



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Análisis de caracteres morfológicos
foliares para la delimitación taxonómica de
tres especies del género *Quercus* sección
Quercus (Fagaceae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

OSCAR ANGEL DE LUNA BONILLA

TUTORA

DRA. SUSANA VALENCIA AVALOS

México, D.F., Septiembre 2015





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos del Jurado

1.-Datos del alumno

De Luna

Bonilla

Oscar Angel

56301231

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

303035909

2.-Datos del Tutor

Dra.

Susana

Valencia

Ávalos

3.-Datos del Sinodal 1

M. en C.

Lucio

Lozada

Pérez

4.-Datos del Sinodal 2

M. en B.

María Eugenia

Muñiz

Díaz de León

5.-Datos del Sinodal 3

M. en C.

Ramiro

Cruz

Durán

6.-Datos del Sinodal 4

M. en C.

Itzi

Fragoso

Martínez

Agradecimientos

-A la Dra. Susana Valencia Ávalos, gracias por la confianza otorgada en estos años trabajando a su lado, por su enorme paciencia y apoyo brindado durante el desarrollo del presente trabajo.

-A la M. en B. María Eugenia Muñiz Díaz de León del Taller de Plantas I y II, por su atención e importante guía en el desarrollo del capítulo dos este trabajo.

-A la M. en C. Itzi Fragoso Martínez por sus importantes aportaciones en el capítulo de morfometría geométrica y en la revisión del trabajo.

-Al M. en C. Lucio Lozada Pérez por las acertadas observaciones en la revisión del manuscrito.

-Al M. en C. Ramiro Cruz Durán por sus valiosas correcciones y observaciones de este trabajo.

-A la Dra. Silvia Espinosa Matías por las facilidades ofrecidas para la obtención de las imágenes en el microscopio electrónico de barrido.

-Al P. de B. José Antonio Hernández Gómez del Laboratorio de Microcine por la digitalización de las imágenes.

-Al Biólogo Saddam Morales Saldaña por la asesoría en la realización del mapa de distribución

-A la M. en A. Arodi Monserrat Farrera Ríos, por el apoyo otorgado en el análisis de morfometría geométrica.

Agradecimientos a título personal

-Primero quiero agradecer y dedicar este trabajo a mis padres Angel y Epifania, que son los grandes pilares que sostienen a la hermosa familia que Dios me ha regalado. Padre gracias por enseñarme a tener fortaleza, temple, perseverancia y amor por lo que hago, aún recuerdo y lo haré por siempre los momentos que me regalaste durante toda mi infancia enseñándome a trabajar y a querer la tierra, por nunca abandonarme y apoyarme en todo. Madre eres el mejor regalo que me otorgó la vida, infinitas gracias por todo el amor que me ofreces a diario, por tus consejos, por escucharme, por apapacharme siempre que me siento mal y sonreír conmigo, amar las plantas a tu lado es exquisito, confía en tu flaco todo saldrá bien.

-A mis hermanos que son piezas clave en la persona que soy; Ivette, te guardo una gran admiración, siempre has sido un gran ejemplo para mí por tu gran perseverancia y fortaleza, rectitud y ganas de salir adelante, fuiste mi segunda mamá y lo agradezco. Jorge, eres el mejor hermano mayor que pueda existir siempre he recibido de ti comprensión y cariño, mi mejor amigo en la familia y a quien confío mis problemas gracias por todo el cariño. Viridiana, mi hermanita con la que crecí y mi apoyo incondicional, le agradezco a la vida que estes cerca de mí, siempre apoyando mis locuras y con las palabras reconfortantes en los momentos difíciles, te quiero.

-A mis sobrinos, Adrián, Leonardo y Christian quienes han llenado de alegría mi vida desde que llegaron a ella, gracias por dejarme volver a ser niño junto a ustedes e inyectarme fortaleza para ser mejor persona a diario.

-Hermanos que la vida me dio, Estuardo, Eduardo, Armando gracias por todos los días a su lado, incontables alegrías he podido compartir con ustedes, experiencias increíbles, ya sea todos juntos o temporadas con cada uno de ustedes he aprendido muchísimo, pero principalmente el significado de la palabra amistad. Gracias por nunca dejarme solo, prestarme sus hombros para llorar, escucharme y ponerme la cabeza clara y en alto, como mis hermanos de sangre estaremos juntos hasta el final del camino.

-Muy grandes amigos; Elyana, Moisés, Iván, Ely, Dari, Robert, Beto, Saddam, Nadia, Marcelo, Nathalie, Javier, Elias, Mariana, creo que solo falta tiempo para ser hermanos y tener la gran familia que quiero. Gracias por estar en mi vida.

-Susana, muchas gracias por aceptarme como soy, por rescatarme académicamente y por confiar en mí, por escucharme y apoyarme para perseguir mis sueños, también me has inspirado y contagiado de tu amor por los encinos y en ello encontré un proyecto de vida, esto es invaluable para mi, mi eterna gratitud.

-Finalmente al amor, en todas las transmutaciones que se me presenta le da color a mi vida, ganas de luchar y de girar en el mundo.

Gracias Dios por todo lo que has hecho por mí.

“...this stone is a stone, it is also animal, it is also god, it is also Buddha, I do not venerate and love it because it could turn into this or that, but rather because it is already and always everything.”

Siddhartha, Hermann Hasse.

“...Alguna vez él había dicho algo que ella no podía concebir: los amputados sienten dolores, calambres, cosquillas, en la pierna que ya no tienen. Así se sentía ella sin él, sintiéndolo estar donde ya no estaba”

El amor en los tiempos del cólera, Gabriel García Márquez

“...Intrigado con ese enigma, escarbó tan profundamente en los sentimientos de ella, que buscando el interés encontró el amor, porque tratando de que ella lo quisiera terminó por quererla.”

Cien años de Soledad, Gabriel García Márquez

“...La persona que pierde su intimidad, lo pierde todo, piensa Sabina. Y la persona que se priva de ella voluntariamente es un monstruo. Por eso Sabina no sufre por tener que ocultar su amor. Al contrario, sólo así puede vivir en la verdad.”

La insoportable levedad del ser, Milan Kundera

“...Lo que sólo ocurre una vez es como si no ocurriera nunca. Si el hombre sólo puede vivir una vida es como si no viviera en absoluto.”

La insoportable levedad del ser, Milan Kundera

“Somos lo que hacemos con lo que hicieron de nosotros”

J.P. Sartre

Índice General

Resumen	0
Introducción	1
Morfología.....	2
El género <i>Quercus</i>	3
Hibridación	8
Justificación	9
Objetivo general	10
Objetivos particulares	10
Hipótesis	10
Materiales y Método generales	11
Capítulo Uno	13
Morfometría Geométrica	13
Introducción.....	14
Objetivo	17
Materiales y método.....	17
Resultados	19
Discusión	26
Capítulo Dos	28
Arquitectura Foliar y Derivados Epidérmicos	28
Introducción.....	29
Objetivos	31
Materiales y Método.....	31
Resultados	33
Discusión	50
Consideraciones Finales	50
Conclusiones	52
Apéndice 1	54
Descripciones Taxonómicas y comparación entre las tres especies	54
Apéndice 2	69
Tablas de datos de Arquitectura foliar	69
Literatura citada	90

Índice de Figuras

Figura 1 Relaciones filogenéticas de los géneros de la familia Fagaceae; análisis combinado de ITS y <i>matK</i> , valores de Bootstrap basados en 1000 pseudoreplicas (Tomado de Manos & <i>et al.</i> , 2001).....	3
Figura 2 Diferentes morfologías de lámina foliar en <i>Quercus</i> , es distintivo el margen con mucrones en la sección <i>Quercus</i> y aristas en la sección <i>Lobatae</i>	7
Figura 3 Plantilla utilizada para colocar los landmarks, compuesta de un peine de 10 rayos y dos abanicos de 10 rayos.	18
Figura 4 Histograma de la distribución de los componentes principales.....	19
Figura 5 Gráfico de la distribución de los ejemplares en los dos primeros componentes principales. Azul= <i>Q. resinosa</i> , Rojo= <i>Q. magnoliifolia</i> , Verde= <i>Q. phymafolia</i>	20
Figura 6 Gráfico de la distribución de las especies en las dos variables canónicas con datos relajados. Azul= <i>Q. resinosa</i> , Rojo= <i>Q. magnoliifolia</i> , Verde= <i>Q. phymafolia</i>	21
Figura 7 Valores positivos de la CV1, forma elíptica acorde a <i>Quercus phymafolia</i> en color oscuro; de fondo en color claro y con numeración la forma consenso resultado de la superposición de Procrustes.	22
Figura 8 Valores negativos de CV1 y de CV2, forma obovada y base estrecha, acorde a <i>Quercus resinosa</i> en color obscuro y en color claro la forma consenso.	22
Figura 9 Valores negativos de CV1 y positivos de CV2, forma obovada y ápice acuminado, acorde con <i>Q. magnoliifolia</i> en color obscuro, en color claro la forma consenso.....	23
Figura 10 Gráfica de la significancia de la variable canónica 1 donde se aprecia la diferencia entre <i>Q. phymafolia</i> y <i>Q. resinosa</i> con valor de $P = <3.33067 \times 10^{-16}$	24
Figura 11 Gráfico de la ANOVA de la variable canónica 2 en donde se visualiza la diferencia entre <i>Q. phymafolia</i> y <i>Q. magnoliifolia</i> con un valor de $P = <1.02428 \times 10^{-8}$	24
Figura 12 Detalle de los aclarados de <i>Quercus phymafolia</i> A.- ápice de la hoja con venación broquidódroma B.- detalle de un mucrón donde se aprecia el término de los elementos de segundo y tercer orden, C.- detalle de la vena primaria y secundaria con la areolación D.- distribución de los elementos de 3er orden (percurrente mixto).	34
Figura 13 Elementos de <i>Quercus resinosa</i> A.- detalle de la vena primaria y secundaria con la areolación, B.- diente con mucrón y término de los elementos de segundo y tercer orden, C.- venación basal eucamptódroma, D.- la disposición de los elementos de tercer orden por lo regular es recta o convexa.	36
Figura 14 Lámina de <i>Quercus magnoliifolia</i> A.- Vena primaria y secundaria con areolación B.- venación craspedódroma C.- detalle de los elementos de tercer orden D.- diente y mucrón con la disposición de los elementos de tercer orden.....	38
Figura 15 Tricoma estrellado en el haz de <i>Quercus phymafolia</i> con textura verrucosa, con ceras epicuticulares en granos y hojuelas.....	43
Figura 16 Tricoma estrellado de <i>Quercus phymafolia</i> en el envés con hojuelas de cera.	44
Figura 17 Tricoma estrellado en el haz de <i>Quercus resinosa</i> con gránulos, hojuelas y pequeños fragmentos de cera.	45
Figura 18 Tricoma estrellado en <i>Quercus resinosa</i> , con la presencia de gránulos de cera.	46
Figura 19 Tricoma estrellado en dos capas en el haz de <i>Quercus magnoliifolia</i> con un tricoma glandular uniseriado, presenta espículas y granulos de cera.	48

Figura 20 Tricoma estrellado de <i>Quercus magnoliifolia</i> en el envés con tricomas glandulares, con algunas hojuelas de cera.....	49
Figura 21 Distribución de las especies estudiadas en México, basado en las georeferencias de los ejemplares herborizados	51
Figura 22 Ilustración de <i>Quercus phymaifolia</i> con detalle en un tricoma estrellado del envés...56	56
Figura 23 Ilustración de <i>Quercus magnoliifolia</i> con detalles de un tricoma y bellota.....	60
Figura 24 Ilustración de <i>Quercus resinosa</i> , detalle de tricoma y bellota.	63

Resumen

El género *Quercus* comprende alrededor de 500 especies distribuidas en cuatro de los continentes (América, Europa, Asia y África), principalmente en el hemisferio norte, México es considerado uno de los centros de diversidad del mismo ya que alberga alrededor de 160 especies, este número es impreciso debido a la incertidumbre en la identidad de las especies ya que existe una sobredescripción de estas pues al ser las hojas el principal órgano con el cual se determinan taxonómicamente existen muchos errores atribuidos principalmente a la plasticidad fenotípica que presentan y a eventos de hibridación.

El enfoque sistemático de las especies de encinos se aborda desde diferentes ejes con el propósito de obtener datos o caracteres robustos que permitan su discriminación. Algunos de estos ejes son la morfometría geométrica que se puede abocar entre otros aspectos a la forma de las hojas y su variación, así como el análisis de la arquitectura foliar como la técnica que permite visualizar la disposición de los elementos que la componen, estos análisis macromorfológicos se ven enriquecidos con la exploración de los derivados epidérmicos que forman el indumento de las hojas generando una diagnosis completa de este órgano.

El presente trabajo utilizó las técnicas mencionadas anteriormente para la discriminación de tres especies de la sección *Quercus* (*Quercus magnoliifolia*, *Quercus resinosa* y *Quercus phymafoia* sp. nov. Ined.) que presentaban problemas de identidad al ser determinadas. Los resultados de morfometría geométrica así como los de arquitectura foliar y derivados epidérmicos ofrecieron evidencia de que existen límites dentro de los cuales podemos ubicar a estas taxa de manera clara.



Introducción

Dada la amplia distribución, importancia ecológica, económica y la cantidad de especies que representan a la familia Fagaceae, numerosos trabajos de los diferentes géneros que la componen se han desarrollado para tratar de entender su biología y por consecuencia sus relaciones. Históricamente la familia se agrupó con las amentíferas por la disposición de sus flores sobre un pedicelo colgante unisexual, espigado y decíduo (amentos) y asignada al orden Amentaceae por Jussieu en 1789. Posteriormente Dumortier en su publicación de 1829 la reconoce como familia y De Candolle, en 1868, la considera más o menos en la circunscripción actual aunque bajo el nombre de Capuliferae (Jones, 1986) en donde contenía 5 géneros incluido *Nothofagus* Bl. que posteriormente sería considerado miembro de una familia diferente, *Nothofagaceae*. El nombre de la familia es usado por primera vez por Prantl en 1984 quien lo divide en dos subfamilias: Fageae y Castaneae (Jones, 1986).

Geográficamente las fagáceas se distribuyen por todo lo largo del Hemisferio Norte dominando las regiones boscosas de climas templados y otras regiones más tropicales (Nixon, 1997; Manos & Stanford, 2001).

Actualmente el orden Fagales, que aloja a la familia Fagaceae, comprende siete familias, Betulaceae, Casuarinaceae, Fagaceae, Juglandaceae, Myricaceae, Nothofagaceae y Ticodendraceae con alrededor de 1050 especies (APG III, 2009). Al interior de la familia Fagaceae existen diferentes trabajos y estimaciones del número de géneros y especies que la conforman, algunos de los más citados son los trabajos de Nixon (1997), Govaerts & Frodin (1998) y Manos *et al.* (2001) quienes refieren entre 600-800 o hasta 1000 especies (Zhou & Xia, 2011) alojadas en nueve géneros *Castanea* L., *Castanopsis* Spach., *Chrysolepis* Hjelmquist, *Colombobalanus* (Lozano, Hdz-C. & Henao) Nixon & Crepet, *Fagus* L., *Formanodendron* (Camus) Nixon & Crepet, *Lithocarpus* Bl., *Trigonobalanus* Forman. y *Quercus* L.. Recientemente Manos *et al.* (2008) reportan a un nuevo género monotípico: *Notholithocarpus* P. S. Manos, C. H. Cannon & S. H. Oh, que se segrega y diferencia de *Lithocarpus* por el tipo de polen y por no poseer verdaderas cúpulas florales.



En los estudios existentes sobre Fagaceae y particularmente sobre *Quercus* es común la mención de la complejidad de estos grupos (Valencia, 2004; Fortini *et al.*, 2013, Hipp *et al.*, 2013), por lo tanto, persisten los estudios taxonómicos a diferente nivel, que ahora con la disposición de nuevas herramientas computacionales y nuevas técnicas para la obtención de datos moleculares, auxilian en el reconocimiento de límites de grupos y en la búsqueda de las relaciones filogenéticas al interior de la familia Fagaceae y sus géneros (Manos *et al.*, 1999, 2001).

Morfología

Las Fagáceas pueden ser perennifolias o caducifolias, árboles o arbustos, presentan hojas con filotaxia alterna con venación pinnada, éstas pueden ser lobadas, dentadas o de margen entero; las inflorescencias son unisexuales y generalmente las flores son polinizadas por el viento; los frutos son nueces a menudo con la presencia de una estructura leñosa que las rodea, la llamada cúpula, producto de ramillas estériles y que es diagnóstica para distinguir a los géneros *Quercus* y *Lithocarpus* (Nixon, 1997; Manos *et al.*, 2001; Aldrich & Cavender-Bares, 2011).

Generalmente los límites taxonómicos de los géneros dentro de las Fagáceas se basan en pequeñas pero importantes variaciones en las flores y en los frutos, pues las principales divisiones al interior de la familia se formaron a partir del modo de polinización y la relación que existe entre las flores y la cúpula que sujeta la nuez referente al número y tamaño de las valvas. Crepet & Nixon (1989) dividen a la familia en dos subfamilias con base en caracteres morfológicos: Fagoideae y Castaneoideae, la primera incluye *Trigonobalanus*, *Colombobalanus*, *Formanodendron*, *Fagus* y *Quercus* y la subfamilia Castaneoideae contiene a *Castanea*, *Castanopsis*, *Chrysolepis* y *Lithocarpus*. Los miembros de esta última subfamilia son probablemente todos entomófilos y en Fagoideae son anemófilos a excepción de *Trigonobalanus*. En ambos grupos los frutos se dispersan por asociaciones con diversos mamíferos y aves, de los cuales se infieren incluso procesos coevolutivos (Manos *et al.*, 2001). Con base en datos moleculares proponen la presencia de *Fagus* en la base del árbol de la familia;



Trigonobalanus, *Formanodendron* y *Colombobalanus* forman clado bien soportado, denominado Fagoideae, que es hermano de otros dos clados, uno en el que está *Quercus* (con evidencia monofilética), *Chrysolepis* y *Lytocarpus*, y otro el conformado por *Castanopsis* y *Castanea* (Fig. 1) (Manos *et al.*, 2001).

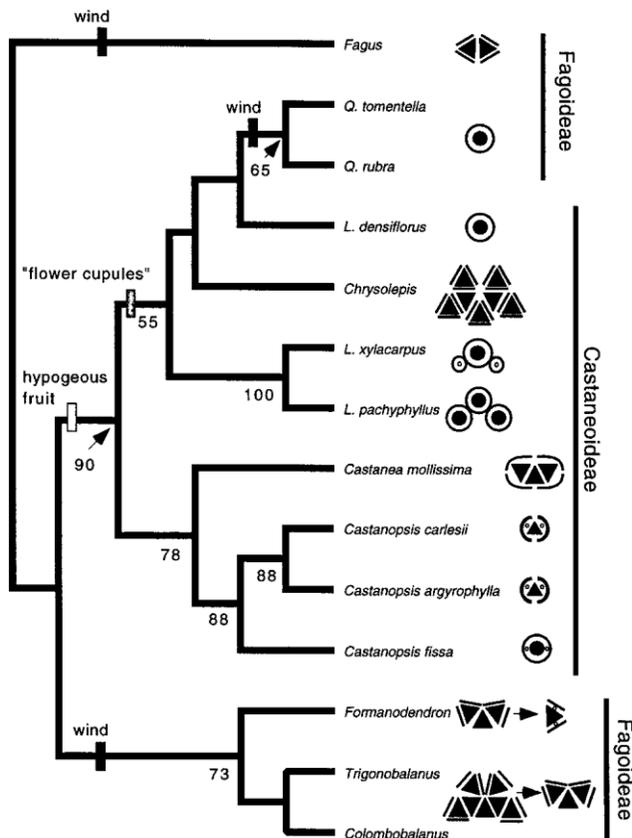


Figura 1 Relaciones filogenéticas de los géneros de la familia Fagaceae; análisis combinado de ITS y *matK*, valores de Bootstrap basados en 1000 pseudoreplicas (Tomado de Manos & *et al.*, 2001).

El género *Quercus*

El género *Quercus* es considerado un grupo clave en perspectivas tanto económicas como ecológicas pues es un importante recurso maderable y fuente de papel a la vez que provee alimento a diversos herbívoros o algunas variedades apreciadas de ganado caprino y porcino, también funcionando como hábitat de diferentes organismos, al facilitar por ejemplo la formación de agallas en sus hojas para el desarrollo de



estadios larvales de algunas avispas (Aldrich & Cavender, 2011; Valencia, 2004; Valencia & Gual, 2014).

Como menciona Martínez (1981) en su gran aportación acerca de los encinos en México, los trabajos taxonómicos para el género comenzaron en el siglo XIX. Dentro de ellos vale la pena destacar para México los trabajos de Louis Née (1801) quien publicó 16 especies de encinos para México y California, Bonpland (1809) que describió 20 especies nuevas de *Quercus* para México. En 1864 De Candolle publicó "*Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*" la cual es considerada una de las mejores aportaciones de ese siglo, Liebmann publicó "*Les Chênes du Mexique*". Muy importante también, es la obra de Trelease (1924) "*The American Oaks*" en donde enumera 253 especies comprendidas desde Estados Unidos hasta América Central en 131 series (Martínez, 1951) la sobredescripción en esta obra es fundamental para evidenciar la gran complejidad taxonómica del género. Por último es importante mencionar la gran obra de Aimée Camus "*Les Chênes monographie du Genre Quercus*" que consta de tres atlas y tres volúmenes publicados entre 1934 y 1954.

Dentro de la familia Fagaceae el género *Quercus* es el más grande y complejo, las estimaciones más recientes del número de especies que alberga van desde las 400 (Mabberley, 1997; Nixon, 1997) hasta más de 500 (Govaerts & Frodin, 1998). Dichas especies están distribuidas ampliamente en el hemisferio norte, y encontramos representantes en los cinco continentes, inclusive en zonas secas de Asia y África. En estudios paleobotánicos y filogenéticos los fósiles indican que los encinos migraron desde Asia, en donde se originaron durante el Eoceno, hacia América durante el Oligoceno en donde algunas teorías indican que debió existir una rápida radiación que dio lugar a los tres clados que ahora corresponden a las secciones americanas (*Lobatae*, *Protobalanus* y *Quercus*), y posteriormente algunos representantes de *Quercus* migraron al viejo mundo entre el Eoceno tardío y el Mioceno medio (Nixon, 1993; Manos *et al.*, 1999; Aldrich & Cavender-Bares, 2011).

Generalmente se reconocen dos centros de diversidad para el género, uno de ellos ubicado en el sureste de Asia con aproximadamente 125 especies (Menitinsky, 1984, en Govaerts y Frondin, 1998), el otro centro de diversidad se encuentra en



México para donde las estimaciones del número de especies son variables. Trelease (1924) calculó 253 especies, Nixon (1993) entre 135 y 150 especies, Rzedowski (1978) estimó entre 150 a 200 y Valencia (2004) citó 161 especies comprendidas en tres secciones: *Lobatae* (encinos rojos), *Protobalanus* (encinos dorados) y *Quercus* (encinos blancos). En el continente Americano encontramos representantes desde Canadá hasta el norte de Colombia en Sudamérica, en esta superficie continental los encinos se estiman en números de entre 202 a 300 especies (Manos & Stanford, 2001; Nixon, 2002, 2006; Valencia, 2004).

Nixon (1993, 2006) y Manos *et al.*, (1999) consideran al género *Quercus* como un grupo monofilético, mencionan que las sinapomorfías que lo representan son: flores con un solo pistilo, cúpulas sin valvas, estilos decurrentes con las superficies estigmáticas expandidas, inflorescencias unisexuales, si son estaminadas con las flores distribuidas de manera laxa y con polen que posee la exina escabrada. La clasificación infragenérica incluye linajes monofiléticos reconocidos por Manos *et al.* (1999) y Manos & Stanford (2001), quienes mencionan la sección *Quercus sensu stricto* en donde se ubican los llamados encinos blancos, la sección *Protobalanus* en donde se encuentran los encinos dorados o intermedios y la sección *Lobatae* de encinos rojos, todos ellos presentes en América; existe también representatividad de encinos blancos en Eurasia dentro de la sección *Cerris* y el subgénero *Cyclobalanopsis* Oerst. que está restringido a Asia.

Dentro de las secciones antes mencionadas, las especies pueden ser asignadas más o menos fácilmente dentro de ellas si los caracteres son consistentes. Sin embargo a nivel de especie no es raro encontrar individuos que presenten combinaciones intermedias de caracteres, lo que dificulta su determinación, este fenómeno comúnmente se atribuye a la hibridación extensiva, divergencia incompleta de linaje y plasticidad fenotípica. De acuerdo con estudios en genética molecular, se ha mostrado que dentro de las secciones de *Quercus* el acervo génico es diverso, aunque se encuentra poco resuelto aún, también se sabe que difieren en la frecuencia alélica y no en alelos diagnósticos (Aldrich & Cavender, 2011).



Las especies del género *Quercus* están representadas por árboles y arbustos (Nixon, 1993, 1997), con hojas perennifolias o caducifolias (la evidencia fósil sugiere que la condición caducifolia se derivó de la forma perenne), simples y con filotaxia alterna, venación pinnada, margen entero a lobado y es posible reconocer mucrones en la sección *Quercus* o aristas en la sección *Lobatae* (Fig. 2). Son plantas monoicas con flores unisexuales, las masculinas tienen un perianto monoclamideo reducido en tamaño, éstas surgen sobre un pedunculo péndulo que forma un amento, el polen es tricolpado o tricolporoidado, dispersado por el viento; las flores femeninas surgen en dicasios reducidos, sobre ejes leñosos; el fruto es una bellota que se forma por la nuez con una cúpula que la sostiene. En todos los encinos blancos de América del Norte la bellota es de maduración anual, mientras que en la mayoría de los encinos rojos es de maduración bianual.



Figura 2 Diferentes morfologías de lámina foliar en *Quercus*, es distintivo el margen con mucrones en la sección *Quercus* y aristas en la sección *Lobatae*.

Los cotiledones que alberga la bellota están compuestos principalmente por lípidos de alto valor energético lo que las convierte en una excelente fuente de alimento para diversos mamíferos y aves, de entre los cuales se tienen registrados la notoria aportación de las ardillas en la dispersión de los frutos, ya que en la forma en que almacenan las bellotas como reserva alimenticia, favorecen la protección de la bellota, y aumentan la probabilidad de germinación, establecimiento de la raíz y resistencia a las inclemencias del clima (Steele *et al.*, 1993). Existe una diferencia considerable entre las bellotas de los encinos blancos y rojos además de el tiempo de maduración que necesitan, y esta es la proporción de taninos y lípidos con los que cuentan en cada grupo, pues esto influye directamente en la elección de los roedores que las dispersan en las diferentes etapas del año, lo anterior aunado a la capacidad de latencia que poseen influye en la composición y proporción de individuos de las diferentes secciones en el bosque. Los encinos blancos producen frutos que germinan inmediatamente,



mientras que los rojos poseen frutos que pueden entrar en etapa de latencia para resistir en invierno, de tal manera que existen estudios que revelan que las ardillas pueden notar esto y tienden a dispersar más rápidamente las bellotas de encinos rojos, afectando directamente la proporción que guardan en las comunidades de los bosques (Steele & Kropowsky, 2001 en Aldrich & Cavender, 2011).

Hibridación

El reconocimiento de un individuo como perteneciente al género *Quercus* es relativamente sencillo cuando se cuenta con la bellota, o bien, si se carece de ésta, la presencia de yemas escamosas axilares y apicales permite reconocerlos como encinos. Sin embargo, el límite morfológico en que podemos reconocer que un árbol pertenece a una determinada especie de encino, es uno de los más difíciles que se pueda presentar, salvo en algunas especies que tienden a poseer una cohesión fenotípica que hace que se reconozcan rápidamente los individuos con caracteres constantes. No obstante cada vez que se inspeccionan con detalle los complejos de especies se puede apreciar una gradación y límites muy confusos entre las especies, en la mayoría de los casos este fenómeno se atribuye a la alta tasa de hibridación que presentan los encinos en la naturaleza (Palmer, 1948; Muller, 1952; Rushton, 1993; Nixon, 1997; Petit *et al.*, 2003; Moran *et al.*, 2012), a la divergencia incompleta de linajes y a la plasticidad fenotípica (Nixon, 1997; Aldrich & Cavender-Bares, 2011). Al respecto de esto también se ha demostrado en experimentos controlados que se pueden formar híbridos entre miembros de la misma sección, aunque entre secciones no se genera hibridación (Nixon, 1997; 2006). En la actualidad con las herramientas moleculares se ha podido dilucidar que la hibridación es un fenómeno recurrente en especies de *Quercus*, y dentro de las Fagáceas también en géneros como *Castanea* y *Lithocarpus* (Nixon, 1997).

