

ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN MORFOLÓGICA FOLIAR EN *Quercus laeta* Liebm. EN EL PARQUE NACIONAL LOS MÁRMOLES, HIDALGO, MÉXICO

E. Á. Zúñiga¹; A. Sánchez-González¹;
D. Granados Sánchez²

¹Laboratorio de Sistemática Vegetal, Centro de Investigaciones Biológicas,
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Ciudad Universitaria,
km 4.5 Carretera Pachuca-Tulancingo. Mineral de la Reforma, Hidalgo.

C. P. 42184. MÉXICO. Tel. (01)-771 71 7-20-00.

Correo electrónico: angel_choks@hotmail.com arturosg@uaeh.edu.mx

²División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo,
km 38.5 Carretera México-Texcoco, Chapingo, Estado de México. C. P. 56230. MÉXICO.

RESUMEN

Es poco el conocimiento sobre las especies de *Quercus* en México, debido a su amplia distribución, alta variabilidad morfológica y la capacidad de formar híbridos, lo cual dificulta su taxonomía. El objetivo de este estudio fue contribuir al conocimiento de la variación morfológica foliar de *Q. laeta*, en el Parque Nacional Los Mármoles (PNM), la segunda área natural protegida con mayor superficie del estado de Hidalgo. Se midieron 17 caracteres morfológicos en 470 hojas, recolectadas de la mitad inferior de la copa de 47 árboles. Todos los caracteres presentaron distribución normal. El análisis de varianza anidada mostró que la variación en la morfología de las hojas de *Q. laeta* entre localidades fue significativa sólo en el diámetro de la vena media en la parte central y basal y en el diámetro del pecíolo en la base de la hoja; a nivel de individuos la variación morfológica fue significativa en 94 % de las características analizadas. El análisis discriminante mostró que los caracteres que difieren significativamente entre localidades son: ancho máximo de la hoja, distancia entre suturas apicales y basales, distancia entre lóbulos apicales y basales, longitud de la hoja y diámetro del pecíolo. Algunas de las características morfológicas foliares analizadas pueden considerarse como específicas de *Q. laeta*.

PALABRAS CLAVE: encinos, variabilidad foliar, área natural protegida, altitud.

LEAF MORPHOLOGY OF *Quercus laeta* Liebm. IN LOS MÁRMOLES NATIONAL PARK, HIDALGO, MÉXICO

SUMMARY

Little is known about the species of *Quercus* in Mexico, due to its wide distribution, high intraspecific morphological variability and its capacity to form hybrids, which makes taxonomy of the genus difficult. The objective of the present study was to contribute to knowledge on foliar morphological variation of *Q. laeta*, a widely distributed species in Los Mármoles National Park (PNM), the second-largest natural protected area in the state of Hidalgo. Seventeen morphological characteristics were measured in 470 leaves collected from the lower halves of the canopies of 47 trees. All characteristics examined showed a normal distribution; a nested analysis of variance showed that the only significant morphological differences in *Q. laeta* leaves between sites were diameter of the midvein in the central and basal portion of the leaf and petiole diameter at the base of the leaf. At the level of individuals, morphological variation was significant in 94 % of the characteristics analyzed. Discriminant analysis showed that the characters that differed significantly among sites were maximum width of the leaf, distance between apical and basal sutures, distance between apical and basal lobules, leaf length, and petiole diameter. Some of the foliar morphological characteristics analyzed can be considered specific to *Q. laeta*.

KEY WORDS: oaks, foliar variability, natural protected area, altitude.

INTRODUCCIÓN

Los encinos han sido utilizados por el hombre desde tiempos remotos para obtención de madera, como alimento, fuente de taninos, curtido de pieles y en la medicina. Estas plantas, conocidas también como robles o belloteros pertenecen al género *Quercus*, uno de los más importantes a nivel mundial (Mass, 1977; Bonfil, 1993; Challenger, 1998).

