



Revista Mexicana de Ciencias Forestales

ISSN: 2007-1132

ciencia.forestal2@inifap.gob.mx

Instituto Nacional de Investigaciones

Forestales, Agrícolas y Pecuarias

México

Núñez-Castillo, Sandra Marisol; Álvarez-Moctezuma, José Guadalupe; Zavala-Chávez, Fernando; Espinosa-Robles, Policarpo

ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y DE HÁBITAT EN EL HÍBRIDO *Quercus glabrescens* x *Q. rugosa*

Revista Mexicana de Ciencias Forestales, vol. 2, núm. 3, enero-febrero, 2011, pp. 83-100

Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias

Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=63438956007>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y DE HÁBITAT EN EL HÍBRIDO *Quercus glabrescens* x *Q. rugosa*

MORPHOLOGIC AND HABITAT ANALYSIS OF *Quercus glabrescens* x *Q. rugosa* HYBRID

Sandra Marisol Núñez-Castillo¹, José Guadalupe Álvarez-Moctezuma¹, Fernando Zavala-Chávez^{1†} y Policarpo Espinosa-Robles²

RESUMEN

Las especies del género *Quercus* tienden a formar híbridos con alta frecuencia en diversas partes del mundo. Se estudió el híbrido *Quercus glabrescens* x *Q. rugosa*, en función del hábitat (distribución geográfica y asociación de especies) y del índice de hibridación morfológico. Con la distribución de *Q. glabrescens* y *Q. rugosa* se obtuvo un modelo bioclimático de temperatura mínima media y porcentaje de precipitación invernal. En el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México se levantaron ocho parcelas y se calculó la frecuencia, cobertura, área basal, volumen del fuste e índice de dominancia de las especies arbóreas. Se valoraron 10 caracteres morfológicos en 50 individuos (supuestamente híbridos). El modelo bioclimático mostró que *Q. glabrescens* tiene mayor preferencia por zonas con temperaturas mínimas medias menores y porcentaje de precipitación invernal más alto que *Q. rugosa*. Se identificó una zona común de afinidades ecológicas. A través del índice de correlación de Pearson y del Análisis de Componentes Principales se detectaron variantes de hábitat con la asociación de especies y categoría de híbrido. Se presentaron individuos con tendencia a *Q. glabrescens* e intermedios. Los primeros manifestaron afinidades ecológicas similares a *Q. glabrescens* y los segundos expresaron flexibilidad, sobre el particular. Se aporta evidencia de la hibridación natural entre *Q. glabrescens* y *Q. rugosa*.

Palabras clave: Análisis de Componentes Principales, hábitat, hibridación natural, índice de hibridación morfológico, *Quercus glabrescens*, *Quercus rugosa*.

ABSTRACT

Quercus species are prone to form hybrids very frequently in different parts of the world. The *Quercus glabrescens* x *Q. rugosa* hybrid was studied in terms of habitat (geographic distribution and species association) and of the Morphologic Hybridization Index. With the distribution of *Q. glabrescens* and *Q. rugosa* was obtained a bioclimatic model of minimum average temperature and winter rainfall per cent. At El Chico National Park, Hidalgo State, Mexico, eight lots were surveyed and in each of them was determined frequency, cover, basal area, stem volume and dominance index of the tree species. Ten morphologic characters were assessed in 50 examples (alleged hybrids). The bioclimatic model showed that *Q. glabrescens* has a greater preference for zones where low minimum average temperatures prevail and with winter rainfall per cent higher than *Q. rugosa*. A common zone with ecologic affinities was found. Through Pearson correlation and the Principal Component Analysis, diverse habitats were detected with species association and hybrid category. Trees with a tendency for *Q. glabrescens* or in-between were found. The first showed ecologic affinities similar to *Q. glabrescens* and the second expressed flexibility. Evidence is reported about the natural hybridization between *Q. glabrescens* and *Q. rugosa*.

Key words: Principal Component Analysis, habitat, natural hybridization, morphology hybridization index, *Quercus glabrescens*, *Quercus rugosa*.

Fecha de recepción: 25 de febrero de 2010

Fecha de aceptación: 15 de febrero de 2011

¹ División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. Correo-e: jogualmo@correo.chapingo.mx

² Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo.

INTRODUCCIÓN

El género *Quercus* L. cuenta con más de 500 especies distribuidas en el mundo y es característico de zonas templadas. Para México se reconocen entre 135 y 150, de las cuales 86 son endémicas (Nixon, 1993). Este taxón junto con *Pinus* cubren la mayor parte del territorio con clima templado y semihúmedo del país (Rzedowski, 1978).

La hibridación natural es un fenómeno frecuente entre plantas (Rieseberg, 1997). Consiste en el cruzamiento de diferentes taxa separados por aislamiento ecológico o reproductivo (Grant, 1989; Rieseberg y Carney, 1998). En la literatura se cita a *Quercus* con una tendencia a formar híbridos (Muller, 1952; Grant, 1989; Arnold, 1997), para Europa con una frecuencia del 31.7% (Bacilieri *et al.*, 1996) y en México no son la excepción (González-Rodríguez *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004). La hibridación en los encinos ha sido detectada a través de características morfológicas y marcadores moleculares por diversos autores (Tucker, 1968; Bruschi *et al.*, 2003; González-Rodríguez *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; González-Rodríguez y Oyama, 2005; Albarrán-Lara *et al.*, 2010).

Quercus glabrescens Benth. y *Quercus rugosa* Née tienen elementos contrastantes en su morfología foliar (Cuadro 1). Sin embargo, se ha observado que algunos individuos tienen hojas y corteza con rasgos intermedios entre ambos. *Q. rugosa* se considera como el taxón del subgénero *Leucobalanus* que presenta hibridación con un mayor número de especies (Zavala, 1995).

Cuadro 1. Características de *Quercus glabrescens* y *Quercus rugosa* (Zavala, 1989).
Table 1. Characteristic elements of *Quercus glabrescens* and *Quercus rugosa* (Zavala, 1989).

Característica	<i>Q. rugosa</i>	<i>Q. glabrescens</i>
Lámina foliar	4 - 8 cm	3.5 - 0 cm
Número de dientes	5 a 10	2 a 4
Margen	Revoluto	Plano
Pubescencia	Pilosa	Glabra
Nervaduras	8 a 12	10 a 12
Base foliar	Cordado, redondo	Redondo, subcordado
Ángulo del ápice	Obtuso, redondeado	Agudo
Longitud del pecíolo	5 a 17 mm	7 a 12 mm
Escotadura del diente más grande	Baja y obtusa	Aguda
Corteza	Poco fisurada	Muy fisurada

El índice morfológico de hibridación es una herramienta útil para determinar los híbridos (Long, 1959; Keim *et al.*, 1989; Cruzan y Arnold, 1993; Tovar-Sánchez y Oyama, 2004, 2006). Así mismo, se reconoce la importancia del hábitat en la definición de los taxa (Van Valen, 1976) y la presión de selección que ejerce sobre el fenotipo, no en el genotipo. Por lo tanto, es imposible entender la historia evolutiva de una especie si éste es excluido del análisis, por lo que es indispensable incluirlo en

INTRODUCTION

The genus *Quercus* L. has more than 500 species around the world and it is proper of mild-weather or temperate zones. In Mexico 135 to 150 have been recorded, of which 86 are endemic (Nixon, 1993). Along with *Pinus*, this taxon covers most part of the temperate and semi-humid weather territories of the country.

Natural hybridization is a regular phenomenon among plants (Rieseberg, 1997). It consists of the crossing of different taxa separated by ecologic or reproductive isolation (Grant, 1989; Rieseberg and Carney, 1998). In literature, *Quercus* is reported with a tendency to form hybrids (Muller, 1952; Grant, 1989; Arnold, 1997), in Europe with a frequency of 31.7% (Bacilieri *et al.*, 1996) and Mexico is not an exception (González-Rodríguez *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez and Oyama, 2004). Hybridization in oaks has been detected through morphologic features and molecular markers by several authors (Tucker, 1968; Bruschi *et al.*, 2003; González-Rodríguez *et al.*, 2004; Tovar-Sánchez and Oyama, 2004; González-Rodríguez and Oyama, 2005; Albarrán-Lara *et al.*, 2010).

Quercus glabrescens Benth. and *Quercus rugosa* Née show contrasting elements in their foliar morphology (Table 1). However, it has been observed that some individuals display leaves and bark with in-between features of both. *Q. rugosa* is considered a taxon of the subgenus *Leucobalanus* that hybridize with a higher number of species (Zavala, 1995).

The morphologic hybridization index is a useful tool to determine hybrids (Long, 1959; Keim *et al.*, 1989; Cruzan and Arnold, 1993; Tovar-Sánchez and Oyama, 2004, 2006).

The importance of the habitat to define taxa is acknowledged too (Van Valen, 1976) and the selection pressure that exerts over the phenotype, not the genotype. Thus, it is impossible to understand the evolutionary history of one species if it is

los estudios de los procesos de especiación e hibridación; en lo que corresponde a las dos especies mexicanas mencionadas, hay pocas investigaciones. Álvarez-Moctezuma *et al.* (1998) lograron diferenciar hábitats para cinco especies de *Quercus* con las variables altitud y precipitación invernal (de noviembre a abril). Generalmente a *Q. rugosa* se le observa desde zonas húmedas hasta regiones secas, con una amplia distribución (Rzedowski, 1978; Zavala, 1995), mientras que *Q. glabrescens* sólo se desarrolla en regiones húmedas o subhúmedas de la Faja Volcánica Transmexicana (Zavala, 1995) (Figura 1).

La alteración de los hábitats favorece el rompimiento de barreras reproductivas, al aumentar la frecuencia de híbridos, que en función de sus capacidades, podrán ocupar hábitats similares, intermedios o distintos a los parentales (Anderson, 1948; Cruzan y Arnold, 1993; Rieseberg y Carney, 1998).

La hibridación propicia la diversidad del acervo genético al originar genotipos nuevos en las poblaciones, y más aún cuando los híbridos logran establecerse y reproducirse, con la posibilidad de producir poblaciones introgresivas (Mettler y Gregg, 1982; Grant, 1989). La gran variación de fenotipos en tales individuos da lugar a problemas de nivel taxonómico, particularmente en *Quercus*, cuya complejidad taxonómica se incrementa con la hibridación (Zavala, 1990; Valencia, 2004).