Por otro lado la plasticidad fenotípica también aporta complejidad a la identificación de las especies, ya que contribuye a la sobreposición morfológica, esta plasticidad se ha descrito y observado mucho en el género *Quercus* (González & Oyama, 2005) y se infiere que tiene una función adaptativa, esta variación se puede



observar no sólo entre individuos sino entre las hojas que se producen en diferentes temporadas e inclusive en la zona de la copa en que se desarrollaron (Blue & Jensen, 1988; Nixon, 1997). Este es un factor muy importante ya que las hojas en los encinos poseen el mayor valor taxonómico para la identificación de las especies (Romero *et al.*, 2000; Tovar & Oyama, 2004). Por otro lado en los estudios moleculares se evidencia que el acervo génico de las especies se sobrepone considerablemente en contenido, difiriendo principalmente en las frecuencias alélicas. Dichos acervos pueden separar rápidamente a las secciones *Quercus* y *Lobatae* pues al utilizar marcadores nucleares se forman dos grupos congruentes con la clasificación de las secciones, además de formarse clados monofiléticos en estudios de marcadores de DNA ribosomal nuclear (ITS) y en cloroplasto (Manos *et al.*, 1999).

Justificación

El género *Quercus* causa gran interés al ser un componente importante e inclusive dominante dentro de los bosques templados del hemisferio norte, llevando consigo un fuerte impacto ecológico. Además sus especies son de importancia económica como recurso maderable además de los factores antes mencionados los estudios de riqueza aún son incompletos, esto probablemente, en parte, a causa de la complejidad taxonómica del género *Quercus* debido a la gran variabilidad morfológica que presentan las especies, inclusive dentro del mismo individuo (Blue & Jensen, 1988; Valencia, 2004). Lo anterior aunado a la facilidad de generar híbridos entre varias de sus especies, mismos que producen características intermedias en sus descendientes y dificultan la identificación de los taxa a nivel específico (Palmer, 1948; Cristofolini & Crema, 2005; Albarrán *et al.*, 2010; Peñaloza *et al.*, 2010), así como la sobredescripción de muchas especies (Muller & Mc Vaugh, 1972) y la carencia e inaccesibilidad al material tipo y literatura original (Valencia, 2004).

Existen varios problemas taxonómicos que no han podido ser resueltos y que inciden directamente en las estimaciones de riqueza del género. Por lo tanto, la revisión y la caracterización detallada de las especies son importantes para la comprensión e identificación de las mismas (Zúñiga *et al.*, 2009). Varias revisiones se han realizado en



algunos complejos de la sección *Lobatae* (Romero, 2006; Valencia, 2005; Vázquez y Nixon, 2013); sin embargo, la sección *Quercus* no ha sido atendida en este sentido y varios grupos de especies permanecen con problemas, tal es el caso de *Quercus phymaefolia* sp. nov. Ined., *Q. resinosa* Liebm. y *Q. magnoliifolia* Née, tres especies de encinos blancos con alta similitud morfológica y que por tanto presentan problemas de identidad en algunos sitios. Por lo anterior en este estudio se pretende contribuir al reconocimiento de estas tres especies mediante la exploración de los caracteres morfológicos de las hojas; ya que es este uno de los órganos que más caracteres ofrece para determinar encinos.

Objetivo general

Explorar y analizar diversos caracteres foliares que permitan reconocer a *Quercus phymaefolia*, *Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa* y así contribuir al conocimiento del género *Quercus*.

Objetivos particulares

- *Conocer la variación en la forma de la lámina foliar de las tres especies de encinos y evaluar sus diferencias estadísticas.
- *Analizar las diferencias que presentan los elementos que conforman la arquitectura foliar en estas tres especies.
- *Determinar micromorfológicamente los tipos de tricomas que presentan las tres especies.

Hipótesis

Sí la hoja es uno de los órganos más utilizados en la taxonomía de especies del género *Quercus*, se espera que algunos de los caracteres foliares explorados en este complejo permitan delimitar estas tres especies con morfología similar.



Materiales y Método generales

A continuación se describe de forma general y somera el método seguido para el desarrollo de este trabajo. Posteriormente en las secciones 1 y 2 se presentan los estudios realizados en cuanto a 1) morfometría geométrica y 2) de arquitectura foliar y tricomas, y en cada una de estas secciones se describe con mayor detalle el método particular para el estudio realizado respectivo.

Revisión de la literatura

Se utilizaron monografías, revisiones taxonómicas, listados florísticos, trabajos morfológicos, anatómicos, morfométricos, y de análisis de derivados epidérmicos del género *Quercus*. Esto con la finalidad de obtener un marco de referencia para las especies estudiadas en cuanto a: las características de las especies, sus sinonimias, los tipos y la distribución de los taxa en conflicto; así como los métodos y técnicas para el estudio de estos caracteres, su análisis e interpretación.

Revisión de material de herbario.

Se revisaron los ejemplares de herbario de las especies correspondientes depositados en los herbarios FCME (Facultad de Ciencias, UNAM), MEXU (Herbario Nacional) y ENCB (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas); así como las fotografías digitales de los ejemplares tipo que proporciona la página electrónica de Jstore plants (<http://plants.jstor.org>), con la finalidad de corroborar las descripciones y obtener las medidas necesarias para el análisis morfométrico. Asimismo se elaboró una base de datos con la información obtenida de las etiquetas de los ejemplares herborizados, enfatizando la búsqueda y georeferenciación de las localidades en donde fueron colectados los ejemplares. Posteriormente se procedió a elaborar un mapa de distribución con las coordenadas de todos los ejemplares de las colecciones de los herbarios; con este mapa se visualizó si los taxa presentan simpatría, esto es importante recordando la alta tasa de hibridación que presenta el género y la reportada para las especies *Quercus magnoliifolia* y *Quercus resinosa*, de esta manera intentamos descartar que *Quercus phymafolia* fuese un híbrido entre estas especies.



La fase experimental consistió de dos partes que corresponden a los capítulos presentados más adelante en la tesis, en seguida se describen brevemente.

Análisis Morfométrico

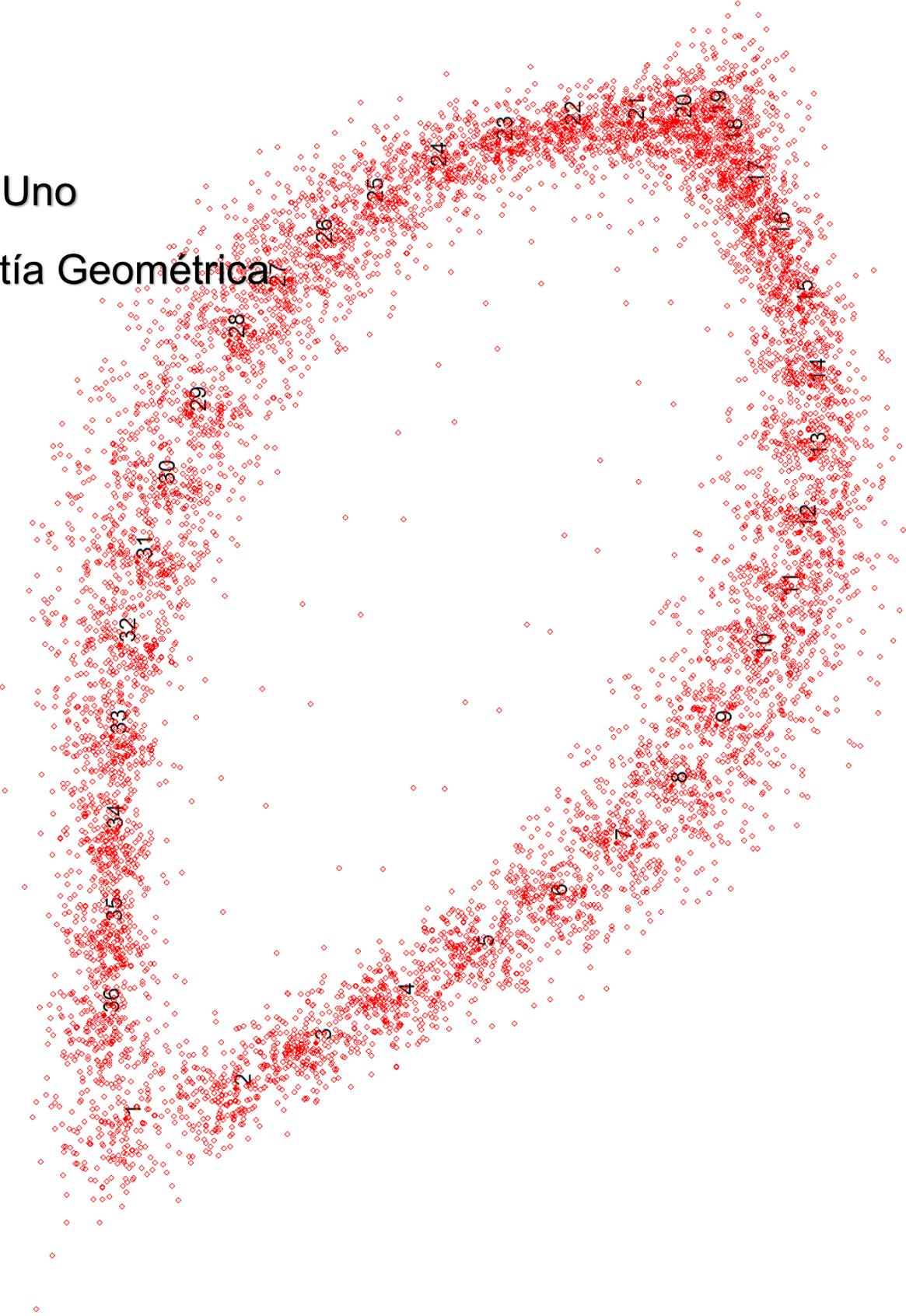
Se digitalizaron 226 hojas de ejemplares herborizados depositados en los herbarios FCME y MEXU. Las imágenes se obtuvieron estandarizando el uso de una cámara reflex digital y un trípode. Una vez con las imágenes se generó un protocolo de plantilla para la distribución homogénea de las marcas (landmarks) que se sirvieron como unidades de análisis en las hojas digitalizadas, posteriormente se realizó un ajuste de Procrustes. Las coordenadas obtenidas se utilizaron para análisis estadísticos de componentes principales, discriminantes canónicas y función discriminante, para poder categorizar los organismos en grupos morfológicos robustos. Finalmente se realizó un análisis de varianza para corroborar la significancia de los datos obtenidos en la prueba discriminante canónica.

Arquitectura Foliar y Derivados Epidérmicos

Previa autorización de los curadores de los herbarios, se tomaron de tres a cinco hojas por cada una de las especies en cuestión para diafanizarlas con la técnica descrita por Dilcher (1974), se tiñeron con un tren de alcoholes-safranina-xilol para finalmente montarlas con resina para microscopía. Posteriormente se realizó la descripción de su arquitectura foliar, basado en “Manual of Leaf Architecture” de Ellis *et al.* (2009), para de esta forma evaluar diferentes caracteres que han sido reportados con utilidad en la discriminación de los taxones al interior del género. Finalmente, con el apoyo del Microscopio electrónico de barrido (MEB), se obtuvieron observaciones de tricomas, ceras epicuticulares y estomas para ampliar los caracteres que permitieran diferenciar las especies, ya que para la familia estas estructuras están reportadas con un gran valor taxonómico.

Capítulo Uno

Morfometría Geométrica





Introducción

El estudio de la forma juega un papel fundamental dentro de la taxonomía, pues es la base por la cual podemos ordenar y clasificar a los organismos para poder entenderlos de mejor manera. Como menciona Zelditch *et al.*, (2004), uno de los métodos en que frecuentemente analizamos las formas de órganos y organismos es comparándolos con objetos que nos son familiares o con formas geométricas establecidas para poder describirlos y diferenciarlos; por ejemplo hojas ovadas, lanceoladas, elípticas o reniformes, entre otros. Estas comparaciones nos ayudan para tener una idea rápida y general de las formas en cuestión, pero de forma estricta pueden ser bastante subjetivas y poco precisas. De esta manera cuando necesitamos ser objetivos y precisos recurrimos a las mediciones y así podemos analizar las formas con métodos estandarizados y reproducibles, buscando el menor grado de error y el mayor grado de objetividad. Con estos fines surge la morfometría, que actualmente se utiliza ampliamente en problemas complejos de morfología biológica, cuando el ojo humano difícilmente distingue diferencias (Bookstein, 1991; McLellan & Endler, 1998).

De acuerdo con Zelditch *et al.*, (2004) la morfometría es un método cuantitativo en la que afrontamos las comparaciones entre las formas biológicas de nuestro interés y a la que podemos otorgar diferentes significados que van desde la ecología, la ontogenia y hasta evolución. Aunque esta exploración de las formas genere datos cuantitativos que a primera instancia parecieran distantes de proporcionar descripciones adecuadas de la forma *per se*, aportan datos matemáticos con los que se pueden hacer modelaciones con herramientas de análisis de la forma geométrica que tienen una gran ventaja cuando se trata de estos propósitos. Este método no sólo ofrece una descripción precisa y exacta, sino que también sirve a los propósitos igualmente importantes de la visualización, interpretación y comunicación de resultados; pues la morfometría geométrica nos permite visualizar las diferencias entre las formas complejas con facilidad (Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004).

La clasificación de encinos se basa principalmente en la morfología de las hojas debido a que las características florales pueden mostrar poca variación (Jensen, 1990;



Jensen *et al.*, 2002; Viscosi *et al.*, 2009a) aunque también la gran variación que las hojas presentan, genera mucha dificultad en el momento de la determinación (Trelease, 1924; Jensen, 1988, 1993, 2002; Viscosi *et al.*, 2009a). El estudio de las hojas ha conducido a la generación de glosarios para la descripción de la forma y las diferencias entre caracteres como menciona Jensen, pero los resultados pueden ofrecer interpretaciones cualitativas y subjetivas; es por eso que la morfometría se sugiere como un método de análisis cuantitativo para evaluar la varianza de la forma dentro y entre especies.

Uno de los factores que más afecta la variación de las hojas en las especies del género *Quercus*, y que por tanto genera más problemas taxonómicos, es la hibridación; lo anterior debido a que se forma todo un gradiente de formas intermedias entre los parentales que dificulta el establecimiento de límites precisos (Tucker, 1961; Hardin, 1975; Jensen *et al.*, 1993; González & Oyama, 2005). Las zonas híbridas son los sitios en donde las poblaciones de diferentes especies se encuentran en simpatría y generan individuos híbridos; éstos son uno de los mejores sitios para el estudio de la variación morfológica en las hojas de las especies (Hewitt, 1988). Jensen y colaboradores entre los años de 1989-1990 plantearon un estudio pionero en el análisis de la variación de los caracteres foliares en poblaciones simpátricas de encinos en los Estados Unidos. Ellos utilizaron la morfometría geométrica como fuente de evidencia cuantitativa de la variación en las formas que se generan en la zona híbrida de las Islas Apóstol, Wisconsin; la variación resultó congruente con formas híbridas que se habían diagnosticado de manera empírica (Jensen *et al.*, 1993).

Jensen (1990), uno de los pioneros en aplicar la morfometría geométrica en el estudio de la variación de las hojas en especies del género *Quercus*, utilizó dicha herramienta debido a que deseaban evitar evaluaciones subjetivas de la variación, los landmarks que propuso utilizar los designó de acuerdo a puntos homólogos putativos, es decir, la distribución de landmarks se realizó en puntos que no son homólogos estrictamente. Este gran trabajo de Jensen forma parte de una serie de publicaciones en las que exploró y evaluó los diferentes métodos de análisis estadísticos que existían



en los principios de los 90's sin embargo es reconocido por su gran contribución en el uso de la morfometría geométrica en el género *Quercus*. Posteriormente existen diversos trabajos que reportan resultados congruentes en el uso de la morfometría con problemas taxonómicos en encinos, principalmente en la búsqueda de evidencias sobre morfologías intermedias en híbridos y límites morfológicos entre especies (Kremer *et al.*, 2002; Viscosi *et al.*, 2009a; Albarrán *et al.*, 2010; McCauley *et al.*, 2012). Recientemente es preciso destacar los trabajos de Viscosi *et al.* (2009a, 2009b, 2010) quién trabaja con diferentes complejos de encinos europeos, pero al igual que Jensen explora diferentes técnicas en sus trabajos, en los que va desde la descripción de la variación morfológica que presentan los encinos hasta la búsqueda de híbridos y la covariación entre la forma y distancias de morfometría tradicional. Finalmente e importante para este trabajo por las especies que analizaron, Albarrán *et al.* (2010) trabajó mediante esta técnica la asimetría fluctuante que se produce en los híbridos de *Quercus magnoliifolia* y *Quercus resinosa* en una población simpátrica en el volcán Tequila en Jalisco, con resultados congruentes entre la morfología de la hoja, la distribución e hibridación de estas especies.



Objetivo

Conocer la variación en la forma de la lámina foliar de las tres especies de encinos y evaluar sus diferencias estadísticas.

Materiales y método

Se digitalizaron un total de 226 hojas de ejemplares herborizados depositados en los herbarios FCME y MEXU, el criterio que se tomó en cuenta para su elección fue que las láminas estuvieran extendidas y completas para no perder información. Del total de hojas, 57 pertenecen a *Quercus magnoliifolia*, 75 a *Quercus phymafolia* y 94 a *Quercus resinosa*. Las fotografías fueron obtenidas con una cámara réflex digital Canon Rebel EOS T4i con un objetivo 18-55 mm con el uso de un trípode, y con la lente totalmente paralela a la muestra con la hoja centrada y el uso del autodespacho de la cámara, esto con la finalidad de disminuir al máximo la aberración de la imagen y la posible vibración al momento de obturar. Todas las hojas estuvieron acompañadas de una escala. Utilizando las fotografías, se diseñó un protocolo de plantilla para distribuir de manera representativa los landmarks y semilandmarks a través de la lámina foliar, ya que existen solo dos puntos que pueden ser tratados como homólogos (base de la lámina y ápice de la misma). De esta manera y después de probar diferentes combinaciones se optó por generar un peine de diez rayos desde la base de la lámina hasta la zona donde llega a su punto más ancho para distribuir los landmarks en la región anterior de la hoja que no presenta tanta variación, y dos abanicos de diez rayos, cada uno para poder dividir la zona apical de la lámina en dos secciones marcadas por un landmark en el ápice de la misma, esto para detallar más la información que proviene de la parte posterior de la hoja que presenta más variación (fig.3).

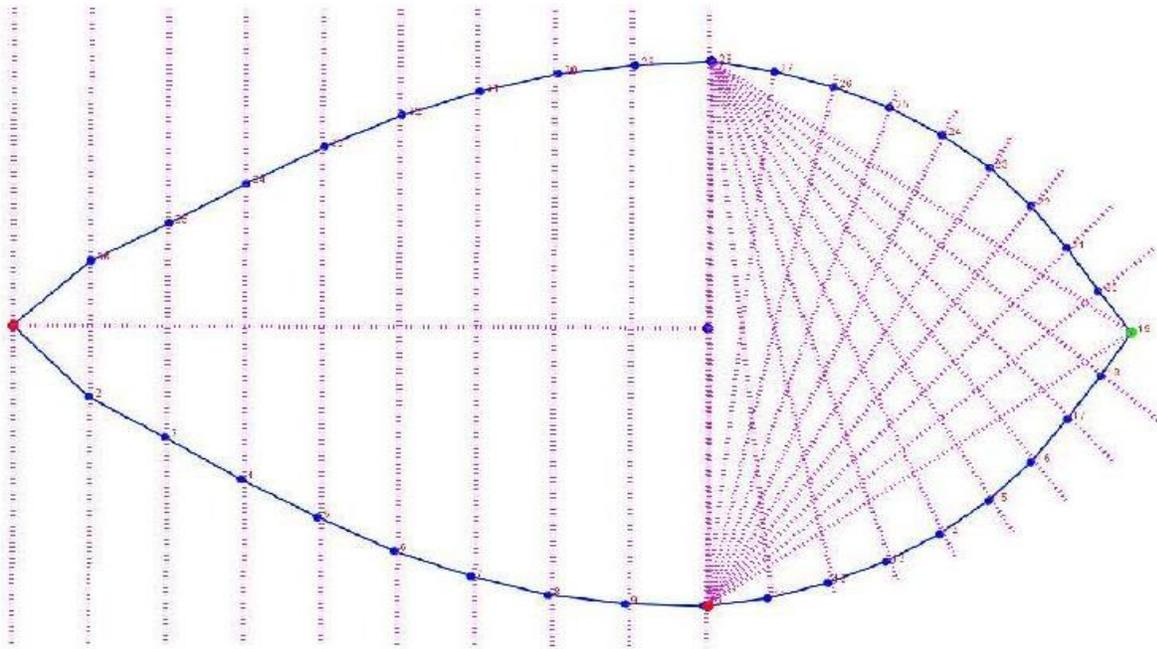


Figura 3 Plantilla utilizada para colocar los landmarks, compuesta de un peine de 10 rayos y dos abanicos de 10 rayos.

Se colocaron dos landmarks anatómicos de acuerdo con la clasificación de Bookstein (1991) y 34 semilandmarks, esta plantilla fue generada mediante el software MakeFan7 (Sheets, 2009). Una vez que las imágenes de las hojas contaban con la plantilla fueron procesadas con el software tpsDig Versión 2.17 (Rohlf, 2013) en donde se colocaron los landmarks en la intersección de los rayos con el margen de la lámina y se indicó la escala dentro de cada digitalización. Después se hicieron pruebas piloto de ajuste de Procrustes que es la superposición de todos los puntos homólogos en diferentes softwares como tpsRelw Versión 1.53 (Rohlf, 2013) y CoordGen6 (Sheets, 2005). Producto de estos ensayos se encontraron diferencias en significancia estadística y agrupamiento de las morfologías referente al tratamiento con los datos relajados como semilandmarks y los que fueron tomados en cuenta como puntos homólogos (landmarks) debido a ésto, se decidió eliminar el ruido estadístico que representa el utilizar puntos homólogos cuando no lo son y se relajaron los datos en el software tpsRelw. Posteriormente las coordenadas se llevaron a MorphoJ (Kligerberg, 2011) en donde se realizó nuevamente el ajuste de procrustes ahora en este software y a partir de las coordenadas generadas se procedió con los análisis estadísticos multivariados.



El proceso de digitalización se realizó en una pantalla HP TouchSmart420 de 21 pulgadas.

Resultados

Después de realizar el ajuste de Procrustes se llevo a cabo un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés) para observar la cantidad de varianza que se podría analizar y arrojó que en los primeros cinco componentes principales se alcanzó el 92.371% de la varianza (Fig.4), restando muy poca variación descrita por los componentes siguientes.

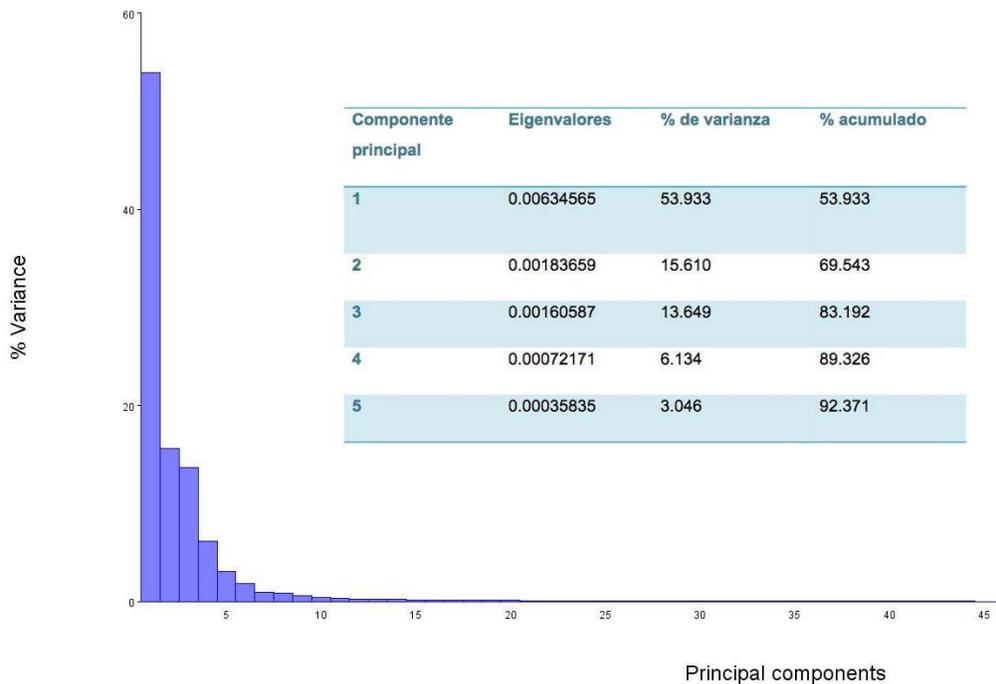


Figura 4 Histograma de la distribución de los componentes principales

Al analizar la distribución de las muestras en los dos primeros componentes principales, se observa que hacia los valores positivos del PC1 se agrupan *Quercus resinosa* y hacia los negativos *Quercus magnoliifolia* y *Quercus phymafolia* En los



valores positivos de PC2 muy ligeramente *Q. magnoliifolia* sin una diferencia notoria hacia demás especies (Fig.5).

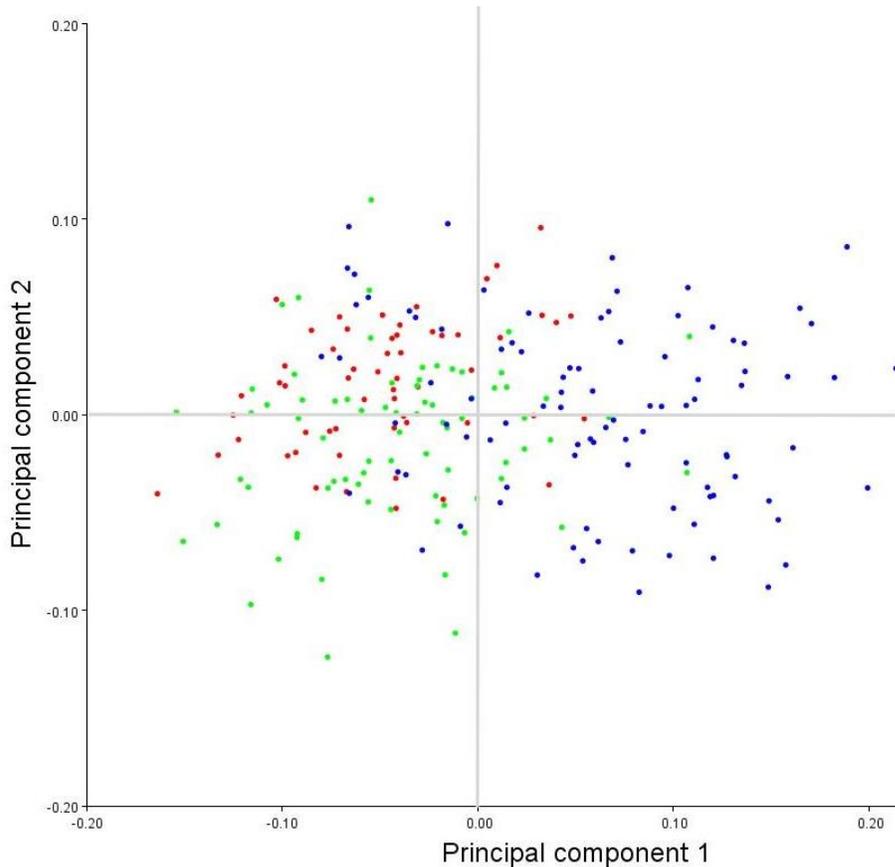


Figura 5 Gráfico de la distribución de los ejemplares en los dos primeros componentes principales.

