

VARIABILIDAD Y RIQUEZA DE LOS ENCINOS DE MÉXICO

F. Zavala-Chávez¹

¹División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, 56230, Estado de México. E-mail: laecolfo@taurus1.chapingo.mx

RESUMEN

Con el principal propósito de hacer un análisis sobre la variabilidad morfológica externa de encinos, se presenta información con énfasis en especies mexicanas. Se discute sobre las características morfológicas más comúnmente utilizadas en la descripción y tipificación de especies, a fin de evidenciar la variabilidad de las mismas, mencionando los casos de algunas especies como ejemplos. Esto ha tenido mucho que ver con la complejidad taxonómica del género y el gran número de sinonimias de muchas de las especies conocidas. También se incluye una lista de especies de *Quercus* por subgénero y serie, la cual incluye el número más cercano de las existentes en México. Se concluye sobre la importancia de la variabilidad morfológica externa de los encinos de México como factor que ha provocado confusión y dificultado su comprensión, así como sobre las perspectivas de la investigación del tema en relación con la ecología y fitogeografía de *Quercus* en el país.

PALABRAS CLAVE: Morfología externa, *Quercus*, descripción, México.

VARIABILITY AND WEALTH OF MEXICAN OAKS

SUMMARY

With the main objective of analyzing the external morphological variability of oaks, information is presented with an emphasis on Mexican species. The most common morphological characteristics used in describing and typifying the species is discussed to highlight their variability. Some of the species are mentioned as examples. This has had much influence in the taxonomic complexity of the genus and the large number of synonyms of many of the known species. Also included is a list of species of *Quercus* by subgenus and series. The list includes the most exact number of those existing in Mexico. The conclusions discuss the importance of external morphological variability of Mexican oaks in causing confusion and lack of understanding, as well as the perspectives for research in the topic in relation to ecology and plant geography of *Quercus* in the this country.

KEY WORDS: external morphology, *Quercus*, description, Mexico.

INTRODUCCIÓN

La expresión de los caracteres fenotípicos de los organismos no es uniforme, sino que varía dentro de ciertos límites. Esta variación puede ser tan grande que permite, en casos extremos, distinguir los individuos de una localidad. Tal variabilidad no sólo se manifiesta entre los individuos de una población, sino que también puede haber variaciones dentro de un individuo entre intervalos amplios. Por ejemplo, en el color, forma y dimensiones de las flores, el número de semillas por fruto, así como en el tamaño y forma de las hojas.

Las plantas engendradas por un par de progenitores pueden ser casi idénticas entre sí o cada una de ellas diferir con respecto a sus padres, lo cual se debe a su

variabilidad. Esta puede ser individual (cuando afecta a los individuos de una población), parcial (si se atiende a estructuras de un individuo, p. ej. hojas o yemas) o fluctuante (diferencias en volumen, peso o número, por fluctuar alrededor de un valor medio). También puede ser continua o gradual, si las medidas de peso o volumen varían de manera insensible. Si se atiende al número (estambres, brácteas, nervaduras, etc.), entonces la variabilidad es discreta o discontinua.

El concepto de variabilidad, sin embargo, puede referirse a todo tipo de variaciones, pudiendo abarcar modificaciones, combinaciones y hasta mutaciones. Pero los individuos, de manera semejante a las poblaciones, también son sensibles a los cambios ambientales, además de ser portadores de su propio genotipo. Vale

de ser portadores de su propio genotipo. Vale referirse aquí a otro tipo de variación, la plasticidad, la cual se refiere a alteraciones morfológicas de los organismos debidas a cambios ambientales, aludiendo a cualquier proceso, acto formativo o de crecimiento, el cual, hasta cierto punto, es flexible (Schlichting, 1986). Así, plasticidad es la capacidad de un ser vivo de adaptarse a las condiciones diversas del medio (De la Sota, 1967). Esto significa que un organismo puede presentar características que le permiten sobrevivir bajo condiciones ambientales extremas. Ya en el Siglo XVI, Carlos Linneo atribuía la variación a las diferentes condiciones del medio (p. ej., suelo, clima), partiendo del supuesto que una especie era una entidad fija e inmutable. Un poco antes, John Ray sostenía que dicha variación se debía a causas internas o a influencias ambientales (De la Sota, 1967).

La conocida peculiaridad de los encinos de ser un grupo taxonómico complejo (Zavala, 2000), debido a su variabilidad (y posiblemente también a su plasticidad en varias de sus características) y, por tanto, difícil para los especialistas en *Quercus*, es la causa principal de las diferencias en los criterios sobre la importancia de características taxonómicas en el género (Zavala, 1990). Algunas de las descripciones de especies de encino están basadas en relativamente pocos especímenes recolectados con flores o frutos. La mayoría de las descripciones se sustentan en especímenes estériles con pocas ramillas y hojas, los cuales, en conjunto, difícilmente representan la variabilidad morfológica de cada especie. Este es un problema que se acentúa con la alta variación en la morfología de hojas y frutos, así como con los caracteres asociados a ambos.

Los encinos de México, en particular, han sido motivo de frustración para muchos botánicos, debido a que no pocas especies se han descrito en los inicios de la historia de la botánica mexicana y muchas de ellas en numerosas ocasiones. Esto posiblemente se debió a la dificultad para llegar a los distintos sitios de recolecta, a las dificultades para la consulta de los ejemplares tipo, o a que los investigadores o recolectores comúnmente se perdieron ante las diferencias fenotípicas de ejemplares de áreas geográficas diferentes o con variaciones menores propias de la morfología foliar de los encinos (Muller y McVaugh, 1972). Como consecuencia, la cantidad de sinónimos ha llegado a ser tan grande que debe tenerse el cuidado de cotejar los nombres cuando se consultan trabajos taxonómicos de diferentes autores.

El tratamiento sistemático de *Quercus* en los años recientes ha seguido la tendencia de reconocer la existencia de alta variación específica y minimizar la importancia de las variaciones individuales, principalmente cuando éstas se pueden entender mejor como parte de las variaciones intrapoblacionales. Así, muchas de las subespecies o variedades taxonómicas (en sentido estricto), y aun especies, nombradas por Trelease (1924), son actualmente aceptadas como partes integrales de unidades

evolutivas complejas. Por tal razón, cerca del 70 % de los nombres propuestos por dicho autor han pasado a formar parte de la larga lista de sinónimos de especies reconocidas por autores más recientes. A nivel mundial, se han descrito más de 500 especies de encinos, pero posiblemente unas 200 de ellas son sólo subespecies o híbridos (Anónimo, 1965). Los objetivos de este trabajo fueron, en primer lugar, analizar la variabilidad morfológica externa de los encinos, así como de los problemas que ello ha representado para el estudio ecológico o taxonómico del taxón y, en segundo, proponer una lista de especies actualmente reconocidas y cuyo número es el más cercano al del total que existe en México.

Variabilidad en características morfológicas externas

Como se comentó antes, uno de los problemas que presentan los encinos como grupo taxonómico es su acentuada variabilidad morfológica externa, lo cual ha impedido nuevas propuestas para su sistemática al nivel infragenérico y, además, ha hecho difícil la descripción de subespecies o variedades. Esto no significa el desconocimiento de variantes morfológicas en muchas especies, sino que ellas pueden ser variantes que tal vez están dentro de los límites de la amplitud específica. Por esta razón se discuten aquí, aunque brevemente, las características que más comúnmente se utilizan en la tipificación de especies de *Quercus*, particularmente de las mexicanas.

