



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE
HIDALGO**

**PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE BIOLOGÍA**

**“Relaciones de la riqueza de especies en comunidades de encinos con la
diversidad genética poblacional y la diversidad funcional de *Quercus
candicans* y *Quercus magnoliifolia* en Michoacán”**

T E S I S

**PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(ECOLOGÍA y CONSERVACIÓN)**

P R E S E N T A:

Biól. Susana Rodríguez Vargas

Director de Tesis: Dr. Pablo Cuevas Reyes

Co-director de Tesis: Dr. Antonio González Rodríguez

Morelia, Michoacán, Febrero de 2017



AGRADECIMIENTOS

El apoyo económico para la realización de esta tesis fue proporcionado por los proyectos DGAPA-PAPIIT-UNAM IN 206414 y RV201015.

Al Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas de UMSNH por integrarme como alumna.

Al CONACyT por la beca otorgada para realizar mis estudios de maestría.

A los miembros de mi comité tutorial, el Dr. Ken Oyama Nakagawa, Dr. Felipe García Oliva, Dra. Deneb García Ávila, Dr. Antonio González Rodríguez y el Dr. Pablo Cuevas Reyes. Gracias por su tiempo y aportaciones en cada uno de los tutorales y proyecto.

Agradezco a mi asesor Dr. Pablo Cuevas por de nuevo permitirme formar parte de su equipo. Por su tiempo y motivación en seguir adelante.

A mi coasesor Dr. Antonio González por darme una vez más la oportunidad de trabajar con él. Por todo su apoyo en este proyecto, por su tiempo y conocimiento compartido. Pero sobre todo por su paciencia.

Al Dr. Víctor Rocha por su apoyo técnico en el laboratorio.

A Jesús Llanderal por su gran ayuda en las salidas a campo.

Agradezco fuertemente a Gera y Omar porque ellos lograron que pudiera terminar mis salidas a campo, además de que lo hicieron sin recibir nada a cambio, también por ayudarme a pensar y pasar momentos muy divertidos.

A Nando por su paciencia al explicarme como utilizar el Peak Scanner.

Agradezco a Katy y a Sofi por estar juntas en las buenas y en las malas. Este proyecto nos permitió conocernos más y ser mejores amigas.

También agradezco a Angie, Lau, Luis, Moy, Norma, Vanne y Vaquero por su amistad y ánimos para lograr terminar la maestría.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
I. INTRODUCCIÓN	5
II. HIPÓTESIS	14
III. OBJETIVOS	15
Objetivo General:	15
Objetivos Particulares	15
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	16
Área de Estudio	16
Sistema de Estudio	16
<i>Quercus candicans</i> Neé	16
<i>Quercus magnoliifolia</i> Neé	17
Selección y caracterización de los sitios	18
Colecta en campo	20
Análisis de caracteres funcionales	20
Análisis de la diversidad genética poblacional	21
Análisis de datos	23
V. RESULTADOS	25
Caracteres funcionales de <i>Quercus candicans</i> y <i>Quercus magnoliifolia</i>	25
Diversidad genética de <i>Quercus candicans</i> y <i>Quercus magnoliifolia</i>	26
Correlaciones de la diversidad de encinos en las comunidades, las variables climáticas y los estimadores de diversidad genética con los caracteres funcionales	27
<i>Quercus candicans</i>	27
<i>Quercus magnoliifolia</i>	29
VI. DISCUSIÓN	35
Riqueza y diversidad de las comunidades de encinos	35
Patrones de diversidad genética	36
Variación en caracteres funcionales	37
Relaciones entre variación genética, variación funcional y variables ambientales	39
VII. CONCLUSIONES	42
VIII. BIBLIOGRAFÍA	44

Índice de Figuras y Tablas

Figura 1. <i>Quercus candicans</i> Neé.....	17
Figura 2. <i>Quercus magnoliifolia</i> Neé.....	18
Figura 3. Riqueza de especies de encinos presentes en el estado de Michoacán.....	19
Figura 4. Cuantificación del área foliar.....	21
Figura 5. Cuantificación de la densidad estomática.....	21
Figura 6. Variación de caracteres funcionales en relación con variables climáticas de las poblaciones de <i>Quercus candicans</i>	28
Figura 7. Variación de caracteres funcionales con respecto a la riqueza de especies de encinos en las poblaciones de <i>Quercus candicans</i>	29
Figura 8. Variación de caracteres funcionales con respecto a los estimadores de la diversidad genética de las poblaciones de <i>Quercus candicans</i>	29
Figura 9. Variación de caracteres funcionales con respecto a variables climáticas de las poblaciones de <i>Quercus magnoliifolia</i>	30
Figura 10. Variación de caracteres funcionales con respecto a los estimadores de la diversidad genética de las poblaciones de <i>Quercus magnoliifolia</i>	31
Figura 11. Variación de los estimadores de la diversidad genética de las poblaciones con respecto a las variables climáticas de <i>Quercus magnoliifolia</i>	32
Figura 12. Variación del Coeficiente de Variación del Área Foliar con respecto a la Riqueza de encinos blancos en las poblaciones de <i>Quercus magnoliifolia</i>	32
Figura 13. Variación de la Distancia genética media entre los individuos con respecto a la Riqueza de encinos rojos en las poblaciones de <i>Quercus magnoliifolia</i> ...	33
Figura 14. Variación del Número efectivo de Haplotipos con respecto a la Riqueza total de encinos en las poblaciones de <i>Quercus magnoliifolia</i>	33
Figura 15. Variación del Coeficiente de Variación del Área Foliar con respecto al Índice de Shannon de encinos blancos en las poblaciones de <i>Quercus magnoliifolia</i> ...	34
Tabla 1. Localidades de muestreo.....	19

Tabla 2. Densidad y diversidad de la comunidad de encinos en los cinco sitios muestreados por especie central; (<i>Quercus candicans</i> y <i>Quercus magnoliifolia</i>).....	25
Tabla 3. Sitios muestreados para <i>Quercus candicans</i> y <i>Quercus magnoliifolia</i> ordenados de menor a mayor riqueza de especies de encinos en la comunidad.....	26
Tabla 4. Estimadores de diversidad genética de las poblaciones de <i>Q. candicans</i> y <i>Q. magnoliifolia</i>	27

RESUMEN

El género *Quercus* (encinos), constituye el grupo de plantas leñosas de zonas templadas más diverso dentro de la familia Fagaceae, con más de 500 especies en el mundo, de las cuales 160 especies aproximadamente se encuentran distribuidas en México. De estas, 109 son endémicas. El estado de Michoacán cuenta con aproximadamente 30 especies de encinos. Es común encontrar comunidades con varias especies de encinos entremezcladas, esta simpatría puede potencialmente generar procesos de hibridación entre diferentes especies. Por lo tanto, la diversidad de encinos en una comunidad puede determinar el número de eventos potenciales de hibridación. Los caracteres funcionales de las plantas son las características morfológicas, fenológicas y fisiológicas que funcionan como estrategias ecológicas ante los factores ambientales. El objetivo de este estudio fue determinar la relación entre un gradiente de diversidad de encinos con la variación genética poblacional y la variabilidad en algunos caracteres funcionales de dos especies, *Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia* en el estado de Michoacán. Se realizaron salidas de campo en cinco sitios para cada una de las dos especies de estudio acorde a un gradiente de diversidad de encinos presentes. En cada uno de los sitios se colectaron muestras de 30 individuos. Por población se realizaron análisis de los caracteres funcionales relacionados con la capacidad fotosintética, el crecimiento, el uso del agua, la tolerancia a la sequía y el uso de nutrientes (el contenido de clorofila, el peso seco foliar, el grosor foliar, el área foliar, el área foliar específica, la densidad foliar y la densidad estomática) y se evaluaron las variables climáticas. También de cada población se estimó por medio de microsatélites de cloroplasto la diversidad y la riqueza de haplotipos. Obtuvimos como resultado que en los individuos de las especies *Q. candicans* y *Q. magnoliifolia* los caracteres con mayor coeficiente de variación (CV) fueron el peso foliar y el grosor foliar; y los caracteres con menor

CV fueron la cantidad de clorofila y la densidad promedio de estomas. Se encontró una variación de la distancia genética media entre los individuos (D^2_{sh}) con la riqueza de encinos rojos en las poblaciones de *Q. magnoliifolia*. Para *Q. magnoliifolia* la población con mayor diversidad genética fue el sitio de San Nicolás de Obispo donde se encontró la mayor riqueza de especies de encinos blancos coexistiendo. De igual forma para *Q. magnoliifolia*, se observó una asociación de D^2_{sh} con la precipitación del trimestre más húmedo y de la riqueza de haplotipos (Rh) con la isothermalidad. Tanto para *Q. candicans* como para *Q. magnoliifolia* se encontró una correlación positiva entre el número de haplotipos privados y el CV del grosor foliar, también existe una relación entre el CV del peso seco foliar y el área foliar específica con el número de haplotipos por población. También se encontró una correlación positiva entre el número de haplotipos privados y el CV del grosor foliar, para ambas poblaciones, también existe una relación entre el CV del peso seco foliar y el área foliar específica con el número de haplotipos por población. Finalmente hubo correlaciones positivas de variables climáticas con la variación de los caracteres funcionales.

Palabras claves: Encinos, hibridación, caracteres funcionales, variables climáticas, diversidad genética.

ABSTRACT

The genus *Quercus* (oak) is the most diverse group of temperate woody plants within the Fagaceae family, with more than 500 species in the world, of which about 160 species are distributed in Mexico. Of these, 109 are endemic. The state of Michoacán has approximately 30 species of oaks. It is common to find communities with several intermingled oak species, this sympathy can potentially generate hybridization processes between different species. Therefore, the diversity of oaks in a community can determine the number of potential hybridization events. The functional characteristics of plants are the morphological, phenological and physiological characteristics that function as ecological strategies against environmental factors. The objective of this study was to determine the relationship between an oak diversity gradient with the population genetic variation and the variability in some functional characters of two species, *Quercus candicans* and *Quercus magnoliifolia* in the state of Michoacan. Field exits were performed at five sites for each of the two species of study according to a diversity of oak diversity present. At each site, samples of 30 individuals were collected. Population analyzes of the functional characteristics related to photosynthetic capacity, growth, water use, drought tolerance and nutrient use (chlorophyll content, dry leaf weight, leaf thickness, area Foliar, specific leaf area, leaf density and stomatal density) and climatic variables were evaluated. The diversity and richness of haplotypes were also estimated by means of chloroplast microsatellites. As a result, the characters with the highest coefficient of variation (CV) in the *Q. candicans* and *Q. magnoliifolia* were leaf weight and leaf thickness; and the characters with lower CV were the amount of chlorophyll and the average density of stomata. A variation of the mean genetic distance between individuals (D2sh) was found with the richness of red oaks in the populations of *Q. magnoliifolia*. For *Q. magnoliifolia* the population with the greatest genetic diversity was the

site of San Nicolás de Obispo where the greatest wealth of species of white oaks coexisted. Similarly for *Q. magnoliifolia*, an association of D2sh with the rainfall of the wetter quarter and the richness of haplotypes (Rh) with the isothermality was observed. For both *Q. candicans* and *Q. magnoliifolia* a positive correlation was found between the number of private haplotypes and the CV of the leaf thickness, there is also a relationship between the CV of the dry leaf weight and the specific leaf area with the number of haplotypes per population. There was also a positive correlation between the number of private haplotypes and the CV of the leaf thickness, for both populations, there is also a relationship between the CV of the dry leaf weight and the specific leaf area with the number of haplotypes per population. Finally there were positive correlations of climatic variables with the variation of the functional characters.

I. INTRODUCCIÓN

Encinos

Los encinos o robles, como también se les conoce a las especies del género *Quercus*, constituyen el grupo de plantas leñosas de zonas templadas más diverso dentro de la familia Fagaceae. El género *Quercus* se divide en dos subgéneros, *Cyclobalanopsis* y *Quercus*. En el subgénero *Quercus* existen cuatro secciones, *Cerris*, *Lobatae* (encinos rojos), *Protobalanus* (encinos intermedios) y *Quercus* (encinos blancos) (Nixon, 1998; Manos et al., 1999). Con más de 500 especies distribuidas en el mundo (Nixon, 1998), en particular, uno de los centros de diversificación de este género es México, en el cual se encuentran 81 especies de la sección *Quercus*, cuatro especies de la sección *Protobalanus* y 76 especies en la sección *Lobatae* (Nixon, 1998; Valencia, 2004; Rodríguez y Romero, 2007). Prácticamente existen encinos en todas las entidades del país, con excepción de la Península de Yucatán; en un gradiente altitudinal que va desde el nivel del mar (e. g. *Q. oleoides*) hasta por encima de los 3500 msnm (e. g. *Q. laurina*) (Zavala, 1990); pero aproximadamente el 95% de las especies mexicanas se encuentran entre los 1200 y 2800 msnm (Rzedowski, 1978). El mayor número de especies se distribuye en la Faja Volcánica Transmexicana, en los estados de Guanajuato, Michoacán, Puebla, Querétaro y Veracruz, entre altitudes de 1350-2700 msnm (Rzedowski, 1978; Martínez, 1985 y Zavala, 1995). Nuestro estudio se realiza a escala regional en el estado de Michoacán, donde se encuentran presentes aproximadamente 30 especies de encinos (Arizaga et al., 2009).