El género *Quercus* es el de mayor diversidad dentro de la familia Fagaceae, se distribuye principalmente en las regiones templadas y secundariamente en regiones tropicales y subtropicales del hemisferio norte (Manos *et al.*, 1999). La riqueza de especies de *Quercus* es difícil de precisar, se estima que puede haber entre 300 y 600 en el planeta. En México existen entre 135-161 especies de encinos, lo que lo convierte en el poseedor del mayor número de especies a nivel mundial (Nixon 1993; Valencia, 2004).

Quercus se considera taxonómicamente complicado, por su gran variabilidad morfológica (Romero *et al.*, 2000). La morfología foliar está determinada genéticamente, pero la intensa presión de selección a la que están sometidas las hojas da como resultado diferentes fenotipos, dependiendo del medio en que se desarrollan (Bacilieri *et al.*, 1995). La hoja de los encinos es un órgano fácil de obtener y en el que se pueden observar gran cantidad de caracteres morfológicos que permiten diferenciar a las especies (Borazan y Babac, 2003). La arquitectura foliar de los encinos ha demostrado ser una herramienta importante en el reconocimiento taxonómico de hojas fósiles y en la caracterización de algunas especies actuales (Martínez-Cabrera *et al.*, 2003).

Los patrones de variación morfológica en poblaciones naturales son producto del flujo de genes, selección natural, plasticidad fenotípica, deriva genética y causas históricas. Existen muchos trabajos que han identificado la variación en las características fenotípicas como resultado de estos factores (Dobzhansky *et al.*, 1993; Borazan y Babaç, 2003).

El conocimiento de los patrones y amplitud de variación en la morfología foliar de las especies de encino puede contribuir a la clarificación de la compleja taxonomía del género (Romero *et al.*, 2000; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; González-Rodríguez y Oyama, 2005).

El presente trabajo está encaminado a conocer la variación en la morfología foliar de *Quercus laeta*, especie de amplia distribución en México y en el Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, con el fin de generar información básica y detallada sobre esta especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Parque Nacional Los Mármoles tiene una superficie de 23,150 ha y se localiza entre las coordenadas 20° 45'

39" y 20° 58' 22" de latitud norte y 99° 08' 57" y 99° 18' 39" de longitud oeste. Se encuentra al oeste de la porción boreal del estado de Hidalgo y cubre áreas de los municipios de Jacala, Nicolás Flores, Pacula y Zimapán (SARH, 1994) (Figura 1).



FIGURA 1. Localización del Parque Nacional Los Mármoles, dentro del estado de Hidalgo, México.

Fisiografía. Forma parte de la región conocida como Sierra Gorda, dentro de La Sierra Madre Oriental, dos referencias topográficas importantes son la Barranca de San Vicente y el Cerro Cangandó (SARH, 1994, CONANP, 2007).

Hidrología. Se encuentra en la Región Hidrológica Núm. 26, en la denominada Cuenca del Bajo Río Pánuco (SARH, 1994).

Clima. De acuerdo a la clasificación climática de Köppen, se presentan dos tipos de climas: templado subhúmedo y semicálido subhúmedo, ambos con lluvias en verano (SARH, 1994).

Geología. Las rocas que afloran en Los Mármoles, comprenden rocas sedimentarias marinas, rocas metamórficas y rocas ígneas intrusivas y extrusivas (SARH, 1994).

Suelos. Los suelos son de tipo feozem, litosol, luvisol, regosol y rendzinas (SARH, 1994).

Vegetación. Los principales tipos de vegetación son: bosque de encino, bosque de pino, bosque de encino-pino, bosque de pino-encino, bosque de enebro o tascate, pastizal inducido y matorral xerófilo (CONANP, 2007; Ramírez *et al.*, 2009).

Trabajo en campo y de laboratorio

La recolección de las hojas de *Q. laeta* se realizó en 15 sitios de muestreo, dentro de seis localidades; el procedimiento fue la elección al azar de cinco individuos por sitio, sin embargo en varios sitios se encontraron menos individuos, por lo que la población total fue de 47 árboles. De cada individuo se obtuvieron 10 hojas maduras de la

mitad inferior de la copa y se colocaron dentro de bolsas de papel de estraza, etiquetadas para su posterior medición.