Hábito de crecimiento

El hábito de crecimiento, o llamado por algunos forma de vida, es constante en la mayoría de las especies de encino, pero se sabe que muchas se presentan como árboles o como arbustos, en dependencia de las condiciones climáticas del lugar donde vivan; las formas arbustivas son comunes en los sitios secos y las arbóreas en los mésicos. Sin embargo, algunas especies pueden presentar ambas formas de crecimiento en un solo lugar. Ejemplos con tal plasticidad son algunas especies mexicanas, entre las cuales destacan *Q. deserticola*, *Q. eduardii*, *Q. mexicana*, *Q. frutex*, *Q. microphylla*, *Q. potosina*, *Q. pringlei* y *Q. repanda*, de las cuales las tres primeras se encuentran más comúnmente como árboles y las otras cinco como arbustos. Esto no parece ser una característica generalizada en los encinos, pues de las cerca de 80 especies de *Quercus* existentes en los EE. UU., por ejemplo, al menos 58 son comúnmente arbóreas y sólo unas 10 son arbustivas (Anónimo, 1965). En el caso de los encinos mexicanos, de 110 especies analizadas, 92 fueron generalmente árboles y 18 arbustos.

Tallo (Corteza)

La corteza de los encinos puede ser muy variable entre las especies, tanto en coloración y textura como en dureza (Zavala, 1989). En muchos encinos blancos [*Lepidobalanus* o sección *Quercus* sensu Nixon (1993b)] se

ha encontrado con cierta regularidad que la corteza es relativamente suave, escamosa, de color gris, castaño grisáceo o, al menos, de tonalidades claras. Esto se ha utilizado como conjunto de características para distinguir las especies de encinos blancos de los rojos (Muller, 1951). Sin embargo, aparentemente la corteza presenta características poco constantes que pueden ser compartidas entre encinos blancos y rojos o, también, algunos rasgos (p. ej., color) que pueden diferir en una misma especie, principalmente con la edad o estado de desarrollo. Así, *Q. laurina* de la Sierra de Pachuca, Hgo., presenta corteza de color gris claro y lisa en individuos jóvenes, pero oscura y fisurada en los relativamente viejos. Sin embargo, la textura de la corteza de árboles de encino no parece tener relación con la edad en todas las especies, pues no mostró correlación significativa, al menos con la edad en árboles de *Q. falcata* (Clitzenstein y Harcombe, 1979). En la Sierra de Pachuca se han visto árboles de *Q. crassifolia* de edades semejantes, pero cuyas cortezas varían de gris claro a castaño amarillento en distintos individuos (datos no publicados del autor).

Las diferencias en la textura de la corteza (p. ej., lisa V.S. fisurada) pueden afectar el balance de calor en los árboles (Derby y Gates, 1966), así como el crecimiento de la misma, por lo cual puede tener un significado adaptativo. Según Clitzenstein y Harcombe (1979), la corteza de *Q. falcata* es notablemente variable y difiere con lo húmedo del sitio. Esta especie presenta dos subespecies, *Q. falcata* subsp. *pagodaefolia* cuya corteza es más lisa que la de *Q. falcata* subsp. *falcata* (Harlow y Harrar, 1968). La primera ha sido descrita como (*Q. pagodaefolia*), con base en las características de la corteza en combinación con otras, principalmente foliares, lo cual parece insuficiente para ello (Collingwood y Brush, 1984).

Hojas

En encinos, las características morfológicas más utilizadas con propósitos taxonómicos, con frecuencia exageradamente, han sido las foliares. Las hojas de encinos presentan amplia variabilidad morfológica; por ejemplo, en cuanto a tamaño son desde relativamente grandes, delgadas y suaves hasta las pequeñas, gruesas y tiesas. En efecto, estas últimas las portan plantas de muy diversos ambientes, desde las que viven en ambientes xéricos hasta las de condiciones climáticas mésicas. Se ha llegado a considerar que se requiere un factor ambiental limitativo como causal de selección de la esclerofilia (presencia de hojas tiesas y duras). Turner (1994) propone que el fenómeno generalizado de la baja disponibilidad de recursos es el factor que más probablemente ha favorecido el carácter esclerófilo, debido a que el déficit de recursos está inversamente asociado con la longevidad foliar. Esto se sustenta en que las hojas longevas requieren protección contra las vicisitudes del ambiente, y que a ello se debe la frecuente esclerificación masiva de tales hojas. La herbivoría probablemente es un factor importante que ha reforzado la selección de la esclerofilia, pudiendo actuar como

presión selectiva directa (Turner, 1994). Sin embargo, tal propuesta implica que los ambientes con escasa disponibilidad de recursos están dominados por especies de hojas esclerófilas y, por tanto, hojas longevas. *Q. crassifolia* es una de las especies de encinos cuyas hojas son de las más esclerófilas entre los encinos mexicanos, pero es caducifolia, sus hojas caen total o casi totalmente y no se han observado herbívoros que las consuman (al menos las hojas juveniles). Esto último sí sucede con las hojas de *Q. mexicana*, que también son caducas pero son mucho menos esclerófilas; esta especie vive en ambientes semejantes a los de *Q. crassifolia* con la cual comúnmente coexiste. Probablemente la pubescencia muy densa de las hojas de *Q. crassifolia*, junto con el contenido de metabolitos secundarios foliares, disuadan a los herbívoros, pero falta la investigación de estos temas; en cambio, *Q. mexicana* presenta pubescencia foliar escasa, lo cual puede favorecer su consumo por herbívoros. Tal vez la esclerofilia sólo sea uno de los atributos de los encinos que les permite poblar los ambientes con baja disponibilidad de recursos. Habrá que investigar la gama de alternativas que muestran los encinos en este sentido.

Uno de los problemas que ha impedido determinar el significado evolutivo de especímenes de encinos fósiles y vivientes es el resultante de la dificultad para interpretar, sobre todo, la alta variabilidad de los rasgos foliares (Daghlian y Crepet, 1983). Sin embargo, su análisis riguroso puede permitir esclarecer dudas añejas o rectificar errores provocados por especulaciones aventuradas. Así, López (1979) comprobó la hipótesis sobre el carácter híbrido de *Quercus oleoides* subsp. *sagraeana* de Cuba y propuso que los cruzamientos originarios de tal subespecie ocurrieron en México y no en el sudeste de EE. UU., como se había especulado (Muller, 1955).

Las diferencias en la morfología foliar intraespecífica son comunes en muchas especies de encinos mexicanos, como son los casos de *Q. conspersa*, *Q. crassifolia* y *Quercus* sp. nov., la primera de las cuales es extremadamente variable en su morfología foliar (McVaugh, 1974) (Figura 1); pero todavía es poco lo que se sabe de su biología específica para ratificar que la pubescencia foliar, por ejemplo, es ecofénica (relativa a fenotipos engendrados por determinado genotipo en el ámbito de cierta estación), ecotípica (relativa a una subunidad de especie no sujeta a la pérdida de fertilidad por recombinación genética con otras unidades semejantes de la misma especie) o meramente genética y no adaptativa (Irgens-Moller, 1955; Hardin, 1979).