El género *Quercus* incluye árboles y arbustos, polinizados por viento, presentan entrecruzamiento obligado, periodos de vida muy largos y bellotas como frutos característicos (Nixon 1993). Los encinos son especies de árboles con una gran importancia ecológica, ya que son pioneros de la vegetación secundaria, son especies formadoras de suelo, son el hábitat de

muchas especies vegetales, como helechos, bromelias, musgos y líquenes, también albergan animales tanto invertebrados como algunos vertebrados (Bello y Labat, 1987). Asimismo, son de importancia económica para el hombre, porque son fuente de leña, carbón, madera, productos medicinales y alimento (Nixon 1993).

Hibridación en el género Quercus

La hibridación es un proceso natural que ocurre constantemente en plantas (Harrison, 1993). Este fenómeno, por el cual se producen descendientes de la cruce entre dos especies, es frecuente en los encinos, lo cual origina nuevas combinaciones genéticas por la introducción de genes semicompatibles dentro de otro genotipo (Tovar-Sánchez y Oyama, 2004). Este proceso es importante, ya que tiene un papel vital en la evolución, por la formación de nuevas especies o el incremento de la variación genética dentro de las mismas (Arnold, 1997). La alta frecuencia de hibridación interespecífica en algunas plantas constituye un mecanismo que permite esperar una correlación positiva entre la riqueza de especies en una comunidad y la diversidad genética poblacional de las especies individuales (Petit et al. 2003), aunque las posibles consecuencias ecológicas de esta asociación entre riqueza de especies y diversidad genética han sido poco estudiadas.

Analizar las consecuencias de la hibridación sobre los niveles de variación genética de las especies es fundamental, debido a que la diversidad o variabilidad genética en un sentido amplio es el elemento básico de la biodiversidad y explica las variaciones heredables que acontecen en un organismo, entre los individuos de una población y entre las poblaciones dentro de una especie. La variabilidad genética es el material sobre el cual intervienen las fuerzas evolutivas, como la selección natural, la deriva génica, la endogamia, la mutación y el flujo génico; ofreciendo ventajas a aquellas especies que presentan altos niveles de variabilidad genética, como

la capacidad de responder a cambios ambientales, enfermedades, parásitos y depredadores, frente a aquellas que presentan niveles bajos de variación (Amos y Harwood, 1998; Hedrick, 2011).

Es común encontrar comunidades con varias especies de encinos entremezcladas, y de acuerdo con varios estudios previos, esta simpatría ha generado sucesos de hibridación entre diferentes especies. Como resultado de este proceso, se puede observar la ocurrencia de individuos híbridos entre dos o más especies cuando su fenología se sobrepone en una misma localidad (Valencia y Delgado, 2003; González-Rodríguez et al., 2004, 2005; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Tovar-Sánchez et al., 2008; Peñaloza-Ramírez et al., 2010). Existen varios estudios que evalúan la hibridación en encinos blancos (Streiff et al., 1999; Salvini et al., 2009; Cavender-Bares, y Pahlich, 2009; Albarrán-Lara et al., 2010), pero un menor número de estudios han examinado los procesos de hibridación en los encinos rojos (González-Rodríguez et al., 2004, 2005; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Peñaloza-Ramírez et al., 2010). Debido a que el tipo de polinización de los encinos es anemófila además de encontrarse entremezclados, la variación en la riqueza de sus especies en la comunidad local entre sitios permitiría tener diferencias en la incidencia, tipos y frecuencia de híbridos (Lagache et al. 2013).

Debido a las características de los encinos se han desarrollado algunos otros conceptos de “especie” diferentes al concepto biológico y reproductivo propuesto por Mayr (1942), “las especies son grupos de poblaciones reproductivas aisladas de otros grupos”. Burger (1975) sugirió que cuando una especie intercambia material genético con otras especies deben estar debajo de un rango sub-específico dentro de una especie. Van Valen (1976) propuso un concepto ecológico de especie, donde dice que una especie ocupa un mismo nicho o zona adaptativa, con todos los componentes del ambiente donde interactúan los organismos co-específicos. Por otra parte Nixon y Wheeler (1990) dan un concepto diagnóstico de especie el cual la define como

agregaciones de poblaciones de individuos diagnosticables por una combinación única de caracteres o atributos heredables. Estos conceptos parecen ser aplicables al género *Quercus* de una forma más apropiada que el concepto biológico.

La hibridación favorece el flujo génico, ocasionando el intercambio de genes entre diferentes especies incrementando así la diversidad genética (Hardin, 1975; Whittemore y Schaal 1991; Dumolin-Lapégue et al., 1997; Dumolin-Lapégue et al., 1999; Petit et al. 2003; Dodd y Afzal-Rafii 2004; Tovar-Sánchez y Oyama 2004; Lexer et al. 2006; Curtu et al. 2007; Hipp y Weber, 2008; Chybicki y Burczyk, 2010; Moran, Willis y Clark 2012). El fenómeno de hibridación bajo condiciones específicas puede permitir que los individuos híbridos puedan permanecer y potencialmente retrocruzarse con las especies progenitoras aumentando la diversidad genética (Arnold 1997, Dumolin-Lapégue et al. 1999).

Se han hecho estudios donde se reporta un intercambio de genes entre las especies de encinos en poblaciones naturales de especies de la misma sección del género *Quercus* (Manos et al. 1999). Por ejemplo, en un estudio que se realizó con *Q. castanea* en México mostró que esta especie presenta una alta variabilidad morfológica cuando se encuentra en simpatria con otras especies de encinos rojos (Peñaloza-Ramírez et al., 2010). En otro estudio se encontró una relación positiva entre la diversidad genética de *Q. castanea* y el número de especies de encinos rojos en simpatria en las comunidades locales (Valencia-Cuevas et al., 2014). Otro trabajo similar es el de Sánchez-Ortiz (2012), pero ahora en un gradiente de riqueza con encinos blancos conviviendo con *Q. glabrescens*. Estos sucesos se han reportado desde hace más de dos décadas, desde el primer estudio en el que se demostró que los encinos en simpatria regularmente comparten haplotipos de ADN de cloroplasto a escala regional (Whittemore y Schaal 1991).

De acuerdo con algunos estudios, los patrones de hibridación dependen de las condiciones del hábitat, la localización geográfica de la zona de hibridación (Tovar-Sánchez y Oyama, 2004), el establecimiento y supervivencia de los híbridos (Valbuena-Carabana et al. 2007), las diferentes tasas de flujo génico (Curtu et al. 2007), la abundancia relativa de las especies, la identidad de las especies (Lepais et al. 2009), la proporción del polen de cada especie y la densidad de individuos disponibles para el apareamiento (Legache et al. 2013). También se ha demostrado que las barreras reproductivas que hay entre las especies de encinos de individuos híbridos cambian entre las especies progenitoras, dependiendo de la especie que actúa como materna o paterna (Curtu et al. 2007, Jensen et al. 2009, Lepais et al. 2009). Por lo tanto, se espera que los patrones de hibridación sean altamente variables entre distintas especies y en diferentes comunidades ecológicas.

Caracteres funcionales

De manera general, los caracteres funcionales se pueden definir como características morfológicas, fisiológicas o fenológicas “que influyen en la adecuación de la planta a través de sus efectos sobre el crecimiento, la reproducción y la supervivencia” (Violle et al. 2007) como respuesta al ambiente. El estudio de los rasgos funcionales puede aportarnos información relevante sobre la ecología y distribución de las especies. Los rasgos de hojas, tallos y raíces varían entre las diferentes especies modulando su crecimiento y supervivencia (Ackerly et al. 2000, Westoby et al. 2002). La variabilidad de estos rasgos está condicionada por la historia filogenética de las distintas especies. Así, la caracterización funcional de especies dentro de un mismo linaje evolutivo, permite conocer el grado de diversificación funcional y comprender las limitaciones morfológicas, fisiológicas o de desarrollo que restringen la variación y evolución de las mismas. Las estrategias ecológicas de las plantas se pueden clasificar de acuerdo con el

espectro de variación de sus características funcionales (Díaz et al. 2004, Wright et al. 2004), como la velocidad de crecimiento o la resistencia a factores abióticos como la tolerancia al frío o a la sequía.

Existe evidencia de que la variación en los rasgos de la planta dentro y entre las especies, está asociado con varios procesos ecológicos importantes en un rango de escalas. Por lo tanto debido a que por medio de los rasgos funcionales de las plantas se puede saber sobre sus limitaciones y oportunidades a las que se enfrentan en diferentes hábitats, se ha dado lugar a una fuerte demanda de formas estandarizadas para medir características de las plantas ecológicamente significativas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013), tales como medir los rasgos de la hoja, ya que desempeñan un papel importante en la asimilación de carbono, las relaciones hídricas y el balance energético (Fonseca et al. 2000). También es importante medir el tamaño de la lámina foliar, la dureza foliar, la calidad nutricional, el contenido de carbono, nitrógeno y fósforo foliar, la tasa fotosintética y la densidad estomática, porque son ejemplos de rasgos funcionales que se encuentran presentes en plantas y estos podrían verse afectados por cambios en la variación genética. Durante las últimas décadas se ha estudiado extensivamente la dinámica de las estrategias funcionales a nivel de la hoja (Ackerly et al. 2002, Wright et al. 2004; Rozendaal et al. 2006, Fyllas et al. 2009).

En este estudio partimos de la hipótesis de que en los encinos la hibridación puede provocar una amplia variación fenotípica, además de que en ocasiones los individuos híbridos pueden presentar caracteres novedosos que no se encuentran en ninguna de las dos especies progenitoras (Rieseberg et al. 1999). Sin embargo, los estudios que se han realizado en zonas de hibridación, por lo general sólo han descrito los efectos de la variación genética sobre la morfología foliar de los híbridos y sus progenitores (González-Rodríguez et al., 2004, 2005;

Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Peñaloza-Ramírez et al., 2010). Un estudio reciente sugiere que el aumento de la riqueza de especies de encinos rojos en la comunidad local favorece el flujo de genes interespecífico de *Q. castanea* con *Q. crassipes*, *Q. laurina* y *Q. crassifolia*. Este intercambio genético que se ha producido entre *Q. castanea* y las tres especies asociadas indica que la hibridación probablemente ha contribuido a los patrones atípicos de variación morfológica foliar observados en poblaciones simpátricas (Valencia-Cuevas et al. 2015). Sin embargo, los efectos de la hibridación sobre caracteres fenotípicos de relevancia ecológica han sido poco estudiados y menos aún en condiciones naturales (Williams y Ehleringer 2000; Himrane et al. 2004). Existe poca información en la literatura sobre las consecuencias que tiene la hibridación sobre los caracteres funcionales de las plantas. Por ejemplo, en uno de los pocos estudios realizados hasta la fecha, Himrane et al. (2004) trabajaron con la especie de origen híbrido *Quercus subpyreneica* (*Q. faginea* x *Q. pubescens*), donde los individuos híbridos presentaron mayor área foliar y conductividad hidráulica comparado con sus progenitores.

Sin embargo, uno de los factores que complica el análisis en condiciones naturales de los posibles efectos de la hibridación sobre los caracteres funcionales es que este tipo de caracteres se encuentran bajo una fuerte presión del ambiente, que puede dar como resultado variación por adaptación local o por plasticidad fenotípica en estos caracteres. Esta variación podría agregarse o ir en sentido contrario a la variación ocasionada por la hibridación. De acuerdo con Aranda et al. (2014) una de las principales características de muchas especies de encinos es el alto grado de variación genética intraespecífica, lo que ha permitido la evolución de poblaciones a sus condiciones locales, como es el caso de la respuesta a la sequía a través de algunos caracteres funcionales de estas especies. En otras palabras, en los encinos es común encontrar fenómenos de adaptación local y de plasticidad fenotípica. Es importante mencionar que el estudio de las

especies del género *Quercus* es de gran interés por tratarse de un grupo taxonómicamente complejo, ya que su variación morfológica, puede ser provocada además de la hibridación, también por factores bioclimáticos que son poco comprendidos y analizados hasta el momento en México.

