



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Patrones morfológico foliares de *Quercus crassifolia*
(Fagaceae) a través de México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

MAURICIO ANTONIO MORA JARVIO



**FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM**

DIRECTOR DE TESIS: Dr. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Gracias a todas las personas que contribuyeron de una forma u otra a este trabajo, así como a la Universidad Nacional Autónoma de México por dejarme ser parte de ella.

De manera muy especial agradezco al Dr. Efraín Tovar Sánchez que me acepto gentilmente dirigir la presente tesis; además de contar con todo su apoyo para la realización de este trabajo.

A las personas del comité: Dra. Susana Valencia Ávalos, Biól. Patricia Mussali, Biól. Roció Esteban y Biól. Rolando Ramírez por sus apreciables comentarios y sugerencias para la versión final.

Agradezco el apoyo y conocimientos a Susana Valencia, Othón Alcántara, Ramiro Cruz por todo lo aprendido en campo y herbario. Carlos Ruiz en la elaboración de los mapas y colectas.

Efraín Tovar, Patricia Mussali y Maribel Paniagua por haberme acompañado en las salidas a campo y el trabajo de gabinete. Un millón de gracias por todo su apoyo y compañía.

Efraín, Patty y bb Hannah por su gran amistad, apoyo ante todo, confianza, consejos y la enorme admiración que les tengo y ejemplo de vida. Muchas gracias.

A mis Padres: Crisóforo y Gudelia por su apoyo que ha sido definitivo, además de ser unos padres excelentes con su ejemplo y sus ganas de hacer cosas en esta vida son la mejor escuela que he tenido. Gracias

Mis hermanos Carmen y Juan, por toda su confianza, apoyo y sus ganas de superación ante cualquier situación.

Mi Tía Evelia Por todo su cariño y apoyo en los momentos más difíciles.

Mis amigos y compañeros: Lidia, Alberto V., Armando, Jorge E. Teresa, Patty Mussali Efraín Tovar, Roció Esteban, Betty González, Carlos Ruiz, Othón, Hugo, Luis, Diana, Araceli, Denisse, Raúl, Ana Mendoza, Nadia, Silvia, Fernando Suaste. Karla, Verónica Juárez, Enrique O. Susana Valencia, Patty B. y Miguel García. Mil disculpas espero no haber olvidado a alguien, gracias por formar parte de mi vida.

Por último, la culminación de este esfuerzo se la dedico a la persona que mas Quiero PQ en reconocimiento a la tolerancia, las desveladas y la paciencia que me brindo durante el período escolar y durante el tiempo que escribí la tesis. Gracias Mary, *por ser mi amor, mi cómplice y todo en mi vida.*

RESUMEN

INTRODUCCIÓN	1
<i>Morfología foliar</i>	<i>2</i>
<i>Factores que modifican la morfología foliar</i>	<i>2</i>
<i>a. Posición de la hoja</i>	
<i>b. Altitud</i>	
<i>c. Latitud</i>	
<i>d. Precipitación</i>	
<i>e. Temperatura</i>	
<i>f. Condiciones edáficas</i>	
<i>g. Luz</i>	
<i>Importancia de los estudios morfológicos.....</i>	<i>5</i>
<i>Regiones Fisiográficas.....</i>	<i>6</i>
<i>Los bosques templados en México</i>	<i>8</i>
<i>El bosque de Quercus</i>	<i>8</i>
<i>Taxonomía de la Familia Fagaceae</i>	<i>11</i>
<i>El género <u>Quercus</u></i>	<i>12</i>
<i>Importancia de los herbarios</i>	<i>13</i>
JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS	13
SISTEMA DE ESTUDIO	15
<i>Historia Natural de Quercus crassifolia Humb. & Bonpl.</i>	<i>15</i>
<i>Descripción de la especie</i>	<i>15</i>
<i>a. Distribución</i>	<i>19</i>
<i>b. Nombres y usos comunes</i>	<i>19</i>
<i>c. Estudios realizados sobre Quercus crassifolia</i>	<i>19</i>

MATERIALES Y MÉTODOS	22
<i>Distribución geográfica</i>	22
<i>Datos morfológicos</i>	23
<i>Análisis de datos</i>	23
RESULTADOS	27
DISCUSIÓN	36
<i>Variación morfológica de tipo foliar entre poblaciones de <u>Quercus crassifolia</u></i>	36
<i>Las cadenas montañosas como elemento de ordenación de las poblaciones de <u>Quercus crassifolia</u></i>	38
<i>Variación morfológica de tipo foliar de <u>Quercus crassifolia</u> a través de gradientes ambientales</i>	40
<i>Importancia de los herbarios en estudios de morfología foliar</i>	42
LITERATURA CITADA	45
APÉNDICE	64

RESUMEN

La amplia heterogeneidad ambiental y topográfica de México, refleja la alta diversificación que varios géneros de plantas vasculares han tenido, dentro del cual destaca el género *Quercus*. En México, los encinos son considerados como el principal centro de diversificación, conteniendo el 90% de las especies que existen en Norte América. *Q. crassifolia* (Sección *Erytrobalanus*) se ha caracterizado por su amplia distribución geográfica y su alta abundancia en algunos bosques templados de México. Las hojas están continuamente expuestas a factores ambientales, lo que permite que exista una gran variación en éstas debido a la complejidad de presiones selectivas que existen en los diferentes ambientes. En este trabajo se evaluó la variación morfológica de tipo foliar de *Q. crassifolia* a través de México, se determinó el efecto de la localidad sobre los caracteres foliares de *Q. crassifolia*, se estableció el efecto de diferentes factores ambientales sobre 20 caracteres morfológico foliares de *Q. crassifolia*, se elaboró un mapa detallado sobre la distribución geográfica de *Q. crassifolia*, asimismo se describieron los patrones morfológico foliares de *Q. crassifolia* a través de la principales cadenas montañosas y se evaluaron los caracteres morfológico de tipo foliar y factores ambientales que determinan la ordenación de las poblaciones de *Q. crassifolia*. En total, se analizaron 41 poblaciones de *Q. crassifolia* distribuidas sobre las principales cadenas montañosas. En cada población se colectaron de forma aleatoria 30 hojas y se midieron 20 caracteres morfológicos en cada una. Asimismo, se revisaron los ejemplares de *Q. crassifolia* en siete herbarios de México. En total se midieron 1 230 hojas. Los resultados indican que existe un efecto significativo de la localidad sobre el 95 % de los caracteres morfológicos. Con el análisis de cluster basado en la similitud morfológica foliar, las poblaciones se agruparon de acuerdo a su región fisiográfica, esto resultados son congruentes con el análisis de componentes principales (ACP) y las variables más correlacionadas con el CP1 fueron: AL/LLW y LPA. Por su parte, el CP2 se encuentra mejor correlacionado con P% y LBAM. Además se encontró una relación positiva y significativa de la altitud, longitud, y la relación latitud/altitud sobre el número de aristas (NA); mientras que la latitud se correlacionó negativamente con el NA. Por otro lado, LPA se correlacionó negativa y significativamente con la latitud/altitud y longitud; pero se correlacionó positivamente con la latitud. Por su parte, el pecíolo se correlacionó positivamente con la longitud. Por último, se encontró que conforme se incrementa la distancia geográfica entre poblaciones se incrementa la disimilitud morfológica de tipo foliar.

INTRODUCCIÓN

La fisonomía de las comunidades vegetales es el resultado de los recursos y condiciones que imperan en el ambiente (Begon *et al.*, 1999). Debido a la estrecha relación que mantienen las plantas con su hábitat, las características morfológicas constituyen adaptaciones a su entorno (Gurevitch, 1992; Ricklefs y Miller, 2000). Además, la morfología foliar es una de las características más trascendentes para las plantas, debido a que en estos órganos se llevan a cabo los procesos de fotosíntesis y transpiración (Bidwell, 1990).

Asimismo, las características foliares se encuentran sometidas a continuos procesos de selección, dada la estrecha relación que mantienen con el ambiente en el que se desarrollan las plantas (Givnish, 1987). El estudio de estos atributos han permitido encontrar patrones en la morfología foliar por su capacidad de ajustarse a las condiciones ambientales a través de plasticidad o diferenciación adaptativa (Givnish, 1987; Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996). Los patrones mejor documentados, están relacionados con la variación morfológica foliar de acuerdo a gradientes de altitud, latitud y condiciones edáficas (Tang y Ohsawa, 1999; Schoettle y Rochelle, 2000; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002). Además, los patrones de variación morfológica de tipo foliar pueden estar afectados por la disponibilidad de agua, la intensidad del viento, el régimen lumínico y sus interacciones (i. e., depredadores) (Pianka, 1994).

Los estudios que abordan los patrones de variación morfológica de tipo foliar son particularmente importantes en especies que presentan una amplia plasticidad fenotípica, así como un amplio intervalo de distribución geográfico, porque con esta información se pueden conocer las adaptaciones que han sufrido las plantas a diferentes hábitats.

Morfología foliar

La importancia de las plantas (productores primarios) radica en que constituyen la base de las pirámides alimenticias (Crawley, 1989), dentro de éstas las hojas son consideradas particularmente esenciales porque llevan a cabo el proceso de fotosíntesis, el cual sustenta la mayor parte de la vida sobre la Tierra. Además, los procesos de fotosíntesis y transpiración son determinantes en el crecimiento de las plantas (Bidwell, 1990).

La morfología foliar está determinada por una base genética, pero las intensas presiones de selección a las que están sometidas las hojas resulta en diferentes fenotipos dependientes del ambiente en el que se desarrollan (Bongers y Pompa, 1990; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002), observándose en la naturaleza un amplio intervalo de formas y tamaños de hojas (Terradas, 2001).

En general, la relación entre los caracteres morfológico foliares y las condiciones ambientales pueden analizarse de tres maneras: (1) estudiando una planta individual, (2) analizando la variación dentro de un taxón (especie, género, familia) que se distribuye en diferentes ambientes y (3) entre distintos taxa que se desarrollan al interior de una comunidad (Ricklefs y Miller, 2000).

Factores que modifican la morfología foliar

Los factores que determinan la morfología foliar son: la posición de la hoja (Bruschi *et al.*, 2003), la altitud (Hansen-Bristow, 1986; Grace y Norton, 1990; Schoettle, 1990; Gurevitch, 1992; Geeske *et al.*, 1994; Schoettle y Rochelle, 2000), la latitud (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996; King y Maindonald, 1999), la precipitación (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996; Wiemann *et al.*, 1998; McDonald *et al.*, 2003), la temperatura (Dolph y Dilcher, 1979), las características edáficas (Chapin, 1980; Givnish, 1987; Turner, 1994; Rodríguez *et al.*, 1998; McDonald *et al.*, 2003), la intensidad de luz

(Niinemets *et al.*, 1998; Terradas, 2001), y la disponibilidad de agua (Terradas, 2001; Navea *et al.*, 2002).

La variación de los caracteres morfológico foliares a través de gradientes ambientales ha sido frecuentemente documentado (Domínguez *et al.*, 1998; Jonas y Geber, 1999; Silva-Montellano y Eguiarte, 2003), principalmente por la capacidad que tienen estas estructuras para ajustarse a las condiciones ambientales a través de su plasticidad o diferencias adaptativas (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996).

A continuación, se exponen algunos ejemplos de cómo estos factores afectan la morfología foliar.

a. Posición de la hoja. Se ha encontrado que las hojas que se desarrollan expuestas al sol presentan una menor área foliar, un mayor grosor y son más lobadas que aquellas que crecen bajo la sombra (Bruschi *et al.*, 2003). Por ejemplo, en *Quercus crassifolia* el área foliar se incrementa significativamente en estratos apicales en relación con aquellos localizados en la parte basal e intermedia del dosel (Sánchez-Hernández *et al.*, en proceso).

b. Altitud. Se ha documentado que existe una reducción en el número y producción de hojas con el incremento de la altitud, ejemplo de ello, son los estudios realizados en poblaciones de *Abies lisocarpa* (Hansen-Bristow, 1986), *Pinus sylvestris* (Grace y Norton, 1990), *P. contorta* (Schoettle, 1990) y *P. pumila* (Kajimoto, 1993). Además, la altitud tiene un efecto directo sobre algunos elementos del clima, como son: la temperatura del aire y la presión atmosférica (disminuyendo conforme aumenta la altitud), así como precipitación y la velocidad del viento (aumenta con el incremento de la altitud) (Schoettle y Rochelle, 2000).

c. *Latitud*. Se ha observado una reducción en el área foliar conforme se incrementa la latitud. Por ejemplo, en *Rhizophora mangle* se determinó que esta variación es el resultado de la latitud y la precipitación, debido a que el área foliar y la precipitación disminuyen de sur a norte (Rico-Gray y Palacios-Ríos, 1996). Por otro lado, se ha reportado que existe un incremento de hojas dentadas y lobadas conforme se incrementa la latitud, siendo los ambientes templados y con una estacionalidad marcada donde aumenta esta característica (Givnish, 1987; Baker-Brosh y Peet, 1997). Además, con el incremento de la latitud disminuye la longitud del pecíolo, encontrando en la regiones tropicales especies con pecíolos más grandes en relación con las zonas templadas (King y Maindonald, 1999).

d. *Precipitación*. La disponibilidad de agua además de modificar los caracteres morfológico foliares, tiene un efecto sobre el establecimiento, crecimiento, desarrollo y productividad de las especies vegetales (Navaea *et al.*, 2002). Por ejemplo, se ha observado que el área, ancho y longitud de la hoja se incrementan significativamente con el aumento de la precipitación (Castro-Díez *et al.*, 1997; Tang y Ohsawa, 1999; McDonald *et al.*, 2003). Además, se ha observado que en ambientes tropicales y subtropicales dominan en las formas de crecimiento arbóreo hojas con márgenes enteros, mientras que en climas templados son más frecuentes las hojas con bordes dentados (Bailey y Sinnott, 1916; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002).

e. *Temperatura*. Este factor modifica el área foliar, sin embargo, su medición no puede ser muy evidente, porque también influye directamente la evapotranspiración (Parkhurst y Loucks, 1972). Para resolver este problema, Givnish (1984) propone un modelo para determinar el tamaño foliar óptimo (el cual, ha sido seleccionado por el ambiente), analizando costos (transpiración) y beneficios (fotosíntesis) para la planta, por lo tanto,

el tamaño foliar óptimo es el que da un mayor beneficio al menor costo. De acuerdo a lo anterior, en sitios de clima árido ó seco dominarán hojas pequeñas con poca superficie de transpiración, y por el contrario en sitios húmedos habrá hojas con elevada superficie.

f. Condiciones edáficas. En este caso, se ha observado una reducción en el área foliar de plantas desarrolladas en suelos pobres en nutrientes (McDonald *et al.*, 2003).

g. Luz. Se ha documentado una reducción del área foliar conforme se reduce la incidencia de luz (Terradas, 2001).

Importancia de los estudios morfológicos

Los estudios de los caracteres morfológicos han constituido el sistema básico de clasificación de las especies (González, 1997). Algunos de los principales caracteres utilizados por los taxónomos son los de estructura y forma, donde se incluyen la ultraestructura, histología, anatomía y citología (Bold, 1980).

Además de ser una herramienta para la clasificación, los estudios morfológicos han permitido evaluar algunos fenómenos de hibridación que ocurren en la naturaleza (Spellenberg, 1992 ; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004), así como reconocer los altos niveles de plasticidad fenotípica que presentan las especies, por ejemplo los encinos (Tucker, 1974; Valencia, 2005). Más aún, los estudios morfológicos han permitido determinar patrones de variación asociados a factores ambientales como son: altitud, latitud, temperatura, suelo, luz, precipitación, entre otros.

Por otro lado, la morfología ha sido útil para evaluar la estructura de las comunidades vegetales (Velázquez-Rosas *et al.*, 2002)

Regiones Fisiográficas

1) La región de la *Sierra Madre Occidental*, que se distribuye en el oeste y noreste de México ($102^{\circ}20' - 109^{\circ}40' \text{ W } 20^{\circ}30' - 31^{\circ}20' \text{ N}$), con área aproximada de 289 000 km², la cual equivale al 14.7% del territorio nacional. El intervalo altitudinal oscila entre los 200 a 3000 m, con un clima tipo Cfb y Aw. Es la cadena montañosa con mayor longitud (1250 km), la más ancha en promedio (150 km), y la más accidentada. Abarca los Estados de Sonora, Chihuahua, Durango, Zacatecas, Nayarit y Jalisco. Constituida por rocas volcánicas de edad cretácica tardía a terciaria y algunas de edad media (Ferrusquia, 1993).

2) La *Sierra Madre Oriental* se distribuye de noreste y centro-norte de México, el Sector Transversal ($100^{\circ}00' - 105^{\circ}00' \text{ W } 24^{\circ}30' - 26^{\circ}00' \text{ N}$) y el Sector Oriental de la sierra ($97^{\circ}30' - 101^{\circ}20' \text{ W } 19^{\circ}40' - 26^{\circ}00' \text{ N}$), con un área aproximada 145 500 km², equivalente al 7.54 % del territorio nacional. Presenta un clima en el Sector Transversal Bwh, BSk y en el Sector Oriental Cfa, Cwa, BSh. El intervalo altitudinal oscila entre los 200 a 3 000 m. Abarca los Estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo, Veracruz y Puebla. Constituida por rocas sedimentarias marinas del Jurásico y Cretácico, además de contener también unidades metamórficas precámbricas y paleozoicas. Su historia geológica es poco clara, durante el Terciario Temprano experimentaron plegamientos y fallamientos (Rzedowski, 1978; Ferrusquia, 1993).

