

Análisis cariológico de ocho especies de encinos (*Quercus*, Fagaceae) en México

por

Saúl Flores-Maya¹, Ivonne Flores-Moreno¹, Silvia Romero-Rangel², Carlos Rojas-Zenteno²
& Liliana Elizabeth Rubio-Licona²

¹ Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Laboratorio de Recursos Naturales. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Edo. México CP 54090. drsaulfm@yahoo.com.mx

² Laboratorio de Ecología y Taxonomía de Árboles y Arbustos. Facultad de Estudios Superiores Iztacala UNAM. Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Edo. México CP 54090. sromero@servidor.unam.mx

Resumen

Se han realizado los estudios cariológicos de ocho especies del género *Quercus*, de las cuales cinco (*Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. elliptica*, *Q. hintonii* y *Q. urbanii*) pertenecen a la sección *Lobatae* y tres (*Q. frutex*, *Q. obtusata* y *Q. rugosa*) a la sección *Quercus*. Se indica por primera vez el número cromosómico de todas ellas excepto *Q. rugosa*. En todos los casos se trata de diploides ($2n = 2x = 24$) con cariotipos moderadamente asimétricos.

Palabras clave: Cariología, México, *Quercus candicans*, *Quercus crassifolia*, *Quercus elliptica*, *Quercus frutex*, *Quercus hintonii*, *Quercus obtusata*, *Quercus rugosa*, *Quercus urbanii*.

Abstract

Karyotype analyses of eight species of the *Quercus* genus were performed and are reported here. Five species (*Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. elliptica*, *Q. hintonii* and *Q. urbanii*) belong to the *Lobatae* section and three (*Q. frutex*, *Q. obtusata* and *Q. rugosa*) to the *Quercus* section. This is the first report of the chromosome numbers of all of them except *Q. rugosa*, and demonstrate that they are diploid ($2n = 2x = 24$) and the karyotypes are moderately asymmetrical.

Keywords: Karyotype, México, *Quercus candicans*, *Quercus crassifolia*, *Quercus elliptica*, *Quercus frutex*, *Quercus hintonii*, *Quercus obtusata*, *Quercus rugosa*, *Quercus urbanii*.

Introducción

Los cambios en el número y en la estructura de los cromosomas aparecen muy frecuentemente asociados con la evolución de las plantas. Estos cambios pueden provocar la divergencia de las poblaciones que promueve barreras al flujo de genes y alteran la estructura genética de las poblaciones. Por tanto, cuanto más se conozcan los cambios cromosómicos, mejor se entenderán los procesos de evolución y diferenciación de las poblaciones (Levin, 2002).

El género *Quercus* se distribuye mundialmente en zonas templadas y subtropicales del hemisferio norte. Se calcula que está conformado aproximadamente por 500 especies. México es considerado un centro de diversificación del género *Quercus* para América, debido a su gran diversidad de especies (135-150) y su número importante de endemismos (65%) (Rzedowski, 1978; Nixon, 1989). El género muestra gran variabili-

dad morfológica en esta región, tanto a nivel interespecífico como intraespecífico, por lo que es un grupo difícil taxonómicamente. Sus especies se distribuyen en las zonas montañosas de todos los estados y territorios, a excepción del sur en Yucatán y Quintana Roo (Rzedowski, 1978). En el Estado de México, además de los bosques puros de *Quercus*, los encinos son abundantes en los bosques de coníferas, como los bosques mixtos de *Pinus-Quercus* y *Cupressus-Quercus*, aunque también habitan en otras comunidades tales como bosque mesófilo de montaña, bosque tropical caducifolio, bosque de galería (Romero-Rangel & al., 2002).

Los estudios cariotípicos de las especies de *Quercus* contribuyen al esclarecimiento de problemas taxonómicos, para explicar patrones de distribución geográfica y llegar al entendimiento de sus relaciones evolutivas. Entre los pocos trabajos de este tipo se puede destacar el de Duffield (1940), donde se da a conocer que el número somático de 19 especies de encinos es

$2n = 24$, dato que coincide con el de otras especies analizadas por autores anteriores y posteriores (Stairs, 1964; Santamour, 1962; Wang, 1986; etc.; para la recopilación de las especies estudiadas de *Quercus* véase Index to Plant Chromosome Numbers – IPCN, 2006: http://mobot.mobot.org/cgi-bin/search_vast).