Acercas de la pubescencia (tricomas) en hojas de encino, su variabilidad no parece ser característica generalizada para especies a nivel mundial. Según Llamas *et al.* (1995), las características de los tricomas de hojas de encinos de la Península Ibérica son más o menos constantes, de tal manera que estos autores propusieron una clave para la identificación de un grupo de ocho especies de encinos de esa región. Sin embargo, las especies

americanas, y en particular las mexicanas, muestran una variabilidad tan acentuada en la presencia y tipo de tricomas que frecuentemente deben usarse distintas opciones en una clave taxonómica para identificarlas. Esto es constatado por McVaugh (1974) para *Quercus glaucescens* y *Q. laeta*, por Valencia (1989) para *Q. castanea* y por Zavala (1995) para *Q. affinis*, *Q. eduardii* y *Q. laurina*.

La variabilidad en la pubescencia foliar de encinos ha sido interpretada de distintas maneras y con diferente grado de importancia taxonómica por algunos autores. En efecto, Nixon y Steele (1981) describieron *Quercus cornelius-mulleri* como especie distinta de *Q. dumosa* y de *Q. turbinella*, con base en características foliares, especialmente la pubescencia; desde el punto de vista del autor del presente trabajo, este taxón debiera ser sólo una subespecie de *Q. dumosa*, con un criterio conservador y, en consideración a la variabilidad de las características foliares, debiera proponerse una subespecie con base en las variaciones foliares en una región geográfica. Spellenberg (1992), por su parte, describió *Q. mcvaughii* como especie diferente de *Q. crassifolia*, basándose, casi exclusivamente, en la pubescencia (tamaño y morfología de tricomas); posiblemente *Q. mcvaughii* tenga el rango taxonómico de subespecie o variedad, con base en el criterio antes dicho, pero no de especie, pues quienes conocen *Q. crassifolia* saben de sus características morfológicas notablemente variables (Zavala, 1995) (Figura 1). Los casos de *Q. cornelius-mulleri* y *Q. mcvaughii* son muestra de que los especialistas suelen "viciarse" con la variabilidad de *Quercus* a tal grado que se identifica material botánico visual y mecánicamente, incurriendo en errores de sobreestimación de algunos caracteres morfológicos o de subestimación de otros. Algunos trabajos parecen ser muestra de criterios más conservadores sobre la taxonomía de *Quercus*, como los de McVaugh (1974) y Nixon y Muller (1992).



Figura 1. Variabilidad morfológica foliar en tres especies de encinos rojos de México (a = *Q. crassifolia*, modificado de McVaugh, 1974; b = *Quercus* sp. nov., tomado de Zavala, en prensa; c = *Q. conspersa*, tomado de McVaugh, 1974).

Flor

Las inflorescencias características de las especies modernas de *Quercus* presentan patrones muy limitados en variación (Kaul, 1985), lo cual las hace poco útiles como característica taxonómica importante. Sin embargo, las flores individuales difieren entre subgéneros o entre especies con ciclo reproductivo distinto (bienal en encinos blancos y trienal en rojos). En encinos rojos, la polinización ocurre antes de la maduración de los óvulos; así, pueden pasar de 10 a 12 meses entre la polinización y el inicio de la fertilización y, mientras tanto, el tubo polínico puede crecer sólo algunos milímetros o ninguno en tal periodo. A veces, existen condiciones climáticas desfavorables que hacen que el periodo entre ambos mecanismos sea más largo. Esto parece ser la razón por la cual especies como *Q. rubra* de Norteamérica presente ciclos reproductivos de cuatro años (Cecich, 1996). Es común que en encinos rojos dicho periodo se alargue hasta 13 meses ante condiciones climáticas desfavorables, pero también se puede acortar cuando dichas condiciones son favorables. Se ha supuesto que los periodos largos de los encinos rojos es una adaptación a los climas templados más fríos y que estos periodos representan alguna especialización, como también podría ser el caso de los periodos cortos de los encinos blancos (Eames, 1961; Cecich, 1996).

De cualquier manera, las características morfológicas de las flores se han usado poco, debido a que sólo están presentes en las plantas por periodos muy cortos (uno a tres meses), además de que algunas de sus características se pierden rápidamente (p. ej., el color). Pero, lo anterior no significa que las flores no tengan importancia; sin duda que la tienen, pero en apariencia no se han explorado debidamente.

Fruto

Las características de los frutos son muy útiles para la clasificación subgenérica, particularmente la posición de óvulos abortivos, la pubescencia de la pared interna del pericarpio, así como el grosor de las escamas de la cúpula. Aunque tales características parecen ser comparativamente menos variables que las hojas, hay excepciones en las presuntamente constantes de los frutos. Por ejemplo, la duración del desarrollo de las bellotas a partir de la floración; la mayoría de las especies conocidas presenta bellotas anuales o bienales, lo cual se debe a las características de los ciclos reproductivos. Sin embargo, el distinguir encinos blancos y rojos por el carácter anual o bienal de sus bellotas, respectivamente, es inseguro para muchas especies, pues hay encinos blancos cuyas bellotas son bienales, como es el caso de *Q. alba* de EE. UU. (Cecich, 1996). Asimismo, hay especies de encinos rojos de México con bellotas anuales, tales como *Q. emoryi*, *Q. hypoleucoides* (esta última frecuentemente con bellota bienal) (Little, 1980), *Q. duratifolia* y *Q. paxtalensis* (Muller, 1942); incluso se sabe de especies con bellotas tri-

nales como *Q. rubra* de EE. UU. (Cecich, 1996). Según Cecich (1996), especies como *Q. alba*, *Q. rubra* y *Q. velutina* tienen ciclos reproductivos que pueden cambiar a causa de modificaciones climáticas (plasticidad ¿?), pero tales cambios también podrían representar características de la historia reproductiva de esas especies.

Todavía falta analizar varias estructuras de las bellotas con más detalle, entre individuos y entre especies, a las cuales se les ha dado poca importancia. Tal es el caso de la forma y tamaño de las brácteas o escamas de la cúpula, las cuales presentan fusión entre sí en grado variable y, aunque el grado de fusión depende del subgénero, existen diferencias específicas, sólo que no se han documentado.

El carácter del fruto de encinos que más se utiliza es el tamaño de la nuez y de la cúpula, aunque frecuentemente se determina aquella de manera indirecta a través del diámetro de ésta. Tales características generalmente son utilizadas en la descripción de especies y, por tanto, en las claves para la identificación. Rice *et al.* (1991) encontraron variación significativa entre poblaciones de *Q. douglasii*, distribuidas a lo largo de un gradiente de precipitación, en el tamaño de la bellota y morfología en general. Las bellotas más grandes las encontraron en lugares con clima más mésico, en tanto que las más pequeñas fueron registradas en los sitios más xéricos. Estos autores sugieren que tal variación es una evidencia de plasticidad fenotípica y representa, en cierto sentido, el potencial evolutivo de una población que le permitirá responder a presiones selectivas en el futuro. Consideran que si tal variación tiene un componente genético aditivo significativo, puede haber selección de respuestas plásticas en las poblaciones estudiadas, lo cual deducen con base en Via y Lande (1985) y en Schlichting (1986). El tamaño de la bellota de *Q. douglasii*, entonces, resulta que tiene limitaciones en cuanto a su uso taxonómico.

