

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

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

(1) Department of Ecology, Brandenburg University of Technology, Cottbus, Germany.

(2) Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México

(3) Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia, UNAM. México.

(4) Área de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, Spain

(5) Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM. México.

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

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

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

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

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

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

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

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

Introducción

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

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

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

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

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

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

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

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

Material y Métodos

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

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

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

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

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

Análisis de datos

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

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

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

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

Tabla 2. Media y desviación estándar (D. Est) de los cinco rasgos foliares analizados en el estudio. En azul las especies de origen Español y en negro las especies de origen Mexicanas. Ver el código correspondiente a la zona de muestreo en la tabla 1. Abreviaturas: LDMC, contenido en materia seca foliar; SLA, Área específica foliar; LA, área foliar; N, concentración de nitrógeno foliar; P, concentración de Fosforo foliar.

Table 2. Mean and standard deviation (D. Est) of the 5 leaf traits considered in this study. In blue font the species from Spain and in black font species from Mexico. See table 1 for the code of each sampling zone. Abbreviations: LDMC, leaf dry matter content; SLA, specific leaf area; LA, leaf area; N, leaf nitrogen concentration; P, leaf phosphorus concentration.

Especie	Código Zona	LDMC (g g ⁻¹)		SLA (m ² kg ⁻¹)		LA (cm ²)		N (mg g ⁻¹)		P (mg g ⁻¹)	
		Media	D. Est	Media	D. Est	Media	D. Est	Media	D. Est	Media	D. Est
<i>Q. aristata</i>	8,9	0.32 ± 0.05		100.6 ± 15.1		15.3 ± 3.0		8.7 ± 0.2		0.50 ± 0.02	
<i>Q. canariensis</i>	6	0.40 ± 0.02		149.3 ± 30.2		30.1 ± 12.2		26.2 ± 0.1		0.96 ± 0.01	
<i>Q. candicans</i>	36,38	0.37 ± 0.07		86.0 ± 7.3		132.9 ± 46.5		14.7 ± 0.1		0.94 ± 0.05	
<i>Q. castanea</i>	26,27	0.30 ± 0.04		106.8 ± 11.5		12.2 ± 4.0		13.7 ± 0.7		0.81 ± 0.04	
<i>Q. coccifera</i>	1,2,4	0.52 ± 0.04		69.9 ± 13.2		5.5 ± 1.4		13.9 ± 3.0		0.84 ± 0.21	
<i>Q. coccolobifolia</i>	24,30,31	0.42 ± 0.05		52.3 ± 5.2		97.8 ± 32.0		8.4 ± 0.7		0.99 ± 0.54	
<i>Q. coffeicolor</i>	21,31,10	0.56 ± 0.02		47.2 ± 8.5		38.6 ± 12.1		8.0 ± 1.5		0.53 ± 0.16	
<i>Q. crassifolia</i>	26,28,29	0.37 ± 0.04		45.3 ± 5.5		66.8 ± 17.9		9.3 ± 1.4		1.35 ± 0.49	
<i>Q. cualensis</i>	11,21,22	0.43 ± 0.06		55.7 ± 7.9		7.1 ± 1.3		9.5 ± 0.2		0.89 ± 0.61	
<i>Q. eduardii</i>	26,27,28	0.46 ± 0.05		54.8 ± 0.2		13.0 ± 3.1		8.7 ± 0.6		1.01 ± 0.52	
<i>Q. elliptica</i>	13,16,25	0.56 ± 0.04		53.2 ± 11.6		20.8 ± 2.8		9.9 ± 1.6		0.64 ± 0.23	
<i>O. faginea</i>	3,5	0.48 ± 0.03		91.5 ± 17.7		14.3 ± 5.9		22.1 ± 0.5		1.64 ± 0.22	
<i>Q. glaucescens</i>	12,13,14	0.48 ± 0.05		59.9 ± 3.8		60.0 ± 10.2		12.7 ± 3.1		1.22 ± 0.62	
<i>Q. ilex</i>	1,2	0.54 ± 0.03		44.5 ± 15.3		5.2 ± 2.8		19.4 ± 4.5		1.04 ± 0.22	
<i>Q. iltisii</i>	14,18,19	0.54 ± 0.04		75.0 ± 7.5		16.0 ± 3.7		9.4 ± 0.2		0.49 ± 0.05	
<i>Q. laeta</i>	11,21,22	0.45 ± 0.04		68.7 ± 6.4 2		0.0 ± 5.0 1		1.8 ± 1.1		1.37 ± 0.65	
<i>Q. laurina</i>	30,32,34	0.44 ± 0.02		107.0 ± 7.4		21.6 ± 8.4		12.7 ± 1.1		2.18 ± 0.27	
<i>Q. liebamanii</i>	33,39	0.41 ± 0.02		52.0 ± 2.8		143.1 ± 56.8		11.1 ± 0.1		0.75 ± 0.01	
<i>Q. magnoliifolia</i>	15,23,25	0.46 ± 0.05		60.1 ± 8.0		82.6 ± 27.7		8.7 ± 0.7		0.44 ± 0.01	
<i>Q. martinezii</i>	34	0.48 ± 0.05		65.2 ± 7.6		49.8 ± 23.5		14.5 ± 0.0		1.35 ± 0.01	
<i>Q. nixoniana</i>	35,37	0.55 ± 0.05		95.9 ± 6.9		18.5 ± 3.4		12.2 ± 2.0		0.71 ± 0.20	
<i>Q. obtusata</i>	20,21,36	0.38 ± 0.03		71.2 ± 7.3		64.4 ± 11.6		12.1 ± 3.2		1.23 ± 0.75	
<i>O. pyrenaica</i>	7	0.50 ± 0.04		82.1 ± 10.0		27.9 ± 7.0		28.5 ± 4.0		1.69 ± 0.01	
<i>Q. resinosa</i>	8,17,16	0.49 ± 0.06		59.3 ± 6.6		66.5 ± 23.3		11.2 ± 0.7		0.54 ± 0.05	
<i>Q. scytophylla</i>	30,35,37	0.48 ± 0.06		45.0 ± 3.8		34.7 ± 12.7		11.0 ± 0.5		1.20 ± 0.51	
<i>O. suber</i>	6	0.40 ± 0.04		120.0 ± 22.4		12.0 ± 3.3		24.3 ± 0.1		1.00 ± 0.01	
<i>Q. tuitensis</i>	12,13,14	0.32 ± 0.05		148.8 ± 3.9		27.0 ± 8.5		9.0 ± 1.0		1.75 ± 0.24	
<i>Q. uxoris</i>	37	0.27 ± 0.04		152.8 ± 12.5		36.6 ± 7.4		14.5 ± 0.1		2.39 ± 0.01	