Otro estudio que ilustra la complejidad del análisis de los caracteres funcionales en los encinos es el realizado por De la Riva et al. (2014). En este estudio, se encontró una correlación positiva entre el tamaño de los árboles y el contenido de nitrógeno foliar. Pero también se demostró que el follaje de la planta crea variaciones microclimáticas (luz, concentraciones de CO₂, disminución en el vapor de agua y temperatura), lo cual influye en múltiples procesos fisiológicos de la planta, uno de estos procesos es el cierre estomático de las hojas en respuesta a la falta de agua tanto en la atmósfera, como en el suelo (Fotelli et al., 2000). Además de la regulación estomática, existen otras de las adaptaciones que evitan la pérdida de agua en las especies de encinos, como el área foliar específica y el grosor de la hoja (Levitt, 1972; Aranda et al. 2014). Por ejemplo, existen estudios donde se ha mostrado que son capaces de mantener tasas altas de transpiración a pesar de que presenten una disminución de su nivel hídrico general en términos de potencial hídrico (Tardieu y Simonneau 1998). Asimismo es importante mencionar que en los encinos, la sensibilidad del sistema hidráulico a la cavitación está relacionada con el control de la pérdida de agua a través de los estomas de acuerdo a su densidad y tamaño (Aasamaa et al. 2001). Por lo tanto, existen múltiples correlaciones y compromisos (trade-offs) entre los caracteres, lo cual puede limitar el grado de variabilidad que estos caracteres pueden mostrar como resultado de la hibridación. Para este estudio se analizó la variación genética en el ADN de cloroplasto y la variación en caracteres funcionales en dos especies focales de encinos (*Quercus candicans* de la sección *Lobatae* y *Quercus magnoliifolia* de la sección *Quercus*) a lo

largo de un gradiente de riqueza de especies de encinos en las comunidades locales en el estado de Michoacán. La premisa del trabajo fue que una mayor riqueza de especies en las comunidades propiciará mayores posibilidades de hibridación entre las especies de encinos, lo cual deberá reflejarse en una mayor variación genética y una mayor variabilidad de los caracteres funcionales. Sin embargo, se consideró también el posible efecto de las variables ambientales (climáticas) sobre la variación en los caracteres funcionales.

II. HIPÓTESIS

1. La diversidad genética poblacional en las especies de *Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia* se incrementará con el número y la proporción relativa de especies de encinos de la misma sección presentes en la comunidad local a lo largo de un gradiente de riqueza de especies en el estado de Michoacán.
2. La variabilidad en los caracteres funcionales en las especies de *Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia* se incrementará con el número y la proporción relativa de especies de encinos de la misma sección presentes en la comunidad local y con la diversidad genética poblacional de las especies.

III. OBJETIVOS

Objetivo General:

Determinar las relaciones de los niveles de variación genética poblacional y la variación en caracteres funcionales de dos especies de encinos (*Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia*) con la diversidad de especies de encinos en el estado de Michoacán.

Objetivos Particulares:

1. Determinar si la variación genética poblacional de *Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia* se modifica con el número y la proporción relativa de especies de encinos rojos y blancos presentes en las comunidades locales a lo largo de un gradiente de riqueza de especies en el estado de Michoacán.
2. Determinar si la variabilidad en los caracteres funcionales de *Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia* se modifica con el número y la proporción relativa de especies de encinos rojos y blancos presentes en las comunidades locales a lo largo de un gradiente de riqueza de especies en el estado de Michoacán.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

El estudio se realizó a escala regional en el estado de Michoacán de Ocampo. El estado forma parte de la región Centro Occidente de México, se localiza entre los 20°23'37"-17°53'50" N y 100°03'32"-103°44'49"O, con una superficie de 58 667 km² y con altitudes que van desde el nivel mar hasta los 3 850 m (Correa, 2004). Limita con los estados de Jalisco y Guanajuato hacia el norte, hacia el noroeste con Querétaro, al este con el estado de México, al sureste y sur con Guerrero, al oeste con Colima y al suroeste con el Océano Pacífico. El estado está constituido por 113 municipios, fisiográficamente se encuentra dentro de las provincias morfotectónicas denominadas Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur (Ferrusquía-Villafranca, 1998). Los climas que predominan son el tropical lluvioso, con lluvias en verano (Aw), el seco o árido (BS), el templado con lluvias en verano (Cw) y el templado con lluvias en otoño (Cf) (Antaramián, 2005). Con respecto a los suelos, la variedad litológica, fisiográfica y climática, ha permitido el desarrollo de litosoles, andosoles, vertisoles y fluvisoles. Los principales tipos de vegetación, en zonas templadas son bosques representados por bosque de *Abies*, bosque de pinos, bosque de pino-encino y bosque de encino. En zonas cálido-secas se presenta la selva baja y mediana, la cual incluye, bosque tropical caducifolio y bosque tropical subcaducifolio. Además, existen pastizales inducidos, pastizales cultivados, matorral secundario (Rzedowski, 2004; Carranza, 2005a).

Sistema de Estudio

Quercus candicans Née. pertenece a la sección *Lobatae* (encinos rojos), nombre común corturapi, encino aguacatillo, encino de asta, encino bellotero, encino cenizo, encino papatla, encino rosillo, y urupcu. Es un árbol de 8 a 25 m de altura y con diámetro del tronco de 20 a 80

cm. Su corteza es café con grietas irregulares, sus hojas son elípticas-lanceoladas, elípticas-oblongoladas, obovadas u ovadas de 9 a 26 cm de largo por 3.5 a 14 cm de ancho; haz verde oscuro liso y lustroso; envés densamente tomentoso de blanco a amarillento. Fruto bianual, solitario o en pares; bellota ovoide de 20 a 24 mm de largo por 19 mm de diámetro. Su mecanismo de propagación es por bellotas producidas de junio a agosto. Su hábitat puede ser en cañadas o terrenos planos, en bosque de pino-encino y bosque mesófilo entre 1,200 a 2,700 msnm y sobre suelos pedregosos. Se distribuye desde México hasta Centroamérica; en Chihuahua, Chiapas, Colima, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, y Veracruz (Arizaga et al. 2009) (Fig.1).



Figura 1. *Quercus candicans* Neé

Quercus magnoliifolia Née. pertenece a la sección *Quercus* (encinos blancos), nombre común encino amarillo, encino avellano, encino bermejo, encino blanco, encino naps y encino prieto. Es un árbol de 5 a 25 m de altura y con diámetro del tronco de 15 a 60 cm. Su corteza es café claro a oscura y agrietada, sus hojas pueden ser obovadas de 7.5 a 23 cm de largo por 3.5 a 13 cm de ancho; margen con 12 a 17 dientes a cada lado; haz verde lustroso y casi glabro; envés verde pálido tomentoso. Su fruto es anual, solitario; bellota ovoide de 17 a 21 mm de largo por 11 a 12 mm de diámetro. Su mecanismo de propagación es por bellotas producidas de julio a agosto. Su

hábitat puede ser en barrancas, en bosque de encino, pino-encino y bosque tropical caducifolio entre 600 a 2,800 msnm y sobre suelos pedregosos. Su distribución geográfica va desde México hasta Centroamérica; se distribuye en Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa y Zacatecas (Arizaga et al. 2009) (Fig. 2).



Figura 2. *Quercus magnoliifolia* Neé

Selección y caracterización de los sitios.

Se eligieron cinco sitios con riqueza variable para cada una de las dos especies (Tabla 1). Los sitios fueron elegidos con base en la distribución de las especies de encinos que se encuentran presentes en Michoacán (Fig. 3). En cada sitio se determinó el número, identidad y abundancia de cada una de las especies de encinos presentes mediante tres transectos de 100 m de longitud y 20 m de ancho, separados entre sí al menos 1 km.

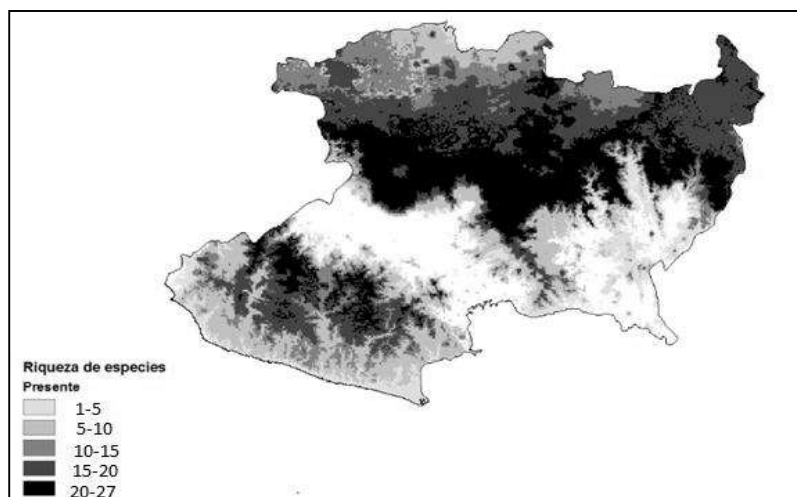


Figura 3. Riqueza de especies de encinos presentes en el estado de Michoacán. Tomado de Rodríguez-Correa H. et al. en prensa.

Tabla 1. Localidades de muestreo

<i>Quercus candicans</i>				
POBLACIÓN	ALTURA msnm	LATITUD (N)	LONGITUD (W)	RIQUEZA DE ESPECIES DE ENCINOS
Remolinos	2766	19°37'48"	101°22'48"	6
San Nicolás	2488	19°37'40.68"	101°20'8.31"	6
La Paloma	1991	19°25'37.9"	101°16'48.4"	5
Barrio San Juan	2304	19°42'53.7"	101°36'51.9"	4
Iratzio	2424	19°38'12.3"	101°23'30.3"	3
<i>Quercus magnoliifolia</i>				
POBLACIÓN	ALTURA msnm	LATITUD (N)	LONGITUD (W)	RIQUEZA DE ESPECIES DE ENCINOS
San Nicolás	2488	19°37'40.68"	101°20'8.31"	6
Atécuaro	2122	19°42'22.29"	101°16'30.54"	5
El Epazote	1703	19°21'46.6"	100°24'32.9"	4
San José de las Torres	2191	19°39'01.3"	101°06'54.6"	3
S. J. del Rincón	2066	19°52'08.4"	100°46'33.5"	3

Colecta en campo

Para cada una de las dos especies de encinos se colectaron muestras de entre 20 y 30 individuos en cada uno de los cinco sitios a lo largo del gradiente de riqueza de especies. Las muestras se tomaron de árboles adultos aleatoriamente elegidos, pero con una separación mínima de 20 m entre árboles de la misma especie, para evitar muestrear individuos relacionados.

Análisis de caracteres funcionales.

Los caracteres analizados están relacionados con la capacidad fotosintética, el crecimiento, el uso del agua, la tolerancia a la sequía y el uso de nutrientes. Para cada uno de los 30 individuos colectados se obtuvo en el campo el diámetro a la altura del pecho (DAP). El contenido de clorofila, también se estimó directamente en el campo mediante lecturas tomadas en tres hojas por individuo con un medidor de clorofila SPAD 502 (Minolta).

Adicionalmente, se colectaron ramas con al menos 30 hojas por individuo, las cuales se prensaron y posteriormente se colocaron en una secadora botánica por 3 a 5 días. Después de secas se midió *el área foliar*, que se obtuvo escaneando las hojas y analizando las imágenes mediante el software IMAGEJ (Fig. 4). Se tomó *el peso seco* pesando las hojas en una balanza analítica. Se obtuvo *el grosor foliar* con la ayuda de un calibrador vernier. Se estimó *el área foliar específica* como el cociente entre el área foliar y el peso seco. Por último, se calculó *la densidad foliar* como el cociente entre el área foliar específica y el grosor.

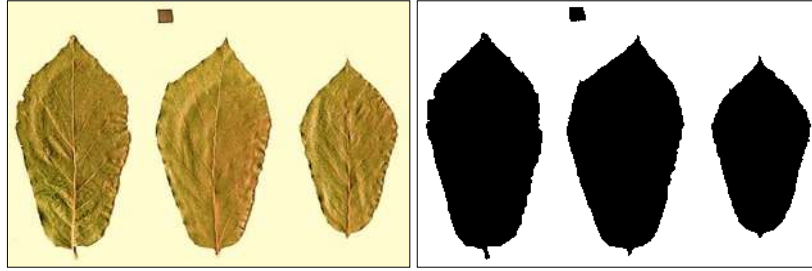


Figura 4. Cuantificación del área foliar.

La determinación de la densidad estomática se realizó en una muestra de tres hojas por individuo. Las hojas fueron recubiertas con barniz de uñas en su superficie abaxial. Una vez seco el barniz se despegó de la hoja con cinta adhesiva transparente y se colocó en un portaobjetos. Las preparaciones se observaron en un microscopio LEICA DMLB equipado con una cámara digital LEICA DC200 (Fig. 5). Los estomas se contaron en tres campos distintos por hoja.