3) *Eje Neovolcánico Transversal*, se distribuye en el Centro de México ($96^{\circ}20' - 105^{\circ}20' \text{ W } 17^{\circ}30' - 20^{\circ}25' \text{ N}$ Sector Principal $19^{\circ}00' - 21^{\circ}00' \text{ N}$), con un área aproximada de 175 700 km², lo cual equivale al 9.17 % del territorio nacional. Presenta un clima de tipo Aw', Cfa, Cwa, BSh, Cw, Cfb, Aw. El intervalo altitudinal oscila entre los 1000 a 3500 m. Abarca los estados de Veracruz, Puebla, México, Tlaxcala, Hidalgo, Guanajuato, Querétaro, Guerrero, Colima, Nayarit y Jalisco. Imperan las rocas ígneas, sobre todo en las lavas andesíticas y basálticas, aunque también existen depósitos sedimentarios. Se cree que su evolución comenzó

durante el Terciario Medio (Rzedowski, 1978; Ferrusquia, 1993). 4) *Sierra Madre del Sur*, se distribuye en el Sur de México ($94^{\circ}45' - 104^{\circ}40' W$ $15^{\circ}40' - 19^{\circ}40' N$), con un área aproximada de $195\,700\text{ km}^2$, lo cual equivale al 9.93 % del territorio nacional. Presenta un tipo de clima Aw' , Aw , $BShw$, Cwa , Cfa . El intervalo altitudinal oscila entre los 1000 a 5000 m. Abarca los estados de Jalisco, Michoacán y Guerrero. Presenta sedimentos marinos y lavas del Cretácico. Es la más compleja de las provincias, contiene unidades precámbricas representadas en el complejo Oaxaqueño, cuerpos metamórficos del paleozoico y del mesozoico. También existen afloramientos aislados de unidades sedimentarias paleozoicas (Ferrusquia, 1993). 5) *Sierra Madre de Chiapas*, se distribuye en el Sureste de México ($90^{\circ}30' - 95^{\circ}00' W$ $14^{\circ} - 30' N$), con un área aproximada de $105\,400\text{ km}^2$, equivalente al 5.35 % del territorio nacional. Presenta un Clima Aw , Cw , Cf . El intervalo altitudinal oscila entre 0 a 2500 m. Es la formación montañosa más antigua del país. Constituida por rocas ígneas de edad Paleozoica a Precámbrica. Conteniendo cuerpos sedimentarios marinos del Cretácico Tardío y del Terciario Temprano (Rzedowski, 1978; Ferrusquia, 1993).

Los bosques templados en México

La zona ecológica templada subhúmeda de México es característica de las regiones montañosas del país y comprende varios tipos de vegetación que se desarrollan en un clima estacional, con inviernos fríos (frecuentemente bajo cero) lluvias escasas y veranos calidos y húmedos. Lo anterior permite agrupar a los tipos de vegetación por sus similitudes ecológicas (Dirzo, 1994). Los tipos de bosque de esta zona ecológica son: a) encino, b) pino, c) pino y encino d) oyamel y e) *Juniperus* (Rzedowski, 1978).

En total se calcula que la cobertura potencial de esta zona ecológica suma 20.5% de la superficie terrestre de México (41 millones de hectáreas). De las cuales, 5.5% corresponde a los bosques de encinos y 13.7% a los bosques de pino y a los de pino-encino, de tal forma que el restante 1.3% son bosques en los que predominan otras coníferas, principalmente *Abies* y *Juníperus* (Rzendowski, 1978).

La Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (1992) sugiere que estos bosques han sido eliminados en un 35% de su distribución original, lo cual, concuerda con lo reportado por Toledo y Ordoñez (1993) quienes señalan que la agricultura, la ganadería, y los asentamientos humanos, entre otros, han eliminado el 37% de la vegetación original de las zonas templadas, dejando el 63% forestado.

El bosque de Quercus

Los bosques de encinos son comunidades vegetales representativas de las regiones templadas montañosas de México (Rzendowski, 1978; Challenger, 1998). Constituyen el 72% de la cubierta vegetal de las zonas de clima templado, aunque también penetran en regiones de clima cálido e incluso en las semiáridas, en las que asumen una fisonomía de tipo matorral (Rzedowski, 1978). Con frecuencia los encinos forman parte de los bosques mixtos cuando se asocian con especies de *Pinus* y *Abies* (Rzedowski, 1978), con los cuales comparten afinidades ecológicas. Su distribución altitudinal va de 1200 a 3000 m, que comprende a la mayor parte de la zona montañosa templada de México, y ocupa un área aproximada de 9 millones de hectáreas (Masera *et al.*, 1997).

A pesar de que México es considerado como un centro de diversidad de encinos, generalmente sólo son explotados a nivel local, utilizándolos como fuente de leña y para la obtención de carbón (Bonfil y Valencia, 1993). Su bajo nivel de explotación es atribuido a que muchas especies de encinos presentan poca altura y sus troncos suelen ser delgados, además de que su madera suele ser más dura que la de los pinos (Equihua, 1980).

Los encinos son considerados elementos importantes para la conservación de la diversidad de plantas y animales. Asimismo, se han realizado diversos estudios sobre el papel de los encinos en el funcionamiento de los ecosistemas y el mantenimiento de la vida silvestre, aunque la mayor parte de la información se ha generado en Europa y en los Estados Unidos. Se ha revelado, por ejemplo, que los encinos albergan gran cantidad de epífitas; por ejemplo, en Inglaterra los robles *Quercus robur* y *Quercus petraea* albergan una gran riqueza de plantas epífitas como orquídeas (Orchidaceae), bromelias (Bromeliaceae), Muerdagos (Viscaceae) y numerosas familias de Briophytas Pteridophytas y líquenes (Rose, 1974).

En México los bosques de *Quercus* pueden albergar orquídeas tanto terrestres como epífitas; pero conforme se va incrementando la humedad ambiental como es el caso de los bosque mesófilo de montaña, se incrementa el número y abundancia de orquídeas epífitas. Como es el caso de los bosque templados ubicados en la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur y Chiapas (Hágsater *et al.*, 2005).

Además, en las especies del género *Quercus* están asociadas una gran diversidad de especies de artrópodos que habitan el follaje, bellotas, ramas y raíces (Tovar-Sánchez, 1999; Schowalter, 2000). Por ejemplo, Tovar-Sánchez *et al.* (2003) encontraron 20 órdenes de artrópodos asociados al dosel de seis especies de encinos con una riqueza que varía entre 54 y 258 especies según la localidad y la estacionalidad.

Los vertebrados que se alimentan y/o habitan en los encinos incluyen mamíferos pequeños (lagomorfos, sciúridos, múridos y cávidos) y grandes como jabalíes (Jonson *et al.*, 2002). Por su parte, Flegg y Bennett (1974) registraron 43 especies de aves que anidan en tres encinares del sur de Inglaterra. En nuestro país, Cabrera (1995) registró 104 especies de aves asociadas a un bosque templado en el Parque Nacional del Ajusco medio, D.F., en el cual dominan los encinares de *Quercus rugosa*, *Q. laurina*, *Q. castanea* y *Q. crassipes* (Robledo 1997).

Los incendios, la ganadería, los asentamientos humanos y la explotación forestal son los principales factores antropogénicos responsables del disturbio de los bosques de *Quercus* (Rzedowski, 1978; Zavala, 1990; Bonfil, 1998; Challenger, 1998). El impacto de la explotación forestal puede variar dependiendo del tipo de terreno, pendiente y de la intensidad, frecuencia y duración de la misma, y en casos extremos puede eliminar la cubierta vegetal y desencadenar graves problemas de erosión (Reyes y Gama-Castro, 1995; Challenger, 1998). Por otro lado, el sobrepastoreo es un factor que contribuye a la degradación del sotobosque (Reyes y Gama-Castro, 1995), además de problemas de regeneración de encinos (Bonfil, 1998; Bonfil y Soberon, 1999). Sin embargo, la falta de estudios ecológicos formales en los bosques de encinos que evalúen el efecto de diversos tipos de disturbios (i.e., fuego, tala, pastoreo, etc.) con diferente grado de intensidad, frecuencia y duración, limita nuestra comprensión de su comportamiento ecológico e impide establecer adecuadas estrategias de conservación, restauración y/o manejo, ya sea a corto, mediano o largo plazo.

Además de los servicios ecosistémicos que brindan los bosques de encinos, ofrecen un múltiple número de beneficios a las poblaciones humanas con las que conviven. Por ejemplo, la corteza de los árboles tiene propiedades medicinales (i. e., previene el vértigo o epilepsia, dolor de encías, diarrea hemorrágica, entre otros), las bellotas debido a su alto contenido de carbohidratos pueden ser utilizadas como alimento humano (Romero, 1993). También son usadas como alimento para animales, los cuales pueden transformar fácilmente los carbohidratos de las bellotas en grasas (Zavala, 1996). Por otro lado, tanto hojas, agallas y corteza contienen altas concentraciones de metabolitos secundarios que pueden ser utilizados en la curtiduría (Zavala, 1996).

Taxonomía de la Familia Fagaceae

La familia Fagaceae está compuesta principalmente por árboles y arbustos monoicos; alberga alrededor de 1000 especies contenidas en nueve géneros. La clasificación taxonómica propuesta por Nixon (1993) surge de un análisis filogenético, en el que se incluyen caracteres morfológicos, anatómicos y palinológicos; con lo cual se propone que, la Familia Fagaceae se divida en dos subfamilias **Castaneoideae** compuesta por los géneros *Castanea*, *Castanopsis*, *Chrysolepis* y *Lithocarpus* y **Fagoideae** que comprende *Fagus*, *Quercus*, *Trigonobalanus*, *Formanodendron* y *Nothofagus*. Cabe mencionar que la división de las dos subfamilias se debe a las diferencias presentes en inflorescencias, flores y polen (Nixon, 1993).

El género Quercus

El género *Quercus* (encinos, robles) se ubica dentro de la subfamilia Fagoideae y se subdivide en las secciones *Lobatae* o *Erytrobalanus* (encinos rojos), *Protobalanus* (encinos intermedios) y *Quercus* o *Lepidobalanus* (encinos blancos). Los encinos se encuentran ampliamente distribuidos en las regiones templadas del hemisferio norte (Nixon, 1993), conteniendo 531 especies a nivel mundial (Govaerts y Frodin, 1998), siendo México el lugar donde alcanzan su mayor representatividad conteniendo 161 especies, de las cuales, 109 son consideradas endémicas (Valencia, 2004). Por lo anterior, México es considerado como un centro de diversificación de encinos (González, 1993; Nixon, 1993; Valencia, 2004). El segundo centro de biodiversidad de encinos se encuentra en Asia, el cual contiene 125 especies aproximadamente (Govaerts y Frodin, 1998).

Los encinos se han caracterizado por presentar escasas barreras de esterilidad entre especies (Jensen y Eshabaugh, 1976; Whittemore y Schaal, 1991; Dumolin *et al*; 1997), originando una alta frecuencia de hibridación en la naturaleza (Whittemore y

Schaal, 1991; Jensen *et al.*, 1993; Spellenberg, 1992; Manos *et al.*, 1999; Rosabelle, 1999; Bruschi *et al.*, 2000; González *et al.*, 2004a; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004). El fenómeno de hibridación se ha documentado más frecuente dentro de la sección *Quercus* (encinos blancos), además, los híbridos que se pueden formar provienen de pares de especies que son muy diferentes entre sí, tanto morfológica como fisiológicamente (Jensen y Eshbaugh, 1976; Bruschi *et al.*, 2000).

Los taxónomos han considerado a los encinos como un grupo complicado, debido a su elevada plasticidad fenotípica (Jones, 1986) y al frecuente fenómeno de hibridación, lo que ha incrementado su amplia variación morfológica foliar, produciendo diversos patrones de variación morfológica y genética (Rieseberg y Wendel, 1993). Lo anterior, dificulta la delimitación taxonómica en el número de especies.

Importancia de los herbarios

México es considerado uno de los países más diversos en especies vegetales. Se estima que cuenta con 25 mil especies de fanerógamas, de las cuales entre 55 y 66% son exclusivas del país. Debido a la gran riqueza de los recursos naturales con las que cuenta el país y a pesar del contacto y dependencia del hombre hacia ellos a través de su historia, estamos muy lejos de conocerlos completamente pero lamentablemente a la gran velocidad de destrucción de las comunidades vegetales, ha provocado que muchas de las plantas hayan desaparecido sin siquiera ser conocidas. Los herbarios permiten, tener un acercamiento del hombre con su medio, ya que representan la posibilidad de conocer las plantas que se desarrollan en diversos ecosistemas y, en ocasiones, son la única evidencia de la existencia de alguna especie (Rzedowski, 1975; Lot y Chiang, 1986).

En la actualidad, la importancia de los herbarios como una fuente invaluable, ya que además de cumplir como colecciones científicas, permiten su aprovechamiento en diversos aspectos educativos, especialmente en nuestro país, caracterizado por una riqueza vegetal excepcional en el mundo (Lot y Chiang, 1986).

JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

A pesar de la extensa área que en México ocupan los bosques de encinos y de pino-encino, la alta diversidad de especies del género *Quercus* en el país, de su alto grado de endemismo, de la gran importancia ecológica y económica que presentan, del frecuente fenómeno de hibridación que ocurre en este género, aunado a la amplia distribución geográfica que presentan algunas especies y la gran heterogeneidad ambiental registrada en el territorio mexicano, no se han realizado estudios que evalúen los patrones de variación morfológica de tipo foliar que registran especies de encinos con una amplia distribución geográfica.

Este estudio tiene como finalidad aportar información para conocer la relación entre las características morfológicas de tipo foliar y la heterogeneidad ambiental en la que se desarrolla una especie con un amplio intervalo de distribución geográfica, por lo que en este trabajo se planteó el siguiente objetivo general.

Evaluar la variación morfológica de tipo foliar de *Quercus crassifolia* a través del territorio mexicano.

Asimismo, se buscó cubrir los siguientes objetivos particulares:

- a) Determinar el efecto de la localidad sobre los caracteres morfológicos foliares de *Quercus crassifolia*.
- b) Conocer el efecto de los factores ambientales (altitud, latitud, longitud y latitud/altitud) sobre 20 caracteres morfológico foliares de *Quercus crassifolia*.
- c) Elaborar un mapa detallado que muestre la distribución geográfica de *Quercus crassifolia* a partir de la revisión de ejemplares de herbario (MEXU, ENCB, FCME, INIFAP, UACH, COLPOS y UAMIZ) y visitas al campo.

- d) Describir patrones de variación morfológica foliar de *Q. crassifolia* a través de las principales cadenas montañosas de México.
- e) Conocer los caracteres morfológico de tipo foliar y factores ambientales que determinan la ordenación de las 41 poblaciones estudiadas de *Q. crassifolia*.

SISTEMA DE ESTUDIO

Historia Natural de Quercus crassifolia Humb. & Bonpl.

Quercus crassifolia se ubicaba dentro de la subsección *Lobatae* en la serie *Crassifoliae* (Martínez, 1953), y ha sido reconocido con las siguientes sinonimias: *Quercus brachystachys* Benth; *Quercus chicamolensis* Trel; *Quercus errans* Trel; *Quercus felipensis* Trel; *Quercus mcvaughii* Spellenberg; *Quercus miguelitensis* Trel; *Quercus moreliana* Trel; *Quercus orbiculata* Trel; *Quercus stipularis* Humb. et Bonpl. y *Quercus spinulosa* Mart. et Gal.

Descripción de la especie

Árboles de 6-23 m de altura, tronco de 0.25-1 m de diámetro; ramillas de 2.3-6 mm de grueso, surcadas, cubiertas con mechones de pelos estipitados amarillo-ámbar, lenticelas cubiertas por pubescencia; yemas ovoides a ovoides-lanceoloides, de (3-)4-10 mm de largo por 1.9-3 mm de grueso, escamas ovadas, ligeramente sericeas y fimbriadas; estípulas oblanceoladas de 8.7-13.5 mm de largo por 0.8-4.1 mm de ancho, persistentes hasta que las hojas casi completan su madurez. Hojas maduras con pecíolos de (3-)7-30(-35) mm de largo por 1.9-3.5 mm de grueso, cubiertos por mechones de pelos sésiles o casi sésiles; láminas coriáceas, ovadas, obovada o elíptica, de (7-)10-17.5 cm de largo por 4.1-11.5 cm de ancho, de 1.4-1.8 veces más largas que anchas; ápice obtuso a redondeado; base frecuentemente cordada-subcordada a cuneada y obtusa; margen cartilaginoso, revoluto, con 3-8 dientes o lóbulos aristados o espinosos distribuidos en el medio apical o cuarto apical de las hojas, en ocasiones enteros pero con las aristas o espinas presentes; venas secundarias de (6-)7-10 a cada lado de la vena media, ascendentes y ligeramente curvas, ocasionalmente casi rectas, que pueden o no estar ramificadas después del medio distal para continuar hasta el margen y prolongarse en la

arista o espina; haz rugoso, glabro, excepto sobre la vena media y venas secundarias o al menos en la base de la primera, que conserva algunos mechones de pelos estipitados; envés cubierto con mechones de pelos estipitados crispados que se enredan y traslapan para cubrir totalmente la superficie ligeramente ampulosa que además sostiene pelos glandulares verniformes y excreciones mucilaginosas de color ámbar. Amentos estaminados de 80-120 mm de largo, raquis de 0.5-0.7 mm de grueso densamente piloso de color amarillento ferrugíneo; flores masculinas regularmente distribuidas a lo largo del raquis, sésiles o sobre un pedicelo piloso de 0.3-0.7 mm de largo, perianto cupuliforme o cratiforme de 1.2-2.3 mm de largo, glabro, unido de 2/3-3/4 de su longitud total, dejando libres de 5-6 lóbulos obtusos o redondeados de margen fimbriado; estambres 5-7, de 3-3.5 mm de largo, anteras exertas de 1.5-1.7 mm de largo, glabras, el ápice con un mucrón poco conspicuo. Flores femeninas 4-5 cm. Frutos bianuales, solitarios o en grupos de 4 sobre un pedúnculo corto de 10.4-16.9 mm de largo por ca. 3.4 mm de grueso, cubiertos con mechones de pelos estipitados o sésiles con aspecto lanuginoso; cúpulas hemisféricas de 6.4-10 mm de largo por 9.8-15.6 mm de diámetro y 5.5-7 mm de profundidad, escamas deltoides canosas de margen rojizo-ámbar; bellotas ovada, glabrescente de 10.5-13.5 mm de largo, por 6.6-10.7 mm de ancho, incluida de 1/4-1/3 de su longitud total en la cúpula (Martínez, 1953; Bello, 1987; Valencia, 1989; Romero, 1993).

Esta especie se presenta principalmente como uno de los elementos dominantes en las asociaciones vegetales de bosque de *Quercus* y bosque de *Quercus-Pinus*; las especies arbóreas asociadas son: *Pinus pseudostrobus*, *Pinus montezumae*, *Pinus pringlei*, *Pinus teocote*, *Pinus leiophylla*, *Pinus lawsonii*, *Quercus laurina*, *Quercus affinis*, *Quercus rugosa*, *Quercus castanea*, *Quercus obtusata*, *Quercus crassipes*, *Quercus scytophylla* y *Quercus resinosa*; también se puede encontrar asociado con

elementos de bosque mesófilo de montaña como por ejemplo: *Cethra* sp; *Chiranthoendron pentadactylon*; *Alnus* sp; *Arbutus* sp; y *Ostya* sp. (González, 1986; Rzedowski, 1978).

Por otro lado, Tovar-Sánchez (2004) a través de un estudio filogeográfico con microsátélites de cloroplasto, documentó la ruta de colonización que *Q. crassifolia* a tenido en México. Se sugiere que esta especie inició su incursión través de la Sierra Madre Occidental, posteriormente colonizó el Eje Neovolcánico Transversal y la región más sureña de la Sierra Madre Oriental. Subsiguientemente, pudo haber colonizado la Sierra Madre del Sur y Sierra de Oaxaca y Chiapas.