Stebbins (1971) afirma que las especies de *Quercus* presentan cariotipos moderadamente asimétricos. Zoldos & al. (1999) trabajaron con ocho especies de encinos europeos y tres de Norteamérica; dichos autores mencionan que los rasgos cromosómicos básicos no se modifican dentro del género y que sus cariotipos no conforman cromosomas submetacéntricos y sólo un par subtelocéntrico con satélite; además, observaron que tienen dos pares cromosómicos muy grandes y un grupo de cromosomas de talla mediana de formas similares.

Ohri & Ahuja (1990), encontraron en *Q. petraea*, *Q. robur* y *Q. rubra* seis pares metacéntricos, cinco submetacéntricos (con el par II satelizado) y un par subtelocéntrico, pero Medjedovic (1983), observó en distintas poblaciones de *Q. petraea*, variaciones en el número de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos y en la posición de satélites.

El objetivo de este trabajo es contribuir al conocimiento cariológico de ocho especies mexicanas. Hasta el momento no se conocen o son insuficientes los trabajos de citogenética de las especies mexicanas de *Quercus* (véase Rodríguez & Spellenberg, 1992), por lo que es importante destacar la importancia de estos estudios utilizando los métodos citogenéticos clásicos, principalmente, para conocer los números cromosómicos y los cariotipos.

Material y métodos

Se recolectaron frutos de las especies estudiadas en los municipios de Luvianos, Tejupilco, Villa del Car-

bón y Villa Nicolás Romero, pertenecientes al Estado de México (Tabla 1). Los frutos se cultivaron en cajas de germinación dentro de una incubadora a 30 °C del laboratorio de Recursos Naturales de la UBIPRO-FES-Iztacala-UNAM. Después de seis a ocho días aproximadamente, se retiraron de los frutos los ápices radiculares emergidos. Estos ápices fueron tratados con una solución antimitótica de 8-hidroxiquinoleína a una concentración de 0,002 M durante 4 horas a temperatura de 15-18 °C. Transcurrido este tiempo de pretratamiento, las radículas se fijaron durante 24 horas en líquido de Farmer (3 partes de alcohol etílico 96 % y una parte de ácido acético glacial). Tras una hidrólisis con ácido clorhídrico 1N a 60 °C durante 16 minutos los ápices radicales se lavaron con agua corriente y se sumergieron durante 20 minutos en citasa, con el fin de disolver la lámina media de las células y lograr preparaciones con células bien separadas. La tinción se realizó con acetoorceína al 1% y las preparaciones se realizaron por aplastamiento montando el material en bálsamo de Canadá, de acuerdo con las indicaciones de García (1990). Las observaciones de las placas metafásicas se hicieron en un microscopio marca Nikon a una magnificación de 100×.

Paralelamente a la observación se obtuvieron fotografías, las cuales fueron procesadas en un analizador de imagen (Imagen Tool versión 3.0 para Windows; UTHSCSA, 2003: www.uthscsa.com), para determinar el número cromosómico, la longitud total de los cromosomas y la longitud de los brazos cortos y largos de cada uno de los cromosomas.

Para el conteo cromosómico se utilizaron muestras procedentes de 10 individuos por población, y las medidas de los cromosomas fueron estimadas a partir de diez placas en metafase provenientes de los diez individuos.



Fig. 1. Cariogramas de *Quercus frutex* (f), *Q. obtusata* (o), *Q. crassifolia* (cr), *Q. elliptica* (e), *Q. rugosa* (r), *Q. candicans* (ca), *Q. hin-tonii* (h) y *Q. urbanii* (u).

Los cariogramas y medidas cromosómicas fueron representados en la longitud absoluta (μm) de los mismos. En la terminología de los tamaños de cromosomas se ha seguido a Stebbins (1938) (pequeños: $< 2 \mu\text{m}$; medianamente pequeños: $2-5 \mu\text{m}$; medianamente grandes: $5-9 \mu\text{m}$; y grandes: $> 9 \mu\text{m}$), y en la terminología de la morfología, a Levan & al. (1964), quienes ordenan los cromosomas según la posición del centrómero y la razón (r) entre los dos brazos del cromosoma (M = centrómero en el punto medio, $r = 1$; m = centrómero en la región media, $r = 1-1,7$; sm = centrómero en la región submedia, $r = 1,7-3,0$; st = centrómero en la región subterminal, $r = 3,0-7,0$; t = centrómero en la región terminal, $r = 7,0-\infty$; T = centrómero terminal, sin uno de los brazos, $r = \infty$). También de Levan & al. (1964) se toma el índice centromérico: $I = 100/r + 1$, donde r es la razón entre los brazos de los cromosomas.