Quercus glabrescens se distribuye en el bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus-Quercus* y en el bosque de *Abies-Quercus* (Cuadro 2), entre los 2,500 y los 3,200 msnm, en suelos profundos (Zavala, 1995; Mejía *et al.*, 2004; Martínez *et al.*, 2004; CONANP, 2004). *Q. rugosa* es tolerante a muchos ambientes, en consecuencia, tiene una distribución amplia (Figura 1) y se asocia con un gran número de especies. Puede crecer en terrenos planos, laderas, cañadas, matorrales subtropicales hasta bosque mesófilo de montaña (Bello y Labat, 1987). Generalmente, se relaciona con el bosque de *Pinus-Quercus*, bosque de *Quercus-Pinus*, bosque de *Abies*, bosque mesófilo de montaña y bosque de *Pseudotsuga*, entre 1,000 y 3,200 msnm (Cuadro 2), (Bello y Labat, 1987; Zavala, 1995); en suelos de someros a profundos (Valencia, 1989). *Q. rugosa* se distribuye en el sur de Estados Unidos, México, Guatemala y El Salvador (Figura 1) (Lundell, 1955; Zavala, 1995; Álvarez-Moctezuma *et al.*, 1998; Fernández-Nava *et al.*, 1998; Ramírez-Marcial *et al.*, 1998; CONABIO, 2000; Cornejo-Tenorio *et al.*, 2003; García-Arévalo *et al.*, 2004; Mejía *et al.*, 2004; Martínez *et al.*, 2004; Standley y Steyermark, 1954; CONANP, 2004). Por otro lado, Zavala (1995) menciona que la presencia de *Quercus rugosa* en el bosque de *Abies religiosa* (HBK.) Schltdl. et Cham. está relacionada con el disturbio de dicha comunidad forestal.

excluded from the analysis, which makes it essential to include it in the study of speciation and hybridization processes; in regard to the two species here mentioned, research is scarce. Álvarez-Moctezuma *et al.* (1998) could differentiate habitats for five *Quercus* species with altitude and winter rainfall (from November to April). *Q. rugosa* is generally observed from humid zones up to dry regions, with a wide distribution (Rzedowski, 1978; Zavala, 1995), while *Q. glabrescens* only develops in humid or sub-humid regions of the Trans-Mexican Volcanic Belt (Zavala, 1995) (Figure 1).

Habitat disturbance favors breaking reproductive barriers, as it increases the hybrid frequency that, in regard to its abilities, can occupy similar habitats, in-between or different from their parents' (Anderson, 1948; Cruzan and Arnold, 1993; Rieseberg and Carney, 1998).

Hybridization fosters the genetic heritage diversity as it gives birth to new genotypes in populations, and even more, when hybrids accomplish their establishment and reproduction, with the possibility to produce introgressive populations (Mettler and Gregg, 1982; Grant, 1989). The great phenotype variation in such trees generates taxonomic problems, particularly in *Quercus*, whose taxonomic complexity increases with hybridization (Zavala, 1990; Valencia, 2004).

Quercus glabrescens grows in the cloud forest, *Pinus-Quercus* forest and in the *Quercus-Abies* forest (Table 2), between altitude 2,500 and 3,200 m, upon deep soils (Zavala, 1995; Mejía *et al.*, 2004; Martínez *et al.*, 2004; CONANP, 2004). *Q. rugosa* is tolerant to many environments, consequently, it has a wide distribution (Figure 1) and it associates with a great number of species. It can grow on plain lands, hillsides, cliffs, sub-tropical scrubs and even in cloud forest (Bello and Labat, 1987). It is regularly related to the *Pinus-Quercus* forest, the *Quercus-Pinus* forest, the *Abies* forest, the cloud forest and the *Pseudotsuga* forest, between 1,000 and 3,200 masl (Table 2) (Bello and Labat, 1987; Zavala, 1995) and in shallow to deep soils (Valencia, 1989). *Quercus rugosa* is found in the southern of the United States of America, Mexico, Guatemala and El Salvador (Figure 1) (Lundell, 1955; Zavala, 1995; Álvarez-Moctezuma *et al.*, 1998; Fernández-Nava *et al.*, 1998; Ramírez-Marcial *et al.*, 1998; CONABIO, 2000; Cornejo-Tenorio *et al.*, 2003; García-Arévalo *et al.*, 2004; Mejía *et al.*, 2004; Martínez *et al.*, 2004; Standley and Steyermark, 1954; CONANP, 2004). On the other side, Zavala (1995) states that this species is present in the *Abies religiosa* (HBK.) Schltdl. et Cham. forest and is related to the disturb of such forest community.

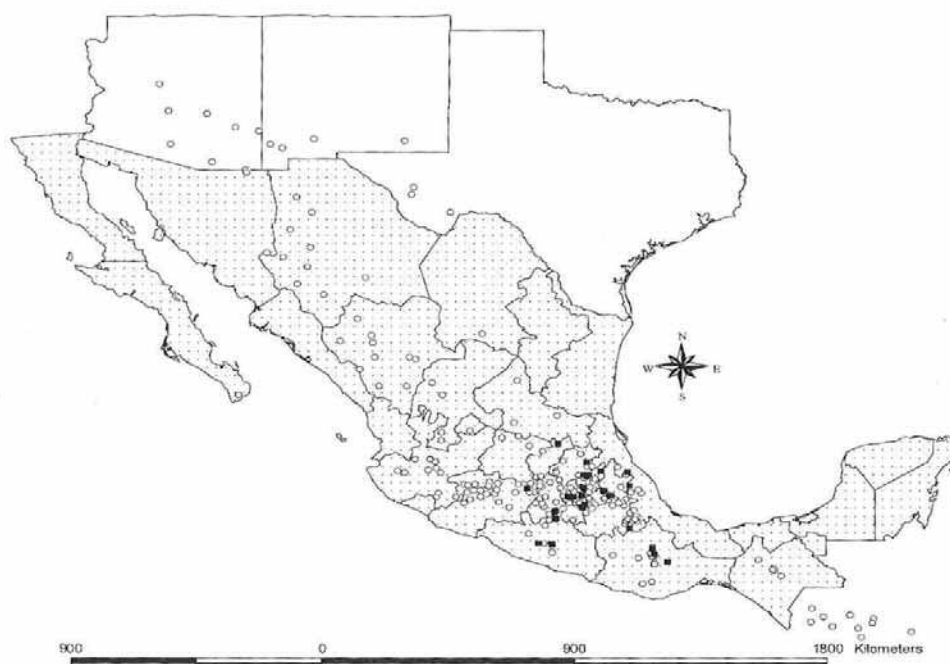


Figura 1. Distribución de *Quercus glabrescens* (■) y *Quercus rugosa* (○) con base en las colectas consignadas para los herbarios de CHAPA, INEGI, MEXU, ENCB e INIF.

Figure 1. Distribution of *Quercus glabrescens* (■) and *Quercus rugosa* (○) based upon the collection of CHAPA, INEGI, MEXU, ENCB and INIF herbaria.

El cruzamiento entre *Q. glabrescens* y *Q. rugosa* es favorecido por la similitud de sus afinidades ecológicas y por la coincidencia de sus periodos de floración; además de que los encinos sólo presentan hibridación con individuos del mismo subgénero. La distribución de *Q. glabrescens* y *Q. rugosa* se traslapa en el Eje Neovolcánico, región que recientemente fue identificada como una zona híbrida entre *Q. crassifolia* Humb. et Bonpl. y *Q. crassipes* Humb. et Bonpl. (Tovar-Sánchez y Oyama 2004, 2006). También ahí se localiza el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, en donde se observa que la floración masculina de *Q. glabrescens* es más temprana en relación a la de *Q. rugosa* que florece hasta abril (la antesis ocurre en marzo).

En recorridos realizados en El Chico se han identificado árboles con características adecuadas para la producción forestal (rectitud del fuste, gran diámetro, altura, autopoda) y con rasgos intermedios entre *Quercus rugosa* y *Q. glabrescens*.

El objetivo de este trabajo fue caracterizar el hábitat y evaluar la hibridación en ejemplares de *Q. glabrescens* x *Q. rugosa*, previamente registrados en el Parque Nacional El Chico.

The crossing between *Q. glabrescens* and *Q. rugosa* is fostered by the similitude of their ecologic affinities and for the coincidence of the flowering periods in addition to the fact that oaks only hybridize with individual of the same subgenus. The distribution of these two species overlaps in the Trans-Mexican Volcanic Belt, a region that has recently been detected as a hybrid zone between *Q. crassifolia* Humb. et Bonpl. and *Q. crassipes* Humb. et Bonpl. (Tovar-Sánchez and Oyama 2004, 2006). There, too, is located El Chico National Park at Hidalgo State, where male flowering of *Q. glabrescens* is earlier than that of *Q. rugosa* that occurs until April (anthesis takes place in March).

While visiting El Chico Park some trees were found with the correct features for forest production (stem straightness, great diameter, height and self-pruning) with in-between elements of *Quercus rugosa* and *Q. glabrescens*.

The aim of this work was to describe the habitat and assess the hybridization of *Q. glabrescens* x *Q. rugosa* previously recorded at El Chico National Park.

Cuadro 2. Tipos de vegetación en los que habitan *Quercus glabrescens* y *Quercus rugosa*.
Table 2. Types of vegetation where *Quercus glabrescens* and *Quercus rugosa* live.

BAQ	BP	BMM	BQ	BPQ	BSPQ	BSI	BN	MS
			X					Lundell, 1955
			X		X	X	X	Ramírez-Marcial <i>et al.</i> , 1998
				X				García-Arevalo <i>et al.</i> , 2004
				X				Cornejo-Tenorio <i>et al.</i> , 2003
			X					Fernández-Nava <i>et al.</i> , 1998
			X					CONANP, 2004
		X	X	X				CONANP, 2000
		X	X	X				Álvarez-Moctezuma <i>et al.</i> , 1998
			X					Zavala, 1995
		○						Mejía <i>et al.</i> , 2004
	○	○	○					Martínez <i>et al.</i> , 2004
○								CONANP, 2004
○								Zavala, 1995
		X	X	X				Standley y Steyermark, 1954

X = *Q. rugosa*; ○ = *Q. glabrescens*; BAQ = Bosque de *Abies-Quercus*; BP = Bosque de *Pinus*; BQ = Bosque de *Quercus*; BPQ = Bosque de *Pinus-Quercus*; BMM = Bosque mesófilo de montaña; BSI = Bosque de sucesión intermedia; BSPQ = Bosque secundario *Pinus-Quercus*; BN = Bosque de niebla; MS = Matorral subtropical. X = *Q. rugosa*; ○ = *Q. glabrescens*; BAQ = *Abies-Quercus* forest; BP = *Pinus* forest; BQ = *Quercus* forest; BPQ = *Pinus-Quercus* forest; BMM = cloud forest; BSI = Interim succession forest; BSPQ = Secondary *Pinus-Quercus* forest; BN = Mist forest; MS = Sub-tropical scrub.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio del hábitat se abordó por medio de datos de distribución geográfica y asociación de especies. Para la primera se consultaron ejemplares de *Q. glabrescens* y *Q. rugosa* del Herbario de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo (CHAPA), Herbario del Instituto de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Herbario Nacional (MEXU) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB) y Herbario Nacional Forestal del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIF). Se generó un modelo bioclimático con las variables temperatura mínima media (tmm) y porcentaje de precipitación invernal (ppinv), a partir de la importancia que ambos factores tienen en la definición del hábitat de *Quercus* (Muller, 1952), lo que coincide con el de muchas especies forestales (USDA, 2003).

Para el modelo bioclimático se utilizó la información contenida en los ejemplares de herbario ubicados en el Eje Neovolcánico. La determinación de la temperatura mínima media requirió del dato correspondiente a la altitud del lugar de colecta; para los ejemplares que carecían de dicha información se calculó mediante cartas topográficas de INEGI 1:50,000 (INEGI, 1984). Posteriormente, se localizaron las dos

MATERIALS AND METHODS

The habitat study was accomplished by using data of geographic distribution and species association. For the first one were analyzed samples of *Q. glabrescens* and *Q. rugosa* from the Forest Science Division Herbarium of Chapingo University (CHAPA), the Statistics, Geography and Informatics Institute (INEGI), the National Herbarium (MEXU) of the Biology Institute of the National University of Mexico, the Biological Sciences National School Herbarium (ENCB) of the National Poly-technical Institute and the National Forest Herbarium (INIF) of the National Forest, Agriculture and Game Research Institute. A bio-climatic model was formulated with the minimal average temperature (mat) and winter rainfall per cent (wrp), starting from the importance that both factors have in the definition of the *Quercus* habitat (Muller, 1952), which is coincidental with many forest species (USDA, 2003).

