



**UNIVERSIDAD MICHOCANA DE
SAN NICOLÁS DE HIDALGO**

**PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRIA EN
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Plasticidad en atributos anatómicos del xilema
entre especies de encinos de una comunidad
semiárida de México**

Tesis

Que como requisito parcial para obtener el título profesional de

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Presenta

Biol. Hilda Sánchez Sosa.

Directora de tesis:

DRA. MARIELA GÓMEZ ROMERO.

Co-Director de tesis:

DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA.



Morelia Michoacán,

mayo 2023.

**EL PRESENTE TRABAJO FUE REALIZADO EN EL LABORATORIO
DE ECOLOGÍA FUNCIONAL, ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS
SUPERIORES, UNIDAD MORELIA, BAJO LA ASESORÍA DE LA DRA.
MARIELA GOMEZ ROMERO Y CO-ASESORIA DEL DR.
FERNANDO PINEDA GARCIA.**

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

A la **Universidad Michoacana**, en especial al **Programa institucional de Maestría en Ciencias Biológicas** por haberme permitido continuar con mi formación académica.

Al **Laboratorio de Ecología Funcional** por brindarme la oportunidad de ser parte de su equipo de trabajo.

Al **Dr. Fernando Pineda García** y la **Dra. Mariela Gómez Romero** por la dirección del trabajo de tesis, por su apoyo y sus valiosos y acertados aportes a la investigación.

A la **Dirección General de Asuntos de Personal Académico (DGAPA)** de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por el financiamiento de esta investigación 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**.

Al **Dr. Rafael Aguilar Romero**, la **MC. Gabriela López Barrera** y al **Dr. Jesus Llanderal Mendoza** por el apoyo técnico recibido.

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". Así como a **Industrial Santa Fe** por darnos todas las facilidades para realizar el estudio.

A los miembros del comité tutorial: **Dr. J. Arnulfo Blanco García**, **Dr. Cuauhtémoc Sáenz Romero** y **Dr. H. Javier A. Villegas Moreno**, por sus aportaciones, sugerencias y correcciones para la mejora de este trabajo.

A los **miembros del Laboratorio de Ecología Funcional** que colaboraron con la colecta del material biológico durante los años muestreados.

A **CONACYT** que me apoyó con la beca nacional de manutención.

A **todos mis profesores** del posgrado que no solo me compartieron sus conocimientos sino también enseñanzas para la vida diaria.

Al **personal académico y administrativo**, que me apoyó con los trámites administrativos durante el posgrado.

A **mis compañeros de generación**, por su amistad y apoyo mutuo durante el posgrado.

¡GRACIAS!

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A **mis padres Malaquías y Catalina** por fomentar la confianza en mí y por el apoyo que siempre me han brindado.

A **mis hermanos; Judith, Isaac, Alex, Arisbeth, Erandy, Ulises, Alan y Evelin** por su apoyo incondicional, su amistad, sus consejos y sus palabras de motivación en esta etapa de mi formación.

A **mis sobrinos Agustin, Angel, Mauricio y Emmanuel** por siempre sacarme sonrisa.

A **mis compañeros y amigos de Laboratorio de ecología Funcional; Alejandra, Leonardo, Alejandro, Aldo y Ada Jocabeth** por su apoyo académico y emocional en este proceso.

A **Cristina Janet** por su amistad y gran apoyo durante este proceso de maestría.

A **Fátima** por siempre estar y por motivarme.

A todos **mis amigos y amigos rolles** que he conocido en esta etapa de mi formación por su amistad y sus palabras de ánimo.

¡GRACIAS!

ÍNDICE DE CONTENIDO	Página
ÍNDICE DE CUADROS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
RESUMEN.....	x
ABSTRACT.....	xii
I. INTRODUCCIÓN	14
II. ANTECEDENTES.....	15
2.1 Anatomía del xilema	15
2.2 El transporte del agua en las plantas	16
2.3 Resistencia del xilema a la formación de embolismos	17
2.4 Arquitectura hidráulica	19
2.5 Estrategias fenológicas.....	19
2.6 Respuesta de las plantas ante el estrés hídrico.....	20
2.7 Género <i>Quercus</i> y los mecanismos enfocados a resistir el estrés hídrico	21
2.8 Los bosques de encino (<i>Quercus</i>) en México	23
III. HIPÓTESIS.....	25
IV. OBJETIVOS.....	25
4.1 Objetivo general.....	25
4.2 Objetivos particulares	25
V. MATERIALES Y MÉTODOS	26
5.1 Sitio de muestreo	26
5.2 Datos meteorológicos de los años 2018 a 2021	26
5.3 Especies de estudio	27
5.4 Recolección del material de estudio	27
5.5 Preparación de muestras para hacer cortes tangenciales.....	28
5.6 Densidad de los vasos, área de los vasos, diámetro promedio y área de fibras y, área de las células de parénquima.	28
5.7 Índice de resistencia a la implosión	29
5.8 Conductividad hidráulica teórica	29
5.9 Análisis estadístico	29
VI. RESULTADOS.....	31
RESPUESTA DE ATRIBUTOS ANATÓMICOS ENTRE AÑOS, GRUPO FENOLÓGICO Y ESPECIE	31

Densidad de vasos	31
Área de la célula del parénquima (μm^2).....	31
Índice de resistencia a la implosión (IRI).....	32
Diámetro hidráulico (D_h ; μm)	34
Conductividad hidráulica teórica del xilema (K_h ; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	35
Cociente espesor de pared de fibra/área lumen de fibra (FTHW_AREA) (μm).....	36
ANÁLISIS MULTIVARIADO DE LA PLASTICIDAD	38
VII. DISCUSIÓN.....	41
VIII. CONCLUSIONES	46
IX. LITERATURA CITADA.....	47

ÍNDICE DE CUADROS

Tabla 1. Efecto del año, grupo fenológico y especie sobre los atributos anatómicos del xilema. En la tabla se muestran los resultados del análisis ANOVA en el año, grupo fenológico, especie, interacción año*grupo fenológico e interacción año*especie. Para cada factor se muestran los valores de F y P en la tabla, los valores de P significativos se muestran en negritas. Los grados de libertad (g.l.) para el año son= 1, grupo fenológico =2, especie =1, año*hábito foliar =1, año*especie =2. Los acrónimos de los atributos son: Densidad de vasos (Dvasos; mm²), área de las células del parénquima (Aparen; µm²), Índice de resistencia a la implosión (IRI), diámetro hidráulico (Dh; µm), conductividad hidráulica teórica (Kh; kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹), cociente espesor pared de fibra / Área lumen de fibra (FTHW_AREA; µm²)..... 37

Tabla 2. Magnitud del vector de plasticidad fenotípica multivariante para cada especie. La magnitud del vector (longitud) describe la diferencia cuantitativa de los valores medios de cada atributo entre años (Collyer & Adams, 2007), para las cuatro especies de encinos de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. La magnitud del vector se calculó tomando en cuenta el conjunto de atributos anatómicos cuantificados para el año lluvioso (2018) y el año seco (2020). En la tabla se muestra a las especies en orden ascendente en función del tamaño del vector..... 40

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Precipitación mensual de los años de muestreo; 2018, 2019, 2020 y 2021 en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. Las líneas representan la acumulación mensual por mes..... 27

Figura 2. Densidad de vasos (Dvasos; mm²) registrada en el año 2018 y 2020 entre los grupos fenológicos, caducifolios y perennifolios. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido para cada año y grupo fenológico. Las diferencias se detectaron a través de un análisis ANOVA (F= 5.66; p =0.02). Las letras distintas representan diferencias significativas entre las grupos fenológicos y años lo cual se exploró a través de la una prueba *post-hoc* de Tukey. 31

Figura 3. Área de lumen de las células de parénquima (Aparen; µm²) para cada grupo fenológico al que pertenecen las especies de encinos. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido para grupo fenológico tomando en cuenta los dos años de estudio. Las diferencias se probaron utilizando al grupo fenológico al que pertenecen las especies como un factor fijo a través de un análisis ANOVA (F= 6.23; p = 0.01). Las letras distintas representan diferencias significativas entre las especies lo cual se exploró a través de la una prueba *post-hoc* de Tukey..... 32

Figura 4. Índice de resistencia a la implosión (IRI) para los años 2018 y 2020

encinos. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido del conjunto de especies tomando en cuenta los años 2018 y 2020. Las diferencias se probaron utilizando el año como factor a través de un análisis ANOVA ($F= 17.28$; $p = 0.0001$). Las letras distintas representan diferencias significativas entre los años lo cual se exploró a través de la una prueba *post-hoc* de Tukey..... 33

Figura 5. Trayectorias de respuesta del índice de resistencia a la implosión (IRI) de las especies de encino de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido tomando en cuenta el IRI que presentaron las especies en los años 2018 y 2020. En el análisis ANOVA se detectó una interacción para este atributo entre los factores fijos año y especie ($F=3.07$; $p= 0.05$). Letras distintas representan diferencias significativas, obtenido a través de una prueba *post-hoc* de Tukey. Acrónimos: Q des= *Q. deserticola*, Q edu= *Q. eduardii*, Q lau= *Q. laurina* y Q rug= *Q. rugosa*..... 34

Figura 6. Diámetro hidráulico (Dh; μm) en función de las cuatro especies de encinos de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido por especie tomando en cuenta los dos años de estudio. Las diferencias entre las especies se probaron a través de un análisis ANOVA usando la especie como un factor fijo ($F=31.89$; $p < 0.0001$). Las letras distintas representan diferencias significativas entre las especies, lo cual se exploró con una prueba *post-hoc* de Tukey. 34

Figura 7. Conductividad hidráulica teórica del xilema (K_h ; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) en función del grupo fenológico de las cuatro especies de encinos de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido por grupo fenológico tomando en cuenta los dos años de estudio. Las diferencias entre los grupos se probaron a través de análisis ANOVA usando al grupo fenológico como factor ($F=12.10$; $p= 0.001$). Las letras distintas representan diferencias significativas entre los grupos, lo cual se exploró con una prueba *post-hoc* de Tukey..... 35

Figura 8. Conductividad hidráulica teórica del xilema (K_h ; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) para cada una de las cuatro especies de encino de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido para cada especie tomando en cuenta los dos años de estudio. Las diferencias se probaron utilizando a la especie como un factor fijo a través de un análisis ANOVA ($F= 32.38$; $p < 0.0001$). Las letras distintas representan diferencias significativas entre las especies lo cual se exploró a través de la una prueba *post-hoc* de Tukey. 36

Figura 9. Análisis de componentes principales (PCA) para los atributos funcionales utilizando a cada especie como un punto independiente de análisis. Los acrónimos de los atributos son: Densidad de vasos ($n \text{ vasos /mm}^2$), área de las células del parénquima (Aparen; μm^2), índice de resistencia a la implosión (IRI), diámetro hidráulico (Dh; μm^2), conductividad hidráulica teórica (K_h ; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), cociente espesor pared de fibra / Área lumen de fibra (FTHW_AREA; μm^2). Las figuras en color azul representan a las especies en el año lluvioso (2018) y las figuras en color naranja representan a las mismas especies en el año seco (2020). Siendo *Q. deserticola* (■), *Q. eduardii* (▲), *Q. laurina* (●) y *Q. rugosa* (◆). Las letras de color azul indican el grupo fenológico al que pertenecen las especies, dónde; p (especies perennifolias) y c (especies caducifolias). Este análisis permitió

explorar el tamaño en el cambio fenotípico y la dirección de cambio para cada una de las especies. Las flechas en color negro representan la distancia que recorrió cada especie entre los años 2018 y 2020.	39
---	----

RESUMEN

En México se ha detectado que las especies de encinos presentan una distribución diferencial a lo largo de gradientes hídricos, tanto locales como a escala de país, lo cual está asociado a sus adaptaciones en el xilema para resistir la sequía o maximizar la explotación del agua. En algunas zonas donde cohabitan distintas especies de encinos, además se presenta una alta variación en la precipitación interanual, lo que sugiere que las especies pudieran presentar plasticidad fenotípica en el xilema, para evitar la muerte de ramas por embolismos. El objetivo del presente estudio fue explorar el grado de plasticidad en atributos anatómicos del xilema, en respuesta a la variación de la precipitación interanual en cuatro especies de encinos; *Q. eduardii*, *Q. laurina*, *Q. deserticola* y *Q. rugosa*, que coexisten en una comunidad semiárida, dos especies de hábito perennifolio (*Q. laurina* y *Q. rugosa*) y dos especies caducifolias (*Q. eduardii* y *Q. deserticola*). Se colectaron muestras de ramillas del último crecimiento en ocho individuos por especie, durante el mes con mayor precipitación (agosto) en los años 2018 y 2020, en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato, estos dos periodos son altamente contrastantes en la cantidad de precipitación 821 mm y 481 mm, respectivamente. Por ramilla, se realizaron cortes de 30 μm de grosor, los cuales se observaron al microscopio. Por especie y año se estimó la densidad de vasos, conductividad hidráulica teórica, diámetro hidráulico e índice de resistencia a la implosión de los vasos; se determinó el cociente entre espesor de pared de fibra y área del lumen de la fibra, así como el área de las células del parénquima. Para cada atributo, se exploró si había diferencias entre los años, grupos fenológicos y las especies, tomando en cuenta el conjunto de atributos de los dos años, se exploró el grado de plasticidad a través de un análisis de componentes principales. Se encontró sólo el índice de resistencia a la implosión cambia de manera generalizada entre los años, el cual se reduce hacia el año seco; así mismo, a nivel de especie, se encontraron diferencias significativas en tres de los seis atributos analizados. A nivel de grupos fenológicos, se detectó que en general, las especies caducifolias presentaron células de parénquima de mayor tamaño y mayor capacidad de conducir agua, en contraste con las especies perennifolias. Finalmente, a través del análisis de componentes principales se detectó que tres especies aumentan el tamaño de sus vasos, su capacidad de conducir agua y el tamaño de las células de parénquima en el año seco. En particular, se detectó que *Q. laurina*

presentó poca plasticidad entre los dos años, mientras que *Q. deserticola* tuvo mayor plasticidad. Los resultados indican que el grado de plasticidad es distinto entre las especies de encinos, y que esto pudiera ser un mecanismo clave que les permita sobrevivir a la variación interanual en la disponibilidad de agua.