La elección de las características morfológicas se basó en estudios previos realizados con distintas especies de encinos (Martínez-Cabrera *et al.*, 2003; Valencia y Delgado, 2003; Ponton *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; González-Rodríguez y Oyama, 2005) y en criterios relacionados con la morfología foliar de la especie: como en *Quercus laeta* los lóbulos basales son comúnmente asimétricos, la longitud del pecíolo (LP) se midió en el lado de la hoja con lóbulo más corto y la longitud de la lámina (LH) en el lado contrario, por lo que la suma de LH y LP es mayor que la longitud total de la hoja (LTH). Las 17 características analizadas se presentan en el Cuadro 1 y la Figura 2.

La variación en las características morfológicas de las hojas entre sitios e individuos se estimó con estadística descriptiva, análisis discriminante y análisis de varianza anidada (Johnson, 2000; McCune y Grace, 2002).

RESULTADOS

Los valores de las 17 características morfológicas, para las 470 hojas analizadas (Cuadro 1), muestran una distribución de probabilidad normal (Figura 2), de acuerdo con la prueba de normalidad de Chi-cuadrada. Como patrón general se observa que el intervalo de variación en los tamaños de cada una de las características de la hoja es muy amplio.

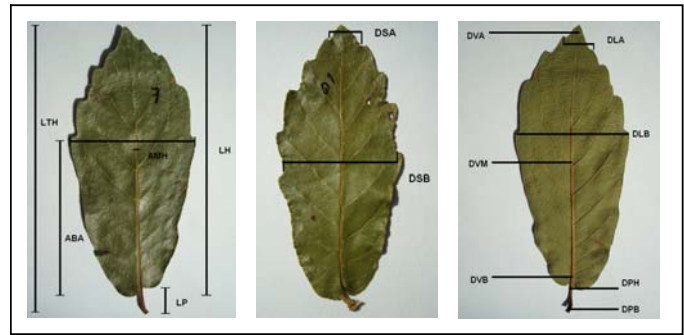


FIGURA 2. Esquema de hojas de *Q. laeta*, donde se ilustra cómo se realizaron las mediciones de los caracteres morfológicos (ver significado de las letras en el Cuadro 1).

El análisis discriminante (AD) indica que existe una separación significativa en las características morfológicas foliares entre las localidades estudiadas. Diez caracteres del total fueron estadísticamente significativos ($P < 0.01$) en las dos primeras funciones discriminantes. Los caracteres más importantes, por su mayor valor de lambda de Wilk's fueron el diámetro de la vena media en la parte basal, el ancho máximo de la hoja, la distancia entre las suturas apicales y la distancia entre lóbulos basales (Cuadro 2). Los dos primeros ejes del modelo explican el 82.7 % de la variación en la morfología de las hojas entre las localidades, lo cual sugiere la existencia de factores ambientales relacionados con estos ejes de variación.

Aunque la superposición de los valores de las características foliares es mínima entre las localidades

CUADRO 1. Características foliares utilizadas para el análisis de la variación morfológica y resumen estadístico de los datos de la población total de hojas de *Q. laeta*, en el PNM.

Variable	Descripción	Media	D.E.	Valor Mínimo	Valor Máximo	Prueba de normalidad
LH	Longitud de hoja	9.74	2.37	5.2	20.3	64.30**
AMH	Ancho máximo de hoja	4.16	1.26	2.1	11.6	52.18**
LP	Longitud del pecíolo	0.77	0.30	0.3	4	30.49**
LTH	Longitud total de hoja	10.31	2.43	5.4	21.1	12.34**
ABA	Altura, base a parte más ancha	5.67	1.61	2.7	13.7	58.79**
NTL	Número total de lóbulos	9.72	2.78	4	18	41.94**
NTM	Número total de mucrones	8.89	3.20	1	18	21.19**
NTV	Número total de venas	20.52	3.05	12	30	33.43**
DSA	Distancia entre suturas apicales	1.13	0.51	0.3	3.6	59.27**
DSB	Distancia entre suturas basales	3.59	1.15	1.1	8.2	54.02**
DLA	Distancia entre lóbulos apicales	1.54	0.61	0.3	4	60.87**
DLB	Distancia entre lóbulos basales	3.85	1.20	1.2	8.9	58.81**
DVA	Diámetro vena media en el ápice	0.23	0.13	0.01	0.68	495.0**
DVM	Diámetro vena media en parte central	0.57	0.18	0.12	1.18	27.36**
DVB	Diámetro vena media en parte basal	0.86	0.23	0.3	1.64	27.09**
DPH	Diámetro pecíolo en base de la hoja	1.07	0.27	0.15	2.13	41.68**
DPB	Diámetro pecíolo en su base	1.45	0.40	0.1	3.09	78.98**