Algunos estudios sobre el tamaño de las bellotas de encinos de Norteamérica han mostrado que las especies con bellotas más grandes ocupan áreas geográficas más extensas y septentrionales que los encinos con bellotas pequeñas (Aizen y Patterson, 1990). Según Aizen y Woodcock (1992), existe una correlación negativa del tamaño de la bellota con la latitud dentro de las especies de *Quercus* de Norteamérica, lo cual podría contradecir lo señalado por Aizen y Patterson (1990). Entre los factores ambientales que parecen influir en el tamaño de las bellotas, destaca la longitud de la estación de crecimiento, la cual está claramente correlacionada con la latitud en el este de Norteamérica. Una explicación para la relación inversa señalada puede ser que el tamaño máximo de las bellotas maduras esté determinado por una respuesta plástica a la longitud de la estación de crecimiento y a los factores relacionados con la temperatura (Aizen y Woodcock, 1992). Alternativamente, el tiempo de maduración más corto (lo que podría implicar bellotas más pequeñas) de las latitudes más septentrionales podría estar genéti-

camente determinado, como resultado de la selección para la propagación de semillas viables bajo las restricciones de una estación de crecimiento más corta (Baker, 1972). Con todo, la opinión de Aizen y Patterson (1990) señala que las especies de *Quercus*, cuyas bellotas son las más grandes, alcanzan las mayores latitudes. Esto sugiere que el tamaño de las bellotas puede ser una característica morfológica importante como factor que limita la distribución de encinos actuales (Silvertown, 1989), pero parece requerirse más investigación al respecto y dentro de la amplitud de tamaños de bellotas por especie.

La morfología de las bellotas de encinos ha sido usada, principalmente, cuando se analizan diferencias entre individuos de una especie o entre especies cercanamente emparentadas. Así, Afzal-Rafii *et al.* (1992) estudiaron la morfología de bellotas de poblaciones de *Q. ilex* y *Q. rotundifolia* de sitios de España e Italia; sin encontrar diferencias significativas entre localidades, pero sí dentro de las poblaciones de cada especie. Con esto se constata el estrecho parentesco entre ambas taxa, las cuales son consideradas como una sola especie (*Q. ilex*) por algunos autores (Montoya, 1993).

La hibridación como causa de variabilidad en encinos

El polimorfismo observado en encinos, especialmente en algunos grupos de especies ("complejos" taxonómicos), ha sido interpretado como resultado, en algunos casos, de una larga historia de hibridación. Esto se ha propuesto para *Q. ilex* y *Q. rotundifolia* de Europa, las cuales se cree que se originaron en el oligoceno, siendo posible que desde entonces ya ocurría hibridación entre ellas y otras especies, como lo evidencia la variación encontrada en macrofósiles del terciario (Afzal-Rafii *et al.*, 1992). Para encinos de México, se ha comentado sobre la posibilidad de que la hibridación sea el origen de la acentuada plasticidad morfológica (Valencia y Delgado, 1995).

Según Daghljan y Crepet (1983), es razonable sugerir que la hibridación de encinos a menudo ha sido favorecida por cambios en la distribución geográfica, asociados con cambios climáticos en la escala geológica y la selección subsecuente de híbridos adaptados a nuevas condiciones ambientales. Esto pudo haber sido importante en la diversificación de *Quercus*.

Según Wilson (1992), actualmente y a lo largo de las costas del Pacífico de Norteamérica, cerca de un tercio de las especies de *Quercus* son semiespecies (sensu Grant, 1989), las cuales son reconocibles como entidades discretas, aun cuando ocasionalmente intercambian genes mediante hibridación. Una semiespecie se puede reconocer mediante la anatomía de sus flores y hojas. Sin embargo, de acuerdo con diversos estudios acerca del ADN entre los encinos blancos nativos del este de Norteamérica, se puede concluir que las especies de

Quercus que han desarrollado barreras de esterilidad son raras (Grant, 1989) y que, por tanto hay una interfertilidad acentuada. En efecto, las especies de encinos generalmente son interfértiles en muchas combinaciones y los híbridos naturales se pueden producir entre especies muy diferentes, tanto morfológica como fisiológicamente y, no obstante que muchas especies interfértiles muestran separación ecológica importante, algunos presentan traslape ecológico extensivo (Wilson, 1992).

Según Tucker (1961) y Tucker *et al.* (1961), hay evidencias de que *Quercus undulata*, una especie de encino blanco descrita del sudoeste de EE. UU., es parte de un complejo taxonómico altamente variable y posiblemente de origen híbrido entre varias especies, principalmente *Q. gambelii* y *Q. turbinella*, las cuales también se hibridan de manera natural con descendientes de *Q. undulata*. Esto ha traído como consecuencia la descripción de distintas especies (p. ej. *Q. pauciloba*) (Tucker *et al.*, 1961). Entre las especies de encinos de México que aparentemente intercambian material genético mediante hibridación se encuentran *Q. sideroxylla* con *Q. fulva* y ésta con *Q. crassifolia*, así como *Q. laeta* con *Q. obtusata* y ésta con *Q. rugosa* en Durango (observación personal del autor); *Q. mexicana* con *Quercus* sp. nva. (Zavala, en prensa), *Q. rugosa* con *Q. diversifolia*, *Q. glabrescens* y *Q. deserticola* y esta última con *Q. greggii* y *Q. diversifolia*, *Q. castanea* con *Q. eduardii*, además de *Q. laurina* con *Q. affinis* en Guerrero (Valencia y Delgado, 1995) y con *Q. orizabae* en Hidalgo (Zavala, 1995). Las mencionadas combinaciones por hibridación han producido individuos cuyas características son generalmente intermedias con los progenitores, además de que dichos individuos son muy difíciles de identificar. Sin duda, debe ser interesante el registro de híbridos naturales y representarlos en herbarios a fin de distinguirlos de ejemplares típicos de las distintas especies y tenerlos disponibles para posibles investigaciones sobre hibridación de encinos en México.

Variabilidad morfológica y el concepto de especie en encinos

La riqueza de especies y la variabilidad de los caracteres morfológicos de los encinos ha sido resaltada por distintos autores (Trelease, 1924; Muller, 1942; McVaugh, 1974; Zavala, 1990), quienes consignan lo complicado de su taxonomía y, en consecuencia, muestran diferencias en el concepto de especie. Por ejemplo, parece ser que Trelease (1924) tenía un concepto de especie poco conservador y mucho más restringido que Muller (1942), pues el primero de dichos autores reconoció 371 especies americanas, mientras que el segundo reconoció no más de 250, pudiendo ser aun menos. Según McVaugh (1974), cuyo concepto de especie parece ser más conservador, la tendencia en la sistemática de plantas de finales de los sesenta, fue reconocer la variación infraespecífica y minimizar la importancia de las variaciones individuales, cuando éstas pueden entenderse mejor como parte de la variación intrapoblacional. De

esta manera, muchas de las subespecies y variedades, incluyendo algunas especies nombradas por Trelease (1924), son actualmente aceptadas como partes integrales de unidades evolutivas más grandes (p. ej., varias especies en una sola) (McVaugh, 1974).

Más recientemente, entre finales de los ochenta y principios de los noventa, las cosas parecen haber cambiado, pues quimiotaxónomos, paleotaxónomos y botánicos, sistemáticos "modernos" y ortodoxos, parecen manejar conceptos disímiles que dificultan la unificación de criterios taxonómicos sobre el rango de especie en encinos. Por ejemplo, varios autores le dan más importancia a los caracteres vegetativos que a los reproductivos, otros se circunscriben a detalles (p. ej., pubescencia foliar) que deberían ser considerados de mejor manera en los niveles infraespecíficos. Afortunadamente, también hay autores que consideran la combinación de ambos tipos de caracteres, vegetativos y reproductivos (Muller, 1942; McVaugh, 1974), lo cual permite delimitar más discretamente las especies o determinarlas con precisión, o al menos con menor incertidumbre.