Q. crassifolia se distribuye en laderas, terrenos planos o con declive y cañadas; además, está asociada a suelos someros o profundos, rocosos o pedregosos. Se encuentra en altitudes que van de 1400 a 2950 m, sin embargo en algunas ocasiones puede sobrepasar estos límites (González, 1986).

Esta especie florece durante los meses de marzo - abril y la etapa de fructificación se presenta de mayo - agosto (González, 1986; Valencia, 1989; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004). La caída de hojas es de diciembre a febrero (Tovar-Sánchez, 2004).

Por otro lado, Tovar-Sánchez y Oyama (2004) determinaron con marcadores moleculares (RAPD) y con caracteres morfológico de tipo foliar que, *Q. crassifolia* se hibrida con *Q. crassipes* en sitios de simpatría ubicados sobre el Eje Neovolcánico Transversal y la región más sureña de la Sierra Madre Oriental, donde se pueden observar individuos con morfología intermedia denominados como *Quercus* × *dysophylla* Benth. pro sp. Asimismo, se ha observado que puede formar individuos híbridos con *Q. laurina* (Valencia, 2005).

Las zonas híbridas conformadas por *Quercus crassifolia* y *Q. crassipes* presentan 352 taxa de artrópodos pertenecientes a 22 ordenes asociados al dosel del complejo. Asimismo, los resultados indican que los híbridos actúan como centros de diversidad, acumulan artrópodos de ambas especies parentales así como de diferentes especies, incluyendo muchas especies raras. De este modo, se obtuvo que en el dosel del complejo de siete zonas híbridas están asociados 32 especies de avispa agalleras de la familia Cynipidae, así como 3 especies de insectos minadores de la Tischeridae y Citheraniidae (Lepidoptera). Además, las plantas híbridas presentan niveles intermedios de infestación, tanto de insectos formadores de agallas como de insectos minadores en relación con sus parentales Tovar-Sánchez (1999).

Además, Tovar-Sánchez (1999) obtuvo que *Q. crassifolia* soporta 22 ordenes de artrópodos asociados al dosel, con un índice de diversidad de Shannon-Wiener de 4.4, soportando 28.5 ± 4.4 ind./m² de artrópodos durante la temporada de sequía y durante la temporada de lluvias alcanzó una densidad de 147.4 ± 16.6 ind./m². Los ordenes más importantes durante la temporada de sequía fueron ácaros (27%), himenópteros (17%), homópteros (11%), lepidópteros (9%), dípteros (8%), colémbolos (6%), coleópteros (4%) y otros (19%). En lluvias los ordenes más importantes fueron colémbolos (33%), ácaros (25%), dípteros (10%), coleópteros (8%), lepidópteros (6%), homópteros (5%), y otros (10%).

Por otro lado, debido a las características anatómicas y el área de distribución de *Q. crassifolia*, los troncos de esta especie pueden ser muy importante para obtener madera que sea utilizada en la fabricación de utensilios agrícolas y para la obtención de pulpa para la producción de papel (González, 1986). Además, las hojas pueden utilizarse de forma ornamental (González, 1986; Romero, 1993).

- a. **Distribución:** *Quercus crassifolia* presenta una amplia distribución geográfica en México, cubriendo desde el norte de México hasta Guatemala. Se localiza en los Estados de Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala, Veracruz, y Zacatecas.

- b. **Nombres y usos comunes:** En la Tabla 1 se observan los nombres y usos comunes tomados de ejemplares de herbario, que se le atribuyen a *Quercus crassifolia* a través de 14 Estados de la República Mexicana.

- c. **Estudios realizados sobre *Quercus crassifolia*.** En la Tabla 2 se mencionan los diferentes estudios que se han realizado sobre *Quercus crassifolia*.

Tabla 1. Nombres y usos comunes atribuidos a *Quercus crassifolia* en 14 Estados de la República Mexicana

Estado	Nombres comunes	Usos
Chiapas	Bochiv, encino, roble, tzazapat jijtez (tzeltal, tzeltal-tzotzil bochilteh)	leña y carbón
Chihuahua	Encino colorado	
Durango	Cucharillo, encino blanco, encino colorado, encino prieto, encino roble	
Guerrero	Encino cuchara	
Hidalgo	Encino, encino hoja ancha, encino roble, encino tecomate	
Jalisco	Encino chicharrón, encino colorado, encino prieto, encino roble, encino hojarasco, encino huaje	implementos agrícolas, pulpa para papel
México	Encino, encino hoja ancha.	
Michoacán	Encino chicharrón, encino roble, encino prieto, encino colorado, encino hojarasco, encino huaje	
Oaxaca	Cucharal, encino cucharita, encino, encino amarillo, encino prieto, encino rojo, ya dua hacia, yag - zhog – die, zap, yag-pxu-las, yag pxu-yeet, zap, yág-zhóg-yots, zapoteco yág-zhóg-yóts	maderable, para leña y carbón
Puebla	Encino, encino hoja ancha	maderable
Querétaro	Encino, encino roble	
San Luis Potosí	Encino, encino roble	
Tlaxcala	Encino quiebra hacha	
Veracruz	Ahuatl, encino negro, escalaguete, encino blanco, hoja ancha, ishcalahuete, quebracho	carbón y madera

Tabla 2. Estudios realizados sobre *Quercus crassifolia*

Año	Autor	Título
1953	Martínez, M.	Los encinos de México
1979	Espinosa de G. R. J.	Fagaceae (<i>Quercus</i>)
1985	De la Paz Pérez Olvera C.	Características anatómicas de siete especies del genero <i>Quercus</i>
1986	González, V. L.	Contribución al conocimiento del Género <i>Quercus</i> (Fagaceae) en el estado de Jalisco
1987	Bello, M. A. y J. Labat.	Los encinos (<i>Quercus</i>) del estado de Michoacán
1989	Valencia, A. S.	Contribución al conocimiento del género <i>Quercus</i> (Fagaceae) en el Estado de Guerrero México
1993	Romero, S.	El Género <i>Quercus</i> (Fagaceae) en el Estado de México
1995	Dávalos-Sotelo, R. y Pérez-Olvera, C.	Estudio comparativo de las propiedades físicas y mecánicas de la madera de <i>Quercus laurina</i> y <i>Quercus crassifolia</i> .
1995	Flores-García, E. y Flores-Velásquez, R.	Características de maquinado de 6 especies maderables de encinos.
1995	Fuentes-López, M. <i>et al.</i>	Propiedades físico-mecánicas de cinco especies de encino (<i>Quercus sp.</i>) del estado de Puebla.
1995	García-Sánchez, F.	Los encinos del Valle de San Luis Potosí.
1995	Hernández-Pérez, J.	Posibles usos de 5 encinos de Puebla de acuerdo a su composición química.
1995	López-Vargas, C.	Los encinos <i>Quercus spp.</i> En asociaciones vegetales del municipio de Soledad Atzompa, Veracruz.
1995	Novelo J. G. y Fuentes L. M.	La utilización de encinos del estado de Michoacán y Jalisco.
1995	Pérez-Olvera, C. y Dávalos-Sotelo, R.	Anatomía comparada de la madera de <i>Quercus candicans</i> y <i>Quercus crassifolia</i> .
1995	Vázquez-Silva, L.	Resistencia natural de cinco especies de encino del estado de Puebla.
1999	Zavala, F., E. Estrada y V. Arriola.	Los Encinos del Herbario de la Universidad Autónoma de Chapingo. Universidad Autónoma Chapingo
1999	Tovar-Sánchez, E.	Estructura de comunidades de artrópodos asociados a los encinos de México.
2003	Tovar-Sánchez, E., Zenón-Cano, S. y Oyama, K.	Canopy arthropod communities on Mexican oaks at sites with different disturbance regimes.
2004	Valencia A. S.	Diversidad del género de <i>Quercus</i> (Fagaceae) en México
2004	Tovar-Sánchez, E.	Efecto de la hibridación del complejo <i>Quercus crassifolia</i> × <i>Quercus crassipes</i> sobre las comunidades de insectos formadores de agallas.
2004	Tovar-Sánchez, E. y Oyama K.	Natural hybridization and hybrid zones between <i>Quercus crassifolia</i> and <i>Quercus crassipes</i> (Fagaceae) in Mexico. Morphological and molecular evidence.
2005	Tovar-Sánchez, E. y Oyama K.	Effect of hybridization of the <i>Quercus crassifolia</i> × <i>Quercus crassipes</i> complex on the community structure of endophagous insects
2005	Tovar-Sánchez, E. y Oyama K.	Community structure of canopy arthropods associate to <i>Quercus crassifolia</i> × <i>Quercus crassipes</i> species complex.
2005	Valencia A. S.	Análisis filogenético de la Serie Lanceolatae Trel. del género <i>Quercus</i> , Fagaceae

1. Taxonomía, 2. Ecología y 3. Características anatómicas y usos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Distribución geográfica

Para determinar la distribución geográfica de *Quercus crassifolia* a través de México, se revisó el Herbario Nacional de México, UNAM (MEXU), el Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N. México, D. F. (ENCB), el Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. (FCME), Herbario de la Universidad Autónoma de Chapingo, Estado de México (CHAP), el Herbario Ontorio del Colegio de Postgraduados Chapingo, Estado de México (COLPOS), el Herbario del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México, D. F. (INIFAP), el Herbario de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D. F. (UAMIZ), el Herbario del Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México (XAL);. Además, se consultó la base de datos vía internet (INIREB) de los siguientes herbarios: Lundell Herbarium, Botany Department, University of Texas, E. U. A., Herbarium Missouri Botanical Garden, Bronx, New York. E. U. A., Plant Resources Center, Botany Department, University of Texas, Austin, E. U. A. (TEX). De cada ejemplar de herbario se tomaron los siguientes datos: 1) nombre del herbario y número de registro, 2) localidad, 3) tipo de vegetación, 4) tipo de suelo, 5) informe ambiental, 6) especies asociadas, 7) abundancia, 8) forma de crecimiento, 9) flor y/o fruto, 10) nombre común, 11) número de colecta, colector y fecha, 12) determinador, y 13) usos. Con la posición geográfica de cada ejemplar de herbario consultado se realizó un mapa de distribución geográfica de *Q. crassifolia* utilizando el programa ArcView.

Por último, se realizaron visitas al campo de octubre del 2002 a diciembre del 2003, con la finalidad de recolectar hojas de *Q. crassifolia*. Las hojas eran colectadas cuando los ejemplares de herbario presentaban pocas hojas, hojas muy dañadas u hojas

jóvenes que impedían medir adecuadamente los 20 caracteres. Además, las salidas al campo permitieron corroborar los datos de distribución geográfica de *Q. crassifolia* obtenidos de los herbarios antes mencionados. Los recorridos fueron realizados en la Sierra Madre Occidental (SMOc), Sierra Madre Oriental (SMOr), Eje Neovolcánico y Sierra de Oaxaca (SOx). Por último, la información obtenida fue capturada en una base de datos del programa ACCES.

Datos morfológicos

Para determinar la variación morfológica de tipo foliar de *Q. crassifolia* fueron elegidas 41 poblaciones distribuidas sobre la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Eje Neovolcánico, Sierra Madre del Sur, Sierra de Oaxaca y Sierra de Chiapas (Tabla 3 y Figura 3). En cada localidad se colectaron de forma aleatoria 30 hojas maduras sin daño físico de diez individuos, posteriormente, 20 caracteres morfológico foliares fueron medidos (Tabla 4). En total, 1,230 hojas fueron muestreadas pertenecientes a 410 individuos de las 41 poblaciones de *Q. crassifolia*. Además, los datos de latitud y longitud de cada población fueron utilizados para calcular la distancia geográfica en kilómetros entre las 41 poblaciones.

Análisis de datos

Para determinar el efecto de la localidad e individuo sobre la variación morfológica de tipo foliar de *Q. crassifolia*, se realizó un análisis de varianza anidado (ANOVA) sobre los 20 caracteres estudiados (Tabla 4). Los árboles fueron considerados como un factor de anidamiento aleatorio dentro de la especie, porque son representativos de cada población. Los datos en porcentaje fueron corregidos como $X = \arcsin (\%)^{1/2}$, y los datos discontinuos como $X = (x)^{1/2} + 0.5$ (Zar, 1999).

Tabla 3. Ubicación geográfica, tipo de vegetación y variables ambientales asociada a las 41 poblaciones estudiadas para *Quercus crassifolia* en México.

Clave	Estado	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud m s.n.m.	Precipitación (mm)	Temperatura Anual (°C)	Tipo de Vegetación
ChSC	Chiapas	San Cristóbal de las Casa	16° 44' 00"	92° 30' 00"	2400	1205	13.7	BPQ
ChTE	Chiapas	Tenejapa	16° 48' 00"	92° 34' 00"	2340	1247	13.3	BQ, BPQ
CHBO	Chihuahua	Bocoyna	27° 59' 00"	107° 35' 40"	2235	739	11.0	BPQ, BQP
CHMA	Chihuahua	Madera	29° 11' 44"	108° 08' 28"	2150	722	11.4	BPQ, BQ
CHOC	Chihuahua	Ocampo	22° 12' 00"	108° 12' 00"	2040	987	16.6	BQ, BPQ
DUCH	Durango	La Michilia	24° 42' 00"	104° 17' 08"	2630	461	17.7	BQP
DUOT	Durango	Otaez	24° 43' 00"	105° 57' 16"	2400	1123	9.8	BP, BPQ
DUSP	Durango	Santiago Papasquiaro	24° 57' 17"	105° 57' 17"	2300	1054	9.0	BQP, BP
DUSU	Durango	Suchil	23° 20' 00"	104° 07' 00"	2500	568	14.7	BQ, BPQ
DUTE	Durango	Tepehuanes	25° 23' 00"	106° 54' 00"	2430	910	20.4	BQ, BPQ
GREN	Guerrero	Eduardo Neri	17° 37' 12"	99° 45' 25"	2460	1058	20.6	BMM
GRHE	Guerrero	Heliodoro Castillo	17° 43' 08"	100° 56' 00"	2300	1480	21.9	BP, BPQ
GRHU	Guerrero	Cerro Huizteco	18° 36' 00"	99° 36' 00"	2300	1035	20.0	BMM
GRTX	Guerrero	Taxco de Alarcón	18° 38' 08"	99° 45' 23"	2265	993	19.6	BQ, BPQ
AGUA	Hidalgo	Agua Blanca	20° 21' 00"	98° 21' 00"	2205	1032	13.9	BQP, BMM
HICHI	Hidalgo	El Chico	20° 09' 00"	98° 40' 00"	2700	625	13.4	BQ, BA
HIDMA	Hidalgo	Parque Los Mármoles	20° 50' 54"	99° 14' 58"	1915	1017	14.0	BQ
HIDZA	Hidalgo	Zacualtipán	20° 48' 00"	98° 32' 53"	1970	1701	21.4	BPQ, BMM
JalTE	Jalisco	Tequila	20° 53' 00"	103° 51' 00"	2345	992	21.7	BQ, BPQ
CANA	México	Canalejas	19° 58' 00"	99° 35' 00"	2400	827	14.4	BQ
MESU	México	Sultepec	19° 52' 00"	98° 58' 00"	1750	559	15.4	BPQ
MEVC	México	Villa del Carbón	19° 43' 00"	98° 28' 00"	2300	602	13.5	BQ, BPQ
MEX	México	México	19° 03' 00"	100° 08' 00"	1950	1118	17.8	BPQ, BP
CANT	Michoacán	Cantera	19° 25' 00"	101° 38' 00"	2545	1121	16.8	BQP, BPQ
OACA	Oaxaca	San Juan Mixtepec Caba	17° 15' 00"	97° 50' 00"	2250	1015	17.4	BQ, BPQ
OAMA	Oaxaca	Macuilianguis	17° 33' 00"	99° 33' 00"	2550	1067	20.7	BPQ
OAMI	Oaxaca	S. J. Mixtepec	17° 15' 00"	97° 55' 00"	2350	1018	17.6	BPQ
OASA	Oaxaca	San Andrés S. J. Comaltepec S. Juárez	17° 14' 06"	99° 13' 00"	1682	1492	25.5	BQP
OAXC	Oaxaca	Juárez	17° 33' 00"	96° 31' 00"	2385	2141	11.1	BPQ
OAXM	Oaxaca	Monteflor	18° 19' 00"	96° 59' 00"	2430	1503	16.2	BQ
OAXY	Oaxaca	Yolox	17° 31' 00"	96° 37' 00"	1600	1128	19.6	BQP
ACAJ	Puebla	Cerro Pinal, Acajete	19° 09' 33"	97° 55' 35"	2440	869	14.7	BQ
ESPE	Puebla	La Esperanza	18° 51' 00"	97° 22' 00"	2580	540	13.6	BQ
PUCA	Puebla	Canoa	19° 13' 00"	98° 06' 00"	2540	967	11.8	BQ
PUHU	Puebla	Huauchinango	20° 10' 00"	98° 02' 00"	1900	2118	16.8	BQ, BPQ
PZA	Puebla	Zacatlán	19° 59' 44"	98° 05' 00"	2410	769	13.8	BQ, BPQ, BP
QUER	Querétaro	Peña Miller	21° 10' 00"	99° 04' 00"	2280	1679	23.4	BPQ
QUPA	Querétaro	Pinal de Amoles	21° 06' 17"	99° 34' 06"	2250	708	19.6	BPQ
TLAX	Tlaxcala	Tlaxco	19° 41' 48"	98° 04' 00"	2772	754	12.4	BQ
PBEN	Veracruz	Palo Bendito	20° 27' 00"	98° 29' 00"	2200	1015	13.3	BQ
VEVR	Veracruz	Las Vigas de Ramírez	19° 39' 00"	97° 05' 00"	2390	874	12.3	BPQ

BPQ = Bosque de *Pinus Quercus*, BQ = Bosque de *Quercus*, BQP = Bosque de *Quercus-Pinus*, BP = Bosque de *Pinus*, BMM = Bosque Mesófilo de Montaña y BA = Bosque de *Abies*.

Tabla 4. Lista de caracteres morfológicos analizados en 41 poblaciones de *Quercus crassifolia* en México.

