaron un valor mínimo entre  $-1$  y  $-1.2$  MPa (Figura 4a, g,h,i,j). En contraste, *Q. deserticola*, *Q. eduardii* y *Q. mexicana* presentaron el valor más negativo de  $\Psi_{pd}$  (ca.  $-1.5$  MPa) (Figura 4b, f, e). En el caso del  $\Psi_{md}$  en general todas las especies presentaron el valor más negativo entre los meses de marzo y junio. También se detectó variación en el valor mínimo registrado para las distintas especies. En particular, *Q. jonesii* y *Q. laurina* presentaron significativamente el  $\Psi_{min}$  menos negativo ( $-1.75$  y  $-2.09$  MPa, respectivamente) (Tabla 2; Figura 4) a finales de la temporada de sequía en el mes de junio (Figura 4c y d). En contraste, *Q. deserticola*, *Q. mexicana*, *Q. obtusata* y *Q. resinosa* experimentaron el  $\Psi_{min}$  significativamente más negativo entre  $-2.8$  y  $-3.09$  MPa (Tabla 2; Figura 4). En el caso del hidro-espacio (HA), derivado de los valores de  $\Psi_{pd}$  y  $\Psi_{md}$  registrados en la sequía y antes de que las plantas tiraran sus hojas y donde se tiene un único valor por especie, se detectó variación entre las especies. Por un lado, *Q. laurina*, *Q. rugosa* y *Q. jonesii* tuvieron el valor del HA más pequeño ( $1.03$ – $1.19$  MPa<sup>2</sup>), lo que indica que tienen una estrategia isohídricas en el ajuste estomático. En contraste, *Q. mexicana*, *Q. deserticola*, *Q. castanea*, *Q. eduardii* y *Q. potosina* presentaron el HA más grande ( $2.34$ – $3.65$  MPa<sup>2</sup>), señalando un comportamiento estomático anisohídrico, mientras que *Q. obtusata* y *Q. resinosa* tuvieron valores de HA intermedios ( $1.67$  MPa<sup>2</sup>).



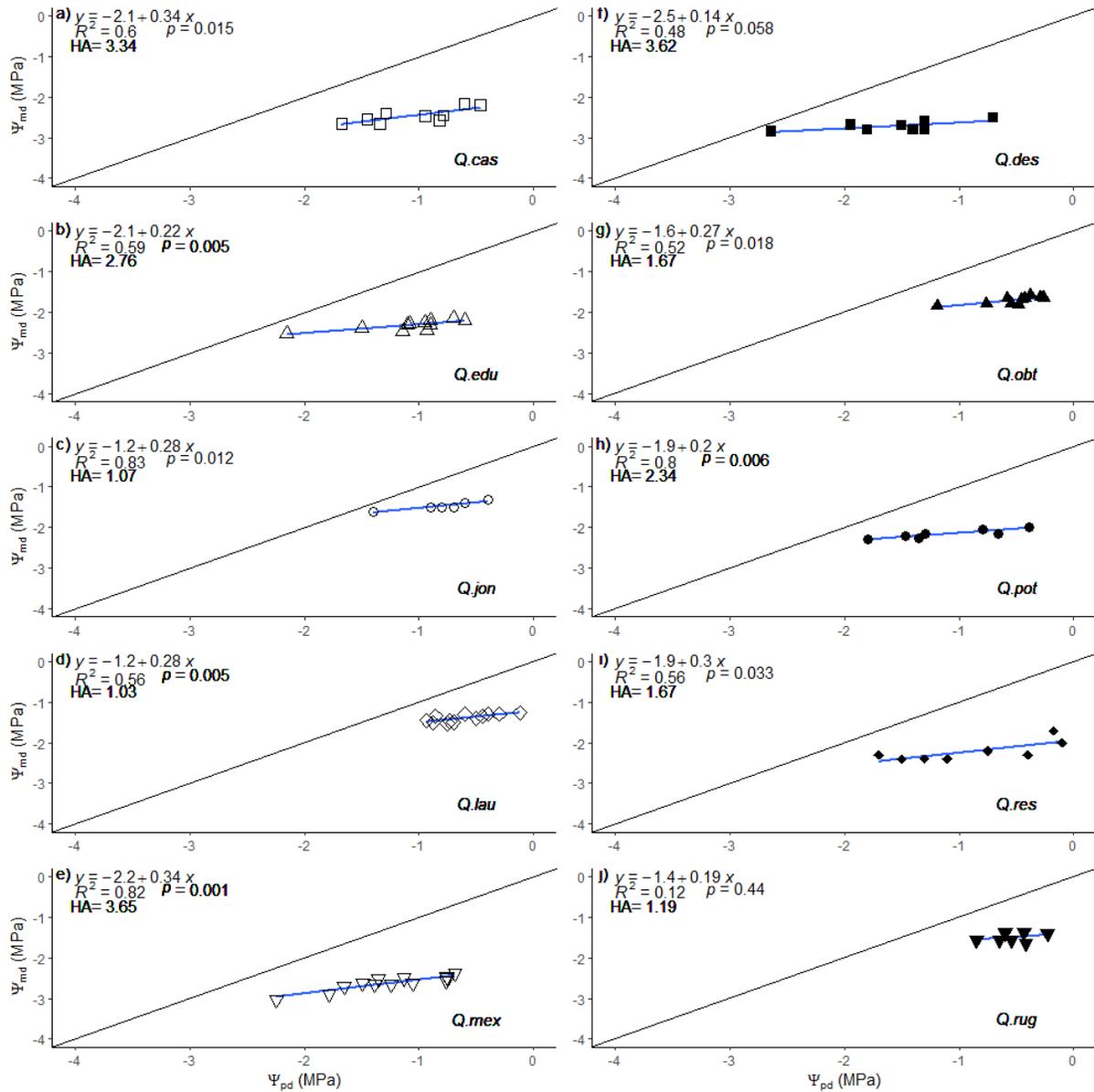
**Figura 4.** Potencial hídrico pre-amanecer ( $\Psi_{pd}$ ) y potencial hídrico medio día ( $\Psi_{md}$ ) a lo largo del año registrado en diez especies de encinos que se distribuyen en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato, iniciando en agosto de 2018 (Ago2018) y finalizando en agosto de 2019 (Ago2019), también se indica el mes de abril (Abr2019). En la gráfica se muestra el potencial hídrico (MPa) promedio de ocho individuos registrado a lo largo de un año de muestreo. Los símbolos en gris representan los valores de potencial hídrico pre-amanecer ( $\Psi_{pd}$ ) y los que están en negro los valores de potencial hídrico del medio día ( $\Psi_{md}$ ); en ambos casos se les hizo un ajuste lineal suave. Además, se indica con una flecha roja el momento en que las especies obtuvieron el potencial de medio día más negativo ( $\Psi_{min}$ ). Las líneas punteadas verticales representan los días en que las especies permanecen con el 50% de las hojas o menos. Los paneles de la a) a la e) corresponde a las especies de la sección *Lobatae* (*Q. cas* = *Q. castanea*; *Q. edu* = *Q. eduardii*; *Q. jon* = *Q. jonesii*; *Q. lau* = *Q. laurina*; *Q. mex* = *Q. mexicana*) y los paneles de la f) a la j) corresponden a las especies de la sección *Quercus* (*Q. des* = *Q. deserticola*; *Q. obt* = *Q. obtusata*; *Q. pot* = *Q. potosina*; *Q. res* = *Q. resinosa*; *Q. rug* = *Q. rugosa*).

Para el caso del potencial osmótico a turgor completo ( $\pi_{Ft}$ ) se detectó que *Q. jonesii*, *Q. laurina* y *Q. resinosa* tuvieron significativamente el valor menos negativo, en contraste, *Q. castanea* tuvo el  $\pi_{Ft}$  más negativo (Tabla 2). Para el caso del punto de pérdida de turgor ( $\Psi_{Tlp}$ ) *Q. deserticola*, *Q. castanea*, *Q. eduardii* y *Q. mexicana* tuvieron el valor más negativo, y *Q. rugosa* y *Q. resinosa* tuvieron un  $\Psi_{Tlp}$  menos negativo (Tabla 2).