Los encinos, a causa de su variabilidad, presentan problemas peculiares para la aplicación del concepto de especie lo cual ha motivado su reconsideración (Van Valen, 1976). En efecto, Muller (1952) y Burger (1975) han mostrado que las poblaciones norteamericanas de encinos echan abajo el marco de referencia del concepto de especie. Esta discordancia también puede estar representada en otras especies de plantas, pero en los encinos es muy evidente, pues son conspicuos y bien estudiados en este sentido (Van Valen, 1976), y su frecuencia es suficientemente importante como para reconsiderar el concepto de especie. De acuerdo con Burger (1975), el concepto de especie biológica, definido por aislamiento genético, describe sistemas de poblaciones filéticamente independientes. Generalmente, este concepto se ha usado para especies de encinos que exhiben intercambio genético con otras llamadas especies. Por otra parte, se ha sugerido que las especies mexicas de *Quercus* pueden representar unidades filéticas en avance evolutivo al grado de especie (Grant, 1989). Así, la comparación con el concepto de especie biológica sugiere porqué el concepto clásico de especie ("especie morfológica") se ha retenido en encinos. El concepto de especie biológica parece ser un sistema poblacional de complejidad extraordinaria y difícil de delimitar en *Quercus*.

El concepto de especie considerado en este trabajo pretende ser conservador, con una delimitación del concepto a un ámbito morfológicamente concreto (Font Quer, 1953). Con ello se espera, a la manera de Muller (1942) y McVaugh (1974), delimitar la especie de tal manera que permita incluir el máximo posible de la variación compatible (coexistente entre los organismos de una supuesta unidad) dentro de un marco de orden común para el conjunto de individuos que la conforman. Pero tal conceptualización no está ajena al carácter subjetivo de los

límites específicos y, por lo tanto, expuesta a las modalidades de la interpretación personal de los especialistas (Font Quer, 1953). Es necesario analizar estos aspectos, debido a que parece haber cierta (en ocasiones mucha) incertidumbre en la delimitación implícita de las especies de encino en trabajos taxonómicos, de tal manera que las descripciones suelen incluir características morfológicas con una variabilidad restringida e indicando excepciones o valores extremos entre paréntesis. Muchas especies mexicanas parecen tener una variabilidad tan grande que podrían señalarse como carácter de las mismas, principalmente las que tienen una distribución muy amplia (p. ej. *Q. crassifolia*, *Q. oleoides*, *Q. rugosa*). Estas, a propósito, podrían ser analizadas en detalle para determinar posibles subespecies con base en características ambientales asociadas con su distribución geográfica; esto podría ayudar a entender posibles patrones de variación. Cabe hacer notar que prácticamente no se describen subespecies para encinos mexicanos, no porque no las haya, sino por la dificultad para definir de manera concreta los límites específicos.

El problema del número de especies de encinos de México (¿cuántas hay realmente en el país?)

Los encinos se agrupan taxonómicamente en dos, tres, seis o hasta siete subgéneros, lo cual depende de los criterios adoptados por los especialistas del género. Además de agruparlos en subgéneros, éstos, a su vez, se subdividen en un número variable de secciones. Estas últimas, debido al carácter complejo del género, al escaso conocimiento taxonómico y sistemático del mismo y a las discordancias entre los especialistas, se usan poco y no se han actualizado ni propuesto otras nuevas para encinos de México. Esto último ha hecho que el uso de secciones carezca de utilidad práctica.

Existen diversas propuestas de tratamiento sistemático para *Quercus*, en las cuales éste se puede subdividir en dos a seis subgéneros. Ante las distintas opiniones y la dificultad para la unificación de criterios, la consideración de los subgéneros de encinos mexicanos podría tomarse en cuenta sin trascendencia para los objetivos del presente trabajo, sin que esto signifique subestimar la importancia del tratamiento taxonómico del género. En realidad este es un asunto relevante; la determinación de un encino al nivel de subgénero es de importancia porque significa diferencias morfológicas, fisiológicas, anatómicas y, por tanto, de uso. Esto es que un encino rojo, por ejemplo, no puede usarse para lo mismo que uno blanco.

Como quiera que sea, las especies de encinos mexicanos son representantes de los subgéneros reconocidos *Erythrobalanus* (subgénero *Quercus*, Sección *Lobatae* sensu Nixon, 1993b; encinos rojos), *Lepidobalanus* (subgénero *Quercus*, Sección *Quercus*, sensu Nixon, 1993b; o *Leucobalanus*, encinos blancos) y *Protobalanus* (Subgénero *Quercus*, Sección *Protobalanus* sensu Nixon, 1993b; encinos intermedios o de cúpula dorada o "mez-

clados"), de acuerdo con la mayoría de los autores y aproximadamente en una proporción de 48, 49 y 3 %, respectivamente. *Protobalanus* presenta tan pocas especies en el país (tres o cuatro en zonas del norte y limítrofes con EE. UU.) que es poco conocido y a menudo no tomado en cuenta, razón por la cual los encinos de México se consideran blancos y rojos.

Gran parte de las especies conocidas de *Quercus* son morfológicamente variables, además de hibridarse con relativa facilidad y mostrar, consecuentemente, introgresión genética (intercambio genético entre híbridos y sus progenitores). Como resultado, existe un gran número de nombres para las especies, especialmente para las mexicanas, lo cual ha provocado confusión y descripciones repetidas. Este problema se acentúa por la alta variabilidad de la morfología foliar y de frutos de los encinos, así como de los caracteres asociados a ambos. Así, los encinos de México han sido motivo de frustración para algunos botánicos, debido a que muchas especies se han descrito en diversas ocasiones.

Aunado a lo mencionado en párrafos anteriores, las relaciones taxonómicas de muchas especies son desconocidas, lo cual limita fuertemente el uso de las secciones en el tratamiento taxonómico de grupos de encinos mexicanos. Además, los nombres sinónimos de especies del país son numerosos pero muchos son aceptados por algunos autores e ignorados por otros. Por ejemplo, Trelease (1924) reconocía 371 especies para América, mientras que McVaugh (1974) estima unas 250; Muller (1942) consideraba unas 46 para Centroamérica, incluida parte de México. Para el caso de México, varios autores han reconocido un número variable de especies que va de 125 (Little, 1979), 140 (Zavala, 1990), 135-150 (Nixon, 1993a), 150 (Rzedowski, 1978) y hasta 250 (Martínez, 1951) y 253 (Trelease, 1924). Estas dos últimas cifras parecen exageradas.

La revisión de especies del país, en consideración de los nombres sinónimos, permite señalar que las especies mexicanas son alrededor de 150, lo cual coincide con estimaciones de algunos autores (Rzedowski, 1978; Nixon, 1993a; Zavala, 1995). Vale señalar que de los 371 nombres de encinos americanos propuestos por Trelease (1924), 70 % ha pasado a formar parte de la larga lista de sinónimos de especies reconocidas por autores más recientes (Muller y McVaugh, 1972; McVaugh, 1974; Valdez y Aguilar, 1983; Zavala, 1995; Zavala *et al.*, 1999). González (1993) incluye una lista de 234 especies para el país, señalando 213 como "válidas"; sin embargo, dicho trabajo es preliminar, fue basado sólo en material bibliográfico e incluye muchos nombres considerados como sinónimos por especialistas.