Figura 5. Cuantificación de la densidad estomática

Análisis de la diversidad genética poblacional

Para cada una de las dos especies de encinos se colectaron muestras de hasta 30 individuos en cada uno de los cinco sitios a lo largo del gradiente de riqueza de especies. Las muestras se tomaron de árboles adultos aleatoriamente elegidos, pero con una separación mínima de 20 m entre árboles de la misma especie, para evitar muestrear individuos relacionados.

De cada individuo se tomaron hojas jóvenes y sin daño para los análisis moleculares. Las hojas se colocaron en hielo y se transportaron al laboratorio donde se almacenaron a -80° C.

La extracción de ADN se realizó a partir de aproximadamente 100 mg de tejido foliar, que se maceró con nitrógeno líquido. Se continuó con un protocolo de CTAB modificado; que consiste en dos lavados con un buffer 1 (Tris HCl 100 mM pH 8, NaCl 0.45 M, EDTA 17 mM pH8, CTAB 1%, 0.3% β - mercaptoetanol), y dos lavados con un buffer 2 (Tris HCl 100 mM pH 8, NaCl 1.4 M, EDTA 20 mM pH8, CTAB 2%, 0.3% β - mercaptoetanol). Posteriormente esta mezcla, se incubó a 65 °C en un thermoblock por 20 minutos, después se provocó un choque térmico pasándolo a hielo durante 5 minutos al mismo tiempo se agregaron 600 μ L de cloroformo: alcohol isoamílico 24:1, pasando este tiempo se centrifugó a 9000 rpm por 15 min, en un tubo nuevo se recuperó 400 μ L del sobrenadante y se continuó con la precipitación del ADN agregando 800 μ L de isopropanol frío a -20 °C, se centrifugó a 9000 rpm por 5min, después se eliminó el sobrenadante para obtener la pastilla de ADN. Se agregó 800 μ L de etanol al 70% a -20 °C, se centrifugó a 7000 rpm por 7 min y se eliminó el sobrenadante. En la secadora de vacío se secó la pastilla de ADN durante 30 minutos, hidratándola más tarde con 75 μ L de agua desionizada. Para la cuantificación de ADN se utilizó un NanoDrop 2000 que calcula la concentración de ADN por absorbancia.

Para la variación genética se probaron varios microsatélites de cloroplasto, los cuales funcionaron sólo cuatro para ambas especies. Por lo tanto la variación genética se estimó mediante la amplificación por PCR de loci de microsatélites de cloroplasto, UKK3, UKK4, UCD4 (Deguilloux *et al.*, 2003) y, CCMS12 (Sebastiani *et al.* 2004). La pruebas de reacciones de PCR se realizaron con un volumen final de 6 μ L incluyendo 1 μ L de ADN, 3 μ L de

multiplex platinum, 0.5 µL de primer y 1.5 µL de agua. El programa del termociclador consistió en 35 ciclos, desnaturalización a 94°C por 5 minutos, alineamiento a 40°C-60°C por 1 minuto, y extensión a 72°C. Se agregó una extensión final de 72°C por 10 minutos.

Los productos de PCR se diluyeron con agua en una proporción 1:10 y se prepararon para su análisis en un secuenciador automático agregando 1 µL de esta dilución en una placa para secuenciador, adicionando 0.3 µL de LIZ 600 (como marcador interno de tamaño molecular) y 10 µL de HiDi (formamida). Posteriormente, las muestras fueron desnaturalizadas por 5 minutos a 95° C y transferidas a un secuenciador ABI prism Hitachi, 3100-Avant Genetic Analyzer equipado con 16 capilares y un polímero POP-6 (Applied Biosystems). Los fragmentos fueron analizados y medidos con el programa Peak Scanner 1.0 (Applied Biosystems).

Análisis de datos

Se estimó el promedio y el coeficiente de variación (CV) por población para las variables: grosor foliar, peso seco foliar, área foliar, área foliar específica, densidad foliar, contenido de clorofila y densidad de estomas.

Se asignaron como haplotipos cada una de las combinaciones diferentes de tamaños (alelos) en los cuatro loci utilizados para *Q. candicans* y los cuatro loci utilizados para *Q. magnoliifolia*. Como estimadores de la variación genética, en cada población se estimó el número de haplotipos (A), el número de haplotipos privados (P), el número efectivo de haplotipos (Ne), la riqueza haplotípica, el índice de diversidad genética (He) y la distancia genética media entre los individuos (D^{2sh}) mediante el programa Haplotype analysis versión 1.05 (Eliades y Eliades 2009).

Se evaluaron las variables climáticas para cada sitio de muestreo, datos climáticos a partir de las 19 variables bioclimáticas disponibles en WorldClim (Hijmans et al., 2005). Las variables seleccionadas fueron la temperatura media anual, la precipitación anual, la precipitación del trimestre más seco, la temperatura mínima del mes más frío, la isothermalidad, el intervalo diurno, la estacionalidad de la precipitación y la precipitación del trimestre más húmedo.

Se realizaron regresiones lineales para determinar si existe relación entre los índices de riqueza y diversidad de especies de encinos en las comunidades locales, con los valores del CV de los caracteres funcionales medidos por población y los estimadores de diversidad genética.

V. RESULTADOS

En la Tabla 2 se muestran los valores de densidad y diversidad de la comunidad de especies de encinos para cada uno de los cinco sitios muestreados por especie central (*Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia*) ordenados de menor a mayor riqueza de especies de encinos.

Tabla 2. Densidad y diversidad de la comunidad de encinos en los cinco sitios muestreados por especie central; (*Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia*).

ESPECIE	SITIO	RIQUEZA	DENSIDAD TOTAL	RIQUEZA blancos	RIQUEZA rojos	DIVERSIDAD DE SHANNON blancos	DIVERSIDAD DE SHANNON rojos
<i>Q. candicans</i>	IRATZIO	3	222	1	2	0	0.65
	BARRIO SAN JUAN	4	190	2	2	0.49	0.64
	LA PALOMA	5	172	2	3	0.68	1.09
	ÁGUILA	6	90	3	3	0.37	0.99
	SAN NICOLÁS	6	275	3	3	0.77	0.74
<i>Q. magnoliifolia</i>	SAN JOSÉ DE LAS TORRES	3	445	2	1	0.08	0
	SAN JOSÉ RINCON	3	171	2	1	0.025	0.35
	ATÉCUARO	5	304	4	1	1.17	0
	EL EPAZOTE	5	177	3	2	0.8	0.24
	SAN NICOLÁS	6	275	3	3	0.77	0.74

Caracteres funcionales de *Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia*

Se encontró un mayor coeficiente de variación para los individuos de *Quercus candicans* en los caracteres de peso foliar, área foliar y densidad estomática para la población Barrio San Juan. En cuanto a los caracteres de grosor foliar, área foliar específica y densidad foliar muestran un coeficiente de variación mayor en la población de La Paloma. Para los individuos de *Quercus magnoliifolia* encontramos un mayor coeficiente de variación en los caracteres de grosor foliar, área foliar y densidad estomática en la población de San José de las Torres y en

la población de El Epazote el mayor coeficiente de variación fue para el peso foliar, el área foliar específica y la densidad foliar (Tabla 3).

Tabla 3. Sitios muestreados para *Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia* ordenados de menor a mayor riqueza de especies de encinos en la comunidad. Se presentan coeficiente de variación (CV) de cada carácter funcional evaluado.

ESPECIE	SITIO	CV GROSOR F	CV PESO F	CV ÁREA F	CV AFE	CV DF	CV ESTOMAS
<i>Q. candicans</i>	IRATZIO	11.58	60.71	29.64	19.27	24.26	2.78
	BARRIO SAN JUAN	56.85	63.26	31.36	15.47	28.14	12.04
	LA PALOMA	74.36	54.35	21.11	29.96	43.20	10.11
	ÁGUILA	9.34	25.37	25.99	7.83	13.44	4.69
	SAN NICOLÁS	18.02	29.32	24.05	28.07	40.22	17.43
<i>Q. magnoliifolia</i>	SAN JOSÉ DE LAS TORRES	12.94	26.11	25.98	9.25	19.04	13.54
	SAN JOSÉ DEL RINCON	10.73	25.62	25.23	10.62	15.50	5.37
	ATÉCUARO	10.27	36.03	19.16	15.73	20.82	12.53
	EL EPAZOTE	12.06	58.92	21.96	26.50	33.32	11.91
	SAN NICOLÁS	10.27	24.77	21.79	10.28	21.40	9.42

Diversidad genética de *Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia*

En cuanto a la diversidad genética, encontramos que para las poblaciones de *Quercus candicans* el número de haplotipos (A) fue de 8 a 13; la riqueza haplotípica (Rh) varió entre 5.55 y 9.61, el índice de diversidad genética (He) fue de 0.82 a 0.90, y la distancia media genética entre los individuos (D^{2sh}) fue de 1.62 a 2.86. La población con mayor diversidad genética es Barrio San Juan.

Para las poblaciones de *Quercus magnoliifolia* el número de haplotipos (A) fue de 6 a 9; la riqueza haplotípica (Rh) varió entre 4.28 y 7.14, el índice de diversidad genética (He) fue de

0.52 a 0.83, y la distancia media genética entre los individuos (D^{2sh}) fue de 1.37 a 2.97. La población con mayor diversidad genética fue San Nicolás.

Tabla 4. Estimadores de diversidad genética de las poblaciones de *Q. candicans* y *Q. magnoliifolia*. Número de haplotipos (A), número de haplotipos privados (P), número efectivo de haplotipos (Ne), riqueza haplotípica estimada mediante el método de rarefacción (Rh), el índice de diversidad genética (He) y la distancia media genética entre los individuos (D^{2sh}).

ESPECIE	SITIO	A	P	Ne	Rh	He	D^{2sh}
<i>Q. candicans</i>	IRATZIO	7	0	4.97	5.55	0.82	1.84
	BARRIO SAN JUAN	13	10	7.68	9.61	0.90	2.86
	LA PALOMA	9	7	6.06	8.00	0.87	1.62
	ÁGUILA	8	1	4.87	7.00	0.83	1.90
	SAN NICOLÁS	9	2	4.78	6.70	0.82	2.12
<i>Q. magnoliifolia</i>	SAN JOSÉ	6	1	2.76	4.28	0.66	2.12
	SAN JOSÉ RINCON	7	5	2.01	4.98	0.52	1.37
	ATÉCUARO	8	4	3.70	5.84	0.75	1.39
	EL EPAZOTE	9	3	4.29	7.14	0.80	2.62
	SAN NICOLÁS	7	5	4.87	6.00	0.83	2.97

Correlaciones de la diversidad de encinos en las comunidades, las variables climáticas y los estimadores de diversidad genética con los caracteres funcionales.

Quercus candicans

Se encontraron correlaciones significativas entre el CV del área foliar específica y la temperatura mínima del mes más frío ($R^2 = 0.93$; $P = 0.0078$), así como entre el CV de la densidad foliar con la temperatura media anual y con la temperatura mínima del mes más frío ($R^2 = 0.82$; $P = 0.0332$ y $R^2 = 0.91$; $P = 0.0109$, respectivamente) (Fig. 6a, b y c).

También se encontró una relación significativa pero negativa entre el CV del peso foliar y la riqueza de especies en las comunidades ($R^2 = 0.79$; $P = 0.04$) (Fig. 7a), así como entre el área foliar y la riqueza de especies de encinos rojos ($R^2 = 0.80$; $P = 0.04$) (Fig. 7b). Por último, encontramos una relación positiva entre el CV del grosor foliar y el número de haplotipos privados en las poblaciones de *Q. candicans* ($R^2 = 0.79$; $P = 0.04$) (Fig. 8).