For the bioclimatic model the information in the herbaria samples of the Trans-Mexican Volcanic Belt was used. To determine the minimal average temperature the data related to the altitude of the collecting site was necessary; for those samples which lacked that information, it was calculated my means of the INEGI 1:50,000 topography charts (INEGI, 1984). Later, the two closest meteorological stations to the collection sites were found with the aid of the Climathologic Information System (SICLIM) 1.0 version (1990) and thus were

estaciones meteorológicas más cercanas a esos sitios de colecta mediante el Sistema de Información Climatológica (SICLIM) versión 1.0. (1990), y se obtuvieron los valores de temperatura mínima media y precipitación invernal (diciembre, enero y febrero, que en la zona de estudio corresponde a la temporada de sequía). Se incorporó todo el periodo disponible en la base de datos del programa. Además se ajustaron las temperaturas de acuerdo a la diferencia de altitud del sitio de colecta y de las estaciones meteorológicas. Con éstas y las registradas en las dos estaciones meteorológicas se generaron gradientes regionales estimados a partir de regresiones lineales. Por último, se elaboró un gráfico con la temperatura mínima media (eje de las abscisas) y la precipitación invernal (eje de las ordenadas).

Para documentar la asociación de las dos especies se hicieron diez recorridos de campo en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, en donde se identificaron presuntos híbridos entre *Q. glabrescens* y *Q. rugosa* con base en la corteza y morfología foliar (figuras 2 y 3). Una vez delimitada la zona de estudio, que correspondió a la parte del bosque de *Abies-Quercus* (Zavala, 1995), se dividió en ocho parcelas (20 m x 20 m). Cada una incluyó al menos un supuesto individuo

obtuvo la temperatura promedio mínima y la precipitación invernal (diciembre, enero y febrero, que en la zona de estudio son la temporada de sequía). Todo el periodo disponible en la base de datos del programa fue incluido. Asimismo, las temperaturas fueron ajustadas de acuerdo a la diferencia de altitud del sitio de colecta y de las estaciones meteorológicas. Con estas y las registradas en ambas estaciones meteorológicas se formularon gradientes regionales estimados a partir de regresiones lineales. Finalmente, se elaboró un gráfico con la temperatura mínima promedio (eje de las abscisas) y la precipitación invernal (eje de las ordenadas).

Para apoyar la asociación de las dos especies, diez recorridos de campo se realizaron en el Parque Nacional El Chico, donde se identificaron probables híbridos entre *Q. glabrescens* y *Q. rugosa* basándose en la corteza y morfología foliar (Figuras 2 y 3). Una vez definida la zona de estudio, que era en realidad una parte del bosque *Abies-Quercus* (Zavala, 1995), se dividió en ocho lotes de 20 m x 20 m. Cada uno incluía al menos un supuesto híbrido. Tres se ubicaron en La Peña del Cuervo, dos en El Puente de Dios, dos en La Peñita y uno colindante al puente de La Peñita. Las coordenadas geográficas de El Chico son las siguientes: 20° 12' 26" de Norte y 98° 43' 52" de Oeste.

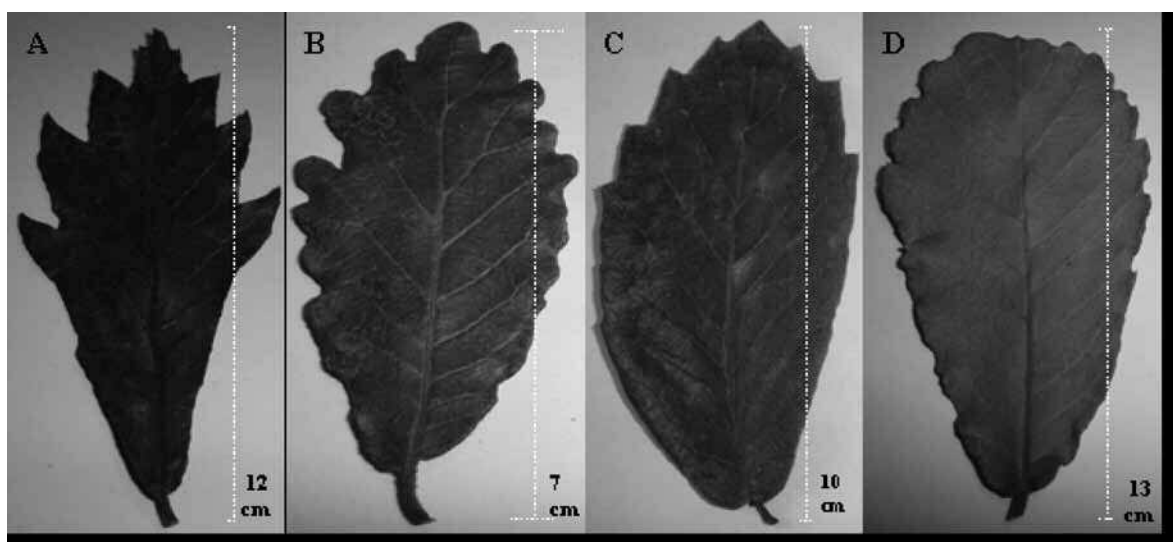


Figura 2. Morfología foliar. A) *Quercus glabrescens*. B) y C) Híbridos. D) *Quercus rugosa*
Figure 2. Foliar morphology. A) *Quercus glabrescens*; B) and C) Hybrids; D) *Quercus rugosa*

híbrido. Tres se ubicaron en el paraje La Peña del Cuervo, dos en El Puente de Dios, dos en La Peñita y uno colindante al puente de La Peñita. Las coordenadas de El Chico son 20° 12' 26" de latitud norte y 98° 43' 52" de longitud oeste.

En la evaluación se consideraron todos los individuos arbóreos en pie mayores a 2 m de altura, a los cuales se les registraron los siguientes datos: especie, diámetro a la altura

de todos los árboles de pie mayores a 2 m de altura, a los cuales se les registraron los siguientes datos: especie, DBH, altura total y diámetro de la copa. También se tomó una foto de la corteza de un área de 20 por 20 cm (regularmente sobre 1.30 m) de las dos especies estudiadas y el supuesto híbrido *Q. glabrescens* x *Q. rugosa*. Se obtuvieron 50 muestras de los aparentes híbridos. De ellas, tres se tomaron, una se colocó en el CHAPA herbario y dos se usaron para determinar las variables morfológicas y el índice de hibridación.

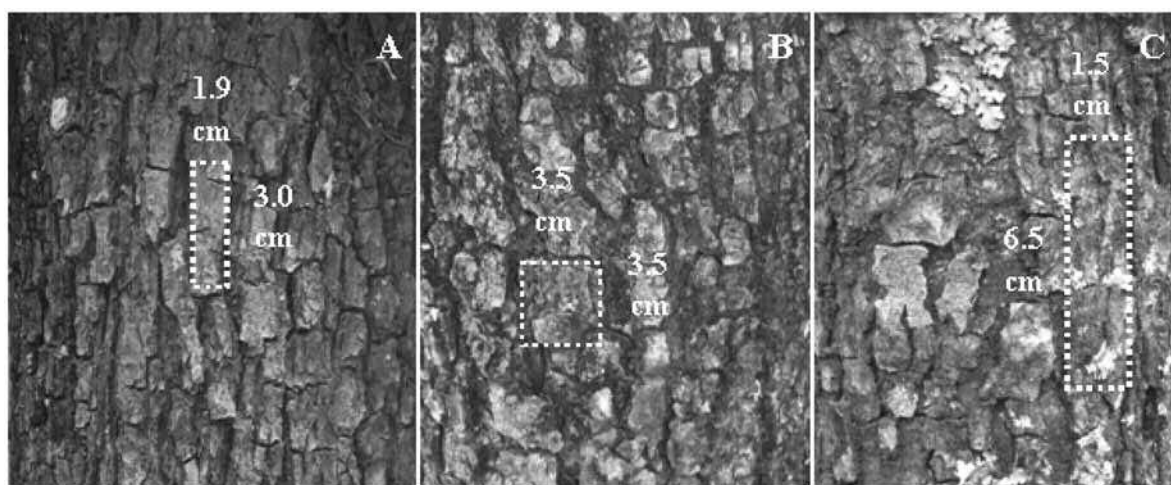


Figura 3. Escamas de la corteza. A) *Q. glabrescens*. B) Híbrido. C) *Q. rugosa*.

Figure 3. Bark scales. A) *Quercus glabrescens*; B) Hybrid; C) *Quercus rugosa*.

del pecho, altura total y diámetro de copa. Además se delimitó y fotografió una superficie de 20 cm por 20 cm en la corteza (generalmente arriba de 1.30 m) de los dos taxa estudiados y del supuesto híbrido *Q. glabrescens* x *rugosa*. Se obtuvieron 50 ejemplares, aparentemente, híbridos. De cada individuo se colectaron tres muestras, una se depositó en la colección del herbario CHAPA y dos se usaron para determinar las variables morfológicas y el índice de hibridación.

Con los datos dasométricos se calcularon: la frecuencia, diámetro de fuste y de copa (se tomaron dos mediciones: una de norte a sur y otra de este a oeste); área basal [$A_b = \pi * (\text{diámetro de fuste} / 2)^2$]; cobertura de copa [$C_c = \pi * (\text{diámetro mayor} + \text{diámetro menor} / 2)^2$]; volumen de fuste ($V_f = A_b * \text{altura}$) e índice de dominancia [$I_d = (A_b + V_f + C_c \text{ relativos}) / 3$].

Los factores abióticos considerados fueron: pedregosidad superficial (%), número de días con neblina, exposición (grados), pendiente (%), cobertura arbórea (de todas las especies en porcentaje) y variables edáficas que se obtuvieron de un análisis del suelo. Para este proceso se tomaron cinco submuestras (una en el centro y las otras cuatro en los vértices de cada parcela, que se mezclaron); se tomaron en cuenta las siguientes variables con sus respectivos métodos: pH (potenciómetro relación suelo: agua 1:2), porcentaje de materia orgánica (Walkley y Black, 1934), nitrógeno (extraído con cloruro de potasio 2N y determinado por arrastre de vapor), fósforo (Olsen *et al.*, 1954), potasio (en acetato de amonio 1N, pH 7.0, relación 1:20 y determinado por espectrofotometría de emisión de flama), calcio y magnesio extraídos en acetato de amonio 1.0N, pH 7.0, relación 1:20 y determinado por espectrofotometría de absorción atómica; hierro, cobre, zinc y manganeso extraídos por DTPA, relación 1:4 y determinado por espectrofotometría

With the dasometric data were calculated: frequency, stem diameter and crown diameter (two measurements were taken: one, from North to South and the other from East to West); basal area [$A_b = \pi * (\text{stem diameter} / 2)^2$]; crown cover [$C_c = \pi * (\text{biggest diameter} + \text{smallest diameter} / 2)^2$]; stem volume ($V_f = A_b * \text{height}$) and dominance index [$I_d = (\text{Relative } A_b + V_f + C_c) / 3$].

