



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE
HIDALGO**

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS**

TÍTULO:

Análisis de la morfología foliar de *Quercus crassipes* y *Q. mexicana* (Fagaceae) en la Sierra de Pachuca y El Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo

TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE LICENCIADO EN BIOLOGIA

PRESENTA:

Ariadna Hizha Estrada Pérez

Director de tesis: Dr. Arturo Sánchez González

Codirector de tesis: Dra. María del Carmen Sánchez Hernández

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO 2009

Índice general

Contenido	Página
RESUMEN.....	1
INTRODUCCION.....	2
ANTECEDENTES.....	4
Los encinos en el mundo.....	4
Los encinos en México.....	5
Los encinos en Hidalgo.....	7
Gradientes ambientales y morfología foliar en los encinos.....	7
Importancia de los encinos.....	10
OBJETIVOS.....	11
AREA DE ESTUDIO	12
Sierra de Pachuca (SP).....	12
Parque Nacional Los Mármoles (PNM).....	13
MATERIAL Y METODO.....	15
Trabajo de campo.....	15
Trabajo de laboratorio.....	19
ANALISIS DE DATOS.....	23
Estadísticos descriptivos.....	23
Análisis de varianza anidada (ANOVA).....	23
Análisis discriminante (AD).....	23
Análisis de componentes principales (ACP).....	24
RESULTADOS.....	24
Estadísticas descriptivas en las dos especies de encinos.....	24
Análisis de varianza anidada (ANOVA).....	28
Análisis discriminante (AD).....	29
Análisis discriminante en las dos especies de encinos.....	36

Análisis de componentes principales en las dos especies de encinos	39
DISCUSIÓN.....	42
Caracteres discriminantes intra e inter-específicos.....	43
Variación en la morfología foliar a nivel intra e inter-especifico.....	44
CONCLUSIONES.....	47
BIBLIOGRAFÍA.....	48
ANEXOS.....	57
Anexo 1. Descripción de las características morfológicas de las especies <i>Quercus crassipes</i> y <i>Q. mexicana</i>	57
Anexo 2. Morfología de los tricomas de <i>Quercus crassipes</i> y <i>Q.</i> <i>mexicana</i>	61

Índice de cuadros

Cuadro	Contenido	Página
1	Localización de los sitios de recolección de hojas de <i>Quercus crassipes</i> en la SP.....	16
2	Localización de los sitios de recolección de hojas de <i>Quercus mexicana</i> en el PNM.....	16
3	Caracteres morfológico-foliares analizados en ambas especies de encinos: <i>Quercus crassipes</i> y <i>Q. mexicana</i>	19
4	Estadísticos descriptivos de las características morfológicas analizadas en <i>Quercus crassipes</i>	25
5	Estadísticos descriptivos de las características morfológicas analizadas en <i>Quercus mexicana</i>	25
6	Análisis de varianza de las características morfológicas foliares de <i>Quercus crassipes</i> en las cinco localidades estudiadas en la SP.....	28
7	Análisis de varianza de las características morfológicas foliares de <i>Quercus mexicana</i> en las nueve localidades estudiadas en el PNM.....	29
8	Análisis discriminante de la variación morfológica foliar de <i>Quercus crassipes</i> entre localidades de la SP.....	30
9	Matriz de distancias de Mahalanobis, entre las localidades de encinos analizadas de la SP.....	31
10	Análisis discriminante de la variación morfológica foliar de <i>Quercus mexicana</i> entre localidades del PNM.....	33
11	Matriz de distancias de Mahalanobis, entre las localidades de encinos analizadas del PNM.....	34
12	Análisis discriminante de la variación morfológica foliar de las poblaciones de <i>Quercus mexicana</i> y <i>Quercus crassipes</i>	37
13	Matriz de distancias de Mahalanobis, entre las localidades de las dos especies de encinos.....	38
14	Análisis de componentes principales de las características morfológicas foliares de las poblaciones de <i>Q. crassipes</i> y <i>Q. mexicana</i>	40
15	Correlación entre las variables morfológicas foliares de las poblaciones de las dos especies de encinos	40
16	Principales diferencias morfológicas entre <i>Q. crassipes</i> y <i>Q. mexicana</i>	60

Índice de Figuras

Figura	Contenido	Pagina
1	Distribución del género <i>Quercus</i> en el mundo.....	5
2	Distribución de las especies de encinos en México.....	6
3	Localización del área de estudio.....	15
4	Localización de los sitios de recolección de ejemplares de <i>Quercus mexicana</i> en el PNM.....	17
5	Localización de los sitios de recolección de ejemplares de <i>Quercus crassipes</i> en la SP.....	18
6	Esquema de una hoja de <i>Q. mexicana</i> , que ilustra cómo se realizaron las mediciones de los caracteres morfológicos.....	20
7	Ejemplar de <i>Quercus mexicana</i> Humboldt & Bonpland.....	21
8	Ejemplar de <i>Quercus crassipes</i> Humboldt & Bonpland	22
9	Distribución normal de los valores de las características morfológicas foliares de <i>Quercus crassipes</i>	26
10	Distribución normal de los valores de las características morfológicas foliares de <i>Quercus mexicana</i>	27
11	Diagrama de ordenación que muestra la variación en la morfología de las hojas de <i>Quercus crassipes</i> entre localidades..	31
12	Valores de temperatura promedio y precipitación pluvial anual obtenidos a partir de los datos de seis estaciones meteorológicas cercanas a la SP.....	32
13	Diagrama de ordenación que muestra la variación en la morfología de las hojas de <i>Quercus mexicana</i> entre localidades en el PNM.....	35
14	Valores de temperatura promedio y precipitación pluvial anual obtenidos a partir de los datos de siete estaciones meteorológicas cercanas al PNM.....	36
15	Análisis discriminante de las 11 variables morfológicas de las poblaciones de <i>Quercus crassipes</i> y <i>Q. mexicana</i>	39
16	Diagrama de ordenación de las localidades con base en 11 caracteres morfológicos foliares y los primeros dos componentes principales.....	41
17	<i>Quercus crassipes</i> . A. Rama, B. Fruto, C. Tricomas, D. Hoja.....	58
18	<i>Quercus mexicana</i> . A. Rama, B. Fruto, C. Tricoma.....	60
19	Morfología de los tricomas de <i>Quercus crassipes</i> y <i>Q. mexicana</i> .	61

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Arturo Sánchez González, por apoyarme en todo momento, por sus consejos, comentarios, críticas constructivas que ayudaron a culminar mi trabajo, le doy las gracias ya que sin ellos no podría haber terminado.

A mis sinodales: Dra. María del Carmen Sánchez Hernández, Química Blanca Estela Pérez, Dr. Numa Pompilio Pavón, M. en C. Miguel Ángel Villavicencio, M. en C. Manuel González y a la Dra. María Teresa Pulido, que amablemente con sus comentarios enriquecieron el presente trabajo.

Al Biólogo Antonio Quintero por apoyarme en la realización de los mapas de estudio y por sus enseñanzas en la finalización del mismo.

Al M. en C. Mario Segura, por apoyarme en la toma de fotografías de mis ejemplares de encinos y por su disponibilidad cuando lo necesitaba.

A todos mis amigos que me brindaron su amistad, descubrí que compañeros hay muchos pero verdaderos amigos solo unos pocos. Un amigo es alguien que entiende nuestro pasado, cree en nuestro futuro y nos acepta hoy tal y como somos por eso gracias: pato, ale, chela, janice y erika por brindarme su amistad.

A toda mi familia por su apoyo incondicional, por darme la oportunidad de vivir sin privarme de nada y estar ahí cuando más lo necesitaba.

El presente estudio se realizó con fondos del proyecto FOMIX Hidalgo 43761 “Diversidad Biológica del estado de Hidalgo y parcialmente con fondos del proyecto PROMEP “Estudio florístico, biogeográfico y sinecológico del Parque Nacional Los Mármoles”.

DEDICATORIAS

Con mucho amor y respeto a mis padres

Aurelio y Ma. Luisa que me han dado la dicha de tenerlos como padres, le doy las gracias por sus palabras de aliento para seguir luchando, quienes me impulsan a seguir adelante y por sus consejos tan acertados. Nunca podre agradecerles todo lo han hecho por mí. Los amo

A mis hermanos con mucho amor y cariño

Neftali, Edgar, Marco, Paty, por apoyarme en todo momento, son mis grandes amigos y mis compañeros de la vida.

A Ivan que llego a mi vida y que me ha enseñado a querer y a ver las cosas de distinta manera.

RESUMEN

Los encinos se consideran un grupo taxonómico complicado debido a su elevada plasticidad fenotípica, amplia distribución y frecuente fenómeno de hibridación, lo que ha incrementado la variación genética y morfológica dentro y entre especies. En el presente estudio se analizó la variación en la morfología foliar de *Quercus crassipes* Humboldt & Bonpland y *Quercus mexicana* Humboldt & Bonpland en respuesta a gradientes de altitud y latitud a nivel intra e inter-específico, en la Sierra de Pachuca y en el Parque Nacional Los Mármoles, regiones que se encuentran dentro de la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Oriental, respetivamente, por lo que presentan condiciones ambientales distintas. En total se midieron 11 caracteres morfológicos en 2,100 hojas, que pertenecían a 140 individuos de 14 poblaciones de las dos especies. Los valores de las características morfológicas mostraron la misma tendencia en ambas especies: amplio intervalo de variación y distribución de probabilidad normal. El análisis de varianza anidada mostró que las características morfológicas entre individuos y entre localidades fueron estadísticamente significativas en las dos especies. El análisis discriminante indicó que los caracteres que permiten discernir entre localidades, a nivel intra-específico, se relacionan con la forma y tamaño de la hoja (largo y el ancho de la hoja en *Q. crassipes* y en *Q. mexicana*). A nivel inter-específico los caracteres discriminantes se relacionan con la forma, tamaño de la hoja y con el sistema de transporte y sostén. La variación en la morfología foliar fue continua, por lo que en los extremos, las diferencias morfológicas entre individuos de una u otra especie fue clara. La superposición en la morfología foliar de algunos individuos se atribuyó al amplio intervalo de variación de los caracteres morfológicos de las hojas de cada especie, más que a la presencia de híbridos. En el análisis de componentes principales (ACP), el primer eje explicó 85 % de la variación en los datos y se asoció con los caracteres del tamaño de la hoja. El ACP permitió dividir a las localidades en tres grupos, sólo en uno de ellos la variación en la morfología foliar fue semejante entre especies. Es probable que la variación en los caracteres morfológicos foliares en *Q. crassipes* y *Q. mexicana*, se relacione principalmente con las diferentes condiciones ambientales locales presentes a lo largo del gradiente altitudinal y latitudinal estudiado.

INTRODUCCIÓN

El género *Quercus* es uno de los grupos más importantes de angiospermas leñosas del hemisferio norte en términos de diversidad de especies, dominancia ecológica y valor económico (Nixon, 2006). Se distribuye principalmente en las regiones templadas, tropicales y subtropicales del hemisferio norte. La mayor diversidad de encinos se concentra en América, particularmente en México (Manos *et al.*, 1999; Valencia, 2004), donde existen entre 160-165 especies, lo que lo convierte en el poseedor del mayor número de especies a nivel mundial (Nixon, 2006).

Las regiones montañosas del centro y del este de México son centros importantes de diversidad del género (Rzedowski, 1978; Nixon, 2006), la gran variación en las condiciones ambientales tales como el clima, la topografía, la variabilidad del suelo y otros factores que prevalecen en México pueden explicar esta diversidad (González, 1993).

El género *Quercus* continúa siendo una fuente de debate con respecto al concepto de especie biológica, entre las definiciones de especie que surgieron en el siglo XX, el concepto ecológico de especie se desarrolló con referencia a los encinos (Petit *et al.*, 2003). El alto grado de flujo génico entre especies, además de su alta plasticidad fenotípica, dificulta delinear los límites entre especies (Petit *et al.*, 2003; Kelleher *et al.*, 2005). La hibridación en las especies de encinos y el mantenimiento de distintos tipos morfológicos, a pesar de las aparentemente débiles barreras reproductivas, también han puesto en duda el status taxonómico de algunas especies (Zavala, 1995; Craft *et al.*, 2002).

Los patrones de variación morfológica en las poblaciones naturales son creados por flujo génico, selección natural, plasticidad fenotípica, deriva genética y causas históricas (González-Rodríguez y Oyama, 2005). En varias especies de encinos, la diferenciación de los caracteres foliares se produce dentro y entre poblaciones, como consecuencia del carácter dinámico de follaje con respecto a las condiciones del medio (Kremer *et al.*, 2002; Borazan y Babaç, 2003; González-Rodríguez *et al.*, 2004; Ponton *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Li *et al.*, 2006; Molina-Montenegro, 2008). En general, existen relaciones consistentes entre varios atributos foliares y los factores ambientales, especialmente la temperatura y la disponibilidad de agua y nutrimentos (Warren *et al.*, 2005).

Las investigaciones realizadas hasta el momento con variación en la morfología foliar en encinos han probado que esta puede ser una herramienta valiosa para la distinción entre especies (Kremer *et al.*, 2002; González-Rodríguez *et al.*, 2004; Gugerli *et al.*, 2007), el presente trabajo pretende incrementar el conocimiento de dos especies de encinos de México, a escala local, con respecto a la variación en la morfología foliar en respuesta a gradientes de altitud y latitud a nivel intra e inter-específico.

Las especies *Quercus crassipes* y *Q. mexicana* tienen amplia distribución e importancia ecológica y económica en México (Luna José *et al.*, 2003; Romero, 2006). En el estado de Hidalgo son elementos dominantes o codominantes de los bosques de la Sierra de Pachuca y del Parque Nacional Los Mármoles. Ambas especies se han clasificado dentro del mismo subgénero y sección, por lo que tienen una relación filogenética estrecha (Manos y Stanford, 2001; Romero *et al.*, 2002). Desde el punto de vista morfológico ambas especies son muy parecidas, las características que las distinguen se relacionan con la distribución, densidad y tipo de tricomas en el envés de las hojas maduras (Figura 19): *Q. crassipes* presenta tricomas fasciculados estipitados y *Q. mexicana* presenta tricomas fasciculados sésiles contortos (Romero, 2006; Vázquez, 2006). De cualquier forma, las dos especies tienen problemas de delimitación, debido a su elevada variación morfológica (Martínez-Cabrera *et al.*, 2003).

Por su localización geográfica, la Sierra de Pachuca (SP) y el Parque Nacional Los Mármoles (PNM) reciben la influencia de dos grandes cadenas montañosas: la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Oriental, respectivamente. Ambas regiones presentan intervalos de altitud diferentes, y por ende, condiciones ambientales distintas, por lo que son modelos idóneos para el análisis de la variación en la morfología foliar de los encinos. En la presente investigación se consideró que la variación en los caracteres morfológicos de las hojas de *Q. crassipes*, presente en la Sierra de Pachuca y de *Q. mexicana*, presente en el Parque Nacional Los Mármoles, deben reflejar diferencias en adaptación a las distintas condiciones del medio (tales como la humedad, temperatura, regímenes de luz, entre otros) que se presentan a lo largo de gradientes de altitud (variación intra-específica) y de latitud (variación inter-específica).

ANTECEDENTES

Los encinos en el mundo

La familia Fagaceae está compuesta por árboles y arbustos monoicos, alberga alrededor de 1,000 especies contenidas en nueve géneros, por lo que es uno de los grupos más importantes dentro del orden Fagales (Manos *et al.*, 2001). La clasificación taxonómica propuesta por Nixon (1993), a partir de un análisis filogenético que incluye caracteres morfológicos, anatómicos y palinológicos, propone que se divida en dos subfamilias: Castanoideae, compuesta por los géneros *Castanea*, *Castanopsis*, *Chrysolepis* y *Lithocarpus* y Fagoideae, que comprende los géneros *Fagus*, *Quercus*, *Trigobalanus*, *Formanodendron* y *Nothofagus*.

Los encinos pertenecen al género *Quercus*, el cual presenta el mayor número de especies dentro de la familia Fagaceae. Se encuentran en casi todos los bosques templados del Hemisferio Norte, así como en zonas tropicales y subtropicales (Figura 1), por lo que es uno de los grupos de plantas leñosas más importantes del mundo (Kaul, 1985; Encina y Villareal, 2002). La riqueza específica total para el género *Quercus* es difícil de precisar, algunos autores estiman que es de entre de 300-400 (Nixon *et al.*, 1997) y hasta 500 especies (Manos *et al.*, 1999). Actualmente se reconocen dos subgéneros *Cyclobalanopsis* y *Quercus* y el subgénero *Quercus* se divide en secciones: sección *Lobatae* (encinos rojos), sección *Quercus* (encinos blancos), sección *Protobalanus* (encinos intermedios) y *Cerris* (Nixon, 1998; Manos *et al.*, 1999).

Se reconocen dos centros de diversidad para el género, el primero en el sureste de Asia, con alrededor de 125 especies (Manos y Stanford, 2001) y el segundo en México con 160-165 especies (Nixon, 2006), particularmente en las regiones montañosas, en donde forman parte importante de los bosques templados. En América se localiza desde Canadá hasta Colombia, incluyendo Cuba (Manos y Stanford, 2001; Valencia, 2004), con un número probable de 220 especies (Nixon, 2006).

Los climas que se presentaron al final de los periodos Eoceno y Oligoceno en el Norte de América, fomentaron la migración y la evolución del género *Quercus* (Manos y Stanford, 2001; Hooghiemstra, 2006), por ello es común encontrar especies emparentadas pero presentes en áreas distantes. En la actualidad el factor

que más ha influido en la distribución de los encinos es el cambio climático, es posible que los climas más cálidos y secos favorezcan el desarrollo de los encinos (Zavala, 1998; Vázquez *et al.*, 2004). La historia de la migración de los encinos en México probablemente se caracterizó por cambios en los intervalos de expansión y contracción de su distribución, como producto de las variaciones climáticas, produciéndose diferentes periodos de asociación, diferenciación y contactos secundarios entre taxa (González-Rodríguez *et al.*, 2004).

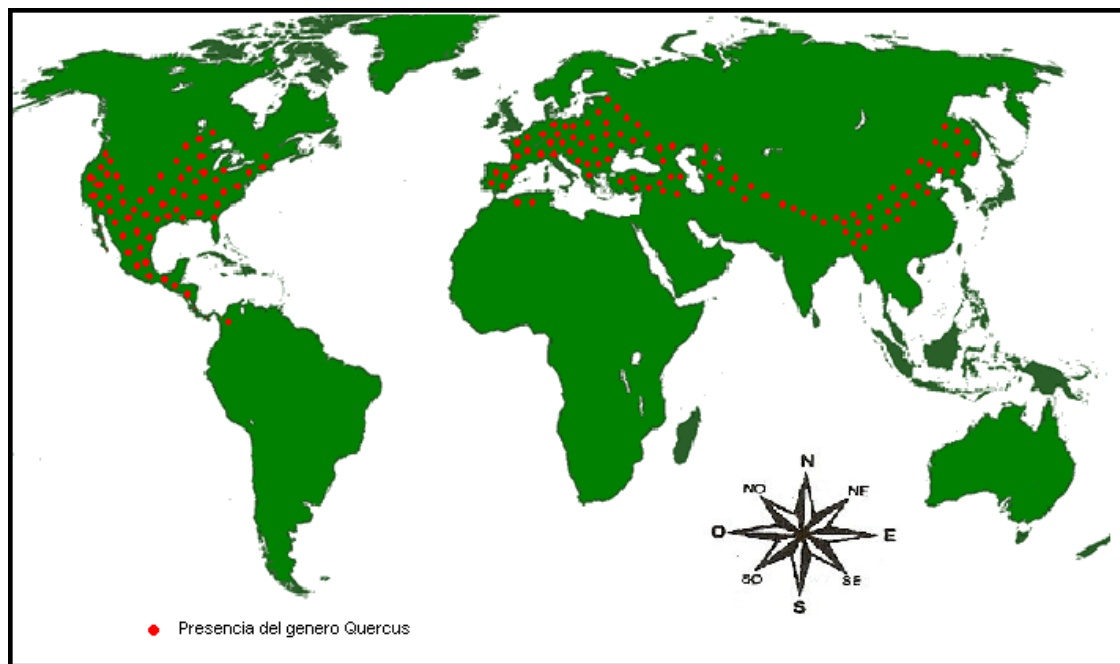


Figura 1. Distribución del género *Quercus* en el mundo (Manos y Stanford, 2001).