Azul= *Q. resinosa*, Rojo= *Q. magnoliifolia*, Verde= *Q. phymaifolia*.

Posteriormente se llevó a cabo un análisis de variables canónicas (CVA por sus siglas en inglés) empenado como grupos *a priori* los elementos en cuestión. Los resultados fueron dos variables canónicas con porcentajes de varianza de CV1=60.274% y CV2=39.726% (Tabla 1) con valores de P en distancias de Mahalanobis de <0.0001 siendo significativo y una matriz de distancias entre grupos en Mahalanobis y Procrustes.



Tabla 1 Valores de las variables canónicas

CV	Eigenvalores	% de varianza	% acumulado
1	1.86297812	60.274	60.274
2	1.22789098	39.726	100.000

En la gráfica generada (Fig. 6) se puede apreciar la agrupación por especies, en donde los valores positivos que dio lugar a la variable canónica 1 (CV1) muestran formas más elípticas como en *Quercus phymafolia*. (Fig. 7), por otro lado en los valores negativos de la CV1 hay formas obovadas con una base estrecha como *Q. resinosa* (Fig. 8). En los positivos de la CV2 formas obovadas con ápice acuminado como en *Q. magnoliifolia* (Fig. 9).

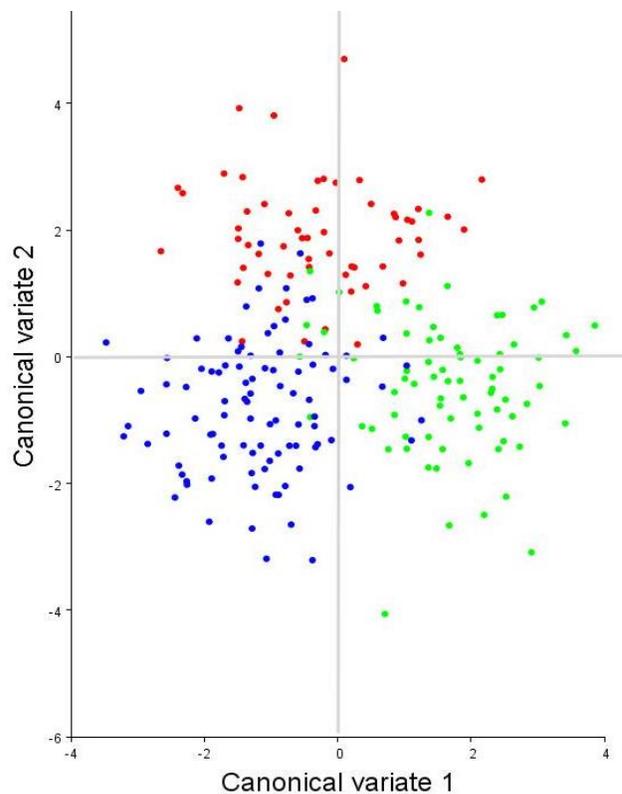


Figura 6 Gráfico de la distribución de las especies en las dos variables canónicas con datos relajados. Azul= *Q. resinosa*, Rojo= *Q. magnoliifolia*, Verde= *Q. phymafolia*.

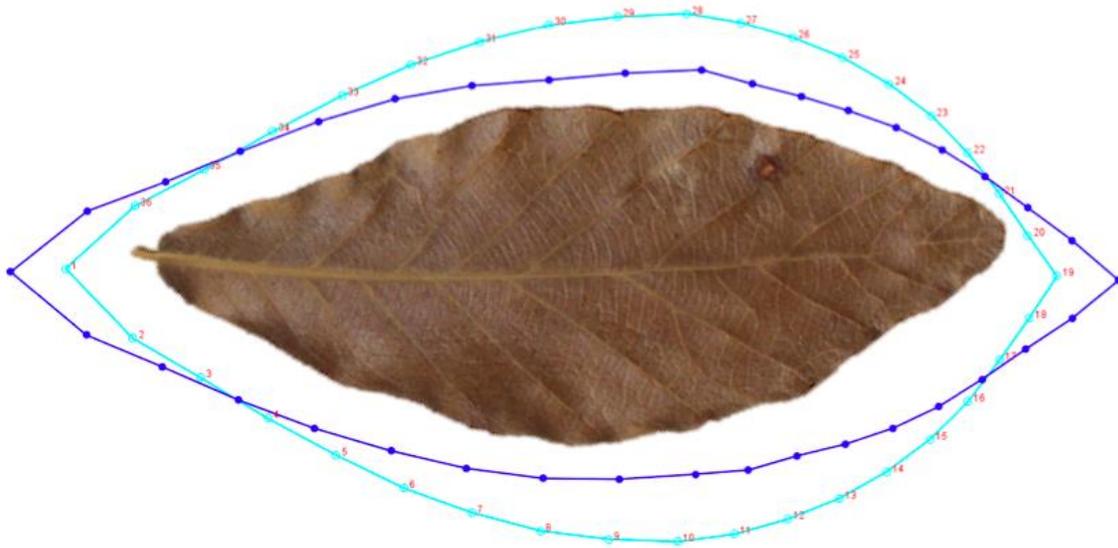


Figura 7 Valores positivos de la CV1, forma elíptica acorde a *Quercus phymaefolia* en color oscuro; de fondo en color claro y con numeración la forma consenso resultado de la superposición de Procrustes.

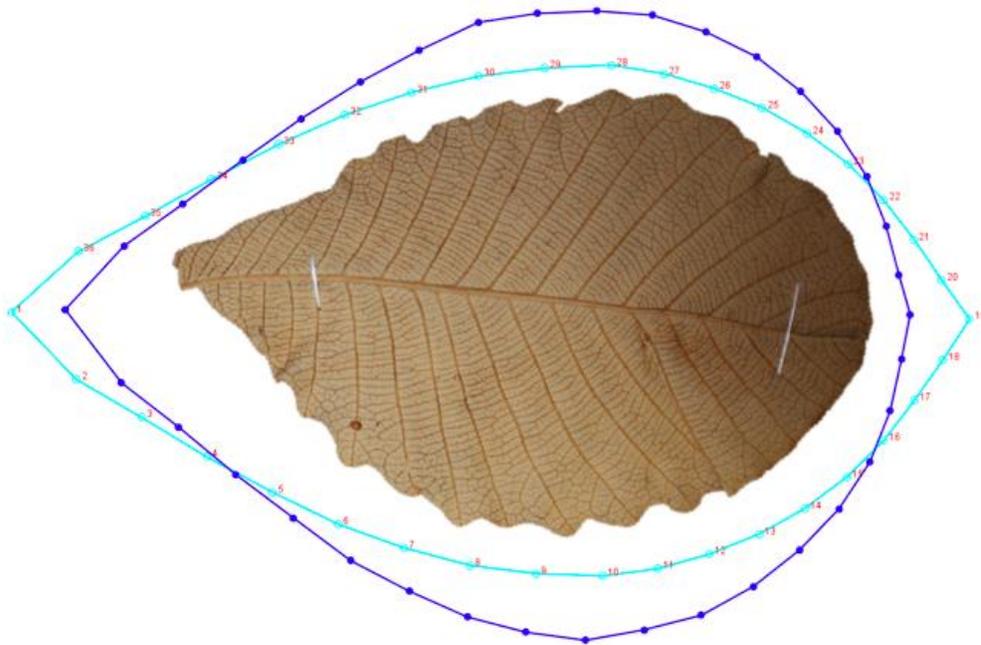


Figura 8 Valores negativos de CV1 y de CV2, forma obovada y base estrecha, acorde a *Quercus resinosa* en color obscuro y en color claro la forma consenso.

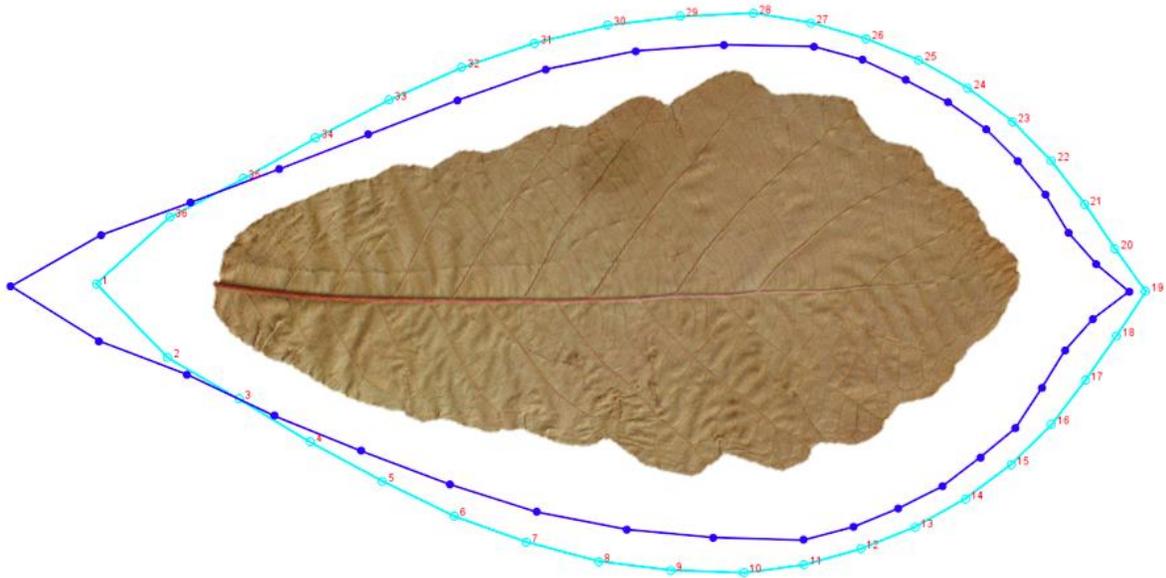


Figura 9 Valores negativos de CV1 y positivos de CV2, forma obovada y ápice acuminado, acorde con *Q. magnoliifolia* en color oscuro, en color claro la forma consenso.

Posteriormente al obtener únicamente dos variables canónicas, se llevó a cabo un análisis de varianza ANOVA con los scores obtenidos en el CVA para corroborar la significancia de los resultados, mismos que se presentan en la tabla 2 y Figs. 10,11.

Tabla 2 Resultados de la prueba ANOVA

CV	λ	X^2	<i>g.l</i>	P
1	0.1898	314.9206	136	$<3.33067 \times 10^{-16}$
2	0.4453	153.3209	67	$<1.02428 \times 10^{-8}$

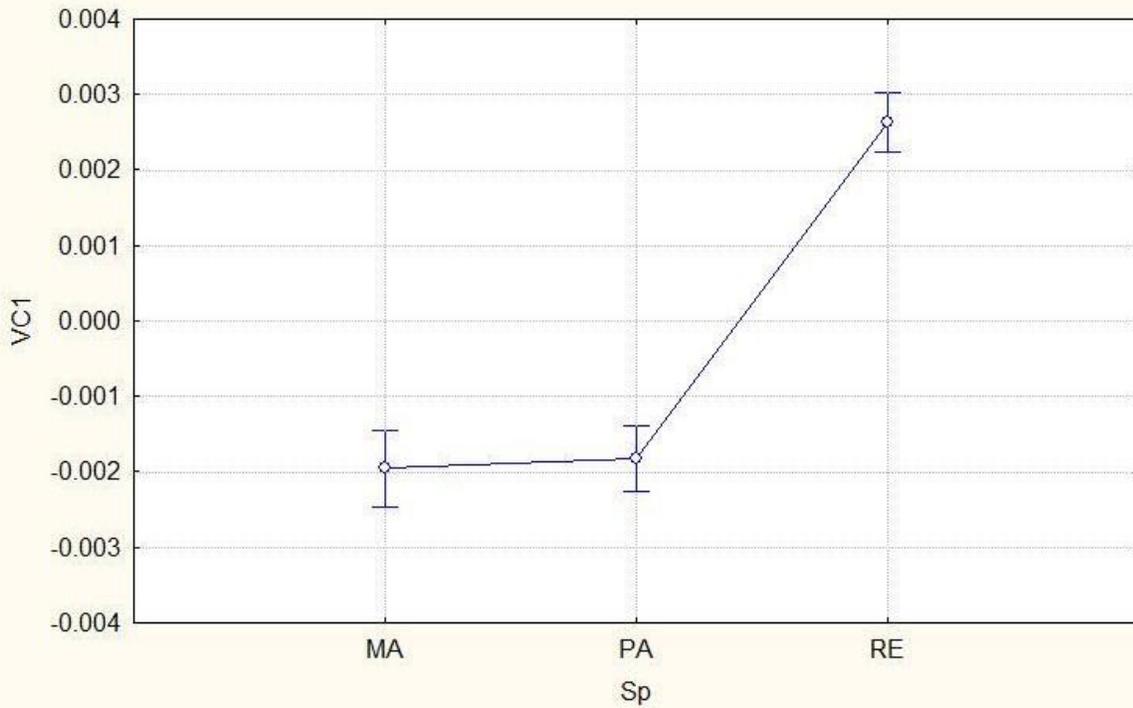


Figura 10 Gráfica de la significancia de la variable canónica 1 donde se aprecia la diferencia entre *Q. phymafolia* y *Q. resinosa* con valor de $P = <3.33067 \times 10^{-16}$

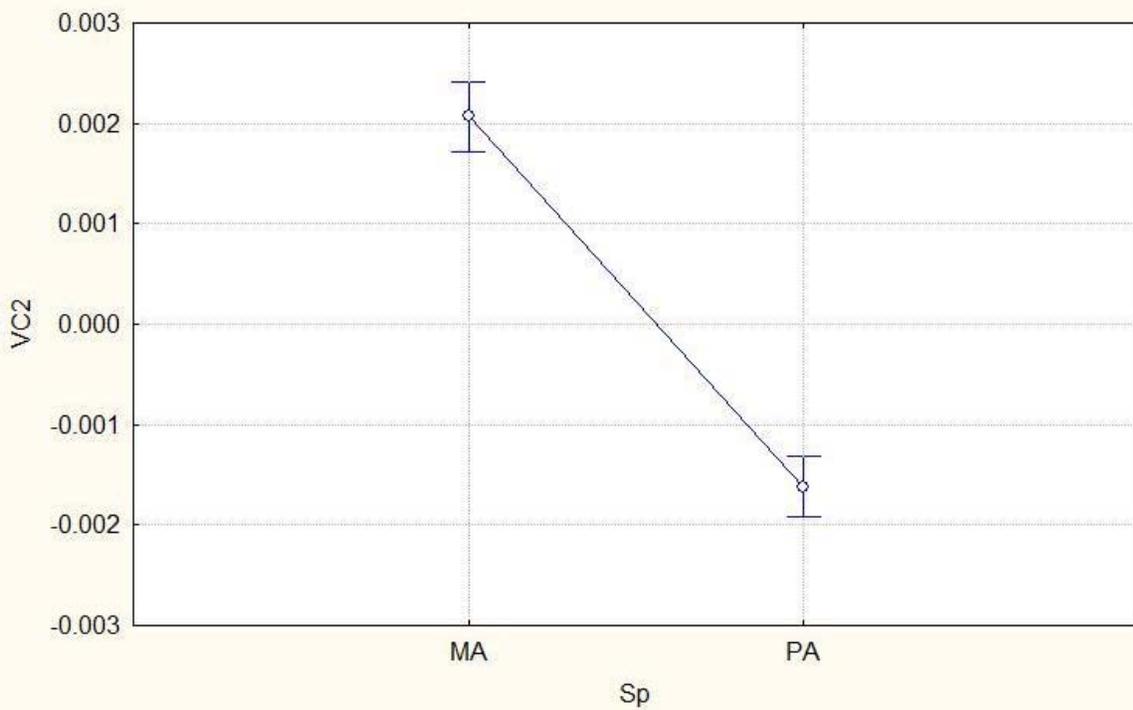
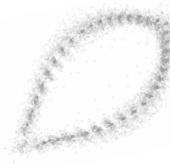


Figura 11 Gráfico de la ANOVA de la variable canónica 2 en donde se visualiza la diferencia entre *Q. phymafolia* y *Q. magnoliifolia* con un valor de $P = <1.02428 \times 10^{-8}$



Finalmente se realizó un análisis de función discriminante (DFA) para ver el porcentaje de ejemplares correctamente asignados entre los grupos *a priori* *Q. magnoliifolia*, *Q. resinosa* y *Quercus phymafolia* a partir de una validación cruzada, elegida por lo robusto de estos valores. Se obtuvieron porcentajes de asignación correcta en promedio de 76%, mejor descrito en las Tablas 3-5.

Tabla 3 Resultados de la validación cruzada para asignación de individuos *Q. magnoliifolia* vs *Quercus phymafolia* después de 1000 permutaciones con valor $P = <.0001$

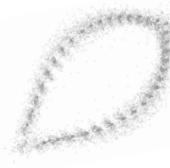
Grupo	<i>Q. magnoliifolia</i>	<i>Quercus phymafolia</i>	Total	% de asignados correctamente
<i>Q. magnoliifolia</i>	42	15	57	73.684%
<i>Q. phymafolia</i>	18	57	75	76.000%

Tabla 4 Resultados de la validación cruzada para asignación de individuos *Q. resinosa* vs *Quercus phymafolia*.

Grupo	<i>Q. resinosa</i>	<i>Quercus phymafolia</i>	Total	% de asignados correctamente
<i>Q. resinosa</i>	23	71	94	75.531%
<i>Q. phymafolia</i>	18	57	75	76.000%

Tabla 5 Resultado de la validación cruzada para la asignación de individuos *Q. magnoliifolia* vs *Q. resinosa*

Grupo	<i>Q. magnoliifolia</i>	<i>Q. resinosa</i>	Total	% de asignados correctamente
<i>Q. magnoliifolia</i>	45	12	57	78.947%
<i>Q. resinosa</i>	22	72	94	76.595%



Discusión

Inicialmente el planteamiento del presente trabajo era el análisis mediante el uso de distancias Euclidianas o morfometría clásica, pero diferentes estudios apuntan a que la discriminación entre especies no es posible mediante esta metodología (Viscosi *et al.*, 2009b), es por esto que tomando como base los trabajos de Jensen y posteriormente los de Viscosi se decidió el uso de la morfometría geométrica se siguió el método de Viscosi de superposición de Procrustes, que reporta como el primero en utilizarlo en el género *Quercus*, y los datos obtenidos fueron sometidos a diferentes pruebas estadísticas (ANOVA, PCA, CVA y función discriminante) para su tratamiento. Producto de estas pruebas los resultados que se obtuvieron del análisis de componentes principales indican que gran parte de la varianza de las especies está dentro de los dos primeros componentes (69.543%), generando una nube que se extiende de manera horizontal a través del PC1=53.933% (Fig. 5) muestra de manera visual una muy ligera separación entre los grupos que se analizaron, para poner a prueba los grupos que identificamos *a priori* se generaron nuevas variables canónicas en el análisis de CVA, que al ser un método de ordenación que se basa en la variación máxima entre grupos en relación a la generada intergrupalmente, ayuda a visualizar los grupos ordenados y mejor separados en las menores dimensiones posibles. Dicho análisis nos ofreció una gráfica en la que se aprecian separados los tres grupos de manera más clara (Fig. 6) en los dos ejes de variables canónicas que logran separar las especies a partir del centroide. Nos muestran también los cambios en la forma al tomar valores positivos y negativos dentro del eje de variable canónica 1, mostrando formas elípticas hacia valores positivos (Fig. 7) y obovadas en valores negativos (Fig. 8) , que son totalmente congruentes con las formas de *Quercus phymafolia* y *Q. resinosa* respectivamente. En el eje canónico 2 en valores positivos (Fig. 9) se observa una forma elíptica con ápice acuminado, congruente también con la forma de *Q. magnoliifolia*, de esta manera se puede separar a *Quercus phymafolia* de manera estadística. Por último los resultados de la validación cruzada producto de la función discriminante entre *magnoliifolia-phymafolia* y *resinosa-phymafolia* deja en evidencia que existen formas no tan específicas entre *Q. magnoliifolia* y *Q. phymafolia*. Aunque el porcentaje de asignación

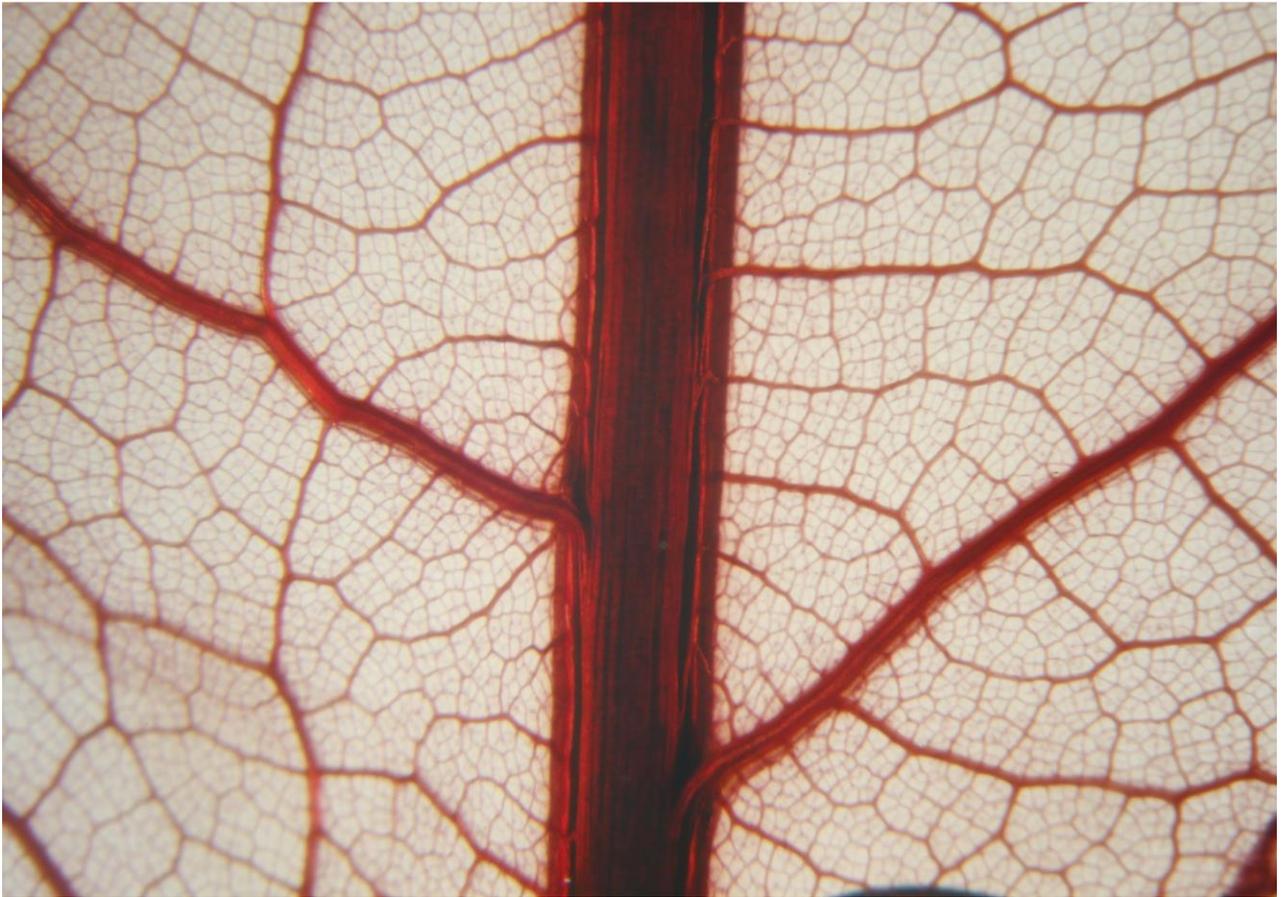


correcta nos habla que las diferencias estadísticas también son buenas en estos grupos difíciles de separar.

De esta manera la primer parte del trabajo mostró, como lo han establecido diversos autores que han utilizado la morfometría geométrica como método objetivo de análisis de la forma, que al eliminar el ruido estadístico que provee el tamaño y la orientación de las formas podemos llevar a cabo análisis estadísticos multivariados que en este caso permitieron discernir entre tres morfologías diferentes. Al promediar los landmarks obtenemos una forma consenso, lo que permite visualizar de manera general los *morfos* promedio para cada uno de los taxa que se analizaron y siendo estos congruentes con los que reconocemos de manera empírica. Basados en las descripciones de las especies de *Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa*, se segregó como se esperaba otro grupo morfológico que corresponde al taxa que referimos como *Quercus phymafolia*. Aunque en ocasiones se puede encontrar a dicho taxa en formas cercanas a obovadas, siempre suelen ser más estrechas y con la región más ancha de la lámina cercano a la zona media; estas morfologías intermedias son las que se ven reflejadas en los puntos que se alejan del centroide e inclusive se sobreponen en regiones de la gráfica. Esta sobreposición de las formas es más recurrente entre *Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa*, inclusive este factor propicia la errónea determinación de los ejemplares, pues es recurrente la confusión entre estos *morfos*. También en estos resultados se logró ilustrar de manera mas precisa las formas representativas de estos taxa para una mejor descripción taxonómica. Es importante resaltar que en este estudio no se incluyó el papel que puede jugar la hibridación en la morfología de las hojas, pues la mayoría de los estudios morfométricos que se llevan a cabo en el género *Quercus* buscan estas formas intermedias y con respaldo de la genética o biología molecular les proveen una identidad híbrida; es por este motivo que es necesaria la interpretación de varios caracteres conjugados para establecer la identidad de las especies, de manera que las formas intermedias que se encontraron las atribuimos a la plasticidad fenotípica que es característica del género y que también ha sido ampliamente reportada.

Capítulo Dos

Arquitectura Foliar y Derivados Epidérmicos



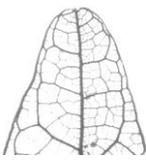


Introducción

La arquitectura foliar se ha convertido en una herramienta útil para el estudio taxonómico de algunos grupos de plantas, sobre todo en aquellos en los que la porción reproductiva de las plantas no logra proveer caracteres que disgreguen claramente los miembros de dichos grupos. Como mencionan Martínez y Cevallos (2005), la mayoría de los estudios en sistemática de las angiospermas se enfocan en caracteres reproductivos y es muy raro que se realice un tratamiento sistemático detallado a la porción vegetativa, salvo los que abordan este tema específicamente, destacando la gran utilidad en paleobotánica, ciencias forestales y taxonomía.

Desde la publicación de la “Clasificación de la arquitectura de las hojas dicotiledóneas” por Hickey en 1973, en la que define la “arquitectura foliar” como la forma en la que podemos describir la colocación y la distribución de las estructuras en la hoja, tales como: el patrón de venación, la configuración del margen y la forma de la lámina; mencionando que dicho término es apropiado ya que estos elementos se presentan en modelos estructurales definidos, de manera que pueden ser descritos. El trabajo de Hickey ayudó a proveer la terminología estandarizada para describir dichos caracteres y se conformó como el principal método útil para describir y clasificar las hojas bajo estos patrones. Es por este motivo que estudios de plantas actuales y principalmente paleobotánicos indican que la arquitectura foliar es de gran utilidad en la determinación de las relaciones taxonómicas y filogenéticas en las angiospermas (Hickey & Wolfe, 1975).