Por ahora, parece complicado proponer una lista definitiva de especies de encinos de México, debido a que, como se ha dicho recientemente (Zavala, 1998), no se ha revisado el género y no hay especialistas familiarizados con el mismo a lo largo y ancho del territorio nacional.

Esto significa que aún hay mucho trabajo por hacer acerca de los encinos del país. Las especies reconocidas como válidas y cuyo número puede servir como referencia para una estimación cercana de las que existen en México, se presentan en el anexo; todas ellas son más o menos reconocidas en la literatura, pero se acepta que fue difícil incluir otras sin tener alguna duda de su validez. Sin embargo, no se descarta que podrían describirse nuevas especies dado su conocimiento incompleto en el país y que por tanto, podrían aumentar la lista. Para tener una relación de los sinónimos de encinos de México que sirva como referencia, se recomienda el trabajo de Zavala *et al.* (1999).

CONCLUSIONES

La variabilidad morfológica externa de los encinos de México ha limitado su comprensión como grupo taxonómico, al grado de que el concepto de especie se aplica de manera amplia o estrecha (conservadora o no). En consecuencia, se ha dado la descripción de nuevas especies del género con base en características morfológicas que para otros grupos de plantas podrían ser importantes al nivel de subespecie; ello ha contribuido en el aumento del número de sinónimos y, por tanto, de su confusión. Al respecto, se requiere del uso de mayor número de rasgos morfológicos para la delimitación de especies, además de considerar la amplitud de su variación intraespecífica.

Falta discernir problemas taxonómicos generados con la variabilidad morfológica, así como indagar posibles propuestas de nuevas y tal vez numerosas subespecies, al igual que sobre la ecología y fitogeografía de encinos. El análisis de la variabilidad podría ayudar a entender las relaciones entre condiciones ambientales y las características morfológicas externas de los encinos mexicanos, así como de posibles patrones de variabilidad en distintas zonas geográficas.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece al Dr. Edmundo García Moya de la Especialidad de Botánica, Colegio de Postgraduados, y al Dr. J. Rogelio Aguirre Rivera del Instituto de Investigaciones de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, por la revisión crítica de una primera versión de este trabajo y sus atinadas sugerencias. Asimismo, se agradece a los revisores anónimos de la Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente por la revisión crítica y observaciones a este trabajo, con lo cual fue más comprensible.

LITERATURA CITADA

AFZAL-RAFII, Z.; DODD, R. S.; PELLEAU, Y. 1992. Mediterranean evergreen oak diversity: morphological and chemical variation of acorns. *Canadian Journal of Botany* 70: 1459-1466.

- AIZEN, M. A.; PATTERSON, W. A. 1990. Acorn size and geographical range in the North American oaks. *Journal of Biogeography* 17: 327-332.
- AIZEN, M. A.; WOODCOCK, H. 1992. Latitudinal trends in acorn size in eastern North American species of *Quercus*. *Canadian Journal of Botany* 70: 1218-1222.
- ANÓNIMO. 1965. *Silvics of forest trees of the United States (Quercus)*. U. S. Forest Serv. Dept. Agr. Handb. 271. Washington, D. C. pp. 557-640.
- BAKER, H. G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010.
- BURGER, W. 1975. The species concept in *Quercus*. *Taxon* 24 (1): 45-50.
- CECICH, R. A. 1996. The reproductive biology of *Quercus* with emphasis on *Q. rubra*. *Journal of International Oak Society* 7: 10-20.
- CLITZENSTEIN, J.; HARCUMBE, P. A. 1979. Site-specific changes in the bark texture of *Quercus falcata* Michx. (southern red oak). *American Journal of Botany* 66 (6): 668-672.
- COLLINGWOOD, C. H.; BRUSH, W. B. 1984. *Knowing your trees*. American Forest Association. Washington, D. C. 391 p.
- DAGHLIAN, C. P.; CREPET, W. L. 1983. Oak catkins and fruits from the Oligocene Catahoula formation and their evolutionary significance. *American Journal of Botany* 70 (5): 639-649.
- DE LA SOTA, R. E. 1967. *La taxonomía y la revolución en las ciencias biológicas*. Departamento de Asuntos Científicos, Secretaría General, Organización de los Estados Americanos. Washington, D. C. 86 p.
- DERBY, R. W.; GATES, D. M. 1966. The temperature of tree trunks calculated and observed. *American Journal of Botany* 53: 580-587.
- EAMES, A. J. 1961. *Morphology of the angiosperms*. McGraw-Hill. New York. 518 p.
- FONT QUER, P. 1953. *Diccionario de Botánica*. Labor. Barcelona. 1244 p.
- GONZÁLEZ R., R. 1993. La diversidad de los encinos mexicanos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44: 125-142.
- GRANT, V. 1989. *Especiación vegetal*. Limusa. México, D. F. 587 p.
- HARDIN, J. W. 1979. Patterns of variation in foliar trichomes of eastern North American *Quercus*. *American Journal of Botany* 66 (5): 576-585.
- HARLOW, W. M.; HARRAR, E. S. 1968. *Textbook of dendrology*. 5th ed. McGraw-Hill. N. Y. 193 p.
- IRGENS-MOLLER, H. 1955. Forest-tree genetics research: *Quercus* L. *Economic Botany* 9: 53-71.
- KAUL, R. B. 1985. Reproductive morphology of *Quercus* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 72 (12): 1962-1977.
- LITTLE, E., Jr. 1979. Checklist of United States trees (native and naturalized). United States Department of Agriculture. *Agricultural Handbooks* 541. Washington, D. C. 373 p.
- LITTLE, E., Jr. 1980. *The Audubon Society field guide to Northern American trees, western region*. Alfred A. Knoff. New York. 639 p.
- LÓPEZ A., A. 1979. Variabilidad de las hojas de *Quercus oleoides sagraeana* (Fagales: Fagaceae). *Academia de Ciencias de Cuba, Ciencias Biológicas* 3: 59-64.
- LLAMAS, F.; PÉREZ-MORALES, C.; ACEDO, C.; PENAS, A. 1995. Foliar trichomes of the evergreen and semi-deciduous species of the genus *Quercus* (Fagaceae) in the Iberian Peninsula. *Botanical Journal of the Linnean Society* 117 (1): 47-57.