Los encinos en México

De acuerdo con Nixon (1993), González (1993), Zavala-Chávez (1995), Romero *et al.* (2002), Valencia (2004) y Nixon (2006), en México existen de 125 a 251 especies de encinos, de las cuales alrededor de 86 son endémicas (Rodríguez y Romero, 2007). Las regiones montañosas del centro y este de la república mexicana se consideran zonas de diversificación secundaria del género (Nixon, 1998).

Sin embargo, todavía no es posible precisar cuantas especies existen naturalmente en México, debido a la elevada plasticidad fenotípica y al frecuente fenómeno de hibridación e introgresión, lo que ha incrementado la variación morfológica foliar, produciendo patrones que dificultan la delimitación taxonómica de las especies (Zavala, 1998; Valencia, 2004).

Los encinos se distribuyen en todo el territorio nacional (Figura 2), excepto en los estados de Yucatán y Quintana Roo (Rzedowski, 1978), desde el nivel del mar hasta los 3,500 m de altitud (Rodríguez y Romero, 2007). La mayoría de las especies (95%) se encuentran entre 1,200 y 2,800 msnm, en zonas donde la precipitación fluctúa de 600 a 1,200 mm y la temperatura media anual entre 10 y 26°C (Rzedowski, 1978; Zavala, 1990; Nixon, 1998).

El intervalo altitudinal en el que se distribuyen los encinos en México es más amplio que el que ocurre hacia el sur de América. Por ejemplo, existen encinos en lugares con climas contrastantes, desde el cálido con época seca más o menos larga (*Q. oleoides*), en el semiárido extremo (*Q. greggii*), hasta en donde la humedad edáfica o atmosférica es un factor muy importante, como sucede con *Q. agrifolia* y *Q. dumosa* en Baja California (Zavala, 1998; Zavala, 2003).

Se calcula que los bosques de encino ocupan alrededor del 5.5% del territorio de México, y asociados a bosques de pino (*Pinus* spp.) el 13.7%. Estos bosques constituyen el elemento dominante en la Sierra Madre Oriental y son también comunes en la Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur, Baja California y en el Altiplano. En zonas tropicales, se distribuyen en manchones discontinuos desde Nayarit hasta Chiapas y desde Tamaulipas hasta Campeche (Rzedowski, 1998; Challenger, 1998).

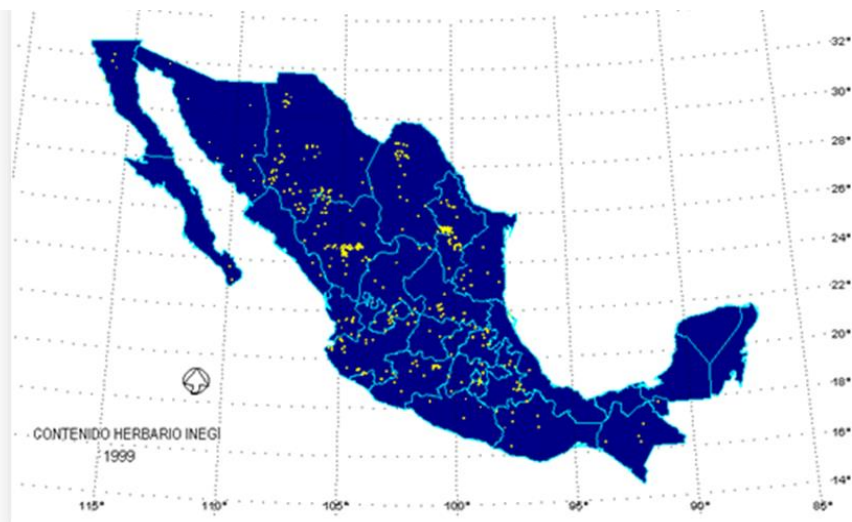


Figura 2. Distribución de los encinos en México, en puntos de color amarillo (INEGI, 1999).

Los encinos en el estado de Hidalgo

Existen pocos estudios en Hidalgo sobre especies del género *Quercus*. Sin embargo, Valencia (2004) propone que existen 35 especies de encinos, una de las cuales es endémica (*Quercus pachucana*). De acuerdo con Zavala (1995) y CONANP (2006), en el Parque Nacional El Chico se presentan 20 especies de encinos. Recientemente, Álvarez (2008) identificó 19 especies de encinos en el Parque Nacional Los Mármoles. Es importante resaltar la descripción de una nueva especie de encino (*Quercus hirtifolia*) en el estado de Hidalgo (Vázquez *et al.*, 2004) y el trabajo de Álvarez (2006), con respecto a la variación en la morfología foliar de *Quercus crassifolia* en el Parque Nacional El Chico.

Gradientes ambientales y morfología foliar en los encinos

Las características morfológicas de las plantas se encuentran sometidas a un proceso continuo de selección: diferentes factores como el clima, la luz, el relieve, los vientos, la altitud, la latitud, entre otros, están involucrados en esta variación a nivel intra e inter-específico (Buot y Okitsu, 1999; Filella y Peñuelas, 1999; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004).

Las poblaciones presentes en distintos hábitats exhiben rasgos fisiológicos y morfológicos diferenciales, que constituyen respuestas a los factores particulares del medio. Las diferencias entre poblaciones en especies de amplia distribución, con frecuencia son resultado de la selección natural, la variación puede ser discreta (ecotipos) o continua (clinal). Se define ecotipo como una variante genética diferente y localmente adaptada de una especie, y clina como la variación continua en un carácter mensurable de una especie a lo largo de un gradiente geográfico, que se correlaciona con un gradiente en las frecuencias génicas o genotípicas de la especie (Viveros-Viveros *et al.*, 2005).

El hecho que una especie posea polimorfismo morfológico en un carácter mensurable en respuesta a distintos ambientes, se puede explicar de dos formas: la especie posee altos niveles de variación genética, de tal manera que cada genotipo ocupa una porción del hábitat, ó bien, cada individuo de la población posee una plasticidad fenotípica tal, que puede ocupar cualquier porción del hábitat. La plasticidad fenotípica se refiere a cambios fisiológicos, fenológicos y/o morfológicos

cuando un genotipo se ve sometido a condiciones ambientales diferentes (Gianoli, 2004). Así, un genotipo determinado tiene la capacidad de expresar en cierto grado, todo un intervalo de variación morfológica inducida por factores ambientales locales limitantes (Souto, 2008).

Se ha observado que a lo largo de gradientes ambientales como la altitud, se modifican en las plantas estructuras externas tales como el tamaño foliar, la densidad estomática y el grosor de la hojas, entre otras, como estrategia para mitigar las condiciones climáticas limitantes (Molina-Montenegro, 2008).

A lo largo de un gradiente altitudinal se presentan variaciones en factores abióticos como la radiación solar, la precipitación pluvial, la temperatura, la estación de crecimiento y la estabilidad del sustrato, que son adversas para las plantas (Francisca y Torres, 2003; Cavieres *et al.*, 2006). La combinación de diferentes factores ambientales a lo largo del gradiente de altitud, repercute sobre la actividad de los vegetales provocando modificaciones de tipo mecánico, tales como la variación en el ángulo foliar y la orientación floral (Patiño *et al.*, 2002); modificaciones en estructuras externas como el área foliar, la altura de los individuos y la densidad de estomas (Cavieres, 2000); y modificaciones estructurales internas, como la variación en las características del tejido meristemático y en el tamaño celular. La presencia de las plantas en climas extremos, podría no solamente depender de su especialización estructural, sino también de adaptaciones metabólicas, afectando así tanto la morfología interna como la externa de la hoja (Bacon y Spellenberg, 1996; Molina-Montenegro, 2008).

En el género *Quercus*, el principal criterio para la delimitación de las especies radica en la morfología de las hojas, que se caracteriza por presentar altos niveles de variabilidad a nivel intra e inter-específica (Petit *et al.*, 2003). Existe un número importante de estudios encaminados a clarificar la variación morfológica foliar en poblaciones de distintas especies de encinos: con *Quercus robur* y *Q. petraea* en el noreste de Francia (Dupouey y Badeau, 1993); con *Quercus aquifolioides* en las laderas orientales de la cordillera del Himalaya en China (Li *et al.*, 2006), con *Quercus humboldtii* en Colombia (Pulido *et al.*, 2006), con *Quercus robur* y *Q. petraea* en Turquía (Boratynski *et al.*, 2008), con *Quercus crassifolia* a escala regional en México (Mora, 2006); con *Quercus crassifolia*, a escala local en el

Parque Nacional El Chico (Álvarez, 2006) y con *Quercus laeta* a escala local en el Parque Nacional Los Mármoles (Álvarez, 2008), entre otros.

Una característica importante que ha incrementado la amplia variación morfológica foliar, es la alta frecuencia de hibridación entre especies de encinos. Los híbridos pueden provenir de especies muy diferentes entre sí, tanto morfológica como fisiológicamente (Mora, 2006), lo que complica la interpretación de los patrones taxonómicos. Se han realizado una gran cantidad de estudios con el fin de comprender la diferenciación fenotípica entre especies dentro de complejos particulares y para evaluar la expresión de caracteres en progenies híbridadas, con base en caracteres morfológicos y moleculares. Se pueden mencionar los siguientes: Cambell y Boecklen (2002) con *Quercus grisea* y *Q. gambelii* en el Norte de América; Craft *et al.* (2002) con *Quercus lobata* y *Q. douglasii* en las costas de California; Petit *et al.* (2003) con *Quercus petraea* y *Q. robur*, en Francia; Borazan y Babaç (2003) con *Quercus pubescens*, *Q. virgiliana*, *Q. petraea*, y *Q. robur*, en Turquía; Kelleher *et al.* (2005) con *Quercus petraea* y *Q. robur* en Irlanda; Sánchez *et al.* (2006) con *Quercus faginea* y *Q. pubescens* en Europa. En México se pueden mencionar los estudios de hibridación entre especies de encinos realizados por Tovar-Sánchez y Oyama (2004) con *Quercus crassifolia* y *Q. crassipes* y los de González-Rodríguez *et al.* (2004) y González-Rodríguez y Oyama (2005) con *Quercus affinis* y *Q. laurina*.

En poblaciones de distintas especies de encinos, se ha detectado que la morfología de las hojas presenta variación continua, a escala local y regional, en especial en la forma parcial de la lámina, venación, pubescencia de la hoja y en la forma y tamaño del peciolo (Bidwell, 1979; Kremer *et al.*, 2002; González-Rodríguez *et al.*, 2004; Ponton *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Álvarez; 2006; Mora, 2006; Álvarez, 2008), lo cual se ha explicado por la susceptibilidad de modificación de las citadas estructuras en respuesta a las condiciones ambientales, y a la hibridación y retrocruzamiento que se producen constantemente (Petit *et al.*, 2003).

Se ha demostrado una relación negativa entre la altitud y el área foliar, ya que las hojas de menor tamaño se encuentran en ambientes con mayor estrés hídrico. La reducción del área foliar en ambientes con poca disponibilidad de agua, favorece una menor pérdida de agua, por la reducción del área de transpiración. Así mismo,

la reducción del área foliar impide que las hojas se vean afectadas por la incidencia de luz. Otros factores como el estrés hídrico y/o limitación de nutrientes producidos por las características del suelo pueden influir sobre la morfología foliar de las plantas (Givnish, 1984; Neuffer y Hoffrogge, 2000).

Importancia de los encinos

En México, los encinos exhiben una enorme gama de formas de crecimiento, que van desde arbustos bajos y rizomatosos en laderas secas y cimas de montañas, hasta árboles enormes con raíces provistas de contrafuertes, en bosques húmedos de altitudes bajas. Las especies de *Quercus* son de excepcional valor por la calidad de su madera y otros muchos productos como leña, carbón, corcho, taninos, colorantes, alimento para el hombre y el ganado. Además, algunas especies de encinos son ornamentales y proporcionan sombra y recreación para los humanos (Nixon, 1998).

Los encinos son importantes para la flora y fauna silvestre, son de las pocas especies que se desarrollan en sitios con suelos delgados y con poca materia orgánica. Las ramas de los árboles de encino actúan como substrato para el desarrollo de epifitas tales como orquídeas, bromelias y muérdagos, y generan gran cantidad de materia orgánica. Adicionalmente, muchas especies de insectos y otros invertebrados viven en el follaje, frutos, ramas y raíces de los encinos (Bacon y Spellenberg, 1996). Tradicionalmente los encinos han sido utilizados para elaborar carbón, lo que ha provocado la desaparición de bosques y ha impactado en otros tipos de vegetación, por lo cual es importante la difusión de su importancia, para fomentar la conservación e impedir la tala desmedida e innecesaria de los bosques y la extinción de especies (Borzan y Stabentheiner, 2002).

Los estudios que han abordado el uso de los encinos en México resaltan las propiedades físicas, mecánicas y anatómicas de la madera, atributos que los convierten en un recurso para la elaboración de pisos, postes, durmientes y muebles, entre otros. La madera de los encinos ocupa el segundo lugar en aprovechamiento en México, principalmente como celulosa, escuadría, leña y carbón (Luna-José *et al.*, 2003). Los encinos son un recurso vegetal no maderable importante, son parte complementaria de la cultura de diversas comunidades étnicas

y mestizas de México: se utilizan con fines medicinales (principalmente en problemas del aparato digestivo), en la elaboración de alimentos frescos o procesados, de artículos o utensilios como rosarios o juguetes, y como forraje para la alimentación de ganado porcino y caprino. La corteza y las agallas que forman en las hojas de los encinos algunos insectos himenópteros, para alojar huevecillos y larvas, son ricos en taninos y se utilizan en el curtido de pieles (Martínez-Cabrera *et al.*, 2003).

OBJETIVOS

Objetivo General

- Evaluar la variación en la morfología foliar en dos especies de encinos relacionadas morfológica y filogenéticamente: *Quercus crassipes* y *Quercus mexicana*, en un gradiente altitudinal en la Sierra de Pachuca y El Parque Nacional Los Mármoles, para contribuir al conocimiento del género *Quercus*

Objetivos específicos

- Analizar la variación morfológica foliar intra-específica en *Quercus mexicana* a lo largo de un gradiente de altitud en el Parque Nacional Los Mármoles y la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (RBBM).
- Analizar la variación morfológica foliar intra-específica en *Quercus crassipes* a lo largo de un gradiente de altitud en la Sierra de Pachuca.
- Comparar la variación morfológica foliar inter-específica en *Quercus mexicana* y *Q. crassipes* a lo largo de un gradiente latitudinal en la SP, en el PNM y en la RBBM, en el estado de Hidalgo.

AREA DE ESTUDIO

1. Sierra de Pachuca

La Sierra de Pachuca es un macizo montañoso localizado en el sur del estado de Hidalgo, que establece el parte-aguas entre la Cuenca del Río Panuco y la Cuenca del Valle de México (Figura 3). Se considera como una estribación de la Sierra Madre Oriental y ocupa un área aproximada de 600 km cuadrados. Se localiza entre las coordenadas 20°03' - 20°14' de latitud norte y 98°18' - 98°58' de longitud oeste. Incluye los municipios de Actopan, El Arenal, San Agustín Tlaxiaca, Mineral del Chico, Mineral del Monte, Omitlán de Juárez, Huasca de Ocampo, Acatlán, Mineral de la Reforma, Pachuca, Epazoyucan y la parte noreste de Tulancingo (Barrios-Rodríguez y Medina-Cota, 1996).

Topografía. Es accidentada, usualmente con pendientes muy abruptas, aunque en algunas porciones de las cumbres de la Sierra existen valles mas o menos amplios. La máxima altitud sobrepasa ligeramente los 3,050 m (en el área del Parque Nacional el Chico y en la zona de Las Navajas), mientras que el registro de menor altitud en el vertiente sur es de 2,400 m para la ciudad de Pachuca (Barrios-Rodríguez y Medina-Cota, 1996).

Geología. Todas las rocas que afloran en la región son de origen volcánico, principalmente dacitas, andesitas y en el extremo oriental son comunes las rocas basálticas (Barrios-Rodríguez y Medina-Cota, 1996).

Clima. En altitudes entre 2,650 - 3,050 m y en prácticamente toda la vertiente norte los climas son de tipo Cwb y Cmb, según la clasificación de Köppen: templado-húmedos con precipitación media anual superior a los 650 mm. En las partes bajas de la vertiente sur, en altitudes menores a los 2,650 m, la precipitación pluvial y la humedad atmosférica disminuyen considerablemente, por lo que los climas son del grupo BSw, secos o semiáridos, con precipitación media anual menor de 400 mm en algunas localidades (CONABIO, 1998).

Vegetación. Las condiciones climáticas y fisiográficas tan diversas propician la existencia de un considerable número de ambientes. Las principales asociaciones

vegetales que se presentan en la región son: bosque de oyamel (*Abies religiosa*), bosque de encino (*Quercus* spp.), bosque de pino (*Pinus* spp.), bosque de enebro (*Juniperus deppeana*), matorral de encino (*Quercus frutex*), matorral micrófilo (*Opuntia streptacantha*, *Zaluzania augusta* y *Mimosa biuncifera*), matorral rosetófilo (*Hechtia podantha* y *Agave lechuguilla*), pastizal, vegetación acuática y vegetación rupícola. Los primeros siete tipos se encuentran bien representados, en tanto que los tres últimos se presentan sólo en áreas reducidas (CONANP, 2006).

2. Parque Nacional Los Mármoles

El PNM es la segunda área natural protegida con mayor extensión en el estado de Hidalgo (23,150 ha), forma parte de la Sierra Madre Oriental y ocupa parte de los municipios de Jacala de Ledezma, Nicolás Flores, Pacula y Zimapán (Figura 3). Se localiza geográficamente entre los meridianos 99°08'55" y 99°18'37" longitud oeste, y entre los paralelos 20°45'33" y 20°58'47" latitud norte. El intervalo altitudinal en el Parque fluctúa entre 600 y 3,000 m (SARH, 1994, CONANP, 2007).

Geología. Las rocas que afloran en el PNM, comprenden rocas sedimentarias marinas, constituidas por calizas y lutitas; rocas metamórficas, como las pizarras y rocas ígneas intrusivas y extrusivas. La edad de estas formaciones varían desde el Jurásico superior para la formación Las Trancas; del Cretácico medio para la formación El Doctor y del Cretácico inferior para la formación Agua Nueva (SARH, 1994).

Suelos. Los suelos presentes en el Parque son regosoles, litosoles, luvisoles, feozem y rendzinas (SARH, 1994).

Clima. Se presentan dos tipos de clima: templado subhúmedo y semicálido subhúmedo, ambos con lluvias en verano. El primero ocupa la mayor parte del territorio del Parque (20,008 ha), desde la parte sur hasta el norte y el segundo se presenta hacia los municipios de Jacala y Pacula, en una extensión de cerca de 3,142 ha (SARH, 1994).

Hidrología. Dentro del parque nacen algunos arroyos que fluyen en dirección sur-norte para unirse al Río Moctezuma, uno de ellos es el Río de los Naranjos que se une al Moctezuma cerca de Macazintla. Por la vertiente oriental del Parque fluye el Río Amajac, el cual también recibe numerosos arroyos por el margen izquierdo,

entre los más importantes están el arroyo Barranca Seca y el arroyo Rincón del Agua (CONANP, 2007).