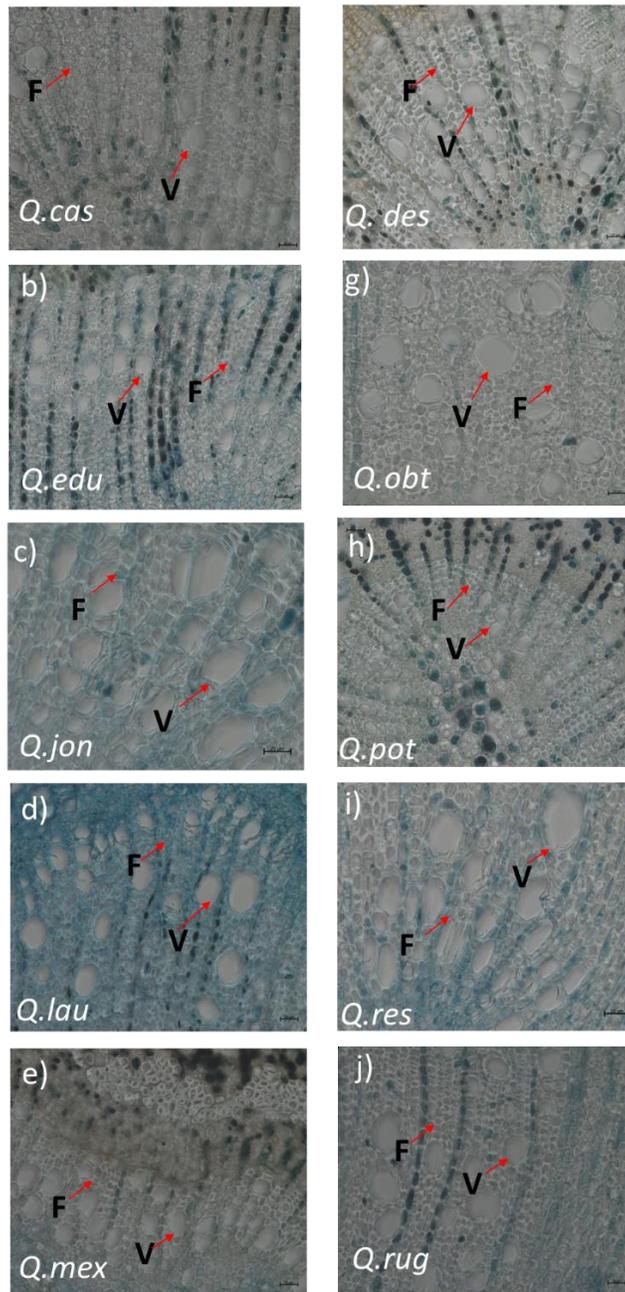
En el caso del xilema, se detectó que *Q. resinosa* presentó significativamente la mayor eficiencia en el transporte ( $K_h$ ), seguida por *Q. jonesii* (Tabla 2, Figura 6). En contraste, *Q. laurina*, *Q. deserticola* y *Q. mexicana* presentaron la menor capacidad de transporte de agua en su xilema (Tabla 2, Figura 6). Por otra parte, *Q. jonesii* tiene las fibras de mayor diámetro (FD) y *Q. castanea* las de menor diámetro (FD) (Tabla 2). Por último, *Q. resinosa* tiene los vasos del xilema más vulnerables (IV) y *Q. mexicana* los menos vulnerables (Tabla 2).

**Tabla 2.** Diferenciación entre atributos de uso del agua en diez especies de encinos de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. Las diferencias entre las especies se exploraron a través de un Análisis de Varianza (ANOVA) de una vía, en la tabla se muestran la media de cada atributo, y los valores de  $F$  y  $p$ . Las letras a lado de los valores representan el resultado de una prueba *post-hoc* de Tukey HSD ( $\alpha=0.05$ ). Además, en las primeras siete columnas se muestran los valores promedio para cada rasgo por especie, para el caso de los últimos tres atributos (DL50, LAL y HA) únicamente se derivó un valor por especie. Atributos:  $\pi_{Ft}$ = potencial osmótico a turgencia completa (MPa  $\times -1$ );  $\Psi_{Tlp}$ = potencial hídrico al punto de pérdida de turgencia (MPa  $\times -1$ );  $K_h$  = conductividad hidráulica teórica del xilema ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ), IV= índice de vulnerabilidad del xilema; FD= diámetro de fibra completa del xilema ( $\mu\text{m}$ );  $\Psi_{\text{min}}$ = Potencial hídrico de medio día mínimo; DL50 (días que las especies pasan con menos del 50% de su área foliar); LAL (el día, contando como uno el inicio del muestreo, al que las especies perdieron el 50% de su área foliar); HA= Hidro-espacio ( $\text{MPa}^2$ ).

Sección	Especie	$\pi_{Ft}$	$\Psi_{Tlp}$	$K_h$	IV	FD	$\Psi_{\text{min}}$	DL50	LAL	HA
<i>Lobatae</i>	<i>Quercus castanea</i>	-1.70 <sup>c</sup>	-2.20 <sup>de</sup>	1.35 <sup>bc</sup>	0.28 <sup>bcd</sup>	8.40 <sup>c</sup>	-2.51 <sup>b</sup>	77	205	3.34
	<i>Quercus eduardii</i>	-1.44 <sup>bc</sup>	-2.10 <sup>cde</sup>	1.10 <sup>c</sup>	0.20 <sup>cd</sup>	8.58 <sup>bc</sup>	-2.62 <sup>bc</sup>	124	191	2.76
	<i>Quercus jonesii</i>	-0.81 <sup>a</sup>	-1.71 <sup>ab</sup>	2.84 <sup>b</sup>	0.49 <sup>ab</sup>	11.20 <sup>a</sup>	-1.75 <sup>a</sup>	46	188	1.07
	<i>Quercus laurina</i>	-1.21 <sup>ab</sup>	-1.79 <sup>abc</sup>	1.26 <sup>c</sup>	0.20 <sup>cd</sup>	9.72 <sup>abc</sup>	-2.06 <sup>a</sup>	35	210	1.03
	<i>Quercus mexicana</i>	-1.3 <sup>bc</sup>	-2.05 <sup>abcde</sup>	0.87 <sup>c</sup>	0.15 <sup>d</sup>	8.75 <sup>bc</sup>	-3.09 <sup>d</sup>	129	225	3.65
<i>Quercus</i>	<i>Quercus deserticola</i>	-1.57 <sup>bc</sup>	-2.29 <sup>e</sup>	0.91 <sup>c</sup>	0.25 <sup>cd</sup>	9.17 <sup>ab</sup>	-2.81 <sup>bcd</sup>	143	206	3.62
	<i>Quercus obtusata</i>	-1.35 <sup>bc</sup>	-1.76 <sup>abc</sup>	2.39 <sup>bc</sup>	0.37 <sup>bc</sup>	10.20 <sup>ab</sup>	-2.93 <sup>cd</sup>	55	193	1.67
	<i>Quercus potosina</i>	-1.40 <sup>bc</sup>	-1.87 <sup>abcd</sup>	1.33 <sup>bc</sup>	0.30 <sup>bcd</sup>	9.48 <sup>abc</sup>	-2.54 <sup>bc</sup>	48	186	2.34
	<i>Quercus resinosa</i>	-1.11 <sup>ab</sup>	-1.62 <sup>a</sup>	10.58 <sup>a</sup>	0.60 <sup>a</sup>	9.85 <sup>abc</sup>	-2.83 <sup>bcd</sup>	134	193	1.67
	<i>Quercus rugosa</i>	-1.25 <sup>abc</sup>	-1.59 <sup>a</sup>	2.17 <sup>bc</sup>	0.33 <sup>bcd</sup>	9.41 <sup>bc</sup>	-2.60 <sup>bc</sup>	90	192	1.19
	<i>F</i>	5.48	9.26	17.38	8.62	4.65	20.86			
<i>P</i>	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001			



**Figura 5.** Cálculo del hidro-espacio (HA). En la gráfica se muestran el potencial hídrico pre amanecer ( $\Psi_{pd}$ ) contra el potencial hídrico al mediodía ( $\Psi_{md}$ ) en mega pascales (MPa). Los paneles de la a–e corresponden a las especies de la sección *Lobatae* ( $Q. cas = Q. castanea$ ;  $Q. edu = Q. eduardii$ ;  $Q. jon = Q. jonesii$ ;  $Q. lau = Q. laurina$ ;  $Q. mex = Q. mexicana$ ) y los paneles de la f–j corresponden a las especies de la sección *Quercus* ( $Q. des = Q. deserticola$ ;  $Q. obt = Q. obtusata$ ;  $Q. pot = Q. potosina$ ;  $Q. res = Q. resinosa$ ;  $Q. rug = Q. rugosa$ ). En cada panel están graficadas la línea de la relación 1:1 en negro y la regresión lineal de los datos en azul. A su vez, se muestra para cada especie la ecuación de la regresión lineal, el coeficiente de determinación ( $R^2$ ), la probabilidad ( $p$ ) y el valor del hidro-espacio (HA).