Debido a la gran complejidad taxonómica del género *Quercus* justamente la arquitectura foliar se coloca como una de las herramientas que puede proveer información valiosa para caracterizar algunas especies (Valencia, 2004; Romero, 2006) o grupos supraespecíficos. A nivel subgenérico dentro de la Familia Fagaceae se ha utilizado con buenos resultados en *Cyclobalanopsis* por Yan & Zhe-Kun (2002), donde analizando 46 especies del subgénero, tres de *Quercus* y una de *Trigonobalanus*, lograron encontrar patrones generales que proveen una diagnosis más robusta del grupo. Por otro lado en la sección *Lobatae* existen trabajos como el de Valencia & Delgado (1995) donde utilizaron esta herramienta para discriminar entre *Q. affinis* y *Q. laurina*; posteriormente Romero (2000) trabajó descripciones y comparaciones entre



patrones de venación en diez especies de encinos del complejo *Acutifoliae*. Martínez (2003) encontró que el patrón de venación y las aréolas son útiles para delimitar a *Q. sartorii* y *Q. xalapensis*, también en estas especies, además de un análisis morfométrico. Martínez (2011) resaltó la importancia de los patrones de venación y la configuración de los dientes. De manera general y entre diferentes secciones del género Rodríguez y Romero (2007) describen la arquitectura foliar de diez especies de encinos generando una diagnosis de arquitectura foliar para cada una de las especies que estudiaron.

Además de la arquitectura foliar, históricamente uno de los caracteres que se han utilizado con más frecuencia debido a su gran valor taxonómico son los derivados epidérmicos, tales como tricomas y ceras epicuticulares. Así desde el segundo cuarto del siglo XX se han desarrollado trabajos utilizados en la taxonomía de la familia como los de Dyal (1936) o Schwarz (1936), este último basó su estudio en la presencia o ausencia de tricomas con formas estrelladas y fasciculadas como caracteres que distinguen a los encinos (Tschan y Denk, 2012). De manera importante el gran trabajo monográfico de Camus comprendido en los años 1934 a 1954 incluyó el análisis también de tricomas con ilustraciones detalladas y aunque incompleto para la familia señala la importancia de los tricomas para la discriminación de especies cercanas (en Jones, 1986; Tschan y Denk, 2012). Hardin (1975, 1976, 1979) publicó una serie de artículos de los tricomas de *Quercus* aunque restringida al sureste de Estados Unidos de gran valor, posteriormente Jones (1986) describe el indumento foliar y realiza la importancia de las diferencias existentes entre el haz y el envés (Tschan y Denk, 2012). Siguiendo la línea de trabajo de estos investigadores Jones (1986) intentó proveer una clasificación de tricomas pero para toda la familia Fagaceae, dividiéndolos en tres grupos; no glandulares, intermedios y glandulares, describiendo 19 tipos diferentes en un trabajo muy completo. Así diversos autores siguieron publicando diferentes trabajos de las características de los tricomas de los encinos pero recientemente Tschan y Denk (2012) discuten los errores que ellos encuentran en el muestreo de dichos trabajos y lo subjetivas que pudieron llegar a ser las clasificaciones y finalmente proponen en su trabajo de *Quercus* mediterráneos de la subsección *Galliferae* solo 6 diferentes tipos de



tricomas describiendo la variación y equivalencia de su nomenclatura con las preexistentes, además de analizar la forma y abundancia de ceras epicuticulares.

Objetivos

Analizar las diferencias que presentan los elementos que conforman la arquitectura foliar en estas tres especies.

Determinar micromorfológicamente los tipos de tricomas que presentan las tres especies.

Materiales y Método

Para cada una de las tres especies fueron seleccionados tres ejemplares de la colección del herbario FCME y previa autorización se obtuvo una hoja de cada ejemplar. Los criterios de selección fueron: el estado de conservación de los ejemplares, que los mismos contaran con gran cantidad de hojas para no causar mutilaciones que afectaran la información que proveen los ejemplares y que las láminas estuvieran completas.

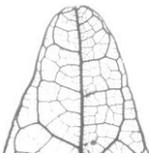
Una vez que se aislaron las hojas, éstas fueron segmentadas para su mejor manejo ya que por lo regular las hojas son muy grandes; siempre conservando tres secciones: la base, la zona media y el ápice. Obtenidas las fracciones, fueron sometidas a una técnica de aclarado para lo cual las hojas secas se incluyeron en NaOH al 10% a 80°C durante 15 minutos en promedio, revisándolas periódicamente hasta que se oscurecieran y comenzaran a tornarse translúcidas, llegado ese estado se colocaron en una caja Petri y fueron enjuagadas con agua corriente hasta que el agua se mantuviera totalmente clara. Inmediatamente después los fragmentos se sumergieron en una solución de NaClO 70% grado reactivo y fueron expuestos a la luz solar durante aproximadamente 30 minutos hasta que viraron su color a blanco en toda la superficie del fragmento; posteriormente se enjuagaron con agua corriente. Al tiempo en que concluyó la diafanización de los fragmentos foliares se realizó la tinción, para lo cual en primer lugar los fragmentos se deshidrataron en alcoholes graduales en diluciones del 50%, 70% 85% y 96% en periodos de 30 minutos cada uno, al terminar este proceso se



trasladaron a safranina alcohólica al 5% durante treinta minutos, al final se enjuagaron los excesos con alcohol 96% y se colocan en alcohol absoluto en un periodo de 10 minutos. Finalmente se colocaron en una solución xilol-alcohol 1:1 durante 10 minutos y en xilol absoluto, donde permanecieron alrededor de un minuto. Para preservarlas para su posterior análisis fueron montadas en placas de vidrio comercial de 3mm en una matriz de resina sintética para microscopia y se dejaron secar en una estufa durante dos semanas hasta que la resina solidificó.

Para la descripción de la arquitectura foliar se tomaron como base los caracteres y la nomenclatura utilizada en el Manual de Arquitectura Foliar de Ellis *et al.* (2009) y en el trabajo de Hickey (1974). Las hojas aclaradas y montadas fueron fotografiadas en el Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias UNAM con el uso de un microscopio estereoscópico con una cámara digital Canon EOS adaptada al mismo.

Para la obtención de las imágenes mediante el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), se utilizaron solamente hojas que tuvieran la textura coriácea del género, ya que las hojas jóvenes presentan una gran cantidad de indumento que puede ser deciduo. De esta manera se homogeneizaron las muestras en grado de madurez para evitar el sesgo producido por el uso de material en diferentes etapas. Se corroboró mediante microscopio óptico que el indumento que presentaban las muestras que se tomaron fuera representativo del tipo y densidad que se encuentra generalmente las especies. Posteriormente fueron tomados, con previa autorización del herbario FCME, cuatro segmentos cuadrados de aproximadamente 5 mm por lado por cada especie, mismos que fueron montados sobre los portamuestras del MEB con el uso de cinta adhesiva de manera que se pudiera analizar el haz como el envés de las hojas en regiones con presencia de venas secundarias y espacios intercostales. Al tener montadas las muestras, el técnico responsable del Laboratorio de Microscopía de Barrido de la Facultad de Ciencias UNAM las cubrió con oro con el uso de una ionizadora Denton Vacuum Desk II para poder obtener las imágenes. Finalmente en dos sesiones y con la ayuda del técnico se obtuvieron 64 imágenes digitales a partir del MEB Jeol JSM-5310LV del indumento presente en las tres especies, de las cuales



fueron seleccionadas las que mostraban los campos con tricomas más nitidos y mejor representados, se procesaron con el software Adobe Photoshop versión 6 para agregar color y realzar los tricomas.

Resultados

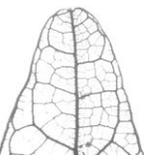
A continuación se presenta la descripción de la arquitectura foliar conforme el manual de Ellis et al. (2009) de cada una de las tres especies de este estudio acompañadas de imágenes de diferentes campos del material aclarado, en el apéndice 2 se encuentran las tablas con los *scores* como se indica en dicho manual.

Además se presenta una breve descripción de los tricomas y ceras epicuticulares con base en las imágenes obtenidas con el uso del MEB.

Arquitectura foliar

Quercus phymafolia

Hojas enteras, pecioladas que se insertan al tallo de manera alterna, el peciolo generalmente es semiterete; la unión de la lámina al peciolo es marginal, tamaño de la lámina mesófila, de forma elíptica a oblanceolada y con una relación L:A \approx 3:1, lámina simétrica en la zona media, algunos ejemplares asimétricos basalmente, lámina alobada y no dentada generalmente, si presenta dientes éstos en dirección apical (margen serrado); ángulo apical agudo, forma del ápice recto, ángulo de la base agudo y forma recta. Venación primaria pinnada con una sola vena basal y sin la presencia de venas agróficas. Venación secundaria mixta; basalmente eucamptódroma, en la zona media y hacia el ápice semicraspedódroma-craspedódroma pudiendo ser broquidódroma en la porción apical también; ángulos de las venas secundarias con respecto a la primaria en promedio de 41° en el ápice, 48° en la región media y de 58° en la parte basal de la lámina, sin la presencia de interiores secundarias ni secundarias menores y con una vena fimbrial marginalmente. Espacios entre las venas secundarias mayores decrece suavemente de forma proximal, la unión de estas a la vena primaria es de forma excurrente. Las venas intersecundarias tienen generalmente un curso perpendicular a la vena primaria y con un largo menor al 50% de la subyacente secundaria, el curso distal es paralelo a la secundaria subyacente y tienen una frecuencia menor a una por espacio



intercostal. Venación terciaria percurrente mixta (recto, sinuoso y convexo) formando ángulos obtusos con respecto a la vena primaria, mismos que se incrementan hacia el margen, existen venas epimediales terciarias alternas percurrentes con un curso proximal perpendicular a la vena media y un curso distal paralelo a las demás intercostales terciarias; el curso terminal que presentan las venas terciarias es en forma de bucle. La venación de cuarto orden forma un retículo con venas en disposición alterna, los elementos de quinto orden forman un retículo también con ángulos mas o menos regulares. La areolación esta bien desarrollada. Si el margen es serrado, el espacio que registran los dientes es irregular y solo existe un orden de los mismos, solamente se observa un diente por centímetro en la zona media de la lámina, seno que forman los dientes redondeado, venas secundarias llegando al ápice del diente formando un mucrón que puede estar en el flanco proximal del diente.

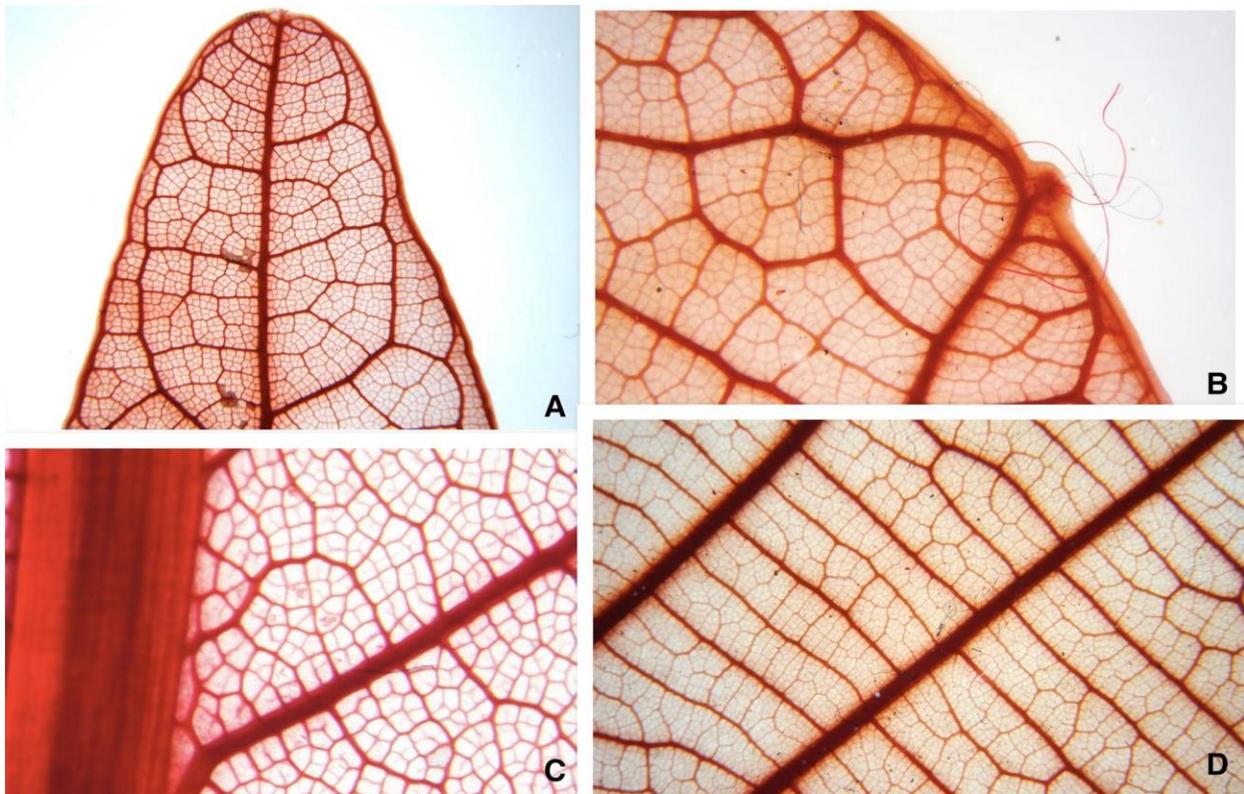
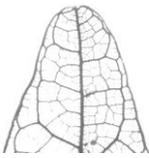
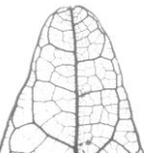


Figura 12 Detalle de los aclarados de *Quercus phymaefolia* **A.-** ápice de la hoja con venación broquidódroma **B.-** detalle de un mucrón donde se aprecia el término de los elementos de segundo y tercer orden, **C.-** detalle de la vena primaria y secundaria con la areolación **D.-** distribución de los elementos de 3er orden (percurrente mixto).



***Quercus resinosa* Liebm.**

Hojas enteras, pecioladas que se insertan al tallo de manera alterna, el peciolo es pulvinado en su adhesión a la ramilla y canaliculado; la unión de la lámina al peciolo es marginal, tamaño de la lámina mesófila, de forma obovada y con una relación L:A \approx 1.9:1, lámina simétrica en la zona media y simétrica basalmente, lámina alobada y dentada generalmente, si presenta dientes estos en dirección apical (margen serrado), si el margen es entero, de apariencia sinuosa con el mucrón conspicuo. Ángulo apical obtuso, forma del ápice convexo y algunas veces apiculado, ángulo de la base agudo y forma recta. Venación primaria pinnada con una sola vena basal y sin la presencia de venas agróficas. Venación secundaria mixta; basalmente eucamptódroma o broquidódroma, en la zona media y hacia el ápice semicraspedódroma-craspedódroma pudiendo ser cladódroma en la porción apical también; los ángulos de las venas secundarias con respecto a la primaria son en promedio de 40° en la parte apical, de 53° en la zona media y de 57° en la parte basal de la lámina, sin la presencia de interiores secundarias ni secundarias menores y con una vena fimbrial marginalmente. Los espacios entre las venas secundarias mayores decrece suavemente de forma proximal o se puede mantener constante y la unión de estas a la vena primaria es de forma excurrente. Las venas intersecundarias tienen generalmente un curso perpendicular a la vena primaria y con un largo menor al 50% de la subyacente secundaria, el curso distal es paralelo a la secundaria subyacente y tienen una frecuencia menor a una por espacio intercostal. La venación terciaria es percurrente mixta (recto, alterno) formando ángulos obtusos con respecto a la vena primaria mismos que se incrementan hacia el margen, existen venas epimediales terciarias alternas y opuestas percurrentes con un curso proximal perpendicular a la vena media y un curso distal paralelo a las demás intercostales terciarias; el curso terminal que presentan las venas terciarias es en forma de bucle. La venación cuaternaria forma un retículo con venas en disposición alterna, los elementos de quinto orden forman un retículo también con ángulos mas o menos regulares. La areolación esta bien desarrollada. Si el margen es serrado, el espacio que registran los dientes es irregular y



solo existe un orden de los mismos, son de forma redondeada y solamente se encuentra un diente por centímetro en la zona media de la lámina, el seno que forman los dientes es redondeado, la vena secundaria llega al ápice del diente formando un mucrón que puede estar en el flanco proximal del diente.

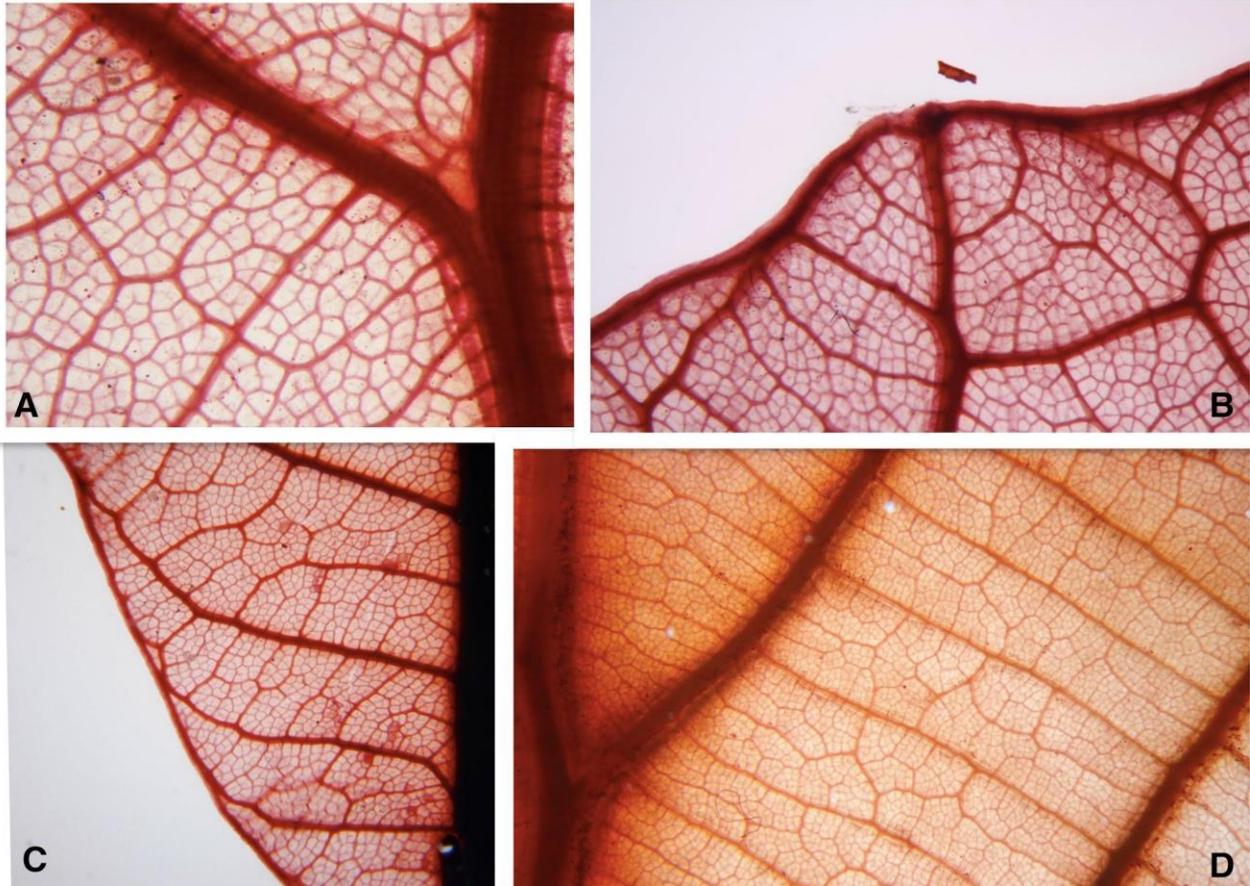
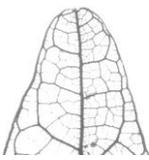
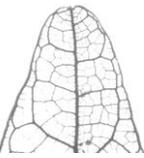


Figura 13 Elementos de *Quercus resinosa* A.- detalle de la vena primaria y secundaria con la areolación, B.- diente con mucrón y término de los elementos de segundo y tercer orden, C.-venación basal eucamptódroma, D.- la disposición de los elementos de tercer orden por lo regular es recta o convexa.



***Quercus magnoliifolia* Née.**

Hojas enteras, pecioladas que se insertan al tallo de manera alterna, el peciolo es pulvinado y ennegrecido generalmente, en su adhesión a la ramilla y canaliculado; la unión de la lámina al peciolo es marginal, tamaño de la lámina mesófila a megáfila, de forma obovada, elíptica en algunos ejemplares lanceolada y con una relación L:A \approx 2:1, lámina simétrica en la zona media y simétrica basalmente, lámina alobada y dentada generalmente, si presenta dientes estos en dirección apical (margen serrado), en raras ocasiones el margen es entero, de apariencia más o menos sinuosa y el mucrón conspicuo. Ángulo apical obtuso, forma del ápice acuminado generalmente pudiendo presentar formas convexas o redondeadas, ángulo de la base agudo y forma recta. Venación primaria pinnada con una sola vena basal y sin la presencia de venas agróficas. Venación secundaria mixta; basalmente eucamptódroma, en la zona media y hacia el ápice semicraspedódroma-craspedódroma pudiendo ser cladódroma en la porción apical también; los ángulos de las venas secundarias con respecto a la primaria son en promedio de 41° en la parte apical, 52° en la región media y de 59° en la parte basal de la lámina, sin la presencia de interiores secundarias ni secundarias menores y con una vena fimbrial marginalmente. Los espacios entre las venas secundarias mayores decrece suavemente de forma proximal y la unión de estas a la vena primaria es de forma excurrente. Las venas intersecundarias no son muy comunes, si se presentan tienen generalmente un curso perpendicular a la vena primaria y con un largo menor al 50% de la subyacente secundaria, el curso distal es ramificado y tienen una frecuencia menor a una por espacio intercostal. La venación terciaria es percurrente mixta con predominancia de formas convexas formando ángulos obtusos con respecto a la vena primaria mismos que se incrementan hacia el margen, existen venas epimediales terciarias alternas y opuestas percurrentes con un curso proximal perpendicular a la vena media y un curso distal paralelo a las demás intercostales terciarias; el curso terminal que presentan las venas terciarias es en forma de bucle. La venación cuaternaria forma un retículo con venas en disposición alterna u opuesta, los elementos de quinto orden forman un retículo también con ángulos más o menos regulares. La areolación está bien desarrollada. Si el margen es serrado el espacio que



registran los dientes es irregular y solo existe un orden de los mismos, son de forma redondeada y solamente se encuentra un diente por centímetro en la zona media de la lámina, el seno que forman los dientes es redondeado, la vena secundaria llega al ápice del diente formando un mucrón que puede estar justo en el ápice o en el flanco proximal del diente.

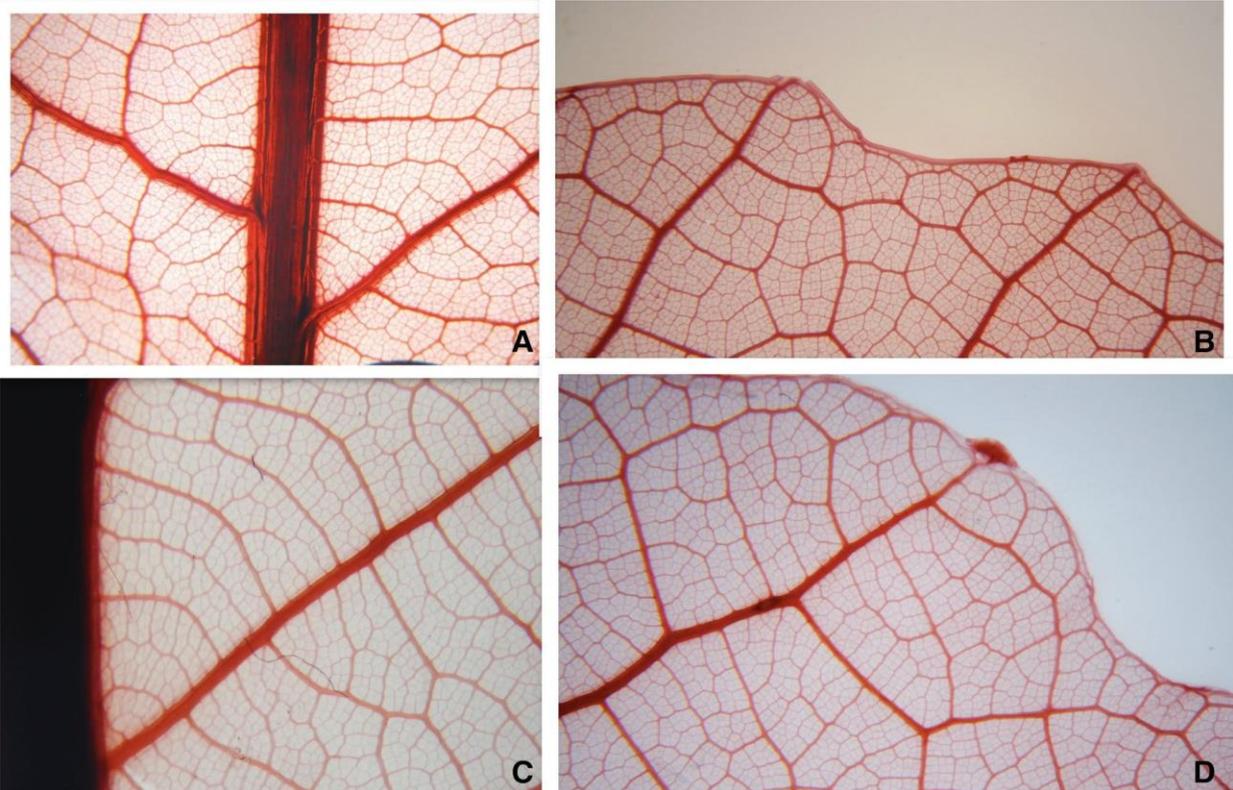


Figura 14 Lámina de *Quercus magnoliifolia* **A.-** Vena primaria y secundaria con areolación **B.-** venación craspedódroma **C.-** detalle de los elementos de tercer orden **D.-** diente y mucrón con la disposición de los elementos de tercer orden.

Tabla 6 Principales diferencias entre caracteres descritos por la arquitectura foliar en las tres especies.

Especie	Pecíolo	Tamaño Lámina	Forma y relación L:A	Ángulo apical/basal lámina	Ápice	Venación Secundaria
<i>Q. phymaifolia</i>	Largo Semiterete Pubescente	Mesófila	Oblanceolada, elíptica, oblanceolada 3:1	Agudo/agudo	Recto	Eucamptódroma Semicraspedódroma Craspedódroma Broquidódroma
<i>Q. magnoliifolia</i>	Corto-med. Pulvinado oscuro Glabro	Mesófila Megáfila	Obovada, elíptica, 1.9:1	Obtuso/agudo	Acuminado, convexo	Eucamptódroma Craspedódroma Semicraspedódroma
<i>Q. resinosa</i>	Corto Pulvinado Pubescente	Mesófila Megáfila	Obovada 1.9:1	Obtuso/agudo	Convexo, acuminado	Eucamptódroma Craspedódroma Semicraspedódroma

Microscopía Electrónica de Barrido

De acuerdo a las imágenes obtenidas a partir del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), el haz de *Quercus phymafoia* muestra tricomas estrellados o “estelados” tipo 6 de acuerdo con Jones (1986) y se distinguen por su composición de tres o más elementos unicelulares, no glandulares y generalmente de paredes gruesas que surgen de un mismo punto de unión; éstos además se desarrollan paralelos a la superficie de la lámina (adpresos). Los tricomas visualizados son de alrededor de 15 radios con apariencia verrucosa, cubiertos y rodeados de costras o pequeños trozos de ceras epicuticulares (Fig. 15). En el envés los tricomas son estrellados tipo 6 de 14-17 radios con apariencia más granulosa, éstos con presencia de pequeños trozos de ceras epicuticulares con tricomas glandulares vermiformes o tricomas uniseriados simples tipo 15 de Jones (1986) intercalados entre sí y colapsados presuntamente por el proceso de herborizado, los tricomas cubren casi totalmente la superficie abaxial de la lámina (Fig. 16), pero dejan entrever los estomas. De acuerdo con la clasificación de Valencia & Delgado (2003) podríamos considerar la superficie adaxial como glabrescente y la abaxial como pelosa.