Vegetación. Los principales tipos son:

Bosque de encino. Los encinares son variados, dependiendo de las condiciones ambientales locales, así como de los factores de disturbio. Entre las especies de encinos se encuentran *Quercus affinis*, *Q. crassifolia*, *Q. laeta*, *Q. mexicana*, *Q. rugosa*, entre otras (Álvarez, 2008). Los bosques de encino ocupan 21.1% de la superficie total de PNM (4,884.65 ha) y se encuentran por debajo de los 2,500 msnm, dispersos en manchones al oriente, occidente y norte del Parque (CONANP, 2007).

Bosque de pino. Representan 6.9% de la superficie del Parque (1,597.35 ha), se localizan en las partes más altas, principalmente en el intervalo de 2,500 a 3,000 msnm, en dos grandes núcleos al centro del área. Dominan *Pinus cembroides*, *Pinus greggii*, *Pinus patula* y *Pinus pseudostrobus*, asociados con *Juniperus deppeana* en las partes altas (SARH, 1994).

Bosque de pino-encino y encino-pino. Se distribuyen en aproximadamente 3,310 (14.3%) y 5,880 ha (25.4%), respectivamente dentro del PNM, entre los 2,000 y 2,500 msnm, en franjas continuas con mayor dominancia en la parte occidental, oriental y sur (SARH, 1994).

Bosque de táscate. Abarca 856 ha, correspondientes al 3.7% de la superficie del Parque (SARH, 1994), en un intervalo altitudinal de entre 1,200 y 2,000 m, en dos importantes áreas, una al occidente y otra al norte (Álvarez, 2008; Ramírez, 2008).

Pastizal inducido. Se presenta en terrenos con poca pendiente, de zonas inter-montanas, en aproximadamente 833.4 ha, que representan el 3.6% de la superficie del Parque (CONANP, 2007).

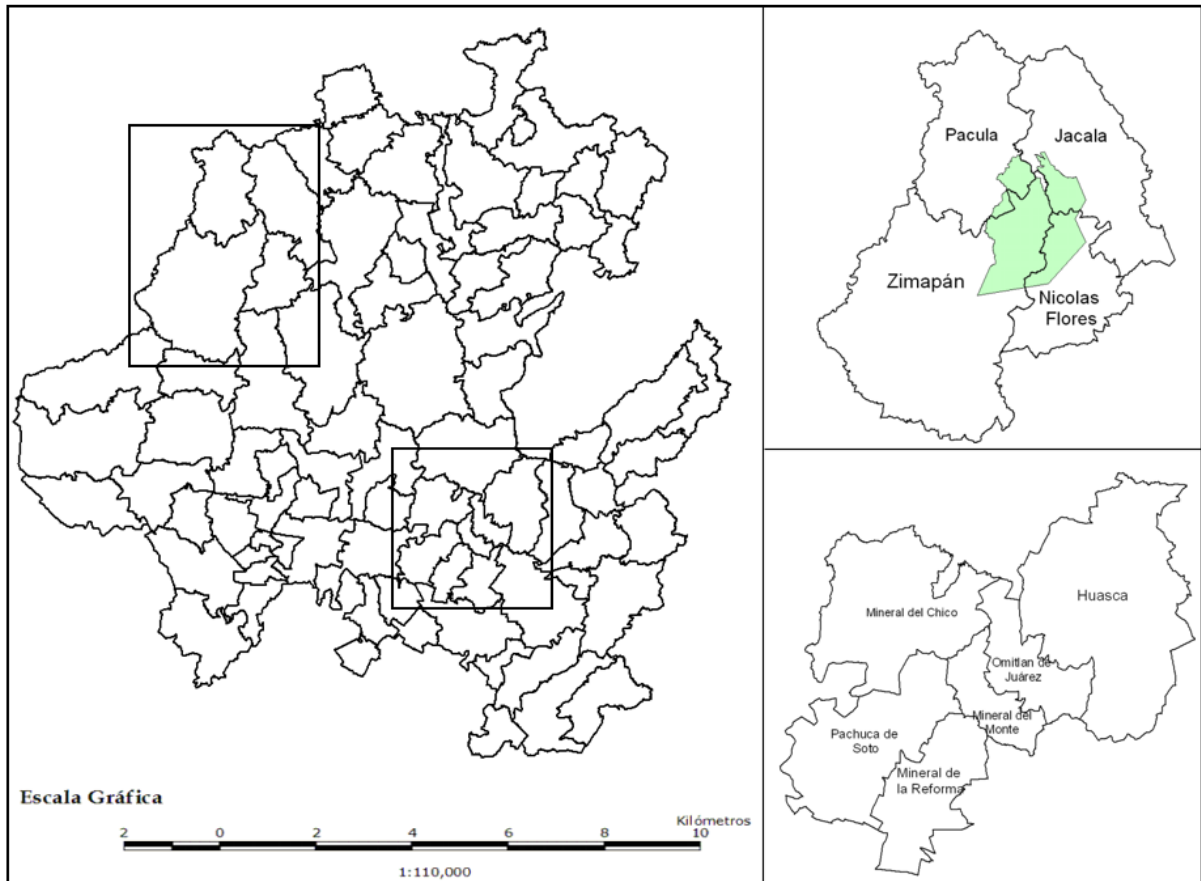


Figura 3. Localización del área de estudio.

MATERIAL Y MÉTODO

Trabajo de campo

Se efectuó durante 12 meses consecutivos, en cinco localidades dentro de la Sierra de Pachuca (*Quercus crassipes*) (Cuadro 1), en ocho localidades dentro del Parque Nacional Los Mármoles y en una localidad en la Barranca de Metztitlán (*Quercus mexicana*) (Cuadro 2); en un intervalo altitudinal de 1,587 a 2,926 m (Figuras 4 y 5). En cada localidad se seleccionaron diez individuos, el criterio de selección de los árboles fue que presentaran hojas maduras sin daño físico aparente. En cada árbol se recolectaron 15 hojas, las cuales se colocaron en bolsas de plástico etiquetadas con datos de número de localidad y de individuo. En la libreta de campo se anotó la localidad, fecha de recolecta, coordenadas geográficas, tipo de vegetación y especies dominantes.

Posteriormente, las hojas recolectadas se trasladaron al herbario del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (HGOM). Adicionalmente, se recolectaron tres ejemplares de *Quercus crassipes* (Figura 8 y 17) y tres de *Q. mexicana* (Figura 7 y 18) para depositarlos en el HGOM y en otros herbarios de México.

Cuadro 1. Localización de los sitios de recolección de hojas de *Quercus crassipes* en la Sierra de Pachuca.

Localidad	Latitud	Longitud	Altitud (m)
Omitlán de Juárez	20°09'940"	98°38'429"	2,520
Huasca	20°10'423"	98°36'525"	2,638
Mineral del Chico	20°08'615"	98°41'592"	2,766
Estanzuela	20°09'720"	98°45'428"	2,780
Real del Monte	20°07'315"	98°40'177"	2,926

Cuadro 2. Localización de los sitios de recolección de hojas de *Quercus mexicana* en el Parque Nacional Los Mármoles.

Municipio	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud(m)
Jacala de Ledezma	Jacala de Ledezma	20°56'39.0"	99°12'38.9"	1,865
		20°53'34.2"	99°14'22.5"	2,128
		21°00'43.2"	99°10'44.6"	1,587
		20°58'08.5"	99°13'15.9"	1,652
Nicolás Flores	Nicolás Flores	20°47'55.0"	99°10'37.3"	1,859
		20°47'45.7"	99°12'07.0"	2,162
Jacala Zimapán	El Álamo	21°02'45.4"	99°05'39.1"	1,569
	La Encarnación	20°53'34.7"	99°12'35.2"	2,257
		20°53'42.8"	99°12'33.7"	2,225
Nicolás Flores	Puerto de Piedra 1	20°53'46.6"	99°12'08.4"	2,117
		20°47'62.3"	99°12'82.3"	2,287
Nicolás Flores	Puerto de Piedra 2	20°49'54.3"	99°13'0.75"	2,666
Pacula	Pacula	20°54'35.5"	99°19'87.5"	2,047
		20°50'25.4"	99°19'04.7"	1,822
		20°54'12.5"	99°12'22.8"	2,142
		20°50'47.0"	99°15'29.4"	2,015
Zimapán	Maguay Verde	20°50'47.0"	99°15'29.4"	2,015
Meztlán	Barranca de Meztlán*	20°50'87.5"	99°15'34.1"	2,050

*Localidad geográficamente intermedia entre la Sierra de Pachuca y el Parque Nacional Los Mármoles

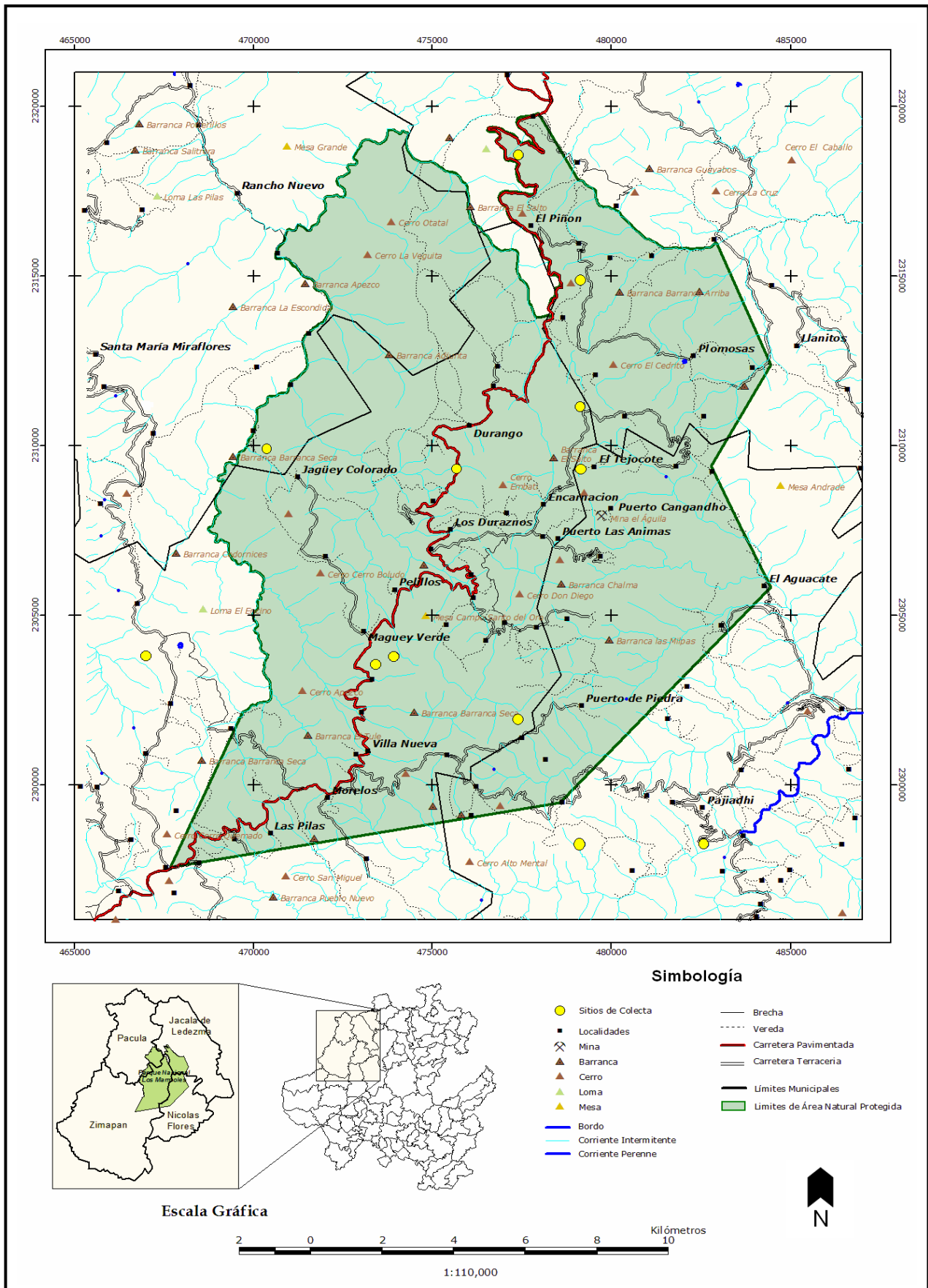


Figura 4. Localización de los sitios de recolección de ejemplares de *Quercus mexicana* en el Parque Nacional Los Mármoles.

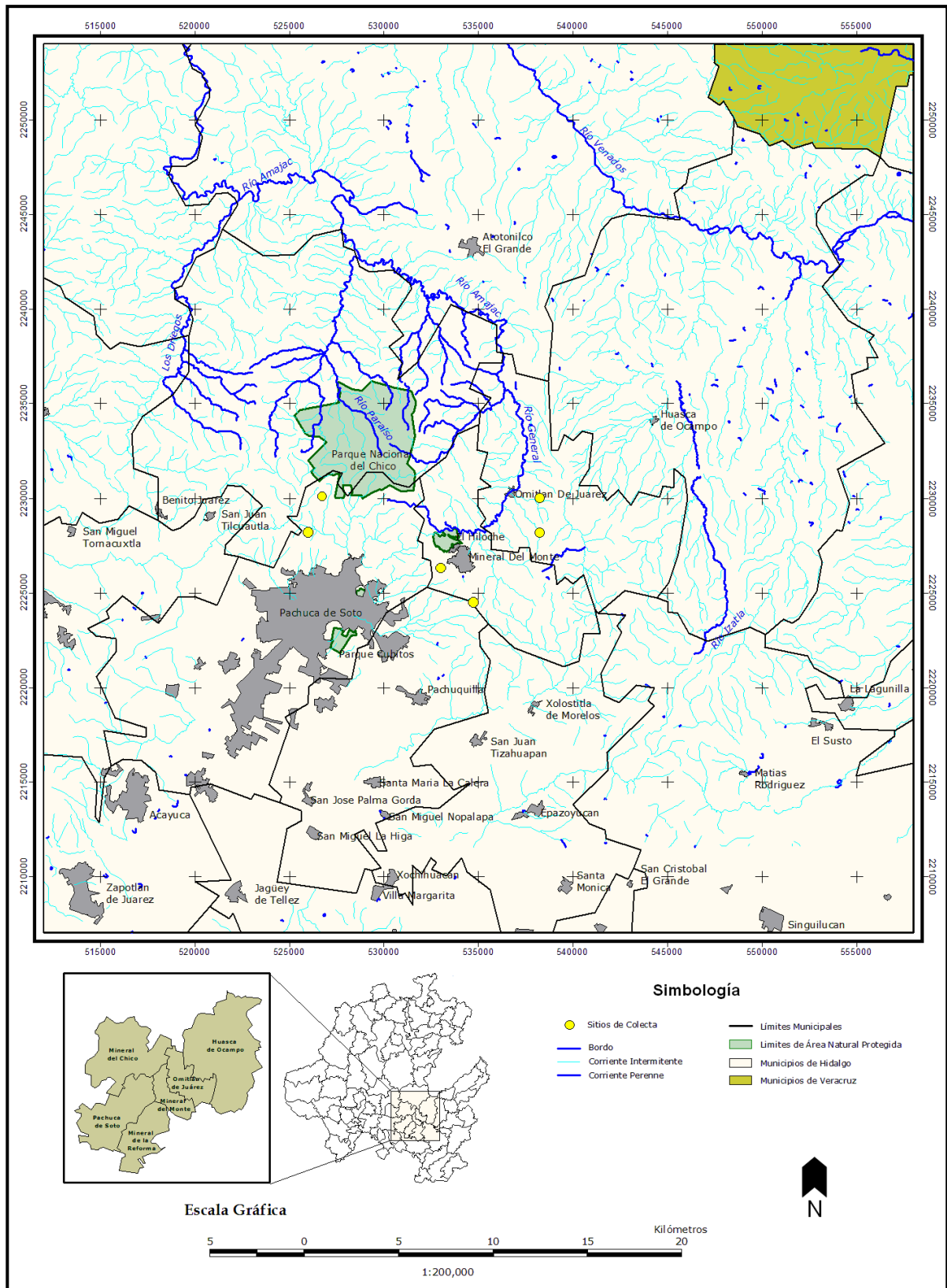


Figura 5. Localización de los sitios de recolección de ejemplares de *Quercus crassipes* en la Sierra de Pachuca.

Trabajo en laboratorio

En el herbario, las hojas se colocaron entre cartones corrugados, para prensarlas e ingresarlas a la secadora, donde permanecieron alrededor de tres días, después se procedió a realizar el análisis morfo-métrico. La selección de los caracteres morfológicos foliares se basó en estudios realizados con distintas especies de encinos en México (Valencia y Delgado, 2003; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; González-Rodríguez y Oyama, 2005; Álvarez, 2006; Álvarez, 2008). En ambas especies se eligieron y midieron los mismos 11 caracteres morfológicos con un vernier electrónico y utilizando sólo el envés de las hojas (Cuadro 3, Figura 6).

Cuadro 3. Caracteres morfológico-foliares analizados en ambas especies de encinos: *Quercus crassipes* y *Q. mexicana*

	Abreviación	Unidad	Descripción
Longitud	LL	mm	Longitud de la lámina
	TLL	mm	Longitud total de la lámina
	HMW	mm	Longitud de la lámina de la base al ancho máximo
Venación	MD	mm	Diámetro de la vena media
	NV	mm	Número de venas
Soporte de la hoja	LP	mm	Longitud del peciolo
	PD	mm	Diámetro del peciolo
Forma parcial de la hoja	MWL	mm	Ancho máximo
	LWB	mm	Ancho de la lámina del primer tercio basal
	LWA	mm	Ancho de la lámina del primer tercio apical
	ABV	mm	Ancho de la lámina de la primer vena basal

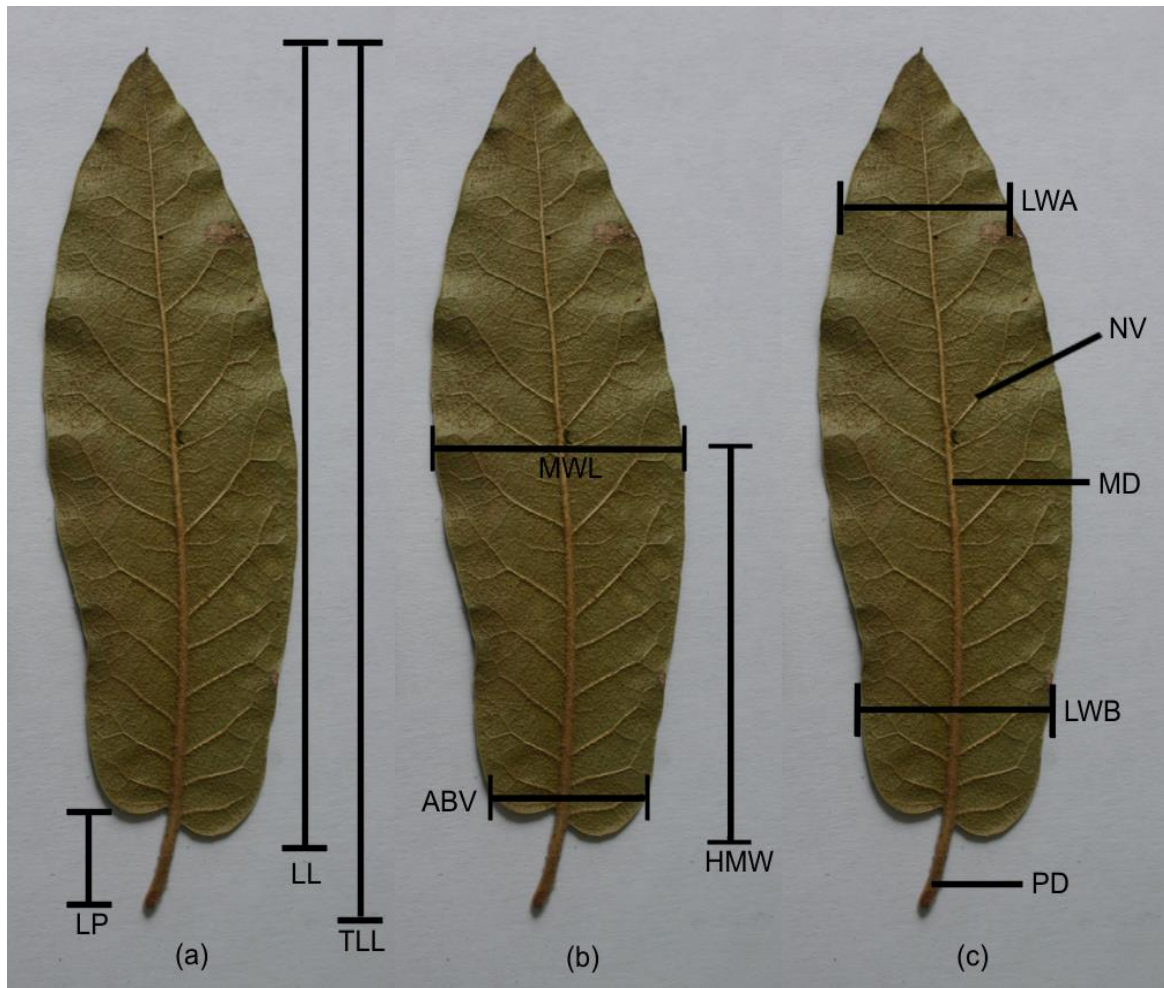


Figura 6. Esquema de una hoja de *Q. mexicana*, que ilustra cómo se realizaron las mediciones de los caracteres morfológicos: (a) longitud de la lámina (LL), longitud del pecíolo (LP) y longitud total de la lamina (TLL); (b) ancho máximo de la lámina (MWL), longitud de la lamina de la base al ancho máximo (HMW), ancho de la lamina de la primer vena basal (ABV); (c) ancho de la lamina del primer tercio basal (LWB), ancho de la lamina del primer tercio apical (LWA), diámetro del pecíolo (PD), diámetro de la vena media (MD) a la mitad de la lámina y número de venas (NV). Se realizaron las mediciones de los mismos caracteres morfológicos en *Q. crassipes*.