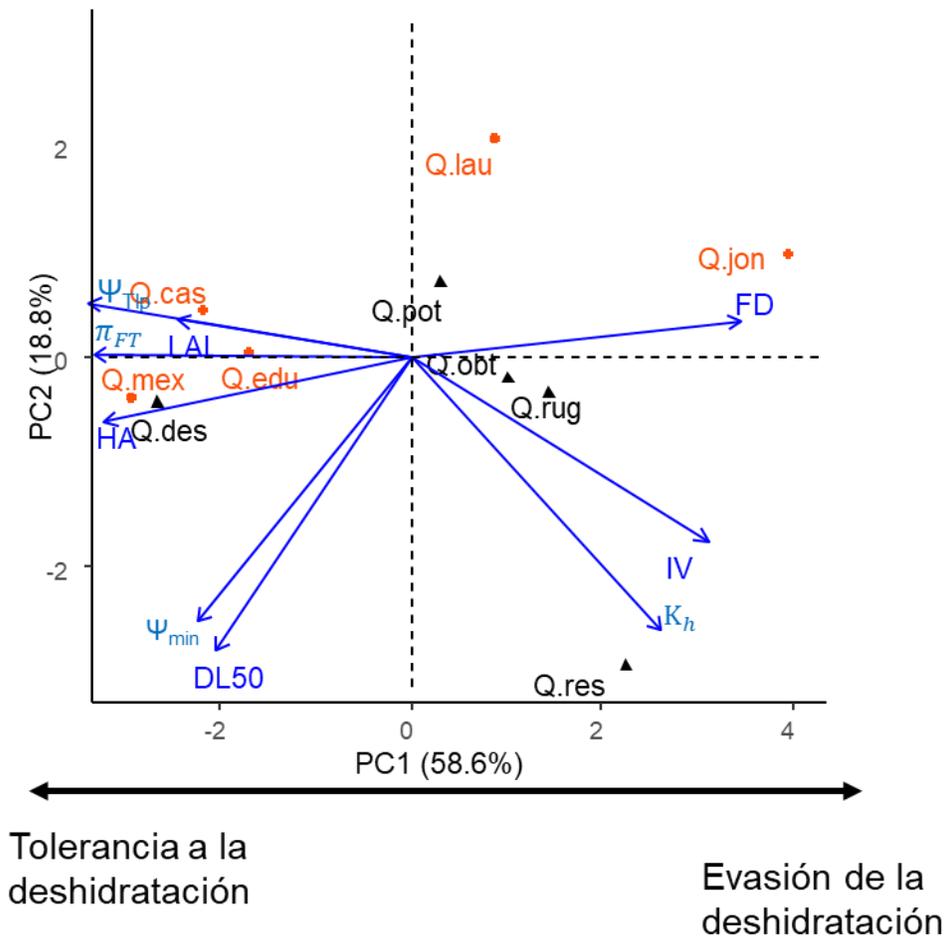
**Figura 6.** Imágenes que muestran cortes anatómicos del xilema de cada una de diez especies de encinos que se distribuyen en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. Las fotografías se obtuvieron con el objetivo 40x. Los paneles de a–e) corresponden a las especies de la sección *Lobatae* (*Q. cas* = *Q. castanea*; *Q. edu* = *Q. eduardii*; *Q. jon* = *Q. jonesii*; *Q. lau* = *Q. laurina*; *Q. mex* = *Q. mexicana*) y los paneles de la f) a la j) corresponden a las especies de la sección *Quercus* (*Q. des* = *Q. deserticola*; *Q. obt* = *Q. obtusata*; *Q. pot* = *Q. potosina*; *Q. res* = *Q. resinosa*; *Q. rug* = *Q. rugosa*). En la imagen se señalan los vasos con la letra V y las fibras con la letra F.

### **Diferenciación a lo largo del gradiente entre tolerancia y evasión a la deshidratación**

Como resultado del análisis de componentes principales, donde se usó a cada especie como un punto independiente se identificó que los dos primeros ejes explican el 77.4% de la variación. El primer componente explicó el 58.6 % de la variación y estuvo correlacionado con  $\Psi_{Tlp}$ ,  $\pi_{Fi}$ , HA,  $\Psi_{min}$ , IV y FD y ligeramente con  $K_h$  (Figura 7). En el lado positivo del eje se encuentran las especies con alta capacidad de conducción de agua en el xilema (mayor  $K_h$ ) pero vulnerables a la formación de embolismos (mayor IV) y con xilema de fibras grandes (mayor FD) y sus estomas tienen una alta regulación estomática (bajo HA). En contraste, en la parte negativa del eje se encuentran las especies con un xilema poco eficiente en el transporte (menor  $K_h$ ) pero resistente a los embolismos (menor IV), con hojas que tienen un potencial osmótico a turgencia completa más negativo ( $\pi_{Fi}$ ) y que pierden el turgor a potenciales hídricos más negativos ( $\Psi_{Tlp}$ ), así mismo presentan poca regulación estomática (valores altos de HA) y experimentan un potencial hídrico mínimo más negativo ( $\Psi_{min}$ ). Por otro lado, el componente dos se correlacionó con el tiempo en que las especies se quedan sin hojas (DL50), con la conductividad hidráulica teórica ( $K_h$ ), y ligeramente con el potencial hídrico mínimo ( $\Psi_{min}$ ); en la parte negativa del eje se ubicaron las especies con un xilema con menor eficiencia en el transporte de agua ( $K_h$ ), que permanecieron menos tiempo sin hojas (DL50) y que presentaron un potencial hídrico mínimo menos negativo ( $\Psi_{min}$ ) (Figura 7). Por otra parte, este mismo patrón se detectó en el análisis de componentes principales construido a partir de los contrastes independientes de la filogenia (Anexo 2).

En general en este análisis encontramos del lado negativo del componente uno las especies que están definidas por atributos de uso del agua relacionados a la tolerancia a la deshidratación; en este grupo se encuentra *Q. castanea*, *Q. eduardii*, *Q. deserticola* y *Q. mexicana* (Figura 7). En contraste, en el lado positivo del componente se encuentran las

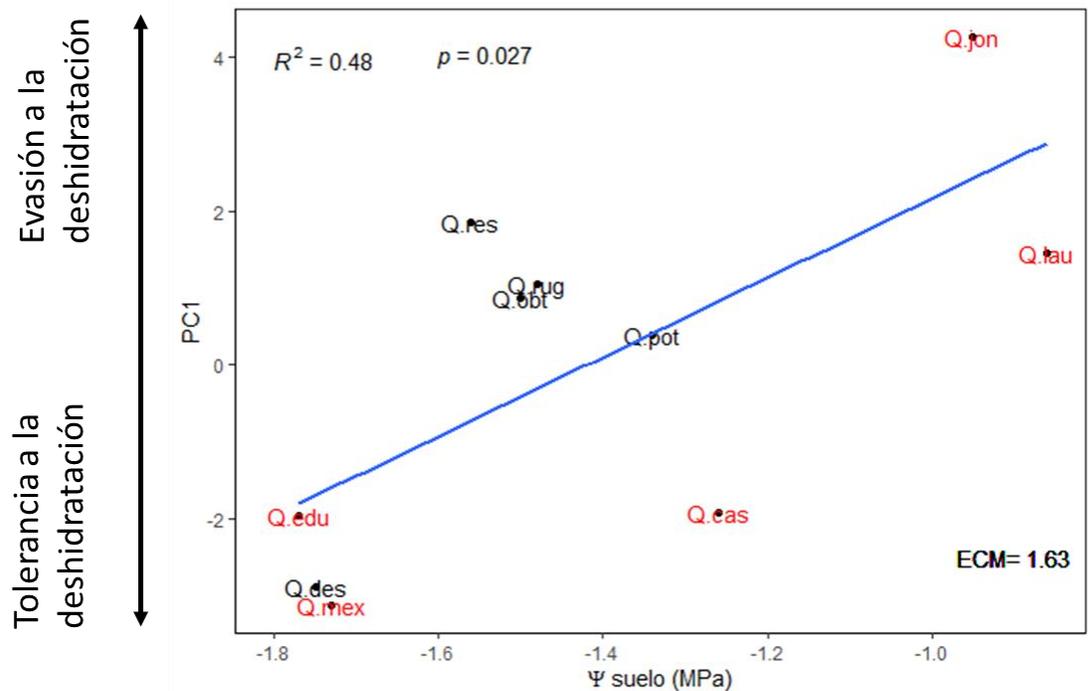
especies con atributos relacionados con una estrategia de mayor capacidad de explotación del agua y de evitar la deshidratación de los tejidos, en este grupo se encuentran *Q. laurina*, *Q. jonesii*, *Q. obtusata*, *Q. potosina*, *Q. resinosa* y *Q. rugosa* (Figura 7).