formada logarítmicamente (evapotranspiración potencial) y las tres variables categóricas: País, Sección filogenética y Hábito foliar. Mientras que la especie fue el componente aleatorio del modelo. Al no disponer de un modelo factorial balanceado (por ejemplo, las especies caducifolias están sobrerrepresentadas en México y las perennifolias en España) testamos el modelo con una suma de cuadrados tipo I, seleccionando la variable País como factor bloque del modelo.

Todos los análisis se llevaron a cabo con la plataforma estadística R 3.5.3 (R Development Core Equipo 2019).

Resultados

El análisis de componentes principales (Fig. 1) muestra que los dos ejes principales explicaron la mayor parte de la variabilidad (67%), distribuyéndose los rasgos foliares a lo largo del primer eje (37.5% de variabilidad explicada) de acuerdo con el eje de especialización de estrategias adquisitivas y conservativas en el uso de los recursos (espectro de economía foliar). Así, las especies con rasgos generalmente asociados a estrategias adquisitivas de los recursos se distribuyeron hacia la parte negativa del eje 1 (valores elevados de área específica foliar y mayor concentración de nutrientes), mientras que las especies con rasgos asociados con estrategias más conservativas se dispusieron hacia su parte positiva (elevados contenidos en materia seca). El segundo eje del PCA

tuvo también un elevado porcentaje de varianza explicada (29.5%), y estuvo asociado principalmente a la variación en el área foliar y la concentración de nitrógeno.

Los análisis de los modelos lineales mixtos generalizados mostraron dos patrones claramente diferenciados. El eje uno del PCA estuvo significativamente relacionado con la evapotranspiración potencial, independientemente del país, hábito foliar o sección (P valor <0.001; Fig. 2). Los resultados indican que un incremento de la evapotranspiración potencial está asociado con un descenso en SLA y P y un incremento en LDMC, es decir, favorece especies que se caracterizan por una estrategia más conservativa. El porcentaje de varianza explicado por el factor fijo del modelo fue del 11% (R^2 marginal), mientras que gran parte de la varianza está definida por las características intrínsecas de cada especie (R^2 condicional del 88%), lo cual tiene sentido pues en parte las diferentes especies analizadas poseen características foliares bien diferenciadas y se segregan espacialmente a lo largo del gradiente. Por otro lado, el segundo eje del PCA viene definido por las diferencias entre las especies en función de la situación geográfica de las especies (P -valor <0.001; Fig. 3), así las especies españolas mostraron valores más altos de nitrógeno en hoja y menor tamaño foliar que las especies mexicanas. Como se aprecia en la Fig. 3, hay también segregación en función del hábito foliar o la filogenia, pero en ambos casos dicha segregación está supeditada al componente geográfico, absorbiendo dicho factor la mayor parte de la varianza explicada.