Palabras clave: Precipitación inter-anual, conductividad hidráulica, resistencia a la implosión.

ABSTRACT

In Mexico, it has been detected that oak species have a differential distribution along water gradients both locally and nationally, which is associated with their adaptations in the xylem to resist drought or maximize water exploitation. In some areas where different oak species coexist, there is also a high variation in interannual precipitation, which suggests the species could present phenotypic plasticity in the xylem, to avoid the death of branches by embolism. The objective of this study was to explore the degree of plasticity in the anatomical traits of the xylem, in response to interannual variation in rainfall in four oak species; *Q. eduardii*, *Q. laurina*, *Q. deserticola* and *Q. rugosa*, which coexist in a semiarid community, two evergreen species (*Q. laurina* y *Q. rugosa*) and two deciduous species (*Q. eduardii* y *Q. deserticola*). Samples of twigs from the last growth were collected in eight individuals per species, during the month of greatest rainfall (August) in the years 2018 and 2020, in the Sierra de Santa Rosa, Guanajuato, these two periods are very contrasting in quantity of precipitation 821 mm and 481 mm, respectively. Per twig, 30 μm thick cuts were made, which were observed under a microscope. By species and year, the density of vessels, the theoretical hydraulic conductivity, the hydraulic diameter and the resistance implosion index of the vessels were estimated; the coefficient between the thickness of the fiber wall and the area of the fiber lumen, as well as the area of the parenchyma cells, was determined. For each trait, it was explored if there were differences between years, phenological groups and the species and taking into account the set of traits of the two years, the degree of plasticity was explored by means of a principal component analysis. It was only found that the implosion resistance index changes in a general way between the years, which is reduced towards the dry year; Likewise, at the species level we found significant differences in three of the six traits analyzed. At the level of phenological groups, we detected that, in general, deciduous species had larger parenchyma cells and greater water conduction capacity in contrast to evergreen species. Finally, through principal component analysis, it was detected that three species increase the size of their vessels, their water conduction capacity, and the size of parenchyma cells in the dry year. In particular, it was detected that *Q. laurina* presented little plasticity between the two years, while *Q. deserticola* presented greater plasticity. The results indicate

that the degree of plasticity is different between oak species, and this could be a key mechanism that allows them to survive the interannual variation in water availability.

Keywords: Interannual precipitation, hydraulic conductivity, resistance to implosion.

I. INTRODUCCIÓN

La plasticidad fenotípica (PF), es la habilidad que posee un genotipo para expresar diferentes fenotipos en respuesta a una señal ambiental, es uno de los medios por los cuales las plantas pueden ajustar su morfo-fisiología permitiendo que las plantas se enfrenten a la heterogeneidad ambiental (Gianoli, 2004). Estudios acerca de la relación entre la PF y la amplitud ecológica de las especies han evidenciado que especies generalistas presentan mayor magnitud de PF en contraste con especies que poseen una estrategia especialista (Geng et al., 2006). En este contexto, especies que presentan mayor PF, deben crecer y reproducirse bajo un rango mayor de ambientes, en comparación con las especies que son menos plásticas (Brock et al., 2005). Las plantas presentan respuestas plásticas a una amplia variedad de condiciones ecológicas, por ejemplo; a la variación en el ambiente abiótico, disturbios, herbivoría, parasitismo y relaciones mutualistas. Estas respuestas plásticas, pueden ser permanentes, fijadas por una etapa del crecimiento, o dinámicas en una escala de horas, como en el caso de los efectos de la herbivoría en la química de defensa de los individuos (Baldwin, 1999; Callaway, 2003).

La plasticidad fenotípica tiene una gran importancia ecológica para las plantas gracias a su papel como medio facilitador en la colonización de diferentes ambientes y en el establecimiento en ambientes cambiantes, lo cual sugiere que, dicha plasticidad les permitiría crecer y sobrevivir en un ambiente con variaciones en la disponibilidad de recursos anual e interanual (Baldwin, 1999; Valladares et al., 2000).

Las plantas pueden expresar cambios en su fenotipo que incluyen ajustes muy finos en su desarrollo, morfología y fisiología como respuesta a las variaciones ambientales, además pueden aumentar la supervivencia y la persistencia en esos nuevos escenarios ambientales. De manera individual, la plasticidad puede amortiguar cambios ambientales durante el transcurso del ciclo de vida de una planta, lo cual influiría en un aumento en su tolerancia al estrés (por ejemplo, aclimatación a corto plazo a condiciones de agua y luz). A nivel poblacional y en última instancia a un nivel específico, la plasticidad puede contribuir a que ocurra la colonización y el establecimiento en hábitats diversos, contribuyendo a la modificación de la amplitud ecológica de una especie (Pigliucci, 2001; Sultan, 2003). Por otro lado, la plasticidad puede proporcionar una respuesta inicial rápida al cambio ambiental

siendo un punto de partida para el subsecuente cambio evolutivo (Ghalambor et al., 2007). Es por esto que, existe un gran interés en la comprensión de la prevalencia y la importancia de la plasticidad en las plantas en respuesta al cambio climático (Nicotra et al., 2010).

II. ANTECEDENTES

2.1 Anatomía del xilema

El transporte del agua en las plantas ocurre principalmente sin gasto de energía en dirección axial y radial, a través de conductos formados por las células especializadas en la conducción del agua. Estas células forman parte del xilema, tejido especializado en el transporte y reparto de agua y sales minerales provenientes de la raíz al resto de la planta, además de transportar otros nutrientes y moléculas señalizadoras. Así mismo, el xilema es el elemento principal de soporte mecánico de las plantas, sobre todo en aquellas con crecimiento secundario (Paniagua et al., 2007).

El xilema está conformado por tres tipos celulares que le permiten cumplir sus funciones: a) Los elementos de los vasos y traqueidas, b) Las células parenquimáticas, que funcionan como células de almacenamiento o comunicación, y c) Las células de sostén, que son las fibras de esclerénquima y las esclereidas (Alberts et al., 2015; Megías et al., 2019).

Los elementos de los vasos son el principal tipo celular conductor del xilema en las angiospermas, son células de mayor diámetro y más achatadas que las traqueidas. Los cuales, se comunican entre sí en sus extremos y porciones laterales (Buhtz et al., 2004). El agua circula por el interior de las células y pasa de una célula a la otra por las perforaciones que se encuentran en sus paredes transversales (situadas en ambos extremos de la célula), llamadas placas perforadas. Estas placas pueden o no, aparecer en algunos vasos. Además, el agua y sustancias disueltas pueden atravesar las punteaduras areoladas que contienen las paredes laterales de la célula y pasar a otras células del xilema (Alberts et al., 2015). Las traqueidas son células alargadas, estrechas y fusiformes que se conectan entre ellas en sus costados; a través de estas conexiones circula el agua de la raíz hasta las hojas en un gradiente de presiones negativas. Las traqueidas, en comparación con los vasos, tienen baja capacidad

para conducir agua ya que no poseen placas perforadas (Raisman & González, 2015; Megías et al., 2019).

Por otro lado, las células parenquimáticas se encuentran en los tejidos conductores de dos maneras: radialmente o axialmente. Las células que se encuentran de manera radial forman filas o radios perpendiculares a la superficie del órgano, mientras que las axiales se observan en grupos o tiras longitudinales en el xilema, sobre todo en el xilema secundario y en el floema. Las células parenquimáticas radiales son células elongadas en la dirección del radio y conectadas por una gran cantidad de plasmodesmos que permiten la comunicación con otras células vecinas. Éstas células tienen múltiples funciones: almacén de carbohidratos como el almidón, reserva de agua, almacén de nitrógeno, además de permitir la comunicación entre xilema y floema (Paniagua et al., 2007; Raisman & González, 2015).

Las fibras de esclerenquima y esclereidas están especializadas como elementos de sostén y en ocasiones también pueden cumplir la función de almacenamiento (Raisman & González, 2015; Megías et al., 2019).

2.2 El transporte del agua en las plantas

El transporte de agua en el xilema, sucede por los elementos de vasos, que en su conjunto forman una red de “tuberías” (vasos que se comunican entre sí), y éste sucede gracias a los gradientes de potencial hídrico (Ψ). Gracias al proceso de transpiración se genera un aumento en el gradiente de potencial hídrico en la planta y como consecuencia el agua ascienda desde las raíces (mayor Ψ) a las hojas (menor Ψ), esto se expresa en un aumento en la tensión en la columna de agua que promueve su movimiento. Sin embargo, la estabilidad del agua líquida disminuye cuando el potencial hídrico baja ocasionando la cavitación de la planta (Carrasco, 2017). Una planta cavita, cuando se rompen las fuerzas de cohesión del líquido xilemático, dando lugar a la formación de burbujas de aire en su interior, las cuales se extienden hasta producir una embolia. Como consecuencia, ésta embolia evitaría el movimiento del agua a través del vaso; sin embargo, el xilema tiene la capacidad de minimizar este posible efecto gracias a la presencia de las punteaduras (orificios microscópicos que pueden obturarse o no) en sus paredes laterales, permitiendo que el agua puede moverse evitando que el conducto quede bloqueado (Azcón & Talón, 2008). Además, puede ocurrir una falla en el sistema

hidráulico cuando las presiones negativas superan la capacidad de las paredes del conducto del xilema para resistir la implosión (flexión hacia adentro o colapso del vaso) (Carlquist, 1975; Hacke et al., 2001; Donaldson, 2002; Cochard et al., 2004; Brodribb & Holbrook, 2005).

La cavitación puede ocurrir por la influencia de factores como : 1) Patógenos (hongos), 2) Congelación; la congelación puede provocar fallas cuando la savia en el xilema se congela y el gas disuelto en la savia sale de la solución, lo cual aumenta la probabilidad de conducir a la cavitación del vaso al descongelarse si las burbujas no vuelven a disolverse sino que se expanden (Yang & Tyree, 1992) y 3) Déficit hídrico, siendo ésta última la causa más común, ya que el aumento de la transpiración aumenta la tensión en el vaso, dando lugar a la formación de burbujas de aire que darán lugar a núcleos de cavitación (Azcón & Talón, 2008).

2.3 Resistencia del xilema a la formación de embolismos

El gradiente de potencial hídrico, es decir la tensión, aumenta cuando existe sequía en el suelo, lo cual, incrementa la probabilidad de que se produzcan embolismos. Estos pueden presentarse de forma generalizada en ciertas partes de la planta, y como consecuencia, la rama o todo el tallo pierden su funcionalidad y muere (Carrasco, 2017). Sin embargo, se ha observado una gran variación en la resistencia del xilema a la formación de embolismos entre especies (Tyree et al., 2003; Maherali et al., 2004; Jacobsen et al., 2007) encontrando que, especies que habitan en zonas con reducida precipitación presentan mayor resistencia del xilema a la formación de embolismos (Tyree et al., 2003; Maherali et al., 2004).

De igual forma, la probabilidad de que ocurra un embolismo en los vasos es inversamente proporcional a su diámetro (Choat et al., 2012). Es por esto que en plantas que crecen a bajas temperaturas, habitualmente los vasos xilemáticos, son más estrechos en contraste con aquellas plantas que habitan ambientes más cálidos (Hacke et al., 2001). Mientras la reducción del diámetro de los vasos reduce la probabilidad de embolismo provocado por el frío, dicha reducción, reduce considerablemente la conductividad de los vasos (Davis et al., 1999; Jiménez-Castillo & Lusk, 2013).

Así mismo, la resistencia a la cavitación es un indicador de la respuesta de las plantas al estrés hídrico y determina el límite de la presión negativa que se desarrolla en el xilema, es decir, expresa la tensión que los vasos toleran a una columna de agua antes de cavitarse. Parámetros fisiológicos como la conductividad del xilema y la resistencia de este a la cavitación, dependen de las características de sus células conductoras y de la estructura de las punteaduras que poseen (Cochard et al., 2010). El diámetro y número de elementos conductores por unidad de área, están relacionados con la eficiencia de los vasos en la conductividad hidráulica, el soporte mecánico y la resistencia del xilema a la cavitación (Baas, 2004).

Jacobsen et al. (2005), examinaron los posibles costos mecánicos e hidráulicos de una mayor resistencia a la cavitación en seis especies coexistentes de arbustos de chaparral en el sur de California. Encontraron que el aumento de la resistencia a la implosión se correlacionó con el aumento de la resistencia mecánica (para el módulo de elasticidad y el módulo de ruptura) y con la densidad del xilema y P_{min} (potencial hídrico mínimo). El aumento de la resistencia a la cavitación se correlacionó con el aumento de la resistencia a la implosión, el aumento del área de la pared de la fibra transversal y la disminución del área del lumen de la fibra. La correlación entre la resistencia a la cavitación y el área de la pared de la fibra no se ha mostrado previamente y sugiere un papel mecánico de las fibras en la resistencia a la cavitación. Finalmente, se discute la eficacia de la fibra en la prevención de la implosión de los vasos.

La mayoría de los estudios sobre vulnerabilidad al embolismo se han hecho en ramas o tallos. Sin embargo, los embolismos también pueden ocurrir en las raíces y hojas. De hecho, los órganos como hojas y raíces más distales de las plantas, son más vulnerables al embolismo en comparación con el tronco y las ramas o raíces principales los cuales requieren una mayor inversión de carbohidratos (Zimmermann, 1983; Tyree & Ewers, 1991). Hojas y raíces actuarían como “fusibles” de seguridad que perderían la funcionalidad hidráulica antes (a mayores potenciales hídricos) que los órganos principales, preservando la funcionalidad de estos últimos. Lo cual podría prevenir fallas en el sistema hidráulico, principalmente en años muy secos. Sin embargo, no es claro si dicha capacidad de ajustar el sistema vascular en función de las condiciones ambientales es un fenómeno generalizado para todas las especies

de plantas. Por otro lado, sí está asociado a otras características de la especie, por ejemplo, la fenología de las hojas.