**Figura 7.** Análisis de componentes principales (PCA) para los atributos de uso del agua de utilizando a cada especie como un punto independiente de análisis. Las especies de la sección *Lobatae* están escritas con color rojo (*Q. cas* = *Q. castanea*; *Q. edu* = *Q. eduardii*; *Q. jon* = *Q. jonesii*; *Q. lau* = *Q. laurina*; *Q. mex* = *Q. mexicana*) y las especies de la sección *Quercus* esta escritas con color negro *Quercus* (*Q. des* = *Q. deserticola*; *Q. obt* = *Q. obtusata*; *Q. pot* = *Q. potosina*; *Q. res* = *Q. resinosa*; *Q. rug* = *Q. rugosa*). Atributos:  $\pi_{FT}$ = potencial osmótico a turgencia completa (MPa x-1);  $\Psi_{Tlp}$ = potencial hídrico al punto de pérdida de turgencia (MPa x-1);  $K_h$  = conductividad hidráulica teórica del xilema ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ), IV= índice de vulnerabilidad del xilema; FD= diámetro de fibra completa del xilema ( $\mu\text{m}$ );  $\Psi_{min}$ = Potencial hídrico de medio día mínimo; DL50 (días que las especies pasan con menos del 50% de su área foliar); LAL (el día, contando como uno el inicio del muestreo, al que las especies perdieron el 50% de su área foliar); HA= Hidro-espacio ( $\text{MPa}^2$ ).

### **Relación entre la estrategia de resistencia a la deshidratación y el hábitat hídrico**

Al explorar si la estrategia de resistencia a la deshidratación se relaciona con el hábitat hídrico de cada especie, detectamos que los dos primeros ejes del PCA se correlacionan de manera positiva con el valor mínimo de potencial hídrico del suelo ( $\Psi_{\text{suelo}}$ ) (Figura 8). Para el caso del primer componente encontramos que las especies con una estrategia de alta eficiencia en el transporte del agua en el xilema (vasos más grandes) y de evitar la deshidratación (mayor control estomático, mayor capacidad de almacenaje de agua, etc.) se encuentran en ambientes con una mayor disponibilidad de agua, por el contrario, las especies con una estrategia de tolerancia se encuentran en sitios más secos ( $R^2= 0.48$ ;  $p= 0.027$ ) (Figura 8). El segundo componente también estuvo relacionado con la disponibilidad de agua en el suelo ( $R^2= 0.42$ ;  $p = 0.042$ ). Las especies que permanecieron más tiempo sin hojas y con menor capacidad de conducción de agua en el xilema se encuentran en ambientes más secos.



**Figura 8.** Relación entre el hábitat hídrico caracterizado a través del potencial hídrico del suelo ( $\Psi_{\text{suelo}}$ ) y la estrategia de resistencia a la sequía de diez especies de encinos que se distribuyen en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. La exploración se hizo a través de una correlación simple de Pearson entre el  $\Psi_{\text{suelo}}$  y el PC1 del análisis de componentes principales usando a las especies como punto independientes de análisis. En la gráfica se muestran el coeficiente de determinación ( $R^2$ ), la probabilidad ( $p$ ) y el error cuadrático medio (ECM). Correlación entre el componente principal uno y el valor mínimo de potencial hídrico del suelo. Las especies de la sección *Lobatae* están escritas con color rojo (*Q. cas* = *Q. castanea*; *Q. edu* = *Q. eduardii*; *Q. jon* = *Q. jonesii*; *Q. lau* = *Q. laurina*; *Q. mex* = *Q. mexicana*) y las especies de la sección *Quercus* esta escritas con color negro *Quercus* (*Q. des* = *Q. deserticola*; *Q. obt* = *Q. obtusata*; *Q. pot* = *Q. potosina*; *Q. res* = *Q. resinosa*; *Q. rug* = *Q. rugosa*).

## Discusión

En el presente estudio se detectó evidencia a favor de la hipótesis planteada, ya que observamos alta diferenciación entre las especies de encinos en sus atributos para enfrentar la deshidratación. En este sentido, estas diferencias no se conservaron a nivel de sección taxonómica, si no que varían de manera independiente entre las especies. A su vez, los resultados indican que la disyuntiva entre tolerar o evadir la deshidratación promueve la diferenciación entre las especies de encino evaluadas, la cual estuvo influenciada por la estrategia fenológica de las hojas. En particular, se detectó que las especies con atributos que les permiten tolerar la deshidratación permanecieron con sus hojas durante toda la temporada de sequía y las tiraron hacía el final de ésta (caducifolias tardías). En el otro extremo de la disyuntiva encontramos a las especies con menor tolerancia a la sequía, pero con mayor capacidad de transportar agua. En este caso, las especies con esta estrategia tuvieron distinto comportamiento en la fenología de las hojas: brevidecíduas, perennifolias y caducifolias de toda la temporada de sequía (caducifolias tempranas). Finalmente, encontramos evidencia a favor de que las especies se ubican en ambientes hídricos contrastantes, lo cual sugiere que su distribución está determinada por gradientes hídricos locales. En general, los hallazgos del estudio brindan información valiosa sobre la variación en las estrategias funcionales de encinos mexicanos y ofrecen conocimiento para entender la estructuración de estas comunidades a nivel local.

De acuerdo con lo esperado, se detectó una gran variación en los atributos que permiten el uso del agua eficiente por el conjunto de especies de encino presentes en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. Diversos autores han sugerido que las especies de la sección *Lobatae* y *Quercus* difieren en sus estrategias para enfrentar el estrés por déficit hídrico, enunciando que las especies de la sección *Quercus* son más tolerantes al déficit hídrico en

comparación con las especies de la sección *Lobatae* (Nixon, 1993; Zavala-Chávez 1998; Cavender-Bares et al., 2004; Poulos et al., 2007). Sin embargo, los resultados de nuestro estudio no concuerdan con los hallazgos de estos autores, ya que solo uno de los rasgos analizados difirió entre secciones (Tabla 2). De tal forma que, para el conjunto de especies de encinos analizados en este trabajo, se encontró una baja señal filogenética en los atributos de uso del agua. Esto sugiere que los atributos analizados en este trabajo son lábiles (Silvertown et al., 2006), y pudieran estar relacionado con la exitosa migración y subsecuente radiación de especies de encinos del neártico hacia el neotrópico hace aproximadamente 10 Ma, que ocurrió de forma paralela para las dos secciones: *Lobatae* y *Quercus* (Cavender-Bares et al., 2018; Hipp et al., 2018).

En particular, el único atributo en el que se detectaron diferencias a nivel de la sección fue el tiempo al cual comienzan a tirar las hojas (LAL). Las especies de la sección *Lobatae* tiran el 50% de su área foliar tiempo después que las especies de la sección *Quercus*, esto sugiere que el inicio de la caída de las hojas pudiera estar fijado a nivel de la sección. Sin embargo, en el presente estudio se comparó un número reducido de especies, por lo tanto, este hallazgo debe tomarse con cautela, pues podría tratarse de un patrón local. En contraste, no se detectaron diferencias entre las secciones en el tiempo que permanecen sin hojas, y lo que se pudo observarse fue una gran variación en este atributo entre las distintas especies pertenecientes a cada sección. De manera general, detectamos dos grandes grupos respecto a la fenología de las especies: perennifolias y caducifolias. Si bien las primeras mantienen la mayoría de sus hojas durante todo el año, sí reducen considerablemente sus superficies de transpiración en la temporada de sequía (*Q. rugosa* y *Q. laurina*). En contraste, dentro de las caducifolias encontramos una mayor variación. Por ejemplo, *Q. jonesii* tiró la totalidad de

sus hojas al inicio de la temporada de sequía, ésta se quedó sin ellas sólo un breve periodo de tiempo, pasando el resto de la sequía con hojas (Figura 3c). A su vez, estuvieron las especies que tiraron todas sus hojas durante la mayor parte de la temporada de sequía (caducifolias tempranas), y otro grupo de especies mantuvo sus hojas durante toda la temporada de sequía y las tiró en su totalidad hacia finales de esta (caducifolias tardías). Esta gran variación en la respuesta fenológica de las hojas, está en línea con el hallazgo de mayor labilidad en este atributo entre las especies de encinos mexicanos (Hipp et al., 2018).