A. Caracteres morfológicos

Abreviación	Descripción	Unidades
LT	Largo total de la hoja (LL + LP)	mm
LL	Largo de la lámina	mm
LP	Largo del pecíolo	mm
LPA	Longitud de la base a la primera arista	mm
AL	Ancho máximo de la lámina	mm
LBAM	Longitud de la base al ancho máximo de la lámina	mm
DP	Diámetro del pecíolo	mm
DVM	Diámetro vena media	mm
NV	Número de venas	#
AB	Ancho basal 1/3 de la hoja	mm
AA	Ancho apical 1/3 de la hoja	mm
NA	Número de aristas	#
LLW	Largo de la lámina + Longitud de la base al ancho máximo de la lámina LL + LBAM	mm

B. Caracteres combinados

RL	Radio de la lámina (AL/LL)
LLW	LL + LBAM LL + LBAM
LLW/AL	
AL/LLW	
LL/AL	
P %	LP/LT *100
HW %	AL/LT *100

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para ordenar a las 41 poblaciones de *Q. crassifolia*, de acuerdo a los 20 caracteres morfológico foliares medidos y determinar los caracteres que más contribuyen a la ordenación de los datos. La matriz de varianza/covarianza del ACP fue realizada con los 20 caracteres morfológico foliares. Además, se realizó un ACP para ordenar a las 41 poblaciones de acuerdo a los caracteres morfológico foliares y variables ambientales (latitud, altitud, longitud, altitud/latitud). Fue usado STATISTICA 6.0 para Windows para todos los análisis estadísticos (Statsoft, 2000).

Para determinar la similitud morfológica foliar entre las 41 poblaciones de *Q. crassifolia* a partir de las medias poblacionales de los 20 caracteres foliares, se realizó un diagrama de cluster a partir de distancias Euclidianas (Sneath y Sokal, 1973). Asimismo, para estimar la variación morfológica de tipo foliar en diferentes niveles jerárquicos (grupo de poblaciones, poblaciones dentro de los grupos, individuo dentro de las poblaciones, y hojas dentro de los individuos), se utilizaron los cinco grupos poblacionales obtenidos a partir del análisis de cluster (Figura 1), posteriormente, se efectuó un análisis de varianza anidado (ANOVA). Las poblaciones e individuos fueron considerados como un factor de anidamiento azaroso dentro de los grupos. Fue usado JMP para el análisis estadístico (SAS, 1995).

Para estimar la relación entre la distancia geográfica y la disimilitud morfológica foliar de la 41 poblaciones de *Q. crassifolia*, se realizó una matriz de distancia geográfica a partir de los datos de latitud y longitud de cada población y la matriz de similitud morfológica se obtuvo a partir del análisis de cluster. Posteriormente, se empleó un análisis con la prueba de Mantel (Sokal y Rohlf, 1995), usando el programa estadístico TFPGA versión 1.3 (Miller, 1997).

Para determinar patrones de variación morfológico foliar de *Q. crassifolia* a través de México, se realizaron regresiones entre las variables geográficas (latitud, longitud, altitud), edáficas (textura del suelo) y las 20 variables morfológicas.

RESULTADOS

En total se midieron 20 caracteres morfológico foliares de 1230 hojas pertenecientes a 41 poblaciones de *Q. crassifolia*, distribuidas en México. Se detectó un efecto significativo de la localidad sobre el 95% los caracteres morfológico foliares, siendo el ancho de la lámina, el único carácter que no difirió entre localidades (Tabla 5).

El análisis de cluster basado en la similitud morfológica foliar de las 41 poblaciones, formó cinco grupos (Figura 1), que corresponden a la ubicación espacial de las poblaciones de *Q. crassifolia* sobre las cadenas montañosas de México: 1) Sierra Madre Oriental, 2) Sierra Madre Occidental, 3) Eje Neovolcánico, 4) Sierra Madre del Sur, y 5) Sierra de Chiapas y Sierra de Oaxaca. Estos resultados son congruentes con los obtenidos por el análisis de componentes principales (Figura 2), sin embargo, algunas poblaciones muestran mayor similitud morfológica con algunas poblaciones que se encuentran espacialmente lejanas. Por ejemplo, se observa que la población de las Vigas de Ramírez, (Veracruz) y Zacatlán, (Puebla) tienen una mayor similitud morfológica con las poblaciones ubicadas sobre la Sierra Madre Oriental. Mientras que, la población de Canalejas, (México) y Peña Miller, (Querétaro) presentaron una mayor similitud morfológica con la Sierra Madre del Sur. Además, el componente principal 1 (CP1) explicó 84.2% de la variación, mientras que el componente principal 2 (CP2) explicó 12.1%. El AL/LLW ($r=-0.36$, $r^2=0.20$, $P<0.05$), LPA ($r=0.32$, $r^2=0.10$, $P<0.05$) fueron las variables morfológicas mejor correlacionadas con el CP1, mientras que el P% ($r=-0.54$, $r^2=0.29$, $P<0.001$), LLW ($r=-0.42$, $r^2=0.21$, $P<0.05$) y LBAM ($r=0.40$, $r^2=0.16$, $P<0.05$) estuvieron más correlacionadas con el CP2.

Tabla 5. Caracteres morfológicos foliares de *Quercus crassifolia* en 41 localidades de México. * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$ y n.s. diferencias no significativas

Carácter	$F_{40, 1219}$		Promedio \pm e.e
LT	11.71	***	114.85 \pm 0.93
LL	13.28	***	102.07 \pm 0.83
LP	4.57	***	12.78 \pm 0.24
LPA	4.33	***	52.98 \pm 0.14
AL	0.55	n.s.	59.18 \pm 0.56
LBAM	10.77	**	59.63 \pm 0.01
DP	10.38	**	1.23 \pm 0.01
DVM	6.02	**	1.27 \pm 0.07
NV	14.73	**	12.8 \pm 0.46
AB	9.24	**	55.44 \pm 0.69
AA	11.16	**	56.94 \pm 0.10
NA	3.15	***	9.92 \pm 0.10
LLW	11.77	**	163.22 \pm 0.47
RL	3.37	**	0.62 \pm 0.02
LLW	11.77	**	163.22 \pm 0.47
LLW/AL	3.95	***	2.58 \pm 0.65
AL/LLW	10.21	**	0.40 \pm 0.07
LL/AL	3.22	***	1.63 \pm 0.41
P %	10.72	**	10.04 \pm 0.94
HW %	0.04	**	56.31 \pm 0.50

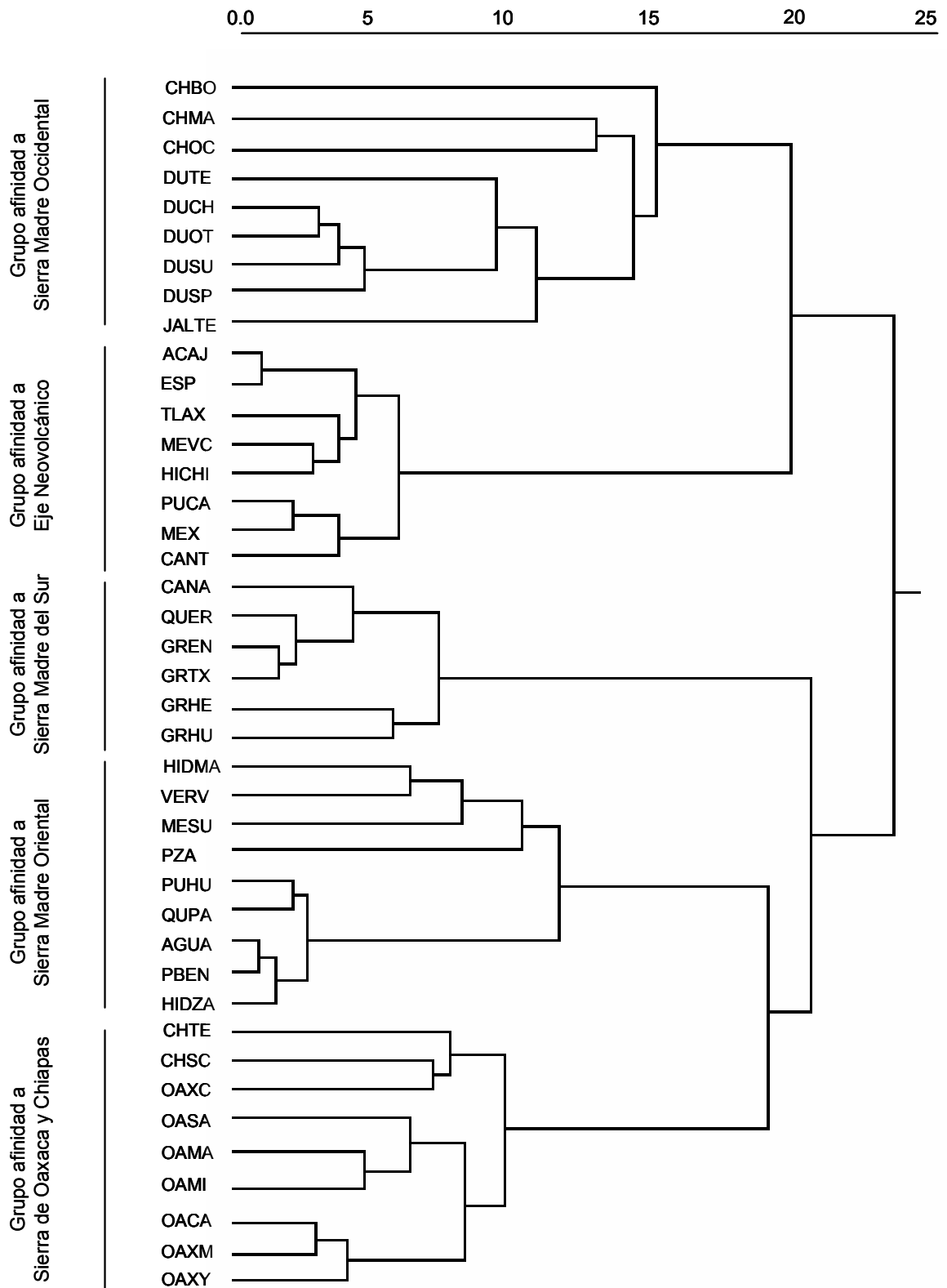


Figura 1. Dendrograma de similitud morfológica foliar para 41 poblaciones de *Quercus crassifolia* en México, a partir de distancia euclidianas.

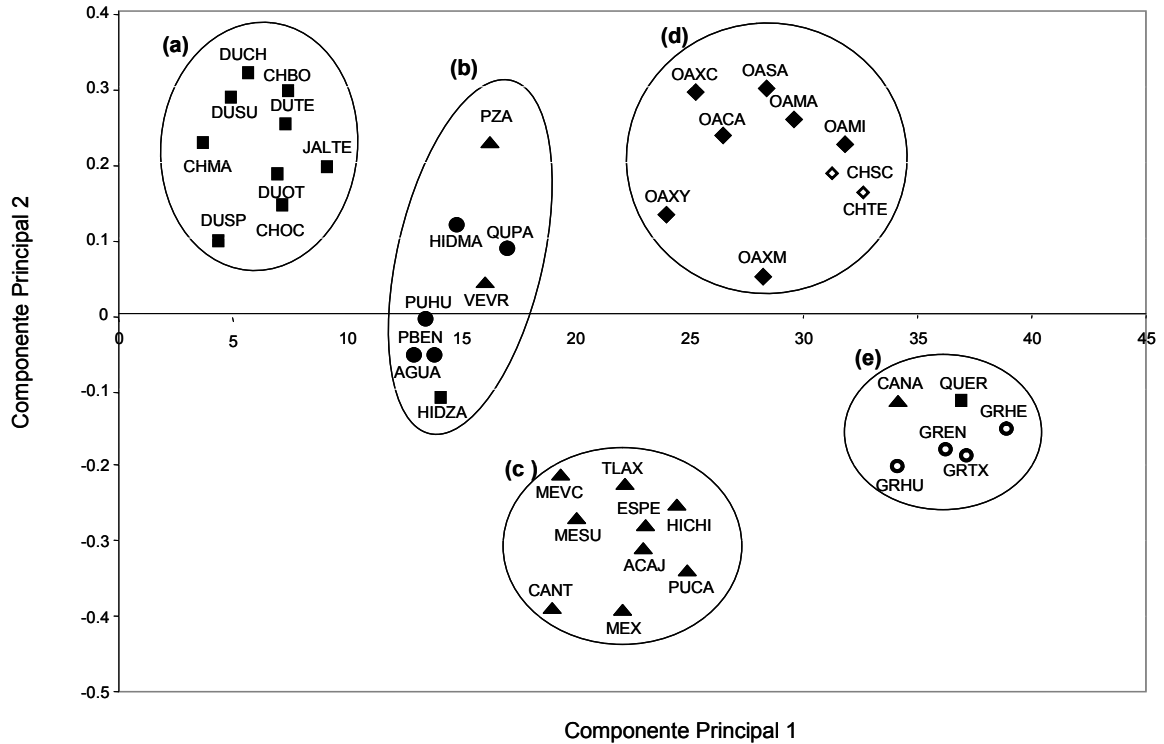


Figura 2. Análisis de componentes principales para la variación morfológica de tipo foliar de *Quercus crassifolia* (20 caracteres medidos) en 41 poblaciones en México. a) = grupo afinidad Sierra Madre Occidental, b) grupo afinidad Sierra Madre Oriental, c) grupo afinidad Eje Neovolcánico, d) grupo afinidad Sierra de Oaxaca y Chiapas, y e) grupo afinidad Sierra Madre del Sur. Cuadros = poblaciones ubicadas en Sierra Madre Occidental, círculos oscuros = poblaciones ubicadas en Sierra Madre Oriental, triángulos = poblaciones ubicadas en Eje Neovolcánico, rombos oscuros = poblaciones ubicadas en Sierra de Oaxaca, rombos sin relleno = poblaciones ubicadas en Sierra de Chiapas, y círculos sin relleno = poblaciones de la Sierra Madre del Sur. Ver abreviaciones en Tabla 3.

Por otro lado, el análisis de componentes principales utilizando tanto las variables ambientales como morfológicas foliares en la ordenación de los datos muestran que el componente principal 1 (CP1) explicó 90.1% de la variación, mientras que el componente principal 2 (CP2) explicó 6.5%. La latitud ($r=-0.45$, $r^2=0.20$, $P<0.01$), AL/LLW ($r=-0.36$, $r^2=0.13$, $P<0.05$), y la latitud/altitud ($r=-0.34$, $r^2=0.11$, $P<0.05$) fueron las variables mejor correlacionadas negativa y significativamente con el CP1, mientras que LPA ($r=0.32$, $r^2=0.10$, $P<0.05$) fue la variable mejor relacionada positiva y significativamente con el CP1. Por su parte, la latitud ($r=-0.77$, $r^2=0.59$, $P<0.001$), la longitud ($r=-0.72$, $r^2=0.52$, $P<0.001$) y P% ($r=-0.54$, $r^2=0.29$, $P<0.001$) estuvieron más relacionadas negativamente con el CP2, asimismo, altitud ($r=0.56$, $r^2=0.32$, $P<0.001$), LPA ($r=0.53$, $r^2=0.28$, $P<0.001$) y LBAM ($r=0.40$, $r^2=0.16$, $P<0.05$) estuvieron más relacionadas positivamente con el CP2.

Los cinco grupos formados por la prueba de cluster fueron considerados como el factor grupo para los análisis de varianza anidados. El NA (62%) y P% (22%) fueron las variables que más contribuyeron a la diferenciación, el resto de los caracteres no mostraron un efecto significativo a este nivel. Por su parte, las diferencias de las poblaciones dentro de los grupos contribuyeron con un porcentaje que oscila del 10 al 30%, siendo las variables LPA (28%) y RL (20%) las que más aportan a la variación. Asimismo, el porcentaje de variación de los individuos dentro de las poblaciones varió de 20 a 56%, siendo las variables más importantes LT (56%), LL/AL (51%), LLW (49%) y NV (49%). Por último, las diferencias de las hojas dentro de los individuos (término error) variaron del 8 al 89%, siendo el AA (89%), AB (69%), HW (68%) y AL (65%) las variables más importantes (Tabla 6).

Tabla 6. Varianza de 20 caracteres morfológico foliares de *Quercus crassifolia*. Los componente de varianza y niveles de significancia fueron determinados mediante un ANOVA anidada. * = $P < 0.005$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$ y n.s. diferencias no significativas. Ver claves de Tabla 4.

Carácter	Grupo	Población		
		(Grupo)	Individuo (Población, Grupo)	Hoja (Individuo, Población, Grupo)
LT	0.0002 n.s.	0.13 ***	0.56 ***	0.30 ***
LL	0.001 n.s.	0.10 ***	0.48 ***	0.40 ***
LP	0.001 n.s.	0.05 n.s.	0.36 ***	0.58 ***
LPA	0.06 n.s.	0.28 ***	0.48 **	0.17 ***
AL	0.01 n.s.	0.01 n.s.	0.33 ***	0.65 ***
LBAM	0.13 n.s.	0.13 ***	0.28 ***	0.46 ***
DP	0.0001 n.s.	0.15 ***	0.46 ***	0.38 ***
DVM	0.06 n.s.	0.11 ***	0.35 **	0.48 ***
NV	0.03 n.s.	0.13 ***	0.49 ***	0.35 ***
AB	0.02 n.s.	0.03 n.s.	0.29 **	0.69 ***
AA	0.02 n.s.	0.05 n.s.	0.04 n.s.	0.89 ***
NA	0.62 ***	0.10 ***	0.20 ***	0.08 ***
LLW	0.01 n.s.	0.12 ***	0.29 ***	0.56 ***
AL/LL	0.07 n.s.	0.20 ***	0.28 ***	0.45 ***
LLW	0.05 n.s.	0.19 ***	0.49 ***	0.27 ***
LLW/AL	0.01 n.s.	0.15 ***	0.33 ***	0.51 ***
AL/LLW	0.08 n.s.	0.19 ***	0.48 ***	0.24 ***
LL/AL	0.06 n.s.	0.13 ***	0.51 ***	0.29 ***
P%	0.22 ***	0.11 ***	0.32 ***	0.35 ***
HW%	0.05 n.s.	0.01 n.s.	0.25 ***	0.68 ***

En general, se encontró que conforme se incrementa la distancia geográfica entre poblaciones se incrementa la disimilitud morfológica de tipo foliar (Mantel $r = 0.7256$, $P < 0.001$).

El mapa de distribución geográfica de *Q. crassifolia* muestra que se trata de una especie de amplia distribución, cubriendo 18 Estados de la República Mexicana, desde Chihuahua hasta Chiapas. En este estudio se actualiza el mapa de distribución geográfica de *Q. crassifolia* incrementando el estado de Nuevo León (Figura 3), con las poblaciones de Aramberri, e Ignacio Zaragoza. Además, en el apéndice 1 se pueden observar los ejemplares examinados en 6 herbarios de la República Mexicana y en 3 herbarios revisados vía electrónica en Estados Unidos de Norte América. Los ejemplares se encuentran ordenados para cada uno de los 18 estados. Las poblaciones se ubican en las principales cadenas montañosas de México, cubriendo un intervalo latitudinal que va de los 16° 44' 00" para la localidad de San Cristóbal de las Casas, Chiapas a 29° 11' 44" para la localidad de Madera, Chihuahua. Además, presentan un intervalo longitudinal que va de los 92° 30' 00" (San Cristóbal de las Casas, Chiapas) a 108° 12' 00" (Ocampo, Chihuahua). Asimismo, la localidad de Yolox, Oaxaca registró la menor altitud (1600 m) y la mayor fue para la localidad de Tlaxco, Tlaxcala (2772 m).