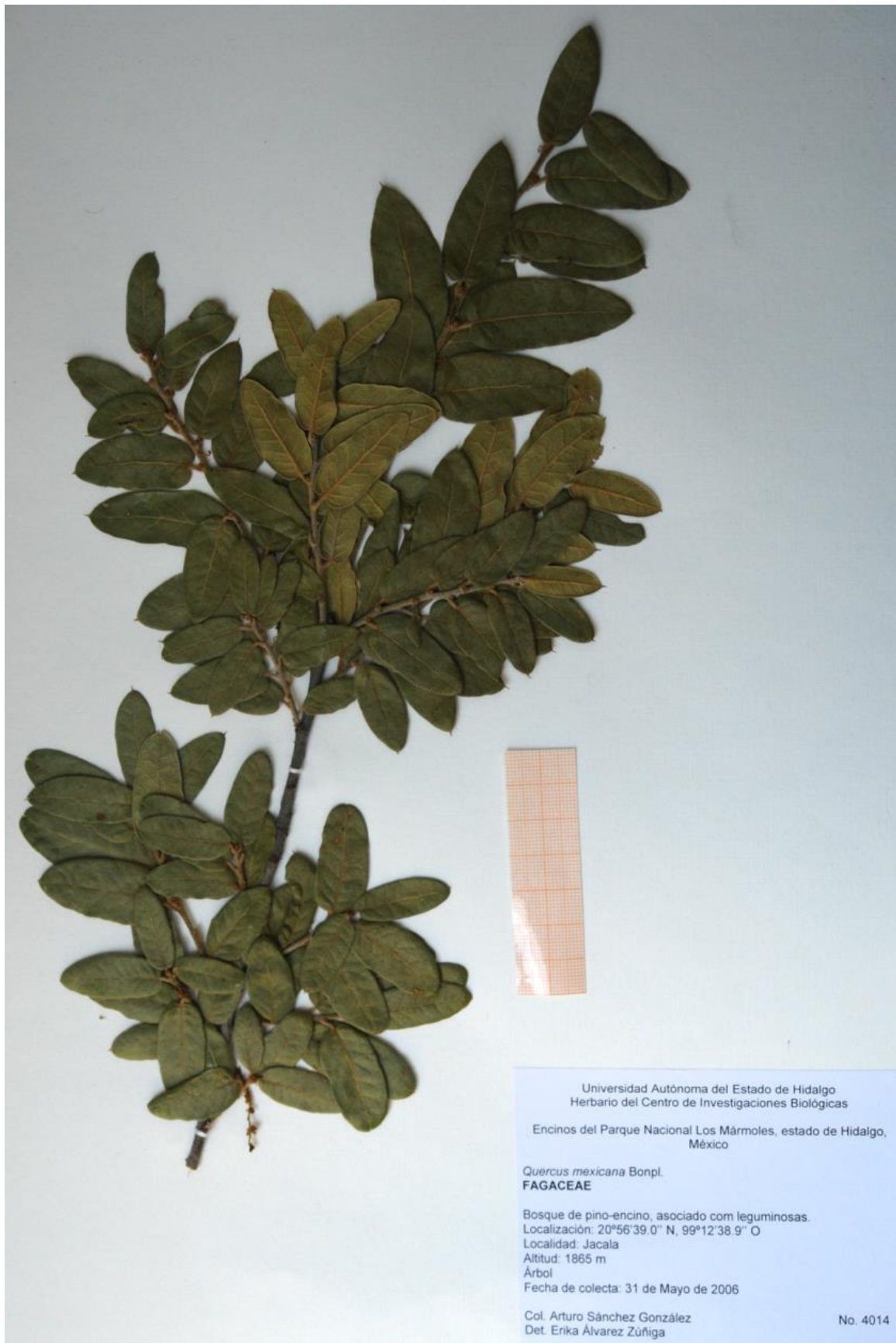


Figura 7. Ejemplar de *Quercus mexicana* Humboldt & Bonpland.



Figura 8. Ejemplar de *Quercus crassipes* Humboldt & Bonpland.

Análisis de datos

Estadísticos descriptivos. Para analizar la variación en la morfología de la población total de hojas en cada una de las especies de encinos, se utilizó como medida de tendencia central el promedio aritmético y como medidas de dispersión la desviación estándar y el rango. La estimación se realizó con el programa de cálculo SPSS 12.0 para Windows (Johnson, 2000).

Para comprobar si la distribución de los valores de las variables morfológicas utilizadas se comportaba de manera aproximadamente normal, se utilizaron las pruebas de bondad de ajuste Chi-cuadrada y Kolmogorov-Smirnov. Se utilizó el programa de cálculo STATISTICA 7 (StatSoft, 2004). La distribución normal de los datos es uno de los supuestos que deben cumplirse para realizar el análisis de varianza anidada y discriminante (Johnson, 2000).

Análisis de varianza anidada. Para determinar el efecto de la localidad y el individuo sobre la variación morfológica foliar en cada especie y para definir que variables fueron significativas, se realizó un análisis de varianza anidada con los 11 caracteres (Cuadro 3). Las poblaciones e individuos fueron considerados como variables independientes y las características morfológicas como dependientes. Se utilizó el programa de cálculo JMP (SAS, 2007).

Análisis discriminante. Se utilizó para identificar las variables morfológicas de las hojas que mejor explicaran las diferencias entre poblaciones (localidades) de la misma especie así como entre especies (Johnson, 2000). Se introdujo un valor de tolerancia de 0.001, con el fin de que el análisis incorporara las variables más significativas y para evitar la redundancia. Se calculó el índice Lambda de Wilk's, mediante el cual se estimó el estadístico F de Fisher, para denotar la significancia estadística de las primeras funciones discriminantes o ejes de ordenación. Adicionalmente, se incluyeron los centroides de las localidades en el diagrama de ordenación, la distancia entre centroides se evaluó mediante la aproximación de Mahalanobis y la significancia se determinó con el estadístico F de Fisher. El análisis se realizó con el programa de cálculo STATISTICA 7 (Statsoft, 2004).

Análisis de componentes principales (ACP). Es un procedimiento matemático que transforma un conjunto de variables de respuesta correlacionadas en un conjunto menor de variables no correlacionadas llamadas componentes principales. Con este análisis se reduce el número de variables, se elimina la información redundante y se obtienen las variables que explican la mayor parte de la variabilidad total en los datos. Para la elección de los componentes se consideran significativos sólo los valores propios mayores que los valores propios del modelo de la barra rota (Broken-stick) (McCune y Grace, 2002).

El ACP se utilizó también para agrupar las localidades en subgrupos y así reconocer las distancias en la morfología foliar entre las 14 poblaciones de ambas especies. El análisis se realizó a partir de la media poblacional de los 11 caracteres morfológicos de cada localidad (Johnson, 2000) utilizando el programa de cálculo JMNP (SAS, 2007).

RESULTADOS

En total se midieron 11 caracteres morfológicos foliares de 2,100 hojas pertenecientes a nueve localidades de *Quercus mexicana*: ocho localidades dentro del Parque Nacional Los Mármoles y una localidad en la Barranca de Meztitlán; y a cinco localidades de *Quercus crassipes* dentro de la Sierra de Pachuca.

Estadísticas descriptivas en las dos especies de encinos

En los Cuadros 4 y 5 se indican las medidas de tendencia central (media aritmética) y de dispersión de los datos (desviación estándar y rango), para cada una de las características morfológicas foliares estudiadas, en la población total de hojas de ambas especies de encinos. Los valores de las 11 características mostraron la misma tendencia en las dos especies: intervalos de variación amplios y una distribución de probabilidad normal (Figura 9 y 10), de acuerdo con las pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y Chi-cuadrada (Canavos, 1988).

Cuadro 4. Estadísticos descriptivos de las características morfológicas analizadas en *Quercus crassipes*.

Variable	Valor mínimo (mm)	Valor máximo (mm)	Media (mm)	Desviación Estándar (mm)	Rango (mm)	Prueba de normalidad	
						Kolmogorov-Smirnow	Chi-cuadrada
LL	5.2	124.1	58.3	18.8	118.9	0.059**	50.4*
LP	2.1	19.5	6.3	2.1	17.4	0.059**	38.7*
TLL	8.8	143.6	64.6	19.8	134.8	0.045**	56,3*
ABV	2.7	45.0	9.7	3.6	42.3	0.094**	67.9*
MWL	6.0	49.6	18.5	6.1	43.6	0.055**	65.5*
HMN	3.8	69.1	29.6	10.9	65.3	0.044**	40.9*
PD	0.5	2.8	1.1	0.3	2.3	0.175**	253.0*
MD	0.2	1.6	0.7	0.2	1.4	0.143**	111.0*
NV	15.0	58.0	27.9	7.6	43.0	0.103**	139.0*
LWB	3.1	29.4	12.7	4.2	26.3	0.063**	101.8*
LWA	4.0	36.3	13.3	4.5	32.3	0.067**	115.2*

(LL) longitud de la lámina ,(TLL) longitud total de la lámina, (HMW) longitud de la lámina de la base al ancho máximo, (ABV) ancho de la lámina de la primer vena de la base , (MD) diámetro de la vena media, (NV) número de venas,(DP) longitud del pecíolo, (PD) diámetro del pecíolo, (MWL) ancho máximo, (LWB) ancho de la lámina del primer tercio basal, (LWA) ancho de la lámina del primer tercio apical, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.05^{*}$.

Cuadro 5. Estadísticos descriptivos de las características morfológicas analizadas en *Quercus mexicana*.

Variable	Valor mínimo (mm)	Valor máximo (mm)	Media (mm)	Desviación estándar (mm)	Rango (mm)	Prueba de normalidad	
						Kolmogorov-Smirnow	Chi-cuadrada
LL	20.8	177.6	61.4	20.5	96.8	0.061**	114.35*
LP	1.2	17.0	6.7	2.5	15.8	0.054**	133.26*
TLL	23.9	189.9	68.1	22.1	166.0	0.062**	124.92*
ABV	2.4	38.3	14.4	4.9	35.9	0.028**	66.08*
MWL	6.6	58.7	23.0	7.6	52.1	0.061**	104.69*
HMN	4.3	109.1	29.1	11.8	104.8	0.054**	132.11*
PD	0.4	2.3	1.1	0.3	1.9	0.046**	47.39*
MD	0.3	1.4	0.8	0.2	1.1	0.105**	153.24*
NV	12.0	43.0	23.8	4.4	43.0	0.059**	41.21*
LWB	3.3	44.0	13.6	5.1	40.7	0.049**	74.87*
LWA	4.2	50.0	14.5	5.2	45.8	0.072**	115.97*

El significado de las abreviaturas aparece al pie del Cuadro 4, $p < 0.01^{**}$, $p < 0.05^{*}$.

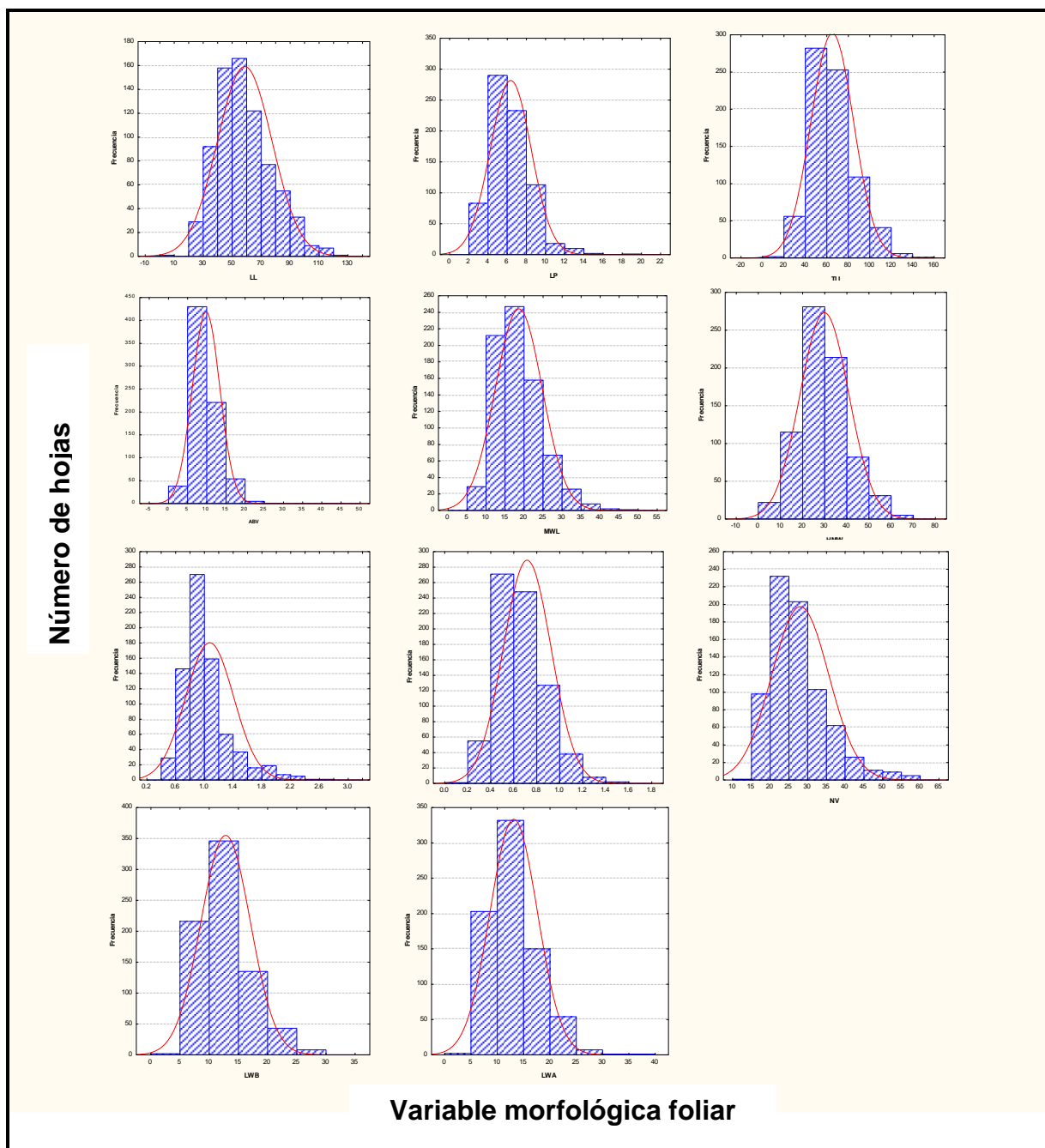


Figura 9. Distribución normal de los valores de las características morfológicas foliares de *Quercus crassipes*.

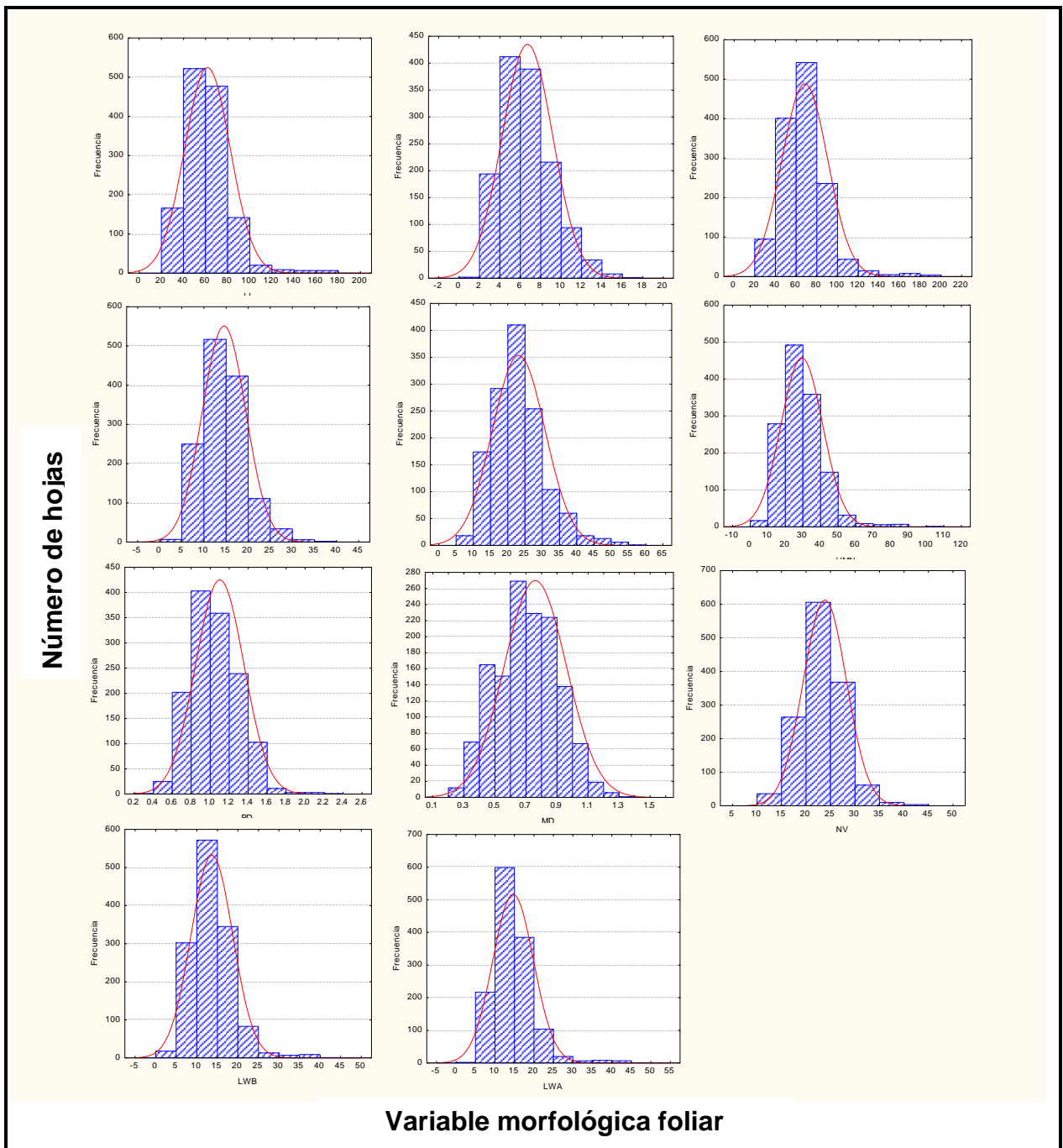


Figura 10. Distribución normal de los valores de las características morfológicas foliares de *Quercus mexicana*.