En el caso de *Quercus resinosa*, este presenta tricomas estrellados de 8-12 radios del tipo 6 en la clasificación de Jones (1986) distribuidos un tanto más juntos que en el caso de *Quercus phymafoia* y con mayor cantidad también de ceras epicuticulares aunque estas forman gránulos más que costras u hojuelas y trozos pequeños (Fig. 17). En el envés encontramos tricomas estrellados de 10-15 radios con pequeños trozos de ceras, y una gran cantidad de tricomas glandulares vermiformes distribuidos densamente sobre la lámina impidiendo ver los estomas. Aunque la cantidad de tricomas se incrementa en la superficie adaxial aún se considera glabrescente y la porción abaxial es peluda (Fig.18).

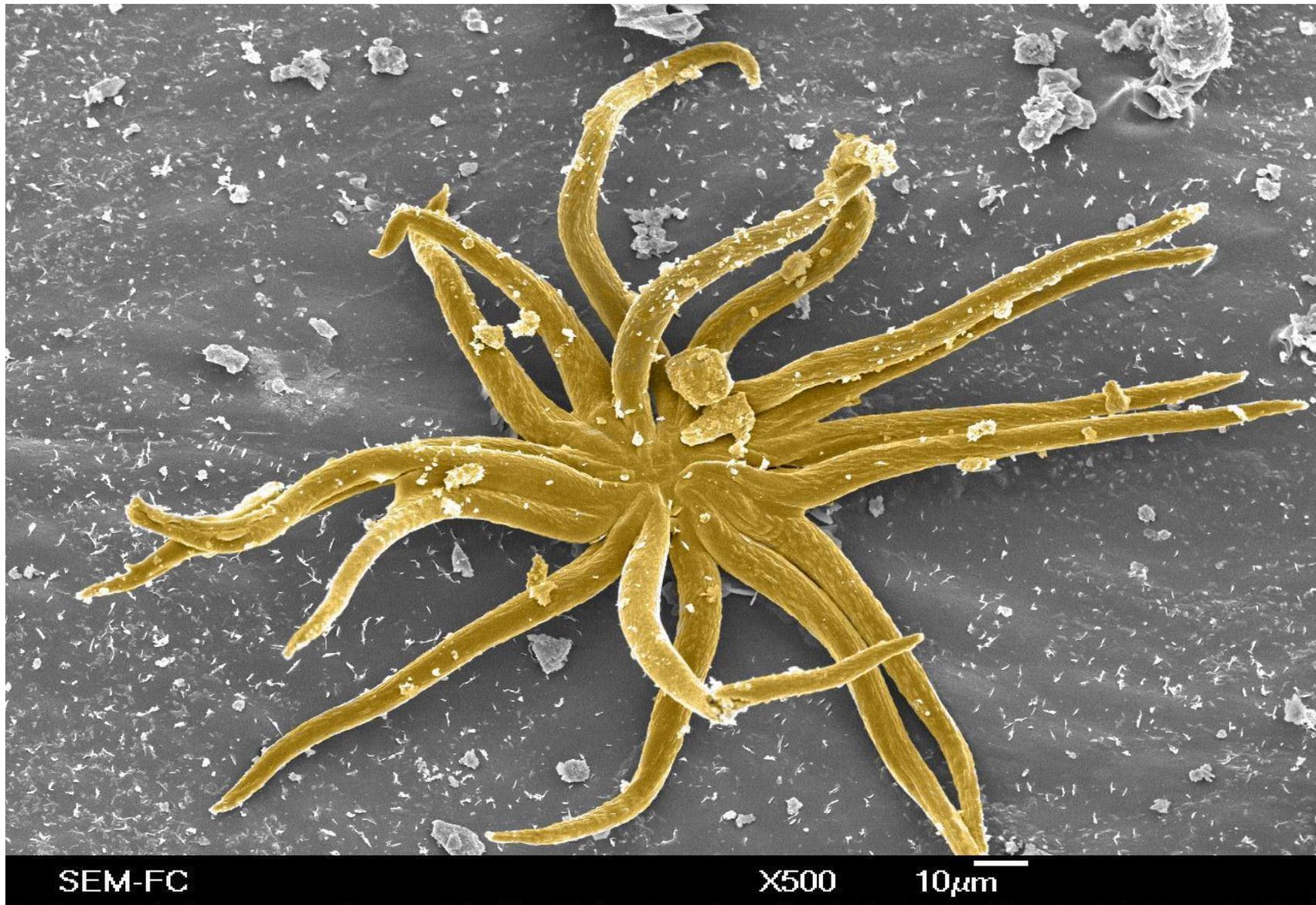


Figura 15 Tricoma estrellado en el haz de *Quercus phymaefolia* con textura verrucosa, con ceras epicuticulares en granos y hojuelas.

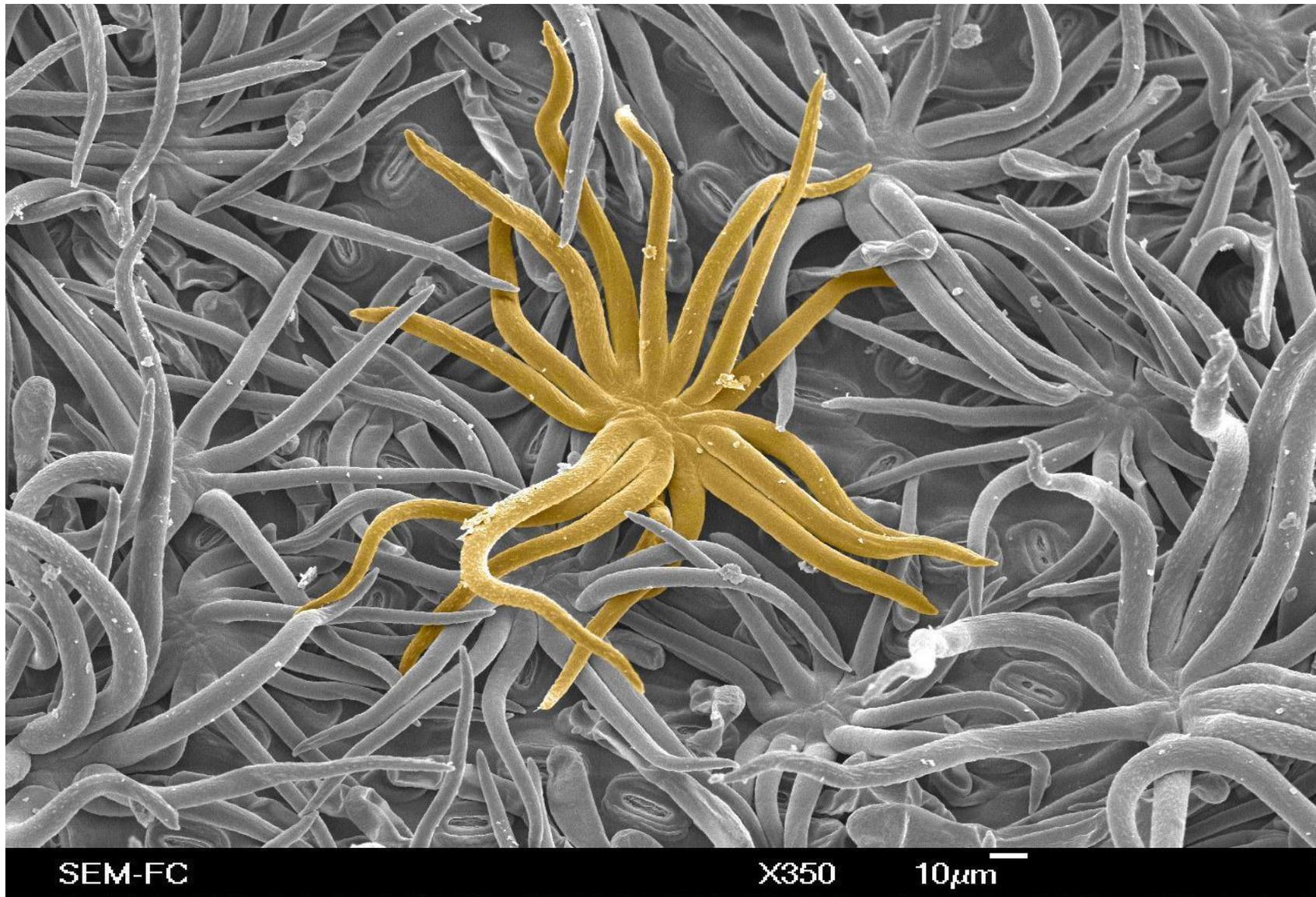


Figura 16 Tricoma estrellado de *Quercus phymafoia* en el envés con hojuelas de cera.



Figura 17 Tricoma estrellado en el haz de *Quercus resinosa* con gránulos, hojuelas y pequeños fragmentos de cera.

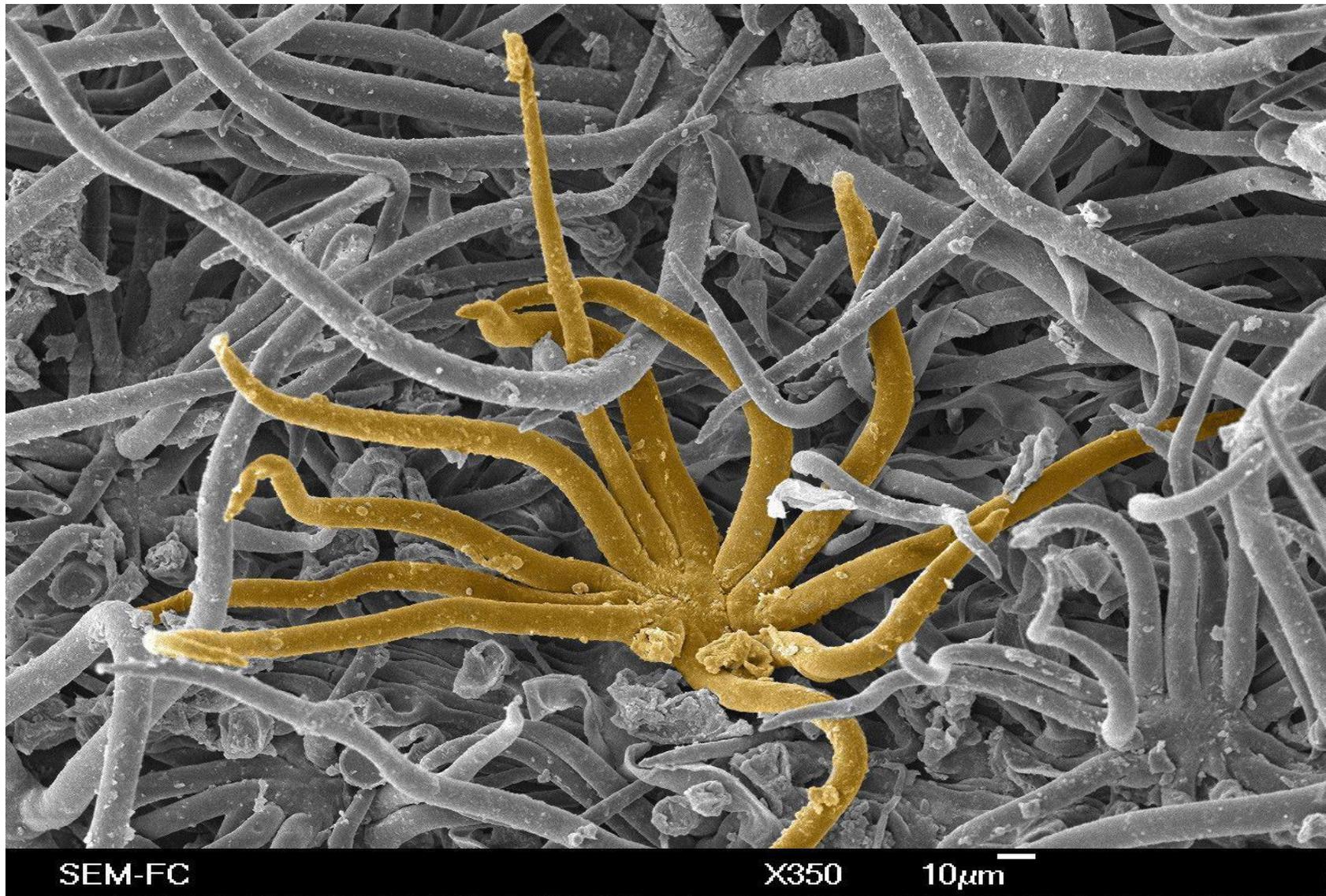


Figura 18 Tricoma estrellado en *Quercus resinosa*, con la presencia de gránulos de cera.

Finalmente *Quercus magnoliifolia* presenta en el haz tricomas estrellados de 8-12 radios tipo 6, algunos de estos radios parecen no partir del mismo plano lo que Jones (1986) considera en bicapa, además de tricomas glandulares vermiformes, las ceras epicuticulares que presentan son costras y espículas en su mayoría (Fig. 19). En el envés encontramos tricomas estrellados de 5-12 radios intercalados con una gran cantidad de tricomas glandulares vermiformes, este tomento se distribuye constante y abundantemente sobre la lámina pero deja entrever los estomas, las ceras epicuticulares que presenta son pequeñas hojuelas en muy baja cantidad (Fig. 20). Así consideramos la superficie adaxial glabrescente aunque algunos ejemplares pueden poseer los tricomas distribuidos muy laxamente lo que da una apariencia glabra totalmente, y la porción abaxial es pelosa como las otras especies presentes en este estudio.

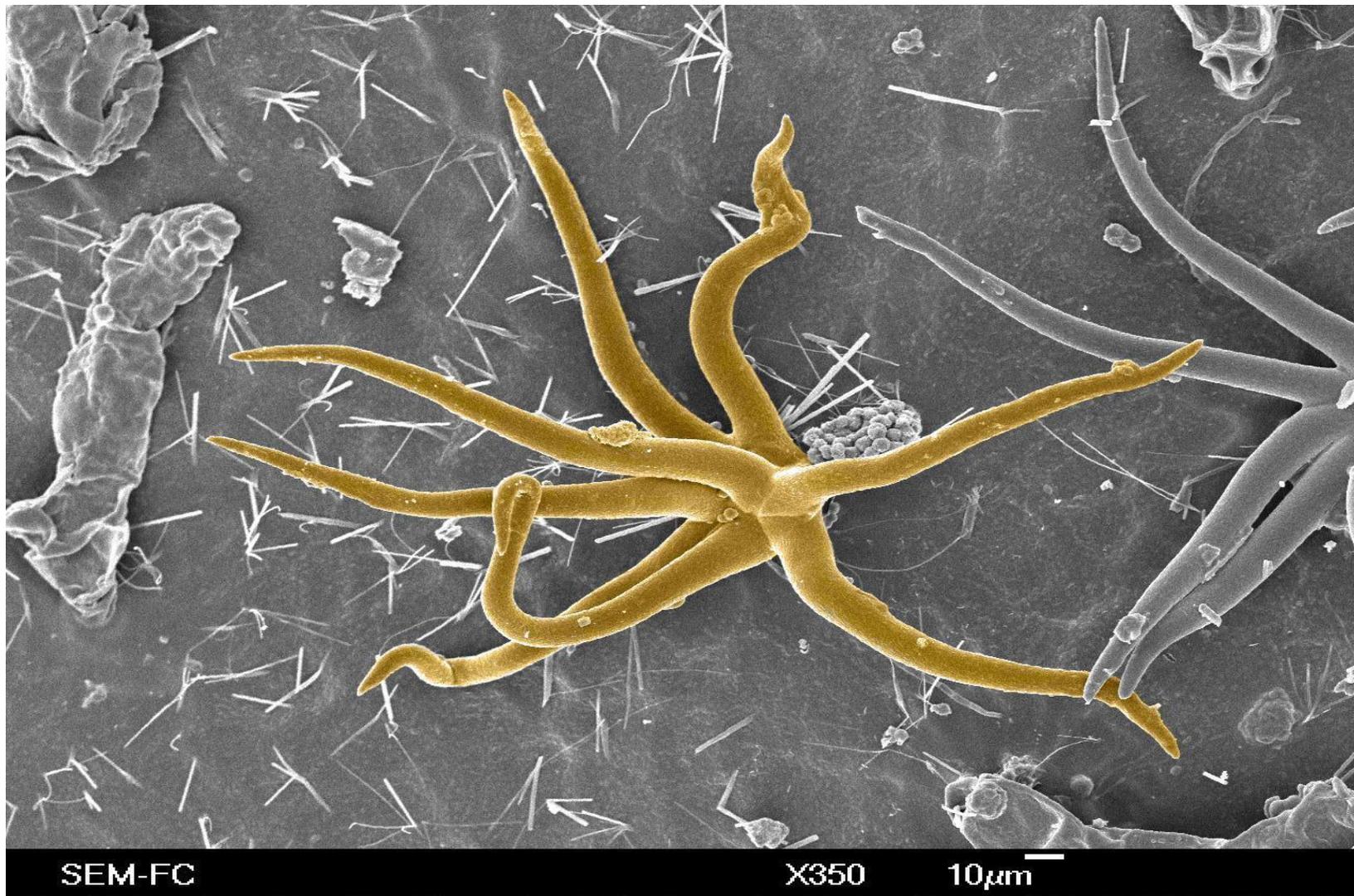


Figura 19 Tricoma estrellado en dos capas en el haz de *Quercus magnoliifolia* con un tricoma glandular uniseriado, presenta espículas y granulos de cera.

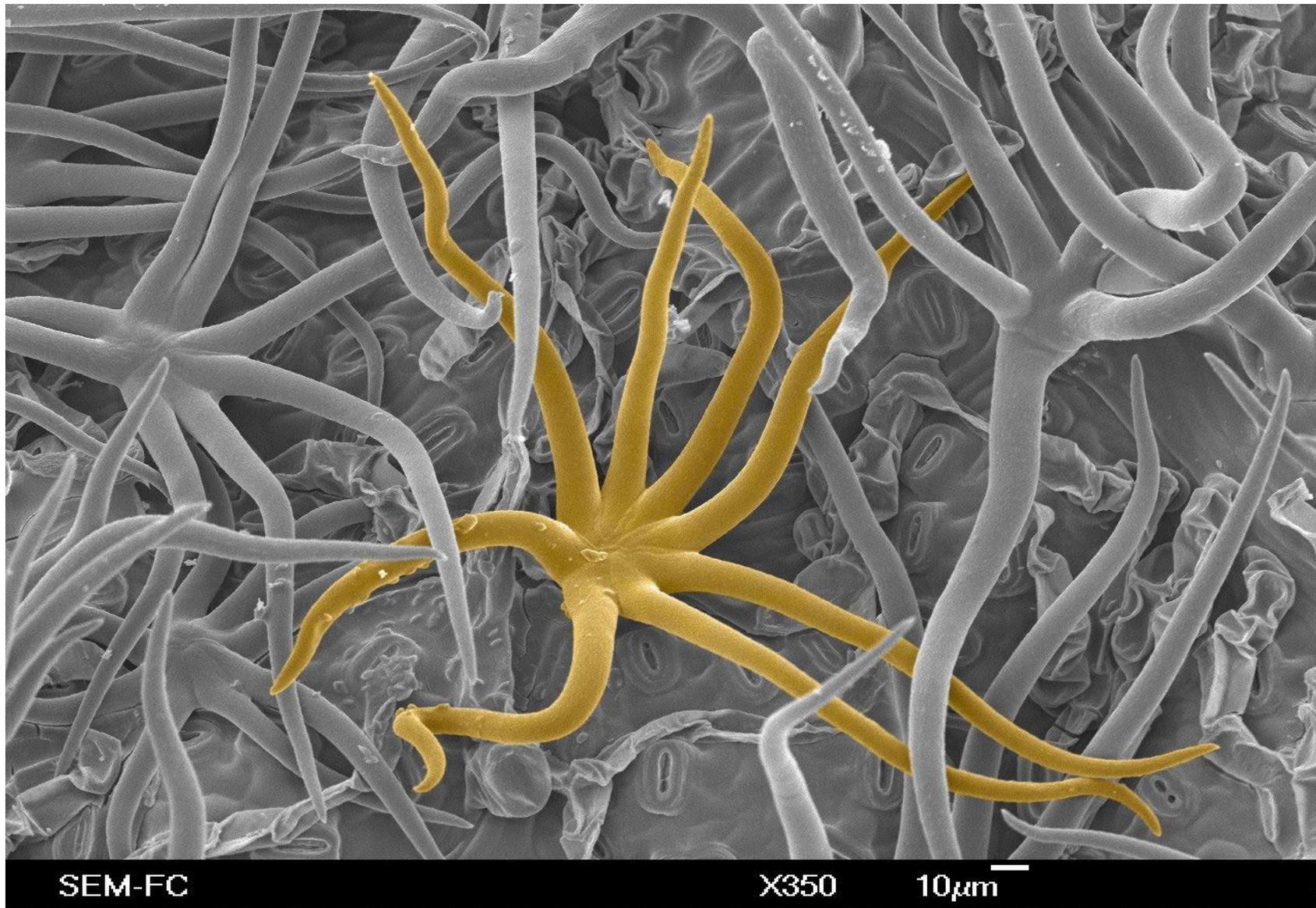


Figura 20 Tricoma estrellado de *Quercus magnoliifolia* en el envés con tricomas glandulares, con algunas hojuelas de cera

Discusión

La arquitectura foliar que ha demostrado ser de gran utilidad para la discriminación de diferentes taxa principalmente en la paleobotánica y en plantas actuales, logra posicionarse como una herramienta poderosa inclusive a nivel infragenérico. En el caso particular de las especies estudiadas las diferencias no son tan conspicuas como en otros trabajos, ya que aunque se puede visualizar una gran cantidad de caracteres y estados de carácter que evidencian diferencias entre las descripciones provistas. Es decir, a partir de los resultados dichos caracteres no parecen ser exclusivos de las especies, pues si bien en *Quercus phymafoia* encontramos un patrón de venación broquidódromo este no se mantiene constante en todas las hojas que se pudieron revisar en los herbarios FCME y MEXU; la disposición de los elementos de tercer orden aparecen mixtos en *Quercus phymafoia* y *Quercus magnoliifolia* y rectos o convexo en *Quercus resinosa*, presentando esta disposición en las tres especies en otras hojas de los ejemplares herborizados, así como la presencia de venas epimediales, es por este motivo que aunque se podría describir y enfatizar en los caracteres que difieren entre los ejemplares aclarados que se trabajaron, no se puede aseverar que dichas diferencias puedan tomarse como caracteres distintivos por especie. Por otro lado caracteres como tamaño, forma e indumento de los peciolos sí parecen ser distintivos, pues *Quercus phymafoia* presenta peciolos más largos de 5-13.5 mm y 2.5-3.5mm de ancho cubiertos de indumento, mientras *Quercus magnoliifolia* tiene peciolos de 3-11 mm de largo y 2-5.5 mm de ancho engrosados en la zona de adhesión a la ramilla, oscuros y glabros-glabrescentes, y *Quercus resinosa* cuenta con peciolos de 2.5-13.5 mm de largo y 3-7 mm de ancho cubiertos densamente por indumento. Aunque las medidas parecieran sobreponerse es muy evidente el grosor y el largo al momento de analizar el ejemplar de herbario, pues dichos peciolos soportan hojas mesófilas siempre en *Quercus phymafoia*, pero en el caso de *Quercus magnoliifolia* y *Quercus resinosa* generalmente presentan hojas megáfilas evidenciando la proporción entre el peciolo y la lámina. El tipo de venación secundaria parecen compartirlo las tres especies, pero el número de elementos de este orden no, ya que *Quercus resinosa* presenta de 15-26 elementos, *Quercus magnoliifolia* 13-19 y *Quercus phymafoia* 12-17. Finalmente la forma de la hoja suele ser más angosta en *Quercus phymafoia*

mostrando formas oblanceoladas a elípticas, mientras que *Q. magnoliifolia* y *Q. resinosa* generalmente presentan formas obovadas a anchamente obovadas lo que repercute en los ángulos basales y apicales que se forman.

Referente al análisis de los tricomas y ceras epicuticulares encontramos que en las tres especies se presentan los mismos tipos de tricomas que son el estrellado tipo 6 de Jones (1986) y con el mismo nombre en la clasificación propuesta por Tschan y Denk (2012) en la que consideran toda la variación que encuentra en este tipo de tricomas como un solo tipo. Aparentemente en *Quercus magnoliifolia* se presentan tricomas estrellados en dos capas pero generalmente se encuentran en una sola capa, también el número de radios que presentan las tres especies parecen ser diferentes siendo mayor el número de radios en *Quercus phymafolia* (12-16) respecto a las otras dos especies, pero de acuerdo con Tschan y Denk (2012) muchos de los trabajos carecen de análisis cuantitativos que puedan aseverar con certeza, que el número de radios pueda agrupar especies estadísticamente; también en su estudio de la sección *Lobatae* Valencia y Delgado (2003) abordan la caracterización cualitativa de los tricomas ya que el número de muestras que procesaron es bajo, de esta manera y analizando los datos de los tricomas estrellados que analizan Tschan y Denk (2012) hablan de rangos de 3-16 radios con una media de siete, esto es un rango de variación bastante grande, lo que apunta a que aunque el número de radios que encontramos y la textura de los mismos difiere entre las tres especies debemos de aumentar el tamaño muestral para aseverar diferencias. Por otro lado Jones (1986) reporta el tipo de tricomas estrellado como de amplia representación en los géneros *Quercus* y *Castanea* y en observaciones personales he podido corroborarlo con una gran cantidad de individuos de otras especies del género y sección. Tschan y Denk (2012) al hacer la descripción generalizada de este tipo de tricomas los reporta con texturas verrucosas a tuberosas, lo que indica que el carácter se distribuye regularmente en estos tricomas, aunque solo se presentan en *Quercus phymafolia* con apariencia verrucosa. Los tricomas glandulares vermiformes o del tipo 15 propuestos por Jones (1986) y uniseriados por Tschan y Denk (2012) los encontramos distribuidos regularmente por la superficie abaxial de todas las hojas y en menor medida en la adaxial, estos tricomas le

confieren un color ámbar-ocre a las hojas, es por esto que generalmente *Quercus phymafoia* recibe esa tonalidad que la caracteriza.

Consideraciones Finales

Después de analizar macro y micromorfológicamente los caracteres más importantes utilizados en la determinación de taxa en el género *Quercus* se encontraron suficientes evidencias tanto cuantitativas como cualitativas para aseverar que la mayoría de los ejemplares que eran problemáticos en la determinación en los herbarios y que eran asignados indistintamente a *Quercus magnoliifolia* y *Quercus resinosa* pertenecen a una entidad taxonómica distinta, por lo que se decidió reportar como especie nueva. Los caracteres que le proveen identidad se han reportado como hojas elípticas, generalmente mesófilas con ramillas, peciolo y lámina indumentadas con tricomas simples, estrellados y glandular-vermiformes, venación craspedódroma generalmente y algunas veces broquidódroma en la porción apical, con la presencia de drusas y cristales en el mesófilo y elementos de segundo orden, el cuadro comparativo de todos los caracteres se encuentra en el apéndice.

Finalmente se realizó un mapa de distribución de las tres especies con el uso del software (QGIS 2.8.1 Wien) (Fig. 21) en el cual se puede apreciar que con los datos de las coordenadas que se recabaron en los herbarios, solo se encontró una región en Michoacán en donde *Quercus magnoliifolia* y *Quercus resinosa* pudieron haber hibridado para proveer morfologías intermedias que llegaran a generar una entidad taxonómica como *Quercus phymafolia*, ya que la mayoría de los ejemplares de éste se encuentran en el estado de Guerrero, es por este motivo que no se puede inferir con certeza la naturaleza híbrida del mismo.