The abiotic factors that were considered were the following: superficial rock proportion (%), number of foggy days, hill exposure (degrees), slope (%), tree cover (per cent of all species) and edaphic variables that came from soil analysis. It consisted of five samples (one in the center and the other four at the vertex of each lot, that were blended). In this process were taken into account the following variables with their corresponding methods: pH (soil-water relation ph meter 1:2), organic matter per cent (Walkley and Black, 1934), nitrogen (extracted by 2N potassium chloride and determined by steam dragging), phosphorous (Olsen *et al.*, 1954), potassium (in 1N ammonium acetate, 7.0 pH, 1:20 ratio and determined by flame emission spectroscopy), calcium and magnesium extracted by 1.0N ammonium acetate, 7.0 pH, 1:20 ratio and determined by atomic absorption spectrophotometry; iron, copper, zinc and manganese extracted and DTPA, 1:4 ratio and determined by atomic absorption spectrophotometry; boron extracted by CaCl_2 1.0 M by H-azometine photocolormetry; apparent density (test-tube method) and texture (Bouyoucos Hydrometer Method) (SEMARNAT, 2000).

Morphologic Hybridization Index (MHI) was estimated in regard to the 10 contrasting features between *Q. rugosa* and *Q. glabrescens* (Table 1). Zero values were assigned to the exhibited characteristics of *Q. rugosa*; two to those of *Q. glabrescens*, and number 1 was given to those in-between that were present in the hybrids (Grant, 1989). The features were the following:

de absorción atómica; boro extraído con CaCl_2 1.0 M por fotocolorimetría de azometina-H; densidad aparente (método de la probeta) y textura (hidrómetro de Bouyoucos) (SEMARNAT, 2000).

En Índice de Hibridación Morfológico (IHM) se estimó en función de 10 caracteres contrastantes entre *Q. rugosa* y *Q. glabrescens* (Cuadro 1). Se asignaron valores de cero a las características exhibidas por *Q. rugosa*; dos a las de *Q. glabrescens*, y a las intermedias en los híbridos se les dio el valor de uno (Grant, 1989). Los caracteres fueron:

- Corteza. En un área de 20 x 20 cm por arriba de 1.30 m del fuste, se midieron las escamas en largo y ancho y se calculó la relación entre ambos
- Longitud de la lámina foliar (cm). Se eligieron cinco de las hojas más grandes de cada árbol y se midió la longitud máxima de la lámina foliar
- Longitud del pecíolo (mm). Se midió de la base de la hoja a la ramilla
- Número de nervaduras. A partir de la nervadura principal se contaron las secundarias de ambos lados y se obtuvo un número promedio
- Pubescencia. A la ausencia de pubescencia se le adjudicó el valor de cero, a la pubescencia densa de dos, cuando fue escasa, o bien en las nervaduras principales, de uno
- Margen. Al margen revoluto se le asignó el valor de cero, al plano de dos y al intermedio de uno
- Número de dientes. Se contaron por cada lado de la hoja y se calculó el promedio
- Profundidad de la escotadura (mm). Se midió la escotadura del diente más grande, por cada lado de la hoja y se promedió
- Ancho de la hoja (mm) y el ángulo del ápice de la hoja en grados. Se tomó como eje la nervadura principal y con ayuda de un transportador de 180° se determinó el ángulo del ápice.

Para evaluar el IHM se estudiaron las variables morfológicas contrastantes de acuerdo con Zavala (1989), (Cuadro 1). Con base en el IHM se definieron cinco categorías de híbrido: 0 a 0.4, 0.4 a 0.8, 0.8 a 1.2, 1.2 a 1.6, 1.6 a 2.

Los datos se trabajaron mediante una correlación momento-producto de Pearson, el índice de similitud de Horn y el análisis de componentes principales (Krebs, 1989) con el programa SAS System versión 8 (SAS, 1985).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Hábitat según la distribución geográfica

Con base en la información obtenida a partir de ejemplares herborizados y el modelo bioclimático se determinó que

- Bark. In a 20 x 20 cm square selected over 1.30 m of the trunk from the base, scales in a long and wide direction were measured and the ratio between them were calculated
- Length of the leaf-blade (cm). Five of the biggest leaves from each tree were chosen and the greatest length of the leaf-blade was determined
- Petiole length (mm). It was taken from the basis of the leaf to the branchlet
- Number of veins. From the midrib were counted the secondary veins were counted in both sides and an average number was obtained
- Pubescence. To the absence of pubescence was awarded a value of zero; two, to a dense pubescence and when scarce or at the main veins, of one
- Margin. To the revolute margin, a zero value was assigned, two to the plain and one to the in-between
- Number of dens. They were counted at each side of the leaf and an average number was calculated
- Depth of the notch (mm). The depth of the notch of the largest dent, for each side of the leaf and the average were determined
- Width of the leaf (mm) and angle of the apex of the leaf in degrees. The midrib was taken as the main axis and with the aid of a 180° protractor, was determined the apex angle.

In order to assess the MHI, the contrasting morphologic variables were studied, according to Zavala (1989) (Table 1). Based upon the MHI five hybrid categories: 0 to 0.4, 0.4 to 0.8, 0.8 to 1.2, 1.2 to 1.6, 1.6 to 2 were established.

Data were analyzed through Pearson's Product Moment Correlation, the Horn's Similarity Index and the Principal Component Analysis (Krebs, 1989) with the aid of the SAS System version 8 (SAS, 1985).

RESULTS AND DISCUSSION

Habitat according to geographic distribution

Based upon the information from the herborized examples and the bioclimatic model, it was determined that *Q. glabrescens* grows in regions with an average minimum temperature (amt) from -11°C to 3.4°C and a winter rainfall per cent (wrp) between 2 and 9 per cent. *Q. rugosa* was placed in an amt between -11°C and 8°C with a wrp from 1.6 to 6 per cent. Also, a common zone was found with -11°C to 0.3°C mat and 1.7 to 5.6% wrp, which means that there is ecologic affinity between them. Most of the collection sites were located within the common zone, that is, both taxa co-exist in places with the same ranges of temperature and rain. Well-defined areas of extreme habitats in both species can be detected too (Figure 4). The latter means that *Q. glabrescens* grows in places with higher

Q. glabrescens crece en regiones con temperatura mínima media (tmm) de -11°C a 3.4°C y un porcentaje de precipitación invernal (ppinv) entre 2 y 9%. *Q. rugosa* se ubicó en una tmm de -11°C a 8°C con ppinv de 1.6 a 6%. Además, se presentó una amplia zona común con tmm de -11°C a 0.3°C y un ppinv de 1.7 a 5.6%, que indica afinidad ecológica entre ambas. La mayor parte de los sitios de colecta se situaron dentro de la zona común, es decir, los dos taxa coexisten en localidades con los mismos intervalos de temperatura y precipitación.

winter rainfall and lower average minimum temperatures, which suggests more wet and fresh environments compared to those of *Q. rugosa*.

The actual results are similar to those of Álvarez-Moctezuma *et al.* (1998), who defined the altitude and winter rainfall per cent as crucial factors for the division of the habitat of *Quercus* spp. in Meseta Central, Chiapas State. Hybrids showed high heterogeneity in the anthesis date (from March

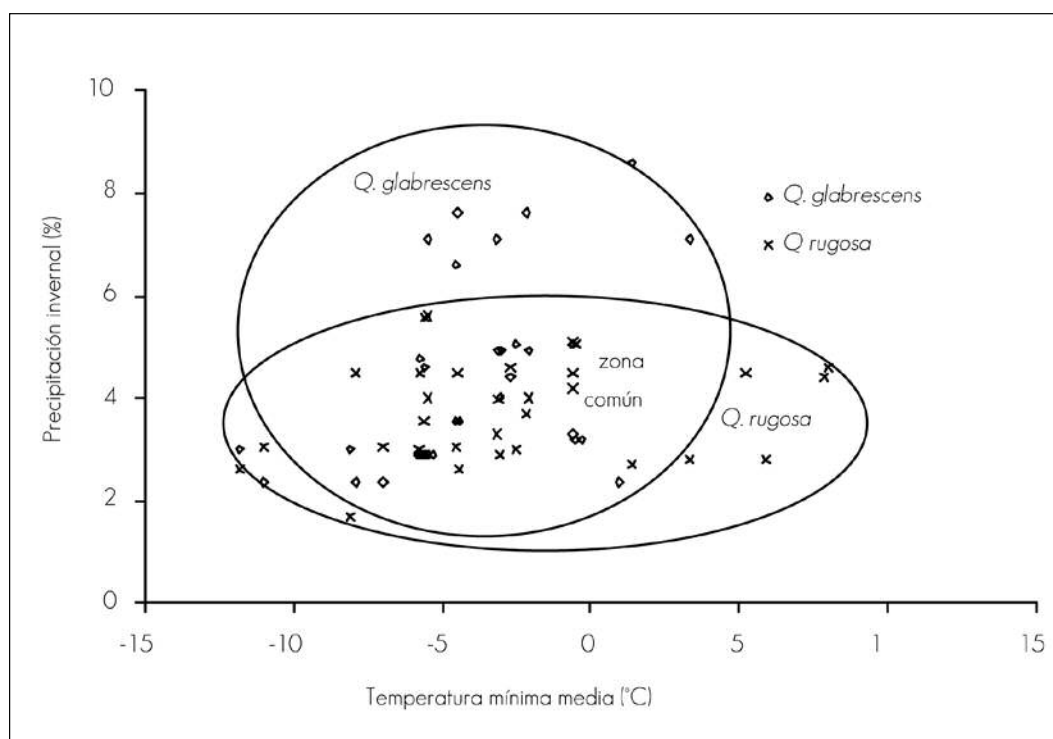


Figura 4. Modelo bioclimático para el hábitat de *Quercus glabrescens* y *Quercus rugosa*
 Figura 4. Bioclimatic model for the habitat of *Quercus glabrescens* and *Quercus rugosa*.

También pueden apreciarse áreas bien definidas de hábitats extremos en las dos especies (Figura 4). Lo anterior denota que *Q. glabrescens* ocupa zonas con precipitación invernal mayor y temperaturas mínimas medias más bajas, hecho que sugiere requerimientos de ambientes más húmedos y frescos, en relación a los propios de *Q. rugosa*.

Los resultados aquí consignados son similares a los registrados por Álvarez-Moctezuma *et al.* (1998), quienes definieron a las variables altitud y precipitación invernal como determinantes en la separación del hábitat de *Quercus* spp. en la Meseta Central de Chiapas.

Los híbridos exhibieron alta heterogeneidad en la fecha de antesis (desde marzo hasta junio), razón por la cual es posible que algunos individuos híbridos tuvieran mayor probabilidad de cruzarse con una de las especies parentales y otros entre ellos mismos.

to June), which might be the reason why some hybrids had a better crossing probability with one of the parental species and others, among them.

Morphologic Hybridization Index

According to the MHI were found six examples with greater similitude to *Q. glabrescens*, with 1.6, 1.7 and 1.8 values; eleven with in-between features between *Q. glabrescens* and *Q. rugosa* with and 1.2, 0.8, 0.9, 1.0, 1.1 values, and one single example with features closer to *Q. rugosa*, with 0.7 of MHI (Figures 2 and 3).

It was concluded that most of the alleged hybrids are phenotypically in-between the parental species and other than have a clear unidirectional tendency to *Q. glabrescens*. This is explained by the fact that this kind of

Índice de hibridación morfológico

Conforme al IHM se identificaron seis individuos con más similitud a *Q. glabrescens*, valores de 1.6, 1.7 y 1.8; once con características intermedias entre *Q. glabrescens* y *Q. rugosa* correspondientes a valores de 0.8, 0.9, 1.0, 1.1 y 1.2, y sólo un ejemplar mostró características más cercanas a *Q. rugosa*, con un IHM de 0.7 (figuras 2 y 3).