D.E.: Desviación estándar; ** $P < 0.01$ y * $P < 0.05$, con la prueba Chi-cuadrada.

CUADRO 2. Análisis discriminante de la variación morfológica foliar de *Quercus laeta* entre las localidades estudiadas en el Parque Nacional Los Mármoles.

Variables	FD1	FD2	Lambda Wilk's	F	P
DVB	0.83	0.04	0.41	7.10	**
AMH	-1.03	1.46	0.42	9.51	**
LH	0.06	-0.99	0.39	3.22	**
NTL	0.02	0.30	0.39	3.63	**
DPB	0.41	-0.60	0.39	4.28	**
DSA	-0.62	0.81	0.39	2.61	*
LP	-0.18	0.04	0.39	3.82	**
DLB	0.71	3.12	0.39	4.36	**
DSB	-0.20	-2.90	0.39	3.91	**
LTH	-0.29	0.07	0.39	2.50	*
ABA	-0.23	-0.45	0.38	2.05	NS
DLA	0.27	-0.65	0.38	1.55	NS
DVM	0.20	-0.15	0.38	1.58	NS
NTV	-0.12	0.05	0.38	1.42	NS
DPH	0.12	0.32	0.38	1.18	NS
NTM	0.04	0.10	0.37	0.19	NS
DVA	0.06	-0.05	0.37	0.29	NS
Raíces características	0.73	0.24			
Varianza acumulada	61.98	82.72			
Significancia estadística (P)	P<0.001	P<0.001			

Ver Cuadro 1 para explicación de las abreviaturas de las características morfológicas. FD: función discriminante **P<0.01, * P<0.05. NS: no significativa.

Cerro del Cangandó, Jacala, Nicolás Flores y Puerto de Piedra, y más evidente en las localidades Pacula y Maguey Verde (presentan mayor grado de interpolación con respecto a las restantes), la distancia entre los centroides de cada localidad es amplia (Figura 3). Adicionalmente, la matriz de Mahalanobis corrobora que existen diferencias significativas ($P<0.01$) entre las localidades analizadas (Cuadro 3), que podrían estar relacionadas con sus características ambientales. Por ejemplo, la altitud promedio varía en más de 900 m entre las localidades de menor y mayor elevación (Jacala y Cerro del Cangandó, respectivamente), y el tipo de vegetación es diferente en cada localidad (Figura 3, Cuadro 3).

El análisis de varianza anidada mostró que la variación morfológica de 13 de las características analizadas, no fue estadísticamente significativa entre localidades. Sólo las características foliares DVM, DVB y DPH mostraron diferencias entre localidades. A nivel de individuos (dentro de las localidades) los resultados del análisis de varianza indican que la variación en la morfología de las hojas es estadísticamente significativa para todas las características morfológicas estudiadas, excepto para la variable DVA (Cuadro 4).