Para ayudar en la definición de las tendencias o patrones cromosómicos, de estos táxones se empleó el término de simetría o asimetría, para referirse a las diferencias en tamaño y de relación de brazos entre cromosomas no homólogos de un genomio, y se determinó de acuerdo a las estimaciones establecidas por Romero-Zarco (1986). Para obtener el coeficiente de asimetría intracromosomal (A_1) se aplicó la fórmula: $A_1 = 1 - \sum (bi/Bi)/n$; donde bi es el promedio del tamaño para los brazos cortos en cada cromosoma homólogo y Bi es el promedio de tamaño para los brazos largos en cada par cromosómico homólogo. Para la variación de asimetría intercromosomal (A_2) se usó la fórmula del coeficiente de dispersión de Pearson, que es la proporción entre la desviación estándar y la media de la longitud de los cromosomas para cada muestra: $A_2 = s/x$.

Resultados

Números cromosómicos

Por primera vez, en este estudio se reporta el número cromosómico $2n = 24$ para las siguientes especies de encinos mexicanos: *Quercus frutex* y *Q. obtusata*, de la sección *Quercus*, y *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. elliptica*, *Q. hintonii* y *Q. urbanii*, de la sección *Lobatae* (Figs. 1 y 2).

Tamaño cromosómico

La longitud cromosómica de las ocho especies de encinos varía de $1-8,2 \mu\text{m}$, estos tamaños corresponden de acuerdo a la terminología de Stebbins (1938) a las categorías de pequeños, medianamente pequeños y medianamente grandes. Los cromosomas medianamente grandes fueron observados en los primeros dos

pares cromosómicos de *Quercus crassifolia*, en el primer par de *Q. elliptica*, en los primeros cuatro pares de *Q. hintonii* y también en los tres primeros pares cromosómicos de *Q. urbanii*. El resto de los pares de cromosomas de estas especies son medianamente pequeños. Los pares cromosómicos 11 y 12 de *Q. frutex* corresponden a la categoría de pequeños. En general, los cariotipos de *Q. frutex*, *Q. obtusata*, *Q. rugosa*, *Q. candicans*, *Q. crassifolia* y *Q. elliptica* están compuestos comúnmente de cromosomas medianamente pequeños (Tabla 1, Fig. 1).

La longitud de los cromosomas medianamente pequeños en el nivel ínterespecífico de la sección *Quercus* tiene un rango de $2-4 \mu\text{m}$, mientras que para los cromosomas pequeños es de $1 \mu\text{m}$, y en la sección *Lobatae*, la longitud de los cromosomas medianamente

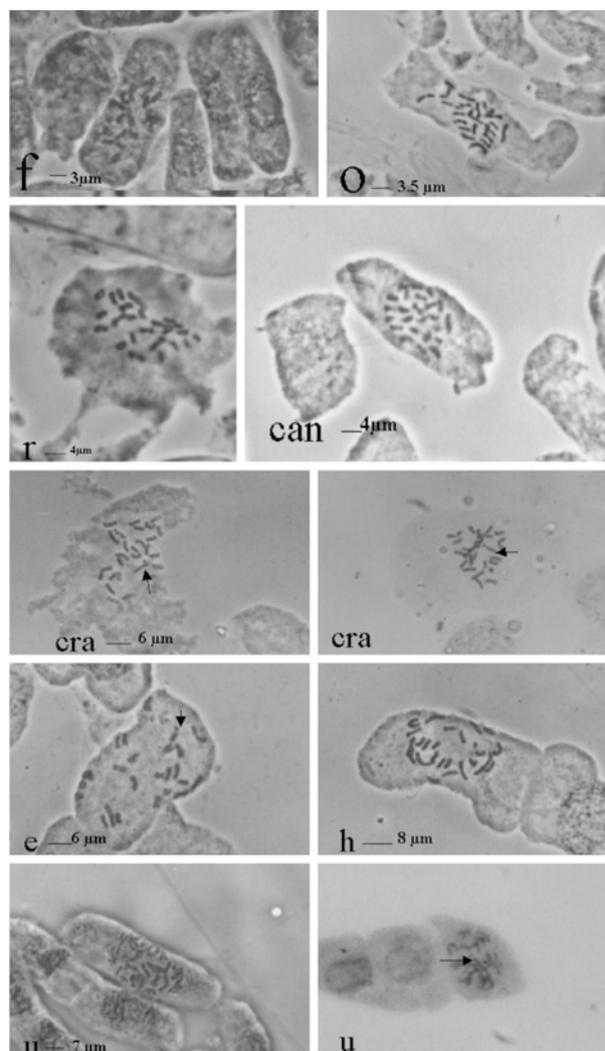


Fig. 2. Células mitóticas de *Quercus frutex* (f), *Q. obtusata* (o), *Q. crassifolia* (cr), *Q. elliptica* (e), *Q. rugosa* (r), *Q. candicans* (ca), *Q. hintonii* (h) y *Q. urbanii* (u) con número cromosómico $2n = 24$ (1000 \times). Las flechas señalan satélites.