Se determinó que la mayoría de los supuestos híbridos son fenotípicamente intermedios entre las especies parentales y otros tienen marcada tendencia unidireccional hacia *Q. glabrescens*. Lo anterior se explica por el hecho de que este tipo de organismos pueden expresar un mosaico de fenotipos parentales que depende de la interacción entre la expresión genética y el ambiente (Rieseberg y Carney, 1998). Así mismo, no fue posible identificar la generación a la que pertenecen los híbridos. En trabajos previos se ha mencionado que los de la generación F_1 presentan características intermedias a los padres, pero que al retrocruzarse adquieren, en las generaciones subsecuentes, mayor número de características de uno de ellos, ya que su frecuencia y permanencia por afinidades ecológicas se potencializa (Anderson, 1948; Potts y Reid, 1985; Grant, 1989; Cruzan y Arnold, 1993 y Rieseberg y Carney, 1998).

La evidencia de hibridación mediante el IHM ha sido confirmada en *Helianthus maximiliani* Schrad. x *H. grosseserratus* Martens (Long, 1959), *Eucalyptus risdonii* Hook. x *E. amygdalina* Labill., *Populus fremontii* S. Wats. x *P. angustifolia* James (Keim et al., 1989), *Iris fulva* x *I. brevicaulis* (Cruzan y Arnold, 1993) y *Q. crassifolia* x *Q. crassipes* (Tovar-Sánchez y Oyama, 2004; Tovar-Sánchez y Oyama 2006), especies en las que se observó variación en el grado de hibridación de acuerdo con la forma de la hoja, supervivencia, vigor y adaptación en plántulas de retrocruzas.

El IHM promedio por parcela osciló entre 0.9 y 1.5, con una media aritmética de 1.23 (desviación estándar de 0.19). La presencia de los híbridos (en función de la cobertura arbórea) fue variable. En la parcela uno se registraron las categorías de híbridos con un IHM de 1.2 - 1.6, 0.8 - 1.2 y 0.4 - 0.8, y la 1.2 - 1.6 dominó en función del área basal, cobertura, volumen de fuste e índice de dominancia. La parcela tres reunió individuos de las categorías 1.2 - 1.6 y 0.8 - 1.2 y sobresalió la 0.8 - 1.2 en área basal, cobertura, volumen e índice de dominancia. En las parcelas cuatro y cinco se definieron las categorías 1.6 - 2 y 1.2 - 1.6; en ambas predominó la 1.2 - 1.6 en frecuencia, área basal, cobertura, volumen e índice de dominancia. Por último, en las parcelas dos, seis, siete y ocho se registraron las categorías 1.2 - 1.6 y 0.8 - 1.2, y en todas las parcelas predominó la categoría 1.2 - 1.6 (Figura 5).

organisms can express a parental phenotypic mosaic which depends upon the interaction between the genetic expression and the environment (Rieseberg and Carney, 1998). Thus, it was not possible to identify the generation to which hybrids belong. In previous research studies it has been mentioned that those of the F_1 generation show in-between parental features, but as they retro-cross they get in the subsequent generations a greater number of the features of one of them, since their frequency and permanence for ecologic affinity is potentiated (Anderson, 1948; Potts and Reid, 1985; Grant, 1989; Cruzan and Arnold, 1993 and Rieseberg and Carney, 1998).

Hybridization evidence through the MHI has been confirmed in *Helianthus maximiliani* Schrad. x *H. grosseserratus* Martens (Long, 1959), *Eucalyptus risdonii* Hook. x *E. amygdalina* Labill., *Populus fremontii* S. Wats. x *P. angustifolia* James (Keim et al., 1989), *Iris fulva* x *I. brevicaulis* (Cruzan and Arnold, 1993) and *Q. crassifolia* x *Q. crassipes* (Tovar-Sánchez and Oyama, 2004; Tovar-Sánchez and Oyama 2006), species in which variation of the hybridization degree was observed according to the form of the leaf, survival, vigor and adaptation of the retro-crossing seedlings.

The average MHI by lot moved from 0.9 to 1.5, with an arithmetic mean of 1.23 (0.19 standard deviation). The presence of hybrids (according to tree cover) varied. In lot number 1 the hybrid categories with 1.2 - 1.6, 0.8 - 1.2 and 0.4 - 0.8, and 1.2 - 1.6 MHI were dominant in terms of basal area, cover, volume and dominance index. Lot number 3 gathered individuals of 1.2 - 1.6 and 0.8 - 1.2 categories and the 0.8 - 1.2 was outstanding in terms of basal area, cover, volume and dominance index, as well. In lots number 4 and 5 were defined the 1.6 - 2 and 1.2 - 1.6 categories; in both, prevailed the 1.2-1.6 in frequency, basal area, cover, volume and dominance index. Finally, in lots number 2, 6, 7 and 8 were recorded the 1.2 - 1.6 and 0.8 - 1.2 categories, and in all of them dominated the 1.2 - 1.6 category (Figure 5).

Habitat according to species association

The similarity analysis among lots showed the existence of three groups. According to Horn's Similarity Index (Krebs, 1989), the first one is formed by lots 2, 5 and 7 (linked on a 0.63 similarity level); the second by lots 6, 8, and 2 and the third one by number 3 and 4 (Figure 6). These results are coincidental with those from the Principal Component Analysis (Krebs, 1989), that made up similar groups, except for group 1, to which was added lot 2. Such pattern suggests some possibility of having varying habitats inside the lots (Figure 7).

In floristic studies, similarity among lots has been approached with Jaccard Index, which forms groups with similar values to those obtained in the actual research (José-Noguera et al., 2006).

Hábitat en función de la asociación de especies

El análisis de similitud entre parcelas mostró la existencia de tres grupos. De acuerdo con el índice de similitud de Horn (Krebs, 1989), el primero está formado por las parcelas uno, cinco y siete (unidas en un nivel de similitud de 0.63); el

In this case two groups were established with 0.70 and 0.32 coefficients, which is an evidence of the flora heterogeneity among lots (Catalán-Heverástico *et al.*, 2003).

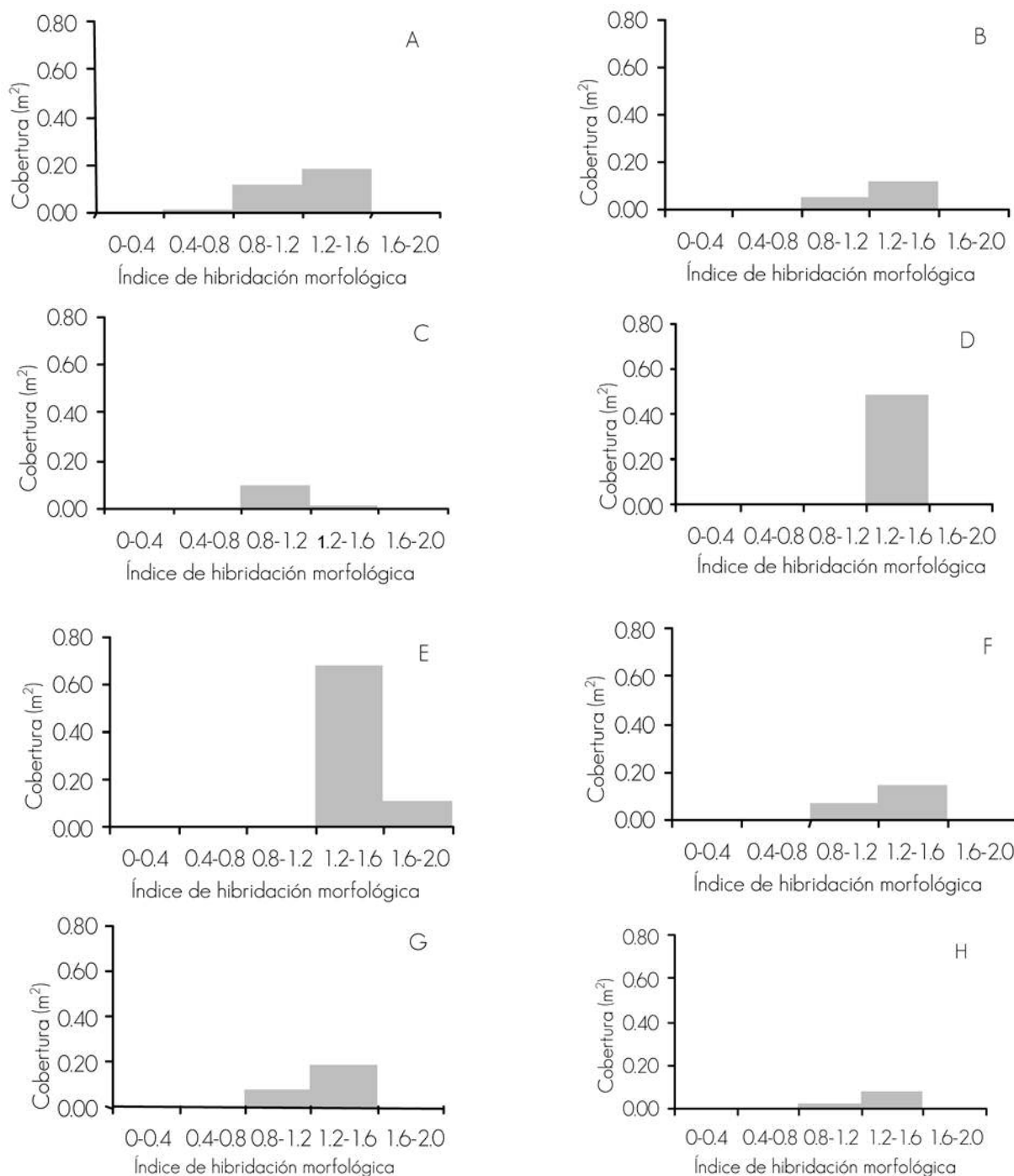


Figura 5. Categorías de híbrido por parcela. A) Parcela 1. B) Parcela 2. C) Parcela 3. D) Parcela 4. E) Parcela 5. F) Parcela 6. G) Parcela 7. H) Parcela 8.

Figure 5. Hybrid categories by lot. A) Lot 1. B) Lot 2. C) Lot 3. D) Lot 4. E) Lot 5. F) Lot 6. G) Lot 7. H) Lot 8.

segundo por las seis, ocho y dos y el tercero por la tres y la cuatro (Figura 6). Estos resultados concuerdan con el análisis de componentes principales (Krebs, 1989), que organizó agrupamientos parecidos, a excepción del grupo uno, al que se sumó la parcela dos. Dicho patrón sugiere una cierta posibilidad de indicar hábitats variables en las parcelas (Figura 7).

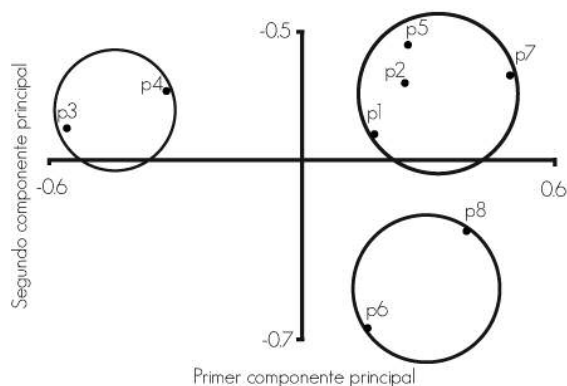


Figura 7. Similitud entre parcelas, conforme al análisis de componentes principales

Figure 7. Similarity among lots, according to the Principal Component Analysis

En estudios florísticos, la similitud entre parcelas ha sido abordada con el coeficiente de Jaccard, que genera grupos con valores semejantes a los obtenidos en la presente investigación (José-Noguera *et al.*, 2006). En el caso actual se establecieron dos grupos con coeficientes de 0.70 y 0.32, evidencia de la heterogeneidad de la flora entre las parcelas (Catalán-Heverástico *et al.*, 2003).