2.4 Arquitectura hidráulica

La arquitectura hidráulica en las plantas, se define como la estructura del sistema conductor de agua para distribuirla a través del sistema raíz-tallo-hoja. El estudio de esta contribuye al conocimiento de la fisiología de las especies vegetales, en relación con el entorno en el cual se desarrollan (Tyree & Ewers, 1991; López-Portillo et al., 2000).

La arquitectura hidráulica incluye características del sistema conductor, como la longitud y el diámetro de sus células y vasos (Domec et al., 2008; Chave et al., 2009). El compromiso (trade off) de la anatomía del xilema, se justifica en la división de las funciones de este tejido en; transporte de agua, soporte mecánico y almacenamiento de sustancias, lo cual explica la evolución del sistema conductor en términos de diferentes soluciones de adaptación a problemas de estructura y función (Alemán-Sancheschúlz et al., 2019). Por lo que, existe un compromiso entre eficiencia y seguridad en el transporte del agua, el cual establece que la eficiencia en la conducción de agua es inversamente proporcional a la resistencia mecánica y a los embolismos (Baas, 2004). Debido a la variabilidad de los caracteres anatómicos del xilema en las plantas, probablemente no siempre exista una relación contrastante entre la eficiencia y la seguridad en el transporte del agua en los conductos xilemáticos. Asimismo, es posible estudiar la arquitectura hidráulica mediante la estructura del tejido vascular que consiste en analizar los componentes celulares que conforman el xilema, su estructura tridimensional y las características morfométricas de sus células (Tyree & Zimmermann, 2002).

2.5 Estrategias fenológicas

Las adaptaciones del xilema ante las variaciones en la disponibilidad de agua han evolucionado además en coordinación con otras respuestas de la planta, por ejemplo; la eficiencia del uso del agua de la hoja y la caducidad (Santiago et al., 2004; Meinzer et al., 2008; Gutiérrez Corona et al., 2010; Pineda-García et al., 2011, 2015; Méndez-Alonzo et al., 2012). Existe un rango amplio de estrategias fenológicas de las especies (Eamus, 1999), por

un lado están las especies perennifolias, las cuales efectúan un intercambio de hojas en verano, cuando las lluvias aún son constantes, y por otro lado están las especies que producen hojas a inicio de la época de lluvia, denominadas especies caducifolias, de las cuales, ciertas especies pierden rápidamente las hojas al iniciar la época seca y otras especies las pierden al finalizar la época seca (Valdez-Hernández et al., 2010; Méndez-Alonzo et al., 2013). Además, existen especies con estrategias intermedias; como lo es el caso de las especies semidecíduas que pierden más del 50% de sus hojas durante la época seca, o las especies brevi-decíduas, las cuales pierden parcialmente sus hojas (menos de 50%) cuando comienza la época seca, con un posterior brote de hojas nuevas (Borchert, 1994; Eamus, 1999; Powers et al., 2009; Kikuzawa & Lechowicz, 2011; Worbes et al., 2013).

La coexistencia de la diversidad de estrategias de fenología foliar plantea la existencia de disyuntivas costo-beneficio entre la pérdida de agua y la síntesis de biomasa asociadas con la fenología foliar (Givnish, 2002). Por ejemplo, el caso de las especies caducifolias que evitan el estrés hídrico, tienen un xilema altamente vulnerable a la embolia, generalmente con una capacitancia hidráulica elevada (Meinzer et al., 2008; Méndez-Alonzo et al., 2012; McCulloh et al., 2014; Pineda-García et al., 2015). Mientras que, las especies perennifolias poseen un xilema resistente que contribuye de manera positiva a tolerar la sequía del suelo, lo cual sugiere una compensación entre la tolerancia a la sequía y la evitación de la sequía (Méndez-Alonzo et al., 2012; Pineda-García et al., 2015).

2.6 Respuesta de las plantas ante el estrés hídrico

Se ha realizado una clasificación sobre los mecanismos y respuestas de las plantas para afrontar el estrés hídrico, en dónde se definen las principales estrategias de las especies denominados también mecanismos de resistencia. Levitt (1980), describió dos tipos de estrategias de resistencia al déficit hídrico: la estrategia evitadora de la sequía y estrategia tolerante de la sequía y cómo los mecanismos ecofisiológicos de resistencia a la sequía se relacionan en torno una u otra estrategia.

Las especies con estrategia tolerante tienen mecanismos que minimizan o eliminan la deformación que pueden sufrir como consecuencia del estrés, pueden alcanzar un equilibrio termodinámico con el estrés sin sufrir daños. Sus mecanismos de tolerancia son muy

específicos, dependiendo de la deformación que se produzca y desencadenan distintos modos de resistencia e incluso pueden llegar a tolerar las deformaciones plásticas. Por otro lado, se encuentran las especies evitadoras de la sequía, las cuales actúan para prevenir o minimizar la penetración del estrés en sus tejidos, son muy sensibles a la deshidratación y evitan tensiones excesivas del xilema gracias a la capacidad de regular la transpiración (Hickman, 1970). Las especies que siguen esta estrategia tienen la capacidad de maximizar la absorción de agua desarrollando sistemas radicales profundos, o pueden minimizar las pérdidas de agua por medio de un cierre de estomas rápido. Cuando las condiciones de déficit hídrico se acentúan, los derrochadores no pueden mantener tasas elevadas de transpiración, y se vuelven ahorradores o en algunos casos el individuo muere (Levitt, 1980; Kozlowski et al., 1991). De esta forma, el desarrollo de estos mecanismos evitadores eficientes en las plantas, les permitiría continuar creciendo en condiciones de poca disponibilidad de agua y a sobrevivir al estrés.

Las plantas enfrentan las oscilaciones en la disponibilidad de agua mediante distintas estrategias: 1) Con variaciones en la superficie foliar para regular los niveles de transpiración y la pérdida de agua, 2) Controlando la pérdida de agua mediante los estomas, 3) Modificando la conductividad hidráulica entre las distintos órganos de la planta para minimizar las embolias, 4) Presentando adaptaciones en el sistema radicular que contribuyen a mejorar la captación de agua (Valladares et al., 2004). Por otra parte, existen especies de árboles, que han presentado ajustes en la anatomía del xilema en respuesta a la variación interanual en la disponibilidad de agua (Albuixech et al., 2012).

2.7 Género *Quercus* y los mecanismos enfocados a resistir el estrés hídrico

Las especies caducifolias y perennifolias del género *Quercus* (roble y encinos), tienen mecanismos que les permiten a minimizar el impacto de la sequía. La regulación estomática de los encinos por ejemplo; se ajusta al de especies típicamente anisohídricas, las cuales son capaces de mantener tasas de transpiración relativamente altas, pese a una disminución del estatus hídrico general de la planta en términos de potencial hídrico (Tardieu

& Simonneau, 1998). La estrategia anisohídrica de los encinos está presente desde especies de bosques templados (Cano et al., 2013).

Las características hidráulicas del sistema de conducción de agua en el género *Quercus*, están moduladas por otros procesos más allá de las propiedades intrínsecas del xilema, como lo es el caso de la resistencia a la cavitación o la densidad de la madera. El desarrollo de una gran plasticidad en términos de planta completa, que se concreta en el ajuste de una relación entre la superficie foliar y el tallo que sostiene a las hojas, permite mantener un alto grado de homeostasis en situaciones de sequía entre la demanda y el aporte hídrico a las hojas, a través de una optimización en la conductividad hidráulica foliar específica, sin necesidad de modificar otras propiedades del sistema hidráulico como la misma conductividad específica (Pinto et al., 2012). Esta capacidad de regular plásticamente estos patrones de inversión de biomasa es extrapolable a diversas especies del género (Cavender-Bares & Holbrook, 2001; Mediavilla & Escudero, 2010), por lo que podría constituirse en un elemento regulador de las relaciones hídricas en *Quercus*, igual de importante como las características intrínsecas del sistema hidráulico, en términos de eficiencia en la conducción o resistencia a la cavitación (Martínez-Vilalta et al., 2002; Limousin et al., 2010). Para las especies del género *Quercus*, se ha observado que existe una gran variabilidad en la susceptibilidad del sistema hidráulico frente a la cavitación (Vilagrosa et al., 2012). Así mismo, dicha sensibilidad del sistema hidráulico a la cavitación, está relacionada con el control de la pérdida de agua a través de los estomas según su tamaño y la rapidez con que cierran los estomas, además de la densidad de estos en condiciones de sequía (Aasamaa et al., 2001). Junto con el cierre estomático, el colapso del xilema en las hojas es un mecanismo eficiente en la reducción de la pérdida de agua a través de los estomas, evitando que la planta llegue a valores de potencial hídrico que puedan inducir la formación de embolismos en el nervio central de la hoja. Una vez que la planta se recupera del estrés hídrico y la tensión del xilema disminuye, el colapso de los conductos revierte y éstos recuperan la capacidad de transportar agua (Zhang et al., 2016).

Aguilar-Romero et al. (2017), cuantificaron rasgos biofísicos y fisiológicos en cuatro especies de encino rojo y cinco especies de encino blanco (secciones *Lobatae* y *Quercus*) a través de un gradiente de aridez en el centro de México. Detectaron diferencias entre las especies de encino blanco y rojo. Sin embargo, una mayor parte de la variación se explicó a nivel de especie más que a nivel de sección. Detectaron dos ejes primarios de covariación de

rasgos. El primero exhibió diferencias entre especies con tejidos densos y especies con tejidos blandos (costo de construcción del tejido), mientras que el segundo eje sugirió una compensación entre la resistencia del xilema a la cavitación y la caducidad del árbol. Las estrategias de uso del agua de las especies estaban relacionadas con el medio ambiente; por un lado, las especies de encino de zonas áridas tenían más caducidad y una mayor eficiencia instantánea en el uso del agua, sus contrapartes húmedas presentaron menos caducidad y un xilema más resistente a las embolias. En conjunto, estos resultados sugieren que la aridez, filtra especies estrechamente relacionadas, lo que resulta en la partición del hábitat y la divergencia de nichos.

La sequía es uno de los principales factores causantes del deterioro en los bosques de encinos de muchas regiones del mundo (Shifley et al., 2006). La capacidad fisiológica para hacer frente a la sequía, que consiste en evitar y/o tolerar el estrés hídrico en los tejidos, determinará la vitalidad de los encinos en el futuro. Dicha capacidad depende del ambiente de crecimiento y de la competencia entre los individuos de una o varias especies. Por consiguiente, podemos contribuir activamente a la adaptación de los bosques ante la amenaza de un futuro más seco modificando la estructura de los bosques con ciertas acciones, por ejemplo; con prácticas silvícolas que optimicen el estado fisiológico de las plantas, o por medio de programas de mejora, encaminados a seleccionar genotipos o procedencias más aptas para su repoblación, especialmente en casos en los que el deterioro pudiera alcanzar la pérdida de adaptabilidad a nivel local.

2.8 Los bosques de encino (*Quercus*) en México

En México los bosques templados y en particular los bosques de encino (*Quercus*), tienen gran importancia ecológica, especialmente por su gran diversidad de especies y endemismos. Los bosques de encino son considerados el tipo de vegetación con mayor extensión en los climas templado subhúmedo del país, habitan en un área potencial estimada de 16 millones de hectáreas. En nuestro país, las especies de encinos no están restringidos únicamente a ambientes templados, también han logrado adaptarse a ambientes áridos y tropicales (Valencia, 2004). Aunado a esto, existe evidencia de que la distribución de los encinos a escala de paisaje, obedece a gradientes de disponibilidad del agua en el suelo, frecuencia del

fuego, entre otros (Aguilar-Romero et al., 2017). Esta evidencia sugiere, que existe variación entre las distintas especies de encinos en sus adaptaciones asociadas a la resistencia al estrés ambiental. A su vez, en México ocurre un fenómeno interesante, en una misma comunidad se puede registrar un alto número de especies de encinos (~ 15 especies) (Valencia, 2004; Arenas-Navarro et al., 2020). Un ejemplo de este fenómeno, son las comunidades de encinos de climas semiáridos en el Altiplano del País, donde confluyen tanto especies de encinos de afinidad a las zonas semiáridas como de afinidad a zonas templadas. Dentro de estas comunidades se presentan gradientes hídricos locales que se generan por la microtopografía (Martínez Arredondo et al., 2015) y se ha sugerido que la distribución de las especies de encinos obedece a dichos gradientes (Martínez-Cruz et al., 2009). Además, en esta área existe un marcado patrón de precipitación, presentándose la mayor cantidad de lluvias en los meses de verano y el resto del año existe una estación seca. Aunado al patrón de precipitación, existe una gran variación en la cantidad de lluvia que cae entre los distintos años, e. g. en el año 2011 se registraron 416 mm y en el 2015 1137.2 mm (CONAGUA). Recientemente, se ha encontrado que las especies de encinos presentan una distribución diferencial a lo largo de gradientes hídricos y que esto está asociado a sus adaptaciones en el xilema, para resistir la sequía o para maximizar la explotación del agua (Villaseñor-Villanueva, 2023). Este escenario ambiental y ecológico, sugiere que debido a la alta variación interanual en la precipitación que se registra en la zona las especies, presentarán ajustes en las características anatómicas del xilema en función de ésta.

III. HIPÓTESIS

Los atributos anatómicos del xilema cambiarán entre los dos años (2018 y 2020), sugiriendo un ajuste generalizado ante la variación interanual de la precipitación. Debido a que las especies de encinos en la región tienen una distribución contrastante a lo largo de gradientes hídricos, se espera que el grado de plasticidad en los atributos anatómicos del xilema, sea distinto entre estas. A su vez, se espera que el grado de plasticidad cambie entre las especies caducifolias (*Q. deserticola* y *Q. eduardii*) y las perennifolias (*Q. laurina* y *Q. rugosa*).

IV. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Explorar el grado de plasticidad en atributos anatómicos del xilema en respuesta a la variación interanual de la precipitación entre cuatro especies de encinos (*Q. deserticola* y *Q. eduardii*, *Q. laurina* y *Q. rugosa*) de una comunidad semiárida de México.