Análisis de varianza anidada

En ambas especies los resultados fueron semejantes: la variación en las 11 características morfológicas foliares analizadas, tanto dentro (entre individuos) como entre localidades, fue estadísticamente significativa (Cuadro 6 y 7).

Cuadro 6. Análisis de varianza de las características morfológicas foliares de *Quercus crassipes* en las cinco localidades estudiadas en la Sierra de Pachuca.

Variable	Fuente	SC	gl	CM	F
LL	Loc	113105	4	28276	181.7*
	Ind	37187	9	4132	26.56*
LP	Loc	753.32	4	188.33	59.42*
	Ind	293.43	9	32.60	10.28*
TLL	Loc	113826	4	28457	151.2*
	Ind	41518	9	4613	24.51*
ABV	Loc	612.84	4	153.21	13.40*
	Ind	515.46	9	57.27	5.009*
MWL	Loc	10276.0	4	2569.0	120.1*
	Ind	2090.2	9	232.2	10.86*
HMW	Loc	32488.8	4	8122.2	131.7*
	Ind	11962.0	9	1329.1	21.55*
PD	Loc	32.7282	4	8.1821	130.3*
	Ind	3.5131	9	0.3903	6.22*
MD	Loc	7.0731	4	1.7683	53.74*
	Ind	0.8334	9	0.0926	2.81*
NV	Loc	22569.9	4	5642.5	256.6*
	Ind	4232.8	9	470.3	21.39*
LWB	Loc	4053.3	4	1013.3	102.2*
	Ind	1946.8	9	216.3	21.83*
LWA	Loc	3982.4	4	995.6	88.19*
	Ind	2783.6	9	309.3	27.40*

(SC) Suma de Cuadrados, (gl) grados de libertad, (CM) Cuadrados Medios, (F) estadístico de Fisher, (*) $p < 0.01$, (Loc) localidad, (Ind) individuo.

Cuadro 7. Análisis de varianza de las características morfológicas foliares de *Quercus mexicana* en las nueve localidades estudiadas en el PNM.

Variable	Fuente	SC	gl	CM	F
LL	Loc	44366	8	5546	16.05*
	Ind	64351	9	7150	20.69*
LP	Loc	1619.28	8	202.41	45.33*
	Ind	708.02	9	78.67	17.62*
TLL	Loc	51302	8	6413	16.08*
	Ind	73669	9	8185	20.52*
ABV	Loc	4780.9	8	597.6	30.89*
	Ind	1664.4	9	184.9	9.56*
MWL	Loc	12394.0	8	1549.3	35.48*
	Ind	7699.1	9	855.5	19.59*
HMW	Loc	13550	8	1694	14.94*
	Ind	22539	9	2504	22.09*
PD	Loc	30.328	8	3.791	93.25*
	Ind	2.1780	9	0.242	5.95*
MD	Loc	21.2751	8	2.6594	112.3*
	Ind	0.9316	9	0.1035	4.37*
NV	Loc	2796.0	8	349.5	22.62*
	Ind	2714.5	9	301.6	19.52*
LWB	Loc	2507.9	8	313.5	15.02*
	Ind	4234.4	9	470.5	22.55*
LWA	Loc	2356.5	8	294.6	12.94*
	Ind	3931.7	9	436.9	19.20*

(SC) Suma de Cuadrados, (gl) grados de libertad, (CM) Cuadrados Medios, (F) estadístico de Fisher, (*) $p < 0.01$, (Loc) localidad e (Ind) individuo.

Análisis Discriminante

Sierra de Pachuca (*Quercus crassipes*). Las dos primeras funciones discriminantes explican el 90% de la variación en los datos ($p < 0.01$). Los caracteres morfológicos que contribuyen más a separar entre sí a las localidades son, para la primera función discriminante: largo de la lamina (LL) y largo del peciolo (LP); y para la segunda función: largo de la lamina (LL) y ancho máximo de la lamina (MWL). Sólo dos caracteres: total del largo de la lamina (TLL) y ancho de la lámina del primer tercio basal (LWA) fueron no significativos estadísticamente (Cuadros 8).

Cuadro 8. Análisis discriminante de la variación morfológica foliar de *Quercus crassipes* entre localidades de la Sierra de Pachuca.

Variables	FD1	FD2	Lambda Wilk's	F
LL	-0.869	0.921	0.117	2.91*
LP	0.643	0.259	0.129	21.6*
TLL	-0.173	-0.853	0.116	0.86
ABV	0.129	0.431	0.125	14.1*
MWL	0.321	-1.266	0.142	42.0*
HMW	0.201	0.080	0.122	10.4*
PD	-0.477	0.067	0.133	27.8*
MD	-0.198	0.101	0.130	23.2*
NV	-0.481	0.204	0.133	26.6*
LWB	0.199	-0.463	0.121	7.74*
LWA	0.079	0.057	0.116	0.92
Constante	4.166	1.932		
Valores propios	2.64*	0.698*		
Varianza acumulada	71.1	89.9		

(FD) Función Discriminante, (*) $p < 0.01$. Los valores de las características morfológicas resaltados con letra negrita, son los que explican la mayor variación en los datos.

Los valores de distancia de Mahalanobis (Cuadro 9) y el diagrama de ordenación (Figura 11), indican que la variación en la morfología foliar entre localidades es significativa ($P < 0.01$). Sin embargo, la diferenciación en la morfología foliar entre las poblaciones de encinos de las localidades Mineral del Chico (2,766 m snm), La Estanzuela (2,780 m snm) y Omitlán, es menor con respecto a la de las poblaciones de encinos de las localidades Huasca de Ocampo y Real del Monte.

Es probable que la variación altitudinal se relacione con la variación en la morfología foliar de las poblaciones de *Quercus crassipes*. La diferencia en altitud que existe entre las localidades Mineral del Chico y La Estanzuela es de 14 m, en cambio entre las localidades Mineral del Chico y Huasca de Ocampo es de 142 m y entre la localidad Real del Monte y Huasca es de alrededor de 300 m. En la Sierra de Pachuca la temperatura promedio anual muestra relación negativa significativa con la altitud y la precipitación pluvial presenta relación positiva significativa ($p < 0.05$) con la altitud (Figura 12).

Cuadro 9. Matriz de distancias de Mahalanobis, entre las localidades de encinos de la Sierra de Pachuca.

Localidad	Real del Monte	Huasca	Estanzuela	Omitlán
El Chico	4.1	16.2	0.9	4.9
Real del Monte	-	19.1	5.9	5.8
Huasca		-	19.5	8.6
Estanzuela			-	7.2

En todos los casos la distancia de Mahalanobis fue estadísticamente significativa ($p < 0.01$)

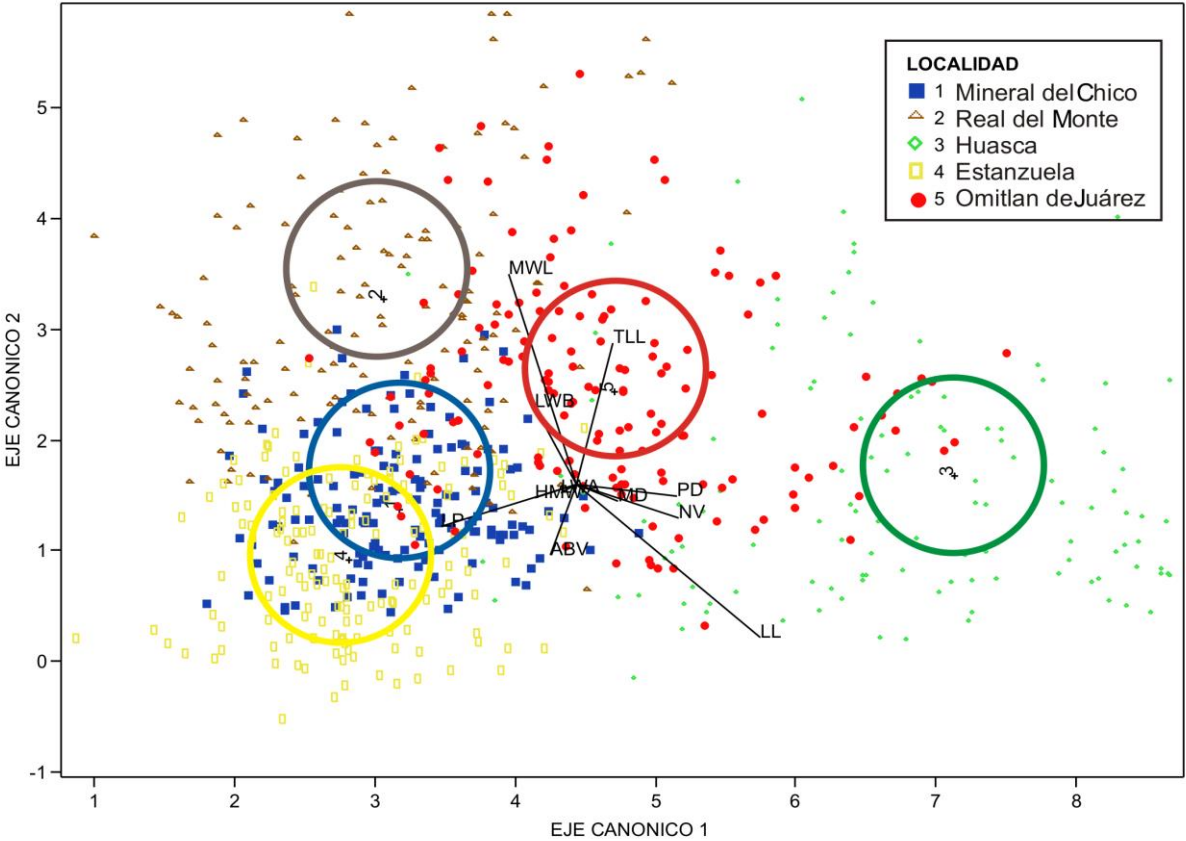


Figura 11. Diagrama de ordenación que muestra la variación en la morfología de las hojas de *Quercus crassipes* entre localidades. La longitud de las líneas indica que variables son las que discriminan mejor. El grado de semejanza morfológica entre localidades se define en el diagrama por la cercanía de los centroides (círculos).

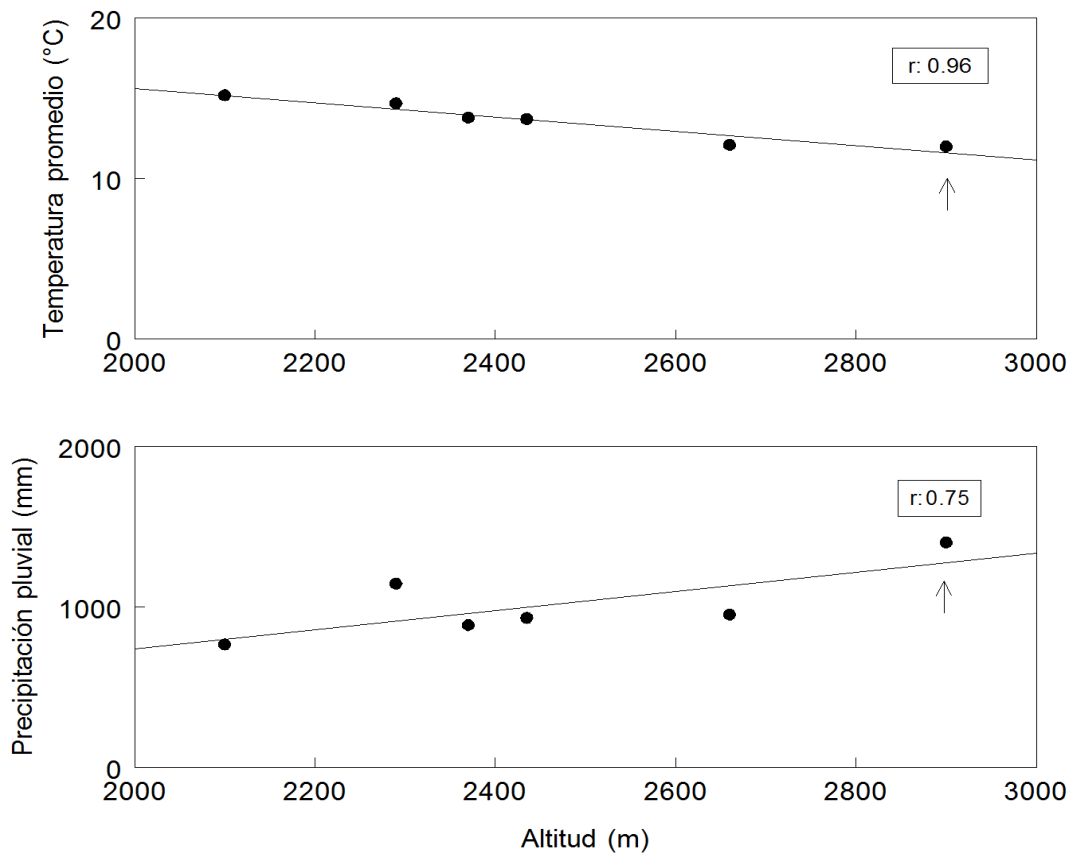


Figura 12. Valores de temperatura promedio y precipitación pluvial anual obtenidos a partir de los datos de seis estaciones meteorológicas cercanas a la Sierra de Pachuca (datos de los años 1971-2000). El último punto, señalado con una flecha, representa un valor probable registrado para la Sierra de Pachuca en altitudes superiores a 2,900 m.

Parque Nacional Los Mármoles (*Quercus mexicana*). Los valores de las dos primeras funciones discriminantes explican el 80% de la variación en los datos ($p < 0.001$). Los caracteres morfológicos que permiten diferenciar mejor entre sí a las localidades son, para la primera función discriminante: largo de la lamina (LL), total del largo de la lamina (TLL), ancho de la lamina del primer tercio basal (LWB) y ancho de la lamina del primer tercio apical (LWA). Para la segunda función discriminante los caracteres que contribuyen más son: largo de la lámina (LL), largo del peciolo (LP), total del largo de la lámina (TLL) y ancho de la lámina del primer tercio basal (LWB). Sin embargo la variable TLL no fue estadísticamente significativa (Cuadro 10).

Cuadro 10. Análisis discriminante de la variación morfológica foliar de *Quercus mexicana* entre localidades del Parque Nacional Los Mármoles.

Variables	FD1	FD2	Lambda Wilk's	F
LL	6.770	-4.276	0.995	0.754*
LP	0.144	-1.099	0.996	0.734*
TLL	-6.518	5.951	0.995	0.796
ABV	0.469	-0.005	0.909	16.73*
MWL	0.264	0.492	0.913	15.88*
HMW	0.146	0.012	0.964	6.207*
PD	-0.489	0.347	0.839	31.71*
MD	-0.386	0.427	0.866	25.74*
NV	-0.279	-0.587	0.848	29.73*
LWB	-2.468	-0.771	0.755	54.09*
LWA	1.936	-0.286	0.855	28.19*
Constante	4.067	1.762		
Valores propios	1.662*	0.639*		
Varianza acumulada	58.05	80.36		

(FD) Función Discriminante, (*) $p < 0.01$. Los valores de las características morfológicas resaltados con letra negrita, son los que explican la mayor variación en los datos.

Los valores de distancia de Mahalanobis (Cuadro 11) y el diagrama de ordenación (Cuadro 10, Figura 13), indican que la variación en la morfología foliar entre localidades es significativa ($P < 0.01$). En general, las diferencias en la

morfología foliar entre las poblaciones de *Quercus mexicana*, son más evidentes conforme se incrementa la distancia geográfica y el intervalo altitudinal. Por ejemplo, la distancia de Mahalanobis es mayor entre Jacala y Puerto de Piedra, localidades distantes geográficamente, con altitudes contrastantes (la diferencia es de más de 1,000 m) y con distinto tipo de vegetación (Cuadros 2 y 11).

Como la altitud es una variable ambiental indirecta, es importante resaltar que en el PNM la temperatura promedio anual muestra una relación negativa significativa y la precipitación pluvial una relación positiva significativa con respecto a la altitud (Figura 14).

Cuadro 11. Matriz de distancias de Mahalanobis, entre las localidades de encinos analizadas del Parque Nacional Los Mármoles.

Localidad	Nicolás Flores	El Álamo	La Encarnación	Puerto Piedra 1	Puerto Piedra 2	Pacula	Maguey Verde	Barranca de Metztitlán
Jacala	5.88	3.74	8.53	12.6	16.5	7.50	9.51	12.8
Nicolás Flores	-	7.21	1.59	7.15	10.4	2.28	5.28	7.17
El Álamo		-	9.67	11.0	12.9	5.23	7.37	11.2
La Encarnación			-	5.25	8.85	2.63	4.15	4.89
Puerto Piedra 1				-	2.24	4.39	0.77	0.68
Puerto Piedra 2					-	6.70	2.51	2.54
Pacula						-	2.70	5.54
Maguey Verde							-	0.86

En todos los casos la distancia de Mahalanobis fue estadísticamente significativa ($p < 0,01$)

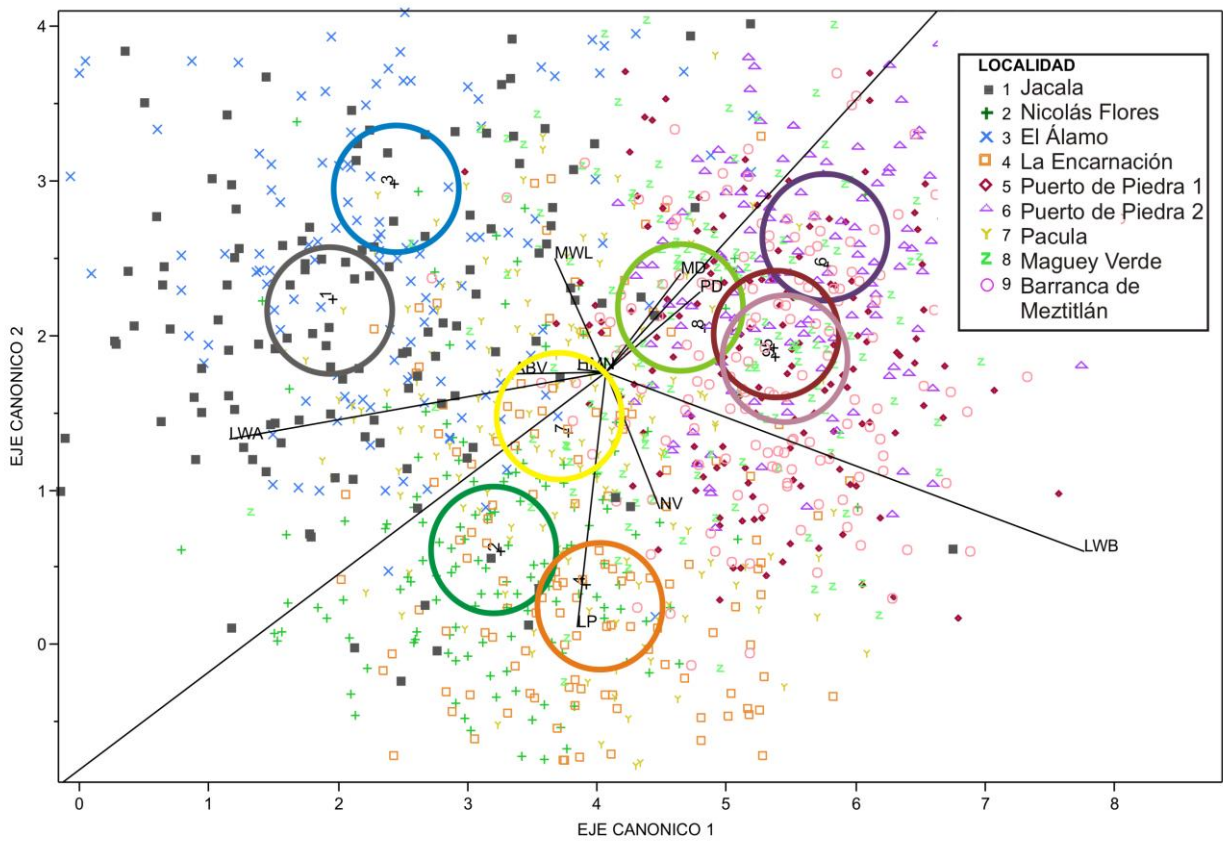


Figura 13. Diagrama de ordenación que muestra la variación en la morfología de las hojas de *Quercus mexicana* entre localidades en el PNM. La longitud de las líneas indica que variables son las que discriminan mejor. El grado de semejanza morfológica entre localidades está definido por la cercanía de los centroides (círculos).