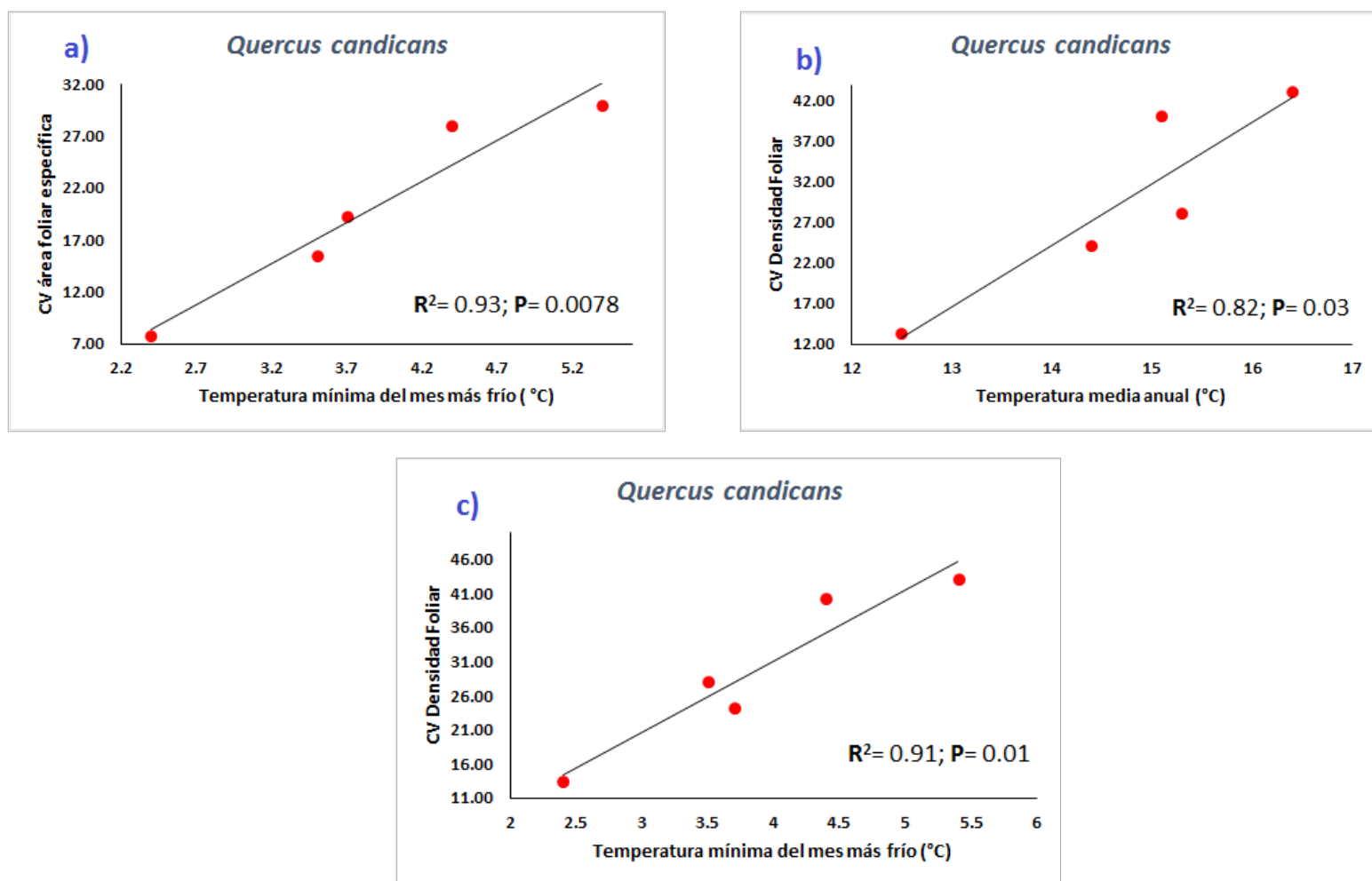


Figura 6. Variación de caracteres funcionales en relación con variables climáticas de las poblaciones de *Quercus candicans*: **a)** Coeficiente de Variación del Área Foliar Específica con respecto a la Temperatura Mínima del Mes Más Frío **b)** Coeficiente de Variación de la Densidad Foliar con respecto a la Temperatura Media Anual **c)** Coeficiente de Variación de la Densidad Foliar con respecto a la Temperatura Mínima del Mes Más Frío.

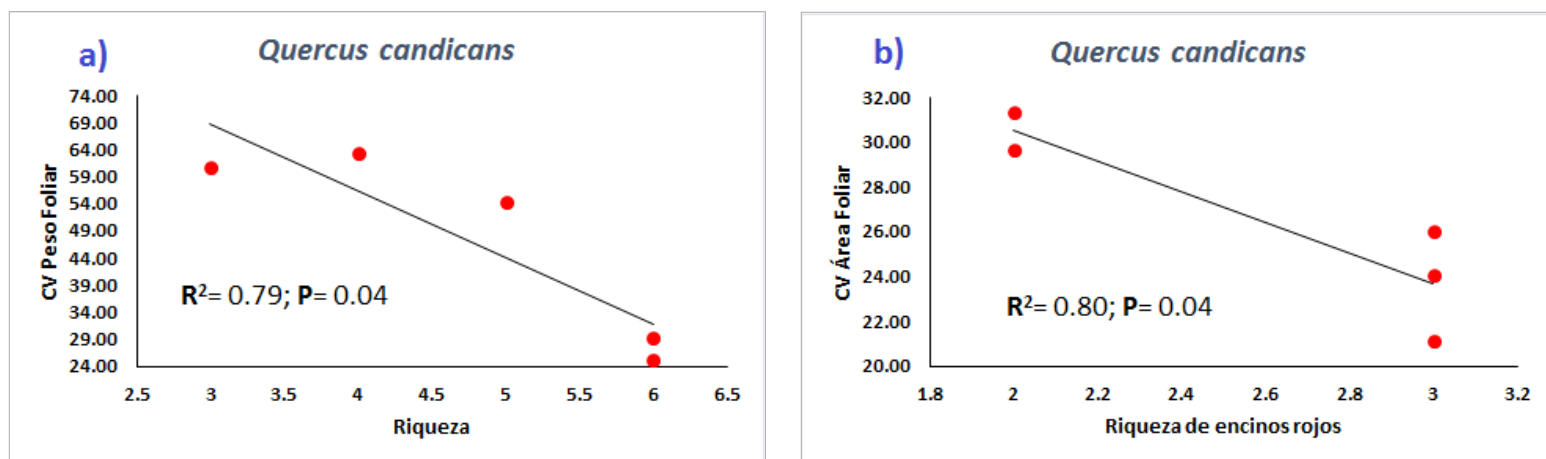


Figura 7. Variación de caracteres funcionales con respecto a la riqueza de especies de encinos en las poblaciones de *Quercus candicans*: **a)** Coeficiente de Variación del Peso Foliar con respecto a la riqueza total de especies **b)** Coeficiente de Variación del Área Foliar con la Riqueza de Encinos Rojos.

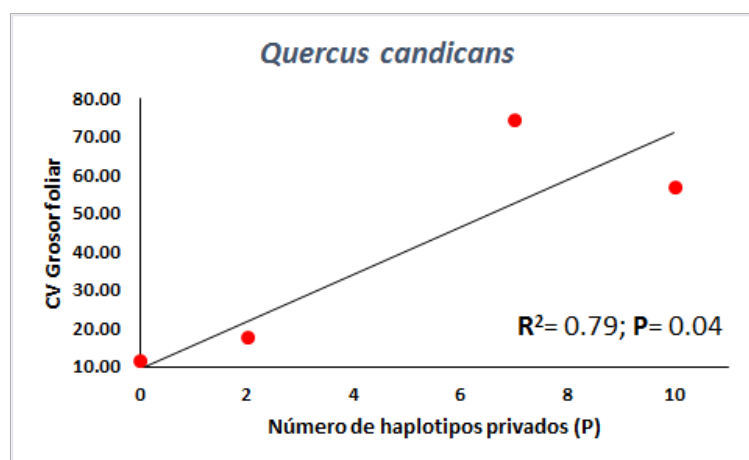


Figura 8. Variación de caracteres funcionales con respecto a los estimadores de la diversidad genética de las poblaciones de *Quercus candicans*: Coeficiente de Variación del Grosor Foliar respecto al número de haplotipos privados.

Quercus magnoliifolia

Para la relación de las variables funcionales con las variables climáticas se encontró una correlación significativa negativa entre el CV del área foliar específica y la precipitación del trimestre más seco ($R^2 = 0.93; P = 0.0079$) (Fig. 9).

Para el caso de la relación entre las variables funcionales y los estimadores de la diversidad genética que el CV del peso seco foliar y el CV del área foliar específica varían con el número de haplotipos por población, con una correlación positiva ($R^2 = 0.79$; $P = 0.04$ y $R^2 = 0.87$; $P = 0.02$, respectivamente) (Fig. 10a y b). También se obtuvo una relación negativa para el CV del grosor foliar y el número de haplotipos privados ($R^2 = 0.85$; $P = 0.026$) (Fig. 10c).

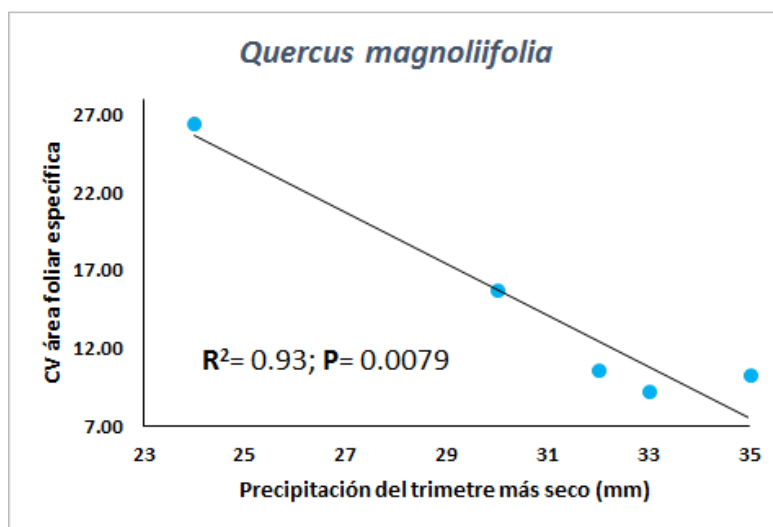


Figura 9. Variación de caracteres funcionales con respecto a variables climáticas de las poblaciones de *Quercus magnoliifolia*: coeficiente de variación del área foliar específica con respecto a la Precipitación del Cuarteto Más Seco.

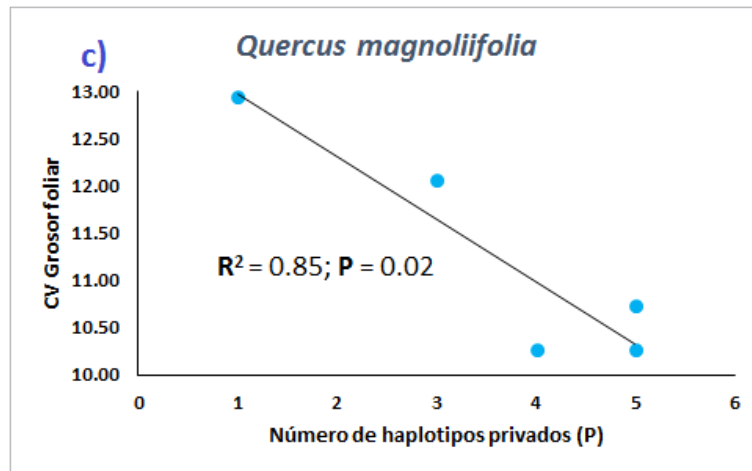
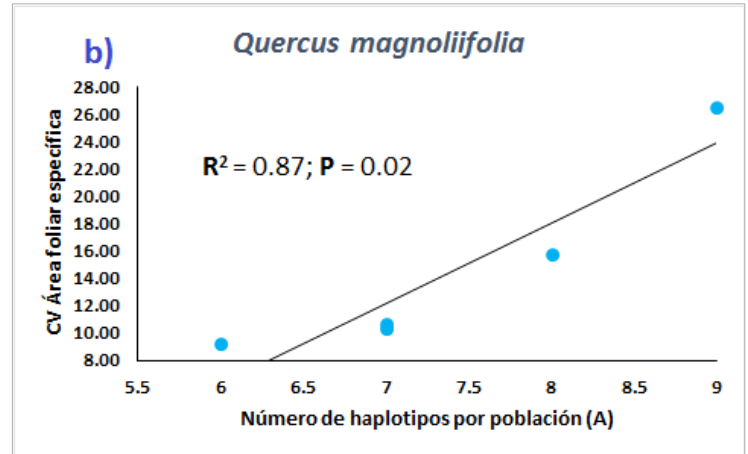
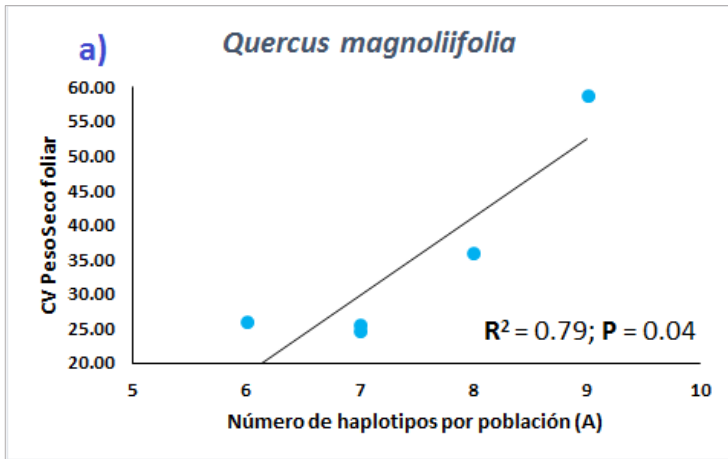


Figura 10. Variación de caracteres funcionales con respecto a los estimadores de la diversidad genética de las poblaciones de *Quercus magnoliifolia*: **a)** Coeficiente de Variación del Peso Seco Foliar con el Número de Haplotipos por Población **b)** Coeficiente de Variación del Área Foliar Específica con el Número de Haplotipos por Población **c)** Coeficiente de Variación del Grosor Foliar con el Número de Haplotipos Privados.