- MARTÍNEZ, M. 1951. Los encinos de México y Centroamérica. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 22: 350-368.
- McVAUGH, R. 1974. Flora novo-galiciana. Contribution from the University of Michigan Herbarium 12, Part I (3): 1-93.
- MONTOYA O., J. M. 1993. Encinas y encinares. 2a. ed. Mundi-Prensa. Madrid. 131 p.
- MULLER, C. H. 1942. The Central American species of *Quercus*. U.S. Dept. Agr. Misc. Publ. 477: 1-92. Pl. 1-124.
- MULLER, C. H. 1951. The oaks of Texas. Contr. Texas Research Foundation 1, pt. 3: i-v, 21-311.
- MULLER, C. H. 1952. Ecological control of hybridization in *Quercus*: a factor in the mechanism of evolution. Evolution 6: 147-161.
- MULLER, C. H. 1955. The origin of *Quercus* in Cuba. Revista de la Sociedad Cubana de Botánica 12 (3): 41-47.
- MULLER, C. H.; McVAUGH, R. 1972. The oaks (*Quercus*) described by Neé (1801) and by Humboldt & Bonpland (1809), with comments on related species. Contribution from the University of Michigan Herbarium 9: 507-522.
- NIXON, K. C. 1993a. The genus *Quercus* in México. In: Ramamoorthy, T. P.; Bye, R.; Lot, A.; Fa, J. (eds.) Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. pp. 447-458.
- NIXON, K. C. 1993b. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. Annals of Science Forestry 50 (1): 25-34.
- NIXON, K. C.; MULLER, C. H. 1992. The taxonomic resurrection of *Quercus laceyi* Small. (Fagaceae). Sida 15 (1): 57-69.
- NIXON, K. C.; STEELE, K. P. 1981. A new species of *Quercus* (Fagaceae) from southern California. Madroño 28 (4): 210-219.
- RICE, K. J.; GORDON, D. R.; HARDISON, J. L.; WELKER, J. M. 1991. Intraspecific phenotypic variation and ecological genetics of blue oak (*Quercus douglasii* Hook. & Arn.). In: Standiford, R. B. (tech. coord.) Proceedings of the symposium on oak woodlands and hardwood rangeland management; Davis, CA. Gen. Tech. Rep. PSW-126. Berkeley, CA. Pacific Southwest Research Station, Forest Serv., U.S. Dept. Agr. pp. 59-63.
- RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D. F. 432 p.
- SCHLICHTING, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual Review of Ecology and Systematic 17: 667-693.
- SILVERTOWN, J. 1989. The paradox of seed size and adaptation. Trends in Ecology & Evolution 4: 21-26.
- SPELLENBERG, R. 1992. A new species of black oak (*Quercus*, subgénero *Erythrobalanus*, Fagaceae) from the Sierra Madre Occidental, México. American Journal of Botany 79 (10): 1200-1206.
- TRELEASE, W. 1924. The American oaks. Memoris of the National Academical Science 20: 1-255. Pl. 1-420.
- TUCKER, J. M. 1961. Studies in the *Quercus undulata* complex. I. A preliminary statement. American Journal of Botany 48 (3): 202-208.
- TUCKER, J. M.; COTTAM, W. P.; DROBNICK, R. 1961. Studies in the *Quercus undulata* complex. II. The contribution of *Q. turbinella*. American Journal of Botany 48 (4): 329-339.
- TURNER, J. M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? Functional Ecology 8: 669-675.
- VALDEZ T., V.; AGUILAR E., M. L. 1983. El género *Quercus* en las unidades fisiográfico florísticas del municipio de Santiago, Nuevo León, México. Bol. Téc. Núm. 98: 1-94. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, SARH. México, D. F.
- VALENCIA A., S. 1989. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 183 p.
- VALENCIA A., S.; DELGADO S., A. 1995. Arquitectura de hojas como una herramienta taxonómica en el reconocimiento de individuos de encinos pertenecientes a *Q. affinis* Scheid y *Q. laurina* Humboldt & Bonpland. In: Marroquín de la F., J. S. (ed.) Memorias del III Seminario Nacional Sobre Utilización de Encinos, tomo II; 4-6 de noviembre de 1992, Linares, N. L. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, N. L. México. pp.850-859.
- VAN VALEN, L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. Taxon 25 (2/3): 233-239.
- VIA, S.; LANDE, R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. Evolution 39: 505-522.
- WILSON, E. O. 1992. The diversity of life. Harvard University Press. Massachusetts. 424 p.
- ZAVALA Ch., F. 1989. Identificación de encinos de México. División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 150 p.
- ZAVALA Ch., F. 1990. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. Ciencia y Desarrollo 16 (95): 43-51.
- ZAVALA Ch., F. 1995. Encinos hidalgüenses. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 133 p.
- ZAVALA Ch., F. 1998. Observaciones sobre la distribución de encinos en México. Polibotánica 8: 47-64.
- ZAVALA Ch., F. 2000. Nuestros peculiares encinos mexicanos. Especies 9 (1): 19-24.
- ZAVALA Ch., F. (En prensa). A new species of red oak (*Quercus sect. Lobatae*) from Central of Mexico. International Oaks 10: 1-4.
- ZAVALA Ch., F.; Estrada M., E.; Arriola P., V. J. 1999. Los encinos del herbario de la Universidad Autónoma Chapingo. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 116 p.

ANEXO. Relación de especies de encinos de México, una aproximación. [Algunas especies han sido reubicadas en series diferentes de las propuestas por varios autores (Trelease, 1924; Martínez, 1951), de acuerdo con características morfológicas, pero no se presenta la explicación ni la tipificación de las mismas; otras especies podrían ser ubicadas en una serie diferente, debido a que el nombre propuesto para la misma se deriva de un sinónimo].