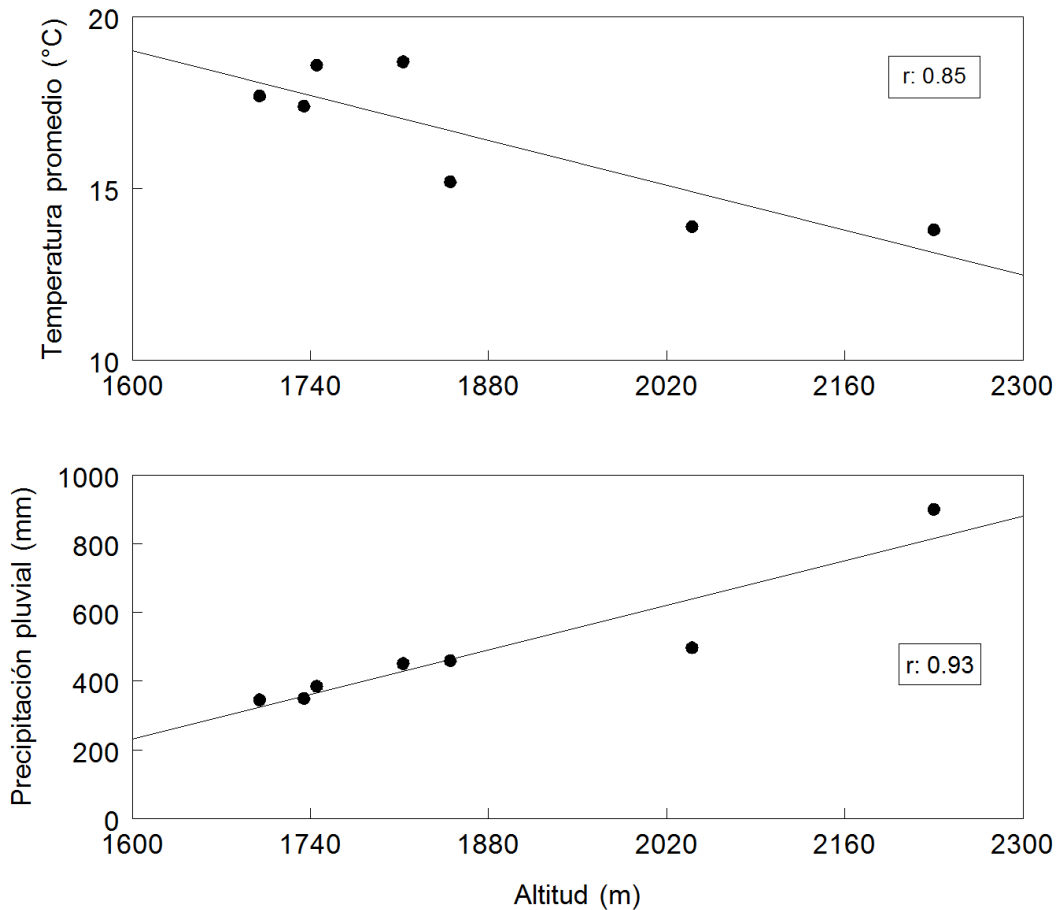


Figura 14. Valores de temperatura promedio y precipitación pluvial anual obtenidos a partir de los datos de siete estaciones meteorológicas cercanas al PNM (datos de los años 1971-2000).

Análisis discriminante en las dos especies de encinos

Los valores de las primeras dos funciones discriminantes explican el 69% de la variación en los datos (Cuadro 12). Los caracteres morfológicos que permiten diferenciar mejor entre sí a las localidades son, para la primera función discriminante: diámetro del peciolo (PD) y número de venas (NV); y para la segunda función: largo de la lámina (LL), largo del peciolo (LP) y ancho de la lámina del primer tercio basal (LWB). De acuerdo con el valor del estadístico F, todos los caracteres son significativos, excepto el total del largo de la lámina (TLL).

La matriz de Mahalanobis indica que existen diferencias significativas ($p < 0.01$) en las características morfológicas foliares de las poblaciones analizadas (Cuadro 13), estas diferencias son menores entre poblaciones de la misma especie, lo cual permite separarlas. El diagrama de ordenación (Figura 15) muestra que la variación en la morfología foliar entre los individuos de las dos especies es continua: en el extremo izquierdo y derecho del diagrama es evidente la separación entre individuos de *Quercus crassipes* y *Q. mexicana*, pero la superposición de algunos individuos en la parte media dificulta discriminar a que especie pertenecen.

Cuadro 12. Análisis discriminante de la variación morfológica foliar de las poblaciones de *Quercus mexicana* y *Quercus crassipes*.

Variables	FD1	FD2	Lambda Wilk's	F
LL	0.276	-1.59	0.062	1.97*
LP	-0.065	0.859	0.066	11.8*
TLL	0.332	-0.20	0.061	0.89
ABV	-0.362	-0.349	0.072	29.5*
MWL	-0.618	-0.206	0.073	29.3*
HMW	0.062	-0.025	0.065	8.39*
PD	-0.905	-0.22	0.074	32.2*
MD	0.242	0.19	0.074	32.8*
NV	0.731	0.05	0.081	51.9*
LWB	0.389	1.99	0.078	43.5*
LWA	0.464	-0.50	0.069	21.5*
Constante				
Valores propios	1.852*	0.96*		
Varianza acumulada	45.43	69.02		

(FD) Función Discriminante, (*) $p < 0.01$. Los valores de las características morfológicas resaltados con letra negrita, son los que explican la mayor variación en los datos.

Cuadro 13. Matriz de distancias de Mahalanobis, entre las localidades de las dos especies de encinos.

Localidad	Nicolás Flores	El Álamo	La Encarnación	Puerto de Piedra 1	Puerto de Piedra 2	Pacula	Maguey Verde	Barranca de Metztitlán	Mineral del Chico	Real del Monte	Huasca	Estanzuela	Omitlán de Juarez
Jacala	5.50	3.77	7.77	10.94	14.16	6.97	8.51	11.54	10.69	8.82	35.25	11.88	20.07
Nicolás Flores	--	7.69	1.52	6.17	9.06	2.45	4.81	6.46	2.26	4.47	24.07	2.09	9.72
El Álamo		--	10.1	10.31	11.55	4.76	6.94	11.32	12.73	11.13	30.58	14.67	19.52
La Encarnación			--	4.10	7.34	2.86	3.51	4.03	1.54	2.92	23.2	1.49	6.69
Puerto de Piedra				--	2.31	3.98	0.70	0.68	4.42	2.6	23.75	5.37	6.17
Puerto de Piedra 2					--	5.72	2.33	2.69	5.37	4.86	17.9	8.55	4.43
Pacula						--	2.53	5.52	3.52	3.17	25.01	4.41	8.38
Maguey Verde							--	0.89	4.05	3.58	23.72	5.26	7.28
Barranca de Metztitlán								--	4.51	4.6	21.88	5.35	6.33
Mineral del Chico									--	2.9	22.49	0.84	5.31
Real del Monte										--	25.89	4.06	5.65
Huasca											--	25.24	13.8
Estanzuela												--	7.26

En todos los casos la distancia de Mahalanobis fue estadísticamente significativa ($p < 0,01$).

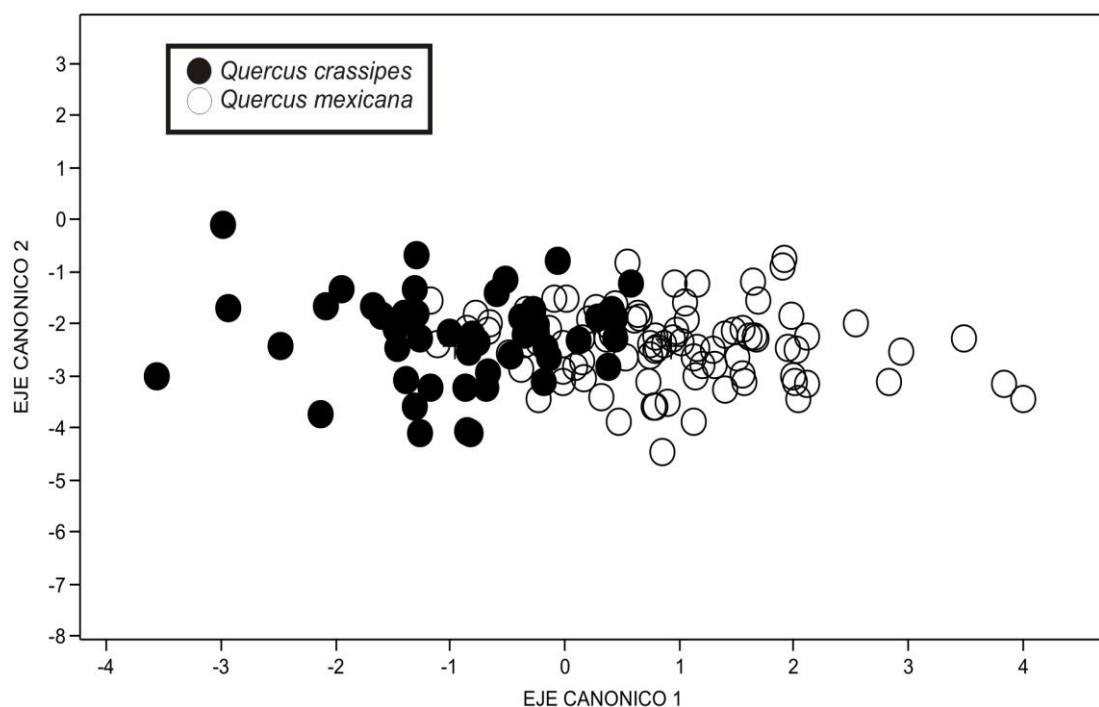


Figura 15. Análisis discriminante de las 11 variables morfológicas de las poblaciones de *Quercus crassipes* y *Q. mexicana*. Los círculos representan individuos y están definidos por los valores de las características morfológicas foliares por localidad para ambas especies.

Análisis de componentes principales en las dos especies de encinos

El primer componente principal explica 85% de la variación en los datos y es estadísticamente significativo, de acuerdo con el modelo de la barra rota (Cuadro 14). Los valores propios de los demás componentes no fueron estadísticamente significativos. Las variables morfológicas más relacionadas con el primer eje de variación fueron: largo de lamina (LL) y total del largo de la lamina (TLL) (Cuadro 15).

El análisis de agrupamiento permitió dividir a las localidades en tres grupos, que se muestran en el diagrama de ordenación (Figura 16). El primer grupo está integrado por poblaciones de *Q. crassipes* (La Estanzuela y Mineral del Chico) y *Q. mexicana* (Nicolás Flores); el segundo por poblaciones de *Q. mexicana* (La Encarnación, Pacula, Maguey Verde, El Álamo, Puerto de Piedra1, Jacala, Barranca de Metztlán y Puerto de Piedra 2); y el tercer grupo por poblaciones de *Q. crassipes*

(Huasca, Omitlán y Real del Monte). La separación de los caracteres morfológicos de las poblaciones de acuerdo con la especie a que pertenecen, es evidente en los grupos 2 y 3. En cambio, la variación en la morfología foliar entre las poblaciones de ambas especies fue semejante en el grupo 1.

Cuadro 14. Análisis de componentes principales de las características morfológicas foliares de las poblaciones de *Q. crassipes* y *Q. mexicana*.

Componente o eje	Valores propios	Varianza explicada (%)	Varianza acumulada (%)	Valores propios, modelo barra rota
1	2735.05	85.807	85.807	875.061
2	354.644	11.126	96.933	585.294

Cuadro 15. Correlación entre las variables morfológicas foliares de las poblaciones de las dos especies de encinos y los primeros dos componentes principales.

Variable	Componente principal	
	1	2
LL	-0.627	-0.046
LP	-0.013	0.054
TLL	-0.643	0.010
ABV	-0.083	0.463
MWL	-0.212	0.478
HMW	-0.318	-0.177
PD	-0.009	-0.009
MD	-0.006	0.001
NV	-0.121	-0.704
LWB	-0.113	0.049
LWA	-0.114	0.154

Los valores de las características morfológicas resaltados con letra negrita, son los que explican la mayor variación en los datos.

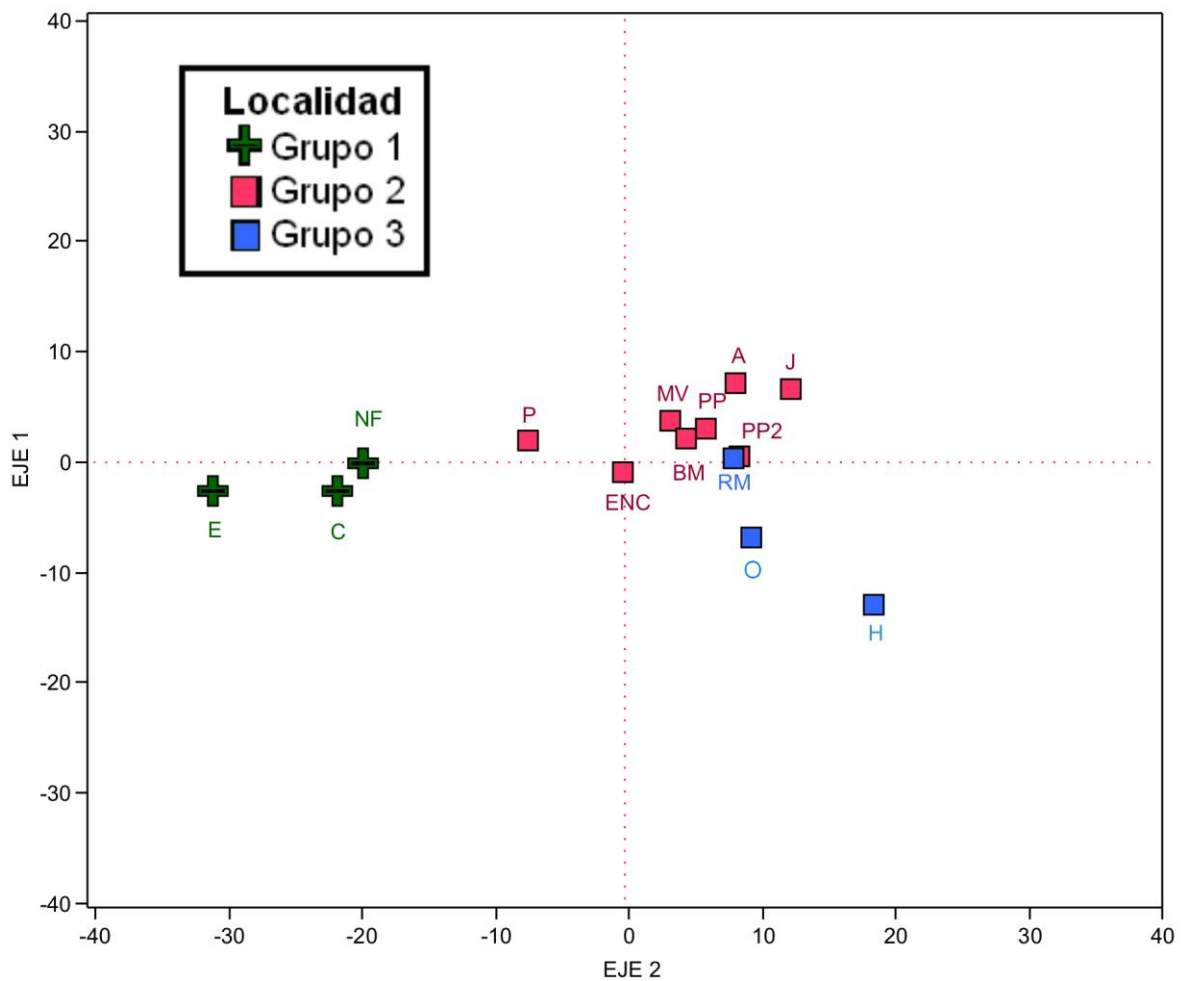


Figura 16. Diagrama de ordenación de las localidades con base en 11 caracteres morfológicos foliares y los primeros dos componentes principales (ejes). (E) La Estanzuela, (C) Mineral del Chico, Nicolás Flores (NF), (ENC) La Encarnación, (P) Pacula, (MV) Maguey Verde, (A) El Álamo, (PP1) Puerto de Piedra, (J) Jacala, (BM) Barranca de Metztitlán, (PP2) Puerto de Piedra 2, (H) Huasca, (O) Omitlán de Juárez y (RM) Real del Monte.

DISCUSIÓN

Las hojas son el principal órgano fotosintético en las plantas, por ser altamente sensitivas, están continuamente sujetas a las diferentes condiciones ambientales, así como a ciclos fenológicos y ritmos de crecimiento (Nikolić *et al.*, 2006; Álvarez, 2008). En las dos especies de encinos estudiados, todas las características morfológicas de las hojas analizadas presentaron una distribución de frecuencia normal y un alta variación, lo cual se relaciona con la adaptación a diferentes condiciones ambientales locales (Kremer *et al.*, 2002; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Álvarez, 2008).

El estudio de la variación morfológica foliar en diferentes especies de encinos, ha permitido reconocer que existe una considerable variación fenotípica dentro y entre poblaciones (Valencia y Delgado, 2003; Kelleher *et al.*, 2005; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; González-Rodríguez y Oyama, 2005; Álvarez, 2006; Álvarez, 2008).

La variación dentro y entre localidades tanto en *Q. crassipes* como en *Q. mexicana* fue significativa ($P < 0.01$) en todas las características morfológicas analizadas. En otras especies de encinos los resultados son semejantes, Álvarez (2006) a escala local en *Quercus crassifolia*, Álvarez (2008) a escala local en *Q. laeta* y Mora (2006) a escala regional, en *Quercus crassifolia*, mencionan que existe un efecto significativo de la localidad, sobre la mayor parte de las características morfológicas que analizaron. Ishida *et al.* (2003) encontraron diferencias significativas en todas las características foliares que estudiaron en sistemas híbridos de *Quercus crispula* - *Q. dentata*; Tovar-Sánchez y Oyama (2004) mencionan que todas las características morfológicas foliares que analizaron difieren significativamente entre localidades, poblaciones e individuos en sistemas híbridos de *Quercus crassipes* - *Q. crassifolia*; González-Rodríguez y Oyama (2005) encontraron que todas las características foliares que estudiaron variaron significativamente en sistemas híbridos de *Quercus laurina* - *Q. affinis*, a través de un gradiente geográfico regional.