4.2 Objetivos particulares

- Cuantificar el diámetro promedio de vasos, densidad de vasos para cada una de las especies.
- Determinar el área del lumen de vasos, fibras y parénquima para cada una de las especies.
- Cuantificar el grosor de las paredes de vasos y fibras, y estimar el índice de resistencia a la implosión.
- Estimar la conductividad hidráulica teórica de los vasos para cada una de las especies.
- Estimar el grado de plasticidad para cada uno de los atributos anatómicos.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Sitio de muestreo

El estudio se realizó en el Área Natural Protegida “Cuenca de la Esperanza” que pertenece a la Sierra de Santa Rosa en el estado de Guanajuato, este lugar se encuentra a 5 km al norte de la ciudad de Guanajuato; colinda con la carretera Guanajuato-Dolores Hidalgo y las comunidades rurales de Joya de Lobos, Santa Rosa, La Concepción y Los Mexicanos. El tipo de vegetación que predomina es el bosque de encino (*Quercus* spp.), en asociación con madroño (*Arbutus* sp.) y Pingüica (*Arctostaphylos pungens*) (SMAOT, 2021). Los suelos de esta zona tienen buen drenaje y profundidades medias de 30 a 50 cm (Villaseñor-Villanueva, 2020). La zona de mayor altitud en la cual se encuentra una de nuestras especies de estudio está localizado a 2700 m. Presenta una temperatura media de 18.7°C (máx. 26.2°C y mín. 11.3°C). La precipitación anual promedio es de 800 mm y se presenta de mayo a octubre, el mes más lluvioso es julio (Villaseñor-Villanueva, 2020).

5.2 Datos meteorológicos de los años 2018 a 2021

Se recopilaron los datos climáticos correspondientes a los años 2018 a 2021 de la estación climatológica de Santa Julia, Guanajuato (11070), LAT 21.0722, LON -101.1961 a 2,552 msnm, siendo la estación más cercana al sitio de muestreo. Los datos están disponibles en la página del Servicio Meteorológico Nacional (https://smn.conagua.gob.mx/tools/RESOURCES/Normales5110/NORMAL11070.TXT?fbclid=IwAR1q08Imalercm9BmdGjBnKg7WV81elhDuSg33NT5imJ0_TpuBo-FAkufpY), incluido el máximo diario (Tmax), temperatura mínima (Tmin) y media (Tmean) del aire, así como la precipitación. Los datos de precipitación de la región se emplearon para determinar cuál fue el año más seco y el año más lluvioso del periodo de estudio, así como para calcular el índice de plasticidad para cada uno de los parámetros obtenidos entre el año más seco y el año más lluvioso.

De los cuatro años, en el año 2018 se registraron 821.7 mm de precipitación, en el 2019 cayeron 724.4 mm, para el año 2020 fueron 481 mm y para el año 2021 se registraron 673.6 mm de precipitación anual. El año 2018 fue el año con mayor precipitación anual mientras

que el año más seco del periodo fue el año 2020. Así mismo, se observó que existe una marcada estacionalidad, siendo los meses de junio a octubre el periodo con mayor precipitación y el resto del año siendo temporada seca (Figura 1).

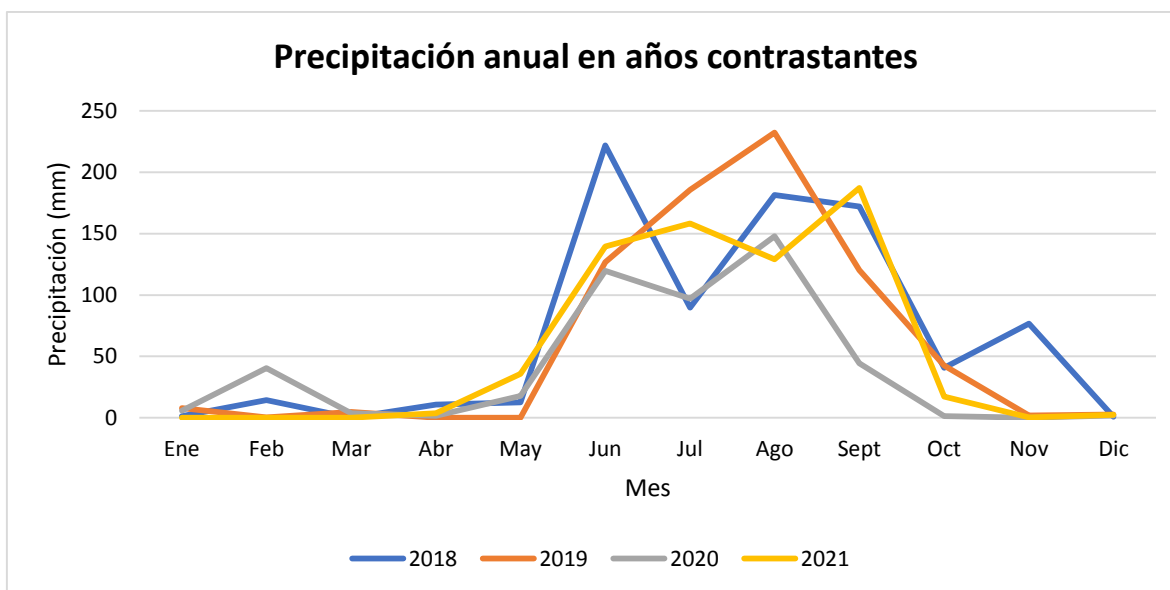


Figura 1. Precipitación mensual de los años de muestreo; 2018, 2019, 2020 y 2021 en la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. Las líneas representan la acumulación mensual por mes.

5.3 Especies de estudio

En el presente estudio, se trabajó con cuatro especies de encinos que habitan en la Sierra de Santa Rosa, dos especies pertenecen a la sección *Lobatae* (*Q. eduardii* y *Q. laurina*) y dos especies pertenecientes a la sección *Quercus* (*Q. deserticola* y *Q. rugosa*). Presentan además diferencias en su fenología foliar (dos especies son perennifolias: *Q. laurina*, perteneciente a la sección *Lobatae* y *Q. rugosa* perteneciente a la sección *Quercus*; y dos especies caducifolias: *Q. eduardii* perteneciente a la sección *Lobatae* y *Q. deserticola* perteneciente a la sección *Quercus*).

5.4 Recolección del material de estudio

Se seleccionaron ocho individuos de cada especie, los cuales se identificaron y se etiquetaron. Se colectaron muestras en los años 2018 y 2020 ya que en estos dos, se registró una precipitación contrastante (821 mm para el año 2018 y 481 mm para el año 2020). En el mes de agosto de cada año, se colectaron cinco muestras de ramillas del último crecimiento de cada individuo por especie, los cuales ya estaban completamente elongados y representaba el crecimiento asociado a la temporada de lluvias.

5.5 Preparación de muestras para hacer cortes tangenciales

Los rasgos anatómicos del xilema, se determinaron a partir de las muestras de ramillas del último crecimiento de cada especie colectadas previamente. Se puso especial atención para que cada ramilla colectada midiera 0.5 cm de largo, las cuales fueron conservadas en solución de alcohol-glicerol. Posteriormente las muestras fueron deshidratadas en una serie de etanol a tres diferentes concentraciones, primero fueron sometidas en alcohol al 70%, seguido de alcohol al 96% y por último en alcohol al 100%. Para continuar con el proceso de aclarado de las muestras, éstas fueron sometidas a una solución de 50% alcohol y 50% xilol para después ser transferidas a una solución de xilol. Finalmente, las muestras fueron transferidas e incrustadas en una solución de parafina líquida. Se realizaron secciones transversales del xilema con un microtomo deslizante a un grosor de 35 μ m. Las secciones se recogieron en un baño de flotación para su colocación en portaobjetos, los cortes fueron teñidos con safranina acuosa al 0.01% y montados en resina sintética para obtener una fijación permanente de cada corte realizado. Los cortes montados en los portaobjetos se observaron en un microscopio (OLIMPUS EP50) y se les tomaron fotografías de alta calidad para cada sección del tejido.

5.6 Densidad de los vasos, área de los vasos, diámetro promedio y área de fibras y, área de las células de parénquima.

Para estimar la densidad de vasos (DVasos) en un mm^2 , se tomó al tejido una fotografía con un microscopio digital y por medio de la aplicación EPview™ con el objetivo de 10 x por individuo (un total de 8 fotografías). Al mismo tiempo, se tomaron imágenes de vasos, fibras y parénquima bajo el objetivo de 40 x, de las cuales; 14 fotografías (40 x) por muestra (y un

total de 112 fotografías), fueron empleadas para obtener el área (μm^2) de diez pares de vasos, se determinó el grosor de pared (μm) y área (μm^2) de 20 fibras, finalmente se determinó el área de 10 células de parénquima (μm^2) por muestra, utilizando el software ImageJ (National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA).

5.7 Índice de resistencia a la implosión

La resistencia a la implosión del vaso fue determinada con la siguiente formula $(t / b)^2$ (Ellmore et al., 2006), donde t es el grosor de las paredes de los vasos contiguos y b es el diámetro del lumen del vaso.

5.8 Conductividad hidráulica teórica

Se calculó la conductividad hidráulica potencial (K_h), según la ley de Hagen-Poiseuille (Poorter et al., 2010): $K_h = (\pi P_w / 128n) \times VD \times D^4 h$, donde K_h es la conductividad potencial ($\text{kg m MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$), n es la viscosidad del agua a 20 ° C ($1,002 \times 10^{-3} \text{ Pa s}$ a 20 ° C), P_w es la densidad del agua a 20 ° C ($998,2 \text{ kg m}^{-3}$ a 20 ° C), VD es la densidad del vaso y Dh es el diámetro del vaso ponderado hidráulicamente (μm). El Dh fue calculado como (Poorter et al., 2010): $Dh[(1/n \sum_{i=1}^n d^4)]^{1/4}$ donde D es el diámetro del vaso que representa el promedio del diámetro máximo y mínimo de cada vaso y n representa el número de vasos en cada sección.

5.9 Análisis estadístico

Para explorar el cambio de los atributos anatómicos entre años, grupos fenológicos y especies se realizó un análisis de varianza (ANOVA) tomando como factores el año, grupo fenológico, la especie e interacción año*grupo fenológico y año*especie. En caso de detectar diferencias significativas en alguno de los factores, se realizó una prueba *pos hoc* de Tukey.

Por otro lado, se exploró el grado de plasticidad a través de un análisis de componentes principales (PCA), tomando en cuenta el conjunto de atributos de todas las especies para los dos años contrastantes. El análisis de componentes principales se realizó utilizando el promedio de cada atributo anatómico del xilema de cada especie obtenidos para el año más

seco (año 2020) y el año más lluvioso (año 2018). Este análisis permitió dibujar un vector de cambio de respuesta plástica en este espacio multivariado entre el año seco y lluvioso para cada especie. A su vez, se hizo un cálculo formal para cada especie de la magnitud y dirección (ángulo) de su vector de plasticidad fenotípica entre los dos años. La magnitud del vector describe cuantitativamente, tomando en cuenta el conjunto de atributos, la longitud del cambio para cada especie entre los dos periodos de tiempo (Collyer & Adams, 2007). La dirección del vector (calculada como su ángulo con respecto al eje “x”) indica hacia dónde fue el cambio en función del conjunto de atributos entre los dos periodos de tiempo (Collyer & Adams, 2007). Por último, se probó si hubo diferencias entre las especies en la magnitud y dirección del vector siguiendo a Collyer & Adams, (2007), en la cual se realizó una comparación por pares de especies a través de un análisis MANOVA.

VI. RESULTADOS

RESPUESTA DE ATRIBUTOS ANATÓMICOS ENTRE AÑOS, GRUPO FENOLÓGICO Y ESPECIE

Densidad de vasos

De acuerdo con los resultados obtenidos a través del análisis ANOVA en la densidad de vasos ($D_{\text{vasos}}/\text{mm}^2$), sólo se detectó interacción significativa entre el año y el grupo fenológico ($F= 5.66$; $P = 0.02$) (Tabla 1). Las especies caducifolias aumentan significativamente la densidad de vasos del año 2018 al 2020 (Figura 2).

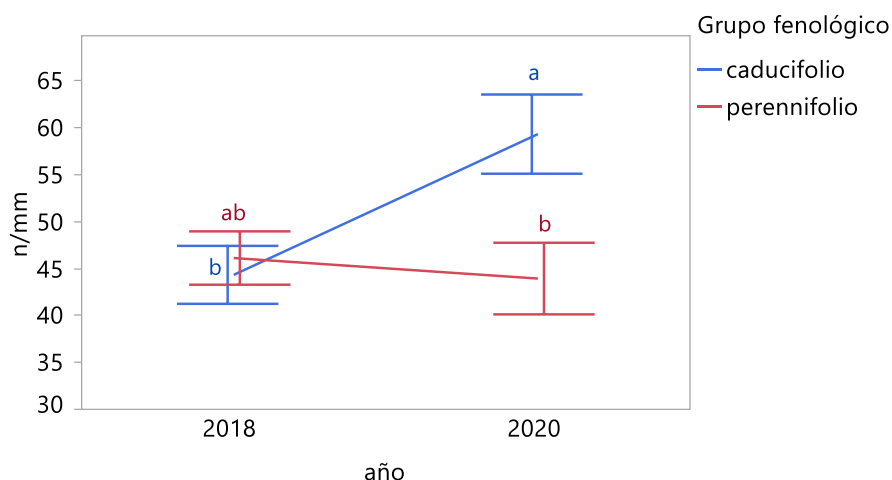


Figura 2. Densidad de vasos (D_{vasos} ; mm^2) registrada en el año 2018 y 2020 entre los grupos fenológicos, caducifolios y perennifolios. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido para cada año y grupo fenológico. Las diferencias se detectaron a través de un análisis ANOVA ($F= 5.66$; $p = 0.02$). Las letras distintas representan diferencias significativas entre los grupos fenológicos y años lo cual se exploró a través de la una prueba *post-hoc* de Tukey.

Área de la célula del parénquima (μm^2)

Independientemente del año y la especie, el área promedio de la célula del parénquima difirió significativamente entre los grupos fenológicos ($F= 6.23$; $p= 0.01$) (Tabla 1); las especies

caducifolias tuvieron células de parénquima de menor tamaño ($35 \mu\text{m}^2$) y las especies con hábito perennifolio presentaron un tamaño promedio mayor ($45 \mu\text{m}^2$) (Figura 3).