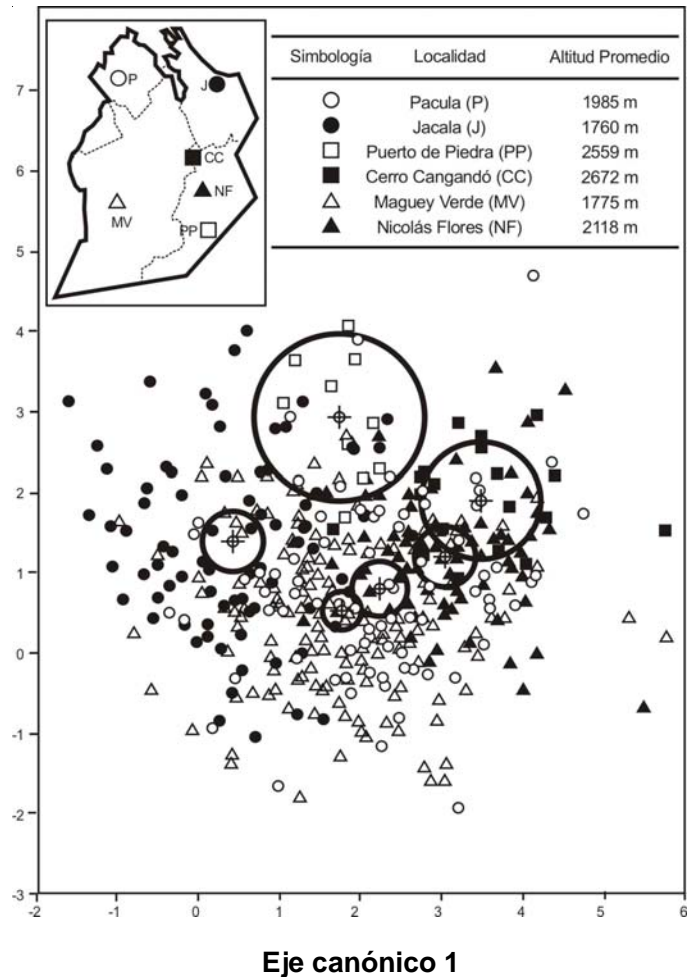


FIGURA 3. Diagrama de ordenación que muestra la variación en la morfología de las hojas y la distancia entre localidades (centroides). Con base en todas las características morfológicas utilizadas en el análisis discriminante. En la parte superior izquierda se indica la posición de cada localidad dentro del PNM y en la parte superior derecha la altitud promedio (m) de cada localidad.

CUADRO 3. Matriz de distancias de Mahalanobis entre las localidades analizadas.

Localidad	Tipo de vegetación	J	PP	CC	MV	NF
P	BE	9.59	4.49	6.24	2.41	8.39
J	BEEEn	-	4.02	10.58	10.29	17.08
PP	BPE		-	3.06	4.09	4.46
CC	BEP			-	3.61	2.38
MV	BE				-	4.03
NF	BEEEn					-

P: Pacula. J: Jacala. PP: Puerto de Piedra. CC: Cerro Cangandó. MV: Maguey Verde. NF: Nicolás Flores. BE: bosque de encino, BEEEn: bosque de encino-enebro, BPE: bosque de pino encino, BEP: bosque de encino pino. En todos los casos la distancia de Mahalanobis fue estadísticamente significativa ($P<0.01$).

DISCUSIÓN

Las hojas son el principal órgano fotosintético en los árboles. Por ser altamente sensitivas, están continuamente

CUADRO 4. Análisis de Varianza de las características morfológicas foliares de *Quercus laeta* en las seis localidades estudiadas en el PNM.