Por otra parte, en el resto de los atributos también se encontró una gran variación entre las diez especies. En el caso del hidro-espacio, *Q. mexicana* (HA: 3.65) tuvo menor ajuste estomático (anisohídrica), un valor muy parecido a *Q. ilex*, una especie perenne del mediterráneo la cual soporta altos niveles de deshidratación ya que tiene xilema resistente (Mediavilla y Escudero, 2003; Fu y Meinzer, 2019). En contraste, *Q. jonesii* y *Q. laurina* tuvieron un mayor ajuste estomático (isohídricas) y sus valores son similares a especies de encinos de zonas más templadas y de mayor altitud (Fu y Meinzer, 2019; Jiang et al. 2020). Para el caso del punto de pérdida de turgor y el potencial osmótico a turgor completo, si bien no se detectaron valores tan negativos como para las especies perennes de encinos del mediterráneo (Vilagrosa et al., 2003; Villar-Salvador et al., 2004; Väänänen et al., 2020; Alonso-Forn et al., 2021) si se encontraron valores significativamente más negativos para las especies que toleran la deshidratación en contraste con las especies que la evitan. También se encontró una gran variación en la respuesta de las especies que evaden la deshidratación, las especies con los valores menos negativos en el punto de pérdida de turgor y el potencial osmótico a turgor completo fueron *Q. jonesii* (brevidecidua) y *Q. resinosa* (caducifolia temprana). De manera interesante, *Q. resinosa* que tira sus hojas durante toda la temporada

de sequía, tuvo un xilema con una alta capacidad de conducir agua y más vulnerable a la formación de embolismos, lo cual coincide con lo que se ha reportado para otras especies caducifolias de encinos de México (Aguilar–Romero et al., 2017) y especies tropicales de bosques secos (Pineda-García et al., 2016). En general, la alta variación en los atributos, relacionados con el uso del agua, analizados en el presente estudio es interesante y sugiere que es una de las vías que ha permitido una mayor riqueza de especies emparentadas coexistiendo a nivel local en Santa Rosa, Guanajuato, México

En el presente trabajo se detectó que la diferenciación de las especies de encinos es guiada por la disyuntiva entre la capacidad de tolerar la deshidratación y evadirla. Por un lado, las especies más tolerantes fueron las caducifolias tardías que pierden el turgor a potenciales hídricos más negativos, tienen un xilema menos vulnerable a la formación de embolismos y con menor capacidad de conducir agua y, en general, fibras de menor diámetro (con excepción de *Q. deserticola*), y presentaron hojas con un menor ajuste estomático (anisohídricas). Esto sugiere que la tolerancia a la deshidratación les permite adquirir recursos de manera más conservadora, pero también de forma más prolongada y continua durante la temporada de secas (Wesołowski y Rowiński 2008; Reich 2014; Meinzer et al., 2016). En el otro extremo de la disyuntiva, están las especies que evaden la deshidratación a través de un mayor ajuste estomático (isohídricas) (Fu y Meinzer et al., 2019), pero con un xilema más eficiente para el transporte del agua y más vulnerable a la formación de embolismos y fibras más grandes. Además, estos atributos estuvieron asociados con los tres grupos fenológicos (perennes, caducifolias tempranas y brevidecidas). Por un lado, las especies brevidecidas y caducifolias tempranas del estudio tuvieron un xilema vulnerable a la formación de embolismos pero evitan la deshidratación a través de la pérdida de las

superficies de transpiración (hojas) y mediante un mayor ajuste estomático (Markesteijn, et al., 2011; Méndez-Alonzo et al., 2013). Por ejemplo, *Q. resinosa*, que tiene láminas foliares grandes y un xilema altamente vulnerable, maximiza la explotación de recursos durante la temporada de lluvias y evita la deshidratación tirando las hojas cuando comienza la temporada seca; este comportamiento se ha documentado para especies caducifolias de sequía en ambientes estacionales (Wesołowski y Rowiński, 2008; Markesteijn, et al., 2011; Méndez-Alonzo et al., 2013). Las especies brevidecíduas se quedan sin hojas cuando comienza la temporada de secas, pero vuelven a sacar hojas antes de que comiencen las lluvias, probablemente esto ocurre debido a que estas especies cuentan con almacenes de agua en sus tejidos y/o a que tienen acceso a fuentes más estables de agua en el suelo (Borchert, 1994). Por último, las especies perennes si bien no evitan la deshidratación a través de la pérdida total de sus superficies de transpiración, sí lo hacen mediante un mayor ajuste estomático. Este resultado contrasta fuertemente con lo detectado en los encinos de hoja perenne del Mediterráneo, ya que estas especies poseen un xilema aun más resistente que les permite tolerar la deshidratación sin tener que quedarse sin hojas en ningún momento del año (Mediavilla y Escudero 2003; Fu y Meinzer 2019).

De acuerdo con Hipp et al; (2018) cuando los encinos migraron por las cadenas montañosas mexicanas hace aproximadamente 10 Ma., los inviernos menos severos y la disponibilidad constante de agua en los bosques templados mexicanos permitieron que surgiera el hábito perenne. En general, muy pocos trabajos han abordado la relación entre la respuesta a la deshidratación y la fenología a una escala tan fina entre especies del género *Quercus* ( Fallon y Cavender-Bares et al., 2018; Arenas-Navarro et al., 2020, 2021; Mota-

Gutiérrez et al., 2020), por lo que los resultados del presente estudio brindan información valiosa que ayuda a comprender mejor los procesos de ensamblaje de estas comunidades.

Finalmente, se detectó una relación entre las estrategias de uso del agua y el hábitat hídrico. Las especies con una estrategia de tolerancia a la deshidratación se encuentran en sitios que durante la temporada de sequía tenían un potencial hídrico del suelo muy negativo, es decir, en sitios con menor disponibilidad de agua en el suelo. Las especies en este grupo presentan el  $\Psi_{\min}$  más negativo, tienen menor ajuste estomático pero una pérdida de turgor a potenciales hídricos más negativos y tienen un xilema menos vulnerable a la formación de embolismos. En otras palabras, esta estrategia les permite seguir fisiológicamente activas a pesar de experimentar déficit hídrico en el suelo. En contraste, las especies que evitan la deshidratación se encuentran en sitios con mayor disponibilidad de agua en el suelo. En particular, las especies perennes y brevidecidas si bien evitan la deshidratación a través de un mayor ajuste estomático, su presencia está restringida a ambientes con mayor disponibilidad de agua en el suelo. En general, este hallazgo sugiere que la distribución espacial de las distintas especies de encinos en la región parece estar determinada, entre otras cosas, por la variación local en la disponibilidad del agua en el suelo.

## **Conclusión**

De manera general, se detectó una alta variación entre las especies en los atributos relacionados con el uso del agua y un bajo nivel de conservadurismo de estos a nivel de la sección. Además, se registró una amplia variación fenológica de las hojas en respuesta a la sequía entre las distintas especies de encinos. A su vez, se encontró que la diferenciación de especies ocurre a lo largo de la disyuntiva entre tolerar y evitar la deshidratación de sus tejidos. La estrategia de tolerancia se caracterizó por pérdida del turgor a potenciales hídricos más negativos y por un xilema resistente a la formación de embolismos. En contraste, la estrategia de evitar la deshidratación se definió por un mayor ajuste estomático para evitar la deshidratación de sus tejidos. A su vez, estas estrategias estuvieron relacionadas con el hábito fenológico de las hojas. Se encontró que las estrategias se ubican en ambientes con distinto nivel de humedad en el suelo; las especies tolerantes están en los sitios con una menor disponibilidad de agua en el suelo. Finalmente, los resultados del presente estudio sugieren que a nivel local la coexistencia de especies cercanamente emparentadas se explica por la divergencia en estrategias de uso del agua que les permite utilizar el agua de manera diferencial y ubicarse en distintos ambientes hídricos dentro de la comunidad.

## Referencias bibliográficas

Aguilar-Romero, R., Pineda-García, F., Paz, H., González-Rodríguez, A., y Oyama, K. (2017). Differentiation in the water-use strategies among oak species from central Mexico. *Tree Physiology*, 37(7), 915-925. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx033>

Alonso-Forn, D., Peguero-Pina, J. J., Ferrio, J. P., Mencuccini, M., Mendoza-Herrera, Ó., Sancho-Knapik, D., y Gil-Pelegrín, E. (2021). Contrasting functional strategies following severe drought in two Mediterranean oaks with different leaf habit: *Quercus faginea* and *Quercus ilex* subsp. *rotundifolia*. *Tree Physiology*, 41(3), 371-387. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa135>.

Arenas-Navarro, M., García-Oliva, F., Terrazas, T., Torres-Miranda, A., y Oyama, K. (2020). Leaf habit and stem hydraulic traits determine functional segregation of multiple oak species along a water availability gradient. *Forests*, 11(8), 894. <https://doi.org/10.3390/f11080894>

Arenas-Navarro, M., Oyama, K., García-Oliva, F., Torres-Miranda, A., de la Riva, E. G., y Terrazas, T. (2021). The role of wood anatomical traits in the coexistence of oak species along an environmental gradient. *AoB PLANTS*, 13(6), plab066. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab066>.

Argentel Martínez, L., Garatuza Payán, J., Yépez González, E. A., y de los Santos, S. (2016). Evaluación de la tolerancia de variedades mexicanas de trigo a la salinidad, a través de indicadores fisiológicos, bioquímicos y agronómicos, cultivadas en Cuba en condiciones de campo. *Cultivos Tropicales*, 37(1), 91-101.