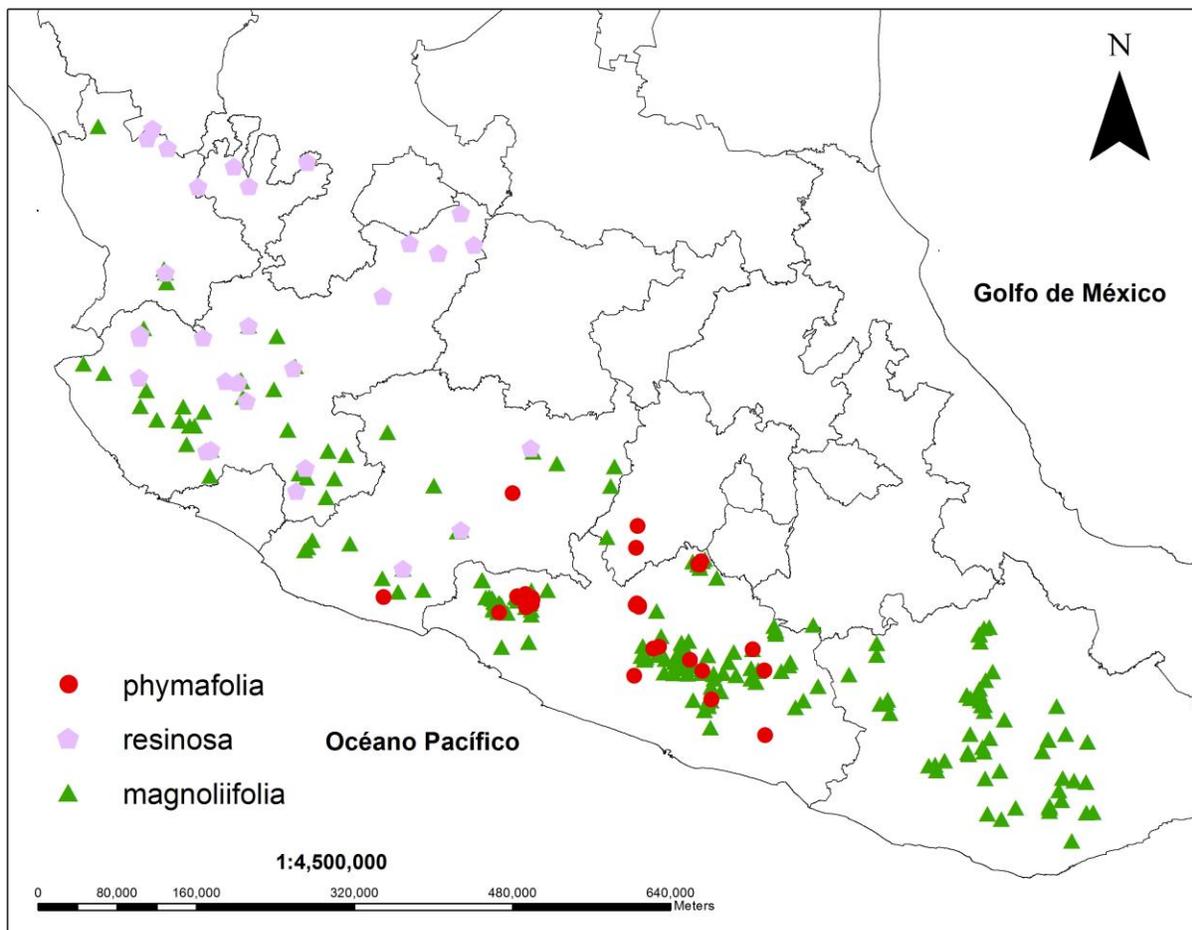


Figura 21 Distribución de las especies estudiadas en México, basado en las georeferencias de los ejemplares herborizados

Conclusiones

-La morfometría geométrica se posiciona como una de las herramientas más poderosas con las que podemos estudiar la variación de la forma en las hojas del género *Quercus* como órgano con mayor poder taxonómico

-La variación morfológica de la lámina puede atribuirse a diferentes fenómenos biológicos, pero existen formas promedio que proveen identidad a las especies y es necesario delimitarlas de forma clara.

-La descripción detallada de caracteres vegetativos es un aspecto que ha quedado relegado en la taxonomía de las angiospermas, pero en grupos donde los elementos florales no proveen información, es necesario su exhaustivo análisis en la búsqueda de caracteres límites entre las especies.

-La arquitectura foliar es una herramienta de gran utilidad pues provee descripciones de todos los elementos que componen la lámina foliar, sin embargo en especies cercanas estos elementos pueden no presentar una gran variación, hecho que no resta importancia al análisis sino que lo enfoca en otro sentido.

-En los tejidos que componen la hoja se pueden alojar diferentes tipos de cristales, producto de la actividad fisiológica en los organismos mediada por las condiciones ambientales, este carácter está poco estudiado en el género y podría aportar información valiosa en la delimitación de las especies.

-El indumento que poseen las hojas así como los derivados epidérmicos en la familia Fagaceae son caracteres de suma importancia en la delimitación de los taxa, es por esto que es preciso un análisis y descripción detallada de los mismos. Pero es importante que esta exploración tenga un diseño experimental basado en la estadística para que los resultados puedan ser concluyentes.

-Los fenómenos de hibridación pueden generar especies reconocidas por ese origen, pero al analizar en conjunto caracteres macromorfológicos y micromorfológicos así como la distribución de los taxa podemos especular la identidad de las especies.

Apéndice 1

Descripciones Taxonómicas y comparación entre las tres especies

Quercus phymaifolia

Árboles de hasta 20 (25) m de altura; ramillas surcadas de 2.5-4.1 mm de grueso, ocre, cubiertas densamente o rara vez laxamente de tricomas estrellados y simples adpresos o un tanto crispados con lenticelas distribuidas regularmente sobre la ramilla cubiertas generalmente por dicho indumento; yemas ovoides a anchamente ovoides de 1.8 - 4.1 mm de largo y 1.8 - 3.5 mm de ancho, escamas anchamente ovadas y con margen ciliado, regularmente cubiertas de tricomas simples adpresos; estípulas lineares o linear-lanceolada de 8 - 11 mm de largo y 0.35 - 0.8 mm de ancho; hojas maduras con pecíolos cubiertos de tricomas estrellados y simples adpresos de 5.1 - 13.4 mm de largo y 2.5 - 3.5 mm de ancho; láminas coriáceas, elípticas, obovadas, oblanceoladas y rara vez lanceoladas de 12.5 - 20 (26.5) cm de largo por 4.5 - 8 cm de ancho de 1.8 a 3 veces más largas que anchas; ápice agudo, acuminado terminando en mucrón; base cuneada, atenuada; margen entero, sinuoso a lobado-dentado por arriba de la base; venas secundarias de 12 - 17 a cada lado de la vena media, ascendentes, rectas, llegando enteras al margen, en el tercio proximal con venación eucamptódroma, en la zona media craspedódroma y en la región apical es variable (craspedódroma, broquidódroma, eucamptódroma); haz laxamente flocuoso con tricomas estrellados y glandulares vermiformes que generan un color ocre oscuro, la cantidad de tricomas se incrementa sobre las venas; envés densamente cubierto de tricomas estrellados de 11-17 radios y tricomas glandulares color ámbar, epidermis papilosa, todas las venas prominentes y cubiertas por el mismo indumento; amentos estaminados de 60-75 mm de largo, raquis de 55 - 72 mm de largo y 0.50 - 0.72 mm de grueso, cubierto de tricomas estrellados y simples hialinos adpresos o crispados, flores masculinas sésiles, distribuidas regularmente sobre el raquis, perianto de 0.7 - 1.3 mm de longitud unido 1/3 - 1/2 de su longitud con 5 - 7 lóbulos redondeados con margen fimbriado, cubiertos en la parte exterior de tricomas simples adpresos, estambres con filamentos de 0.95 - 1.4 mm de largo, anteras de 1.1 - 1.7 mm de largo, cuando maduras glabras. flores femeninas en grupos de 2 - 3 sobre un pedúnculo de 1.2 - 2.3 cm de largo y 0.4 - 0.9 mm de ancho, los estigmas (3) sobresalen de la flor; fruto de maduración anual en

grupos de 2 - 3 sobre un pedúnculo de 4.6 - 6.5 cm de largo por 1.9 - 2.4 mm de ancho; cúpula hemisférica de 15 - 27 mm de diámetro, 8 - 16 mm de largo y 6 - 12.5 mm de profundidad, margen recto con escamas deltoides cubiertas de tricomas simples adpresos; bellotas ocre, ovoides a anchamente ovoides de 22 - 32 mm de largo por 11 - 19 mm de ancho incluidas de 1/3 - 1/2 de su longitud total (fig. 22).

Ejemplares examinados MÉXICO. **GUERRERO. Ahuacuotzingo:** Ajuatetla, Reserva Campesina, *F. Casarrubias 1* (FCME); Ajuatetla, Reserva Campesina, *N. Diego 8965* (FCME) **Arcelia:** Cerca de la Cuadrilla, Campo Morado, *A. Ponce 698* (FCME); Cañada el Limón ladera SE, al SE de Campo Morado, *R. Cruz 6363* (FCME) **Atlixac:** 4 km delante de Atlixac por la carretera Chilpancingo-Chichihualco, *R.P.R. 13*(FCME); 4 km delante de Atlixac por la carretera Chilpancingo-Chichihualco, *R.P.R. 21* (FCME) **Ayutla de los Libres:** 22 km al E de Ayutla, rumbo a Pascala de Oro, *E. Velazquez 694* (FCME) **Chilpancingo de los Bravo:** Agua de Obispo, *L. F. Belmon 30* (FCME) **Copalillo:** 14 km al E de Papalutla, cruce Olinala-Xixitla-Papalutla, *A. Rincón 46* (FCME) **Heliodoro Castillo:** Tlacotepec 3.5 km al O camino a Huautla, *R. Cruz 3968* (FCME); Tlacotepec 2.7 km al N, camino a Chapultepec, *R. Cruz 3829* (FCME) **Taxco de Alarcón:** Entre Acuitlapan y Huajojutla, *K. Oyama 186* (FCME); Autopista México-Taxco, Guerrero, *K. Oyama 192* (FCME) **Técpan de Galeana:** 14 km al N de San Luis La Loma, hacia Puerto Rico, *S. Valencia 615* (FCME); El Platanillo, Tecpan-Los Balcones, *N. Diego 2851* (FCME) **Xochihuehuetlán:** 3.5 km por el camino a Acaxtlahuacan (Puebla) al O de la carretera Tolcingo-Tlapa, *S. Valencia, J. L. Contreras 223* (FCME) **Zirándaro:** Los Parajes, 3.54 km al NE, *J. Calónico 15194* (FCME); Los Parajes, 12.4 km al O, *J. Calónico 15367* (FCME); 15 km al E de Guayameo entre Las Piedras y Guacamayas, *J. L. Contreras 2002* (FCME); Los Parajes, 0.52 km al N, *J. Calónico 14848* (FCME) **MÉXICO. Tejupilco:** Rincon Ugarte Km 97, 3 km antes de Tejupilco Hidalgo, *O. G. Retana S/N* (FCME) **MICHOACÁN. Guayabos:** Al S de Villa Madero, *Albarrán, Peñaloza S/N* (FCME).

Análisis de caracteres morfológicos foliares para la delimitación taxonómica de tres especies de género *Quercus* sección *Quercus* (Fagaceae).

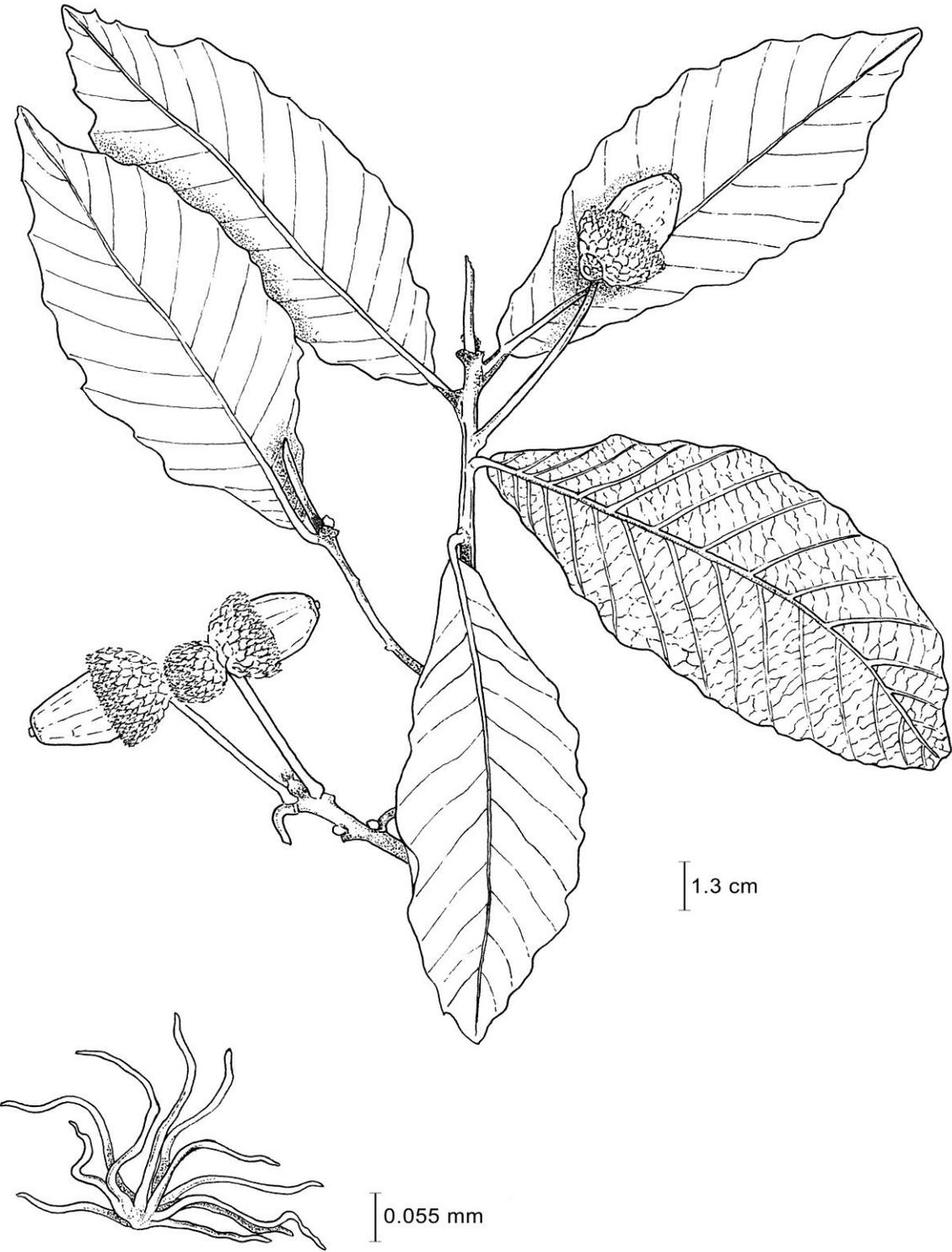


Figura 22 Ilustración de *Quercus phymifolia* con detalle en un tricoma estrellado del envés

Quercus magnoliifolia Née. Anales de Ciencias Naturales 3: 268. 1801.

-*Quercus circinata* Née, Anales de Ciencias Naturales 3: 272. 1801.

-*Quercus erubescens* Trel., Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 33: 315. 1934.

-*Quercus haematophlebia* Trel., Memoirs of the National Academy of Sciences 20: 66, pl. 74. 1924.

-*Quercus lutea* Née, Anales de Ciencias Naturales 3: 268. 1801

-*Quercus macrophylla* Née, Anales de Ciencias Naturales 3: 274. 1801.

-*Quercus magnoliifolia* var. *macrophylla* (Née) A. DC., Prodrromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 16(2): 27. 1864.

-*Quercus nudinervis* Liebm., Oversigt over det kongelige danske videnskabernes selskabs forhandlinger og dets medlemmers arbejder. 1854: 182. 1854.

-*Quercus platyphylla* E.F. Warb., Bulletin of Miscellaneous Information Kew 1939: 85. 1939.

-*Quercus rubescens* Trel., Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 33: 316. 1934.

-*Quercus tepicana* Trel. Memoirs of the National Academy of Sciences 20: 135, pl. 255. 1924.

Árboles de hasta 20 m de altura; ramillas de 1.8 - 6.4 mm de grueso, glabras, ligera a profundamente surcadas, con numerosas lenticelas blanquecinas regularmente distribuidas; yemas ovoides, anchamente ovoides o elipsoides de 2.2 - 5.4 mm de largo por 1.7 - 3.9 mm de grueso, escamas ovadas a anchamente ovadas color ocre, margen ciliado y superficie exterior glabra o glabrescente; estípulas lineares o lanceoladas de 5-9.6 mm de largo por 0.2 - 0.7 mm de ancho; hojas maduras con pecíolos glabros o glabrescentes de 3.9 - 11 mm de largo por 1.9 - 5.3 mm de grueso: láminas coriáceas, obovadas, anchamente obovadas o elípticas de 10.5 - 36 cm de largo por 6 - 23 cm de ancho 1.5 - 2.5 veces mas largas que anchas; ápice obtuso, apiculado terminando en un mucrón o bien retuso; base cuneada, subcordada, oblicua o atenuada; margen lobado o dentado por arriba de la base; venas secundarias de 13 - 19 a cada lado de la vena media, ascendentes, rectas, en el tercio proximal venación de tipo

eucamptódroma y hacia la zona media y apical del tipo craspedódroma pudiendo dividirse las venas cercanas al margen; haz glabro con venas lisas o ligeramente prominentes, ocasionalmente puberulento o bien con escasos tricomas glandulares y estrellados distribuidos de manera laxa sobre la lámina y en mayor abundancia sobre y cerca de las venas; envés densa o laxamente cubierto por tricomas glandulares vermiformes de color ámbar, o bien, ocre y tricomas estrellados de 6 - 14 radios, epidermis ampulosa y papilosa, venas prominentes cubiertas o no por el tomento descrito, si presente, adpreso; amentos estaminados de 3 - 12 cm de largo por 0.2 - 0.6 mm de grueso, glabro o glabrescente con algunos tricomas simples hialinos, flores masculinas sésiles o con un pedicelo de 0.1 - 0.3 mm distribuidas densa o laxamente sobre el raquis, perianto de 0.9 - 1.9 mm de largo unido de 1/4 - 1/2 de su longitud con 5 - 7 lóbulos redondeados u ovoides acuminados de margen ciliado, superficie externa cubierta de tricomas simples, la interior glabra, estambres de 6 - 10 de 2 - 3 mm de largo, anteras de 1.4 - 1.8 mm de largo, glabras; flores femeninas en grupos de 2 - 8 sésiles, sobre un pedunculo de 2 - 4 cm y 0.8 - 1.2 mm de grueso, las flores cubiertas de un tomento de tricomas simples, hialinos y glandulares vermiformes con (3) estigmas expuestos; fruto de maduración anual, solitarios o en grupos de hasta 4 elementos sobre un pedúnculo de 1.2 - 3.7 cm de largo por 1.1 - 2.6 mm de grueso; cúpula hemisférica de 15.3 - 27 mm de diámetro, 6.9 - 14 mm de largo y 5.1 - 10.5 mm de profundidad, margen recto o curvado con escamas deltoides cubiertas de tricomas simples adpresos; bellotas ocreas, ovoides a anchamente ovoides ocasionalmente oblongas de 18.6 - 30.7 mm de largo por 13.6 - 21.5 mm de ancho incluidas de 1/3 - 1/2 de su longitud total (Fig. 23)

Ejemplares examinados MÉXICO. **GUERRERO. Atlamajalcingo del Monte:** 4.5 km al N de La Concepción, S. *Valencia* 496 (FCME). **Chichihualco:** 4 km delante de Mirabal entre Xochipala y Filo de Caballos, L. *Soto* 466 (FCME). **Chilapa:** 14 km al NE de Tixtla y 2 km al NO de la Estocada, F. G. *Lorea* 999 (FCME). **Chilpancingo de los Bravo:** Agua de Obispo, entre Chilpancingo y Acapulco, L. *Soto* 625 (FCME); cañada del Rancho, C. *Verduzco* 327 (FCME). **Eduardo Neri:** 2 km antes de la Laguna desv. Mezcala Filo de Caballos, L. *Soto* 441 (FCME). **General Heliodoro Castillo:** Tlacotepec, 3 km al O rumbo a Huautla, 2868 (FCME). **Maninaltepec:** 17 km al SO del

Miraval, S. *Valencia* 482 (FCME). **Mochitlán:** Cerro de Pila 5 km al O de Coaxtlahuacan, A. *Nuñez* 868 (FCME); camino rumbo al poblado de Tepexintla, H. *Flores* 639 (FCME). **Taxco de Alarcón:** 7 km de Taxco rumbo a Tetipac, R. M. *Fonseca* 872 (FCME). **Tixtla de Guerrero:** Aprox. a 5km al SO de Tixtla, ladera exposición S, S. *Quijas*, R. M. *Fonseca* 26 (FCME); La Estacada, Cerro de Tecalamatlaco, A. *Hernández* 204 (FCME); La Estacada, Barranca del Muerto, A. *Hernández* 104 (FCME). **Tecpan de Galeana:** 19 km por terracería de San Luis de la Loma a La Laguna, J. *Almazan* 431 (FCME); Platanillo 58 a 60 km de Tecpan, camino Tecpan-Platanillo, S. *Torres* 112 (FCME). **Tlapa de Comonfort:** 1 km por el camino a Olinala al N de la carretera Tlapa-Chipalapa, S. *Valencia* 242 (FCME). **Zitlala:** 5.4 km al N de la Esperanza hacia Tlapehualpa, E. *Velázquez* 558 (FCME). **Leonardo Bravo:** km 40.5 de la carretera Filo de Caballos, carretera Chilpancingo, L. *Lorenzo* 204 (FCME); Los Morros, 12 km al Miraval, J. *Calónico* 3669 (FCME). **Zirándaro:** Guayameo, 5.44 al SO, J. *Calónico*, M. *Antonio* 16841 (FCME). **OAXACA. San Andrés Solaga:** 1.7 km al E de centro de Tavehua, A. *Saynes*, J.C. *Flores* 2698 (FCME). **Santa María Ecatepec:** 16.6 km de la desviación camino a Santa María Ecatepec, S. *Salas* 796 (FCME). **Santa María Zaniza:** 55 km al E del Tlacoache cañada con mesofilo, E. *Torres* 211 (FCME). **Santiago Textitlán:** El Viejo, San Isidro Llano Yerba, S. H. *Salas* 5744 (FCME). **Teotitlán de Flores Magón:** Km 10-11 de la carretera Teotitlán-Huatla, C. *González* 1 (FCME).

Análisis de caracteres morfológicos foliares para la delimitación taxonómica de tres especies de género *Quercus* sección *Quercus* (Fagaceae).

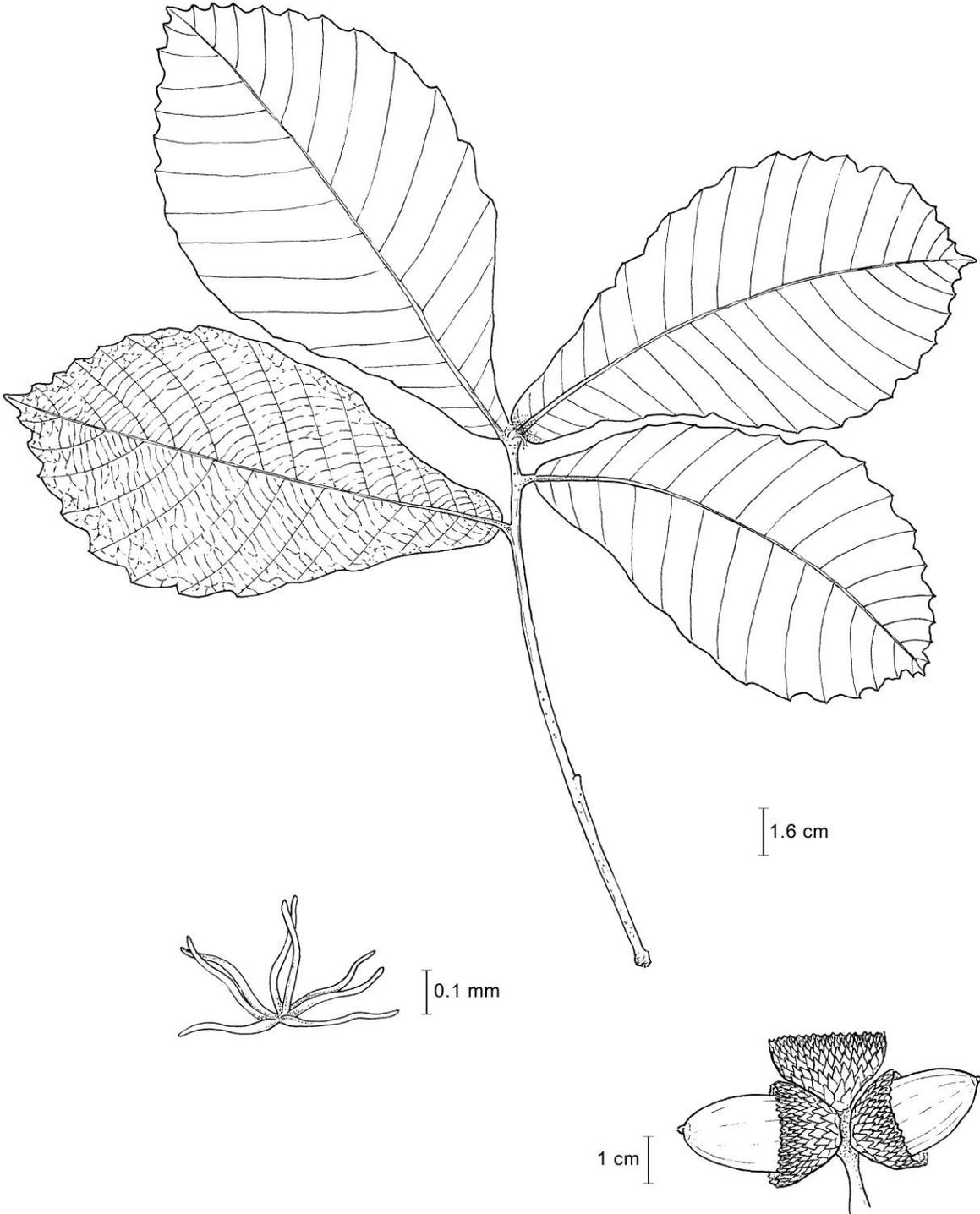


Figura 23 Ilustración de *Quercus magnoliifolia* con detalles de un tricoma y bellota.

Quercus resinosa Liebm. Oversigt over det kongelige danske videnskabernes selskabs forhandlinger og dets medlemmers arbejder. 1854: 182. 1854.

Árboles de hasta 25 m de altura; ramillas de 3.5 - 7 mm de grueso, surcadas a profundamente surcadas, densamente cubiertas de tricomas estrellados, simples y glandulares ligeramente crispados o adpresos; yemas de 3.1 - 4.5 mm de largo por 1.9 - 4.2 mm de ancho, globosas, ovoides a anchamente ovoides, escamas ovadas a anchamente ovadas, algunas veces con el ápice acuminado de color ocre y el margen fimbriado, las más externas cubiertas de tricomas simples adpresos; estípulas lineares a anchamente lineares o ensiformes, puberulentas; hojas maduras con pecíolos de 2.5 - 13.5 mm de largo por 3.4 - 6.8 mm de grueso cubiertos por el mismo tomento que las ramillas; láminas coriáceas obovadas a anchamente obovadas, rara vez elípticas de 15 - 30 cm de largo por 8 - 20 cm de ancho de 1.5 a 2 veces más largas que anchas; ápice agudo, apiculado, obtuso terminando en mucrón o bien retuso; base atenuada, cuneada o subcordada; margen lobado, dentado desde la base, en ocasiones entero; venas secundarias de 15 - 26 a cada lado de la vena media, ascendentes, rectas o ligeramente curvas, venación de tipo eucamptódroma o craspedódroma en el tercio proximal de la hoja y craspedódroma en el resto de la lámina pudiendo ramificar algunas cercano al margen; haz opaco y con apariencia y textura aterciopelada formada por tricomas estrellados principalmente y pueden o no presentar glandulares, los tricomas densa o mas o menos laxamente distribuídos sobre la lámina y concentrándose sobre las venas; envés densamente cubierto por tricomas estrellados y glandulares vermiformes, estos casi exclusivamente sobre las venas, epidermis ligeramente ampulosa-papilosa; amentos estaminados de 4.5 - 7.5 cm de largo por 0.35 - 0.8 mm de grueso cubierto por tricomas estrellados y simples un tanto crispados; flores masculinas sésiles regularmente dispuestas sobre el raquis, perianto de 0.8 - 1.4 mm de largo, unidos $1/4 - 1/2$ de su longitud con 6 lóbulos ovoides y acuminados con margen fimbriado y cubiertos por tricomas simples en el lado exterior, estambres de 7 - 8 con filamentos de 1.2 - 1.4 mm de largo y anteras de 1.45 - 2.15 mm de largo con algunos tricomas simples; flores femeninas en grupos de 3 - 9 sobre un pedúnculo de 1 - 6 cm y 1.5 - 3 mm de grueso, estigmas gruesos (2 - 4) y recurvos cubiertos por

tricomas simples y glandulares adpresos en la parte externa; frutos anuales, solitarios o en grupos de 3 - 8, pedúnculo de 5 - 12 cm de largo por 1.5 - 3.05 de grueso, sésiles; cúpula hemisférica de 16 - 30 mm de diámetro, 9.2 - 20.7 mm de largo y 6.6 - 16.4 mm de profundidad, margen recto con escamas deltoides cubiertas de tricomas simples adpresos; bellotas ocres, ovoides a anchamente ovoides de 29 - 34 mm de largo por 15 - 17 mm de ancho incluidas de 1/3 - 1/2 de su longitud total (Fig. 24).