Las variables morfológico foliares mejor correlacionadas negativa y significativamente con la latitud fueron el NA ($r = -0.79$, $r^2=0.61$) y LLW/AL ($r = -0.65$, $r^2=0.42$). Por su parte, RL ($r = 0.49$, $r^2=0.24$) y LPA ($r = 0.47$, $r^2=0.22$) estuvieron correlacionadas positiva y significativamente con la latitud. La reducción en el área foliar de *Q. crassifolia* conforme se incrementa la latitud a través de México se puede apreciar en la figura 4. Por su parte, las variables morfológicas mejor correlacionadas negativa y significativamente con la longitud fueron LPA ($r = -0.41$, $r^2=0.17$) y

LLW/AL ($r = -0.41$, $r^2=0.16$). Por su parte, P% ($r = 0.56$, $r^2=0.31$) y NA ($r = 0.53$, $r^2=0.28$) estuvieron correlacionadas positiva y significativamente con la longitud. Por otro lado, la única variables que estuvo correlacionada positiva y significativamente con la altitud fue NA ($r = 0.61$, $r^2=0.38$). Por último, las variables mejor correlacionadas negativa y significativamente con la latitud/altitud fueron LPA ($r = -0.55$, $r^2=0.30$) y LL/AL ($r = -0.35$, $r^2=0.20$), mientras que el NA ($r = 0.61$, $r^2=0.38$) y P% ($r = 0.52$, $r^2=0.27$) se correlacionó positiva y significativamente con la latitud/altitud.

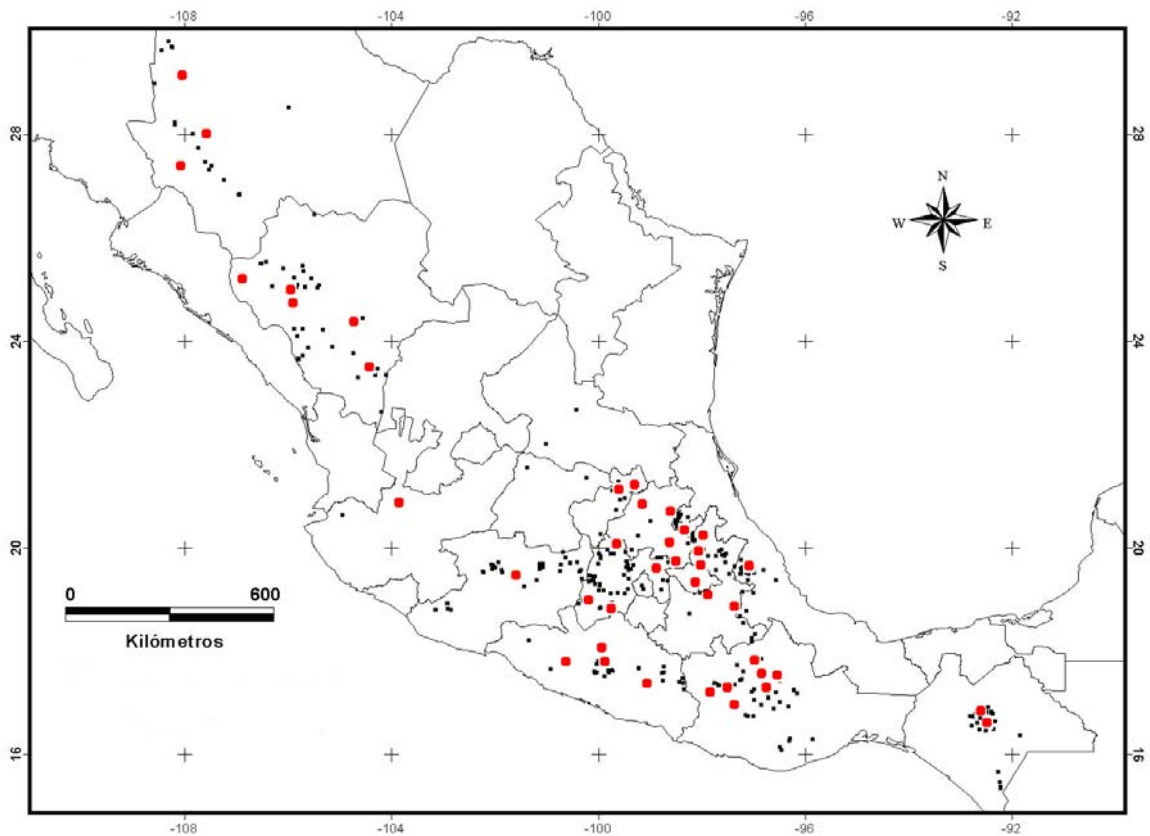


Figura 3. Distribución geográfica de *Quercus crassifolia* en México. Las 41 poblaciones muestreadas se denotan en círculos de color rojo y los cuadros negros denotan las poblaciones de *Q. crassifolia* en México.

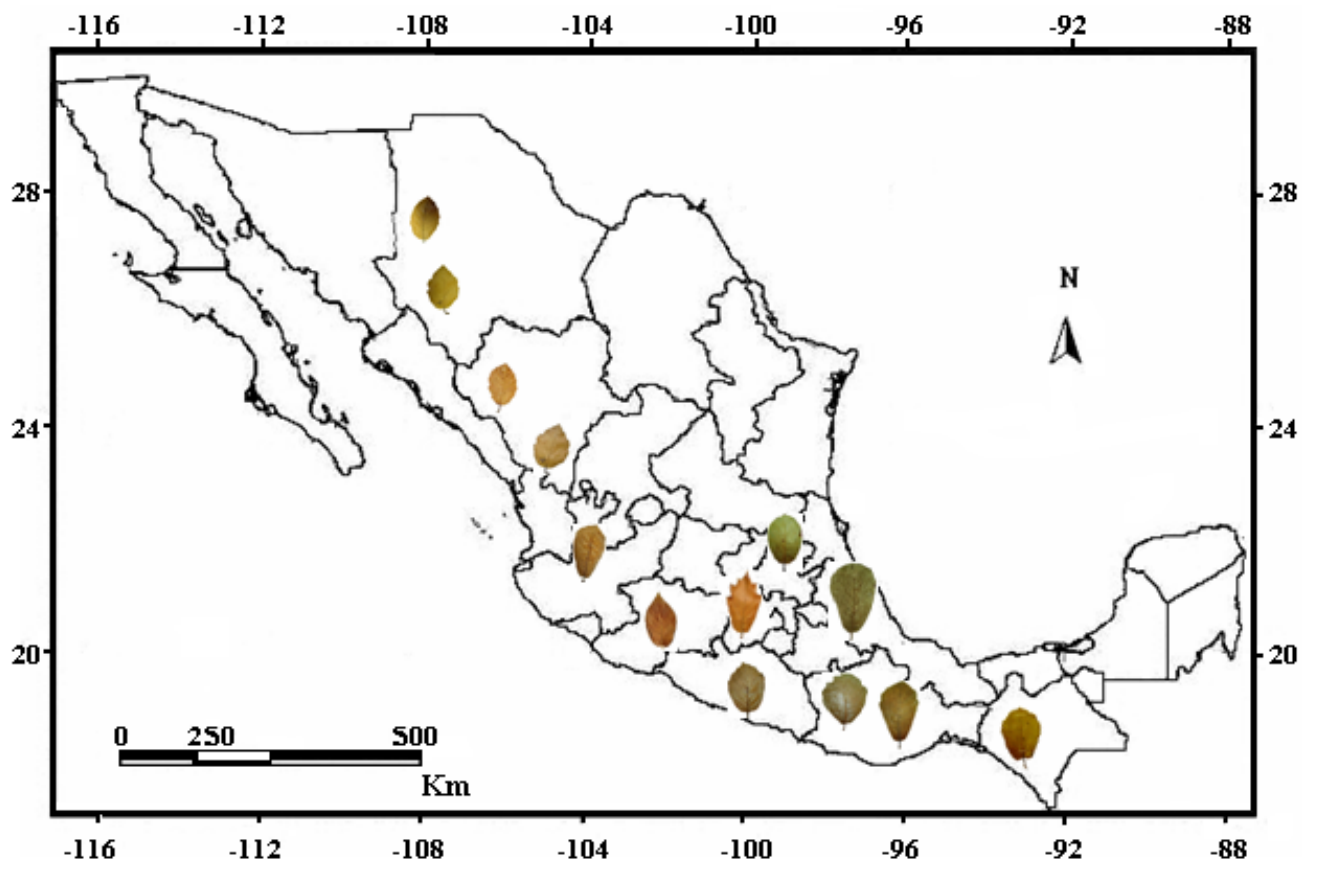


Figura 4. Variación morfológica de tipo foliar de *Quercus crassifolia* a través de México.

LITERATURA CITADA

- Abrams, M. D.** 1990. Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiol.* **7**: 227-238.
- Abrams, M. D, B. D. Kloeppel y M. E. Kubiske.** 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. *Tree Physiol.* **10**: 343-355.
- Abrams, M. D.** 1994. Genotypic and phenotypic variation as stress adaptation in temperate tree species: a review of several case studies. *Tree Physiol.* **14**: 833-842.
- Arnold, M. L.** 1997. *Natural hybridization and evolution*. Oxford University Press, New York, USA.
- Ashton, P. y G. Berlyn.** 1994. A comparison of leaf physiology and anatomy of *Quercus* (Section *Erythrobalanus-Fagaceae*) species in different light environments. *Am. J. Bot.* **81**: 589-597.
- Ashton, P, L. Olande, G. Berlín, R. Thadani y I. Cameron.** 1998. Changes in leaf structure in relation to crown position and tree size of *Betula papyrifera* within fire-origin stands of interior cedar-hemlock. *Can. J. Bot.* **76**: 1180-1187.
- Bacon, J. R. y R. Spelleberg.** 1996. Comparison of morphological variation in *Quercus robur* and *Q. petraea*: a contribution to the hybrid controversy. *Ann. Sci. For.* **50**: 107-113.
- Bacilieri, R. T. y A. Kremer.** 1994. Intraspecific genetic structure in a mixed population of *Quercus petraea* (matt) Liebl and *Q. robur* L. *Heredity* **73**: 130-141.

- Baker-Brosh, K. F. y R. K. Peet.** 1997. The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology* **78**: 1250-1255.
- Barton, N. H. y G. M. Hewitt.** 1985. Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **16**: 113-148.
- Bayley, I. W. y E. W. Sinnott.** 1916. The climatic distribution of certain types of Angiosperm leaves. *Am. J. Bot.* **3**: 24-39.
- Begon, M, J. L. Harper y C. R. Townsend.** 1999. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Blackwell Science. Barcelona, España.
- Bello, M. A. y J. Labat.** 1987. *Los encinos (Quercus) del estado de Michoacán, México*. CEMCA. INIFAP. México, D. F.
- Bidwell, R. G. S.** 1990. *Fisiología Vegetal*. AGT Editor. México, D. F.
- Blue, M. y R. Jensen.** 1988. Positional and seasonal variation in oak (*Quercus*; Fagaceae) Leaf Morphology. *Am. J. Bot.* **75**: 939-947.
- Bold, H. C.** 1980. *Morphology plants*. Harper and Row. New York. USA.
- Bonfil, C. y S. Valencia.** 1993. La Riqueza de los encinos. *Ciencias* **29**: 13-15.
- Bonfil, C.** 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* **85**: 79-87.
- Bonfil, C. y J. Soberón.** 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics as related to its reintroduction in a disturbed Mexican landscape. *Apl. Veg. Sci.* **2**: 189-200.
- Bongers, F. y J. Pompa.** 1990. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of los Tuxtlas, México. *Bot. Gazette* **151**: 354-365.
- Bruschi, P, G. Vendramin, F. Bussotti y P. Grossoni.** 2000. Morphological and Molecular Differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus pubescens* Willd. (Fagaceae) in Northern and Central Italy. *Ann. Bot.* **85**: 325-333.

- Bruschi, P, P. Grossoni y F. Bussotti.** 2002. Within and among tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees* **17**: 164-172.
- Bruschi, P, P. Groddini y F. Bussotti.** 2003. Within- and among- tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Natural populations. *Trees* **17**: 164-172.
- Bull, J. J.** 1987. Evolution of phenotypic variance. *Evolution* **41**: 303-315.
- Burger, W.** 1975. The species concept in *Quercus*. *Taxon* **24**: 45-50.
- Bussotti, F, F. Borghini, C. Celeste, C. Leonzio y P. Bruschi.** 2000. Leaf morphology and macronutrients in broadleaved trees in central Italy. *Trees* **14**: 361-368.
- Caritat, A, M. Molinas y E. Gutierrez.** 1996. Annual cork-ring width variability of *Quercus suber* L. in relation to temperature and precipitation (Extremadura, southwestern Spain). *For. Eco. Manag.* **86**: 113-120.
- Castro, P, J. Puyravaud y J. Cornelissen.** 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* **124**: 476-486.
- Castro, D, P. Villar, C. Pérez, M. Maestro y G. Monserrat.** 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees* **11**: 127-134.
- Challenger, A.** 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro.* Instituto de Biología, UNAM y Conabio. México, D. F.
- Chapin, F. S.** 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 233-260.

- Cunningam, S. B. Summerhayes y M. Westoby.** 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecology* **69**: 569-588.
- Crauley, M. J.** 1989. The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores. Pp. 45-71. *En*: Bernays, E. A. (ed.) *Insect – Plant Interactions*. Vol. I. DRT Boca Raton.
- Crauley, M. J. y P. J. Grubb.** 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains with specific reference to mineral nutrition. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **8**: 83-107.
- Crauley, M. J.** 1993. Herbivory. *The Dynamics of animal-plant interaction studies in Ecology*. Blackuell. Science Publication Oxford. KU.
- Dávalos Sotelo R. y Pérez Olvera C.** 1995. Estudio comparativo de las propiedades físicas y mecánicas de la madera de *Quercus laurina* y *Quercus crassifolia*. *En*: Facultad de Ciencias Forestales-UANL (ed.) 1995. Reporte Científico Número Especial. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. Linares, N. L. del 4 al 6 de Nov. de 1992. Memorias. N. L. México.
- De la Cerda, L. M.** 1989. *Encinos de Aguascalientes*. Universidad Autónoma de Aguascalientes, México.
- DeWayne, S. A, K. G. Ross y M. L. Arnold.** 1996. Genetic structure and evolution of fire and hybrid zone. *Evolution* **50**: 1958-1976.
- Dirzo, R.** 1994. *En*: P. Robles Gil (Ed.) *Mexican diversity of flora*. Cemex y Sierra Madre, México.
- Dodd, R. S, Z. A. Raffi y S. Bojovic.** 1993. Chemosystematic variation in acorn fatty acids of California live oaks (*Q. agrifolia* and *Q. wislizeni*). *Biochem. Syst. Ecol.* **21**: 279-285.

- Dodd, R. S. y N. Kashani.** 2003. Molecular differentiation and diversity among the Californian red oaks (Fagaceae; *Quercus* section *Labatae*). *Theor. Appl. Genet.* **107**: 884-892.
- Dolph, G. E. y D. L. Dilcher.** 1969. Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Paleontographica.* **170**: 151-172.
- Domínguez, C. A, L. E. Eguiarte, J. Núñez-Farfán y R. Dirzo.** 1998. Flower morphometry of *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): geographical variation in Mexican populations. *Am. J. Bot.* **85**: 637-643.
- Dumolin L. S, B. Demesure, S. Fineschi, V. Le Corre y R. J. Petit.** 1997. Phylogeographic structure of white oaks throughout the European Continent. *Genetics* **146**: 1475-1487.
- Equihua, M.** 1980. *Comercialización de productos forestales*. Publicación especial N° 18. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México.
- Espinosa de G. R. J.** 1979. Fagaceae (*Quercus*) *En*: Rzedowski, J. y G. C. Rzedowski (eds.) *Flora Fanerógamica del Valle de México*. Vol 1. CECSA. México, D. F.
- Ferrusquia-Villafranca, I.** 1993. Geology of Mexico: A Synopsis. *En*: Ramamoorthy, T. P, R. Bye, A. Lot y J. Fa. Pp. 3-107. (Eds.) *Biological of Mexico origins and Distribution*. Oxford University Press. New York. USA.
- Filella, I. y J. Pañuelas.** 1999. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. *Plant Ecol.* **145**: 157-165.
- Flores-García E. y Flores-Velásquez R.** 1995. Características de maquinado de 6 especies maderables de encinos. *En*: Facultad de Ciencias Forestales-

- UANL (ed.) 1995. Reporte Científico Número Especial. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. Linares, N. L. del 4 al 6 de Nov. de 1992. Memorias. N. L. México.
- Flores, V. O. y P. Gerez.** 1995. *Biodiversidad y conservación en México: Vertebrados, Vegetación y Uso de Suelo*. Comisión Nacional de Biodiversidad y UNAM. México, D. F.
- Floret, C, M. J. Galan, E. LeFloc'h, G. Orshan y F. Romane.** 1990. Growth forms and phenomorphology traits along and environmental gradient: tools for studying vegetation. *J. Veg. Sci.* **1**: 71-80.
- Fuentes-López M. et al.** 1995. Propiedades físico-mecánicas de cinco especies de encino (*Quercus sp.*) del estado de Puebla. *En*: Facultad de Ciencias Forestales-UANL (ed.) 1995. Reporte Científico Número Especial. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. Linares, N. L. del 4 al 6 de Nov. de 1992. Memorias. N. L. México.
- Futuyma, D. J. y L. H. Shapiro.** 1995. Hybrid zones. *Evolution* **49**: 222-226.
- García-Sánchez, F.** 1995. Los encinos del Valle de San Luís Potosí. *En*: Facultad de Ciencias Forestales-UANL (ed.) 1995. Reporte Científico Número Especial. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. Linares, N. L. del 4 al 6 de Nov. de 1992. Memorias. N. L. México.
- Geeske, J, G. Aplet y P. M. Vitousek.** 1994. Leaf morphology along environmental gradients in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*. *Biotropica* **26**: 17-22.
- Givnish, T. J.** 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical Forest. *En*: E. Medina, H. Mooney y C. Vázquez-Yañez (Eds). Physiological ecology of plants of the wet tropics. New York. U. S. A.