Caracteres discriminantes intra e inter-específicos

Los caracteres morfológicos que permiten discriminar a nivel intra-específico se relacionan con la forma y tamaño de la hoja: la longitud (LL, LP en *Q. crassipes* y en *Q. mexicana*) y el ancho de la lámina (MWL en *Q. crassipes*; LWA y LWB en *Q. mexicana*). A nivel inter-específico los caracteres discriminantes se relacionan con la forma, tamaño de la hoja (LL y LP) y con el sistema de transporte y sostén (PD y NV).

Se ha demostrado en varias especies de encinos que la longitud del peciolo se relaciona con otros rasgos de la hoja, como la arquitectura, la longitud y el ancho, estas correlaciones cambian conforme cambia la latitud y la altitud. Lo cual sugiere que el diámetro y longitud del peciolo han sido características muy importantes para la diferenciación de poblaciones en encinos (Kremer *et al.*, 2002; González-Rodríguez y Oyama, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Álvarez, 2006; Álvarez, 2008; Baratynski *et al.*, 2008). Los peciolos con una longitud mayor permiten que las hojas capten mayor cantidad de luz, pues se mantienen más lejanas entre sí. Por el contrario, al disminuir la longitud del peciolo hay más hojas sobrepuestas y cercanas entre sí y con menor incidencia de luz (González-Rodríguez y Oyama, 2004).

Un gradiente de altitud refleja básicamente gradientes de humedad y temperatura (Lomolino, 2001). En la Sierra de Pachuca y el Parque Nacional los Mármoles se observa una tendencia negativa significativa de la temperatura y positiva significativa de la precipitación, con respecto a la altitud. Es probable que la reducción en la superficie foliar en las dos especies de encinos estudiados, conforme se incrementa la altitud, les permita mitigar una serie de condiciones ambientales. Por ejemplo, se ven menos afectadas por el incremento en la incidencia de la luz y por la disminución de la temperatura, pueden almacenar mayor cantidad de nutrimentos, pierden menos agua, y tienen más resistencia mecánica al doblamiento y a las fracturas que pueden ocasionar los vientos más intensos y frecuentes en altitudes elevadas (Kremer *et al.*, 2002; Francisca y Torres, 2003; Wang y Gao, 2004; Álvarez, 2008).

Algunos autores sugieren que la tendencia observada en el tamaño de la hoja se deriva de un balance entre la fotosíntesis y la transpiración (Givnish, 1979). Cuando el tamaño de las hojas es grande, la temperatura y la tasa fotosintética

aumentan, pero con ello se incrementa también la transpiración, por lo que las plantas requieren de un sistema extenso de raíces para mantener a las hojas hidratadas. En climas secos, el costo energético en carbono, por la pérdida de agua es mayor que en climas húmedos, por lo cual las hojas de formas pequeñas y estrechas son más eficientes (Givnish 1979, 1984; Warren *et al.*, 2005).

Las otras características discriminantes a nivel inter-específico: el número de venas (NV) y el diámetro del pecíolo (PD) son importantes porque representan la continuación de la estructura vascular del tallo, influyen en la determinación del balance hídrico de la planta, en el intercambio gaseoso y en el soporte físico de la hoja (Bidwell, 1979; Francisca y Torres, 2004; González-Rodríguez y Oyama, 2004; Álvarez, 2006; Álvarez, 2008).

Variación en la morfología foliar a nivel intra e inter-específico

Es probable que las poblaciones de las dos especies de encinos analizadas presenten diferencias en la morfología foliar a causa de las diferentes condiciones ambientales locales. En general, conforme se incrementa la distancia geográfica y la altitud entre localidades, disminuye la semejanza en la morfología foliar. La temperatura del aire, la precipitación, la luz, entre muchos otros, son factores que cambian con respecto a la altitud (Cavieres y Piper, 2004). González-Rodríguez y Oyama (2004), Tovar-Sánchez y Oyama (2004) y Mora, (2006), encontraron que conforme se incrementa la proximidad geográfica entre poblaciones de encinos se incrementa su similitud morfológica y genética, por efecto del flujo génico y porque han estado expuestas a presiones selectivas similares. Un estudio con marcadores moleculares realizado en poblaciones de *Quercus affinis* y *Q. laurina*, reveló una correlación significativa entre la distancia geográfica y la distancia genética (González-Rodríguez *et al.*, 2005).

Los encinos representan un ejemplo clásico de un grupo taxonómico en el cual las especies mantienen una identidad genética, morfológica y ecológica, a pesar de la hibridación e introgresión extensiva dentro del grupo. Como presentan barreras internas débiles a la hibridación, se ha sugerido que el grado en el cual los híbridos aparecen depende en gran medida de factores que controlan el establecimiento y supervivencia de las plántulas (Williams *et al.*, 2001).

Las bellotas de los encinos se dispersan principalmente por gravedad, aunque la dispersión secundaria de las semillas ocurre, y en ocasiones incluye transferencia a largas distancias. No obstante, la mayoría de las bellotas son depositadas debajo o cerca del árbol parental, por lo que la germinación y establecimiento exitoso depende de los requerimientos ecológicos de cada especie (Gugerli *et al.*, 2007). Por ello, históricamente se ha propuesto a los encinos como un taxón modelo para un concepto de especie que descansa en criterios ecológicos más que en el aislamiento reproductivo, para la delimitación de las especies (Williams *et al.*, 2001; Petit *et al.*, 2003).

Como en el presente trabajo, la mayoría de las investigaciones realizadas con el fin de diferenciar entre especies de encinos, mediante el uso de caracteres morfológicos foliares, han tenido resultados positivos. González-Rodríguez y Oyama (2004), reconocieron dos grandes grupos de poblaciones de *Q. affinis* y de *Q. laurina* (especies con características morfológicas muy semejantes) y un estudio posterior con marcadores moleculares confirmó la separación entre ambas especies (González-Rodríguez *et al.*, 2005). En otro trabajo, en donde se combinaron análisis morfológicos y moleculares, Tovar-Sánchez y Oyama (2004) encontraron que *Q. crassipes* difería significativamente de *Q. crassifolia* en todas las poblaciones examinadas. Existen varios estudios que demuestran que a pesar de su gran semejanza morfológica, *Q. robur* y *Q. petraea* representan dos especies diferentes (Dupouey y Badaeu, 1993; Kremer *et al.*, 2002; Petit *et al.*, 2003; Ponton *et al.*, 2003; Boratynski *et al.*, 2008).

En el presente estudio, el intervalo de variación de todos los caracteres morfológicos foliares en ambas especies se superponen, pero el análisis multivariado (AD y ACP) generó dos grupos, con poca superposición, lo cual podría sugerir un pequeño número de híbridos. Sin embargo, como no se encontraron poblaciones simpátricas de *Quercus crassipes* y *Q. mexicana* (ocuparon cadenas montañosas diferentes: Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre Oriental, respectivamente), la inclusión de poblaciones de diferentes especies en el grupo 1, en el ACP, se interpretó como parte de la gran amplitud de variación de las características morfológicas de las hojas dentro de cada especie. Se consideró además que la superposición de individuos de ambas especies en el diagrama del AD representa “puntos extremos” en la morfología foliar, más que híbridos, como

han propuesto Kremer *et al.* (2002) con respecto a la superposición en la morfología foliar de individuos de *Quercus robur* y *Quercus petraea*, y Borazan y Babaç (2003) en poblaciones de *Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Q. robur* y *Q. virgiliana*.

Desde el punto de vista evolutivo, existen dos alternativas para explicar estos resultados: (1) un proceso de paralelismo, el cual implica la aparición de modificaciones evolutivas independientes, del mismo tipo o semejantes, en grupos estrechamente relacionados derivados de un ancestro común, relativamente reciente, o (2) un fenómeno de evolución convergente, que se define como la adquisición evolutiva de características semejantes (analogías), en organismos no relacionados como resultado de adaptaciones semejantes (Bennici, 2003).

Los resultados del presente estudio sugieren que no existe flujo génico (no se detectaron híbridos) entre *Q. crassipes* y *Q. mexicana*, y que la separación espacial observada entre ambas especies puede ser resultado de la complementariedad ecológica, es decir, de la minimización de la competencia al ocupar nichos diferentes (Cavender-Bares *et al.*, 2004). Gugerli *et al.* (2007), mencionan resultados semejantes en *Quercus petraea* y *Q. robur* que los hacen suponer que son taxones distintos con un ancestro común reciente y Cavender-Bares *et al.* (2004) han encontrado un patrón filogenético en el que varias especies de encinos que pertenecen al mismo clado muestran poca superposición de nicho.

Las causas de la variación fenotípica son complejas y diversas, e incluyen efectos genéticos, efectos epigenéticos (procesos que alteran la actividad de un gen sin que cambie la secuencia de nucleótidos del mismo), factores del medio que afectan el metabolismo y desarrollo (plasticidad fenotípica o del desarrollo) y efectos ambientales maternos (Kalisz y Kramer, 2007).

Aunque la morfología foliar ha sido útil para demostrar hibridación entre especies de encinos, en algunos casos (como en el presente estudio) los caracteres morfológicos por sí mismos no confirman de manera inequívoca la existencia de hibridación. Para ello se requiere realizar estudios complementarios, en localidades donde coexistan *Q. crassipes* y *Q. mexicana* (aparentemente, en el Parque Nacional el Chico según Zavala, 1995) con el uso de marcadores moleculares, los cuales han probado ser exitosos en la detección de hibridación inter-específica en encinos (Ishida *et al.*, 2003; González-Rodríguez y Oyama, 2005; Gugerli *et al.*, 2007).

CONCLUSIONES

- Todas las características morfológicas analizadas presentaron variación significativa entre localidades y entre individuos, en ambas especies de encinos, lo cual puede ser un indicio de condiciones ambientales diferentes a lo largo del gradiente de altitud analizado.
- Cuando se consideró a las hojas como una población, la variación en todos los caracteres morfológicos estudiados fue elevada, en ambas especies de encinos.
- Las características morfológicas que presentan mayor variación entre localidades a nivel intraespecífico se relacionan con el tamaño y la forma de la hoja: LL, LP y MWL, en *Q. crassipes* y LL, LP, LWA y LWB, en *Q. mexicana*.
- Las características morfológicas que presentan mayor variación entre localidades a nivel interespecífico se relacionan con el sistema de transporte y sostén (PD y NV), y con el tamaño y forma de la hoja (MWL, LWB, LL y LP).
- El patrón general observado fue el de un decremento en la semejanza en la morfología de las hojas conforme aumentó la distancia geográfica y altitudinal entre localidades, tanto a nivel intra como interespecífico.
- A nivel interespecífico, la variación en la morfología foliar entre individuos fue continua, por lo que existen semejanzas morfológicas entre algunos de los individuos de *Q. crassipes* y *Q. mexicana*. Esta superposición de valores se debe al amplio intervalo de variación de las características morfológicas de las hojas en cada especie.
- El análisis de la variación en la morfología foliar permitió reconocer diferencias significativas entre las especies de encinos.

BIBLIOGRAFIA

- Álvarez A. 2006. Análisis de la estructura morfológico foliar de *Quercus crassifolia* asociada a diferentes microambientes dentro del Parque Nacional El Chico, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 104 pp.
- Álvarez Z.E. 2008. El género *Quercus* en el Parque Nacional Los Mármoles, estado de Hidalgo y morfología foliar de *Quercus laeta* Liebm. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 93 pp.
- Bacon J.R. y Spellenberg R. 1996. Hybridization in two distantly related Mexican black oaks: *Quercus konzatti* and *Quercus eduardii* (Fagaceae: *Quercus*: section *Lobatae*). *Sida* 17: 17-41.
- Barrios-Rodríguez M.A. y Medina-Cota J.M. 1996. Estudio Florístico de la Sierra de Pachuca, Estado de Hidalgo. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México. 140 pp.
- Bennici A. 2003. The Convergent Evolution in Plants. *Rivista di Biologia/Biology Forum* 96: 485-490.
- Bidwell R.G.S. 1979. Fisiología Vegetal. Primera edición. A.G.T. Editor. México, D.F. 784 pp.
- Boratynski A., Marcysiak K., Lewandowska A., Jasinska A., Iszkulo G. y Burczyk J. 2008. Differences in leaf morphology between *Quercus petraea* and *Q. robur* adult and young individuals. *Silva Fennica* 42: 115-124.
- Borazan A. y Babaç M.T. 2003. Morphometric leaf variation in oaks (*Quercus*) of Bolu, Turkey. *Annales Botanici Fennici* 40: 233-242.
- Borzan Z. y Stabentheiner E. 2002. Biological and taxonomical investigations of some species. *Acta Botanica Croatica* 61(2): 144-2002.
- Buck G. y Bidlack J. 1998. Identification of *Quercus* and *Celtis* Species using morphological and electrophoretic data. *Department Oklahoma Academic Science* 78: 23-33.
- Buot I.E. y Okitsu S. 1999. Leaf size zonation pattern of woody species along an altitudinal gradient on Mt. Pulong, Philippines. *Plant Ecology* 145: 197-208.

- Cambell S.P. y Boecklen W.J. 2002. Are plant hybrid zones centers of vertebrate biodiversity? A test in the *Quercus grisea* and *Quercus gambelii* species complex. *Biodiversity and Conservation* 11: 443-467.
- Canavos G. 1988. Probabilidad y Estadística. Aplicaciones y Métodos. Mc.Graw-Hill. México, D.F. 651 pp.
- Cavender-Bares J., Ackerly D.D., Baum D.A. y Bazzaz F.A. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist* 163: 823-843.
- Cavieres L.A. 2000. Variación morfológica de *Phacelia secunda* J.F. GMEL. (Hydrophyllaceae) a lo largo de un gradiente. *Botanical Journal of the Linnean Society* 147: 427-435.
- Cavieres L.A. y Piper F. 2004. Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. 221-234 pp. *En: Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas.* H. Marino Cabrera, (Ed.). Universidad Católica de Chile. Valparaíso, Chile.
- Cavieres L.A., Badano E.I., Sierra-Almeida S. Gómez-González y Molina-Montenegro M.A. 2006. Positive interactions between alpine plants species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* 169: 59-69.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 847 pp.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1998. La diversidad biológica de México: Estudio del País, 1998. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 293 pp.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Programa de Conservación y Manejo. Parque Nacional El Chico. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. 182 pp.

- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2007. Estudio previo justificativo para la modificación del decreto por el que se pretende re-categorizar el Parque Nacional Los Mármoles como Área de Protección de Flora y Fauna. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. 89 pp.
- Craft K.J., Ashley M.V., Koenig W.D. 2002. Limited hybridization between *Quercus lobata* and *Quercus douglassi* (Fagaceae) in a mixed stand in central coastal California. *American Journal of Botany* 89: 1792-1798.
- De la Paz O.C. 1982. Estructura anatómica de cinco especies del Género *Quercus*. Boletín Técnico. Instituto Nacional de Investigación Forestal., México, No. 88.
- Dupouey J. y Badeau V. 1993. Morphological variability of oaks (*Quercus robur* L, *Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Quercus pubescens* Willd) in northeastern France: preliminary results. *Annals Science Forest* 1(50): 35-40.
- Encina D.J. y Villarreal Q.J. 2002. Distribución y aspectos ecológicos del género *Quercus* (Fagaceae), en el estado de Coahuila, México. *Polibotánica* 13: 1-23.
- Filella I. y Peñuelas J. 1999. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of evidence of hybridization between *Quercus rubra* and *Q. ellipsoidalis*, (Fagaceae). *American Journal of Botany* 80: 1358–1366.
- Francisca E. y Torres F. 2003. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Paramo del Parque Nacional Sierra de Nevada de Mérida (Venezuela). *Plantula* 3(2): 101-115.
- Gianoli E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. pp. 13-25. *En: Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas.* H. Marino Cabrera, (Ed.). Universidad Católica de Chile. Valparaíso, Chile.

- Givnish T. 1979. On the adaptive significance of leaf form. 375-407 pp. *En: Topics in plant population biology*. O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson y P.H. Raven, (Ed.). Columbia University Press, New York.
- Givnish T. 1984. Comparative studies of leaf form: assessing the roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106: 131-160.
- González R. 1993. La diversidad de los encinos mexicanos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44: 125-142.
- González-Rodríguez A., Arias D.M., Valencia S. y Oyama K. 2004. Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Quercus laurina* (Fagaceae), two Mexican Red Oaks. *American Journal of Botany* 91(3): 401-409.
- González-Rodríguez A. y Oyama, K. 2005. Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina*, two hybridizing Mexican red oaks. *Botanical Journal of the Linnean Society* 147: 427-435.
- Gugerli F., Walser J.C., Dounavi K., Holderegger R y Finkeldey R. 2007. Coincidence of small-scale spatial discontinuities in leaf morphology and nuclear microsatellite variation of *Quercus petraea* and *Q. robur* in mixed forest. *Annals of Botany* 99: 713-722.
- Hooghiemstra H. 2006. Immigration of Oak into Northern South America: a Paleo-Ecological Document. 17-28 pp. *En: Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Kappelle M. (Ed.). Ecological Studies 185, Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Costa Rica.
- Ishida T.A., Hattori, K., Sato, H. y Kimura, M.T. 2003. Differentiation and hybridization between *Quercus crispula* and *Q. dentata* (Fagaceae): insights from morphological traits, amplified fragment length polymorphism markers, and leaf miner composition. *American Journal of Botany* 90: 769-776.
- Johnson D. 2000. Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. International Thomson Editores, S.A. de C.V. 566 pp.
- Kaul R. B., 1985. Reproductive morphology of *Quercus* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 72(2): 1962-1977.

- Kalisz S. y Kramer E.M. 2007. Variation and constraint in plant evolution and development. *Heredity* 100(2): 1-7.
- Kelleher C., Hodkinson T., Douglas G. y Kelly D. 2005. Species distinction in Irish populations of *Quercus petraea* and *Q. robur* morphological versus molecular analyses. *Annals of Botany* 96: 1237-1246.
- Kremer A., Dupouey J., Douglas D., Cottrell J., Csaikl U., Finkeldey R., Espinel S., Jensen J., Kleinschmit J., Van B., Ducouso A., Forrest I., Lopez U., Lowe A., Tutkova M., Munro R., Steinhoff S. y Badeau V. 2002. Leaf morphological differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea* is stable across western European mixed oak stands. *Annals of Forest Science* 59: 77-787.
- Li C., Zhang X., Liu X., Luukkanen O. y Berninger F. 2006. Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Silva Fennica* 40(1): 5-13.
- Lomolino V.M. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10: 3-13
- Luna-José A.L., Montalvo-Espinosa L. y Rendón-Aguilar B. 2003. Los usos no leñosos de los Encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72: 107-117.
- Manos S.P. y Stanford M.A. 2001. The historical biogeography of Fagaceae: tracking the tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. *International Journal of Plant Science* 162: 77-93.
- Manos S.P., Doyle, J.J. y Nixon, K.C. 1999. Phylogeny, Biogeography and processes of Molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 333-349.
- Martínez-Cabrera D., Terrazas T y Zavala-Chávez F. 2003. Arquitectura foliar y anatomía de la corteza y de la madera de *Quercus sartorii* y *Q. xalapensis* (Fagaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73: 63-72.
- McCune B. y Grace J.B. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design. Glenden Beach, Oregón. 300 pp.