Bartlett, M. K., Scoffoni, C., y Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis. *Ecology Letters*, 15(5), 393-405. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01751>.

Bian, S., y Jiang, Y. (2009). Reactive oxygen species, antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves and roots of Kentucky bluegrass in response to drought stress and recovery. *Scientia Horticulturae*, 120(2), 264-270. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.10.014>.

Borchert, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75(5), 1437-1449.

Brodribb, T. J., Bowman, D. J. M. S., Nichols, S., Delzon, S., y Burtlett, R. (2010). Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist*, 188(2), 533-542. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03393>.

- Brodribb, T. J., y Feild, T. S. (2000). Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: Evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell and Environment*, 23(12), 1381-1388.
- Brodribb, T. J., Holbrook, N. M., Edwards, E. J., y Gutiérrez, M. V. (2003). Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell and Environment*, 26(3), 443-450. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00975>.
- Brunetti, C., Gori, A., Marino, G., Latini, P., Sobolev, A. P., Nardini, A., Haworth, M., Giovannelli, A., Capitani, D., Loreto, F., Taylor, G., Mugnozza, G. S., Harfouche, A., y Centritto, M. (2019). Dynamic changes in ABA content in water-stressed *Populus nigra*: Effects on carbon fixation and soluble carbohydrates. *Annals of Botany*, 124(4), 627-643. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz005>
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. *American Journal of Botany*, 64(7), 887-896. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1977.tb11932>.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., y Bazzaz, F. A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163(6), 823-843. <https://doi.org/10.1086/386375>.
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K., y Bazzaz, F. A. (2004). Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs*, 74(4), 635-662. <https://doi.org/10.1890/03-4007>.
- Cavender-Bares, J., Kothari, S., Meireles, J. E., Kaproth, M. A., Manos, P. S., y Hipp, A. L. (2018). The role of diversification in community assembly of the oaks (*Quercus* L.) across the continental U.S. *American Journal of Botany*, 105(3), 565-586. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1049>.
- Chavez, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., RICARDO, C. P. P., Osório, M. L., Carvalho, I., Faria, T., y Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89(7), 907-916. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf105>.
- CONANP. (1998). Declaratoria del área natural protegida “Cuenca La Esperanza” (6 de marzo de 1998). Periódico Oficial. Gobierno del Estado Poder Ejecutivo
- Cosme, L. H. M., Schiatti, J., Costa, F. R. C., y Oliveira, R. S. (2017). The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian forest. *New Phytologist*, 215(1), 113-125. <https://doi.org/10.1111/nph.14508>

Craven, D., Hall, J. S., Ashton, M. S., y Berlyn, G. P. (2013). Water-use efficiency and whole-plant performance of nine tropical tree species at two sites with contrasting water availability in Panama. *Trees*, 27(3), 639-653. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0818-0>

Cristiano, P. M., Madanes, N., Campanello, P. I., Di Francescantonio, D., Rodríguez, S. A., Zhang, Y.-J., Carrasco, L. O., y Goldstein, G. (2014). High NDVI and potential canopy photosynthesis of South American subtropical forests despite seasonal changes in leaf area index and air temperature. *Forests*, 5(2), 287-308. <https://doi.org/10.3390/f5020287>

David, T. S., Henriques, M. O., Kurz-Besson, C., Nunes, J., Valente, F., Vaz, M., Pereira, J. S., Siegwolf, R., Chaves, M. M., Gazarini, L. C., y David, J. S. (2007). Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: Surviving the summer drought. *Tree Physiology*, 27(6), 793-803. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.6.793>

Denk, T., Grimm, G. W., Manos, P. S., Deng, M., y Hipp, A. L. (2017). An updated infrageneric classification of the oaks: Review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns. En E. Gil-Pelegrián, J. J. Peguero-Pina, y D. Sancho-Knapik (Eds.), *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* (pp. 13-38). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5_2)

Engelbrecht, B. M. J., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., Hubbell, S. P., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., y Hubbell, S. P. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447(7140), 80-82. <https://doi.org/10.1038/nature05747>

Fallon, B., y Cavender-Bares, J. (2018). Leaf-level trade-offs between drought avoidance and desiccation recovery drive elevation stratification in arid oaks. *Ecosphere*, 9(3), e02149. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2149>

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.

Flexas, J., y Medrano, H. (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2), 183-189.

Fontes, C. G., Fine, P. V. A., Wittmann, F., Bittencourt, P. R. L., Piedade, M. T. F., Higuchi, N., Chambers, J. Q., y Dawson, T. E. (2020). Convergent evolution of tree hydraulic traits in Amazonian habitats: Implications for community assemblage and vulnerability to drought. *New Phytologist*, 228(1), 106-120. <https://doi.org/10.1111/nph.16675>

Fu, X., y Meinzer, F. C. (2019). Metrics and proxies for stringency of regulation of plant water status (iso/anisohydry): A global data set reveals coordination and trade-offs among water transport traits. *Tree Physiology*, 39(1), 122-134. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy087>

Fu, X., Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Liu, Y.-Y., Smith, D. D., McCulloh, K. A., y Howard, A. R. (2019). Coordination and trade-offs between leaf and stem hydraulic traits and stomatal regulation along a spectrum of isohydry to anisohydry. *Plant, Cell and Environment*, 42(7), 2245-2258. <https://doi.org/10.1111/pce.13543>

Garcia, M. N., Hu, J., Domingues, T. F., Groenendijk, P., Oliveira, R. S., y Costa, F. R. C. (2022). Local hydrological gradients structure high intraspecific variability in plant hydraulic traits in two dominant central Amazonian tree species. *Journal of Experimental Botany*, 73(3), 939-952. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab432>

Gause, G. F. (1934). *The struggle for existence*. MacMillan, New York.

Gilbert, M. E., y Medina, V. (2016). Drought adaptation mechanisms should guide experimental design. *Trends in Plant Science*, 21(8), 639-647. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.03.003>

Gill, R. A., y Jackson, R. B. (2000). Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 147(1), 13-31. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00681.x>

González-Rebeles, G., Terrazas, T., Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Brodrribb, T. J., y Tinoco-Ojanguren, C. (2021). Leaf water relations reflect canopy phenology rather than leaf life span in Sonoran Desert trees. *Tree Physiology*, 41(9), 1627-1640. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab032>

Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., y McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457-461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>

Hipp, A. L., Manos, P. S., González-Rodríguez, A., Hahn, M., Kaproth, M., McVay, J. D., Avalos, S. V., y Cavender-Bares, J. (2018). Sympatric parallel diversification of major oak clades in the Americas and the origins of Mexican species diversity. *New Phytologist*, 217(1), 439-452. <https://doi.org/10.1111/nph.14773>

Hipp, A. L., Manos, P. S., Hahn, M., Avishai, M., Bodénès, C., Cavender-Bares, J., Crowl, A. A., Deng, M., Denk, T., Fitz-Gibbon, S., Gailing, O., González-Elizondo, M. S., González-Rodríguez, A., Grimm, G. W., Jiang, X.-L., Kremer, A., Lesur, I., McVay, J. D., Plomion, C., ... Valencia-Avalos, S. (2020). Genomic landscape of the global oak phylogeny. *New Phytologist*, 226(4), 1198-1212. <https://doi.org/10.1111/nph.16162>

Hubbard, R. M., Ryan, M. G., Stiller, V., y Sperry, J. S. (2001). Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. *Plant, Cell and Environment*, 24(1), 113-121. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00660.x>

IPCC. (2014). *Climate Change 2014: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*

Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, J., Somasundaram, R., y Panneerselvam, R. (2009). Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology* 11(1), 7.

Jiang, P., Meinzer, F. C., Wang, H., Kou, L., Dai, X., y Fu, X. (2020). Below-ground determinants and ecological implications of shrub species' degree of isohydry in subtropical pine plantations. *New Phytologist*, 226(6), 1656-1666. <https://doi.org/10.1111/nph.16502>

Kelly, C. K., Smith, H. B., Buckley, Y. M., Carter, R., Franco, M., Johnson, W., Jones, T., May, B., Ishiwara, R. P., Pèrez-Jiménez, A., Magallanes, A. S., Steers, H., y Waterman, C. (2001). Investigations in commonness and rarity: A comparative analysis of co-occurring, congeneric Mexican trees. *Ecology Letters*, 4(6), 618-627. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00278.x>

Klein, T. (2015). Drought-induced tree mortality: From discrete observations to comprehensive research. *Tree Physiology*, 35(3), 225-228. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv029>

Kluge, J., y Kessler, M. (2011). Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: Species assembly of ferns along a tropical elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 38(2), 394-405. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02433.x>

Kudoyarova, G. R., Kholodova, V. P., y Veselov, D. S. (2013). Current state of the problem of water relations in plants under water deficit. *Russian Journal of Plant Physiology*, 60(2), 165-175. <https://doi.org/10.1134/S1021443713020143>

Lambers, H., Chapin, S., y Pons, T. L. (2008). *Plant Physiological Ecology*. Springer Science y Business Media.