- Givnish, T. J.** 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytol.* **106**: 131-160.
- González, V. L.** 1986. Contribución al conocimiento del Género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Jalisco. Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. Colección Flora de Jalisco, Guadalajara, México. 240 p.
- González, M. y J. Labat.** 1987. *Los Encinos (Quercus del Estado de Michoacán, México)*. SARH-INIF. México.
- González, R. M.** 1993. La diversidad de los Encinos Mexicanos. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* **44**: 125-142.
- González, D.** 1997. El uso de secuencias génicas para estudios taxonómicos. *Bol. Soc. Mex. Hist. Nat.* **44**: 125-142.
- González-Rodríguez, A, D. M. Arías, S. Valencia y K. Oyama.** 2004a. Morphological and RAPD análisis between *Quercus affinis* and *Quercus laurina* (Fagaceae), two mexican red oaks. *Am. J. Bot.* **3**: 401-409.
- González-Rodríguez, A, J. Bain, J. L. Goleen y K. Oyama.** 2004b. Chloroplast DNA variation in the *Quercus affinis-Q. laurina* complex in México: geographical structure and associations with nuclear and morphological variation. *Mol. Ecol.* **13**: 3467-3476.
- Govaerts, R. T. y D. G. Frodin.** 1998. *World Checklist and bibliography of Fagales (Betulaceae, Corylaceae, Fagaceae, and Ticodendraceae)*. Royal Botanic Gardens, Kew. U. K.
- Grace, J. y D. A. Norton.** 1990. Climate and grow of *Pinus sylvestris* at its upper altitudinal limit in Scotland: evidence from tree grow-rings. *J. Ecol.* **78**: 601-610.

- Graham, J. H. y J. D. Felley.** 1985. Genomic coadaptation and developmental stability within introgressed populations of *Enneacanthus gloriosus* and *E. obesus* (Pisces, Centrarchidae) *Evolution* **39**: 104-114.
- Gram, W. K. y V. L. Sork.** 2001. Association between environmental and genetic heterogeneity in forest tree populations. *Ecology* **82**: 2012-2021.
- Grassi, G. y G. Minotta.** 2000. Influence of nutrient supply on shade-sun acclimation of *Picea abies* seedlings: effects on foliar morphology, photosynthetic performance and growth. *Tree Phys.* **20**: 645-652
- Grassi, G. y U. Bagnaresi.** 2001. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* samplings along a natural light gradient. *Tree Phys.* **21**: 959-967.
- Gratani, P, P. Marzi y M. Crescente.** 1992. Morphological adaptations of *Quercus ilex* leaves in the Castelporziano forest. *Vegetation* **99**: 155-161.
- Gurevitch, J.** 1992. Sources of variation in leaf shape among two populations of *Achillea lanulosa*. *Genetics* **130**: 385-394.
- Hágsater, E, M. Á. Soto, G. A. Salazar, R. Jiménez-Machorro, M. A. López Rosas y R. L. Dressler.** 2005. *Las orquídeas de México*. Instituto Chinoín, México.
- Hamrick, J. L, M. W. Godt y S. L. Sherman-Broyles.** 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New. For.* **6**: 95-124.
- Hansen-Bristow, K.** 1986. Influence of increasing elevation on growth characteristics at timberline. *Can. J. Bot.* **64**: 2517-2523.
- Hara, T. y M. Yokozawa.** 1994. Effects of physiological and environmental variations on size-structure dynamics in plant populations. *Ann. Bot.* **73**: 39-51.

- Hernández-Pérez J.** 1995. Posibles usos de 5 encinos de Puebla de acuerdo a su composición química. En: Facultad de Ciencias Forestales-UANL (ed.) 1995. Reporte Científico Número Especial. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. Linares, N. L. del 4 al 6 de Nov. de 1992. Memorias. N. L. México.
- Hewitt, G. M.** 1999. *Hybrid zones*. Nature Publishing Group. Londres, U. K.
- Hickey, L.** 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Am. J. Bot.* **60**: 17-33.
- Holman, J. E, J. Hughes y R. J. Fensham.** 2003. A morphological cline in *Eucalyptus*: a genetic perspective. *Mol. Ecol.* **12**: 3013-3025.
- Howard, D. J. y G. L. Waring.** 1991. Topographic diversity, zone width, and the strength of reproductive isolation in a zone of overlap and hybridization. *Evolution* **45**: 1120-1135.
- Jensen, R. J. y W. H. Eshbaugh.** 1976. Numerical taxonomic studies of hybridization in *Quercus* populations of restricted aerial distribution and low taxonomic diversity. *Syst. Bot.* **1**: 1-10.
- Jensen, R. J, S. C. Hokanson, J. G, Isebrands y J. F. Hancock.** 1993. Morphometric variation in oaks of The Apostle Islands in Wisconsin: evidence of hybridization between *Quercus rubra* and *Q. ellipsoidalis* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* **80**: 1358-1366.
- Jonas, C. y M. Geber.** 1999. Variation among populations of *Clarkia unguiculata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *Am. J. Bot.* **86**: 333-343.
- Jones, J. H.** 1986. Fagaceae evolution. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **62**: 538-589.

- Kajimoto, T.** 1993. Shoot dynamics of *Pinus pumila* in relation to altitudinal and wind exposure gradients on the Kiso mountain range, central Japan. *Tree Phys.* **13**: 41-53.
- Karunaratne, S, T. Asaeda y K. Yutani.** 2003. Growth performance of *Phragmites australis* in Japan: influence of geographic gradient. *Env. Exp. Bot.* **50**: 51-66.
- King, D. y J. Maindonald.** 1999. Tree architecture in relation to leaf dimensions and tree stature in temperate and tropical rain forests. *J. Ecol.* **87**: 1012-1024.
- Kleinschmit, J, R. Bacilieri, A. Kremer y A. Roloff.** 1995. Comparison of morphological and genetic traits of pedunculate Oak (*Q. robur* L.) and Sessile Oak (*Q. petraea* (Matt.) Liebl.). *Silvae Genet.* **44**: 256-268.
- Knops, J. M. y W. D. Koenig.** 1997. Site fertility and leaf nutrients of sympatric evergreen and deciduous species of *Quercus* in central coastal California. *Plant Ecol.* **130**: 121-131.
- Knops, J. y K. Reinhart.** 2000. Specific leaf area along a Nitrogen fertilization gradient. *Am. Midland Nat.* **144**: 265-272.
- Körner, C. H, P. Bannister y A. F. Mark.** 1986. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia* **69**: 577-588.
- Kremer, A, J. L. Dupouey, J. D. Deans, J. Cotrell, U. Csaikl, R. Finkeldey, S. Espinel, J. Jensen, J. Kleinschmit, B. Van Dam, A. Ducousso, I. Forrest, U. López de Heredia, J. Lowe, M. Tutkova, R. C. Munro, S. Steinhoff y V. Badeau.** 2002. Leaf morphological differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* is stable across western European mixed oaks stand. *Ann. For. Sci.* **59**: 777-787.

- Kubiske, M. E. y M. D. Abrams.** 1992. Photosynthesis, water relations and leaf morphology in xeric versus mesic *Quercus rubra* ecotypes in central Pennsylvania in relation to moisture stress. *Can. J. For. Res.* **22**: 1402-1407.
- Kull, O. y Ü. Niinemets.** 1993. Variation in leaf morphometry and nitrogen concentration in *Betula pendula* Roth; *Corylus avellana* L. and *Lonicera xylosteum* L. *Tree Phys.* **12**: 311-318.
- Le Corre, V, G. Roussel, A. Zanetto y A. Kremer.** 1998. Geographical structure of gene diversity in *Quercus petrae* (Matt) Liebl. III. Patterns of variation identified by geostatistical analyses. *Heredity* **80**: 464-473.
- Lefort, F. y C. Douglas.** 1999. An efficient micro-method of DNA isolation from mature leaves of four hardwood tree species *Acer*, *Fraxinus*, *Prunus* and *Quercus*. *Ann. Sci. For.* **56**: 259-263.
- López-Vargas, C.** 1995. Los encinos *Quercus spp.* En asociaciones vegetales del municipio de Soledad Atzompa, Veracruz. En: Facultad de Ciencias Forestales-UANL (ed.) 1995. Reporte Científico Número Especial. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. Linares, N. L. del 4 al 6 de Nov. de 1992. Memorias. N. L. México.
- Lot, A. y F. Chiang.** 1986. *Manual de Herbario: Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos.* Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT). México, D. F.
- Loveless, M. D. y J. L. Hamrick.** 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 65-95.
- Lynch, M. y G. Milligan.** 1994. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Mol. Ecol.* **3**: 91-99.

- McDonald, P. G. M, C. R. Fonseca, McC. Overton y M. Westoby.** 2003. Leaf-size divergent along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades? *Fun. Ecol.* **13**: 50-57.
- McVaugh, R.** 1974. *Flora Novo-Galiciana*. Contr. University Michigan Herbarium, U. S. A.
- Manos, P. S, J. J. Doyle y K. C. Nixon.** 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Mol. Phyl. Evol.* **12**: 333-349.
- Martínez, M.** 1953. Los encinos de México III. *An. Inst. Biol. Méx.* UNAM. México **24**: 237-271.
- Martínez, M.** 1981. Los encinos de México. Comisión Forestal. Técnica Manejo No 8. México, Michoacán.
- Max, N. K, S. K. Mouchaty y K. E. Schwaegerle.** 1999. Allozyme and morphological variation in two subspecies of *Dryas octopetala* (Rosaceae) in Alaska. *Am. J. Bot.* **86**: 1637-1644.
- Miller, M. P.** 1997. Tools for Population Genetic Analyses (TFPGA) 1.3: a windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Computer software distributed by the author.
- Navea, C, T. Terrazas, A. Delgado- Salinas y P. Ramírez-Vallejo.** 2002. Foliar response of wild and domesticated *Phaseolus vulgaris* L. to water stress. *Gen. Res. Crop Evol.* **49**: 125-132.
- Niinemets, Ü; O. Kull y J. Tenhunen.** 1998. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Phys.* **18**: 681-696.

- Niinemets, U, N. A. Afas, A. Cescatii, A. Pellis y R. Ceulmans.** 2004. Petiole length and biomass investment in support modify light-interception efficiency in dense poplar plantations. *Tree Phys.* **24**: 141-154.
- Nixon, K. C.** 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Ann. Sci. For.* **50**: 255-235.
- Novelo, J. G. y L. M. Fuentes** 1995. La utilización de encinos del estado de Michoacán y Jalisco. *En: Facultad de Ciencias Forestales-UANL (ed.)* 1995. Reporte Científico Número Especial. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. Linares, N. L. del 4 al 6 de Nov. de 1992. Memorias. N. L. México.
- Nunney, L.** 2001. Population structure. *En: Fox, C. W, D. A. Rolf y D. J. Fairbain (eds.). Evolutionary Ecology Concepts and Case of Studes.* Oxford University Press. U. K.
- Orgeas, J, J. Ourcival y G. Bonin.** Seasonal and spatial patterns of foliar nutrients in cork oak (*Quercus suber* L.) growing on siliceous soils in Provence (France). *Plant Ecol.* **164**: 201-211.
- Parkhurst, D. F. y O. L. Loucks.** 1972. optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.* **60**: 505-537.
- Pérez-Olvera C. y R. Dávalos-Sotelo.** 1995. Anatomía comparada de la madera de *Quercus candicans* y *Quercus crassifolia*. *En: Facultad de Ciencias Forestales-UANL (ed.)* 1995. Reporte Científico Número Especial. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. Linares, N. L. del 4 al 6 de Nov. de 1992. Memorias. N. L. México.
- Petit, C, F. Bretagnolle y F. Felber.** 1999. Evolutionary consequences of diploid-polyploid hybrid zones in will species. *Tree* **14**: 306-311.

- Petit, R. J, C. Bodénès, A. Ducouso, G. Roussel y A. Kremer.** 2003. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New. Phyt.* **161**: 151-154.
- Pianka, E.** 1994. *Evolutionary Ecology*. Harper Callins College Publishers, New York, U.S.A.
- Potts, B. M. y J. B. Reid.** 1988. Hybridization as a dispersal mechanism. *Evolution* **42**: 1245-1255.
- Premoli, A. C.** 1996. Leaf architecture of South American Nothofagus (Nothofagaceae) using traditional and new methods in morphometrics. *Bot. J. Linneanum Soc.* **121**: 25-40.
- Rand, M. D. y R. G. Harrison.** 1989. Ecological genetics of a mosaic hybrid zone: mitochondrial, nuclear and reproductive differentiation of crickets by soil type. *Evolution* **43**: 432-449.
- Reyes J. I. y J. E. Gama-Castro.** 1995. Revaloración de la importancia de los encinos. *En: Facultad de Ciencias Forestales-UANL (ed.) 1995. Reporte Científico Número Especial. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. Linares, N. L. del 4 al 6 de Nov. de 1992. Memorias. N. L. México.*
- Richardson, A. D, G. P. Berlyn, P. M. S. Ashton, R. Thadani y I. R. Cameron.** 1999. Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and position and stand age. *Can. J. Bot.* **78**: 305-317.
- Ricklefs, R. y G. Millar.** 2000. *Ecology*. Freeman and Company, New York. U.S.A.
- Rico-Gray, V. y M. Palacios-Ríos.** 1996. Leaf area variation in *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae) along a latitudinal gradient in Mexico. *Glo. Ecol. Biogeogr. L.* **5**: 30-35.

- Rieseberg, L. H. y J. F. Wendel.** 1993. Introgression and its consequences in plants. *En*: R. G. Harrison (ed.). *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, New York, U.S.A.
- Rodríguez, D. W. G. Keltjens y J. Goudriaan.** 1998. Plant leaf expansion and asimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant and Soil* **200**: 227-240.
- Rodríguez, F, R. Soallerio, E. Español, C. López y A. Merino.** 2002. Influence of edaphic factors and tree nutritive status on the productivity of *Pinus radiata* D. Don plantations in northwestern Spain. *For. Ecol. Manag.* **171**: 181-189.
- Romero, S.** 1993. El Género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. México. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). UNAM. México.
- Rosabelle, S.** 1999. Identification of hybrids between *Quercus petrae* y *Q. rubur* (Fagaceae): results obtained with RAPD markers confirm allozyme studies based on the Got-2 locus. *Plant Syst. Evol.* **217**: 137-146.
- Roth, I.** 1984. *Stratification of tropical forests as seen in leaf structure*. W. Junk Publishers. The Netherlands.
- Rzedowski, J.** 1975. El Herbario como un instrumento de trabajo, su manejo y operación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* **34**: 65-74.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Limusa. D. F; México.
- Rzedowski, J.** 1996. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *En*: Llorente, B. J; A. N. G. Aldrete y E. G. Soriano (eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM. México.
- SAS Institute.** 1995. JMP. Statistics and graphics guide, Version 3.1. Carey, North Carolina.

- Schoettle, A. W.** 1990. The interaction between leaf longevity and shoot structure and foliar biomass per shoot in *Pinus contorta* at two elevations. *Tree. Phys.* **7**: 209-214.
- Schoettle, A. W. y S. G. Rochelle.** 2000. Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a bird dispersed Pine, across a range of elevations. *Am. J. Bot.* **87**: 1797-1806.
- Schowalter, T. D.** 2000. Insect Ecology: An ecosystem approach. Academic Press. New York. U.S.A.
- Slatkin, M.** 1994. Gene flow and populations structure. Pp. 3-34. *En*: L. A. Real (ed.). *Ecological Genetics*. Princeton University Press. New York. U.S.A.
- Silva-Montellano, A, y L. Eguiarte.** 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in Chihuahua desert. *Floral Char. Vis. Fec.* **90**: 377-387.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal.** 1973. *Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman y Colaboradores. San Francisco
- Sokal, R.** 1973. *Introduction to biostatistics*. San Francisco. E. U. A.
- Sokal, R, T. Crovello y R. Unnasch.** 1986. Geographic variation of Vegetative Caracteres of *Populus deltoides*. *Syst. Bot.* **11**: 419-432.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf.** 1995. *Biometry*. W. H. Freeman. New York, U.S.A.
- Spellenberg, R.** 1992. A new species of black oak (*Quercus*, subg. Erythrobalanus, Fagaceae) from the Sierra Madre Occidental, México. *Am. J. Bot.* **79**: 1200-1206.
- Statsoft.** 2000. STATISTICA for Windows. Manual version 6.0. Statsoft Tulsa, Oklahoma. USA.

- Tang, C. Q. y M. Ohsawa.** 1999. Altitudinal distributions of evergreen broad-leaved tree and their leaf-size patterns on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant. Ecol.* **145**: 221-233.
- Terradas, J.** 2001. *Ecología de la Vegetación*. Ed. Omega, Barcelona. España
- Toledo, V. M. y M. J. Ordóñez.** 1993. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. *En*: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, y J. Fa, (eds). *Diversidad biológica de México: Orígenes y Distribución*. UNAM, México D.F.
- Tovar-Sánchez, E.** 1999. Estructura de las comunidades de artrópodos epífitos asociados a los encinos del valle de México. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Tovar-Sánchez, E, Cano S. y Oyama K.** 2003. Canopy arthropod communities on Mexican oaks at sites with different disturbance regimens. *Biol. Cons.* **115**: 79-87.
- Tovar-Sánchez y Oyama K.** 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fgaceae). In Mexico Morphological and molecular evidence. *Am. J. Bot.* **91**: 1352-1363.
- Tucker, J. M.** 1974. Patterns of parallel evolution of leaf form in new world oaks. *Taxon* **23**: 129-154.
- Turbull, M, D. Whitehead; D. Tissue, W. Schuster, K. Brown y K. Griffin.** 2001. responses of leaf respiration to temperature and leaf characteristics in three deciduous tree species vary with site water availability. *Tree Phys.* **21**: 571-578.
- Turner, I. M.** 1994. Sclerophylly: primarily protective. *Func. Ecol.* **8**: 669-675.