grandes es de 5,1-8,2 μm y la de los medianamente pequeños de 2-5 μm (Tabla 1, Fig. 1).

En los miembros de la sección *Quercus* el tamaño cromosómico promedio del genomio puede variar de 2,08 a 2,58 μm , teniendo un promedio de 2,4 μm . En la sección *Lobatae* varía de 3,03 y 4,81 y el promedio es de 4,03 μm (Tabla 1).

La longitud total del set diploide para *Quercus frutex* fue de 50 μm , *Q. obtusata* de 61,8 μm y *Q. rugosa* de 62 μm y en la sección *Lobatae* *Q. candicans* de 72,8 μm , *Q. crassifolia* de 95,4 μm , *Q. elliptica* de 93 μm , *Q. hintonii* de 115,6 μm y *Q. urbanii* de 107,6 μm (Tabla 1).

Morfología cromosómica y fórmulas idiogramáticas

El índice centromérico promedio (i) de las especies de la sección *Quercus* varía entre 22,08 y 36,17 (Tabla 1) y para las especies de la sección *Lobatae* de 29,25 y 39,42 (Tabla 1). En este estudio, la morfología cromosómica de las ocho especies varía en la presencia de las clases con centrómeros en posiciones medias (M, m y sm) y las de posiciones terminales de los centrómeros (st y t) en sus cariotipos (Tabla 1 y Fig. 1).

Un rasgo interesante en el cariotipo de *Q. hintonii* y *Q. urbanii*, es la presencia de cromosomas medianamente grandes del tipo mediano (m) y subterminal (st) en la posición de los centrómeros (Fig. 1).

Simetría o asimetría cromosómica

El índice A_1 de la variabilidad intracromosomal es de 0,43-0,66 en las especies de la sección *Quercus* y de 0,32-0,53 en las especies de la sección *Lobatae* (Tabla 1). En el índice A_2 de variabilidad intercromosomal se observaron variaciones en las especies de la sección *Quercus* de 0,18-0,31 y en las especies de la sección *Lobatae* la variación no es muy amplia y los valores se concentran en un rango de 0,19-0,20 en *Q. crassifolia* y *Q. elliptica* y de 0,26-0,31 en *Q. hintonii* y *Q. urbanii* (Tabla 1). En general, se puede decir que la asimetría cariotípica es mayor en *Q. frutex*, de la sección *Quercus*, que en las demás especies estudiadas del género (Fig. 3).

Discusión y conclusiones

Como puede observarse en las Figs. 1 y 2 la distribución de los niveles de ploidía de los miembros de las