- Molina-Montenegro M.A. 2008. Variación de la pubescencia foliar en plantas y sus implicaciones funcionales a lo largo de gradientes altitudinales. *Ecosistemas* 17(1): 146-154.
- Mora M. A. 2006. Patrones morfológico foliares de *Quercus crassifolia* (Fagaceae) a través de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 74 pp.
- Neuffer B. y Hoffrogge R. 2000. Ecotypic and allozyme variation of *Capsella bursapastoris* and *C. rubella* (Brassicaceae) along latitude and altitude gradients of the Iberian Peninsula. *Annales Jarden Botany Madrid* 57(2): 299-315.
- Nicolíć N.P., Krstić, B.D., Pajević, S.P. y Orlović, S.S. 2006. Variability of leaf characteristics in different pedunculate oak genotypes (*Quercus robur* L.). *Proceedings for Natural Sciences, Matica Srpska Novi Sad* 110: 95-105.
- Nixon K.C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annales des Sciences forestieres* 50, Suppl 1:25s.
- Nixon K.C., Jensen R.J., Manos P. y Muller C.H. 1997. *Flora of North America, North of Mexico*. Vol. 3 Magnoliophyta: Magnoliidae and Hamamelidae. Oxford University Press, Nueva York.
- Nixon K.C. 1998. El género *Quercus* en México. *En: Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Ramamoorthy T.P Bye R., Lot A. y Fa. J. (Ed.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 447-458 pp.
- Nixon K.C. 2006. Global and Neotropical distribution and diversity of Oak (genus *Quercus*) and Oak Forests. 3-13 pp. *En: Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Kappelle M. (Ed.). *Ecological Studies* 185, Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Costa Rica.
- Patiño S., Jeffree C., Grace J. 2002. The ecological role of orientation in tropical convolvulaceous flowers. *Oecologia* 130: 373-379.
- Petit R.J., Bodénès, C., Ducouso, A., Roussel, G. y Kremer, A. 2003. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New Phytologist* 261: 151-164.

- Ponton S., Dupoguey J. y Dreyer E. 2004. Leaf morphology as species indicator in seedlings of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl.: modulation by irradiance and growth flush. *Annals of Forest Science* 61: 73-80.
- Pulido M.T., Cavelier J. y Cortés-S S.P. 2006. 11 Structure and Composition of Colombian Montane Oak Forests. 141-151 pp. *En: Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests*. Kappelle M. (Ed.). Ecological Studies 185, Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Costa Rica.
- Ramírez C.S. 2008. La Pteridoflora del Parque Nacional los Mármoles, estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 65 pp.
- Romero S., Rojas, E.C. y Aguilar. M.L. 2002. El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 551-593.
- Romero S. 2006. Revisión Taxonómica del Complejo Acutifoliae de *Quercus* (Fagaceae) con énfasis en su representación en México. *Acta Botánica Mexicana* 76: 1-45.
- Rodríguez R.I. y Romero S. 2007. Arquitectura foliar de diez especies de encino (*Quercus*, Fagaceae) de México. *Acta Botánica Mexicana* 81: 9-34.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *En: Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y Fa. J. (Ed.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 129-145 pp.
- Sánchez R., Garzón B y Sainz-Ollero H. 2006. Hybrid zones between two European oaks: a plant community approach. *Plant Ecology* 12: 56-62.
- SARH. 1994. Diagnóstico del Parque Nacional Los Mármoles, Estado de Hidalgo. Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre. Consultores en Ecología y Medio Ambiente. 55 pp.
- SAS. 2007. JMP statistics and graphics guide. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.

- Souto C. 2008. Efectos de la distancia geográfica y ambiental como determinantes de la variación morfológica y genética de *Embothrium coccineum* (Proteaceae) a lo largo de su distribución en Argentina y Chile. Tesis de doctorado, Laboratorio Ecotono del Centro Regional Universitario Bariloche de la Universidad Nacional del Comahue. Santiago de Chile. 174 pp.
- StatSoft Institute. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Tovar-Sánchez E. y Oyama K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in México: Morphological and Molecular Evidence. *American Journal of Botany* 91: 1352-1363.
- Valencia A.S. y Delgado A. 2003. Los tricomas foliares en la caracterización de un grupo de especies del género *Quercus*, sección *Lobatae* (Fagaceae). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74: 5-15.
- Valencia A.S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 75: 33-53.
- Vázquez M.L., Valencia S. y Nixon K.C. 2004. Notes on red oaks (*Quercus* sect. *Lobatae*) in eastern Mexico, with description of a new species, *Quercus hirtifolia*. *Brittonia* 56: 136-142.
- Vázquez M.L. 2006. Trichome morphology in selected Mexican red oak species (*Quercus* section *Lobatae*). *Sida* 22(2): 1091-1110.
- Viveros-Viveros H., Sáenz-Romero C., López-Upton J. y Vargas-Hernández J. 2005. Variación genética altitudinal en el crecimiento de plantas de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en campo. *Agrociencia* 39: 575-587.
- Wang R. y Gao Q. 2004. Morphological responses of *Leymus Chinensis* (Poaceae) to the large-scale climatic gradient along the North-east China Transect. *Diversity and Distributions* 10: 65-73.
- Warren C.R., Tausz, M. y Adams, M.A. 2005. Does rainfall explain variation in leaf morphology and physiology among populations of red ironbark (*Eucalyptus*

sideroxylon subsp. *tricarpa*) grown in a common garden? Tree Physiology 25: 1369-1378.

Williams J.H., Boecklen W.J. y Howard D.J. 2001. Reproductive processes in two oak (*Quercus*) contact zones with different levels of hybridization. Heredity 87: 680-690.

Zavala F. 1990. Los Encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. Ciencia y Desarrollo 16: 43-51.

Zavala F. 1995. Encinos Hidalguenses. Universidad Autónoma Chapingo. División de Ciencias Forestales. Chapingo, Estado de México. 133 pp.

Zavala F. 1995. Encinos Hidalguenses. Universidad Autónoma Chapingo. División de Ciencias Forestales. Chapingo, Estado de México. 133 pp.

Zavala F. 1998. Identificación de encinos de México, División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Chapingo, Estado de México, México, 150 pp.

Zavala F. 2003. Identificación de Encinos de México. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 187 pp.

Anexo 1. Descripción de las características morfológicas de las especies *Quercus crassipes* y *Q. mexicana* (Basada en Romero *et al.*, 2002)

1. *Quercus crassipes* Humboldt & Bonpland

Árbol de 4-17 m de alto o más, con el **tronco** de 0.40-1 m de diámetro; **corteza** de placas alargadas o de color obscuro; **ramillas** de (5-)1-2 mm de diámetro, **pubescencia** densa amarilla, formada por tricomas estrellados con estípites muy pequeño; **lenticelas** hasta de 1 mm de largo, desde pálidas hasta del mismo color de las ramas; **yemas** de 1.5-4.5 mm de largo, ovoides, de color café-rojizo, **escamas** coriáceas, **bordes** ciliados; **estípulas** de 7-8 mm de largo, linear-lanceoladas, membranosas pubescentes en el dorso, deciduas; **hojas jóvenes** con abundante pubescencia amarilla en haz y envés, principalmente en la nervadura central; **hojas maduras** coriáceas, angostamente elípticas, lanceoladas u oblanceoladas, **lámina** 2-9(-10.8) 3 (0.6-)1-3(-4) cm, **ápice** mucronado o con arista de 3 mm de largo, **base** redondeada o subcordada, **borde** entero, revoluto, engrosado; **nervaduras** de 10 a 19 en cada lado, rectas o algo curvadas, formando ángulos casi rectos, bifurcados cerca del margen; **haz** algo lustroso, color verde o grisáceo, glabro o con pequeños tricomas estrellados dispersos, muy abundantes en la base de la hoja, **nervadura central** elevada, las primeras impresas, las más finas forman un retículo pálido sobre un fondo verde; **envés** con pubescencia densa, grisáceo, **tricomas** estrellados estipitados, con 5 a 6 rayos extendidos, **epidermis** ampulosa; nervaduras ligeramente elevadas; **pecíolos** amarillentos o rojizos, pubescentes o casi glabros, (1-)2-7(-10) mm de largo, de 0.5-1 mm diámetro; **amentos** masculinos de 4-5.5 cm de largo; **flores** con el perianto escarioso de 4 x 3 mm, café-rojizo, pubescentes; **estambres** 5, de 3 mm de largo, **anteras** apiculadas; flores femeninas de 1 o 2 sobre pedúnculos de 5 mm de largo o menos, de 2-2.5 mm de dm; **fruto** bianual, solitario o por pares en pedúnculos de 2-8 mm de largo; **cúpula** hemisférica, de 11-17 mm dm., **márgenes** a veces involutos, las escamas engrosadas en la base, pubescentes, a veces glabrescentes; **bellota** ovoide, **pared interna** del pericarpio lanosa, de 12-17(-30) mm de largo, de 8-15 mm diámetro, cerca de la tercera parte de su largo incluida en la cúpula.

Fenología. Florece en mayo y fructifica de septiembre a enero.

Distribución y hábitat. En México en los estados de Jalisco, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Colima, Michoacán, Estado de México, Distrito Federal, Morelos, Tlaxcala y Puebla. Se le encuentra en bosques de encino, pino-encino y encino-cedro, bosque mesófilo de montaña, matorral xerófilo, en sitios de transición de pastizal a bosque mixto: se asocia con *Pinus pseudostrobus*, *P. leiophylla*, *P. montezumae* y *P. hartwegii*, *Quercus laurina*, *Q. crassifolia*, *Q. obtusata* y *Q. castanea*, en altitudes de 1,900-3,500 m.

Usos. De la Paz (1982) recomienda su madera para pisos de residencias, auditorios, museos, almacenes, pistas de baile (en forma de parquet y adoquín), para chapa fina, muebles y gabinetes de alta calidad ebanística, lambrín, decoración de estudios y corredores, cocinas integrales, baúles, canastos, macetas, cofres y diversos artículos decorativos, mangos para herramientas, lomos y mangos de cepillos, brochas y de utensilios de cocina, pasamanos, huellas (escalones) y descansos de escaleras, hormas para zapatos y cajas para pianos.

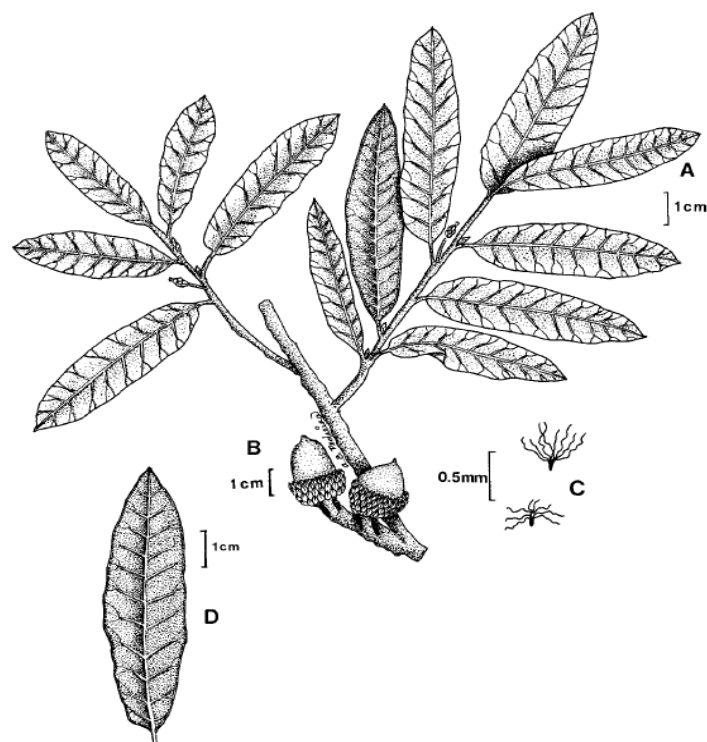


Figura 17. *Quercus crassipes*. A. Rama, B. Fruto, C. Tricommas, D. Hoja (Romero et al., 2002)

2. *Quercus mexicana* Humboldt & Bonpland

Árbol de 3-15 m de alto, **corteza** gris; **ramillas** de 1.5-2 mm de diámetro, al principio con pubescencia formada de tricomas estrellados, pronto glabras, con **lenticelas** menores de 0.5-2(-3) mm de largo, casi del mismo color que la corteza; **yemas** de (1-)2-3(-6) mm de largo, ovoides, **ápice** agudo, de color castaño, **escamas** pubescentes en sus márgenes; **estípulas** de 3-5 mm de largo, escariosas, lineares, caedizas, algunas persistentes por un tiempo cerca de las yemas apicales; **haz** verde oscuro con el indumento formado de tricomas estrellados muy pequeños dispersos en la base de la hoja y en las secundarias impresas; **envés** ligeramente más pálido, con pubescencia de tricomas estrellados contortos dispersos, que se observan como puntuaciones, uniformemente distribuidas; **hojas maduras** deciduas, elípticas, lanceoladas u oblongas, coriáceas, hojas jóvenes del mismo color que las adultas, **lámina** 2-12 cm, **ápice** agudo, sub-agudo o redondeado, con una arista de hasta 2.5 mm de largo, **base** ligeramente revoluta, engrosada, cartilaginosa, borde entero; **nervaduras** de 6 a 12 en cada lado, ascendentes, casi rectas, se bifurcan en el ápice; **epidermis** papilosa; **pecíolos** pubescentes, de (2-)3-8 mm de largo, de 0.5-1.5 mm de diámetro; **flores** desconocidas; **fruto** anual, solitario o en pares, sésiles o en pedúnculos de 2-9 mm de largo; **cúpula** hemisférica, de 10-13 mm de diámetro, con las escamas delgadas, no engrosadas en la base, pubescentes, con el ápice sub-agudo o redondeado, **márgenes** por lo general glabros; **bellota** ovoide, **pared** interna del pericarpo lanosa, de 9-15 mm de largo, de 8-11 mm de diámetro, incluida un tercio o la mitad de su largo en la cúpula.

Fenología. Fructifica de julio a enero.

Distribución y hábitat. En México en los estados de Chiapas, Distrito Federal Guanajuato, Hidalgo, Estado de México, Nuevo León, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz. En bosques de encino y encino-pino, también en suelos erosionados y a orillas de arroyos, se asocia con *Pinus montezumae*, *P. leiophylla*, *P. teocote* y *P. rudis*, en altitudes de 2,230-3,050 m.

Usos: medicinal y artesanal (Luna-José *et al.*, 2003).

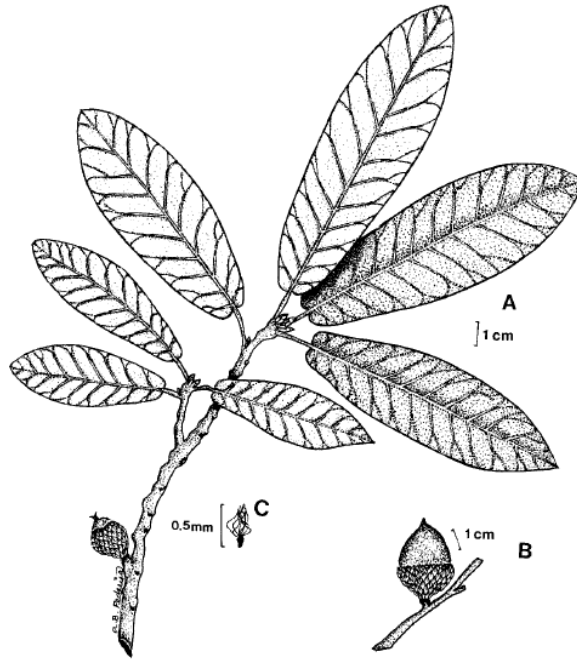


Figura 18. *Quercus mexicana*. A. Rama, B. Fruto, C. Tricoma (Romero *et al.*, 2002).

Cuadro 16. Principales diferencias morfológicas entre *Quercus crassipes* y *Quercus mexicana*

Característica	Especie	
	<i>Quercus crassipes</i>	<i>Quercus mexicana</i>
-Forma de la hoja	Angostamente elípticas, lanceoladas u oblanceoladas	Elípticas, deciduas, lanceoladas u oblongas, coriáceas
-Epidermis de la hoja	Ampulosa	Papilosa
-Tipo de tricomas	Fasciculados estipitados	Fasciculados sésil contortos a manera de puntuaciones
-Ápice	aristado	Sub-agudo, redondeado, a veces aristado
-Forma de la cúpula	Hemisférica con las escamas engrosadas en la base, pubescentes	Hemisférica con las escamas delgadas en la base pubescentes
-Tipo de maduración del fruto	Bianual	Anual
-Altitud (m)	1,900-3,500	1,500-3,050
-Distribución	Colima, D.F., Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Puebla y Tlaxcala	Chihuahua, D.F., Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz

Anexo 2. Morfología de los Tricomas de *Quercus crassipes* y *Q. mexicana*

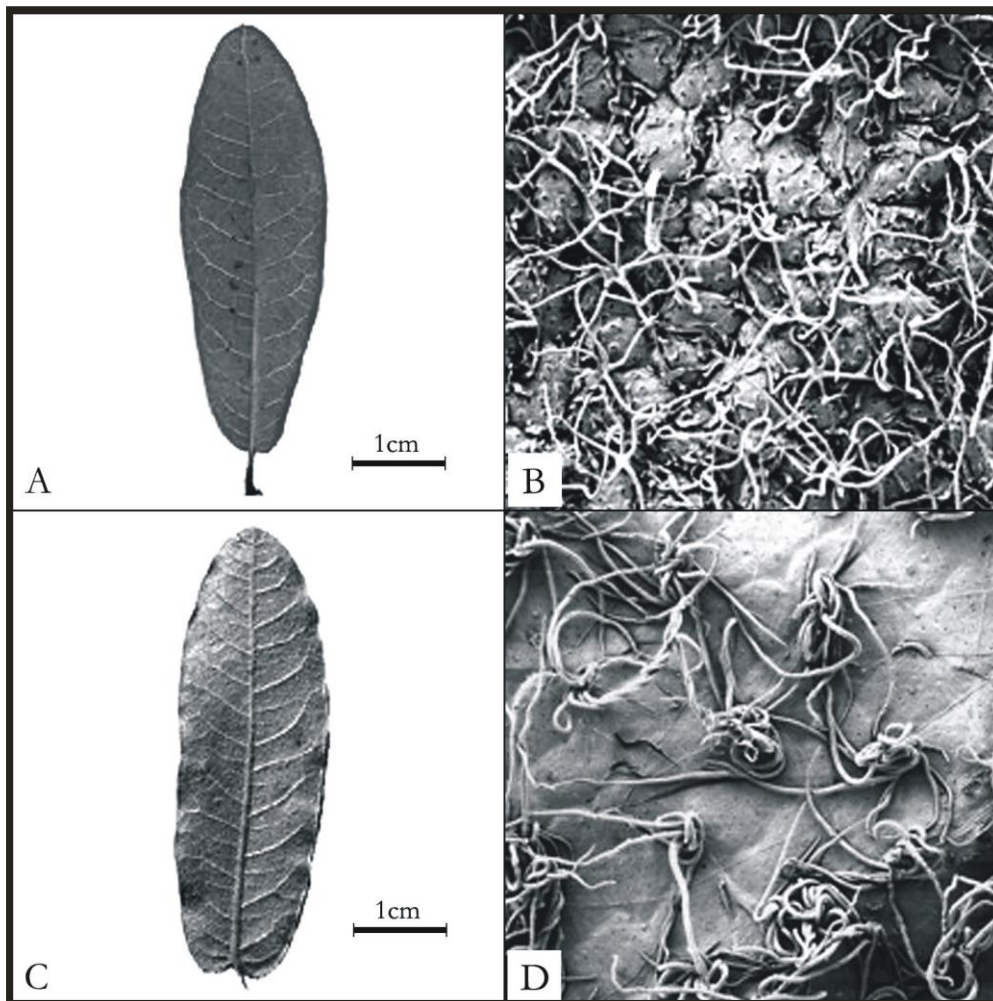


Figura 19. Morfología de los tricomas. Hoja madura (A) y tricomas fasciculado estipitados de la superficie abaxial de la hoja (B) de *Quercus crassipes*. Hoja madura (C) y tricomas fasciculado sésiles, contortos de la superficie abaxial de la hoja (D) de *Q. mexicana*, (aumento de 74 x) (Vázquez, 2006).