Levitt, J. (1972). *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press.

Lima, T. R. A., Carvalho, E. C. D., Martins, F. R., Oliveira, R. S., Miranda, R. S., Müller, C. S., Pereira, L., Bittencourt, P. R. L., Sobczak, J. C. M. S. M., Gomes-Filho, E., Costa, R. C., y Araújo, F. S. (2018). Lignin composition is related to xylem embolism resistance and leaf life span in trees in a tropical semiarid climate. *New Phytologist*, 219(4), 1252-1262. <https://doi.org/10.1111/nph.15211>

Markesteyn, L., y Poorter, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, 97(2), 311-325. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01466.x>

Markesteyn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., y Sack, L. (2011). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: Coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191(2), 480-495. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x>

Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L., y Bongers, F. (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment*, 34(1), 137-148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x>

Martínez-Cruz, J., Téllez Valdés, O., y Ibarra-Manríquez, G. (2009). Estructura de los encinares de la sierra de Santa Rosa, Guanajuato, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 80(1), 145-156. 80, 1, 145-156.

McDowell, N. G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155(3), 1051-1059. <https://doi.org/10.1104/pp.110.170704>

Mediavilla, S., y Escudero, A. (2003). Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: A comparative study of co-occurring woody species differing in leaf longevity. *Tree Physiology*, 23(14), 987-996. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.14.987>

Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Marias, D. E., McCulloh, K. A., y Sevanto, S. (2014). Dynamics of leaf water relations components in co-occurring iso- and anisohydric conifer species. *Plant, Cell and Environment*, 37(11), 2577-2586. <https://doi.org/10.1111/pce.12327>

Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Marias, D. E., Smith, D. D., McCulloh, K. A., Howard, A. R., y Magedman, A. L. (2016). Mapping 'hydroscares' along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecology Letters*, 19(11), 1343-1352. <https://doi.org/10.1111/ele.12670>

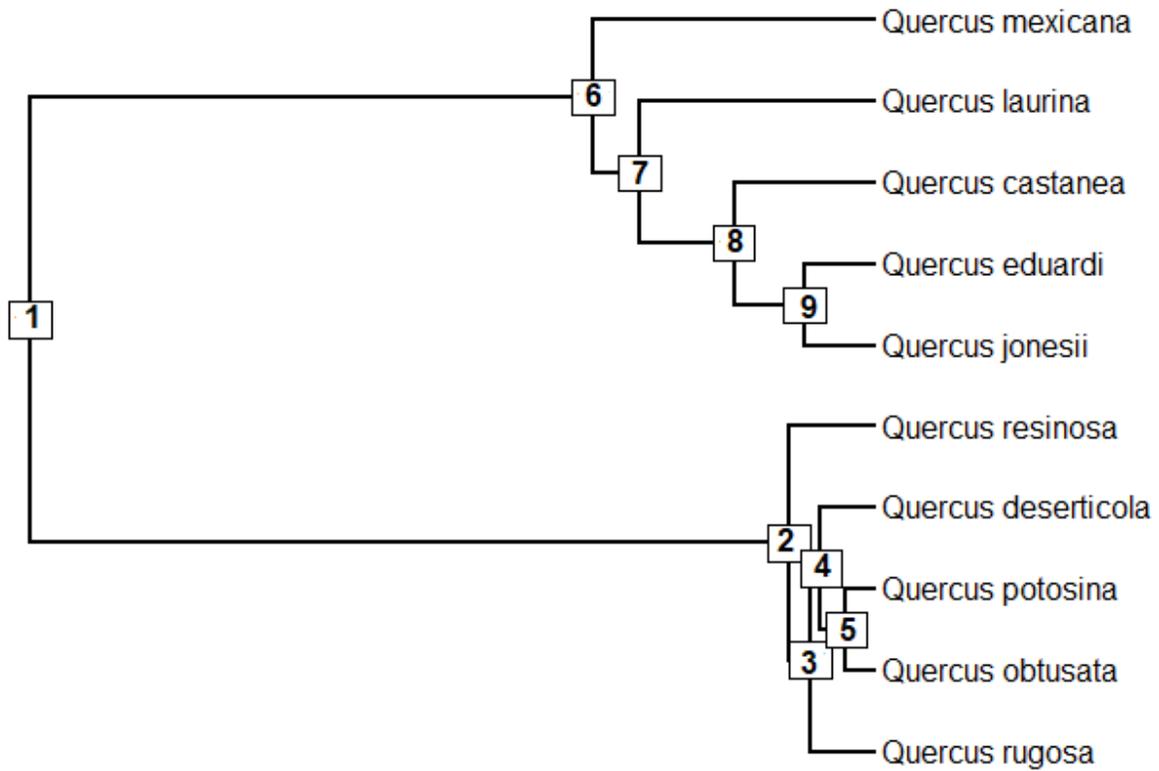
- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Zuluaga, R. C., Rosell, J. A., y Olson, M. E. (2012). Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, 93(11), 2397-2406. <https://doi.org/10.1890/11-1213.1>
- Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J. A., y Olson, M. E. (2013). Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees*, 27(3), 745-754. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0829-x>
- Mota-Gutiérrez, D., Arreola-González, G., Aguilar-Romero, R., Paz, H., Cavender-Bares, J., Oyama, K., ... y Pineda-García, F. (2020). Seasonal variation in native hydraulic conductivity between two deciduous oak species. *Journal of Plant Ecology*, 13(1), 78-86.
- Neves, S. P. S., Mendes dos Santos, M. G., Vitória, A. P., Rossatto, D. R., de Miranda, L. d'Afonseca P., y Funch, L. S. (2022). The roles of functional traits in canopy maintenance along a savanna/seasonally dry tropical forest gradient in northeastern Brazil. *Flora*, 292, 152090. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152090>
- Nixon, K. C. (1993). The genus *Quercus* in Mexico. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution.*, 447-458. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19930665005>
- Nixon, K. C. (2006). Global and Neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. En M. Kappelle (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (pp. 3-13). Springer. [https://doi.org/10.1007/3-540-28909-7\\_1](https://doi.org/10.1007/3-540-28909-7_1)
- Paradis, E., y Schliep, K. (2019). *Ape 5.0*. <https://cran.r-project.org/web/packages/ape/citation.html>
- Pennell, M., Eastman, J., Slater, G., Brown, J., Uyeda, J., Fitzjohn, R., Alfaro, M., y Harmon, L. (2008). *Geiger V.2.0*. <https://cran.r-project.org/web/packages/geiger/citation.html>
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F. C., y Angeles, G. (2016). Exploiting water versus tolerating drought: Water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology*, 36(2), 208-217. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv124>
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., ... y Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481-492.
- Poulos, H. M., Goodale, U. M., y Berlyn, G. P. (2007). Drought response of two Mexican oak species, *Quercus laceyi* and *Q. sideroxyla* (Fagaceae), in relation to elevational position. *American Journal of Botany*, 94(5), 809-818. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.5.809>

- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, *102*(2), 275-301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reich, P. B., y Borchert, R. (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, *72*(1), 61-74. <https://doi.org/10.2307/2260006>
- Sack, L., Pasquet-Kok, J., Y Contributors, P. (2011). Leaf pressure-volume curve parameters. PrometheusWiki website: <http://prometheuswiki.org/tiki-index.php>.
- Sánchez-Salguero, R., Colangelo, M., Matías, L., Ripullone, F., y Camarero, J. J. (2020). Shifts in growth responses to climate and exceeded drought-vulnerability thresholds characterize dieback in two Mediterranean deciduous oaks. *Forests*, *11*(7), 714.
- Santiago, L. S., Guzman, M. E. D., Baraloto, C., Vogenberg, J. E., Brodie, M., Héroult, B., Fortunel, C., y Bonal, D. (2018). Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. *New Phytologist*, *218*(3), 1015-1024. <https://doi.org/10.1111/nph.15058>
- Silvertown, J., Dodd, M., Gowing, D., Lawson, C., y McConway, K. (2006). Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology*, *87*(sp7), S39-S49. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[39:PATHOO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[39:PATHOO]2.0.CO;2)
- Slatyer, R. O., y Markus, D. K. (1968). Plant-water relationships. *Soil Science*, *106*(6), 478.
- Smrček, J. C. (1973). Comparative ecology and zooplankton of two Maryland ponds including a congeneric occurrence of *Diatomus* (Calanoida: Copepoda). *Chesapeake Science*, *14*(3), 188-196.
- Sobrado, M. A. (1991). Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. *Functional Ecology*, *5*(5), 608-616. <https://doi.org/10.2307/2389479>
- Sperry, J. S., Meinzer, F. C., y McCulloh, K. A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment*, *31*(5), 632-645. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x>
- Sperry, J. S., y Pockman, W. T. (1993). Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment*, *16*(3), 279-287. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00870.x>
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F., y Poorter, L. (2011). Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, *108*(51), 20627-20632.