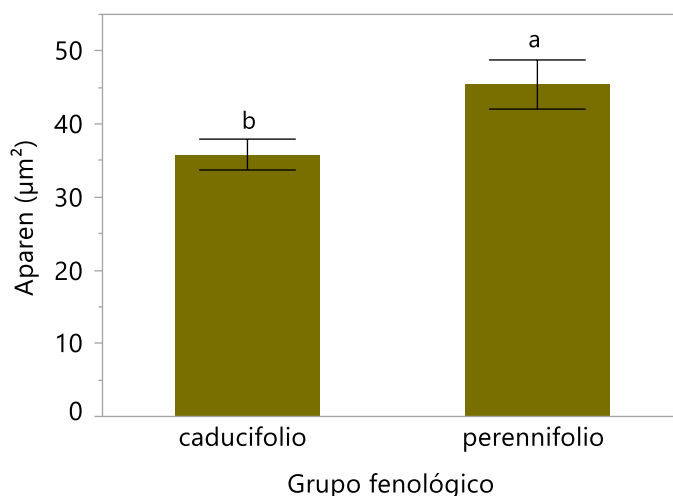


Figura 3. Área de lumen de las células de parénquima (Aparen; μm^2) para cada grupo fenológico al que pertenecen las especies de encinos. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido para grupo fenológico tomando en cuenta los dos años de estudio. Las diferencias se probaron utilizando al grupo fenológico al que pertenecen las especies como un factor fijo a través de un análisis ANOVA ($F= 6.23$; $p = 0.01$). Las letras distintas representan diferencias significativas entre las especies lo cual se exploró a través de la una prueba *post-hoc* de Tukey.

A su vez, se detectaron diferencias significativas en el área promedio de la célula del parénquima entre las especies ($F= 3.52$, $p= 0.03$) (Tabla 1). Sin embargo, al realizar la prueba *post hoc* no se observaron diferencias entre los pares, esto pudiera deberse a que las diferencias fueron marginales.

Índice de resistencia a la implosión (IRI)

Para el índice de resistencia a la implosión se detectaron diferencias significativas ($F= 17.28$; $p= 0.0001$) entre los años, independientemente de la especie y grupo fenológico; en el año 2018 la media general fue de 0.046, mientras que para el año 2020 fue de 0.031, lo cual nos sugiere que en el año 2018 las especies tuvieron mayor resistencia a la deformación y/o al colapso de los vasos (Tabla 1; Figura 4).

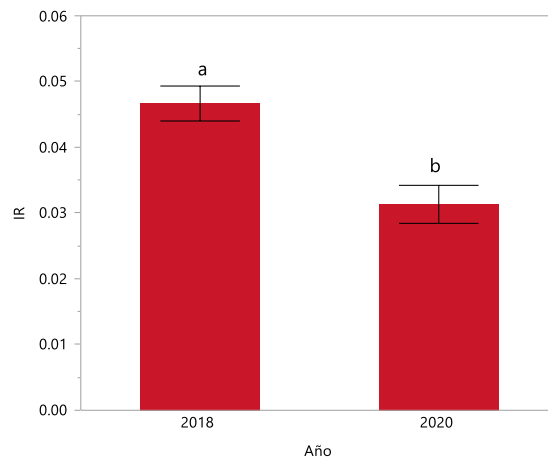


Figura 4. Índice de resistencia a la implosión (IRI) para los años 2018 y 2020 independientemente de las especies y grupo fenológico al que pertenecen las especies de encinos. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido del conjunto de especies tomando en cuenta los años 2018 y 2020. Las diferencias se probaron utilizando el año como factor a través de un análisis ANOVA ($F= 17.28$; $p = 0.0001$). Las letras distintas representan diferencias significativas entre los años lo cual se exploró a través de la una prueba *post-hoc* de Tukey.

En el índice de resistencia a la implosión también se detectó interacción entre el año y la especie ($F= 3.07$; $p= 0.05$) (Figura 5; Tabla 1). En comparación con el resto de las especies, *Q. deserticola* presenta diferencias significativas entre años, en el gráfico se aprecia como disminuye el IRI del año 2018 al 2020, mientras que *Q. eduardii* aumenta su resistencia hacia el año 2020.

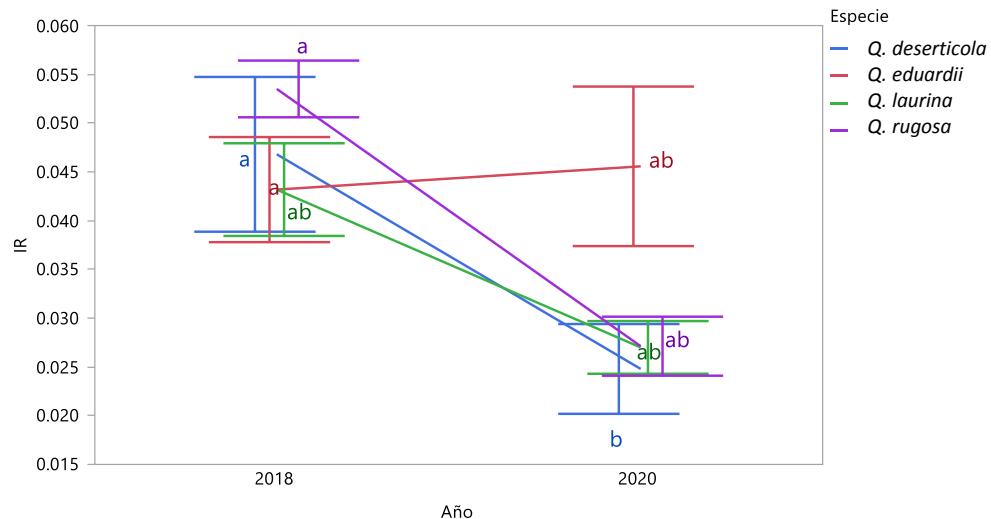


Figura 5. Trayectorias de respuesta del índice de resistencia a la implosión (IRI) de las especies de encino de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido tomando en cuenta el IRI que presentaron las especies en los años 2018 y 2020. En el análisis ANOVA se detectó una interacción para este atributo entre los factores fijos año y especie ($F=3.07$; $p=0.05$). Letras distintas representan diferencias significativas, obtenido a través de una prueba *post-hoc* de Tukey.

Diámetro hidráulico (D_h ; μm)

En el diámetro hidráulico (D_h ; μm), se detectaron diferencias significativas entre las especies ($F=31.89$; $p < 0.0001$) (Tabla 1); *Q. deserticola* ($0.026 \mu m$) tuvo el mayor D_h , *Q. rugosa* un valor intermedio ($0.022 \mu m$), y *Q. eduardii* ($0.016 \mu m$) y *Q. laurina* ($0.018 \mu m$) el valor menor (Figura 6).

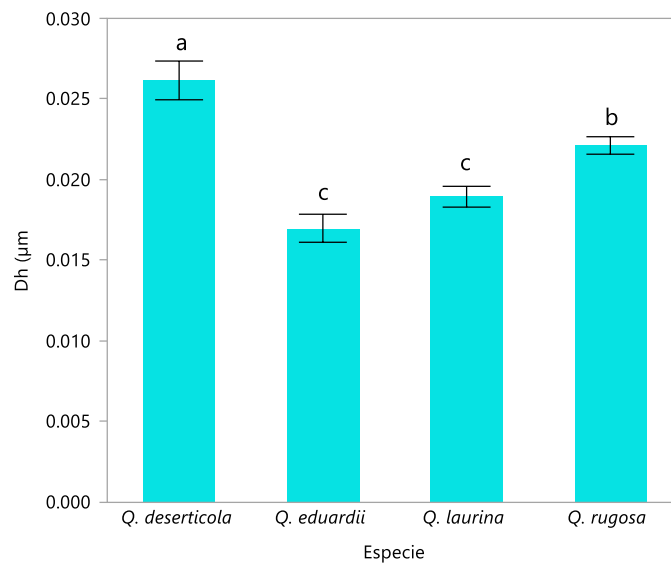


Figura 6. Diámetro hidráulico (D_h ; μm) en función de las cuatro especies de encinos de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido por especie, tomando en cuenta los dos años de estudio. Las diferencias entre las especies se probaron a través de un análisis ANOVA usando la especie como un factor fijo ($F=31.89$; $p < 0.0001$). Las letras distintas representan diferencias significativas entre las especies, lo cual se exploró con una prueba *post-hoc* de Tukey.

Conductividad hidráulica teórica del xilema (K_h ; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)

Para el caso de la conductividad hidráulica teórica del xilema (K_h ; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) también se detectaron diferencias significativas entre los grupos fenológicos ($F=12.10$; $p= 0.001$) (Figura 7; Tabla 1). Las especies de hábito caducifolio tuvieron una mayor capacidad de conducir agua en el xilema ($0.40 \text{ kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) en contraste con las especies perennifolias ($0.21 \text{ kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$).

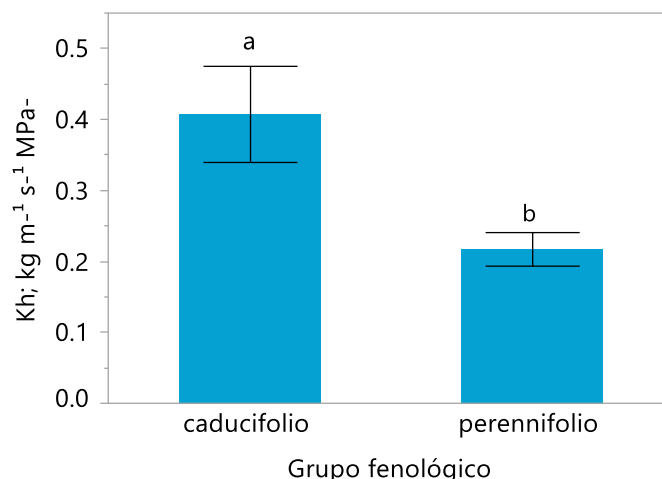


Figura 7. Conductividad hidráulica teórica del xilema (K_h ; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), en función del grupo fenológico de las cuatro especies de encinos de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido por grupo fenológico tomando en cuenta los dos años de estudio. Las diferencias entre los grupos se probaron a través de análisis ANOVA usando al grupo fenológico como factor ($F=12.10$; $p= 0.001$). Las letras distintas representan diferencias significativas entre los grupos, lo cual se exploró con una prueba *post-hoc* de Tukey.

La conductividad hidráulica teórica del xilema (K_h ; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) también mostró diferencias entre las especies ($F= 32.38$, $p < 0.0001$) (Figura 8; Tabla 1); *Q. deserticola* ($0.69 \text{ kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) presentó la mayor capacidad de conducir agua y *Q. eduardii* ($0.15 \text{ kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) la menor.

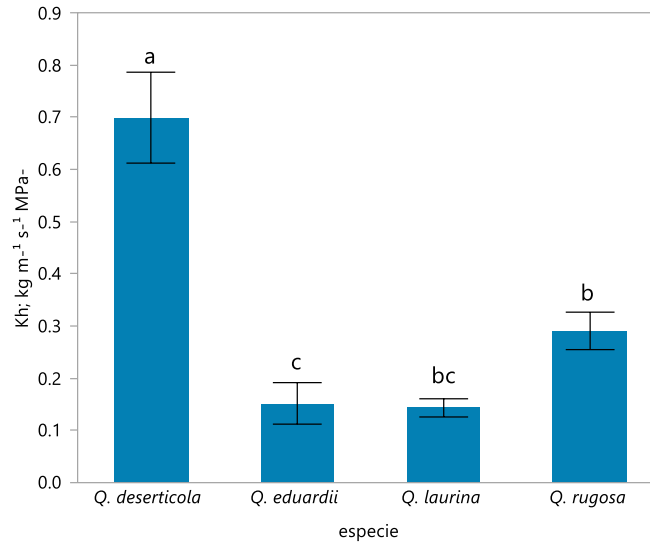


Figura 8. Conductividad hidráulica teórica del xilema (K_h ; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) para cada una de las cuatro especies de encino de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar obtenido para cada especie tomando en cuenta los dos años de estudio. Las diferencias se probaron utilizando a la especie como un factor fijo a través de un análisis ANOVA ($F= 32.38$; $p < 0.0001$). Las letras distintas representan diferencias significativas entre las especies lo cual se exploró a través de la una prueba *post-hoc* de Tukey.

Cociente espesor de pared de fibra/área lumen de fibra (FTHW_AREA) (μm)

Al explorar si existían diferencias en el cociente espesor pared de fibra/área de lumen de fibra (FTHW_AREA), no se detectaron diferencias significativas para ninguno de los factores (Tabla 2).

Tabla 1. Efecto del año, grupo fenológico y especie sobre los atributos anatómicos del xilema. En la tabla se muestran los resultados del análisis ANOVA en el año, grupo fenológico, especie, interacción año*grupo fenológico e interacción año*especie. Para cada factor se muestran los valores de F y P en la tabla, los valores de P significativos se muestran en negritas. Los grados de libertad (g.l.) para el año son= 1, grupo fenológico =2, especie =1, año*hábito foliar =1, año*especie =2. Los acrónimos de los atributos son: Densidad de vasos (Dvasos; mm²), área de las células del parénquima (AParen; μm²), Índice de resistencia a la implosión (IRI), diámetro hidráulico (Dh; μm), conductividad hidráulica teórica (Kh; kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹), cociente espesor pared de fibra / Área lumen de fibra (FTHW_AREA; μm²).