Ejemplares examinados MÉXICO. **AGUASCALIENTES.** **Aguascalientes:** Cerca del cerro El Picacho al O de Aguascalientes, *S. Valencia* 4877 (FCME). **La Congoja:** 17.2 km desde la salida San José de Gracia hacia la Congoja, *A. Lara, Peñaloza, P. Alvarado*. S/N (FCME). **DURANGO.** **Mezquital:** 11 km al N de la población el Mezquital, *A. Lara, Peñaloza, P. Alvarado* S/N (FCME). **GUANAJUATO.** **Santa Catarina:** 1 km del entronque Juventino Rosas-León, *A. Lara, Peñaloza, P. Alvarado* S/N (FCME). **San Luis de la Paz:** 1 km al SO de El Vergel, *S. Zamudio, C.A. Ramírez* 14609 (FCME).

Manuel Doblado: Ladera NW del cerro Grande, + 6.5 km SW de Manuel Doblado por la brecha al Jocoyol, *S. Zamudio, C. A. Ramírez* 14636 (FCME). **JALISCO.** Lagos de Moreno: Rancho Jala, exp. W del arrollo Garabatillo, *R. Ramirez* 67 (FCME). **Mexquitic:** 12 km delante de Mexquitic sobre la carretera Mexquitic-Huajuquila, *A. Lara, Peñaloza, P. Alvarado* S/N (FCME). **Villa Guerrero:** 13 km SW of Villa Guerrero along rd to Bolaños. *R. McCauley, A. Cortés* 318 (FCME). **Tala:** La Primavera, Bosque Escuela, Distrito 7, *A. Rodriguez* 312 (FCME). **SAN LUIS POTOSÍ.** Rio Verde: 14.8 km en LR al O de la Media Luna, Ca. De la Soledad-Los Alisos, *L. Sabás* 301 (FCME); 11.2 km en LR al SO del Capulin, *L. Sabás* 276 (FCME). **Villa de Reyes:** cerca de cañon chico, 3.4 km en LR al SSO de Carranco, *L. Sabás* 53 (FCME). **Minas:** *Albarran, Peñaloza* S/N (FCME). **ZACATECAS.** Puertecito: km 32 carretera Jalpa-Tlaltenango, *Albarrán, Peñaloza, P. Alvarado* S/N (FCME). **Valparaíso:** Ejido Bernalejo, *M. C. Arteaga* 875 (FCME).

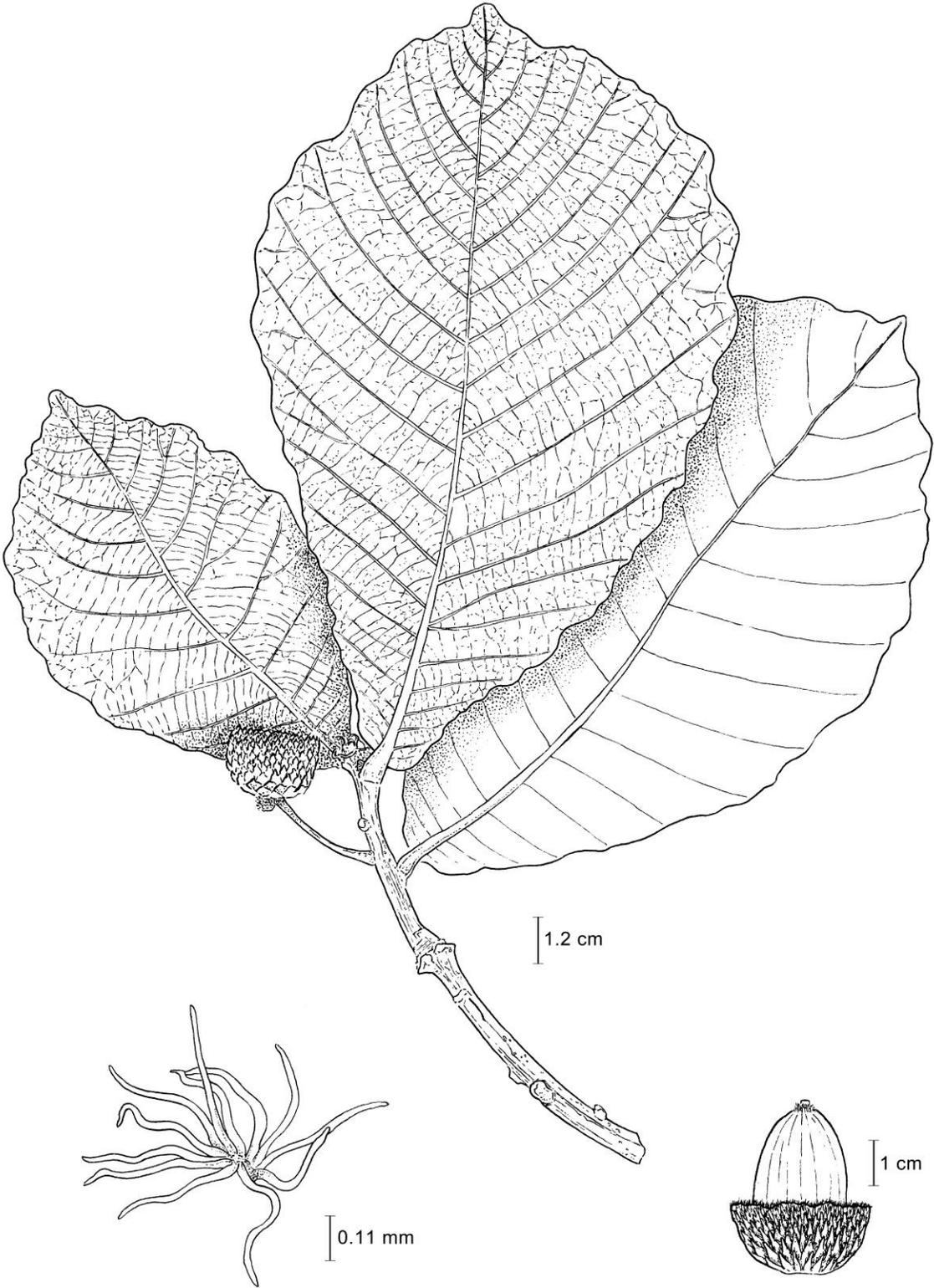


Figura 24 Ilustración de *Quercus resinosa*, detalle de tricoma y bellota.

Tabla 7. Comparativo entre las tres especies estudiadas. (λ = largo, \varnothing =ancho, \downarrow = profundidad de la cúpula)

	<i>Q. phymaifolia</i>	<i>Q. magnoliifolia</i>	<i>Q. resinosa</i>
Altura	hasta 30 m	hasta 20 m	hasta 25 m
Ramillas	surcadas ligeramente con tricomas estrellados y simples adpresos	surcadas a profundamente surcadas, glabras*	surcadas a profundamente surcadas, cubiertas de tricomas estrellados, simples, y vermiformes, adpresos o un tanto crispados
Yemas	ovoides a anchamente ovoides $\lambda=1.8-4.1\text{mm}$ $\varnothing=1.8-3.5$ escamas ovoides-anchamente, algunas apiculadas, margen ciliado con tricomas simples adpresos	ovoides-anchamente $\lambda=2.2-5.4\text{mm}$ $\varnothing=1.7-3.9$ escamas ovoides-anchamente, margen ciliado, glabras o glabrescentes	ovoides-anchamente, globosas $\lambda=3.1-4.5\text{mm}$ $\varnothing=1.9-4.2$ escamas ovadas-anchamente, apiculadas, margen ciliado, tricomas simples adpresos
Estípulas	lineares o lanceoladas $\lambda=8-11\text{mm}$ $\varnothing=1.8-3.5$	lineares o lanceoladas $\lambda=5-9.6\text{ mm}$ $\varnothing=0.2-0.7$	lineares-anchamente, ensiformes $\lambda=8.5-16.8$ $\varnothing=0.6-2.16$
Pecíolos	tricomas simples y estrellados $\lambda=5.1-13.4$ $\varnothing=2.4-3.5$	glabros, glabrescentes $\lambda=3.9-11$ $\varnothing=1.9-5.3$	estrellados, simples, vermiformes $\lambda=2.5-13.5$ $\varnothing=3.4-6.8$
Láminas	elípticas, oblanceoladas	obovadas-anchamente, elípticas	obovadas-anchamente, rara vez elíptica

Análisis de caracteres morfológicos foliares para la delimitación taxonómica de tres especies de género *Quercus* sección *Quercus* (Fagaceae).

	$\lambda=13-20$ $\varnothing=5-11$	$\lambda=10.5-36$ $\varnothing=5-23$	$\lambda=17.5-28.5$ $\varnothing=8.4-18$
Ápice	agudo, acuminado	obtuso, apiculado, retuso	agudo, apiculado, obtuso, retuso
Base	cuneada, atenuada	cuneada, atenuada, oblicua, subcordada	atenuada, cuneada, subcordada
Margen y venas 2ª	entero, dentado 12-17 venas, base eucampto, zona media craspe y apical craspe o broqui	lobado, dentado 13-21 venas, base eucampto, lo demás craspe	lobado, dentado, rara vez entero 15-26 venas, base eucampto y lo demás craspe
Haz	tricomas estrellados, glandulares laxos, se incrementan sobre las venas	glabro, puberulento, tricomas estrelladoso vermiformes, se incrementan sobre las venas	tricomas estrellados o glandulares más o menos denso, incrementa sobre las venas
Envés	tricomas estrellados y vermiformes densamente, epidermis papilosa	tricomas estrellados, glandulares denso o laxamente distribuidos, epidermis papilosa-ampulosa	tricomas estrellados, glandulares (sobre las venas) densamente distribuidos, epidermis ligeramente ampuloso-papiloso
Amentos estamin.	Indumentados (simples o estrellados, adpresos) $\lambda=60-75$ $\varnothing=0.5-0.72$	Glabro o glabrescente (tricomas simples-hialinos) $\lambda=3-12$ $\varnothing=0.2-0.6$	Indumentado (estrellados, simples-crispados) $\lambda=4.5-7.5$ $\varnothing=0.35-0.8$

Análisis de caracteres morfológicos foliares para la delimitación taxonómica de tres especies de género *Quercus* sección *Quercus* (Fagaceae).

Flores mas.	sésiles +- distribuidas perianto: $\lambda=0.7-1.3$ 5-7 lóbulos ciliados (tricomas simples adpresos) Filamentos: 0.95-1.4 Anteras: 1.1-1.7 glabras	sésiles o c/pedicelo .1-.3 densa o laxamente dist. perianto: 0.9-1.9 5-7 lóbulos ciliados (tricomas simples adpresos) 6-10 estambres Anteras: 1.4-1.8	sésiles +- distrib. perianto: 6 lobulos margen ciliado (tricomas simples) 7-8 estambres Filamento: 1.2-1.4 Anteras: 1.45-2.15 c/tricomas simples
Flores fem.	grupos de 2-3 pedúnculo: $\lambda=1.2-2.3$ $\emptyset=0.4-0.9$ 3 estígmás	grupos de 2-8 pedúnculo: $\lambda=2-4$ $\emptyset=0.8-1.2$ cubierto de tricomas simples y glandulares 3 estígmás	grupos 3-9 sobre pedúnculo: $\lambda=1-6$ $\emptyset=1.5-3$ tricomas simples y glandulares estígmás 2-4
Frutos	solitarios ó 2-3 pedúnculo: $\lambda=4.6-6.5$ $\emptyset=1.9-2.4$	1-3 pedúnculo puberulento $\lambda=1.2-3.7$ $\emptyset=1.2-6$	3-8 pedúnculo $\lambda=5-12$ $\emptyset=1.5-3.05$
Cúpula	$\lambda =8-16$ $\downarrow =6-12.5$ $\emptyset=15-27$	$\lambda =9.2-20.7$ $\downarrow =6.6-16.4$ $\emptyset=16.1-29.8$	$\lambda =6.9-14$ $\downarrow =5.1-10.5$ $\emptyset=9.6-27$
Bellota	$\lambda=22-32$ $\emptyset=11-19$	$\lambda=18.6-30.7$ $\emptyset=13.6-21.5$	$\lambda=30-34$ $\emptyset=15.8-16.9$

Apéndice 2

Tablas de datos de Arquitectura foliar

Quercus phymafolia 1

I. Caracteres de la hoja	Score	Descripción
Unión de la Hoja	1.1	Peciolado
Arreglo de la Hoja	2.1	Alterno
Organización de la Hoja	3.1	Entera(simple)
Características del peciolo	6.3.2	Semiterete
Características de la lámina	Score	Descripción
Unión del peciolo con la lamina	7.1	Marginal
Tamaño de lámina	8.5	Mesófila
Proporción laminar L:A		2.8:1
Forma Laminar	10.2	(Obovada)Lanceolada
Simetría medial	11.1	Simétrica
Simetría base	12.2.1	Ancho basal asimétrico
Lobación	13.1	Alobada
Tipo de margen	14.1	No dentado
Ángulo apical	16.1	Agudo
Forma del ápice	17.1	Recto
Ángulo de base	18.1	Agudo
Forma de base	19.1.1	Recta
Car. terminales del ápice	20.1	Mucronado
Textura de la superficie	21.5	Pubescente
II.Venación	Score	Descripción
Venación primaria	23.1	Pinada
Venas basales desnudas	24.1	Ausentes
Número de venas basales		1
Venación secundaria principal	27.4	Eucamptódroma(B)

		Semicraspedódroma(M)
		Broquidódroma(A)
Interiores secundarias	28.1	Ausentes
Venas perimarginales	30.3	Vena fimbrial
Espaciamiento en secundarias mayores	31.3	Decreciente proximal
Variación del ángulo entre la vena 1ª y 2ª	32.2	Inconsistente
Union de venas 2ª a la vena media	33.3	Excurrente
Venas intersecundarias		
Curso proximal	34.1.2	Perpendicular a la vena
Longitud de intersecundarias	34.2.1	1ª
		Menor al 50% de las 2ª
Curso distal	34.3.2	sub.
Frecuencia de intersecundarias	34.4.1	Paralelo a 2ª
		Menos de una por área
Venación terciaria	35.1.1.	intercostal
Ángulo de percurrentes terciarias	3	Mixta (Percurrente)
Varibilidad de ángulos en venación terciaria	35.1.2.	Obtuso
	2	Incrementan hacia el
	36.3	margen
Venas epimediales terciarias		Alternada percurrente
Curso de epidemiales terciarias (proximal)	37.1.1.	Perpendicular a la vena
	2	media
	37.2.1.	Paralelo a intercostales
Curso de epimediales terciarias (distal)	3	3ª
Curso exterior de terciarias		En bucle
Venación cuaternaria	37.2.2.	Alterna
Venación 5º orden	1	Reticulada
	38.2	Regular
Areolación	39.1.2	Bien desarrollada
Venulas de terminación libre	40.1	Ausente
Venación ultima marginal	40.1.1	Ausente

	41.2.3	
	42.1.1	
	43.1	

Quercus phymafolia 2

I. Caracteres de la hoja	Score	Descripción
Unión de la Hoja	1.1	Peciolado
Arreglo de la Hoja	2.1	Alterno
Organización de la Hoja	3.1	Entera(simple)
Características del peciolo	6.1.2	Pulvinado
	6.3.2	Semiterete
Características de la lámina	Score	Descripción
Unión del peciolo con la lámina	7.1	Marginal
Tamaño de lámina	8.4	Mesófila
Proporción laminar L:A		2.7:1
Forma Laminar	10.2	(Obovada)Lanceolada
Simetría medial	11.1	Simétrica
Simetría base	12.1	Simétrica
Lobación	13.1	Alobada
Tipo de margen	14.1	Adentado
Ángulo apical	16.1	Agudo
Forma del ápice	17.1	Recto
Ángulo de base	18.1	Agudo
Forma de base	19.1.1	Recto
Car. terminales del ápice	20.1	Mucronado
Textura de la superficie	21.5	Pubescente
II.Venación	Score	Descripción
Venación primaria	23.1	Pinada
Venas basales desnudas	24.1	Ausentes
Número de venas basales		1

Venación secundaria principal	27.4	Eucamptódroma(B) Semicraspedódroma(A)
Interiores secundarias	28.1	Ausentes
Venas perimarginales	30.3	Vena fimbrial
Espaciamiento en secundarias mayores	31.3	Decreciente proximal
Variación del ángulo entre la vena 1ª y 2ª	32.3	Se incrementa suavemente proximalmente
Union de venas 2ª a la vena media	33.3	Excurrente
Venas intersecundarias		
Curso proximal	34.1.1	Paralelo a 2ª
Longitud de intersecundarias	34.2.2	Mayor al 50% de 2ª
Curso distal	34.3.2	Paralelo a 2ª
Frecuencia de intersecundarias	34.4.1	Menos de una por área inter
Venación terciaria	35.1.1.	Mixta (Percurrente)
Ángulo de percurrentes terciarias	3	Recta
Varibilidad de ángulos en venación terciaria	35.1.2. 2	Obtuso Consistentes
Venas epimediales terciarias	36.2	Opuesta percurrente
Curso de epidemiales terciarias (proximal)	37.1.1. 1	Perpendicular a la vena media
Curso de epidemiales terciarias (distal)	37.2.1. 3	Paralelo a intercostales 3ª
Curso exterior de terciarias		En bucle
Venación cuaternaria	37.2.2.	Alterna
Venación 5º orden	1	Reticulada
Areolación	38.2	Regular
Venulas de terminación libre	39.1.2	Bien desarrollada
Venación ultima marginal	40.1	Ausente
	40.1.1	Ausente

	41.2.3 42.1.1 43.1	
III. Dientes	Score	Descripción
Espaciamiento de dientes	44.2	Irregular
Numero de ordenes de dientes	45.1	Uno
Dientes/cm	1	
Forma del seno	47.2	Redondeado
Formas de los dientes		St/Cv
Vena principal	49.1	Presente
Terminación de la vena principal	50.2.4	En el flanco proximal
Curso de venas accesorias	51.1.1	En bucle
Características del ápice de los dientes	52.3.5	Mucronado

Quercus phymafoia 3

I. Caracteres de la hoja	Score	Descripción
Unión de la Hoja	1.1	Peciolado
Arreglo de la Hoja	2.1	Alterno
Organización de la Hoja	3.1	Entera(simple)
Características del peciolo	6.1.2 6.3.2	Pulvinado Semiterete
Características de la lámina	Score	Descripción
Unión del peciolo con la lamina	7.1	Marginal
Tamaño de lámina	8.4	Mesófila
Proporción laminar L:A		2.9:1
Forma Laminar	10.2	(Obovada)Lanceolada
Simetría medial	11.1	Simétrica
Simetría base	12.1	Simétrica
Lobación	13.1	Alobada
Tipo de margen	14.2.2	Serrado

Ángulo apical	16.1	Agudo
Forma del ápice	17.1	Recto
Ángulo de base	18.1	Agudo
Forma de base	19.1.1	Recto
Car. terminales del ápice	20.1	Mucronado
Textura de la superficie	21.5	Pubescente
II. Venación	Score	Descripción
Venación primaria	23.1	Pinada
Venas basales desnudas	24.1	Ausentes
Número de venas basales		1
Venación secundaria principal	27.4	Eucamptódroma (B) Semicraspedódroma(A)
Interiores secundarias	28.1	Ausentes
Venas perimarginales	30.3	Vena fimbrial
Espaciamiento en secundarias mayores	31.3	Decreciente proximal
Variación del ángulo entre la vena 1ª y 2ª	32.3	Se incrementa suavemente proximalmente
Union de venas 2ª a la vena media	33.3	Excurrente
Venas intersecundarias		
Curso proximal	34.1.1	Paralelo a 2ª
Longitud de intersecundarias	34.2.2	Mayor al 50% de 2ª
Curso distal	34.3.3	Perpendicular a 2ª sub
Frecuencia de intersecundarias	34.4.1	Menos de 1 por área intercostal
Venación terciaria	35.1.1.	Mixta
Ángulo de percurrentes terciarias	3	Obtuso
Varibilidad de ángulos en venación terciaria	35.1.2.	Disminuyen hacia el margen
	2	
	36.4	Opuesta percurrente
Venas epimediales terciarias		Perpendicular a la vena

Curso de epimediales terciarias (proximal)	37.1.1. 1	media Paralelo a intercostales
Curso de epimediales terciarias (distal)	37.2.1. 3	3ª En bucle
Curso exterior de terciarias		Alternata
Venación cuaternaria	37.2.2.	Reticulada
Venación 5º orden	1	Regular
Areolación	38.2	Bien desarrollada
Venulas de terminación libre	39.1.2	Ausente
Venación ultima marginal	40.1	Ausente
	40.1.1	
	41.2.3	
	42.1.1	
	43.1	
III. Dientes	Score	Descripción
Espaciamiento de dientes	44.2	Irregular
Número de ordenes de dientes	45.1	Uno
Dientes/cm		1
Forma del seno	47.2	Redondeado
Formas de los dientes		St/St
Vena principal	49.1	Presente
Terminación de la vena principal	50.2.4	En el flanco proximal
Curso de venas accesorias	51.1.1	Looped
Características del ápice de los dientes	52.3.5	Mucronado

Quercus resinosa 4

I. Caracteres de la hoja	Score	Descripción
Unión de la Hoja	1.1	Peciolado
Arreglo de la Hoja	2.1	Alternata
Organización de la Hoja	3.1	Entera(simple)
Características del peciolo	6.1.2	Pulvinado

	6.3.3	Canaliculado
Características de la lámina	Score	Descripción
Unión del peciolo con la lamina	7.1	Marginal
Tamaño de lámina	8.4	Mesófila
Proporción laminar L:A		1.9:1
Forma Laminar	10.2	Obovada
Simetría medial	11.1	Simétrica
Simetría base	12.1	Simétrica
Lobación	13.1	Alobada
Tipo de margen	14.1	Adentado
Ángulo apical	16.2	Obtuso
Forma del ápice	17.2	Convexo
Ángulo de base	18.1	Agudo
Forma de base	19.1.1	Recto
Car. terminales del ápice	20.1	Mucronado
Textura de la superficie	21.5	Pubescente
II.Venación	Score	Descripción
Venación primaria	23.1	Pinada
Venas basales desnudas	24.1	Ausentes
Número de venas basales		1
Venación secundaria principal	27.4	Eucamptódroma(B) Semicraspedodroma(A)
Interiores secundarias	28.1	Ausentes
Venas perimarginales	30.3	Vena fimbrial
Espaciamiento en secundarias mayores	31.1	Regular
Variación del ángulo entre la vena 1ª y 2ª	32.3	Se incrementa suavemente proximalmente
Unión de venas 2ª a la vena media	33.3	Excurrente

Venas intersecundarias	34.1.1	
Curso proximal	34.2.2	Paralelo a las 2 ^a
Longitud de intersecundarias	34.2.1	Mayor al 50% de 2 ^a
Curso distal	34.4.1	Ramificado
Frecuencia de intersecundarias		Menos de 1 por espacio
	35.1.1.	intercostal
Venación terciaria	3	Percurrente recto-
Ángulo de percurrentes terciarias	35.1.2.	convexo
Varibilidad de ángulos en venación terciaria	2	Obtuso
	36.4	Disminuyen hacia el margen
Venas epimediales terciarias	37.1.1.	Opuesta percurrente
Curso de epidemdiales terciarias (proximal)	1	Obtuso a la vena media
Curso de epidemdiales terciarias (distal)	37.2.1.	Paralelo a intercostales
Curso exterior de terciarias	5	3 ^a
	37.2.2.	En bucle
Venación cuaternaria	1	Alternata
Venación 5 ^o orden	38.2	Reticulada
	39.1.2	Regular
Areolación	40.1	Bien desarrollada
Venulas de terminación libre	40.1.1	Ausente
Venación ultima marginal	41.2.3	Ausente
	42.1.1	
	43.1	

Quercus resinosa 5

I. Caracteres de la hoja	Score	Descripción
Unión de la Hoja	1.1	Peciolado
Arreglo de la Hoja	2.1	Alternata
Organización de la Hoja	3.1	Entera(simple)

Características del peciolo	6.1.2 6.3.3	Pulvinado Canaliculado
Características de la lámina	Score	Descripción
Unión del peciolo con la lamina	7.1	Marginal
Tamaño de lámina	8.4	Mesófila
Proporción laminar L:A		1.9:1
Forma Laminar	10.2	Obovada
Simetría medial	11.1	Simétrica
Simetría base	12.1	Simétrica
Lobación	13.1	Alobada
Tipo de margen	14.2.2	Serrado
Ángulo apical	16.2	Obtuso
Forma del ápice	17.2	Convexo
Ángulo de base	18.1	Agudo
Forma de base	19.1.1	Recta
Car. terminales del ápice	20.1	Mucronado
Textura de la superficie	21.5	Pubescente
II.Venación	Score	Descripción
Venación primaria	23.1	Pinada
Venas basales desnudas	24.1	Ausentes
Número de venas basales		1
Venación secundaria principal	27.4	Eucamptódroma(B) Craspedódroma-
Interiores secundarias	28.1	Clado(A)
Venas perimarginales	30.3	Ausentes
Espaciamiento en secundarias mayores	31.1	Vena fimbrial
Variación del ángulo entre la vena 1 ^a y 2 ^a	32.3	Regular Se incrementa suavemente
Unión de venas 2 ^a a la vena media	33.3	proximalmente

Venas intersecundarias	34.1.1	Excurrente
Curso proximal	34.2.1	
Longitud de intersecundarias	34.3.1	Paralelo a las 2 ^a
Curso distal	34.4.1	Menor al 50% de 2 ^a
Frecuencia de intersecundarias		Ramificado
	35.1.1.	Menor de 1 por espacio
Venación terciaria	3	intercostal
Ángulo de percurrentes terciarias	35.1.2.	Mixta (Percurrente) R/A
Varibilidad de ángulos en venación terciaria	3	Obtuso
	36.4	Disminuyen hacia el margen
Venas epimediales terciarias	37.1.1.	Alternada percurrente
Curso de epimediales terciarias (proximal)	2	Perpendicular a la vena media
	37.2.1.	Paralelo a intercostales 3 ^a
Curso de epimediales terciarias (distal)		
Curso exterior de terciarias	37.2.2.	En bucle
Venación cuaternaria	1	Alternada
Venación 5 ^o orden	38.2	Reticulada
	39.1.2	Regular
Areolación	40.1	Bien desarrollada
Venulas de terminación libre	40.1.1	Ausente
Venación ultima marginal	41.2.3	Ausente
	42.1.1	
	43.1	
III. Dientes	Score	Descripción
Espaciamiento de dientes	44.2	Irregular
Numero de ordenes de dientes	45.1	Uno
Dientes/cm		1
Forma del seno	47.2	Redondeado
Formas de los dientes		Cv/Cv

Vena principal	49.1	Presente
Terminación de la vena principal	50.2.4	En el flanco proximal
Curso de venas accesorias	51.1.1	Looped
Características del ápice de los dientes	52.3.5	Mucronado