Variable	SC	gl	CM	F	P<0.05	
LH	Loc	49.78	5	9.96	0.26	NS
	Ind (Loc)	1537.3	40	38.43	16.53	*
AMH	Loc	31.609	5	6.32	0.58	NS
	Ind (Loc)	428.37	40	10.70	16.69	*
LP	Loc	1.6952	5	0.33	0.81	NS
	Ind (Loc)	16.672	40	0.41	6.93	*
LTH	Loc	120.19	5	24.03	0.52	NS
	Ind (Loc)	1,819.5	40	45.48	2.38	*
ABA	Loc	28.737	5	5.74	0.34	NS
	Ind (Loc)	672.20	40	16.80	14.35	*
NTL	Loc	310.74	5	62.14	1.77	NS
	Ind (Loc)	1,402.3	40	35.05	6.92	*
NTM	Loc	353.52	5	70.70	1.38	NS
	Ind (Loc)	2,034.9	40	50.87	4.54	*
NTV	Loc	302.69	5	60.53	1.25	NS
	Ind (Loc)	1,927.9	40	48.19	1.70	*
DSA	Loc	5.154	5	1.03	0.79	NS
	Ind (Loc)	52.10	40	1.30	8.61	*
DSB	Loc	42.44	5	8.48	1.01	NS
	Ind (Loc)	333.41	40	8.33	14.81	*
DLA	Loc	5.151	5	1.03	0.52	NS
	Ind (Loc)	77.77	40	1.94	8.95	*
DLB	Loc	52.20	5	10.44	1.14	NS
	Ind (Loc)	363.17	40	9.07	15.36	*
DVA	Loc	1.488	5	0.29	0.48	NS
	Ind (Loc)	24.77	40	0.61	1.08	NS
DVM	Loc	2.419	5	0.48	2.72	*
	Ind (Loc)	7.098	40	0.17	11.14	*
DVB	Loc	5.171	5	1.03	3.71	*
	Ind (Loc)	11.12	40	0.27	14.40	*
DPH	Loc	5.379	5	1.07	2.63	*
	Ind (Loc)	16.32	40	0.40	14.33	*
DPB	Loc	10.80	5	2.16	2.20	NS
	Ind (Loc)	39.07	40	0.97	16.05	*

Loc: Localidad. Ind: Individuos.

sujetas a las diferentes condiciones ambientales, así como a ciclos fenológicos y ritmos de crecimiento (González-Rodríguez y Oyama, 2005; Nikolic *et al.*, 2006). El género *Quercus* presenta una amplia variación en la morfología de las hojas, en varias especies de encinos la diferenciación en las características foliares ocurre entre poblaciones, entre individuos dentro de una población y dentro de un individuo (Bruschi *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; González-Rodríguez y Oyama, 2005).

En concordancia con lo anterior, son varios los caracteres morfológicos de las hojas (AMH, DSA, DSB,

DVB, DLB, LH y DPB) que permiten discriminar entre sí a las localidades (poblaciones) de *Q. laeta* del Parque, lo cual sugiere que el desarrollo foliar es influenciado por las condiciones ambientales prevalecientes en cada localidad de recolección, pues diferían en altitud, (temperatura, precipitación), pendiente, exposición, tipo de vegetación y grado de perturbación.

Las características morfológicas de la hoja de *Q. laeta* que mejor explican las diferencias entre localidades: distancia entre suturas apicales y basales, distancia entre lóbulos apicales y basales, y diámetro de las nervaduras, podrían ser importantes para la caracterización y distribución de las poblaciones. Con respecto al significado del grado de lobulación, representado en *Q. laeta* por DLB, DSA y DSB, Valladares *et al.* (2004) mencionan que en distintas especies de encinos, el mayor grado de lobulación de las hojas implica una mejora hídrica. Las hojas más lobuladas tienen menor resistencia hidráulica.

El grado de lobulación representa un compromiso entre necesidades hídricas y lumínicas: las hojas más lobuladas son hidráulicamente más eficaces, pero disponen de menor superficie de captación de luz. Además, a nivel de follaje y debido al efecto de sombra, las hojas lobuladas permiten una mejor transmisión de la radiación hacia capas inferiores, con lo que la fotosíntesis se hace más eficiente. El mismo efecto de sombra se presenta en las hojas de las ramas externas, que tienen lóbulos más anchos y profundos y una lámina más estrecha que las de las ramas internas (Blue y Jensen, 1988; Borazan y Babac, 2003; Bruschi *et al.*, 2004).

Las otras dos características morfológicas importantes en *Q. laeta* y referidas en otros estudios, por ser significativas en la diferenciación de encinos en niveles intra e inter-específicos, son la longitud y el ancho de la lámina (Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; González-Rodríguez y Oyama, 2005). Es bien conocido que muchas especies arbóreas producen hojas de tamaños muy variables, dependiendo de la época del año y de la posición del árbol o de la rama (Blue y Jensen, 1988; Ponton *et al.*, 2004).