Se encontró una relación significativa para algunos estimadores de la diversidad genética con las variables climáticas. Hay una correlación positiva entre la distancia genética media entre los individuos con la precipitación del trimestre más húmedo ($R^2 = 0.79$; $P = 0.04$) (Fig. 11a). También existe una correlación positiva entre la riqueza haplotípica y la isothermalidad ($R^2 = 0.88$; $P = 0.017$) (Fig. 11b)

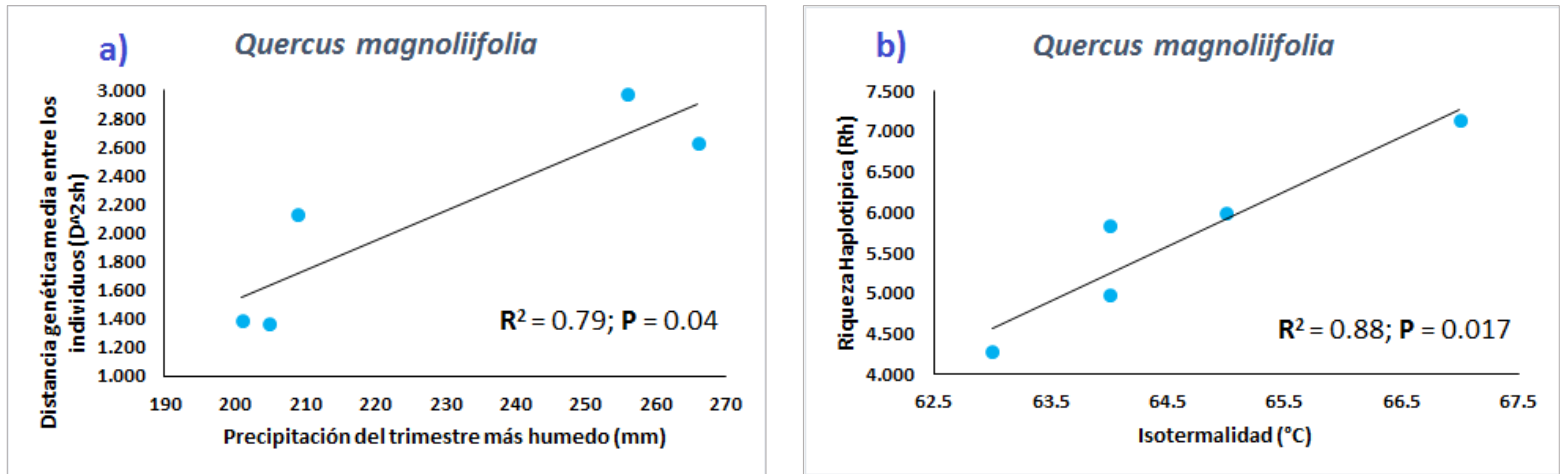


Figura 11. Variación de los estimadores de la diversidad genética de las poblaciones con respecto a las variables climáticas de *Quercus magnoliifolia*: **a)** Distancia Genética Media Entre los Individuos con el Cuarteto Más Húmedo **b)** Riqueza Haplotípica con la Isotermalidad.

Existe una correlación negativa entre el CV del área foliar con la riqueza de encinos blancos ($R^2 = 0.98; P = 0.0011$) (Fig. 12), mientras que se encontró una correlación positiva entre la distancia genética media entre los individuos con la riqueza de encinos rojos en las poblaciones de *Quercus magnoliifolia* ($R^2 = 0.78; P = 0.046$) (Fig. 13).

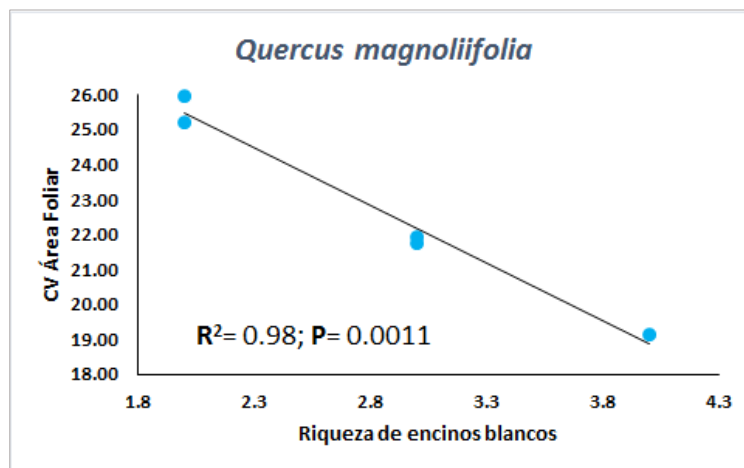


Figura 12. Variación del Coeficiente de Variación del Área Foliar con respecto a la Riqueza de encinos blancos en las poblaciones de *Quercus magnoliifolia*.

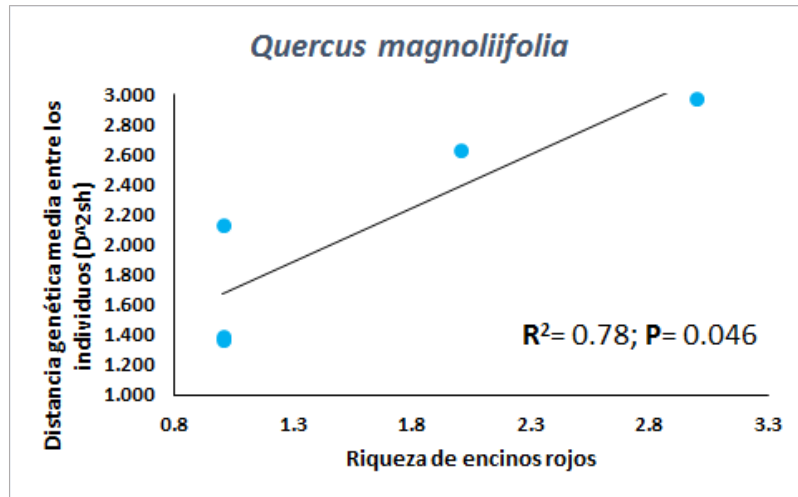


Figura 13. Variación de la Distancia genética media entre los individuos con respecto a la Riqueza de encinos rojos en las poblaciones de *Quercus magnoliifolia*.

Se encontró una correlación positiva entre el número efectivo de haplotipos con la riqueza total de encinos en las poblaciones de *Quercus magnoliifolia* ($R^2 = 0.91$; $P = 0.011$) (Fig. 14). Finalmente, existe una correlación negativa entre el CV del área foliar y el índice de Shannon de encinos blancos ($R^2 = 0.97$; $P = 0.002$) (Fig. 15).

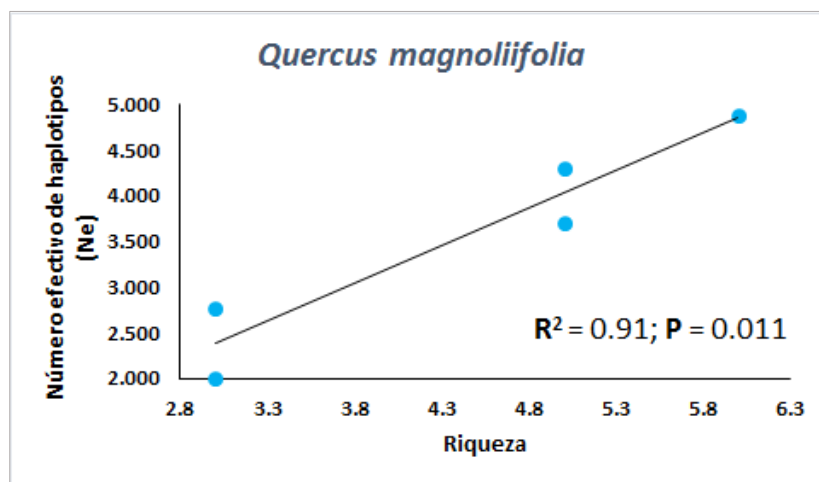


Figura 14. Variación del Número efectivo de Haplotipos con respecto a la Riqueza total de encinos en las poblaciones de *Quercus magnoliifolia*.

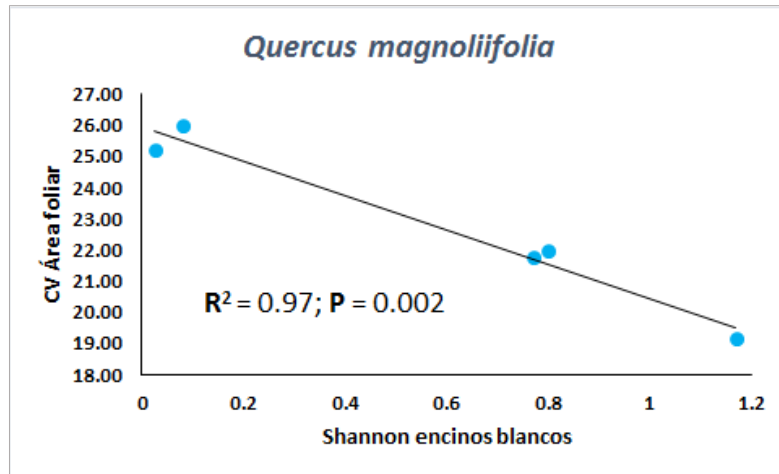


Figura 15. Variación del Coeficiente de Variación del Área Foliar con respecto al Índice de Shannon de encinos blancos en las poblaciones de *Quercus magnoliifolia*.

VI. DISCUSIÓN

Riqueza y diversidad de las comunidades de encinos

Los encinos se encuentran en casi la mayor parte del hemisferio Norte: Europa, Asia y América. Como ya hemos mencionado existe una gran diversidad de encinos desde el este de los Himalayas y a través de China hasta Japón, también desde Malaya, Java y Sumatra hasta las Filipinas. Pero, la mayor diversidad de encinos está en América, principalmente en México. El resto de las especies de América se distribuyen desde Canadá hasta el sur, por las montañas de Colombia (Bonfil 1993). En este estudio se identificaron doce especies de encinos: *Q. candicans*, *Q. castanea*, *Q. crassipes*, *Q. aristata*, *Q. deserticola*, *Q. laeta*, *Q. magnoliifolia*, *Q. obtusata*, *Q. conspersa*, *Q. rugosa*, *Q. glaucoides* y *Q. peduncularis* (cuatro pertenecen a la sección *Lobatae* y ocho a la sección *Quercus* respectivamente). Encontramos que *Quercus castanea* estuvo presente en casi todos los sitios de colecta además de ser abundante; por otro lado, *Quercus aristata* y *Quercus peduncularis* solamente se encontraron en un sitio y fueron muy poco abundantes. Nuestros sitios de *Q. candicans* con mayor riqueza de otras especies de encinos fueron El Águila y San Nicolás con una riqueza de seis especies y el de menor riqueza fue Iratzio con tres especies, mientras que para *Q. magnoliifolia* el sitio con mayor riqueza fue San Nicolás, con seis especies y los de menor riqueza fueron San José de las Torres y San José del Rincón con 3 especies. En cuanto a la diversidad en *Q. candicans* el sitio de San Nicolás presentó un mayor índice de Shannon de encinos blancos y el menor índice de Shannon se observó en Iratzio, mientras que para los encinos rojos fue mayor en La Paloma y menor en Barrio San Juan. En *Q. magnoliifolia* el sitio con mayor índice de Shannon de encinos blancos es en Atécuaro y menor en San José del Rincón y para los encinos rojos

hubo un índice de Shannon mayor en el sitio de San Nicolás y menor en San José de las Torres y Atécuaro.

Patrones de diversidad genética

Las especies del género *Quercus* se caracterizan por tener un alto grado de variación genética intraespecífica (Aranda et al. 2014). Los encinos por lo general presentan una amplia variación genética intra-poblacional, porque presentan ciclos de vida largos, polinización anemófila y entrecruzamiento obligado (Bacilieri et al. 1995). El flujo génico es la principal fuerza de homogenización de la variación genética entre poblaciones cuando no existen barreras o algún otro factor que limiten el movimiento del polen o semillas (Dutech 2005).