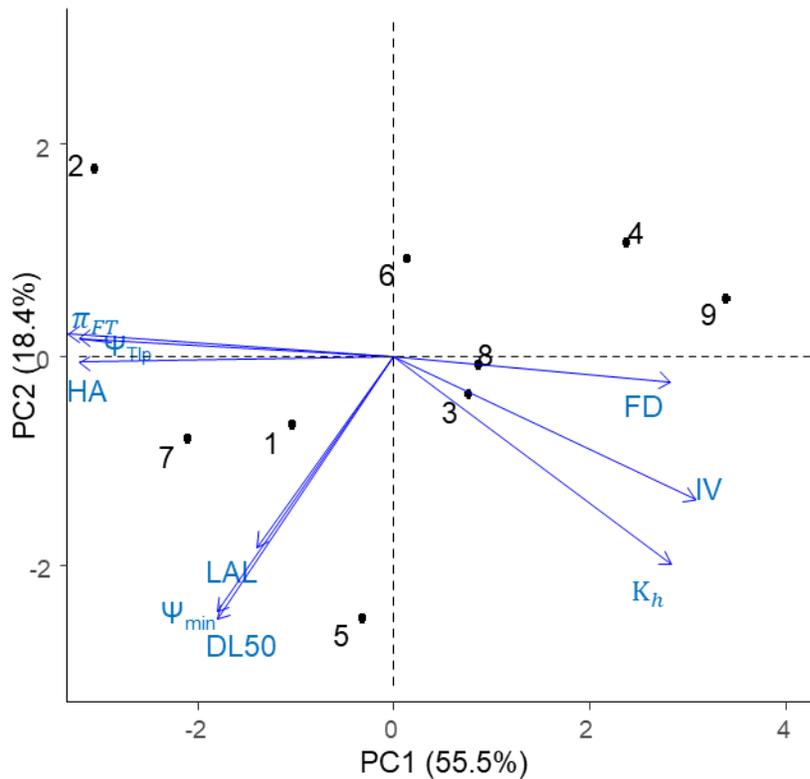
- Tardieu, F. (1996). Drought perception by plants do cells of droughted plants experience water stress? *Plant Growth Regulation*, 20(2), 93-104.
- Teshera-Levy, J., Miles, B., Terwilliger, V., Lovelock, C. E., y Cavender-Bares, J. (2020). Drivers of habitat partitioning among three *Quercus* species along a hydrologic gradient. *Tree Physiology*, 40(2), 142-157. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz112>
- Torres-Meza, M. de J., Báez-González, A. D., Maciel-Pérez, L. H., Quezada-Guzmán, E., y Sierra-Tristán, J. S. (2009). Gis-based modeling of the geographic distribution of *Quercus emoryi* Torr. (Fagaceae) in México and identification of significant environmental factors influencing the species' distribution. *Ecological Modelling*, 220(24), 3599-3611. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20093358341>
- Tyree, M. T., y Sperry, J. S. (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Biology*, 40(1), 19-36.
- Väänänen, P. J., Osem, Y., Cohen, S., y Grünzweig, J. M. (2020). Differential drought resistance strategies of co-existing woodland species enduring the long rainless Eastern Mediterranean summer. *Tree Physiology*, 40(3), 305-320. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz130>
- Vilagrosa, A., Bellot, J., Vallejo, V. R., y Gil-Pelegrín, E. (2003). Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany*, 54(390), 2015-2024. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg221>
- Villar-Salvador, P., Planelles, R., Oliet, J., Peñuelas-Rubira, J. L., Jacobs, D. F., y González, M. (2004). Drought tolerance and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedlings after drought hardening in the nursery. *Tree Physiology*, 24(10), 1147-1155. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.10.1147>
- Vinya, R., Malhi, Y., Brown, N. D., Fisher, J. B., Brodribb, T., y Aragão, L. E. O. C. (2019). Seasonal changes in plant–water relations influence patterns of leaf display in Miombo woodlands: Evidence of water conservative strategies. *Tree Physiology*, 39(1), 104-112. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy062>
- Voltaire, F. (2018). A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. *Global Change Biology*, 24(7), 2929-2938. <https://doi.org/10.1111/gcb.14062>
- Wan, J., Griffiths, R., Ying, J., McCourt, P., y Huang, Y. (2009). Development of drought-tolerant canola (*Brassica napus* L.) through genetic modulation of ABA-mediated stomatal responses. *Crop Science*, 49(5), 1539-1554. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.09.0568>

- Wang, C., Chen, S., Dong, Y., Ren, R., Chen, D., y Chen, X. (2020). Chloroplastic Os3BGluc6 contributes significantly to cellular ABA pools and impacts drought tolerance and photosynthesis in rice. *New Phytologist*, 226(4), 1042-1054. <https://doi.org/10.1111/nph.16416>
- Webb, C. O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156(2), 145-155. <https://doi.org/10.1086/303378>
- Weiher, E., y Keddy, P. A. (1995). The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos*, 73(3), 323-335. <https://doi.org/10.2307/3545956>
- Wolfe, B. T., Sperry, J. S., y Kursar, T. A. (2016). Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. *New Phytologist*, 212(4), 1007-1018. <https://doi.org/10.1111/nph.14087>
- Zacarias-Eslava, L. E., Cornejo-Tenorio, G., Cortés-Flores, J., González-Castañeda, N., y Ibarra-Manríquez, G. (2011). Composición, estructura y diversidad del cerro El Águila, Michoacán, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(3), 854-869. [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_abstractypid=S1870-34532011000300012yln=esynrm=isoytln=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_abstractypid=S1870-34532011000300012yln=esynrm=isoytln=es)
- Zavala-Chávez, F. (1998). *Observaciones sobre la distribución de encinos en México*. 21.
- Zivcak, M., Brestic, M., y Sytar, O. (2016). Osmotic adjustment and plant adaptation to drought stress. En M. A. Hossain, S. H. Wani, S. Bhattacharjee, D. J. Burritt, y L.-S. P. Tran (Eds.), *Drought Stress Tolerance in Plants, Vol 1: Physiology and Biochemistry* (pp. 105-143). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_5)

## Anexos



**Anexo 1.** Árbol filogenético de las diez especies de encinos de nuestro estudio (extraído de Hipp et al., 2020), los números del uno al nueve representan los nodos.).



**Anexo 2.** Análisis de componentes principales (PCA) para los atributos de uso del agua de utilizando contrastes independientes de la filogenia, los números representan los nodos. Atributos:  $\pi_{FT}$ = potencial osmótico a turgencia completa (MPa x  $-1$ );  $\Psi_{Tlp}$ = potencial hídrico al punto de pérdida de turgencia (MPa x  $-1$ );  $K_h$  = conductividad hidráulica teórica del xilema ( $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ), IV= índice de vulnerabilidad del xilema; FD= diámetro de fibra completa del xilema ( $\mu\text{m}$ );  $\Psi_{min}$ = Potencial hídrico de medio día mínimo; DL50 (días que las especies pasan con menos del 50% de su área foliar); LAL (el día, contando como uno el inicio del muestreo, al que las especies perdieron el 50% de su área foliar); HA= Hidro—espacio ( $\text{MPa}^2$ ).

**Anexo 3.** Tabla con valores promedio valiosos para distintos cálculos en el presente trabajo.

$D_h$  = Diámetro hidráulico ( $\mu$ ),  $VD$  = densidad de vasos en  $1\text{mm}^2$  ( $dv/\text{mm}^2$ ).

Especie	Sección	$D_h$	$VD$
<i>Q. castanea</i>	<i>Lobatae</i>	26.57	101
<i>Q. eduardi</i>	<i>Lobatae</i>	23.45	110
<i>Q. jonesii</i>	<i>Lobatae</i>	34.09	73
<i>Q. laurina</i>	<i>Lobatae</i>	24.58	134
<i>Q. mexicana</i>	<i>Lobatae</i>	21.69	153
<i>Q. deserticola</i>	<i>Quercus</i>	24.19	155
<i>Q. obtusata</i>	<i>Quercus</i>	31.67	94
<i>Q. potosina</i>	<i>Quercus</i>	26.97	94
<i>Q. resinosa</i>	<i>Quercus</i>	46.62	87
<i>Q. rugosa</i>	<i>Quercus</i>	30.24	97