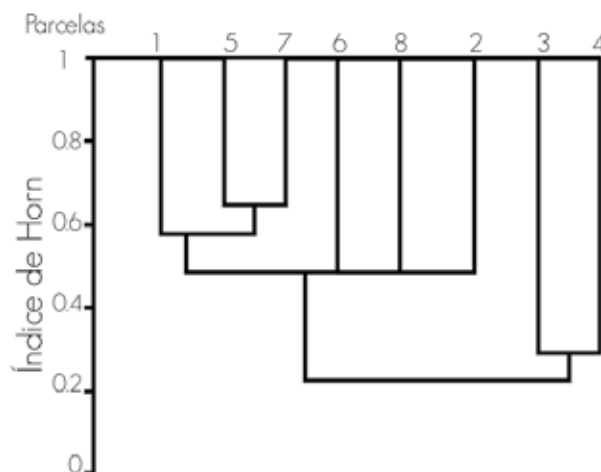


Figura 6. Fenograma de parcelas, de acuerdo con el índice de similitud de Horn.

Figure 6. Lot phenogram, according to Horn's Similarity Index.

In the actual study it was documented that the alleged hybrids were associated (in all the sampled lots) with *Arbutus xalapensis* Kunth, *Garrya laurifolia* Hartw. ex Benth., *Juniperus monticola* Mart., *Prunus serotina* Ehrh., *Ribes affine* Kunth, *Abies religiosa*, *Quercus laurina* Bonpl., *Quercus crassifolia* Humb. et Bonpl., *Arctostaphylos arguta* (Zucc.) DC. and *Cercocarpus macrophyllus* C. Schneid. In lot 1, 15 per cent of the tree vegetation is dominated by *Abies*, and in number 7, it makes up for 48 per cent; in lots 2, 4, 5, 6 and 8 *Quercus* prevailed by 66%, 54%, 67%, 46% and 70%, respectively, and in number 3, *Juniperus monticola* was outstanding (67%) (Figure 8).

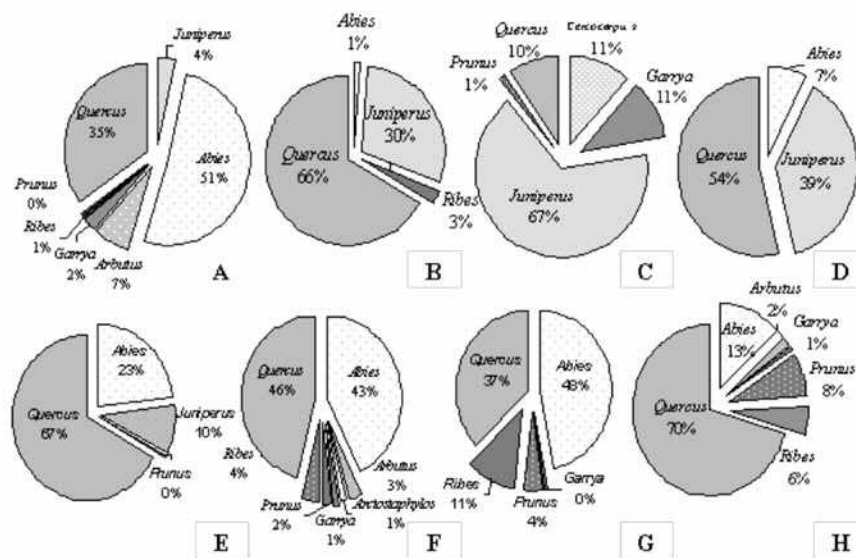


Figura 8. Cobertura arbórea por género y parcela. A) Parcela 1. B) Parcela 2. C) Parcela 3. D) Parcela 4. E) Parcela 5. F) Parcela 6. G) Parcela 7. H) Parcela 8.

Figure 8. Tree cover by genus and lot. A) Lot 1. B) Lot 2. C) Lot 3. D) Lot 4. E) Lot 5. F) Lot 6. G) Lot 7. H) Lot 8.

En el presente estudio se documentó que los supuestos híbridos se asocian (en todas las parcelas muestreadas) con *Arbutus xalapensis* Kunth, *Garrya laurifolia* Hartw. ex Benth., *Juniperus monticola* Mart., *Prunus serotina* Ehrh., *Ribes affine* Kunth, *Abies religiosa*, *Quercus laurina* Bonpl., *Quercus crassifolia* Humb. et Bonpl., *Arctostaphylos arguta* (Zucc.) DC. y *Cercocarpus macrophyllus* C. Schneid. En la parcela uno, 15% de la vegetación arbórea la domina *Abies*, y en la siete representa 48%; en las parcelas dos, cuatro, cinco, seis y ocho el género *Quercus* predominó con 66%, 54%, 67%, 46% y 70%, respectivamente, y en la tres sobresalió *Juniperus monticola* con 67% (Figura 8). La explicación de estos resultados es que la dominancia corresponde a un atributo de la comunidad, muy diferente a la riqueza florística.

La asociación de variables dependientes (categorías de IHM) e independientes (especies asociadas, características edafológicas, pedregosidad, pendiente, exposición y neblina),

The dependent variables (MHI categories) and independent variables (associated species, edaphic features, stony condition, slope, hill exposure and fog), through Pearson's Correlation Analysis (Krebs, 1989) showed that the 1.6 - 2 MHI hybrid category is strongly correlated in a positive way with *Abies religiosa*, land slope and hill exposure (Table 1). It can be assumed that these hybrids have the same ecologic affinities than *Abies religiosa*. On the other hand, in the study area, land slope varies from light to very sharp, with wind-protected dells and hill exposure oriented to the moist hillsides.

The 1.2-1.6 MHI hybrid category is positively associated with *Ribes affine*, *Arbutus xalapensis* and *Quercus crassifolia*. In regard to the abiotic variables, it seems that it has more specific ecologic affinities, since it showed a strong positive correlation with inorganic nitrogen, zinc, manganese and organic matter (Table 3). In a coincidental way, manganese is an element present in permanently flooded soils (Ortega, 1981).

Cuadro 3. Asociación de variables con el Índice de Hibridación Morfológica (Pearson, $P \leq 0.01$).

Table 3. Association of variables with the Morphologic Hybridization Index (Pearson, $P \leq 0.01$).

IHM	Variables asociadas positivamente	Variables asociadas negativamente
1.6 a 2	<i>Abies religiosa</i>	<i>Juniperus monticola</i>
	Pendiente del terreno	Cobertura arbórea
	Exposición	
	<i>Ribes affine</i>	
	<i>Arbutus xalapensis</i>	
1.2 a 1.6	<i>Quercus crassifolia</i>	
	Neblina	pH
	Nitrógeno inorgánico	Densidad aparente
	Zinc	
	Manganeso	
	Materia Orgánica	
	<i>Abies religiosa</i>	<i>Prunus serotina</i>
	<i>Juniperus monticola</i>	<i>Quercus laurina</i>
0.8 a 1.2	<i>Garrya laurifolia</i>	<i>Ribes affine</i>
	<i>Quercus crassifolia</i>	Neblina
	Pedregosidad superficial	Pendiente del terreno
		Cobertura arbórea

a través del análisis de correlación de Pearson (Krebs, 1989), mostró que la categoría de híbrido con IHM 1.6 - 2 está fuertemente correlacionada de manera positiva con *Abies religiosa*, con la pendiente del terreno y con la exposición (Cuadro 3). Puede asumirse que los híbridos de la categoría 1.6 - 2 de IHM tienen las mismas afinidades ecológicas que *Abies religiosa*. Por otra parte, en el área de estudio la pendiente del terreno varía de ligera hasta altamente pronunciada, con cañadas protegidas del viento y exposición hacia las laderas húmedas.

The 0.8 - 1.2 MHI hybrid category tends to grow with *Juniperus monticola*, *Abies religiosa*, *Garrya laurifolia* and *Quercus crassifolia* on slight soils. It is found in the middle part of the parental habitat affinities (*Q. glabrescens* and *Q. rugosa*) which suggests that it demands in-between conditions for its establishment, as it relates to species that are located in moist and in dry regions as well (Table 3). This phenomenon has been described for other hybrids (Anderson, 1948; Grant, 1989). However, it cannot be generalized; for example, in the *Iris hexagona* Walt. x *I. fulva* Ker Gawl. hybrid (with bidirectional tendency) was observed a preference for

La categoría de híbrido con un IHM de 1.2 - 1.6 se asocia de manera positiva con *Ribes affine*, *Arbutus xalapensis* y *Quercus crassifolia*. Con respecto a las variables abióticas, parece ser que tiene afinidades ecológicas más específicas, ya que mostró una fuerte correlación positiva con nitrógeno inorgánico, zinc, manganeso y materia orgánica (Cuadro 3). Las correlaciones obtenidas evidencian preferencias edáficas de suelos húmedos, ricos en nutrientes y materia orgánica. De manera coincidente, el manganeso es un elemento presente en suelos constantemente inundados (Ortega, 1981).

La categoría de híbrido con un IHM de 0.8 - 1.2 tiende a desarrollarse junto a *Juniperus monticola*, *Abies religiosa*, *Garrya laurifolia* y *Quercus crassifolia*, sobre suelos someros. Se le localiza en la parte intermedia de las afinidades del hábitat de los parentales (*Q. glabrescens* y *Q. rugosa*), lo que hace suponer que requiere condiciones intermedias para su establecimiento, al asociarse con especies que se ubican tanto en regiones húmedas, como secas (Cuadro 3). Este fenómeno se ha descrito para otros híbridos (Anderson, 1948; Grant, 1989). Sin embargo, esto no es general para todos; por ejemplo, en híbridos entre *Iris hexagona* Walt. x *I. fulva* Ker Gawl. (con tendencia bidireccional) se observó preferencia por hábitats intermedios, ya que ocupan áreas ecotonales entre los ámbitos de los taxa parentales (Arnold, 1992).

El análisis de componentes principales diferenció dos grupos de híbridos (Figura 9). El primero incluyó aquéllos con IHM de 1.6 - 2 y 1.2 - 1.6 (tendencia hacia *Q. glabrescens*) relacionado

medium habitats, since they occupy ecotonal areas between the scope of the parental taxa (Arnold, 1992).

The Principal Component Analysis determined two hybrid groups (Figure 9). The first one included those with 1.6 - 2 and 1.2 - 1.6 MHI (tendency towards *Q. glabrescens*) related with the manganese, organic matter and inorganic nitrogen variables. The second group belongs to the 0.8 - 1.2 and 0.4 - 0.8 (in-between features and tendency towards *Q. rugosa*); and it was associated with tree cover of *Abies religiosa* and *Arbutus xalapensis* and with the total cover of all the species. This is coincidental with the natural hybridization study between *Nothofagus antarctica* (G. Foster) Oerst. and *N. pumilio* (Poepp et Endl.) Krasser., in which one of the groups segregated *N. pumilio* and the other included the hybrids with *N. antarctica* (Quiroga et al., 2005). In contrast to the correlation analysis, the one of Principal Components was accomplished when the 0.4 - 0.8 MHI category with other variables. However, in both methods there was not any kind of association for the 0 - 0.4 category as data were not enough.