En este estudio analizamos la variación genética mediante microsatélites de ADN de cloroplasto en cinco sitios para *Q. candicans* y *Q. magnoliifolia*, por lo que el tipo de flujo génico es el que se da por la dispersión de las semillas. El ADN de cloroplasto se encuentra en el citoplasma de las plantas, por lo que ha sido muy utilizado en estudios evolutivos, ya que es de herencia uniparental y asexual (no recombina). También, tiene una baja tasa de mutación, debido a esto, permite dar información histórica preservada en sus secuencias después de varias generaciones de reproducción sexual (Whittmore y Schaal 1991). El ADN de cloroplasto es heredado de la madre y se transmite sólo a través de la semilla (esto en la mayoría de las angiospermas) mientras que para algunas de las gimnospermas es a través del polen (Petit et al. 2005).

Los resultados mostraron que la población de *Q. candicans* con mayor diversidad genética fue Barrio San Juan. Para *Q. magnoliifolia* la población con mayor diversidad genética fue el sitio de San Nicolás de Obispo donde se encontró la mayor riqueza de especies

de encinos blancos coexistiendo. En esta especie, es relevante que en general se observó una correlación positiva entre la riqueza de especies y el número efectivo de haplotipos (N_e) en las poblaciones, lo cual apoya a la primera hipótesis de este trabajo. Sin embargo, también obtuvimos una correlación positiva entre la distancia genética media entre los individuos (D^2_{sh}) de *Q. magnoliifolia* con respecto a la riqueza de encinos rojos en las comunidades. Esto podría sugerir que la captura de haplotipos distantes en *Q. magnoliifolia* potencialmente a través de hibridación con encinos rojos, pero hasta el momento no existen reportes que demuestren el intercambio genético entre especies de distintas secciones en el género *Quercus*, por lo que esta posibilidad debe ser investigada con mayor detalle utilizando marcadores moleculares nucleares.

Finalmente, también resultó interesante observar algunas correlaciones entre la diversidad genética de las poblaciones y algunas variables ambientales, aunque solo para el caso de *Q. magnoliifolia*. En particular, se observó una asociación de D^2_{sh} con la precipitación del trimestre más húmedo y de la riqueza de haplotipos (Rh) con la isothermalidad. Estas correlaciones podrían estar indicando el efecto de las variables climáticas sobre algunos patrones demográficos de las poblaciones de encinos (como el tamaño efectivo poblacional), lo cual a su vez puede incidir en el grado de variación genética en el ADN de cloroplasto.

Variación en caracteres funcionales

Los rasgos funcionales se pueden definir como características morfo-fisio-fenológicas que influyen directa o indirectamente en la eficacia biológica de la planta como respuesta al ambiente a través de sus efectos sobre el crecimiento, reproducción y supervivencia (Violle et al., 2007). El tamaño de la lámina foliar, la dureza foliar, la calidad nutricional, el contenido de carbono, nitrógeno y fósforo foliar, la tasa fotosintética y la densidad estomática son

ejemplos de rasgos funcionales que tienen un efecto directo sobre el crecimiento vegetal (Barton 1994).

En las poblaciones de las especies centrales de este estudio (*Q. candicans* y *Q. magnoliifolia*), los caracteres con los mayores coeficientes de variación fueron el peso seco foliar y el área foliar; mientras que para la cantidad de clorofila y la densidad promedio de estomas los coeficientes de variación fueron menores. Es bien sabido que las plantas con mayor concentración de clorofila tienen tasas más altas de fotosíntesis y por lo tanto, mayor ganancia de carbono y mayor crecimiento. Por otra parte, los estomas son de vital importancia para el mantenimiento del balance hídrico de la hoja y su densidad muestra un componente de variación ambiental, por lo que puede ser diferente entre individuos de la misma especie, hasta en las hojas de un mismo individuo (Filella y Peñuelas, 1999). Sin embargo, el hecho de que en este estudio estos caracteres mostraran muy poca variación probablemente indica que se encuentran bajo un mayor control genético o que existe algún tipo de restricción funcional sobre ellos.

En este trabajo se observaron algunas correlaciones significativas entre los coeficientes de variación de caracteres funcionales como el área foliar y el peso foliar con la riqueza de especies total o por sección de las comunidades locales de encinos, para ambas especies focales (*Q. candicans* y *Q. magnoliifolia*). Sin embargo, todas estas correlaciones tuvieron un sentido negativo, lo cual resulta contrario a lo esperado de acuerdo con la segunda hipótesis de este trabajo. A pesar de que no resulta sencillo explicar estas relaciones negativas entre la variabilidad de los rasgos funcionales y la riqueza y diversidad local de la comunidad de encinos, podría proponerse como nueva hipótesis que existen efectos de competencia interespecífica que de alguna manera limitan o restringen la variabilidad que pueden expresar

los caracteres funcionales. Estos efectos podrían ser más importantes que los derivados de los potenciales fenómenos de hibridación en los sitios con mayor riqueza de especies.

Relaciones entre variación genética, variación funcional y variables ambientales.

En poblaciones naturales, los patrones de variación morfológica son producto del flujo de genes, la selección natural o la deriva genética, entre otros. Hay trabajos que han identificado la variación en las características fenotípicas como resultado de estos factores (Borazan y Babaç 2003, González-Rodríguez et al. 2005). Por otra parte, también es sabido que unos de los principales efectos de la hibridación interespecífica es incrementar la variación fenotípica de las especies involucradas. Existe una alta proporción de individuos híbridos que pueden presentar caracteres extremos o novedosos (Rieseberg et al. 1999). Por ejemplo, Himrane et al. (2004) realizaron un estudio en la especie con origen híbrido *Quercus subpyreneica* (*Q. faginea* × *Q. pubescens*), en el que los híbridos presentaron mayor área foliar y conductividad hidráulica específica en comparación con sus progenitores. Por lo que ciertos rasgos funcionales podrían verse afectados por los procesos de hibridación presentes en los encinos. De hecho, gran parte de la variación morfológica de las especies del género *Quercus* es atribuida a la hibridación inter-específica (Valencia 2004).

En este trabajo se encontraron algunos resultados que sugieren una asociación positiva entre la variación genética evaluada a través del ADN de cloroplasto y la variabilidad en algunos de los caracteres funcionales. En particular, en *Q. candicans* se detectó una correlación positiva entre el número de haplotipos privados y el CV del grosor foliar, mientras que en *Q. magnoliifolia* se encontró esta misma correlación, además una relación entre el CV del peso seco foliar y el área foliar específica con el número de haplotipos por población. Estas relaciones sugieren que los factores que contribuyen a incrementar la variación genética

en las poblaciones, también afectan de forma positiva la variabilidad de los caracteres funcionales en estas especies de encinos.

Por otra parte, la variación fenotípica está determinada principalmente por una base genética, pero además las condiciones ambientales en las que se encuentran las plantas pueden dar como resultado diferentes fenotipos dependientes del ambiente en el que se desarrollan, teniendo como resultado un gran intervalo de formas y tamaños foliares (Bacilieri et al. 1995). Hay varios estudios que han demostrado que existe una relación entre los diferentes atributos foliares con los factores ambientales, como la precipitación y la temperatura. Tales modificaciones pueden ser internas (variación en las características del tejido meristemático y la variación en el tamaño celular) o externas (variación del área foliar, la estructura del individuo y la densidad de estomas) (Prock y Körner 1996, Sandquist y Ehleringer 1997, Cavieres 2000, Körner 2003).

En ese sentido, nuestros resultados mostraron algunas correlaciones positivas de variables climáticas con la variación de los caracteres funcionales. En *Q. candicans* se observaron correlaciones entre el CV de la densidad foliar y del área foliar específica con la temperatura mínima del mes más frío y del CV de la densidad foliar con la temperatura media anual. En cambio, en *Q. magnoliifolia* se observó una correlación del CV del área foliar específica. Se sabe que las especies de encino blanco en general son más tolerantes a la sequía en comparación con las especies de encinos rojos (Nixon 1993, Zavala 1998, Poulos 2009, Torres-Miranda 2009, 2014, Renninger et al. 2013). También se sabe que el grosor de las hojas y la rapidez del cierre estomático son algunos mecanismos que poseen los encinos que les ayuda a enfrentar las condiciones de sequía (Aranda et al. 2014). Nuestros resultados indican que no sólo los valores promedio de los caracteres funcionales responden a las

condiciones climáticas, como ha sido observado en una gran cantidad de estudios, sino que también el grado de variabilidad de estos caracteres puede cambiar dependiendo de factores del ambiente. Este tema no ha sido muy explorado en la literatura, pero estas correlaciones podrían estar indicando restricciones fenotípicas más intensas (y por lo tanto menor variabilidad), bajo ciertas condiciones climáticas.

VII. CONCLUSIONES

- Se comprobó la primera hipótesis de este proyecto, ya que se encontró en uno de los sitios de la población de *Q. magnoliifolia* que a mayor riqueza de especies de encinos blancos mayor fue la diversidad genética, además de que hubo una correlación positiva entre la riqueza de especies y el número efectivo de haplotipos en las poblaciones.
- Los caracteres más variables entre las poblaciones de *Quercus candicans* y *Quercus magnoliifolia* fueron el peso seco foliar y el área foliar; mientras que para la cantidad de clorofila y la densidad promedio de estomas tuvieron menores coeficientes de variación. También se encontraron correlaciones negativas entre los coeficientes de variación de caracteres funcionales, como el área foliar y el peso foliar, con la riqueza de especies total o por sección de las comunidades locales de encinos, para las especies focales (*Q. candicans* y *Q. magnoliifolia*). Por lo tanto, se rechaza la segunda hipótesis de este trabajo.
- De acuerdo a los resultados en las poblaciones de *Q. candicans* con respecto a las correlaciones positivas entre el CV de la densidad foliar y del área foliar específica con la temperatura mínima del mes más frío y del CV de la densidad foliar con la temperatura media anual, mientras que en las poblaciones de *Q. magnoliifolia* se observó una correlación negativa del CV del área foliar específica. Lo que indica que el grado de variabilidad de algunos caracteres puede cambiar dependiendo de los factores ambientales. También se encontró una relación positiva en cuanto a la variación genética y la variabilidad en algunos de los caracteres funcionales. Por lo que se podría concluir que los factores que contribuyen a incrementar la variación genética

en las poblaciones también podrían estar afectando de forma positiva la variabilidad de los caracteres funcionales en estas especies de encinos.

VIII. BIBLIOGRAFÍA

- 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* 28:765–774
- Ackerly D. D. et al. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions. *Bio. Science* 50: 979 – 995
- Ackerly D. D. and Knight C. A. et al. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130, 449–457
- Albarrán-Lara, A.L., Mendoza-Cuenca, L., Valencia-Avalos, S., González-Rodríguez, A. & Oyama, K. 2010. Leaf fluctuating asymmetry increases with hybridization and introgression between *Quercus magnoliifolia* and *Quercus resinosa* (Fagaceae) through an altitudinal gradient in Mexico. *Int. J. Plant Sci.* 171:310–322.
- Aldrich PR, Michler CH, Sun W, Romero-Severson J. 2002. Microsatellites markers for northern red oak (Fagaceae: *Quercus rubra*). *Molecular Ecology Notes* 2: 472–474.
- Amos W. y Harwood J. 1998. Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.* 177-186.
- Antaramián, H. E. 2005. Clima. *In* La biodiversidad en Michoacán: estudio de estado, G. L. E. Villaseñor (ed.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México, D. F. p. 25–28.
- Aranda, I., Ramírez-Valiente, J.A., Rodríguez-Calcerrada, J. 2014. Functional features in the response to drought by *Quercus species*; inter- and intra-specific variation. *Ecosistemas* 23(2):27-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.05
- Arizaga S, Martínez-Cruz J, Salcedo-Cabrales M, Bello-González MA. 2009. Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, D. F.
- Arnold ML. 1997. Natural hybridization and evolution. Oxford: Oxford University Press.
- Bacilieri R. Ducousso A. Kremer A. 1995. Genetic, morphological, ecological and phenological differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. in a mixed stand of northwest of France. *Silvae Genetic* 44: 1-10.