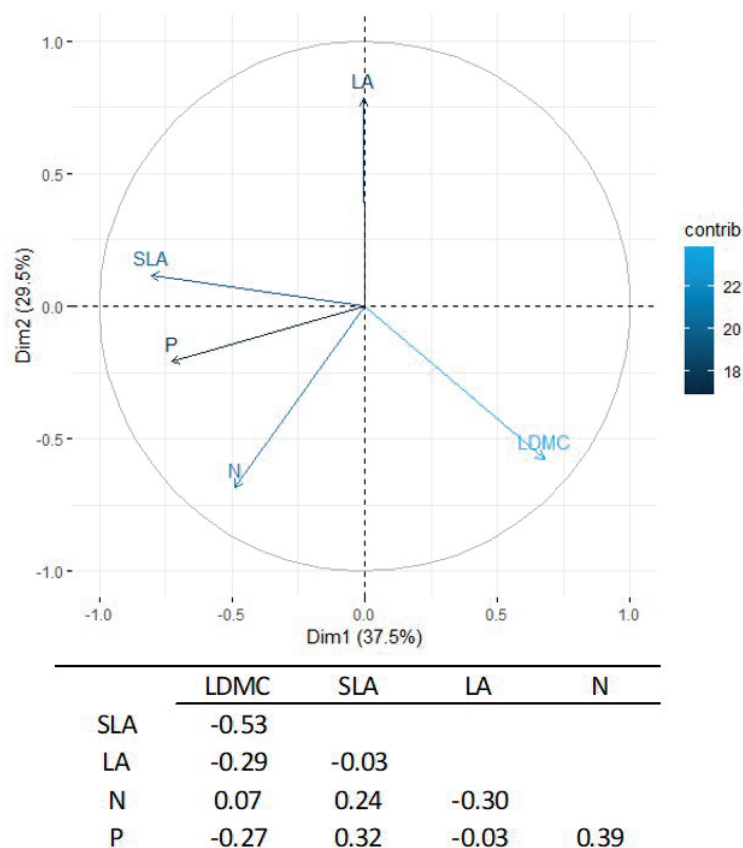


Figura 1. Análisis de componentes principales (PCA), en el que se aprecia el espectro de economía foliar en el eje principal. Se muestran los vectores de las variables (rasgos foliares) utilizadas y su correlación (coeficientes de correlación de Pearson). LA: área foliar, LDMC: contenido de materia seca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

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

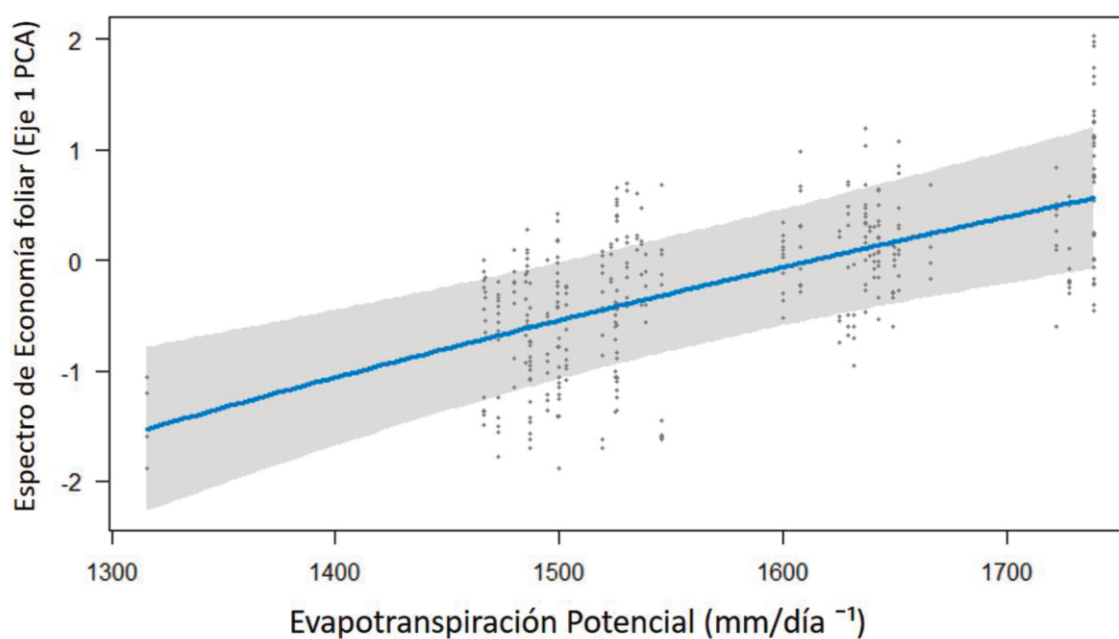


Figura 2. Relación entre la evapotranspiración potencial anual y el espectro de economía foliar, representado por el eje principal 1 del PCA (Fig. 1). $R^2=0.11$ y $P\text{-valor}<0.001$.