Atributo	Año		Grupo fenológico		Especie		Año x Grupo fenológico		Año × Especie	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Dvasos	1.91	0.17	3.42	0.07	2.84	0.06	5.66	0.02	2.64	0.76
AParen	2.33	0.13	6.23	0.01	3.52	0.03	0.1	0.74	1.94	0.15
IRI	17.28	0.0001	0.49	0.48	1.81	0.17	2.73	0.1	3.07	0.05
Dh	0.22	0.63	0.72	0.39	31.89	> 0.0001	0.83	0.36	0.17	0.84
Kh	1.45	0.23	12.1	0.001	32.38	> 0.0001	0.38	0.53	0.12	0.88
FTHW_AREA	0.66	0.42	1.35	0.25	2.32	0.1	0.99	0.32	1.06	0.35
g.l.	1		1		2		1		2	

ANÁLISIS MULTIVARIADO DE LA PLASTICIDAD

El análisis de componentes principales, mostró información muy interesante sobre la respuesta plástica tomando en cuenta el conjunto de atributos entre el año lluvioso (2018) y el seco (2020). Los dos primeros ejes explicaron un 72.2 % de la variación (Figura 9). El primer eje explicó el 46.7 %, estuvo definido por el área de las células del parénquima (Aparen, μm^2), diámetro hidráulico (Dh, μm) y la conductividad hidráulica teórica (Kh; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$). En el lado positivo del eje se observó que las especies aumentaron el área de sus células de parénquima, la capacidad de conducir agua y el tamaño de los vasos, del lado negativo las especies aumentan la resistencia a la implosión de los vasos (Figura 9). De manera interesante, en este primer componente se detectaron patrones de cambio generalizado para todo el conjunto de especies, ya que tres de las cuatro especies estudiadas aumentaron en tamaño de sus vasos, eficiencia en el transporte de agua y las células de parénquima en el año seco (2020), y sólo, *Q. eduardii* aumentó su IRI en este año seco. El segundo eje explicó el 25.5 % de la variación, estuvo definido por, el diámetro hidráulico (Dh, μm), la conductividad hidráulica teórica (Kh; $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), el cociente espesor pared de fibra entre lumen de fibra (FTHW_AREA). Del lado positivo el atributo que explicó mayor variación fue el grosor de la pared de las fibras (FTHW_AREA, μm^2), mientras que del lado negativo las especies aumentaron el área de sus células de parénquima (Aparen, μm^2). En este componente, dos de las especies (*Q. deserticola* y *Q. rugosa*) aumentan el cociente de espesor de pared de fibra entre lumen de fibra (FTHW_AREA, μm^2) en el año lluvioso (2020) y *Q. laurina* aumenta el tamaño de sus células de parénquima en este mismo año.

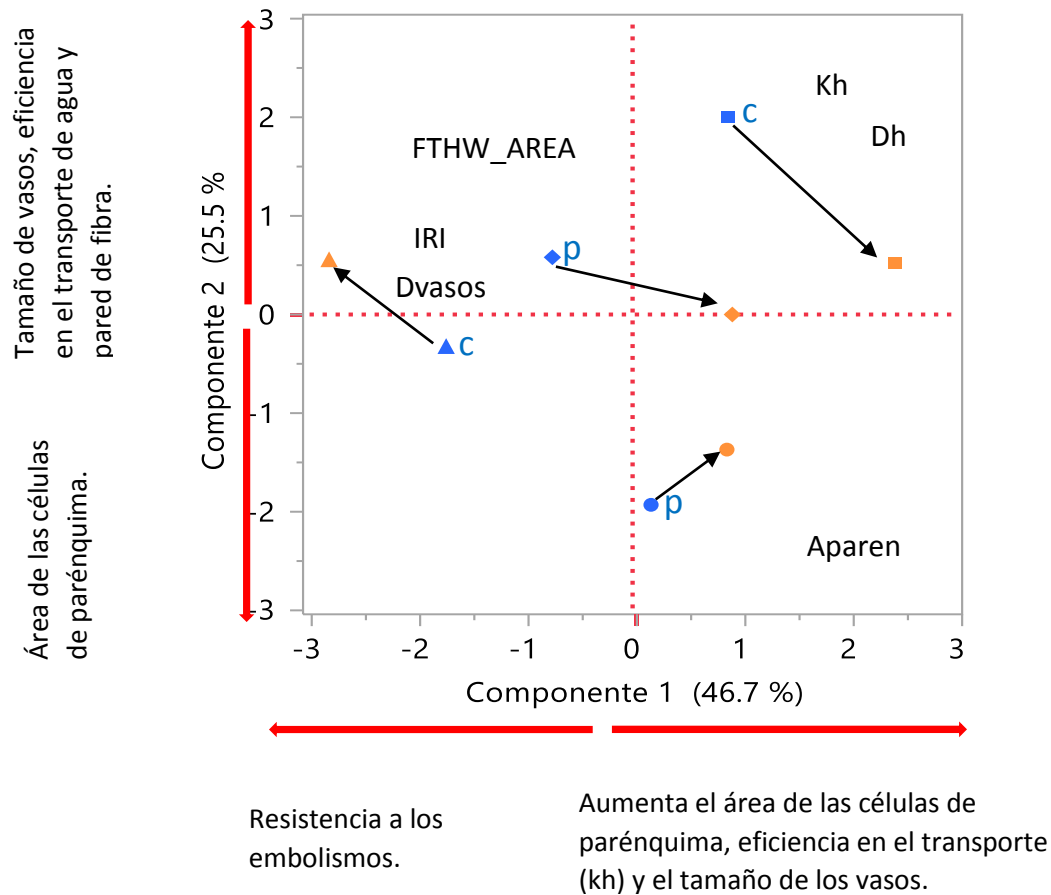


Figura 9. Análisis de componentes principales (PCA) para los atributos funcionales utilizando a cada especie como un punto independiente de análisis. Los acrónimos de los atributos son: Densidad de vasos (n vasos /mm²), área de las células del parénquima (Aparen; μm²), índice de resistencia a la implosión (IRI), diámetro hidráulico (Dh; μm²), conductividad hidráulica teórica (Kh; kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹), cociente espesor pared de fibra / Área lumen de fibra (FTHW_AREA; μm²). Las figuras en color azul representan a las especies en el año lluvioso (2018) y las figuras en color naranja representan a las mismas especies en el año seco (2020). Siendo *Q. deserticola* (■), *Q. eduardii* (▲), *Q. laurina* (●) y *Q. rugosa* (◆). Las letras de color azul indican el grupo fenológico al que pertenecen las especies, dónde; p (especies perennifolias) y c (especies caducifolias). Este análisis permitió explorar el tamaño en el cambio fenotípico y la dirección de cambio para cada una de las especies. Las flechas en color negro representan la distancia que recorrió cada especie entre los años 2018 y 2020.

Finalmente, tomando en cuenta el conjunto de atributos de cada especie para los dos años (lluvioso y seco), se calculó el tamaño del cambio fenotípico, es decir, la magnitud de la plasticidad fenotípica, y la dirección del cambio. En particular, se detectó que las especies

con un menor cambio entre los dos años fue *Q. laurina*, mientras que la especie que presentó mayor longitud del vector (mayor cambio) fue *Q. deserticola* (Tabla 2). Al explorar si existían diferencias en la magnitud del vector entre pares de especies, se detectó que *Q. deserticola* ($P=0.02$), tiene un vector significativamente de mayor magnitud que *Q. laurina*. Para el caso del ángulo del vector, que nos indica el cambio en función del conjunto de atributos entre los dos periodos de tiempo no encontramos diferencias significativas entre las especies estudiadas.

Tabla 2. Magnitud del vector de plasticidad fenotípica multivariante para cada especie. La magnitud del vector (longitud) describe la diferencia cuantitativa de los valores medios de cada atributo entre años (Collyer & Adams, 2007), para las cuatro especies de encinos de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato. La magnitud del vector se calculó tomando en cuenta el conjunto de atributos anatómicos cuantificados para el año lluvioso (2018) y el año seco (2020). En la tabla se muestra a las especies en orden ascendente en función del tamaño del vector.

ESPECIE	MAGNITUD DEL VECTOR
<i>Q. laurina</i>	0.033
<i>Q. eduardii</i>	0.109
<i>Q. rugosa</i>	0.118
<i>Q. deserticola</i>	0.212

VII. DISCUSIÓN

En el presente estudio se registra la evidencia de la plasticidad en atributos anatómicos del xilema, en las ramas terminales de nuevo crecimiento entre las especies de encinos de una zona semiárida. Los resultados sugieren que esta respuesta plástica es promovida por la variación interanual en el patrón de precipitación. En particular, detectamos que sólo un atributo (resistencia a la implosión), cambió entre los años independientemente de la especie. A su vez, se observó que, independientemente del año, las especies difieren en tres de sus atributos anatómicos (diámetro de sus vasos, eficiencia en la conductividad de agua y en área de sus células de parénquima) y que la respuesta a la variación interanual en la precipitación fue dependiente de la especie. De la misma forma, se detectó evidencia de que los grupos fenológicos difieren en sus atributos anatómicos (eficiencia en la conductividad de agua y en área de sus células de parénquima). Por último, tomando en cuenta el conjunto de atributos, se detectó que las especies difieren en el grado de plasticidad que presentaron en este periodo, así mismo, *Q. deserticola*, *Q. rugosa* y *Q. laurina* aumentan el tamaño de sus vasos y su capacidad de conducir agua, además, *Q. deserticola* al igual que *Q. rugosa* aumentan el área de sus células de parénquima asociadas al almacenamiento de recurso en el año seco. Además, en el año lluvioso *Q. rugosa* y *Q. laurina* invirtieron en reforzar las paredes de las fibras.

Para el caso de nuestra primera hipótesis, esperábamos que existiera un cambio generalizado en los atributos anatómicos del xilema entre los dos años (2018 y 2020), sin embargo, solo se detectó evidencia para el índice de resistencia a la implosión. En comparación con el año 2020, el índice de resistencia a la implosión (IRI) aumentó en el año 2018, el más lluvioso. Este índice se calcula en función del grosor de las paredes de los vasos, y es indicador de que tan resistentes son los vasos al colapso por implosión como consecuencia de la cavitación (Hacke et al., 2001; Tyree & Zimmermann, 2002; Jacobsen et al., 2005; Pratt et al., 2007). Se ha detectado que el índice aumenta en general en ambientes más secos y como respuesta a una baja disponibilidad de agua (Hacke et al., 2001; Domec et al., 2010; Méndez-Alonzo et al., 2012). Así mismo, una mayor resistencia a la cavitación es clave para explicar la supervivencia de las especies en condiciones de sequía (Hacke et

al., 2001; Martínez-Vilalta et al., 2002; Tyree & Zimmermann, 2002). Los resultados del presente estudio son un tanto contraintuitivos y contrastan con la literatura, ya que la resistencia aumentó para las cuatro especies hacia el año con mayor precipitación. Una posibilidad es que los niveles de precipitación durante el año seco hayan sido tan bajos que limitarán la captura de carbono y por lo tanto, la inversión al desarrollo de paredes de vasos más gruesas estuviera comprometida bajo ese escenario ambiental. Esto sugiere que la inversión a paredes de vasos más gruesas es dependiente del nivel de sequía en el suelo. Sin embargo, para comprobar esta aseveración es necesario explorar la variación en el grosor de las paredes bajo distintos niveles experimentales de humedad en el suelo.

A su vez, se encontró evidencia de que entre los grupos fenológicos son distintos en sus atributos anatómicos; se detectó que las especies caducifolias (*Q. eduardii* y *Q. deserticola*), en comparación con las perennifolias (*Q. laurina* y *Q. rugosa*), tienen un xilema con mayor capacidad de conducir agua y con células del parénquima de mayor tamaño. Estos resultados concuerdan con lo reportado en estudios previos donde se ha detectado que las especies caducifolias tienen una mayor capacidad de explotar el agua, demostrando una asociación entre la fenología y el uso de agua (Meinzer et al., 2008; Pineda-García et al., 2011; Méndez-Alonzo et al., 2012; Santiago et al., 2004). En general, se ha propuesto que la estrategia de caducidad de las hojas evolucionó como una respuesta de escape a la sequía estacional, y que durante los periodos con alta disponibilidad de agua las especies con este hábito tienen atributos del xilema y fotosintéticos que permiten maximizar la captura de recursos (Pineda-García et al., 2011). Por el contrario, las especies de hábito foliar perennifolio tienen un xilema resistente y, en consecuencia, pueden tolerar la sequía del suelo (Méndez-Alonzo et al., 2012; Pineda-García et al., 2015).

De la misma forma, las especies mantienen diferencias contrastantes en su anatomía del xilema, esto independientemente de los años y grupos fenológicos. Se ha propuesto que en el último máximo glacial cuando las especies migran hacia el sur, la diversificación de encinos en México fue promovida por la disponibilidad de hábitats (Hipp et al., 2018). A su vez, recientemente se ha detectado entre las especies mexicanas de encinos una amplia diferenciación en sus estrategias fisiológicas y una alta labilidad en los atributos,

lo cual se ha detectado que está relacionado con el hábitat que ocupan (Aguilar-Romero et al., 2017; Arenas-Navarro et al., 2021; Rico et al., 2021). En ese sentido, en un estudio previo en la región, se detectó que también a nivel de la fisiología en un grupo de diez especies de encinos entre los cuáles se encuentran nuestras cuatro especies de estudio, dichas especies difieren fuertemente en la forma que usan el agua en sus tejidos (Villaseñor-Vlillanueva 2023). De manera general, los resultados del presente estudio respaldan la evidencia reciente de una amplia diferenciación en las estrategias de uso del agua en este grupo de especies a pesar del parentesco compartido. La alta diferenciación entre las especies pudiera estar promovido por el hábitat hídrico muy específico que localmente ocupa cada una de ellas (Villaseñor-Vlillanueva, 2023).

Así mismo, se esperaba que, debido a que las especies presentan una distribución contrastante a lo largo de gradientes hídricos, el grado de plasticidad en los atributos anatómicos del xilema sería distinto. Se encontró que, si bien no hubo una respuesta generalizada en función de la precipitación, cada especie mostró plasticidad en los dos años estudiados. Estos hallazgos concuerdan con lo reportado a nivel interespecífico en una amplia gama de ecosistemas, donde plantas de ambientes más estresantes presentan una plasticidad fenotípica reducida (Stotz et al., 2021). Se han realizado numerosos estudios acerca del crecimiento secundario y la anatomía del xilema de distintas especies de encinos que principalmente se distribuyen en la región mediterránea, con la finalidad de esclarecer la respuesta de los encinos a las condiciones climáticas (García-González & Fonti, 2006; Gea-Izquierdo et al., 2012; González-González et al., 2015). Sin embargo, en la mayoría de los encinos, el conocimiento sobre las estrategias de resistencia a la sequía y la respuesta del xilema actual a los eventos secos, aún es escaso (Pérez-de-Lis et al., 2016). Es por eso que, los estudios funcionales del xilema son importantes para mejorar nuestra comprensión del papel que juega el tejido vascular en las adaptaciones de los encinos en ambientes altamente cambiantes.