- Barton A. M. 1994. Gradient analysis of relationships among fire, environment, and vegetation in a southwestern USA mountain range. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121: 251-265
- Bello, G. M.; Labat, J. N. 1987. Los encinos (*Quercus*) del estado de Michoacán, México. Cuadernos de Estudio Michoacanos I, SARH–CEMCA. México. 98 pp.
- Bonfil, Consuelo. 1993. La riqueza de los encinos. *Ciencias*, núm. 29, enero-marzo, pp. 13-15.
- Borazan A. Babac M. T. 2003. Morphometric leaf variation in oaks (*Quercus*) of Bolu, Turkey. *Annales Botanici Fennici* 40: 233-242.
- Burger WC (1975) The species concept in *Quercus*. *Taxon*, 24, 45-50.
- Carranza, G. E. 2005a. Vegetación. In La biodiversidad en Michoacán: estudio de estado, G. L. E. Villaseñor (ed.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México, D. F. p. 38–45.
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K., Bazzaz, F.A. 2004. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs* 74:635–662
- Cavender-Bares, J. and A. Pahlich. 2009. Molecular, morphological and ecological niche differentiation of sympatric sister oak species, *Quercus virginiana* and *Q. geminata* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* 96:1690–1702.
- Cavieres L.A. 2000. Variación morfológica de *Phacelia secunda* J.F. GMEL. (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Chile central. *Gayana Botánica* 57: 89-96.
- Chapin III FS (1993) Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: Ehrlinger JR, Field CB (eds) Scaling physiological processes: leaf to globe. Academic press, San Diego, pp 287–312
- Correa, P. G. 2004. Situación geográfica. In Atlas geográfico del estado de Michoacán, C. V. Durán y P. F. Sevilla (eds.). Secretaría de Educación en el estado de Michoacán/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo/ EDDISA. México, D. F. p. 29–32.
- Curtu A. L. Gailing O. Finkeldey R. 2007. Evidence for hybridization and introgression within a species-rich oak (*Quercus* spp.) community. *BMC Evolutionary Biology* 7: 218-223.
- De la Riva, E.G., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C.M., 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(2): 82-89. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.11

- Deguilloux M. F. S. Dumolin-Lapègue L. Gielly D. Grivet and R.J. Petit. 2003. A set of primer for the amplification of chloroplast microsatellites in *Quercus*. *Molecular Ecology Notes*, 3, 24-27.
- Díaz S. et al. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295–304.
- Dodd R. S. Afzal-Rafii Z. 2004. Selection and dispersal in a multispecies oak hybrid zone. *Evolution* 58: 261-269.
- Dumolin-Lapègue S. Demesure B. Fineschi S. Le Corre V. Petit R.J. 1997. Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics* 146: 1475-1487.
- Dumolin-Lapègue S, Kremer A, Petit RJ. 1999. Are chloroplast and mitochondrial DNA variation species-independent in oaks?. *Journal of Evolution*. 53: 1406–1413.
- Dutech C. Sork V. L. Irwin A. J. Smouse P. E. Davis F. W. 2005. Gene flow and fine-scale genetic structure in a wind pollinated tree species, *Quercus lobata* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 92: 252-261.
- Eliades N.G. and Eliades D. G. 2009. “Haplotype Analysis: Software for Analysis of Haplotype Data”. Distributed by the authors. Forest Genetics and Forest Tree Breeding, Georg-Augst University Goettingen, Germany.
- Ferrusquía-Villafranca I. 1998. Geología de México: una sinopsis. En: Ramamoorthy T. P., Bye R., Lot A. y Fa. J. Comp. Diversidad biológica de México: Orígenes y Distribución, pp. 3-108, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Filella I. Peñuelas J. 1999. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. *Plant Ecology* 145: 157-165.
- Fonseca C. R. Overton J. M. C. Collins B. and Westoby M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients, *J. Ecol.*, 88, 964–977.
- Fotelli MN, RADOGLU KM, CONSTANTINIDOU H-IA. 2000. Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology* 20: 1065-1075.
- Fyllas N. M. et al. 2009. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences* 6, 2677–270.
- González-Rodríguez A, Arias DM, Valencia S, Oyama K. 2004. Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Quercus laurina* (Fagaceae) two Mexican red oaks. *American Journal of Botany*, 91: 401-409.

- González-Rodríguez A, Arias DM, Oyama K. 2005. Genetic variation and differentiation of populations within the *Quercus affinis*-*Quercus laurina* (Fagaceae) complex analyzed with RAPD markers. *Canadian Journal of Botany* 83: 153-162.
- González-Rodríguez, A.; Oyama, K. 2005. Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina*, two hybridizing Mexican red oaks. *Botanical Journal of the Linnean Society* 147: 427-435.
- Hardin, J.W. 1975. Hybridization and introgression in *Quercus alba*. *Journal of the Arnold Arboretum* 56: 336-363
- Harrison RG. 1993. Hybrids and hybrid zones: historical perspective. En R. G. Harrison [ed.], *Hybrid zones and the evolutionary process*, 3-12. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hedrick PW. 2011. *Genetics of Populations*. Cuarta edición. Jones and Barlett. Estados Unidos, 659.
- Hijmans, R. J.; Cameron, S. E.; Parra, J. L.; Jones, P. G. & Jarvis, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2005, vol. 25, p. 1965-1978.
- Himrane H, Camarero JJ, Gil-Pelegrín E. 2004. Morphological and ecophysiological variation of the hybrid oak *Quercus subpyrenaica* (*Q. faginea* x *Q. pubescens*). *Trees Structure and Function* 18:566-575.
- Hipp A. L. & Weber J. A. (2008) Taxonomy of Hill's oak (*Quercus ellipsoidalis*: Fagaceae): evidence from AFLP data. *Systematic Botany* 33: 148-158.
- Jensen J. Larsen A. Nielsen L. R. Cottrell J. 2009. Hybridization between *Quercus robur* and *Q. petraea* in a mixed oak stand in Denmark. *Ann Forest Sci* 66:706.
- Körner C. 2003. *Plant Alpine Life*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lagache L. Klein E. K. Guichoux E. Petit R. J. 2013. Fine-scale environment control of hybridization in oaks. *Molecular Ecology* 22: 423-436.
- Lepais O. Petit R. J. Guichoux E. Lavabre J. E. Alberto F. Kremer A. Gerber S. 2009. Species relative abundance and direction of introgression in oaks. *Molecular Ecology* 18: 2228-2242.
- Levitt, J. 1972 *Response of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, New York and London.
- Lexer, C., A. Kremer, and R.J. Petit. 2006. Shared alleles in sympatric oaks: recurrent gene flow is a more parsimonious explanation than ancestral polymorphism. *Molecular Ecology* 15: 2007-2012.

- Lowman MD, Wittman PK. (1996). Forest canopies: Methods hypotheses and future directions. *Annual Review Ecology Systematic* 27:55-81.
- Manos, P.S., J. J. Doyle, and K. C. Nixon, 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:S333-S349.
- Martínez M. 1985. Los encinos de México. Comisión Forestal. Serie: Técnica Manejo No. 8. Michoacán, México. 358.
- Mayr E (1942) Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
- Moran E. V. Willis J. Clark J. S. 2012. Genetic evidence for hybridization in red oaks (*Quercus* sect. *Lobatae*, Fagaceae). *American Journal of Botany*. 99:92–100.
- Nixon K. C., Wheeler Q. D. (1990) An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, 6:211-223
- Nixon K. C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. En: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. y Fa J. (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Pp 397-420. Oxford University Press, New York.
- Nixon KC. 1998. El género *Quercus* en México. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa. J. eds. *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autonoma de México. México, D.F., 447-458.
- Peñaloza-Ramírez JM, González-Rodríguez A, Mendoza-Cuenca L, Caron H, Kremer A, Oyama K. 2010. Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico. *Annals of Botany* 1-11.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 167–234.
- Petit RJ, Bodenes C, Ducousso A, Roussel G, Kremer A. 2003. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New Phytologist* 161: 151-164.
- Petit RJ, Duminil J, Fineschi S, Hampe A, Salvini D, Vendramin GG 2005. Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear diversity in a plant populations. *Molecular ecology*, 14, 689-701.64.
- Poulos HM (2009) A review of the evidence for pine-oak niche differentiation in the American Southwest. *J Sustainable For* 28:92-107.

- Prock S. Körner C. 1996. A cross-continental comparison of phenology, leaf dynamics and dry matter allocation in arctic and temperate zone herbaceous plant from contrasting altitudes. *Ecological Bulletins* 45: 93-103.
- Renninger HJ, Carlo N, Clark KL, Schäfer KVR (2013) Physiological strategies of co-occurring oaks in a water- and nutrient-limited ecosystem. *Tree Physiol* 00:1-15.
- Rieseberg L. H. Archer M.A. Wayne R.K. 1999. Transgressive segregation, adaptation, and speciation. *Journal of Heredity* 83:363–372
- Rodríguez-Correa H. González-Rodríguez A. Letelier L. García-Oliva F. Reducción de las áreas con alta riqueza de especies del género *Quercus* bajo escenarios de cambio climático global. En prensa.
- Rodríguez IS, Romero S. 2007. Arquitectura Foliar de diez especies de encino (*Quercus*, Fagaceae) de México. *Acta Botanica Mexicana*. 81:9-34.
- Rozendaal D. M. A. Hurtado V. H. et al. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Funct. Ecol.*, 20, 207–216.
- Rushton, B. 1993. Natural hybridization within the genus *Quercus* L. *Ann. Sci. For.* 50 (supl. 1): 73s-90s.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 482.
- Rzedowski, J. 2004. Flora y vegetación silvestres. In Atlas geográfico del estado de Michoacán, C. V. Durán y P. F. Sevilla (eds.). Secretaría de Educación en el estado de Michoacán/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo/ EDDISA. México, D. F. p. 61–66.
- Salvini D. Bruschi P. Fineschi S. Grossoni P. Kjær E. D. Vendramin G. G. 2009. Natural hybridization between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus pubescens* Willd. Within an Italian stand as revealed by microsatellite fingerprinting. *Journal of Plant Biology* 11:758–765
- Sánchez-Ortiz K (2012) Estructura y diversidad genética de *Quercus glabrescens* a través de un gradiente de encinos blancos asociados. BsSC dissertation, Universidad Autónoma del Estado de Morelos
- Sandquist D. Ehleringer J. 1997. Intraspecific variation of leaf pubescence and drought response in *Encelia farinosa* associated with contrasting desert environments. *New Phytologist* 135: 635-644.
- Sebastiani F, Carnevale S, Vendramin GG. 2004. A new set of mono- and dinucleotide chloroplast microsatellites in Fagaceae. *Molecular Ecology Notes* 4: 259–261.

- Streiff R., A. Ducousso, C. Lexer, H. Steinkellner, J. Gloessl, And Kremer A., 1999. Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Molecular Ecology* 8: 831-841.
- 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.
- Torres-Miranda CA (2009) Análisis biogeográfico de los encinos rojos (Género *Quercus* sección *Lobatae*) en México con comentarios sobre su taxonomía. Master thesis, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. México.
- Torres-Miranda CA (2014) Importancia de los ensambles de especies y de los procesos geológico-climáticos en la comprensión de los mecanismos de evolución de la sección *Lobatae* del género *Quercus* en América del Norte. PhD. Thesis, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. México.
- Tovar-Sánchez E, Oyama K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in México: Morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany* 91(9): 1352-1363.
- Tovar-Sánchez E, Mussali-Galante P, Esteban-Jimenez R, Piñero D, Arias DM, Dorado O, Oyama K. 2008. Chloroplast DNA polymorphism reveals geographic structure and introgression in *Quercus crassifolia* x *Quercus crassipes* complex in Mexico. *Botany*, 86: 228-239.
- Valbuena-Carabana M. González-Martínez S. C. Hardy O. J. Gil L. 2007. Fine-scale spatial genetic structure in mixed oak stands with different levels of hybridization. *Molec. Ecol.* 16:1207-1219
- Valencia-Cuevas L, Piñero D, Mussali-Galante P, Valencia-Ávalos S, Tovar-Sánchez E. 2014. Effect of a red oak species gradient on genetic structure and diversity of *Quercus castanea* (Fagaceae) in Mexico. *Tree Genetics & Genomes* 10:641-652.
- Valencia-Cuevas L. Mussali-Galante P. Piñero D. Castillo-Mendoza E. Rangel-Altamirano G. Tovar-Sánchez E. 2015. Hybridization of *Quercus castanea* (Fagaceae) across a red oak species gradient in México. *Plant Syst Evol.* 301: 1085-1097
- Valencia S, Delgado A. 2003. Los tricomas foliares en la caracterización de un grupo de especies del género *Quercus*, Sección *Lobatae* (Fagaceae). *Anuales del Instituto de Biología*, 74: 5-15.
- Valencia S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 33-53.
- Van Valen L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, 25:233-239.

- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! .*Oikos* .116(5): 882– 892.
- Westoby M. Falster D. S. et al. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33, 125–159.
- Whittemore, A.T., and B.A. Schaal. 1991. Interspecific gene flow in sympatric oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 88: 2540 - 2544.
- Williams DG, Ehleringer JR .2000. Carbon isotope discrimination and water relations of oak hybrid populations in southwestern Utah. *American Naturalist*. 60:121–129.
- Wright I. J. Reich P. B. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*. 428: 821–827.
- Zavala Ch., F. 1990. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. *Ciencia y Desarrollo* XVI (95): 43-51.
- Zavala F. 1995. Encinos y robles. *Notas fitogeográficas*. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo. 44.