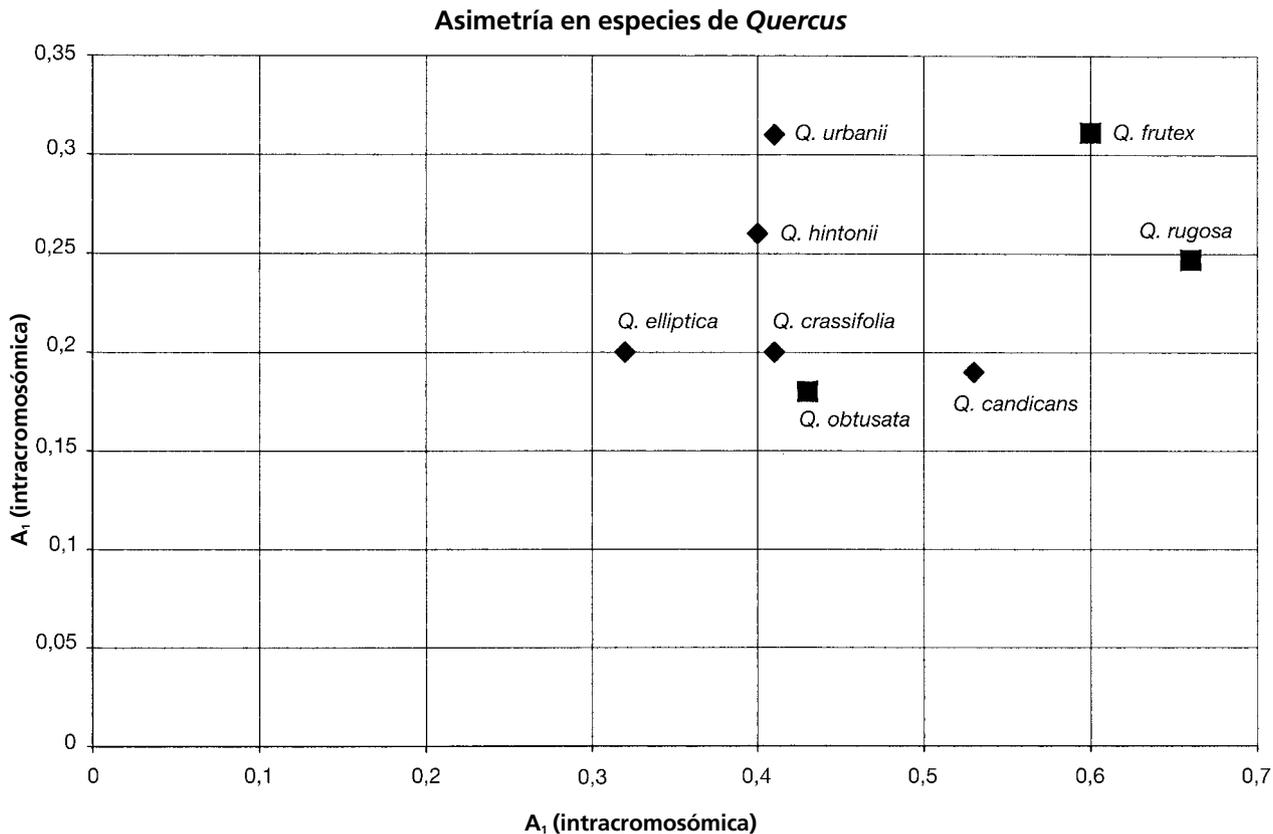


Fig. 3. Representación gráfica de los índices de asimetría A_1 y A_2 de Romero-Zarco (1986) de las ocho especies estudiadas. (■) Especies de la sección *Quercus*; (◆) especies de la sección *Lobatae*.

dos secciones es $2x$, siendo el número cromosómico somático $2n = 24$ ($x = 12$). Estos datos apoyan la afirmación de Duffield (1940) sobre que el género *Quercus* es homoploide. Los resultados de esta investigación también confirman los estudios citogenéticos y taxonómicos previos para la familia *Fagaceae* (Medjedovic, 1983; Wang, 1986; Ohri & Ahuja, 1990; Rodríguez & Spellenberg, 1992), que establecen el número cromosómico básico del género *Quercus* como $x = 12$ (Nixon, 1989).

Para obtener una conclusión general sobre el valor numérico de la asimetría del cariotipo del género *Quercus*, se necesita llevar a cabo el análisis completo de todas las especies que se incluyen por lo menos en cada sección, por tanto en este estudio solo se realiza una estimación aproximada. En la Fig. 3, considerando todos los datos, se observa un agrupamiento de las especies estudiadas que conforman al género *Quercus*, esto es debido a que el valor del índice de asimetría inter cromosomal (A_2) muestra pocas diferencias en las especies estudiadas (Tabla 1). Por otro lado, el índice de asimetría intracromosomal (A_1) define claras

diferencias entre las secciones. Así, dos miembros de la sección *Quercus*, *Q. frutex* y *Q. rugosa*, presentan los valores más altos (60-66 %). *Quercus obtusata*, que también pertenece a esta sección, comparte los valores intermedios con *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. hintonii* y *Q. urbanii*, de la sección *Lobatae*, y los valores relativamente más bajos solo se registraron para *Q. elliptica* (32 %), de la sección *Lobatae*. Por lo que se puede decir que la sección *Quercus* presenta los cariogramas moderadamente más asimétricos (Tabla 1).