The results from the two analyses agree; the correlation analysis put together characteristics between the hybrid and the ecological factors that make it possible to get deeper in the habitat preferences of hybrids. The Principal Component Analysis divided the needs of the different hybrid categories. Thus, the hybrids with a tendency to *Q. glabrescens* demand habitats with very particular features, as the parental species; and the middle phenotypes are more flexible.

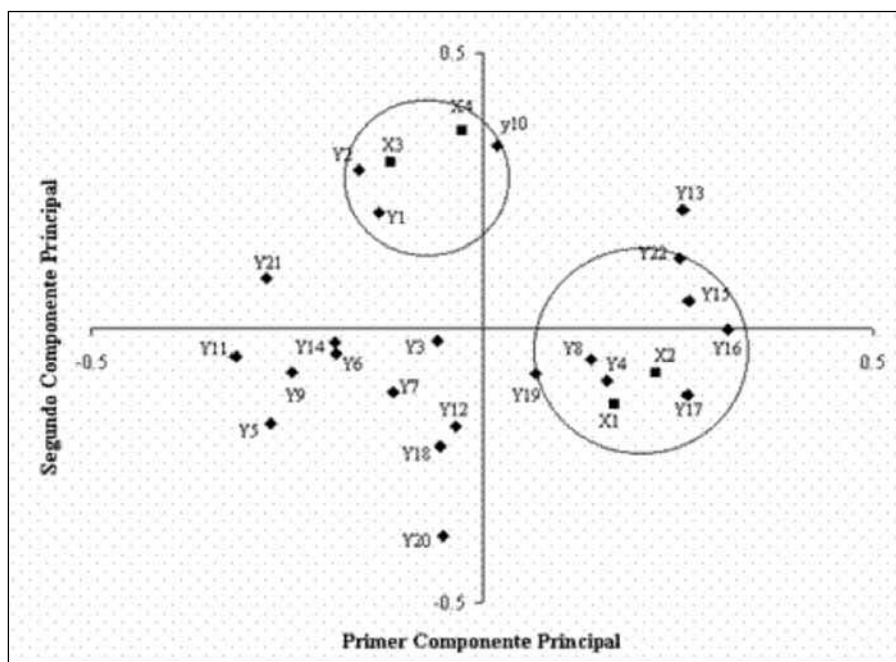


Figura 9. Asociación de variables (Análisis de Componentes Principales).
Figure 9. Association of variables (Principal Component Analysis).

con las variables manganeso, materia orgánica y nitrógeno inorgánico. El segundo conjunto correspondió a las de IHM de 0.8 - 1.2 y 0.4 - 0.8 (características intermedias e inclinación hacia *Q. rugosa*); y se asoció con la cobertura arbórea de *Abies religiosa* y *Arbutus xalapensis* y con la cobertura absoluta de todas las especies. Esto coincide con el estudio de hibridación natural entre *Nothofagus antarctica* (G. Foster) Oerst. y *N. pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser. en el que uno de los grupos segregó a *N. pumilio* y el otro integró a los individuos híbridos con *N. antarctica* (Quiroga *et al.*, 2005). A diferencia del análisis de correlación, con el de componentes principales se logró asociar la categoría de IHM 0.4 - 0.8 con otras variables. No obstante, en ambos métodos no existió ningún tipo de asociación para la categoría 0 - 0.4, por falta de datos.

Los dos análisis concordaron en los resultados, el análisis de correlación agrupó características entre la categoría de híbrido y las variables ecológicas que permiten profundizar en cuanto a las preferencias de hábitat de los híbridos. El análisis de componentes principales separó las necesidades entre las diferentes categorías de híbridos. Así, los híbridos con tendencia a *Q. glabrescens* demandan hábitats con características muy particulares, como la especie parental; y las de fenotipos intermedios tienen mayor flexibilidad.

The first investigations about habitats of hybrids revealed that they could only occupy in-between environments (Anderson, 1948; Muller, 1952), but more recent works have proved the probability of their development in similar or completely different habitats to those used by their parents (Cruzan and Arnold, 1993). The *Quercus havardi* Rydb. x *Q. mohriana* Buckley ex Rydb. hybrid exhibits light morphologic differences and parental causes and it was found co-existing with them (Muller, 1952). On the other side, *Iris brevicaulis* Raf. x *fulva* hybrids with tendency towards *I. brevicaulis* live together with the same vegetation species and show preference for the habitats of *I. brevicaulis*; however, those with a tendency for *I. fulva* do not have the affinity for parental habitats, they are only seen in new ones (Cruzan and Arnold, 1993).

According to some floristic studies in Mexico, it was found that *Q. rugosa* is associated exclusively with 24 tree species, unlike *Q. glabrescens* that does just with 20 (in addition to 20 common taxa) (Table 4). In regard to species association, the *Q. glabrescens* and the *Q. rugosa* communities can be distinguished from each other (Figure 1 and Table 4).

It is necessary to accomplish molecular studies that confirm the results expressed here.

Cuadro 4. Especies arbóreas asociadas con *Q. glabrescens* (Q g) y *Q. rugosa* (Q r).

Table 4. Tree species associated with *Q. glabrescens* (Q g) and *Q. rugosa* (Q r).

Especie	Q r	Q g
<i>Abies religiosa</i> (HBK.) Schltdl. et Cham	8, 9	12, 13
<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. et. Cham) Benth.	8	
<i>Agave horrida</i> Lem.	7	
<i>Alnus acuminata</i> Kunth	1, 5, 8	
<i>Alnus jorullensis</i> Kunth	1, 5, 8	11
<i>Arbutus arguta</i> Zucc. et Schltdl.	7, 9	11, 13
<i>Arbutus glandulosa</i> M. Martens et Galeotti	6, 9	
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	1-6, 8, 9	10-13
<i>Arctostaphylos polifolia</i> Kunth	7	
<i>Buddleia cordata</i> HBK.	8	12
<i>Carpinus caroliniana</i> Walter		11
<i>Cercocarpus macrophyllus</i> C. Schneid.	5, 9	11-13
<i>Clethra mexicana</i> DC.	3	10, 11
<i>Cleyera theaeoides</i> (Sw.) Choisy		10
<i>Comarostaphylis</i> sp.		11
<i>Cornus disciflora</i> DC.	8	10, 12
<i>Crataegus</i> sp.	5	11
<i>Cupressus</i> sp.	5	
<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	8	
<i>Fraxinus</i> sp.	5	
<i>Garrya laurifolia</i> Hartw.	1, 9	12, 13
<i>Ilex toluana</i> Hemsl.	9	12, 13
<i>Juglans pyriformis</i> Liebm.		11

Continúa Cuadro 4..

Conituación Cuadro 4...

Especie	Q _r	Q _g
<i>Juniperus deppeana</i> Steud.	6, 9	
<i>Juniperus monticola</i> Mart.	6, 9	13
<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.		11
<i>Oreopanax</i> sp.	1	
<i>Pinus devoniana</i> Lindl.		11
<i>Pinus durangensis</i> Martínez	2	
<i>Pinus lumholtzii</i> Rob. et Fern.	2	
<i>Pinus michoacana</i> Martínez		11
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	7	11
<i>Pinus oaxacana</i> Mirov.	7	
<i>Pinus oocarpa</i> Schiede. ex Schltdl.	7	11
<i>Pinus pringlei</i> Shaw		11
<i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl.	7	
<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	1, 8, 9	12, 13
<i>Quercus acutifolia</i> Née		11
<i>Quercus affinis</i> Scheidw.		10
<i>Quercus candicans</i> Née	7	10, 11
<i>Quercus castanea</i> Née	7	11
<i>Quercus conspersa</i> Humb. et Bonpl		11
<i>Quercus crassipes</i> Humb. et Bonpl	7	
<i>Quercus crassifolia</i> Humb. et Bonpl.	2, 6, 9	11-13
<i>Quercus deserticola</i> Trel.	6, 9	12, 13
<i>Quercus glaucoides</i> M. Martens et Galeotti	5	11
<i>Quercus gregii</i> (A. DC.) Trel.	6, 9	
<i>Quercus laurina</i> Bonpl.	3, 6, 7, 9	11-13
<i>Quercus magnoliifolia</i> Née	5	11
<i>Quercus martinezii</i> C. H. Müll.	7	
<i>Quercus mexicana</i> Humb. et Bonpl.	6, 9	
<i>Quercus obtusata</i> Humb. et Bonpl.	3, 7	11
<i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm.		10
<i>Quercus peduncularis</i> Née	5, 8	
<i>Quercus polymorpha</i> Schltdl. et Cham	8	
<i>Quercus sapotiifolia</i> Liebm.		10
<i>Quercus sebifera</i> Trel.	8	
<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.	8	
<i>Quercus sideroxyla</i> Humb. et Bonpl	7	
<i>Quercus skinneri</i> Benth.		10
<i>Rapanea juergensenii</i> Mez.	1	
<i>Sambucus mexicana</i> K. Presl. et DC.	9	12, 13
<i>Ternstroemia lineata</i> DC.		11, 12
<i>Ternstroemia tepezapote</i> Schltdl. et Cham		10
<i>Viburnum jucundum</i> Morton		12

1 = Ramírez-Marcial *et al.*, 1998; 2 = García-Arévalo *et al.*, 2004; 3 = Cornejo-Tenorio *et al.*, 2003; 5 = Fernández-Nava *et al.*, 1998; 6 = CONABIO, 2000; 7 = CONAFOR, 2000; 8: Álvarez-Moctezuma *et al.*, 1998; 9 = Zavala, 1995; 10 = Mejía-Domínguez *et al.*, 2004; 11 = Martínez *et al.*, 2004; 12 = CONANP, 2004; 13= Zavala, 1995.

1 = Ramírez-Marcial *et al.*, 1998; 2 = García-Arévalo *et al.*, 2004; 3 = Cornejo-Tenorio *et al.*, 2003; 5 = Fernández-Nava *et al.*, 1998; 6 = CONABIO, 2000; 7 = CONAFOR, 2000; 8: Álvarez-Moctezuma *et al.*, 1998; 9 = Zavala, 1995; 10 = Mejía-Domínguez *et al.*, 2004; 11 = Martínez *et al.*, 2004; 12 = CONANP, 2004; 13 = Zavala, 1995.

Las primeras investigaciones sobre el hábitat en híbridos revelaban que sólo podían ocupar ambientes intermedios (Anderson, 1948; Muller, 1952), pero trabajos más recientes han evidenciado probabilidad de que se desarrollen en los mismos, similares o completamente distintos a los ocupados por los parentales (Cruzan y Arnold, 1993). El híbrido *Quercus havardi* Rydb. x *Q. mohriana* Buckley ex Rydb. presenta poca diferencia morfológica y causas parentales y se identificó conviviendo con ellas (Muller, 1952). Por otro lado, híbridos de *Iris brevicaulis* Raf. x *Q. fulva* con tendencia hacia *I. brevicaulis* conviven con las mismas especies vegetales, y muestran preferencia por los hábitats de *I. brevicaulis*; no obstante, los que tienen propensión hacia *I. fulva* no tienen afinidad por hábitats parentales, solamente se les observa en nuevos (Cruzan y Arnold, 1993).