De manera interesante, al tomar en cuenta la covariación del conjunto de atributos entre los dos años, se detectaron diferencias en el grado de plasticidad y en la dirección del cambio entre las cuatro especies. En particular, se detectó que *Q. laurina* (especie de hábito

foliar perennifolio) fue la especie con menor plasticidad y *Q. deserticola* (especie de hábito foliar caducifolio), la que presentó el mayor ajuste entre los años. En un estudio previo en la región, se demostró que este par de especies se distribuyen en hábitats hídricos del suelo contrastantes (Villaseñor-Vlillanueva 2023). En el año cuando se realizó el estudio, se detectó que *Q. laurina* se encuentra en micrositios con poca variación en la disponibilidad de agua en el suelo y en contraste, *Q. deserticola* en ambientes que experimentan una sequía muy fuerte hacia la temporada sin precipitación. En conjunto, esto indica que dada la baja plasticidad detectada para *Q. laurina*, su distribución se restringe a ambientes con menor probabilidad de experimentar sequía. Sin embargo, falta comprobar si estas diferencias en el comportamiento de la disponibilidad del agua en el suelo entre hábitats hídricos se mantienen a pesar de la disminución en la precipitación anual.

Por otra parte, se detectó que tres de las cuatro especies (*Q. deserticola*, *Q. rugosa* y *Q. laurina*), ajustaron en la misma forma, pero no en la misma magnitud, sus atributos anatómicos entre los dos años. Se detectó que, en el 2020, el año con menor precipitación, estas tres especies ajustaron sus vasos del xilema para eficientizar la capacidad de transporte de agua. Esto resulta un tanto contraintuitivo, debido a que hubo una menor disponibilidad de agua en el suelo y a que generalmente un xilema con mayor capacidad de transporte de agua y con vasos más grandes es más vulnerable a la formación de embolismos por sequía (Hacke et al., 2006; Jacobsen et al., 2019). Sin embargo, este cambio hacia el año más seco estuvo asociado también a la presencia de células de parénquima más grandes. Las células del parénquima en el xilema cumplen la función de almacenamiento de agua y iones, por lo tanto, permiten tener una mayor capacitancia lo que influye en el funcionamiento de la planta (Morris et al., 2016; Pratt & Jacobsen, 2017). En particular, en varios estudios se ha demostrado que un incremento en el tamaño de las células del parénquima va asociado con un aumento en el diámetro de los vasos del xilema (Zheng & Martínez-Cabrera, 2013; Ziemińska et al., 2015; Pratt & Jacobsen, 2017; Vázquez et al., 2017; Forner et al., 2018; Kiorapostolou et al., 2019). A su vez, se ha detectado que especies con un mayor almacenaje de agua en su xilema pueden mantener el intercambio de gases en las hojas a pesar de estar experimentando sequía en el suelo (Quero et al., 2011; Choat et al., 2012; Forner et al., 2018). En el presente estudio, es posible que como consecuencia a la baja precipitación hayan

aumentado la capacidad de almacenamiento de agua en el xilema y que este cambio trajo un aumento en el tamaño de los vasos. Sin embargo, hace falta mayor evidencia para probar esta aseveración. Por último, sólo *Q. eduardii* del año húmedo hacia el año seco, aumentó su resistencia a la formación de embolismos (IRI) y por lo tanto, a la sequía (Choat et al., 2012; Lobo et al., 2018; Skelton et al., 2018; Skelton et al., 2021). De manera general, los resultados del presente estudio coinciden con otros, donde han registrado entre años secos y húmedos ajustes contrastantes entre especies de encinos, por ejemplo Corcuera et al., (2004) observaron que *Q. ilex* desarrolló vasos pequeños durante períodos de sequía y por el contrario, *Q. petraea* presentó un aumento en el diámetro de los vasos. La variación en los atributos del uso del agua analizados en el presente estudio es interesante y contribuyen al conocimiento sobre las variaciones en los rasgos anatómicos del xilema en respuesta a la precipitación, lo cual nos indicaría cuando una especie tiene el potencial de adaptarse o aclimatarse en ambientes cambiantes.

Las estrategias de uso de recurso y las relaciones que se llevan a cabo entre rasgos de las plantas con el medio ambiente pueden evolucionar de maneras contrastantes en diferentes niveles organizacionales (Messier et al., 2010; Rosas et al., 2019). Es por ello que, es complicado hacer generalizaciones sobre las estrategias funcionales que emplean las plantas en respuesta a las variaciones ambientales y resalta la importancia de considerar rasgos ligados a las diferentes funciones y órganos de la planta, y así evitar perspectivas sesgadas (Solé-Medina et al., 2022). De la misma manera, la selección climática es multivariada y afecta de manera simultánea sobre los rasgos que están fuertemente correlacionados entre sí, influyendo en el fenotipo (Abdala-Roberts et al., 2018; Díaz et al., 2015). Es por eso que, los estudios funcionales del xilema son importantes para mejorar nuestra comprensión del papel que juega el tejido vascular en las adaptaciones de los encinos en ambientes altamente cambiantes.

VIII. CONCLUSIONES

En el presente estudio, al analizar los atributos de manera independiente, se detectó que en el xilema de nueva formación se expresan poco cambio entre los años y hubo más diferencias entre las especies independientemente del año. De manera interesante, los grupos fenológicos difieren en su anatomía del xilema, las especies caducifolias presentaron mayor diámetro en sus vasos así como mayor capacidad de conducir agua que las especies perennifolias. Sin embargo, cuando se toma en cuenta el conjunto de atributos se detectaron diferencias en el grado de plasticidad entre las especies, *Q. laurina* presentó una menor plasticidad entre los años, mientras que *Q. deserticola* presentó un mayor cambio, además de que, estas diferencias en el grado de plasticidad son notorias a nivel de especie más que a nivel de grupos fenológicos. Los resultados del presente estudio sugieren que el cambio en los atributos asociados al uso de agua en los encinos, es dependiente de estas especies que coexisten en un ambiente semiárido y que las diferencias en precipitación a través de los dos años de colecta influyeron en el grado de plasticidad encontrado para estos cuatro encinos. En general, los hallazgos de este estudio brindan información valiosa sobre la variación en los atributos anatómicos de xilema en respuesta a la disponibilidad de recurso de forma anual e interanual para estas cuatro especies de encinos estudiadas, las cuales están presentes en la sierra de Santa Rosa, un sitio con un ambiente muy cambiante. Además, ofrecen conocimiento para entender cómo es que estas especies crecen y se desarrollan en estas comunidades a nivel local.

IX. LITERATURA CITADA

- Aasamaa, K., Söber, A., & Rahi, M. (2001). Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology*, 28(8), 765–774. <https://doi.org/10.1071/PP00157>
- Abdala-Roberts, L., Galmán, A., Petry, W. K., Covelo, F., De La Fuente, M., Tan Glauser, G., & Moreira, X. (2018). *Interspecific variation in leaf functional and defensive traits in oak species and its underlying climatic drivers*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202548>
- Aguilar-Romero, R., Pineda-Garcia, F., Paz, H., González-Rodríguez, A., & 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>
- Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P. (2015). Molecular biology of the cell. *Garlan Science*, 6ª edición.
- Albuixech, J., Camarero Martínez, J. J., & Montserrat-Marti, G. (2012). Dinámica estacional del crecimiento secundario y anatomía del xilema en dos *Quercus* mediterráneos que coexisten. *Forest Systems*, ISSN 2171-5068, Vol. 21, Nº. 1, 2012 (*Ejemplar Dedicado a: Nuria Alba*), Págs. 9-22, 21(1), 9–22. <https://doi.org/10.5424/fs/2112211-12076>
- Alemán-Sancheschúlz, G., Solano, E., Terrazas, T., & López-Portillo, J. (n.d.). *La arquitectura hidráulica de las plantas vasculares terrestres, una revisión*. <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2531828>
- Arenas-Navarro, M., García-Oliva, F., Terrazas, T., Torres-Miranda, A., & Oyama, K. (2020). Leaf Habit and Stem Hydraulic Traits Determine Functional Segregation of Multiple Oak Species along a Water Availability Gradient. *Forests 2020*, Vol. 11, Page 894, 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., & Terrazas, T. (2021). The role of wood anatomical traits in the coexistence of oak species along an environmental gradient. *AoB PLANTS*, 13(6), 1–14. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab066>

- Azcón, B., & Talón, M. (2008). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2ªEd). McGraw-Hill Interamericana de España, S.A.U.
- Baas, P. (2004). Evolution of xylem physiology. En A. R. Hemsley & I. Poole (Eds.). *The Evolution of Plant Physiology*, 273–291.
- Baldwin, I. T. (1999). Inducible nicotine production in native *Nicotiana* as an example of adaptive phenotypic plasticity. *Journal of Chemical Ecology*, 25(1), 3–30. <https://doi.org/10.1023/A:1020880931488/METRICS>
- Borchert, R. (1994). Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology*, 75(5).
- Brock, M. T., Weinig, C., & Galen, C. (2005). A comparison of phenotypic plasticity in the native dandelion *Taraxacum ceratophorum* and its invasive congener *T. officinale*. *New Phytologist*, 166(1), 173–183. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01300.x>
- Brodribb, T. J., & Holbrook, N. M. (2005). Water stress deforms tracheids peripheral to the leaf vein of a tropical conifer. *Plant Physiol*, 137, 1139–1146.
- Buhtz, A., Kolasa, A., Arlt, K., Walz, C., & Kehr, J. (2004). Xylem sap protein composition is conserved among different plant species. *Planta*, 219(4), 610–618. <https://doi.org/10.1007/S00425-004-1259-9/TABLES/5>
- Callaway M, P. C. & R. L. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84(5), 1115–1128.
- Cano, F., Sánchez, G., Rodríguez, C., Warren, C., Gil, L., & Aranda, I. (2013). Effects of drought on mesophyll conductance and photosynthetic limitations at different tree canopy layers. *Plant Cell and Environment*, 36, 1961–1980.
- Carlquist, S. (1975). Ecological Strategies of Xylem Evolution. *Press, Berkley*.
- Carrasco, J. (2017). *Respuesta al estrés hídrico en plantas mediterráneas. Perspectiva frente al cambio climático*. Universidad Complutense.
- Cavender-Bares, J., & Holbrook, N. M. (2001). Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. *Plant, Cell & Environment*, 24(12), 1243–1256. <https://doi.org/10.1046/J.1365-3040.2001.00797.X>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366.

<https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2009.01285.X>

- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S. J., Feild, T., Gleason, S., Hacke, U. G., & Al., E. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491: 752.
- Cochard, H., Froux, F., Mayr, S., & Coutand, C. (2004). Xylem collapse in waterstressed pine needles. *Plant Physiol*, 134, 401–408.
- Cochard, Hervé, Herbette, S., Barigah, T., Badel, E., Ennajeh, M., & Vilagrosa, A. (2010). Does sample length influence the shape of xylem embolism vulnerability curves? A test with the Cavitrion spinning technique. *Plant, Cell and Environment*, 33(9), 1543–1552. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02163.x>
- Collyer, M. L., & Adams, D. C. (2007). Analysis of two-state multivariate phenotypic change in ecological studies. *Ecology*, 88(3), 683–692. <https://doi.org/10.1890/06-0727>
- Corcuera, L., Camarero, J. J., & Gil-Pelegrín, E. (2004). Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees - Structure and Function*, 18(1), 83–92. <https://doi.org/10.1007/S00468-003-0284-9/FIGURES/8>
- Davis, S., Sperry, J., & Hacke, U. (1999). The relationship between xylem and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany*, 86, 1367–1372.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., ... Gorné, L. D. (2015). The global spectrum of plant form and function. *Nature* 2015 529:7585, 529(7585), 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Domec, J. C., Lachenbruch, B., Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Warren, J. M., & McCulloh, K. A. (2008). Maximum height in a conifer is associated with conflicting requirements for xylem design. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(33), 12069–12074. https://doi.org/10.1073/PNAS.0710418105/SUPPL_FILE/0710418105SI.PDF
- Domec, J. C., Schäfer, K., Oren, R., Kim, H. S., & McCarthy, H. R. (2010). Variable conductivity and embolism in roots and branches of four contrasting tree species and their impacts on whole-plant hydraulic performance under future atmospheric CO₂ concentration. *Tree Physiology*, 30(8), 1001–1015.

<https://doi.org/10.1093/treephys/tpq054>

- Donaldson, L. A. (2002). Abnormal lignin distribution in wood from severely drought stressed *Pinus radiata* trees. *IAWA Journal*, 23, 161–178.
- Eamus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 14(Número 1), 11–16.
- Ellmore, G. S., Zanne, A. M. Y. E., & Orians, C. M. (2006). Donald Kaplan' s Legacy: Influencing Teaching and Research Comparative sectoriality in temperate hardwoods: hydraulics and xylem anatomy. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 150, 61–71.
- Forner, A., Valladares, F., & Aranda, I. (2018). Mediterranean trees coping with severe drought: Avoidance might not be safe. *Environmental and Experimental Botany*, 155, 529–540. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2018.08.006>
- García-González, I., & Fonti, P. (2006). Selecting earlywood vessels to maximize their environmental signal. *Tree Physiology*, 26(10), 1289–1296. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/26.10.1289>
- Gea-Izquierdo, G., Fonti, P., Cherubini, P., Martín-Benito, D., Chaar, H., & Cañellas, I. (2012). Xylem hydraulic adjustment and growth response of *Quercus canariensis* Willd. to climatic variability. *Tree Physiology*, 32(4), 401–413. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPS026>
- Geng, Y. P., Pan, X. Y., Xu, C. Y., Zhang, W. J., Li, B., & Chen, J. K. (2006). Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. *Acta Oecologica*, 30(3), 380–385. <https://doi.org/10.1016/J.ACTAO.2006.07.002>
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P., & Reznick, D. N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21(3), 394–407. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x>
- Gianoli, E. (2004). Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *Int J Plant Sci.*, 165, 825–832.
- Givnish, T. J. (2002). Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: Solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36(3), 703–743.