- Valencia, A. S.** 1989. *Contribución al conocimiento del género Quercus (Fagaceae) en el Estado de Guerrero México*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias UNAM. México. D. F.
- Valencia, A. S. y A. Delgado.** 2003. Los tricomas foliares en la caracterización de un grupo de especies del género *Quercus*, sección Lobatae (Fagaceae). *An. Inst. Biol. UNAM, Serie Botánica* **74**: 5-15.
- Valencia, A. S.** 2004. Diversidad del género de *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol. Soc. Méx.* **75**: 33-53.
- Valencia, A. S.** 2005. Análisis filogenético de la Serie Lanceolatae Trel. del género *Quercus*, Fagaceae. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias UNAM. México.
- Vázquez-Silva L.** 1995. Resistencia natural de cinco especies de encino del estado de Puebla. *En: Facultad de Ciencias Forestales-UANL (ed.). Reporte Científico Número Especial. III Seminario Nacional sobre la utilización de encinos. Linares, N. L. del 4 al 6 de Nov. de 1992. Memorias. N. L. México.*
- Velázquez-Rosas, N, J. Meave y Vázquez, S.** 2002. Elevational variation of leaf traits in Montane Rain Forest tree species at La Chinantla Southern México. *Biotropica* **34**: 534-546.
- Wiemann, M, C. S. R. Manchester, D. L. Dilcher, L. F. Hinojosa y E. A. Wheeler.** 1998. Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dycotyledoneous leaves. *Am J. Bot.* **85**: 1796-1803.
- Williams, J, G. Kubelik, K. L. Livak, J. A. Rafalski y S. V. Tingey.** 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetics markers. *Nuc. Ac. Res.* **18**: 6531-6535.

- Wirtz, K.** 2000. Simulating the dynamics of leaf physiology and morphology with an extended optimality approach. *Ann. Bot.* **86**: 753-764.
- Wittemore, A. T. y B. A. Schaal.** 1991. Interspecific gene flow in sympatric oaks. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **88**: 2540-2544.
- Zar, J. H.** 1999. *Bioestadística análisis*, 4th ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.
- Zavala, F.** 1990. *Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado*. CONACYT, México.
- Zavala, F.** 1996. Principales Metabolitos secundarios de Encinos. Chapingo. *Cienc. For.* **1**: 129-136.
- Zavala, F, E. Estrada y V. Arriola.** 1999. *Los Encinos del Herbario de la Universidad Autónoma de Chapingo. Universidad Autónoma Chapingo*. Chapingo, Estado de México. México

APÉNDICE

Ejemplares examinados en seis herbarios de la República Mexicana y 3 vía electrónica en Estados Unidos de Norte América.

Chiapas

Alonso Méndez G. 7951B (MEXU); *Alush Shilom Ton 8078* (MEXU); *C. H. Muller 9433* (MEXU); *C. H. Muller 9439* (MEXU); *C. H. Muller 9452* (MEXU); *D. E. Breedlove 12743* (MEXU); *D. E. Breedlove 14270* (MEXU); *D. E. Breedlove 22834* (MO); *D. E. Breedlove 27550* (MEXU); *D. E. Breedlove 33714* (MEXU); *D. E. Breedlove 34785* (MEXU); *D. E. Breedlove 39530* (MO); *D. E. Breedlove 41031* (MEXU); *D. E. Breedlove 41376* (MEXU); *D. E. Breedlove & R. Smith 22834* (MEXU); *E. Matuda 15205* (MEXU); *E. Matuda 4652* (MEXU, MO); *E. Matuda 5528* (MEXU); *F. Miranda 4970* (MEXU); *F. Miranda 7243* (MEXU); *F. Miranda 9212* (MEXU); *Frans Blom 2211* (MEXU); *Héctor Mejía E. y Alfonso 193* (MEXU); *Luna G. s.n.*; *J. García, et al. 195* (MEXU); *J. I. Calzada & W. Márquez R. s.n.* (XAL); *J. Santana et al. 165* (UAMIZ); *L. M. González V. et al. s.n.* (XAL); *Lawrence Kaplan & E. L. Davis 371* (MEXU); *Lawrence Kaplan 12ch57* (MEXU); *Lawrence Kaplan 202ch56* (MEXU); *Lawrence Kaplan 67ch57* (MEXU); *Luz M. González Villareal 3998* (MEXU); *M. Ávila H. s.n.* (INIF); *M. de J. Ruiz Díaz 131* (FCME); *M. de J. Ruiz Díaz 202* (FCME); *M. de la L. Cuellar 2* (MEXU, INIF); *M. Martínez s.n.* (MEXU); *Mac Dougall 388.S* (MEXU); *Mauricio Trejo y José María Reyes 102* (MEXU); *Maximino Martínez s.n.* (MEXU); *Maximino Martínez 299* (MEXU); *N. Ramírez Marcial et al. s.n.* (XAL); *P. Tenorio L. 5897* (MEXU); *Roy E. Gerau 1894A* (MO); *S. Ochoa Gaona 4605* (FCME); *S. Ochoa Gaona & et al. s.n.* (XAL); *Stephen D. Koch, et al. 7394A* (MEXU); *W. E. Stevems 2351* (MO).

Chihuahua

Alejandro Benítez 1358 (MEXU, UAMIZ); *Alejandro Benítez 1844* (MEXU); *Alejandro Benítez 2060* (MEXU); *Alejandro Benítez 2094* (MEXU); *Alejandro Benítez P. 1447* (UAMIZ); *Bye R. A. s.n.* (MEXU); *E. Matuda 32666* (MEXU); *I. W. Knobloch 913* (INIF); *J. Daniel Tejero Díez 3846* (IZTA); *José C. Soto N. et al. 6288* (MEXU); *Kinnach & Brandt 963* (MEXU); *L. M. V. de Puga 16217* (MEXU); *Oscar Bravo Bolaños 883*

(MEXU, UAMIZ); *Oscar Bravo Bolaños* 829 (MEXU); *P. D. Jenkins* 88-326 (MEXU); *P. Tenorio L. y C. Romero de T.* 1953 (MEXU); *R. A. Bye Jr.* 9066 (INIF); *R. Bye & W. A. Weber* 8191 (INIF); *R. Hernández M.* 8573 (MEXU); *R. Hernández M.* 8764 (MEXU); *R. Hernández M.* 8840 (MEXU); *R. Hernández M.* 8949 (MEXU); *R. J. Passini y M. R. Robert* 6773 (INIF); *R. Spellenberg* 8734 (MEXU); *R. Spellenberg et al* 8059 (MEXU); *R. Spellenberg et al* 8734 (MEXU); *R. Spellenberg et al* 9629 (MEXU); *R. Spellenberg y N. Zucker* 10758 (MEXU); *Robert A. Bye* 3805 (MEXU); *Robert A. Bye* 6109 (MEXU); *Robert A. Bye* 7124 (MEXU); *Robert A. Bye* 9066 (MEXU); *Robert A. Bye s.n.* (MEXU); *S. Gregorio Rodríguez* 10 (MEXU).

Distrito Federal

Ventura A. 1334 (UMO, MEXU, INIF).

Durango

A. Benítez P. 497 (INIF); *A. May N.* 2482 (INIF); *A. May N.* 3569 (MEXU, INIF); *Alejandro Benítez Paredes* 1067 (MEXU, UAMIZ); *Alejandro Benítez Paredes* 414 (MEXU); *Alejandro Benítez Paredes* 478 (MEXU); *Alejandro Benítez Paredes* 497 (MEXU); *Alejandro Benítez Paredes* 1030 (MEXU); *Alejandro Benítez Paredes* 1032 (MEXU); *Alejandro Benítez Paredes* 1038 (MEXU, UAMIZ); *Alejandro Benítez Paredes* 510 (MEXU); *Alejandro Benítez Paredes* 1030 (MEXU); *D. E. Breedlove* 35756 (MEXU); *D. E. Breedlove* 44083 (MEXU); *D. E. Breedlove* 63037 (MEXU); *E. Guisar N.* 2383 (MEXU); *E. Guisar N.* 2692 (MEXU); *E. Guízar N.* 2104 (INIF); *E. Guízar N.* 2105 (MEXU); *E. Martínez O. s.n.* (XAL); *E. Martínez O.* 712 (MEXU); *E. Martínez O.* 713 (MEXU); *E. Martínez O. y M. C. Saldivar* 716 (MEXU); *Enrique González N.* 2087a (MEXU); *Enrique González N.* 2389 (MEXU); *Enrique Guisar N.* 2362 (MEXU); *Enrique Guízar N.* 2104 (MEXU, IZTA); *Enrique Guízar N.* 2105 (MEXU); *Enrique Guízar N.* 2126 (IZTA); *Enrique Guízar N.* 2138 (MEXU); *Enrique Guízar N.* 2140 (MEXU, IZTA); *Enrique Guízar N.* 2362 (MEXU, UAMIZ); *Enrique Guízar N.* 2389 (UAMIZ); *Epistacio Salazar* 2395 (MEXU); *Epistacio Salazar* 2402 (MEXU); *Francisco Losaya* 2063 (MEXU); *Ignacio Estévez* 2382 (MEXU); *J. Epistacio Salazar* 2408 (MEXU); *J. R. Bacon* 1749 (MEXU); *J. R. Bacon* 1754 (MEXU); *Jaime Oláquez Martínez s.n.* (MEXU); *James*

H. Maysilles 8074 (MEXU); James H. Maysilles 7342 (MEXU) Jesús J. Villa 2120 (MEXU); L. Vázquez 7969 (MEXU); M. González y S. Acevedo 2229 (MEXU); Maximino Martínez 136 (MEXU); Maximino Martínez 138 (MEXU); Maximino Martínez 414 (MEXU); Oscar Bravo Bolaños 598 (UAMIZ); Oscar Bravo Bolaños 1766 (MEXU); Oscar Bravo Bolaños 711 (UAMIZ); P. Tenorio L. y C. Romero de T. 2087 (MEXU); P. Tenorio L. 1006 (MEXU); P. Tenorio L. & C. Romero de T. s.n. (XAL); P. Tenorio L. y C. Romero de T. 8134 (MEXU); P. Tenorio L. y C. Romero de T. 6109 (MEXU); Rafael de La Mora 2172 (MEXU); S. González et al. 4933 (MEXU, TEX); S. González y S. Acevedo 3631 (ENCB).

Guanajuato

E. Carranza G. et al s.n. (XAL); E. Ventura & E. López s.n. (XAL); J. Rzedowski 7680 (MEXU); Noe Barrera Medina M – 11 (MEXU); Rzedowski 9052 (MEXU).

Guerrero

A. González y A. Santamarina AA5 (UAMIZ); Armando Ponce Vargas 55 (FCME); Armando Ponce Vargas 7 (FCME); B. Coazincue 148-A; Castillo Nieto L. 72 (FCME) ; Comisión Forestal 2347 (MEXU); E. Guízar N. s.n. (MEXU); Enrique Guízar N. 2066 (MEXU); Enrique Guízar Nolasco 2062 (MEXU, IZTA); Ernesto Velásquez 145 (FCME); Gaspar Lozano 522 (FCME); Jorge Calónico S. 9270 (FCME); Jorge Calónico S. 13295 (FCME); Jorge Calónico S. 13257 (FCME); Jorge Calónico S. 14225 (FCME); Jorge Calónico S. 14564 (FCME); Jorge Calónico S. 15206b (FCME); Jorge Calónico S. 20723 (FCME); Jorge Calónico S. 4513 (FCME); Jorge Calónico S. 7244 (MEXU, FCME); Jorge Calónico S. 8066 (FCME); Jorge Calónico S. 9 (FCME); Jorge Calónico S. 9270 (FCME); José C. Soto Núñez y F. Solórzano 12688 (MEXU); José Luis Contreras 1129 (FCME); L. P. Martínez 197 (MEXU); L. P. Martínez 223 (UAMIZ); L. P. Martínez 234 (UAMIZ); L. P. Martínez 263 (UAMIZ); L. Valladares Rubio 130 (FCME); Laboratorio de Biogeografía 203 (FCME); Leonardo Soto 620 (FCME); López 56 (FCME); Lorena Soto 620 (FCME); Ramiro Cruz D. 2278 (FCME); Ramiro Cruz D. 3690 (FCME); Ramiro Cruz D. 4023 (FCME); Ramiro Cruz D. 4058 (FCME); Ramiro Cruz D. 2273 (FCME); Ramiro Cruz Durán 3964 (MEXU); Remedios Álvarez G. 4 (FCME); Rosa María F. s.n. (FCME);

Rzedowski 16442 (MEXU); S. Ochoa Gaona 3991 (FCME); Susana Valencia 719 (ENCB); Susana Valencia 511 (FCME); Susana Valencia 92 (FCME).

Hidalgo

A. Silvia 13(INIF); A. Ventura A. 1206 (INIF); A. Ventura A. 1639 (MEXU); Arturo Mondragón 2242 (MEXU); C. G. Pringle 13204 (MEXU); C. H. Muller 866 (MEXU); C. H. Muller 9123 (MEXU); C. H. Muller 9124 (MEXU); C. H. Muller 9331; C. H. Muller 9334B (MEXU); C. H. Muller 9470 (MEXU); C. H. Muller 9715 (MEXU); Colector 2 566 (MEXU); Colector 71 725 (MEXU); E. Guízar N. s.n. (XAL); E. Matuda 25633 (MEXU); E. Turra 2945 (ENCB); Enrique Guízar et al. 5340 (MEXU); Enrique Guízar N. s.n. (MEXU, UAMIZ); F. López I. 40 (IZTA); F. Miranda 3275 (MEXU); F. Miranda 402 (MEXU); F. Miranda 4487 (MEXU); F. Miranda 886 (MEXU); G. Martínez J. 303 (INIF); Gonzalo Martínez J. 224 (IZTA); Gonzalo Martínez J. 228 (INIF); Gonzalo Martínez J. 245 (IZTA); H. E. Moore Jr. 4353 (MEXU); H. E. Moore Jr. 4477 (MEXU); H. Puig 2106 (MEXU); H. Sánchez M. & Carlos Chávez 2090 (MEXU); Humberto García M. & Enrique G. N. 100 (MEXU); Humberto García M. & Enrique G. N. 8 (MEXU); J. Espinosa 404 (MEXU); J. Espinosa 405 (MEXU); J. Espinosa G. 704 (INIF); J. Gimete L. s.n. (MEXU, INIF); J. L. López García s.n. (XAL); José L. López 65 (MEXU, UAMIZ, IZTA); José L. López García 250 (MEXU, IZTA, UAMIZ); José L. López García 307 (MEXU, IZTA); José Luis López G. 172 (MEXU); José Luis López G. 205 (MEXU); Juan D. Simón 2262 (MEXU); Juan D. Simón 2263 (MEXU); L. González Q. 487 (INIF); L. González Q. 517 (INIF); L. González Q. 948 (INIF); L. Vela G. 255 (INIF); L. Vela G. 418 (INIF); L. Vela G. 603 (INIF); M. Carbajal L. s.n. (INIF); M. Martínez 2014 (MEXU); M. Martínez 2601 (MEXU); M. Martínez 588 (MEXU); M. Medina & M. A. Barrios 3615 (MEXU); María de los Ángeles G. & Lucila Caballero S. 3 (MEXU); Marian Storm 2098 (MEXU); Maximino Martínez 579 (MEXU); Miguel Medina s.n. (MEXU); Miguel Medina 1071 (MEXU); Miguel Medina 2085 (MEXU); Miguel Medina Cota 2132 (MEXU); R. & S. Galván 4309 (ENCB); R. Hernández 3503 (MEXU); R. Hernández M. 2400 (MEXU); R. Hernández M. 3325a (MEXU); R. Hernández M. 3440 (MEXU); R. Hernández M. y Y. Vázquez 3477 (MEXU); R. Toledo M. 174 (INIF); Rzedowski 17066 (MEXU); Rzedowski 18322

(MEXU); *S. Rangel 174* (ENCB, IZTA); *Susana Valencia A. s.n.* (FCME); *Victor Javier A. 18* (MEXU); *Wayne E. Manning & Margaret S. Hanning 53632* (MEXU).

Jalisco

Abisai G. Mendoza et al. 3901 (MEXU); *Antonio Ramos Q. s.n.* (MEXU); *Carvajal Hernández et al. 399* (MEXU); *D. E. Breedlove 64257* (MEXU); *L. M. González Villareal 971* (MEXU); *L. M. González Villareal 10508* (MEXU); *L. M. González Villareal 1603* (MEXU); *L. M. González Villareal 3055* (UAMIZ); *L. M. V. de Puga 8461* (MEXU); *L. María González V. 2169* (MEXU); *L. María González V. et al. 2244* (MEXU); *L. María González V.*; *R. Guzmán 1000* (MEXU); *R. MacVaugh 10301* (MEXU); *R. Ornelas 480* (MEXU); *R. Ornelas 482* (ENCB).