Quercus phymafolia 6

I. Caracteres de la hoja	Score	Descripción
Unión de la Hoja	1.1	Peciolado
Arreglo de la Hoja	2.1	Alterno
Organización de la Hoja	3.1	Entera(simple)
Características del peciolo	6.1.2	Pulvinado
	6.3.3	Canaliculado
Características de la lámina	Score	Descripción
Unión del peciolo con la lamina	7.1	Marginal
Tamaño de lámina	8.4	Mesófila
Proporción laminar L:A		1.9:1
Forma Laminar	10.2	Obovada
Simetría medial	11.1	Simétrica
Simetría base	12.1	Simétrica
Lobación	13.1	Alobada
Tipo de margen	14.2.2	Serrado
Ángulo apical	16.2	Obtuso
Forma del ápice	17.2	Convexo
Ángulo de base	18.1	Agudo
Forma de base	19.1.1	Recto
Car. terminales del ápice	20.1	Mucronado
Textura de la superficie	21.5	Pubescente
II. Venación	Score	Descripción
Venación primaria	23.1	Pinada

Venas basales desnudas	24.1	Ausentes
Número de venas basales		1
Venación secundaria principal	27.4	Broquidódroma(B) Craspedódroma(A)
Interiores secundarias	28.1	Ausentes
Venas perimarginales	30.3	Vena fimbrial
Espaciamiento en secundarias mayores	31.3	Decreciente proximal
Variación del ángulo entre la vena 1ª y 2ª	32.3	Se incrementa suavemente proximalmente
Union de venas 2ª a la vena media	33.3	Excurrente
Venas intersecundarias		
Curso proximal	34.1.1	Paralelo a 2ª
Longitud de intersecundarias	34.2.1	Menor al 50% de 2ª
Curso distal	34.3.1	Ramifica
Frecuencia de intersecundarias	34.4.1	Menos de 1 por espacio intercostal
Venación terciaria	35.1.1.	Mixta
Ángulo de percurrentes terciarias	3	(Percurrente)Recto
Varibilidad de ángulos en venación terciaria	35.1.2. 2	Obtuso
	36.4	Disminuyen hacia el margen
Venas epimediales terciarias		Alternada percurrente
Curso de epidemdiales terciarias (proximal)	37.1.1. 2	Obtuso a la vena media
Curso de epidemdiales terciarias (distal)	37.2.1.	Paralelo a intercostales 3ª
Curso exterior de terciarias	5	En bucle
Venación cuaternaria	37.2.2.	Alterna
Venación 5º orden	1	Reticulada
	38.2	Regular
Areolación	39.1.2	Bien desarrollada

Venulas de terminación libre	40.1	Ausente
Venación ultima marginal	40.1.1	Ausente
	41.2.3	
	42.1.1	
	43.1	
III. Dientes	Score	Descripción
Espaciamiento de dientes	44.2	Irregular
Numero de ordenes de dientes	45.1	Uno
Dientes/cm		1
Forma del seno	47.2	Redondeado
Formas de los dientes		Cv/Cv
Vena principal	49.1	Presente
Terminación de la vena principal	50.2.4	En el flanco proximal
Curso de venas accesorias	51.1.1	En bucle
Características del ápice de los dientes	52.3.5	Mucronado

Quercus magnoliifolia 7

I. Caracteres de la hoja	Score	Descripción
Unión de la Hoja	1.1	Peciolado
Arreglo de la Hoja	2.1	Alterno
Organización de la Hoja	3.1	Entera(simple)
Características del peciolo	6.1.2	Pulvinado
	6.3.3	Canaliculado
Características de la lámina	Score	Descripción
Unión del peciolo con la lamina	7.1	Marginal
Tamaño de lámina	8.4	Mesófila
Proporción laminar L:A		2:1
Forma Laminar	10.2	Obovada
Simetría medial	11.1	Simétrica
Simetría base	12.1	Simétrica

Lobación	13.1	Alobada
Tipo de margen	14.2.2	Serrado
Car. especiales de marg.		
Ángulo apical	16.2	Obtuso
Forma del ápice	17.2	Convexo
Ángulo de base	18.1	Agudo
Forma de base	19.1.2	Cóncava
Car. terminales del ápice	20.1	Mucronado
Textura de la superficie	21.5	Pubescente
II.Venación	Score	Descripción
Venación primaria	23.1	Pinada
Venas basales desnudas	24.1	Ausentes
Número de venas basales	1	
Venación secundaria principal	27.4	Craspedodroma Semicraspedodroma(ba se)
Interiores secundarias	28.1	
Venas perimarginales	30.3	Ausentes
Espaciamiento en secundarias mayores	31.3	Vena fimbrial
Variación del ángulo entre la vena 1 ^a y 2 ^a	32.3	Decreciente proximal Se incrementa suavemente
Union de venas 2 ^a a la vena media	33.3	proximalmente
Venación terciaria	35.1.1.	Excurrente
Ángulo de percurrentes terciarias	3	Mixta (Percurrente)
Varibilidad de ángulos en venación terciaria	35.1.2. 2	Obtuso
	36.3	Incrementan hacia el margen
Venas epimediales terciarias	37.1.1.	Alternada percurrente
Curso de epidemdiales terciarias (proximal)	2	Perpendicular a la vena media
	37.2.1. 3	Paralelo a intercostales

Curso de epidemiales terciarias (distal)		3 ^a
Curso exterior de terciarias	37.2.2.	En bucle
Venación cuaternaria	1	Alternada
Venación 5 ^o orden	38.2	Reticulada
	39.1.2	Regular
Areolación	40.1	Bien desarrollada
Venulas de terminación libre	40.1.1	Ausente
Venación última marginal	41.2.3	Ausente
	42.1.1	
	43.1	
III. Dientes	Score	Descripción
Espaciamiento de dientes	44.2	Irregular
Numero de ordenes de dientes	45.1	Uno
Dientes/cm	1	
Forma del seno	47.2	Redondeado
Formas de los dientes		St/Cv
Vena principal	49.1	Presente
Terminación de la vena principal	50.2.4	En el flanco proximal
Curso de venas accesorias	51.1.1	Looped
Características del ápice de los dientes	52.3.5	Mucronado

Quercus magnoliifolia 8

I. Caracteres de la hoja	Score	Descripción
Unión de la Hoja	1.1	Peciolado
Arreglo de la Hoja	2.1	Alternado
Organización de la Hoja	3.1	Entera(simple)
Características del peciolo	6.1.2	Pulvinado
	6.3.3	Canaliculado
Características de la lámina	Score	Descripción

Unión del peciolo con la lamina	7.1	Marginal
Tamaño de lámina	8.5	Mesófila
Proporción laminar L:A		1.9:1
Forma Laminar	10.2	Obovada
Simetría medial	11.1	Simétrica
Simetría base	12.1	Simétrica
Lobación	13.1	Alobada
Tipo de margen	14.2.2	Serrado
Car. especiales de marg.		
Ángulo apical	16.2	Obtuso
Forma del ápice	17.3	Acuminado
Ángulo de base	18.1	Agudo
Forma de base	19.1.5	Complejo
Car. terminales del ápice	20.1	Mucronado
Textura de la superficie	21.5	Pubescente
II. Venación	Score	Descripción
Venación primaria	23.1	Pinada
Venas basales desnudas	24.1	Ausentes
Número de venas basales	1	
Venación secundaria principal	27.4	Craspedódroma
	(Mixta)	Semicraspedódroma(ba
Interiores secundarias	28.1	se)
Venas perimarginales	30.3	Ausentes
Espaciamiento en secundarias mayores	31.3	Vena fimbrial
Variación del ángulo entre la vena 1 ^a y 2 ^a	32.3	Decreciente proximal
	33.3	Se incrementa suavemente
Union de venas 2 ^a a la vena media	35.1.1.	proximalmente
Venación terciaria	3	Excurrente
Ángulo de percurrentes terciarias	35.1.2.	Mixta (Percurrente
Varibilidad de ángulos en venación	2	conv.)

terciaria	36.4	Obtuso (> hacia ápice)
Venas epimediales terciarias	37.1.1.	Decrecen hacia el margen
Curso de epidemdiales terciarias (proximal)	3	
	37.2.1.	Mixta (Opuesta percurr.)
	3	Perpendicular a la vena media
Curso de epidemdiales terciarias (distal)		
Curso exterior de terciarias	37.2.2.	Paralelo a intercostales
Venación cuaternaria	1	3 ^a
Venación 5° orden	38.2	En bucle
	39.1.2	Alterna
Areolación	40.1	Reticulada
Venulas de terminación libre	40.1.1	Regular
Venación ultima marginal	41.2.3	Bien desarrollada
	42.1.1	Ausente
	43.1	Ausente
III. Dientes	Score	Descripción
Espaciamiento de dientes	44.2	Irregular
Numero de ordenes de dientes	45.1	Uno
Dientes/cm	1	
Forma del seno	47.2	Redondeado
Formas de los dientes		Cv/Cv
Vena principal	49.1	Presente
Terminación de la vena principal	50.2.1	En el ápice
Curso de venas accesorias	51.1.1	Bucle
Características del ápice de los dientes	52.3.5	Mucronado

Quercus magnoliifolia 9

I. Caracteres de la hoja	Score	Descripción
Unión de la Hoja	1.1	Peciolado
Arreglo de la Hoja	2.1	Alterno
Organización de la Hoja	3.1	Entera(simple)
Características del peciolo	6.1.2	Pulvinado
	6.3.3	Canaliculado
Características de la lámina	Score	Descripción
Unión del peciolo con la lamina	7.1	Marginal
Tamaño de lámina	8.6	Macrófila
Proporción laminar L:A		2:1
Forma Laminar	10.??	Lanceolada
Simetría medial	11.1	Simétrica
Simetría base	12.1	Simétrica
Lobación	13.1	Alobada
Tipo de margen	14.2.2	Serrado
Car. especiales de marg.		
Ángulo apical	16.1	Agudo
Forma del ápice	17.1	Recto
Ángulo de base	18.1	Agudo
Forma de base	19.1.1	Recto
Car. terminales del ápice	20.1	Mucronado
Textura de la superficie	21.5	Pubescente
II.Venación	Score	Descripción
Venación primaria	23.1	Pinada
Venas basales desnudas	24.1	Ausentes
Número de venas basales	1	
Venación secundaria principal	27.4	Craspedodroma Semicraspedodroma(ba se)
Interiores secundarias	28.1	
Venas perimarginales	30.3	Ausentes
Espaciamiento en secundarias mayores	31.3	Vena fimbrial

Variación del ángulo entre la vena 1ª y 2ª	32.3	Decreciente proximal
	33.3	Se incrementa suavemente
Union de venas 2ª a la vena media	35.1.1.	proximalmente
Venación terciaria	3	Excurrente
Ángulo de percurrentes terciarias	35.1.2.	Mixta (Percurrente convex)
Varibilidad de ángulos en venación terciaria	2	Obtuso
	36.4	Decrecen
Venas epimediales terciarias	37.1.1.	exmedialmente
Curso de epidemdiales terciarias (proximal)	3	
	37.2.1.	Mixto (Opuesto perc.)
	3	Perpendicular a la vena media
Curso de epidemdiales terciarias (distal)		
Curso exterior de terciarias	37.2.2.	Paralelo a intercostales
Venación cuaternaria	1	3ª
Venación 5º orden	38.2	En bucle
	39.1.2	Alternata
Areolación	40.1	Reticulada
Venulas de terminación libre	40.1.1	Regular
Venación ultima marginal	41.2.3	Bien desarrollada
	42.1.1	Ausente
	43.1	Ausente
III. Dientes	Score	Descripción
Espaciamiento de dientes	44.2	Irregular
Numero de ordenes de dientes	45.1	Uno
Dientes/cm	1	
Forma del seno	47.2	Redondeado
Formas de los dientes		St/St
Vena principal	49.1	Presente
Terminación de la vena principal	50.2.4	En el flanco proximal

Análisis de caracteres morfológicos foliares para la delimitación taxonómica de tres especies de género Quercus sección Quercus (Fagaceae).

Curso de venas accesorias	51.1.1	Looped
Características del ápice de los dientes	52.3.5	Mucronado

Literatura citada

A

-ADAMS, D., J. ROHLF, AND D. SLICE. 2004. Geometric Morphometrics, ten years of progress following the "revolution". *Italian Journal of Zoology* 71: 5-16.

-AGUILAR, E., AND S. ROMERO. 1995. Estudio taxonómico de cuatro especies de encino (*Quercus*) descritas por Warburg. *Acta Botánica Mexicana* 31 : 63 - 71.

-ALBARRÁN, L. A., C. L. MENDOZA, S. VALENCIA, A. GONZÁLEZ, AND K. OYAMA. 2010. Leaf Fluctuating Asymmetry Increases with Hybridization and Introgression between *Quercus magnoliifolia* and *Quercus resinosa* (Fagaceae) through an Altitudinal Gradient in Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 171(3):310-322.

-ALDRICH, R., AND J. CAVENDER. 2011. Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Forest Trees, Chittaranjan Kole, Springer Heidelberg Dordrecht London, 89-131.

-APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*.

B

-BLUE, P., AND J. JENSEN. 1988. Positional and Seasonal Variation in Oak (*Quercus*; Fagaceae) Leaf Morphology. *American Journal of Botany* 75(7):939-947

-BONPLAND, A. J. A. 1809. Voyage de Humboldt et Bonpland. Sixième Partie, Botanique. Plantes Équinoxiales. 2. Paris

-BOOKSTEIN, F. L. 1991. Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology. Cambridge University Press. Cambridge.

C

-CANDOLLE, A. DE. 1868. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. Cupuliferae, Part 16(2)*. Victoris Masson & Filii. Paris.

-CRISTOFOLINI, G., AND S. CREMA. 2005. A morphometric study of the *Quercus crenata* species complex (Fagaceae). *Botanica Helvetica* 155:155-167.

-CREPET, L., AND K. C. NIXON. 1989. Earliest megafossil evidence of Fagaceae: Phylogenetic and biogeographic implications. *American Journal of Botany* 76(6): 842-855.

D

-DILCHER, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The botanical review*. 40(1), 1-157.

-DYAL, S .C. 1936. A key to the species of oaks of eastern North America based on foliage and twig characters. *Rhodora* 38: 53–63.

E

-ELLIS B., D.C. DALY, L.J. HICKEY, K.R. JOHNSON, J.D. MITCHELL, P. WILF, AND S.L. WING. 2009. *Manual of leaf architecture*, Comstock Publishing Associates. Ithaca: New York, 190 pp.

F

-FLORES, M. S., M. I. FLORES, R.S. ROMERO, Z. C. ROJAS, AND L.L. RUBIO. 2006. Análisis cariológico de ocho especies de encinos (*Quercus*, Fagaceae) en México. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63: 245-250.

-FORTINI, P., G. ANTONECCHIAA, P. DI MARZIO, L. MAIURO, AND V. VISCOSI. 2013. Role of micromorphological leaf traits and molecular data in taxonomy of three sympatric white oak species and their hybrids (*Quercus* L.). *Plant Biosystems- An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 1-13.

G

-GONZÁLEZ, R. A., AND K. OYAMA. 2005. Leaf morphomeric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two hybridizing Mexican red Oaks. *Botanical Journal of the Linnean Society* 147: 427-435.

-GOVAERTS R., FRODIN D. G. 1998. World Checklist and Bibliography of Fagales (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae, and Ticodendraceae). Royal Botanical Gardens, Kew. 456 p.

H

-HARDIN, J. W. 1975. Hybridization and introgression in *Quercus alba* *Journal of the Arnold Arboretum* 56: 336-363.

-HARDIN, J. W. 1979a. Atlas of foliar features in woody plants, I. Vestiture and trichome types of Eastern North American *Quercus*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 106: 313-325.

-HARDIN, J. W. 1979b. Patterns of variation in foliar trichomes of eastern North American *Quercus*. *American Journal of Botany* 66: 576-585.

-HEWITT, G. M. 1988. Hibrid zones natural laboratories for evolutionary studies. *Trends in Ecology & Evolution* 3: 158-167.

-HICKEY, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60:17-33.

-HICKEY, L., AND WOLFE J.A. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:538-589.

-HIPPI, A. L., D. A. EATON, J. CAVENDER, R NIPPER, AND P. S. MANOS, 2013. Using Phylogenomics to Infer the Evolutionary History of Oaks. *Int. Oak J* 24:61-71.

J

- JENSEN, R. J. 1990 Detecting Shape Variation in Oak Leaf Morphology: A Comparison of Rotational-Fit Methods. *American Journal of Botany* 77(10): 1279-1293.
- JENSEN, J. R., CIOFANI K. M. AND MIRAMONTES L. C. 2002. Lines, Outlines, and Landmarks: Morphometric Analyses of Leaves of *Acer rubrum*, *Acer saccharinum* (Aceraceae) and Their Hybrid. *Taxon* 51(3):475-492.
- JENSEN, R. J., HOKANSON S.C., ISEBRANDS J. G. AND HANCOCK J.F. 1993. Morphometric Variation in Oaks of the Apostle Islands in Wisconsin: Evidence of Hybridization Between *Quercus rubra* and *Quercus ellipsoidalis* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 80:1358-1366
- JONES, J. H. 1986. Evolution of the Fagaceae: The Implications of Foliar Features. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73(2):228-275.
- JUSSIEU, A. L. DE. 1789. *Genera Plantarum*. Wheldon & Wesley, New York. [1964 Reimpresión]

K

- KLINGENBERG, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular ecology resources* 11(2), 353-357. http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm
- KREMER, A., DUPOUEY, J. L., DEANS, D., COTTRELL, J., CSAIKL, U., FINKELDEY, R., ESPINE, S., JENSEN, J., KLEINSCHMIT, J., VAN DAM, B., DUCOUSSO, A., FORREST, I., HEREDIA, L., LOWE, A. J., TUTKOVA, M., MUNRO, R., STEINHOFF, S. AND BADEAU, V. 2002. Leaf morphological differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* is stable across western European mixed oak stands. *Annals of Forest Science* 59: 777-787.

L

-LIEBMANN, F. M., 1854, Om Egeslaegten i America, *in Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger og dets Midlemmers Arbeider*. Copenhagen. pp. 159-189

M

-MABBERLEY, D. J. 1997. The Plant-book: A Portable Dictionary of the Vascular Plants, Cambridge university press.

-MANOS, P. S. 1993. Foliar Trichome variation in Quercus section Protobalanus (Fagaceae). *Sida* 15: 391-403.

-MANOS, P. S., DOYLE J. J. AND NIXON K. C. 1999. Phylogeny, Biogeography, and Processes of Molecular Differentiation in Quercus Subgenus Quercus (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12(3): 333-349.

-MANOS, P. S., ZHOU Z-K. AND CANNON C. H. 2001. Systematics of Fagaceae: Phylogenetic tests of reproductive trait evolution. *International Journal of Plant Sciences* 162(6): 1361-1379.

-MANOS, P. S. AND STANFORD A. M. 2001. The historical biogeography of Fagaceae: tracking the tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* 162: S77:S93.

-MANOS, P. S., CANNON C. H. AND OH S-H. 2008. Phylogenetic relationships and taxonomic status of the peleoendemic Fagaceae of western North America: Recognition of a new genus, *Notholithocarpus*. *Madroño* 55(3): 181-190.

-MARTÍNEZ, M. 1981. Los encinos de México, 2ª edición, Anales del Instituto de Biología, Comisión Forestal. Michoacán: México. 358 pp.

- MARTÍNEZ, M. M. AND CEVALLOS, F. S. R. S. 2005. Arquitectura foliar de Anacardiaceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 137-190.
- MARTÍNEZ, C. D., T. TERRAZAS AND ZAVALA F.C. 2003. Arquitectura foliar y anatomía de la corteza y la madera de *Quercus sartorii* y *Quercus xalapensis*. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 73:63-72.
- MARTÍNEZ, C.D., ZAVALA C.F. AND T. TERRAZAS. 2011. Estudio morfométrico de *Quercus sartorii* y *Quercus xalapensis* (Fagaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:551-568.
- MCCAULEY, R. A., CHRISTIE B. J., IRELAND E. L., LANDERS R. A., NICHOLS H. R. AND SCHENDEL M. T. 2012. Influence of Relictual Species on the Morphology of a Hybridizing Oak Complex: An Analysis of the *Quercus X Undulata* Complex in the Four Corners Region. *Western North American Naturalist* 72(3):296-310.
- MCLELLAN, T., ENDLER J. A. 1998. The relative success of some methods for measuring and describing the shape of complex objects. *Systematic Biology* 47(2): 264-281.
- MCVAUGH, R. 1974. Flora Novo-Galiciana, Contributions from the University of Michigan Herbarium 12 I: 1-93.
- MORAN, E. V., WILLIS J. AND CLARK J.S. 2012. Genetic Evidence for hybridization in red Oaks (*Quercus* sect. *Lobatae*, Fagaceae). *American Journal of Botany* 99(1): 92-100.
- MULLER, C.H., 1952, Ecological control of hybridization in *Quercus*: a factor in the mechanism of evolution. *Evolution* 6: 147-161.
- MULLER, C.H. AND MCVAUGH R. 1972. The oaks (*Quercus*) described by Née

(1801), and by Humboldt & Bonpland (1809), with comments on related species. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 9:507-522.

N

-NIXON, K. C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annales des Sciences Forestières* 50: 25–34.

-NIXON, K. C. Y C. H. MULLER. 1997. *Quercus* Linnaeus sect. *Quercus* en: Flora of North America North of Mexico. Vol. 3. New York: Oxford Univesity Press, 471-506.

-NIXON, K. C. 2006. Global and Neotropical Distribution and Diversity of Oak (genus *Quercus*) and Oak Forests. In M. Kappelle (ed.) Ecology and conservation of Neotropical montante oak forests. Ecological Studies 185, 3-13. Springer, Berlin, Germany.

-NÉE, L. 1801. Descripciones de varias especies nuevas de encinos (*Quercus* de Linneo). *Annales de Ciencias Naturales*, 3: 260 –278.

P

-PALMER, E. J. 1948. Hybrid oaks of North America. *Journal of the Arnold Arboretum* 29: 1-48.

-PEÑALOZA, R. J. M., GONZÁLEZ R. A., MENDOZA C. L., CARON H., KREMER A. AND OYAMA K. 2010. Interspecific gene flow in a multispecies oak hybrid zone in the Sierra Tarahumara of Mexico. *Annals of Botany* 105: 389–399.

-PETIT, R. J., BODÉNES C. A., DUCOUSSO, G. R. AND KREMER A. 2003. Hybridization as mechanism of invasión in Oaks. *New Phytologist* 161:151-164.

-PRANTL, K. 1894. Fagaceae. In A. Engler & K. Prantl, Die Nattirlichen Pflanzenfamilien, Wilhelm Engelmann, Leipzig.

R

-ROMERO, S., LIRA R. AND DÁVILA P. 2000. A phenetic study of the taxonomic delimitation of *Quercus acutifolia* and *Q. conspersa* (Fagaceae). *Brittonia* 52: 177-187.

-ROMERO, R. S. 2006. Revisión taxonómica del complejo *Acutifoliae* de *Quercus* (Fagaceae) con énfasis en su representación en México. *Acta Botánica Mexicana* 76: 1-45.

-RODRÍGUEZ, R. I., ROMERO R. S., 2007, Arquitectura foliar de diez especies de encino (*Quercus*, Fagaceae) de México. *Acta Botanica Mexicana* 81: 9-34.

-ROHLF, F. J. 2013. tpsDig, v. 2.17. *NY State University at Stony Brook*.
<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

-ROHLF, F. J. 2013. tpsRelw ver. 1.53. *Ecology & Evolution, SUNY at Stony Brook*.
<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

-RUSHTON, B. S., 1993, Natural hybridization within the genus *Quercus* L. *Annales des sciences forestières* 50 (1): 73s-90s.

-RZEDOWSKI, J. 1978. Los tipos de Vegetación de México. Limusa Wiley. México.

S

-SCARELI, S. C., SÁNCHEZ M. M., GONZÁLEZ-R. A. AND OYAMA K. 2013. Foliar micromorphology of Mexican oaks (*Quercus*: Fagaceae). *Acta Botánica Mexicana* 104: 31-52.

-SCHWARZ, O., 1936, Entwurf zu einem natürlichen System der Cupuliferen und der Gattung *Quercus* L. *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem* 1-22.

-STEELE, M.A., KNOWLES T., BRIDLE K. AND SIMMS E.L. 1993. Tannins and partial consumption of acorns: implications for dispersal of oaks by seed predators. *American Midland Naturalist* 130:229–238.

- SHEETS, H. D. 2005. CoordGen6, Coordinate Generation program for calculating shape coordinates. <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>

-SHEETS, H. D. 2009. MakeFan7. *Department of Physics, Canisius College, Buffalo, USA*. <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>

T

-TRELEASE, W. 1924. The American Oaks, *Memoirs of the National Academy of Sciences* 20: 1-255, 420pp.

-TSCHAN, G. F. AND DENK T. 2012. Trichome types, foliar indumentum and epicuticular wax in the Mediterranean gall oaks, *Quercus* subsection *Galliferae* (Fagaceae) implications for taxonomy, ecology and evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society* 169:611-644.

-TOVAR, S. E. AND OYAMA K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in Mexico: Morphological and molecular evidence. *American Journal of Botany* 91(9): 1352-1363.

-TUCKER, J. M. 1961. Studies in the *Quercus undulata* complex. I. A. preliminary statement. *American Journal of Botany* 48: 2002-208.

V

-VALENCIA, A. S. 1994. Contribución a la delimitación taxonómica de tres especies del género *Quercus* subgénero *Erythrobalanus*: *Q. laurina* Humboldt et Bonpland, *Q. affinis* Sheidweiler y *Q. ghiesbregtii* Martens et Galeotti, Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 174 pp.

-VALENCIA, A. S. 1995. Contribución al Conocimiento del Género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de Guerrero, México, Contribuciones del Herbario de la Facultad de Ciencias No. 1, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

-VALENCIA, A. S., DELGADO S. A. 2003. Los tricomas foliares en la caracterización de un grupo de especies del género *Quercus*, sección *Lobatae* (Fagaceae). *Anales del Instituto de Biología* 74:5-15.

-VALENCIA, A. S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 33–53.

-VALENCIA, A. S. AND GUAL D. M. 2014. La familia Fagaceae en el Bosque Mesófilo de Montaña. *Botanical Sciences* 92(2): 193-204.

-VÁSQUEZ, M. L. AND NIXON K. C. 2013. Taxonomy of *Quercus crassifolia* (Fagaceae) and morphologically similar species in Mexico. *Brittonia* 65(2): 208-227.

-VISCOSI, V., FORTINI P., SLICE D.E., LOY A. AND BLASI C. 2009a. Geometric morphometric analyses of leaf variation in four species of the subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Plant Biosystems* 143:575-587.

-VISCOSI, V., LEPAIS O., GERBER S. AND FORTINI P. 2009b. Leaf morphological analyses in four European oak species (*Quercus*) and their hybrids: A comparison of traditional and geometric morphometric methods. *Plant Biosystems* 143(3), 564-574.

-VISCOSI, V., LOY A. AND FORTINI P. 2010. Geometric morphometric analysis as a tool to explore covariation between shape and other quantitative leaf traits in European white oaks. *EUT*, pp. 257-261.

Y

-YAN, L. AND ZHE-KUN Z. 2002. Leaf architecture in *Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis* (Fagaceae) from China. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140:283-295.

Z

-ZELDITCH, M. L., D.L. SWIDERSKU, H. D. SHEETS, AND W. L. FINK. 2004. *Geometric Morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press.

-ZHOU, W. AND N. XIA. 2011. Leaf epidermal features of *Lithocarpus* (Fagaceae) from China and their systematic significance. *Botanical Journal of the Linnean Society* 168:216-228.

-ZÚÑIGA, E. Á., SÁNCHEZ G. A. AND GRANADOS S. D. 2009. Análisis de la variación morfológica foliar en *Quercus laeta* Liebm. en el parque nacional Los Mármolés, Hidalgo, México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 15: 87-93