Especie	Subgénero y Serie
	ERYTHROBALANUS
<i>Q. acatenangensis</i> Trel.	- Serie ACATENANGENSES
<i>Q. acutifolia</i> Née	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. anglohondurensis</i> C. H. Mull.	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. canby</i> Trel.	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. conspersa</i> Benth	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. cupreata</i> Trel. & Mueller	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. monserratensis</i> C. H. Mull.	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. paxtalensis</i> Muller	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. sartorii</i> Liebm.	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. skinneri</i> Benth.	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. uxoris</i> McVaugh	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. xalapensis</i> Humb. & Bonpl.	- S. ACUTIFOLIAE
<i>Q. kelloggii</i> Newberry	- S. AGRIFOLIAE
<i>Q. wislizennii</i> A. DC.	- S. AGRIFOLIAE
<i>Q. agrifolia</i> Née	- S. AGRIFOLIAE
<i>Q. aristata</i> Hooker & Arnott	- S. ARISTATAE
<i>Q. duratifolia</i> C. H. Mull.	- S. ARISTATAE
<i>Q. elliptica</i> Née	- S. ARISTATAE
<i>Q. sapotifolia</i> Liebm.	- S. ARISTATAE
<i>Q. eugeniifolia</i> Liebm.	- S. ARISTATAE
<i>Q. benthami</i> A. DC.	- S. BENTHAMIAE
<i>Q. brenesii</i> Trel.	- S. BRENESIAE
<i>Q. candicans</i> Née	- S. CALLOPHYLLAE
<i>Q. castanea</i> Née	- S. CASTANEA
<i>Q. gravesii</i> Sudworth	- S. COCCINEAE
<i>Q. coccolobifolia</i> Trel.	- S. COCCOLOBIFOLIAE
<i>Q. crassifolia</i> Humb. & Bonpl.	- S. CRASSIFOLIAE
<i>Q. dysophylla</i> Benth.	- S. CRASSIFOLIAE
<i>Q. fulva</i> Liebm.	- S. CRASSIFOLIAE
<i>Q. hintonii</i> Warb.	- S. CRASSIFOLIAE
<i>Q. planipocula</i> Trel.	- S. CRASSIFOLIAE
<i>Q. crispifolia</i> Trel.	- S. CRASSIFOLIAE
<i>Q. durifolia</i> von Seemen	- S. DURIFOLIAE
<i>Q. eduardii</i> Trel.	- S. DURIFOLIAE
<i>Q. emoryi</i> Torrey	- S. DURIFOLIAE
<i>Q. viminea</i> Trel.	- S. DURIFOLIAE
<i>Q. hypoleucoides</i> Camus	- S. HYPOLEUCAE
<i>Q. scytophylla</i> Liebm.	- S. HYPOLEUCAE
<i>Q. sideroxylla</i> Humb. & Bonpl.	- S. HYPOLEUCAE
<i>Q. hintoniorum</i> Nixon*	- S. HYPOXANTHAE
<i>Q. hypoxantha</i> Trel.	- S. HYPOXANTHAE
<i>Q. affinis</i> Scheidweiler	- S. LANCEOLATAE
<i>Q. laurina</i> Humb. & Bonpl.	- S. LANCEOLATAE
<i>Q. orizabae</i> Liebm.	- S. LANCEOLATAE
<i>Q. crassipes</i> Humb. & Bonpl.	- S. MEXICANAE
<i>Q. crispipilis</i> Trel.	- S. MEXICANAE
<i>Q. depressa</i> Humb. & Bonpl.	- S. MEXICANAE
<i>Q. mexicana</i> Humb. & Bonpl.	- S. MEXICANAE
<i>Quercus</i> sp. nov.	- S. MEXICANAE
<i>Q. cedrocensis</i> C. H. Muller	- S. PENINSULARES
<i>Q. devia</i> Goldman.	
<i>Q. penninsularis</i> Trel.	- S. PENINSULARES
<i>Q. praineana</i> Trel.	- S. PRAINEANAE
<i>Q. urbanii</i> Trel.	- S. RACEMIFLORAE
<i>Q. rysophylla</i> Weatherby	- S. RYSOPHYLLAE
<i>Q. gentryi</i> Muller	- S. SALICIFOLIAE
<i>Q. salicifolia</i> Née	- S. SALICIFOLIAE
<i>Q. galeanensis</i> Mueller*	- S. SALTILLENSES
<i>Q. saltillensis</i> Trel.	- S. SALTILLENSES
<i>Q. deliquescens</i> Muller	- S. ¿?
	LEPIDOBALANUS
<i>Q. arizonica</i> Sargent	- S. ARIZONICAE
<i>Q. mohriana</i> Buck. in Rydb.	- S. ARIZONICAE
<i>Q. praeco</i> Trel.	- S. ARIZONICAE
<i>Q. boqueronae</i> Trel.	- S. BOQUERONEAE
<i>Q. magnoliifolia</i> Née	- S. CIRCINATAE
<i>Q. corrugata</i> Hooker	- S. CORRUGATAE
<i>Q. galeottii</i> Martens	- S. CORRUGATAE
<i>Q. ovandensis</i> Matuda	- S. CORRUGATAE
<i>Q. deserticola</i> Trel.	- S. DESERTICOLAE
<i>Q. diversifolia</i> Née	
<i>Q. greggii</i> (A. DC.) Trel.	- S. DESERTICOLAE
<i>Q. berberidifolia</i> Liebm.*	- S. DUMOSAE
<i>Q. dumosa</i> Nutt.	- S. DUMOSAE
<i>Q. graciliformis</i> C. H. Mull.*	- S. DUMOSAE
<i>Q. turbinella</i> Greene	- S. TURBINELLAE
<i>Q. durandii</i> Buckl.	- S. DURANDIAE
<i>Q. gambellii</i> Nutt.	- S. GAMBELLIAE
<i>Q. toumeyii</i> Sargent	- S. GAMBELLIAE
<i>Q. undulata</i> Torr.	- S. GAMBELLIAE

<i>Q. excelsa</i> Liebm.	- S. GERMANAE	<i>Q. sebifera</i> Trel.	- S. OPACAE
<i>Q. germana</i> Schlecht. & Cham.	- S. GERMANAE	<i>Q. peduncularis</i> Née	- S. PEDUNCULARES
<i>Q. martinezii</i> Muller	- S. GERMANAE	<i>Q. polymorpha</i> Schlecht. & Cham.	- S. POLYMORPHAE
<i>Q. glabrescens</i> Bentham	- S. GLABRESCENTES	<i>Q. splendens</i> Née	- S. POLYMORPHAE
<i>Q. lancifolia</i> Cham. & Schlecht.	- S. GLABRESCENTES	<i>Q. cordifolia</i> Trel.	- S. POTOSINAE
<i>Q. glaucescens</i> Humb. & Bonpl.	- S. GLAUCESCENTES	<i>Q. potosina</i> Trel.	- S. POTOSINAE
<i>Q. depressipes</i> Trel.	- S. GLAUCOIDEAE	<i>Q. tinkhamii</i> Muller	- S. POTOSINAE
<i>Q. glaucoides</i> Mart. & Gal.	- S. GLAUCOIDEAE	<i>Q. muhlenbergii</i> Engelm.	- S. PRINOIDEAE
<i>Q. laceyi</i> Small.	- S. GLAUCOIDEAE	<i>Q. repanda</i> Humb. & Bonpl.	- S. REPANDAE
<i>Q. chihuahuensis</i> Trel.	- S. GRISEAE	<i>Q. reticulata</i> H.B.K.	- S. RETICULATAE
<i>Q. grisea</i> Liebm.	- S. GRISEAE	<i>Q. rugosa</i> Née	- S. RETICULATAE
<i>Q. intricata</i> Trel.	- S. GRISEAE	<i>Q. segoviensis</i> Liebm.	- S. TUBERCULATAE
<i>Q. insignis</i> Mart. & Gal.	- S. INSIGNES	<i>Q. subspathulata</i> Trel.	- S. TUBERCULATAE
<i>Q. invaginata</i> Trel.	- S. INVAGINATAE	<i>Q. tuberculata</i> Liebm.	- S. TUBERCULATAE
<i>Q. laeta</i> Liebm.	- S. LAETAE	<i>Q. pungens</i> Liebm	- S. VASELLANAE
<i>Q. resinosa</i> Liebm.	- S. MACROPHYLLAE	<i>Q. brandegei</i> Goldman	- S. VIRENTES
<i>Q. frutex</i> Trel.	- S. MICROPHYLLAE	<i>Q. fusiformis</i> Small.	- S. VIRENTES
<i>Q. microphylla</i> Née	- S. MICROPHYLLAE	<i>Q. oleoides</i> Schlecht. & Cham.	- S. VIRENTES
<i>Q. obtusata</i> Humb. & Bonpl.	- S. OBTUSATAE	<i>Q. virginiana</i> Trel.	- S. VIRENTES
<i>Q. engelmannii</i> Greene	- S. OBLONGIFOLIAE	<i>Q. ajoensis</i> Muller	- S. ¿?
<i>Q. oblongifolia</i> Torrey	- S. OBLONGIFOLIAE	<i>Q. microlepis</i> Trel. & Mueller*	- S. ¿?
<i>Q. perpallida</i> Trel.	- S. OBLONGIFOLIAE	<i>Q. pacayana</i> Muller	- S. ¿?
<i>Q. oocarpa</i> Liebm.	- S. OOCARPAE	<i>Q. pinnativenulosa</i> Mueller*	- S. ¿?
<i>Q. pilarius</i> Trel.	- S. OOCARPAE		
<i>Q. ceripes</i> Trel.	- S. OPACAE		PROTOBALANUS
<i>Q. chuhuichupensis</i> C. H. Muller	- S. OPACAE	<i>Q. chrysolepis</i> Liebm.	- S. CHRYSOLEPIDES
<i>Q. filiformis</i> Mühlenberg	- S. OPACAE	<i>Q. palmeri</i> Engelm	- S. CHRYSOLEPIDES
<i>Q. mac-dougalli</i> Martínez	- S. OPACAE	<i>Q. tomentella</i> Engelm	- S. CHRYSOLEPIDES
<i>Q. pringlei</i> von Seemen	- S. OPACAE		

Las especies con * y con ¿? Son inciertas para el autor en cuanto a su carácter de especie y ubicación en una serie.