Estado de México

X. Madrigal S. y L. Vela G. s.n. (INIF); *A. Piña C. s.n.* (ENCB); *A. Piña C. 13* (INIF); *A. Pineda s.n.* (ENCB); *A. Rodríguez A. s.n.* (INIF); *A. Rodríguez A. y A. Colín M. s.n.* (INIF); *A. Rodríguez A. y A. Colín M. 157* (INIF); *A. Ventura s.n.* (ENCB); *A. Ventura A. 557* (MEXU, ENCB, INIF); *Abundiz Leonor s.n.* (IZTA); *Arturo Piña Calva 13* (MEXU); *C. Bringas s.n.* (ENCB); *C. H. Muller 9112* (MEXU); *D. Tejero Díaz 4174* (IZTA); *E. Guizar s.n.* (INIF); *E. Guizar 354* (INIF); *E. Matuda s.n.* (ENCB); *E. Matuda 29305* (MEXU); *E. Matuda 29580* (MEXU); *E. Matuda 30935* (MEXU); *E. Matuda et al. 26884* (MEXU); *E. Matuda et al. 30630* (MEXU); *E. Matuda et al. 30641* (MEXU); *E. Matuda et al. 26618* (MEXU); *E. Matuda et al. 26673* (MEXU); *E. Matuda et al. 27798* (MEXU); *E. Matuda et al. 27858* (MEXU); *E. Matuda et al. 28739* (MEXU); *E. Matuda et al. 29017* (MEXU); *E. Matuda et al. 29058* (MEXU); *E. Matuda et al. 29160* (MEXU); *E. Matuda et al. 29305* (MEXU); *E. Matuda et al. 29305* (MEXU); *E. Matuda et al. 29580* (MEXU); *E. Matuda et al. 29732* (MEXU); *E. Matuda et al. 29823* (MEXU); *E. Matuda et al. 29827* (MEXU); *E. Matuda et al. 30641* (MEXU); *E. Matuda et al. 30935* (MEXU); *E. Román 290* (MEXU, ENCB); *E. Román s.n.* (MEXU, ENCB); *E. Román 275* (MEXU); *E. Román 245*; *E. Román 275*; *E. Román 275* (IZTA); *E. Román 223* (IZTA); *Fernando B. Bringas 2114* (MEXU); *G. Flores E. 22* (MEXU); *G. Martínez 63* (IZTA); *Gómez & Mendoza 4* (IZTA); *González O. s.n.* (IZTA); *H. Campos M. s.n.* (IZTA); *Hinton et al. 6574* (MEXU);

J. Boyas D. s.n. (ENCB); *J. Espinosa s.n.* (ENCB); *J. López s.n.* (ENCB); *J. Magaña M. s.n.* (INIF); *J. Rzedowski s.n.* (ENCB); *J. Vargas V. s.n.* (ENCB); *L. Abundiz 538* (IZTA); *L. González s.n.* (ENCB); *L. Ojeda Francisco 38* (IZTA); *L. Vela s.n.* (ENCB, INIF); *Le Roy s.n.* (ENCB); *Legit Wolfgang B. 2139* (MEXU); *M. Martínez s.n.* (MEXU, ENCB); *M. Martínez 2114* (MEXU); *M. Medina s.n.* (ENCB); *M. Medina C. 147* (INIF); *M. S. N. 58* (IZTA); *Maximino Martínez s.n.* (MEXU); *Pineda & Ochoa s.n.* (INIF); *R. Camacho s.n.* (IZTA); *R. Camacho 153* (IZTA); *R. Camacho 233* (IZTA); *R. Cruz s.n.* (ENCB, INIF); *R. Cruz C. 169* (MEXU, INIF); *R. Fragoso 253* (IZTA); *Rojas Z. s.n.* (IZTA); *Rojas Z. 3075* (IZTA); *Rojas Z. 2046a* (IZTA); *Rojas Z. 3077* (IZTA); *Rojas Z. 3081* (IZTA); *Rojas Z. 4510* (IZTA); *Rojas Z. & Romero R. s.n.* (IZTA); *Rzedowski 18310* (MEXU, ENCB); *Rzedowski 2241* (MEXU); *U. Flores M. s.n.* (IZTA); *X. Madrigal s.n.* (ENCB); *X. Madrigal S. 1* (INIF); *X. Madrigal S. 2478* (INIF); *X. Madrigal S. y L. Vela G. s.n.* (INIF); *A. Pineda R. 1040* (INIF). (IZTA)

Michoacán

A. Alvarez A. AA-390 (INIF); *F. Takaki T. S-65-1* (INIF); *L. M. González V. 2127* (INIF); *M. Hernández J. s.n.* (INIF); *R. Spellenberg et al. 8987* (INIF); *X. Madrigal S. 3345* (INIF); *A. Mancera O. & I. Viveros S-115B* (INIF); *C. H. Muller 9232* (MEXU); *C. H. Muller 9252* (MEXU); *C. Medina G. s.n.* (XAL); *Consuelo Medina 2732* (MEXU); *Consuelo Medina G. 1057* (MEXU); *D. E. Breedlove 64360* (MEXU); *D. E. Breedlove 64378* (MEXU); *D. E. Breedlove 64400* (MEXU); *E. Pérez C. & S. Zamudio R. s.n.* (TEX, XAL); *E. Pérez y S. Zamudio 3656* (MEXU); *F. González Medrano & I. Díaz s.n.* (MEXU); *Fernando Carrillo G. 6* (MEXU); *G. Ibarra Contreras 1113* (MEXU); *H. et al. s.n.* (LL); *H. Díaz Barriga 3447* (ENCB); *H. Díaz Barriga 3624* (ENCB); *H. Díaz Barriga 3946* (MEXU, ENCB); *H. Díaz Barriga y E. Pérez 5943* (MEXU); *Hinton et al. 15026* (MEXU); *J. A. Ávila Naranjo s.n.* (MEXU); *J. Ávila s.n.* (MEXU); *J. Bacon et al. 1432* (MEXU); *J. Santos Martínez 1273* (MEXU, ENCB); *J. Santos Martínez 1780* (ENCB); *José C. Soto Núñez et al. 13979* (MEXU); *José C. Soto Núñez et al. 9040* (MEXU); *José C. Soto Núñez, et al. 2395* (MEXU); *José C. Soto Núñez, et al. 7457* (MEXU); *José C. Soto Núñez, et al. 8142* (MEXU); *L. M. González V. 2127* (MEXU, ENCB); *Larry Kelly et al. 1182* (MEXU);

Larry Kelly et al. 1195 (MEXU); *M. L. Aguilar E. s.n.* (MEXU); *M. Martínez 484* (MEXU); *María L. Osorio 2550* (MEXU); *Maximino Martínez s.n.* (MEXU); *R. Spellenberg, et al. 8986* (MEXU); *R. Spellenberg, J. Bacon 11703* (MEXU); *R. Spellenberg, J. Bacon 11710* (MEXU); *Roberto Barrena s.n.* (MEXU); *Rzedowski 41272* (ENCB); *S. Zamudio 3899* (ENCB); *S. Zamudio 7084* (MEXU); *S. Zamudio R. s.n.* (XAL); *S. Zamudio y R. Murillo 3899* (MEXU); *Sánchez Galicia 2508* (MEXU); *Sánchez Galicia 2664a* (MEXU); *Sergio Zamudio R. 3831* (MEXU); *Unidad Industrial Forestal "San José" 2468* (MEXU); *Unidad Industrial Forestal "San José" 2485* (MEXU); *Unidad Industrial Forestal "San José" 2498* (MEXU); *Unidad Industrial Forestal "San José" 29* (MEXU); *X. Madrigal S. 2095* (INIF); *X. Madrigal S. 2783* (INIF); *X. Madrigal S. 3464* (INIF); *X. Madrigal S. S-68-II* (INIF); *X. Madrigal Sánchez 2783* (MEXU); *X. Madrigal Sánchez 3321* (MEXU); *X. Madrigal Sánchez 3348* (MEXU); *X. Madrigal Sánchez 3464* (MEXU).

Nuevo León

Hinton et al (TEX); *Hinton & et al. 23931* (MEXU); *Hinton et al. 23935* (MEXU); *K.C. Nixon et al. s.n.* (TEX); *M. F. Robert y J. R. Passini 6329* (INIF); *M. F. Robert y J. R. Passini 6773* (INIF).

Oaxaca

A. Flores M. 111 (MEXU, INIF); *A. Flores M. 1193* (MEXU); *A. Flores M. 205* (MEXU, ENCB); *A. Flores M. 295* (ENCB); *A. Flores M. 349* (MEXU, ENCB); *A. Flores M. 447* (MEXU); *A. May N. 799* (INIF); *A. May N. 807* (INIF); *A. Raymundo M. 4* (INIF); *A. Saynes V. 1252* (MEXU, ENCB); *A. Saynes V. 248* (INIF); *Abisai García M. et al. 1815* (MEXU); *Alejandro Benítez 1776* (UAMIZ); *Alfredo Saynes y J. Carlos F. 2688* (MEXU, FCME); *Andrés G. Miranda 598* (MEXU); *Andrés G. Miranda s.n.* (MEXU); *Andrés G. Miranda y Oscar L. 253* (MEXU); *Andrés Miranda M. 147* (MEXU, UAMIZ); *Brigada XVI 39* (MEXU); *C. H. Muller 9409* (MEXU); *C. Ramiro Acevedo 189* (ENCB, UAMIZ); *C. Robles 11* (MEXU); *C. Robles 21* (ENCB); *C. Robles 9* (ENCB); *Carlos Martorell s.n.* (FCME); *Charles L. Smith 776* (MO); *D. E. Breedlove 39178* (MEXU); *Davida H. Lorence et al. 3598* (MEXU); *E. Cruz C. 309* (UAMIZ); *E. Hernández X. Y Pierre Segalen s.n.* (MEXU); *E. Hunn 1706* (MEXU); *Emiliano P. Portilla B. 152* (MEXU); *Enrique G.*

Nolazco y Andrés G. Miranda 4835 (MEXU); Enrique Guízar N. 4825 (MEXU); Enrique Guízar N. y Andrés G. 4818 (MEXU, UAMIZ); Enrique Guízar y Andrés Miranda 4826 (MEXU); Eugene Hunn oax-448 (MEXU); Excursión Geobotánica 301 (MEXU); Franco Martínez 32 (MEXU); G. L. Webster, et al 11482 (MEXU); G. Manzanero 1092 (INIF); G. Solano et al. 390 (INIF); Gary L. Martín 669 (MEXU); Guillermo Pérez Cruz C 88 (MEXU); H. E. Hunn 1251 (MEXU); H. E. Hunn 1277 (MEXU); H. S. Gentry 9275 (MEXU); H. S. Gentry 9276 (MEXU); J. I. Calzada 5044 (MEXU); J. L. Magaña M. 1001 (MEXU, INIF); J. Sánchez B. 10 (ENCB, MEXU); Jerónimo Reyes S. 1038 (MEXU); Jerónimo Reyes S. 1047 (MEXU); Jerónimo Reyes S. 1923 (MEXU); José Luis G. s.n. (MEXU); José Vera S. 3210 (MEXU); L. R. Sánchez s.n. (XAL); L. Vela G. 1611 (INIF); Leonardo H. García y Gary J. Martín 290 (MEXU); López – Sánchez 282 (MEXU, INIF); López y Sánchez 286 (INIF); M. Avila H. s.n. (INIF); M. Ishiki 635 (ENCB); M. Rodríguez A. 1077 (FCME); M. Rodríguez A. 1127 (FCME); M. Rodríguez A. 1156 (FCME); MacDougall 2368 (MEXU); MacDougall 2540 (MEXU); Mikal E. Saltveit 68-4 (MO); N. Romero J. s.n. (XAL); P. Tenorio L. 19815 (MEXU); Primitivo Santiago 2 (FCME); R. Echenique M. s.n. (XAL); R. García S. 170 (FCME); R. Rodríguez 1156 (FCME); R. Spellenberg & J. Bacon 11718 (MEXU); R. Spellenberg & J. Bacon 1460 (MEXU); R. Spellenberg, et al. 11723 (MEXU); R. Vázquez U. Y G. Santos A. 23 (INIF); Ramiro Acevedo R. 189 (MEXU); Raymundo Lucero L-42 (MEXU); Robert Merrill K. 2092 (MEXU); Roy E. Gereau 1990 (MO); Rzedowski 19657 (MEXU); Rzedowski 19678 (MEXU); Rzedowski 30567 (MEXU); S. Acosta 868 (ENCB); S. Acosta C. 859 (MEXU); S. Salas 131 (ENCB); S. Salas 75 (ENCB); S. Salas 798 (FCME); S. Salas M. 774 (FCME); Saul Hernández L. & Gary J. Martín 45b (MEXU); Silvia Salas s.n. (XAL); Silvia Salas 241 (UAMIZ); Silvia Salas 482 (MEXU); Silvia Salas 774 (MEXU); Silvia Salas M. 798 (MEXU); Solano S. C. y Vara M. A. 390 (MEXU); T. Carmona et al. TFCV269 (INIF).

Puebla

A. Colín M. Y F. Simon M. 238 (INIF); A. Martínez B; et al. 231 (MEXU); C. E. Smith, et al. 3874 (MEXU); C. E. Smith, et al. 3876 (MEXU); C. H. Muller 9375 (MEXU); E. Turra 2422 (ENCB); F. Miranda 3586 (MEXU); F. Miranda 3634 (MEXU); F. Miranda 5206 (MEXU); F. Salazar s.n. (MEXU); F. Simón M. 113 (INIF); F. Simón M. 138 (INIF); F.

Simón M. 228 (INIF); *F. Simón M. 232* (INIF); *F. Simón M. y A. Colín M. 181* (MEXU); *F. Simón M. y A. Colín 178* (INIF); *F. Simón M. y A. Colín M. 179* (MEXU, INIF); *F. Ventura A. 22382*; *F. Simón M. 144* (INIF); *F. Simón M. 181* (INIF); *G. R. B. 153* (MEXU); *Guillermo Romero 2122* (MEXU); *Jesús Rosales R. 2241* (MEXU); *L. Vázquez V. 62* (MEXU); *L. Vázquez V. 217* (MEXU); *L. Vázquez V. y P. Tenorio 119* (MEXU); *L. Vázquez V. y P. Tenorio 162* (MEXU); *L. Vázquez V. y P. Tenorio L. 63* (MEXU); *L. Vázquez V. y P. Tenorio L. 86* (MEXU); *L. Vázquez y P. Tenorio 164* (MEXU); *L. Vázquez y P. Tenorio 167* (MEXU); *L. Vázquez y P. Tenorio 205* (MEXU); *L. Vázquez y P. Tenorio 206* (MEXU); *L. Vázquez y P. Tenorio 217* (MEXU); *L. Vázquez y P. Tenorio 58* (MEXU); *L. Vázquez y P. Tenorio 66* (MEXU); *L. Vázquez y P. Tenorio 97* (MEXU); *L. Vela G. 1004* (INIF); *L. Vela G. 369* (INIF); *Larry Kelly & Kevin C. Nixon 1228* (MEXU); *M. C. Sandoval & M Cházaro B. s.n.* (XAL); *M. Chazaro B. 718* (MEXU); *M. Martínez T. MATM 4* (MEXU, INIF); *Martínez Murillo M. 85* (MEXU); *Maximino Martínez 2080* (MEXU); *Maximino Martínez 2092* (MEXU); *Maximino Martínez 437* (MEXU); *P. Tenorio y C. Romero de T. 9032* (MEXU); *Paray s.n.* (MEXU); *R. Hernández M. 2124* (MEXU); *R. P. Reko 522* (MEXU); *Ramón González 2282* (MEXU); *V. Arreola et al. 30* (INIF); *X. Madrigal S. s.n.* (INIF).

Querétaro

E. Carranza 2108 (MEXU, ENCB); *E. Carranza G. s.n.* (XAL); *Elizabeth Argüelles 2108b* (MEXU); *F. C. Boutin 3434* (MEXU); *F. C. Boutin 3445* (MEXU); *F. Robles G. s.n.* (ENCB, INIF); *G. Gutiérrez S. 22* (UAMIZ); *J. Huerta y L. Arellanes s.n.* (INIF, MEXU); *J. Rzedowski R. 27792* (INIF); *J. Rzedowski R. 27821* (INIF); *Juana Huerta y Amparo B. X – 725* (MEXU); *L. Paray 2356* (MEXU); *L. Paray 2357* (MEXU); *L. Paray 2358* (MEXU); *L. Paray 602* (MEXU); *L. Vela G. y J. L. Martínez s.n.* (INIF); *Patricia Manzano s.n.* (FCME); *Rzedowski 31619* (ENCB); *Rzedowski 27792* (ENCB); *Rzedowski 27821* (MEXU); *S. Zamudio 2593* (MEXU, ENCB); *S. Zamudio s.n.* (XAL); *S. Zamudio y E. Carranza 6557* (MEXU); *S. Zamudio y E. Carranza 7821* (MEXU).

San Luis Potosí

D. E. Breedlove & B. Anderson 63356 (MEXU); Gerardo Aguilar 2306 (MEXU); J. Ballin 6 (MEXU); M. A. Reyes et al. s.n. (MEXU); M. F. Robert y J. R. Passini 1162 (INIF); Maximino Martínez 33 (MEXU); R. Torres C. y R. Bárcenas 14499 (MEXU, TEX); Rzedowski s.n. (MEXU); Rzedowski 3978 (MEXU); Rzedowski 4199 (MEXU); Rzedowski 5126 (MEXU); Rzedowski 5775(MEXU); Rzedowski 6078 (MEXU); Rzedowski 7189 (MEXU).

Tlaxcala

E. Angeles 102 (MEXU); F. Miranda 5221 (MEXU); Pedro Areas P. 2194 (MEXU).

Veracruz

A. Gómez Pompa s.n. (XAL); A. Gómez Pompa 1430 (MEXU); A. Gómez Pompa y L. I. Nevling 1302 (MEXU); A. Gómez-Pompa & L. I. Nevling s.n. (XAL); A. Lot 364 (MEXU); A. Lot H. s.n. (XAL); Andrés García M-VI (UAMIZ); C. Durán E. s.n. (XAL); C. Duran E. y E. Garibay 465 (MEXU); C. Duran E. y L. Leal 1167 (MEXU); C. H. Muller s.n. (XAL); C. H. Muller 9369 (MEXU); D. García A. 2 (INIF); E. K. Balls s.n. (XAL); G. Castillo Campos et al. s.n. (XAL); G. Castillo Campos et al. 14213 (ENCB); H. García C. s.n. (XAL); H. García C. 1 (MEXU); H. Narave F. s.n. (XAL); H. Puig s.n. (XAL); I. A. Vargas s.n. (XAL); M. Escamilla B. s.n. (XAL); J. Dorantes s.n. (XAL); J. Dorantes 353 (MEXU); J. Dorantes et al. 289 (MEXU, INIF); J. I. Calzada s.n. (XAL); J. I. Calzada 5444 (MEXU); J. I. Calzada & S. G. Smith s.n. (XAL); J. L. Martínez 1036 (MEXU); J. L. Martínez P. s.n. (XAL); J. O. Rodríguez M. s.n. (XAL); J. R. Gimete 1006 (MEXU); J. R. Gimete L. s.n (XAL); L. Ballesteros M. s.n. (XAL); L. Ballesteros M. & J. I. Calzada s.n. (XAL); L. Ballesteros M. y R. Jiménez A. s.n. (XAL); L. Nevling & A. Gómez Pompa s.n. (XAL); L. Vázquez V. y P. Tenorio 177 (MEXU); L. Vela G. s.n. (XAL, TEX); L. Vela G. 106 (INIF); L. Vela G. 1320 (INIF); L. Vela G. 1323 (INIF); L. Vela G. 1324 (INIF); L. Vela G. 685 (INIF); L. Vela G. 705 (INIF); L. Vela G. 713 (INIF); L. Vela G. 715 (INIF); L. Vela G. 716 (INIF); L. Vela G. 758 (INIF); L. Vela G. 792 (INIF); Legit Wolfgang Boeye 220a (MEXU); M. C. Sandoval & M. Cházaro B. s.n. (XAL); M. Cházaro B. s.n. (XAL); M. Chazaro y Luis Robles 3083 (MEXU); M. Martínez s.n. (XAL); M. Martínez 23 (MEXU); M. Nee 32992 (MEXU); M. Nee 32993 (MEXU); M. Vázquez 2133 (MEXU,

INIF); *M. Vázquez T. s.n.* (XAL); *Maximino Martínez 105* (MEXU); *Maximino Martínez 146* (MEXU); *P. Zamora C. s.n.* (XAL); *P. Zamora C. 1069* (MEXU); *P. Zamora C. et al. s.n.* (XAL); *P. Zamora C. & G. Castillo-Campos s.n.* (XAL); *P. Zamora C. y J. López P. s.n.* (XAL); *R. E. Arriaga s.n.* (XAL); *R. Hernández 1193* (MEXU); *R. Hernández M. s.n.* (MEXU); *R. Hernández M. 1143* (MEXU); *R. Hernández M. 781* (MEXU); *R. Hernández M. 785* (MEXU); *X. Madrigal S. s.n.* (XAL) ; *X. Madrigal S. 656* (INIF).

Zacatecas

R. Spellemborg 11768 (MEXU).