- González-González, B. D., Vázquez-Ruiz, R. A., & García-González, I. (2015). Effects of climate on earlywood vessel formation of *quercus robur* and *q. Pyrenaica* at a site in the northwestern iberian peninsula. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(6), 698–709. <https://doi.org/10.1139/CJFR-2014-0436>
- Gutiérrez Corona, J. F., Espino Saldaña, Á. E., Coreño Alonso, A., Acevedo Aguilar, F. J., Reyna López, G. E., Fernández, F. J., Tomasini, A., Wrobel, K., & Wrobel, K. (2010). Mecanismos de interacción con cromo y aplicaciones biotecnológicas en hongos. *Revista Latinoamericana de Biotecnología Amb Algal*, 1(1), 47–63. <http://www.ambientalex.info/revistas/Mecintcroaplbiohon.pdf>
- Hacke, U G, Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126, 457–461.
- Hacke, Uwe G., Sperry, J. S., Wheeler, J. K., & Castro, L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26(6), 689–701. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/26.6.689>
- Hickman, J. (1970). Seasonal course of xylem sap tension. *Ecology*, 51, 1052–1056.
- Hipp, A. L., Manos, P. S., González-Rodríguez, A., Hahn, M., Kaproth, M., McVay, J. D., Avalos, S. V., & 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>
- Jacobsen, A., Agenbag, L., Esler, K., Pratt, B., Ewers, F., & Davis, S. (2007). Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *J. Ecol*, 95, 171–183.
- Jacobsen, A. L., Brandon Pratt, R., Venturas, M. D., & Hacke, U. G. (2019). Large volume vessels are vulnerable to water-stress-induced embolism in stems of poplar. *IAWA Journal*, 40(1), 4–22. <https://doi.org/10.1163/22941932-40190233>
- Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., Pratt, R. B., Paddock, W. A., & Davis, S. D. (2005). Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology*, 139(1), 546–556. <https://doi.org/10.1104/pp.104.058404>
- Jiménez-Castillo, M., & Lusk, C. H. (2013). Vascular performance of woody plants in a temperate rain forest: Lianas suffer higher levels of freeze-thaw embolism than

- associated trees. *Functional Ecology*, 27(2), 403–412. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12045>
- Kikuzawa, K., & Lechowicz, M. J. (2011). *Ecology of Leaf Longevity. Ecological Research Monographs*. <https://doi.org/10.1007/978-4-431-53918-6>
- Kiorapostolou, N., Da Sois, L., Petruzzellis, F., Savi, T., Trifilò, P., Nardini, A., & Petit, G. (2019). Vulnerability to xylem embolism correlates to wood parenchyma fraction in angiosperms but not in gymnosperms. *Tree Physiology*, 39(10), 1675–1684. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz068>
- Kozlowski, T., Kramer, J., & Pallardy, G. (1991). The physiological ecology of woody plants. *Academic Press*.
- Levitt, J. (1980). Responses of plants to environmental stresses. *Academic Press*.
- Limousin, J. M., Longepierre, D., Huc, R., & Rambal, S. (2010). Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion. *Tree Physiology*, 30(8), 1026–1036. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPQ062>
- Lobo, A., Torres-Ruiz, J. M., Burlett, R., Lemaire, C., Parise, C., Francioni, C., Truffaut, L., Tomášková, I., Hansen, J. K., Kjær, E. D., Kremer, A., & Delzon, S. (2018). Assessing inter- and intraspecific variability of xylem vulnerability to embolism in oaks. *Forest Ecology and Management*, 424, 53–61. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.04.031>
- López-Portillo, J., Ewers, F. W., Angeles, G., & Fisher, J. B. (2000). Hydraulic architecture of *Monstera acuminata*: evolutionary consequences of the hemiepiphytic growth form. *New Phytologist*, 145(2), 289–299. <https://doi.org/10.1046/J.1469-8137.2000.00578.X>
- Maherali, H., Pockman, W., & Jackson, R. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecol*, 85, 2184–2199.
- Martínez-Cruz, J., Téllez-Valdés O, & G, I.-M. (2009). Estructura de los encinares de la sierra de Santa Rosa, Guanajuato, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80(1), 145-156.
- Martínez-Vilalta, J., Prat, E., Oliveras, I., & Piñol, J. (2002). Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia*, 133(1), 19–29. <https://doi.org/10.1007/S00442-002-1009-2/METRICS>
- Martínez Arredondo, J. C., Jofre Meléndez, R., Ortega Chávez, V. M., & Ramos Arroyo, Y.

- R. (2015). Description of the average climatological (1951-2010) at Guanajuato river watershed, central Mexico. *Acta Universitaria*, 25(6), 3–19. <https://doi.org/10.15174/au.2015.799>
- McCulloh, K. A., Johnson, D. M., Meinzer, F. C., & Woodruff, D. R. (2014). The dynamic pipeline: hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. *Plant Cell Environ*, 37, 1171–1183.
- Mediavilla, S., & Escudero, A. (2010). Differences in biomass allocation patterns between saplings of two co-occurring Mediterranean oaks as reflecting different strategies in the use of light and water. *European Journal of Forest Research*, 129(4), 697–706. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0375-2>
- Megías, M., Molist, P., & Pombal, M. (2019). *Tejidos animales. Atlas de histología vegetal y animal*. <http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>
- Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Domec, J. C., Goldstein, G., Campanello, P. I., Gatti, M. G., & Villalobos-Vega, R. (2008). Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia*, 156(1), 31–41. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-0974-5>
- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Zuluaga, R. C., Rosell, J. A., & Olson, M. E. (2012). Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, 93(11), 2397–2406. <https://doi.org/10.1890/11-1213.1>
- Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J. A., & Olson, M. E. (2013). Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees - Structure and Function*, 27(3), 745–754. <https://doi.org/10.1007/S00468-012-0829-X/FIGURES/4>
- Messier, J., McGill, B. J., & Lechowicz, M. J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13(7), 838–848. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2010.01476.X>
- Morris, H., Plavcová, L., Cvecko, P., Fichtler, E., Gillingham, M. A. F., Martínez-Cabrera, H. I., Mcglinn, D. J., Wheeler, E., Zheng, J., Ziemińska, K., & Jansen, S. (2016). A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytologist*, 209(4), 1553–1565. <https://doi.org/10.1111/NPH.13737>
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U.,

- Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F., & van Kleunen, M. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- Paniagua, R., Nistal, M., Sesma, P., Álvarez-Uría, M., Fraile, B., Anadón, R., & Sáez, F. (2007). *Citología e histología vegetal y animal: biología de las células y tejidos animales y vegetales* (E. M.-H.-I. de E. S.A. (ed.); 4ª Edición).
- Pérez-de-Lis, G., Rossi, S., Vázquez-Ruiz, R. A., Rozas, V., & García-González, I. (2016). Do changes in spring phenology affect earlywood vessels? Perspective from the xylogenesis monitoring of two sympatric ring-porous oaks. *New Phytologist*, 209(2), 521–530. <https://doi.org/10.1111/NPH.13610>
- Pigliucci, M. (2001). Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. *Heredity*, 89(6), 328.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F. C., & Angeles, G. (2015). 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>
- Pineda-García, F., Paz, H., & Tinoco-Ojanguren, C. (2011). Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell and Environment*, 34(9), 1536–1547. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2011.02351.X>
- Pinto, C. A., David, J. S., Cochard, H., Caldeira, M. C., Henriques, M. O., Quilhó, T., Paço, T. A., Pereira, J. S., & David, T. S. (2012). Drought-induced embolism in current-year shoots of two Mediterranean evergreen oaks. *Forest Ecology and Management*, 285, 1–10. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2012.08.005>
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z., & Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Powers, J. S., Becknell, J. M., Irving, J., & Pérez-Aviles, D. (2009). Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 959–970.
- Pratt, R. B., & Jacobsen, A. L. (2017). Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs

- among storage, transport and biomechanics. *Plant, Cell & Environment*, 40(6), 897–913. <https://doi.org/10.1111/PCE.12862>
- Quero, J. L., Sterck, F. J., Martínez-Vilalta, J., & Villar, R. (2011). Water-use strategies of six co-existing Mediterranean woody species during a summer drought. *Oecologia*, 166(1), 45–57. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1922-3>
- Raisman, J. S., & González, M. A. (2015). *Morfología de plantas vasculares. Facultad de ciencias agrarias UNNE*. <http://www.biologia.edu.ar/botanica/>
- Rico, L. M., Aguilar-Romero, R., Paz, H., Rodríguez-Correa, H., González-Rodríguez, A., Oyama, K., & Pineda-García, F. (2021). Functional differentiation among Mexican oak species is guided by the fast–slow continuum but above and belowground resource use strategies are weakly coordinated. *Trees* 2021 36:2, 36(2), 627–643. <https://doi.org/10.1007/S00468-021-02235-3>
- Rosas, T., Mencuccini, M., Barba, J., Cochard, H., Saura-Mas, S., & Martínez-Vilalta, J. (2019). Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist*, 223(2), 632–646. <https://doi.org/10.1111/NPH.15684>
- Santiago, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Fisher, J. B., Machado, K., Woodruff, D., & Jones, T. (2004). Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 140(4), 543–550. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1624-1>
- Shifley, S. R., Fan, Z., Kabrick, J. M., & Jensen, R. G. (2006). Oak mortality risk factors and mortality estimation. *Forest Ecology and Management*, 229(1–3), 16–26. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2006.03.033>
- Skelton, Robert P., Anderegg, L. D. L., Diaz, J., Kling, M. M., Papper, P., Lamarque, L. J., Delzon, S., Dawson, T. E., & Ackerly, D. D. (2021). Evolutionary relationships between drought-related traits and climate shape large hydraulic safety margins in western North American oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(10). <https://doi.org/10.1073/pnas.2008987118>
- Skelton, Robert Paul, Dawson, T. E., Thompson, S. E., Shen, Y., Weitz, A. P., & Ackerly, D. (2018). Low vulnerability to xylem embolism in leaves and stems of north american oaks. *Plant Physiology*, 177(3), 1066–1077. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00103>

- Solé-Medina, A., Robledo-Arnuncio, J. J., & Ramírez-Valiente, J. A. (2022). Multi-trait genetic variation in resource-use strategies and phenotypic plasticity correlates with local climate across the range of a Mediterranean oak (*Quercus faginea*). *New Phytologist*, 234(2), 462–478. <https://doi.org/10.1111/nph.17968>
- Stotz, G. C., Salgado-Luarte, C., Escobedo, V. M., Valladares, F., & Gianoli, E. (2021). Global trends in phenotypic plasticity of plants. *Ecology Letters*, 24(10), 2267–2281. <https://doi.org/10.1111/ELE.13827>
- Sultan S. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development*, 5, 25–33.
- Tardieu, F., & Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviors. *Journal of Experimental Botany*, 49, 419–432.
- Tyree, M., Engelbrecht, B., Vargas, G., & Kursar, T. (2003). Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*, 132, 1439–1447.
- Tyree, M., & Ewers, F. (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 19, 345–360.
- Tyree, M., & Zimmermann, M. (2002). Xylem structure and the ascent of sap. *Springer Series in Wood Science, Second Ed. Springer-Verlag, Tyree, M.T*, 283.
- Valdez-Hernández, M., Andrade, J. L., Jackson, P. C., & Rebolledo-Vieyra, M. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: Effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil*, 329(1), 155–171. <https://doi.org/10.1007/S11104-009-0142-7/FIGURES/5>
- Valencia, S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 53(75), 33–53.
- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J., Corcuera, L., Sisó, S., & Pelegrín, G. (2004). Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. *Ministerio de Medio Ambiente*, 163–190.
- Valladares, F., Wright, J., Lasso, E., Kitajima, K., & Pearcy, R. (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian Rainforest. *Ecology*, 81, 1925–1936.

- Vázquez, D. P., Gianoli, E., Morris, W. F., & Bozinovic, F. (2017). Ecological and evolutionary impacts of changing climatic variability. *Biological Reviews*, 92(1), 22–42. <https://doi.org/10.1111/BRV.12216>
- Vilagrosa, A., Chirino, E., Peguero-Pina, J.-J., Barigah, T. S., Cochard, H., & Gil-Pelegrin, E. (2012). Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems. *Plant Responses to Drought Stress.2012*, 63-109. <https://doi.org/10.3/JQUERY-UI.JS>
- Villaseñor-Villanueva. (2020). *Resistencia a la sequía en distintas especies de árboles del género Quercus en México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Villaseñor-Villanueva. (2023). *Relaciones hídricas entre diez especies del género Quercus de la Sierra de Santa Rosa, Guanajuato*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Worbes, M., Blanchart, S., & Fichtler, E. (2013). Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica-a multifactorial study. *Tree Physiology*, 33(5), 527–536. <https://doi.org/10.1093/TREEPHYS/TPT028>
- Yang, S., & Tyree, M. T. (1992). A theoretical model of hydraulic conductivity recovery from embolism with comparison to experimental data on *hacer saccharum*. *Plant Cell Environ*, 15, 633–643.
- Zhang, Y. J., Rockwell, F. E., Graham, A. C., Alexander, T., & Michele Holbrook, N. (2016). Reversible Leaf Xylem Collapse: A Potential “Circuit Breaker” against Cavitation. *Plant Physiology*, 172(4), 2261–2274. <https://doi.org/10.1104/PP.16.01191>
- Zheng, J., & Martínez-Cabrera, H. I. (2013). Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: Evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Annals of Botany*, 112(5), 927–935. <https://doi.org/10.1093/aob/mct153>
- Ziemińska, K., Westoby, M., & Wright, I. J. (2015). Broad anatomical variation within a narrow wood density range - A study of twig wood across 69 Australian angiosperms. *PLoS ONE*, 10(4), 1–25. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124892>
- Zimmermann, M. H. (1983). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer-Verlag.