La variación en las características morfológicas foliares en las localidades analizadas se estudió a lo largo de un amplio intervalo altitudinal, que representa a su vez cambios en la temperatura y la humedad. Generalmente hay relaciones consistentes entre varios atributos foliares y los factores ambientales (especialmente el agua, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes), una de las relaciones más comúnmente observadas es la reducción en el tamaño de la lámina conforme decrece la precipitación pluvial, se considera que las hojas estrechas son una adaptación al calor, a la insolación y a un ambiente seco (Halloy y Mark, 1996). En el presente estudio el análisis discriminante sugiere el mismo patrón de variación entre localidades en *Q. laeta*, al menos en el ancho máximo de

la hoja (AMH): los árboles que crecen en altitudes bajas con clima cálido, poseen en promedio hojas un poco más estrechas (3.9-4.6 cm), que los que se desarrollan en altitudes elevadas, con clima templado (4.1-5.0 cm).

Las únicas características morfológicas de las hojas de *Q. laeta* que mostraron diferencias significativas entre localidades (en el análisis de varianza), están asociadas a procesos fisiológicos. Los diámetros de las nervaduras (DVB, DVM) y del pecíolo (DPH) son importantes, porque son una continuación de la estructura vascular del tallo, además influyen en la determinación del balance hídrico de la planta, en el intercambio gaseoso y en el soporte físico de la hoja (Bidwell, 1979) y podrían ser considerados como caracteres específicos útiles para detectar diferencias entre localidades en *Q. laeta*.

En distintas especies de encinos, el pecíolo es una de las características que consistentemente presenta patrones especiales de cambio a nivel de localidades, poblaciones e individuos, ya sea en longitud (Ponton *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; González-Rodríguez y Oyama, 2005), forma o diámetro (Boratynski *et al.*, 2008). Los pecíolos largos favorecen la mayor captación de luz por las hojas, al mantenerlas separadas entre sí. Por el contrario, con pecíolos cortos las hojas están más sobrepuestas y reciben menor cantidad de luz (González-Rodríguez y Oyama, 2005).

La variación significativa en 94 % de las características morfológicas foliares analizadas entre individuos de *Quercus laeta*, dentro de las localidades de recolección, puede ser en gran parte resultado de la expresión de la plasticidad fenotípica debido a las condiciones micro-ambientales experimentadas por cada árbol, pero también el resultado de diferencias genotípicas entre individuos. Los encinos pueden presentar una amplia variación genética intra-poblacional, debido a que presentan ciclos de vida largos, polinización anemógama y entrecruzamiento (Bacilieri *et al.*, 1995).

Nikolic *et al.* (2006) mencionan que bajo condiciones de crecimiento semejantes, diferentes genotipos de *Q. robur* mostraron variación significativa en las características foliares, lo cual sugiere que las diferencias son principalmente de origen genético. Algunos estudios con marcadores moleculares revelan que existe baja diferenciación poblacional en algunas especies de encinos, lo que sugiere un elevado flujo génico (vía polen) entre poblaciones (Petit *et al.*, 2003; González-Rodríguez y Oyama, 2005). Esto implica que una gran proporción de la variación genética total de la especie puede encontrarse dentro de cualquier población y por esta razón, puede esperarse un amplio intervalo de variación fenotípica con base genética entre individuos, aun cuando las características morfológicas puedan estar sujetas a restricciones del desarrollo y del ambiente (Bruschi *et al.*, 2004; Ponton *et al.*, 2004).

CONCLUSIONES

Los individuos de *Q. laeta* se desarrollan en casi todos los tipos de vegetación presentes en el PNM, pero en densidades bajas y muy distantes entre sí; por lo que es probable que la amplia variación en la morfológica foliar dentro de las localidades sea resultado tanto de la adaptación a los distintos microambientes en donde crecen, como de la diferente información genética de cada árbol. En contraste, la variación significativa en algunas características morfológicas foliares, entre localidades, se puede atribuir principalmente a las condiciones ambientales (temperatura, precipitación, pendiente, exposición, entre otras), que difieren en mayor grado entre localidades que dentro de cada localidad.

AGRADECIMIENTOS

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 sin ecológico del Parque Nacional Los Mármoles" y del proyecto PIFI "Biodiversidad del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo".