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

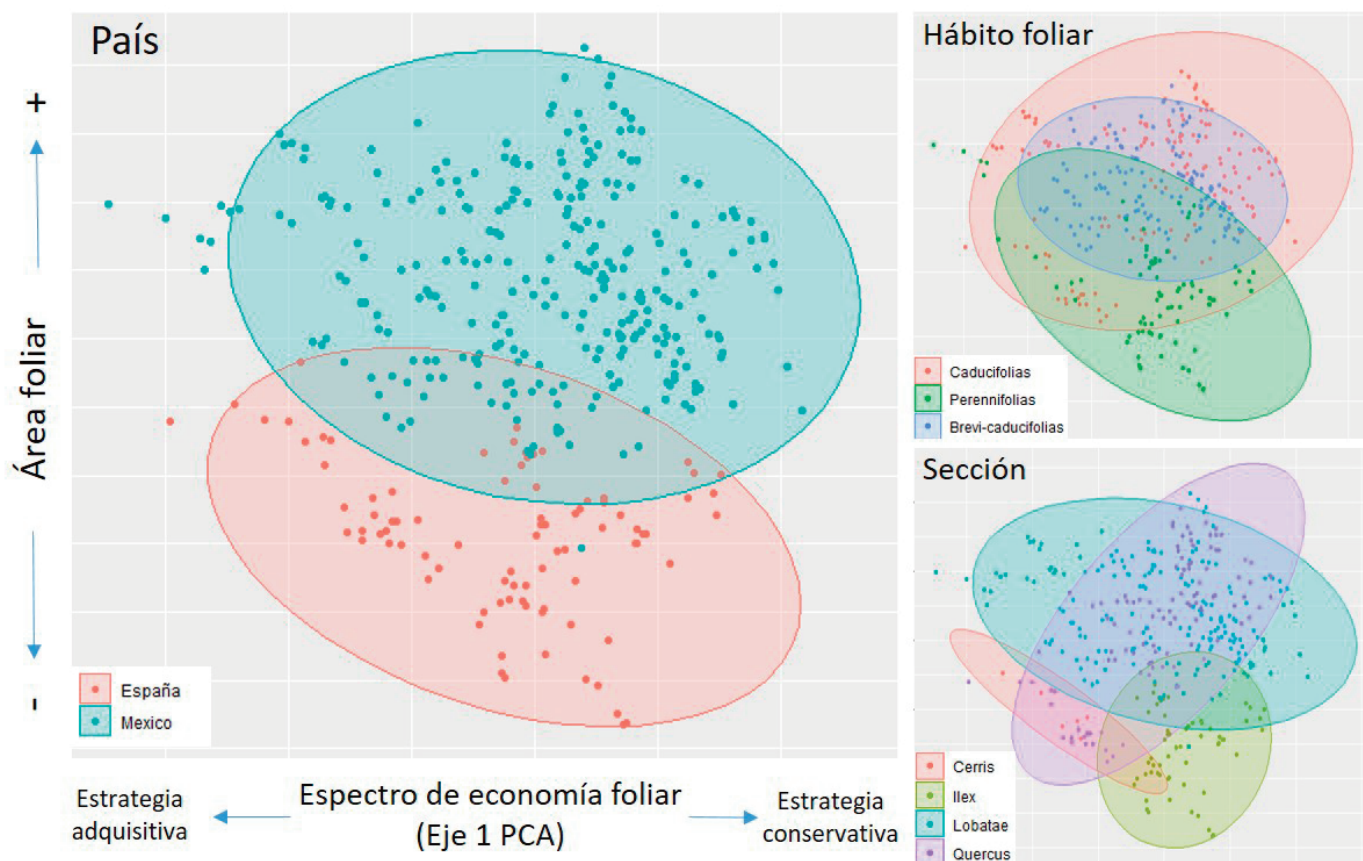


Figura 3. Gráfico bidimensional de los auto-valores obtenidos en el PCA (Fig. 1), para los 373 individuos de las 28 especies de robles, en función del país, el hábito foliar o la sección filogenética.

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

Discusión

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

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

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

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

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

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

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

Conclusiones

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

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

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