De acuerdo con algunos estudios florísticos, en México, se identificó que *Q. rugosa* se asocia exclusivamente con 24 especies arbóreas, a diferencia de *Q. glabrescens* que lo hace exclusivamente con 20 (además de tener 20 taxa en común) (Cuadro 4). En función de la asociación de especies, las comunidades de *Q. glabrescens* y *Q. rugosa* pueden diferenciarse entre sí (Figura 1 y Cuadro 4).

Es necesario realizar estudios moleculares que corroboren los resultados aquí planteados.

CONCLUSIONES

Los resultados del índice de hibridación morfológico permitieron determinar la existencia de hibridación entre *Q. glabrescens* y *Q. rugosa*. Los híbridos con tendencia a *Q. glabrescens* mostraron una fuerte afinidad por hábitats semejantes a los de la especie parental (terrenos con alta pendiente, exposiciones húmedas, neblina frecuente, suelos con nitrógeno, zinc, manganeso y materia orgánica). Los híbridos intermedios exhibieron afinidades por hábitats con características combinadas entre los ocupados por las especies parentales. La ocurrencia de un mosaico de fenotipos puede sugerir introgresión híbrida en la zona.

AGRADECIMIENTOS

A la Comisión Nacional Forestal y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo financiero aportado a través del proyecto de investigación CONAFOR-2002-C01-6181. A la Universidad Autónoma Chapingo por el financiamiento proporcionado a través del proyecto 06100506.

REFERENCIAS

Albarrán-Lara, A. L., L. Mendoza-Cuenca, S. Valencia-Ávalos, A. González-Rodríguez and K. Oyama. 2010. Leaf fluctuating asymmetry increases with hybridization and introgression between *Quercus magnoliifolia* and *Quercus resinosa* (Fagaceae) through an altitudinal gradient in Mexico. *International Journal of Plant Science* 171: 310-322.

CONCLUSIONS

Through the results of the Morphologic Hybridization Index it was possible to determine the existence of hybridization between *Q. glabrescens* and *Q. rugosa*. The hybrids with a tendency towards *Q. glabrescens* showed a strong affinity for similar habitats of the parental species (steep slope lands, moist hillsides, frequent fog, soils with nitrogen, zinc, manganese and organic matter). The in-between hybrids exhibited affinities for habitats with combined characteristics of those occupied by the parental species. The occurrence of a phenotype mosaic might suggest hybrid introgression in the area.

ACKNOWLEDGEMENTS

To the Comisión Nacional Forestal and the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for the financial support provided to the CONAFOR-2002-C01-6181 project, as well as to the Universidad Autónoma Chapingo for funding the 06100506 project.

End of the English version

- Álvarez-Moctezuma, J. G., S. Ochoa-Gaona, B. H. Jong, y M. L. Soto-Pinto. 1998. Hábitat y distribución de 5 especies de *Quercus* (Fagaceae) en la Meseta Central de Chiapas, México. Chiapas, México. *Rev. Biol. Trop.* 47(3):351-358.
- Anderson, E. 1948. Hybridization of the habitat. *Evolution*. 2(1):1-9.
- Arnold, M. L. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:237-261.
- Arnold, M. L. 1997. *Natural hybridization and evolution*. Oxford University Press. Oxford, UK. 232 p.
- Bacilieri, R., A. Ducousso, R. J. Petit and A. Kremer. 1996. Mating system and asymmetric hybridization in a mixed stand of European oaks. *Evolution* 50: 900-908.
- Bello G., M. y J. N. Labat. 1987. Los encinos (*Quercus*) del Estado de Michoacán, México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D. F. México 93 p.
- Bruschi, P., G. Vendramin, F. G. Bussotti and P. Grossoni. 2003. Morphological and molecular diversity among Italian populations of *Quercus petraea* (Fagaceae). *Annals of Botany* 91:707-716.
- Catalán-Heverástico, C., L. López-Mata y T. Terrazas. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas del bosque mesófilo de montaña de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología Serie Botánica* 74(2): 209-230.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2000. Comisión Nacional de Biodiversidad. *Quercus rugosa*. *Anales de Ciencias Naturales*. www.conabio.gob.mx/conocimiento/info/31-fagac10m.pdf. (5 de septiembre de 2006).
- Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). 2000. *Quercus rugosa*. www.conafor.gob.mx/portal/docs/secciones/bosquedes/Fichas%20Técnicas/Quercus%20rugosa.pdf#search=%22quercus%20rugosa%22 (5 de septiembre de 2006).
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2004. Programa de conservación y manejo Parque Nacional El Chico. www.ine.gob.mx/ueqjei/publicaciones/libros/108/hgo.html (5 de septiembre de 2006).
- Cornejo-Tenorio, G., A. Casas, B. Farfán, J. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez. 2003. Flora y vegetación de zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 73:43-62.
- Cruzan, M. B. and M. L. Arnold. 1993. Ecological and genetic associations in an *Iris* hybrid zone. *Evolution* 47(5): 1432-1445.
- Fernández-Nava, J. Rodríguez, S. Arreguín C. y A. Rodríguez J. 1998. Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica* 9:1-151.
- García-Arévalo, A., J. Mendoza-Contreras y J. Nosedal. 2004. Asociaciones vegetales de los bosques del municipio de Guanaceví, Durango. *Madera y Bosques* 10(1):21-34.

- González-Rodríguez A., M. Arias, S. Valencia and K. Oyama. 2004. Morphological and RAPD analysis of hybridization between *Quercus affinis* and *Quercus laurina* (Fagaceae), two Mexican red oaks. *American Journal of Botany* 91:401-409.
- González-Rodríguez, A. and K. Oyama. 2005. Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Q. laurina* (Fagaceae), two hybridizing Mexican red oaks. *Botanical Journal of the Linnean Society* 147: 427-435.
- Grant, V. 1989. Especiación vegetal. Columbia University Press. 2da. Edición. Edit. Limusa. México, D. F. México. 587 p.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Información (INEGI). 1984. Cartas topográficas 1:50000. E14-A56. México, D. F. México. s/p.
- José-Noguera, A., G. Castro-Marín y B. González-Rivas. 2006. Diversidad florística del bosque de galería en dos localidades del departamento de Carazo, Nicaragua. La Calera, Ciencias Forestales. <http://www.bio-nica.info/biblioteca/NogueraBosqueDeGaleriaCarazo.pdf>. (2 septiembre de 2010).
- Keim, P., K. N. Paige, T. G. Whitham and K. G. Lark. 1989. Genetic analysis of an interspecific hybrid swarm of *Populus*: Occurrence of unidirectional introgression. *Genetics Society of America* 123: 557-565.
- Krebs, Ch. J. 1989. Ecological methodology. Harper Collins. New York, NY. USA. 654 p.
- Long, R. W. 1959. Natural and artificial hybrids of *Helianthus maximiliani* x *H. grosseserratus*. *American Journal of Botany* 46(10):687-692.
- Lundell, C.L. 1955. Flora of Texas. Vo. I Texas Research Foundation. Renner, TX. USA. 1881 p.
- Martínez, G., M. D. R. Cruz, J. Castrejón R., S. Valencia A., J. Jiménez R. y C. Ruiz-Jiménez. 2004. Flora vascular de la porción guerrerense de la Sierra de Taxco, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 75(2):105-189.
- Mejía D. N., J. Meave A. y C. Ruiz-Jiménez. 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 74:13-29.
- Mettler, L. y T. Gregg. 1982. Genética de las poblaciones y evolución. Prentice Hall. 1ª Edición. Englewood Cliffs, NJ. USA. 245 p.
- Muller, C. H. 1952. Ecological control of hybridization in *Quercus*: A Factor in the mechanism of evolution. *Evolution* 6(2):147-161.
- Nixon, K.C. 1993. The genus *Quercus* in México. Chapter 16: 447-458. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot and J. Fa (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press. NY. USA. 812 pp.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) 2000. NOM-021-RECNAT-2000 Diario Oficial de la Federación. México, D.F. México. 73 p.
- Olsen, R. S., V. C. Cole, F. S. Watanabe and L. A. Dean. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. USDA. Washington, D.C. USA. Circular 939. 43 p.
- Ortega, E. 1981. Química de suelos. Universidad Autónoma Chapingo. Departamento de Suelos. Texcoco. Edo. de Méx. México. 400-416 p.
- Potts, B. M. and J. B. Reid. 1985. Analysis of a hybrid swarm between *Eucalyptus risdonii* Hook.f. and *E. amygdalina* Labill. *Aust. J. Bot.* 33:543-62.
- Quiroga, P., R. Vidal R. y C. Premoli A. 2005. Evidencia morfológica e isoenzimática de hibridación natural entre *Nothofagus antarctica* y *N. pumilio* en el noroeste patagónico. *Bosque* 26(2):25-32.
- Ramírez-Marcial, N., S. Ochoa-Gaona, M. González-Espinosa y P. Quintana-Ascencio. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica cerro Huítepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 44:59-85.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D.F. México. 432 p.
- Rieseberg, L. H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:359-389.
- Rieseberg, L. H. and S. E. Carney. 1998. Plant hybridization. *New Phytologist* 140(4):599-624.
- Statistical Analysis System (SAS) Institute 1985. SAS introductory guide. Raleigh, NC. USA. 99 p.
- Sistema de Información Climatológica (SICLIM). Versión 1.0 y base de datos. 1990. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua. Jiutepec, Mor. México. s / p.
- Standley, P. C. and J. A. Steyermark. 1954. Flora of Guatemala. Fieldiana: Botany. Vol. 24. Part III. Chicago Natural History Museum. Chicago, IL. USA. p. 369-396.
- Tovar-Sánchez, E. and K. Oyama. 2004. Natural hybridization and hybrid zones between *Q. crassifolia* and *Q. crassipes* (Fagaceae) in Mexico: morpho-logical and molecular evidence. *American Journal of Botany* 91:1352-1363.
- Tovar-Sánchez, E. and K. Oyama. 2006. Community structure of canopy arthropods associated to *Q. crassifolia* X *Q. crassipes* complex. *OIKOS* 112:370-381.
- Tucker, J. M. 1968. Identify of the oak tree al Live Oak Tanks, Joshua Tree National Monument, California. *Madroño* 19:256-266.
- United States Department Agriculture (USDA). 2003. USDA Plant Hardiness Zone Map. The United States National Arboretum. Agricultural Research Service, U.S. Department of Agriculture, Washington, D. C. www.NationalArboretum-USDAPlantHardinessZoneMap.htm. (20 de marzo de 2010).
- Valencia A., S. 1989. Contribución al conocimiento del género *Quercus* en el estado de Guerrero, México. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de licenciatura. México, D.F. México. 183 p.
- Valencia, A. S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 75: 33-53.
- Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon* 25:233-9.
- Vargas M. F. 1984. Parques nacionales de México y reservas equivalentes. Pasado, presente y futuro. Instituto de Investigaciones Económicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México. 266 p.
- Walkley, A. and A. Black. 1934. An examination of the Degthareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil. Sci.* 27:29-38.
- Zavala Ch., F. 1989. Identificación de encinos de México. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Texcoco, Edo. de Méx. México. 150 p.
- Zavala Ch., F. 1990. Los encinos de México: un recurso desaprovechado. *Ciencia y Desarrollo* 16(95):43-51.
- Zavala Ch., F. 1995. Encinos hidalguenses. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo. Texcoco, Edo. de Méx. México. 133 p.