LITERATURA CITADA

- BACILIERI, R.; DUCOUSSO, A.; KREMER, A. 1995. Genetic, morphological, ecological and phenological differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. in a mixed stand of northwest of France. *Silvae Genetica* 44: 1-10.
- BORATYNSKI, A.; MARCYSIAK, K.; LEWANDOWSKA, A.; JASINKA, A.; ISZKULO, G.; BURCZYK, J. 2008. Differences in leaf morphology between *Quercus petraea* and *Q. robur* adult and young individuals. *Silva Fennica* 42: 115-124.
- BIDWELL, R. G. S. 1979. Fisiología Vegetal. Primera edición. A.G.T. Editor. México, D. F. 784 p.
- BLUE, M. P.; JENSEN, R. J. 1988. Positional and seasonal variation in oak (*Quercus* Fagaceae) leaf morphology. *American Journal of Botany* 75: 939-947.
- BONFIL, C. 1993. La riqueza de los encinos. Del Herbario. Revista Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México 29: 13-16.
- BORAZAN, A.; BABAC, M. T. 2003. Morphometric leaf variation in oaks (*Quercus*) of Bolu, Turkey. *Annales Botanici Fennici* 40: 233-242.
- BRUSCHI, P.; GROSSONI, P.; BUSSOTTI, F. 2004. Within and among tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Natural populations. *Trees* 17: 164-172.
- 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 p.
- CONANP, 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 p.

- DOBZHANSKY, T.; AYALA, F. J.; LEDYARD, S. G.; VALENTINE, J. W. 1993. Evolución. Editorial Omega. Barcelona, España. 574 p.
- GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A.; OYAMA, K. 2005. Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina*, two hybridizing Mexican red oaks. Botanical Journal of the Linnean Society 147: 427-435.
- HALLOY, S. R. P.; MARK, A. F. 1996. Comparative leaf morphology spectra of plant communities in New Zealand, the Andes and the European Alps. Journal of the Royal Society of New Zealand 26:41-78.
- JOHNSON, D. E. 2000. Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. International Thomson Editores. México, D. F. 566 p.
- MANOS, P. S.; DOYLE, J. J.; 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.; 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.
- MASS, P. J. 1977. Los encinos como fuente potencial de madera para celulosa y papel en México. Revista Ciencia Forestal en México 9: 39-58.
- MCCUNE, B.; GRACE, J. B. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon. 300 p.
- NICOLI C, N. P.; KRSTIC, B. D.; PAJEVIC, S. P.; ORLOVIC, 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. The genus *Quercus* in Mexico. pp. 447-458 In: T. P. Ramamoorthy, R. BYE, A. LOT & J. FA, eds. Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press, New York.
- PETIT, R. J.; BODÉNEÉS, C.; DUCOUSSO, A.; ROUSSEL, G.; KREMER, A. 2003. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. New Phytologist 261: 151-164.
- PONTON, S.; DUPOGUEY, J.; 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.
- RAMÍREZ, C. S.; SÁNCHEZ-GONZÁLEZ, A.; TEJERO-DÍEZ D. 2009. La Pteridoflora del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 84: 35-44.
- ROMERO, S.; LIRA, R.; DÁVILA, P. 2000. A phenetic study of the taxonomic delimitation of *Quercus acutifolia* and *Q. conspersa* (Fagaceae). Brittonia 52: 177-187.
- SARH. 1994. Diagnóstico del Parque Nacional 'Los Mármoles', Estado de Hidalgo. Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre. Consultores en Ecología y Medio Ambiente. 55 p.
- TOVAR-SÁNCHEZ, E.; OYAMA, K. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Quercus crassifolia* and *Quercus crassipes* (Fagaceae) in México: Morphological and Molecular Evidence. American Journal of Botany 91: 1352-1363.
- VALENCIA, A. S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 75: 33-53.
- VALENCIA, A. S.; 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.
- VALLADARES, F.; VILAGROSA, J.; PEÑUELAS, R. O.; CAMARERO, J. J.; CORCUERA, L.; SISÓ, S.; GIL-PELEGRÍN, E. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. In: Valladares, F. (Ed.). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. pp. 163-190.