En el nivel de asimetría intracromosomal *Q. rugosa* fue la especie con mayor asimetría cariotípica. En este encino se observó una variación alta en el valor intracromosomal (A_1). Esta diferencia es debida a la presencia de 6 pares de cromosomas telocéntricos y 2 pares subtlocéntricos, lo que muy probablemente esté relacionado con el hecho de que es una especie exitosa en fuertes condiciones de alteración y a que muestra una gran capacidad de reproducción vegetativa alternada con períodos de reproducción sexual. Por otro lado, como puede observarse los cariogramas de las demás especies aquí estudiadas presentan

Tabla 1. Características del cariotipo en ocho especies de encinos del Estado de México

Taxa	Localidad Estado de México, México	Fórmula idiogramática	Longitud de los cromosomas (μm) media \pm DS (M-m)	Índice centromérico media \pm DS	Asimetría cariotípica		
					A_1	A_2	
sect. <i>Quercus</i>							
<i>Q. frutex</i> Trel.	El Magueyal, Villas del Carbón, Luna C. 118 (IZTA)	5sm+5st+2m	2,08 \pm 0,65 (3,0-1,0)	50,0	27,78 \pm 8,17	0,60	0,31
<i>Q. obtusata</i> Humb. & Bonpl.	Camino a San Luis Anáhuac, Villas del Carbón, Ramírez C. 220 (IZTA)	6m+5sm+1st	2,57 \pm 0,47 3,4-2,0	61,8	36,16 \pm 7,7	0,43	0,18
<i>Q. rugosa</i> Née	Cabecera Municipal Santa Ana Jilotzingo, Flores-Maya s.n. (IZTA)	4m+6t+2st	2,58 \pm 0,65 4,0-2,0	62,0	22,08 \pm 15,44	0,66	0,25
sect. <i>Lobatae</i>							
<i>Q. candicans</i> Née	Las Isabeles, Villa Nicolás Romero, Rubio L. 228 (IZTA)	4m+1sm+1M+4st+2t	3,03 \pm 0,57 4,0-2,2	72,8	29,25 \pm 14,62	0,53	0,19
<i>Q. crassifolia</i> Humb. & Bonpl.	Las Isabeles, Villa Nicolás Romero, Rubio L. 229 (IZTA)	5sm+2m+2M+3st	3,97 \pm 0,8 5,8-2,9	95,4	35,61 \pm 11,01	0,41	0,20
<i>Q. elliptica</i> Née	Cañada de Nanchitla, Luvianos, Garay V. 350 (IZTA)	7m+3sm+1M+1st	3,87 \pm 0,76 5,5-3,0	93,0	39,41 \pm 8,81	0,32	0,20
<i>Q. hintonii</i> E.F. Warb.	El Calvario, Tejulpico, Garay V. 351 (IZTA)	2st+5sm+4m+1M	4,81 \pm 1,28 8,2-3,0	115,6	36,53 \pm 9,43	0,40	0,26
<i>Q. urbanii</i> Trel.	Cañada de Nanchitla, Luvianos López C. 314 (IZTA)	2M+2st+5sm+3m	4,48 \pm 1,43 7,2-2,0	107,6	35,29 \pm 10,7	0,41	0,31

porcentajes altos de cromosomas m, M y sm. Así se puede observar que *Q. elliptica*, que tiene mayor presencia de este tipo de cromosomas, tiene asimismo el valor más bajo del índice intracromosómico (32 %), por lo que podría considerarse como un cariotipo poco evolucionado, rasgo tal vez relacionado con el bajo éxito en condiciones de alteración, fuera de su hábitat natural. Esta especie se encuentra en general en ambientes bien conservados y su reproducción vegetativa no es evidente, mientras que su supervivencia baja en vivero.

Lo anterior indica que los cariotipos de estas especies son clasificados como moderadamente asimétricos de acuerdo con los criterios de Romero-Zarco (1986).

Lewitsky (1931) señaló: “un cariotipo que presenta cromosomas mayoritariamente metacéntricos y de talla similar, es decir simétrico, es considerado primitivo, en contraposición a los cariotipos asimétricos, en cuyo caso son derivados”. Por tanto, esta condición asimétrica de los cariotipos puede ser tomada como un parámetro que indica la dirección evolutiva de las especies aquí analizadas, y hace pensar que en relación a la especiación de este género y apoyando lo señalado por Zoldos & al. (1999), quizá las mutaciones puntuales y los rearrreglos estructurales de los cromosomas promovidos por las escasas barreras reproductivas, es decir, sus frecuencias altas de hibridación, han tenido influencia en la evolución del género *Quercus*.

Finalmente, esta diferencia en la estructura de los cromosomas de estos encinos sugiere una tendencia de su evolución cariotípica por rearrreglo estructural. Hay otra prueba que apoya esta conclusión: la existencia de variaciones en la longitud de sus cromosomas de cada sección (1-4 µm para la sección *Quercus* y de 2,2-8,2 µm para la sección *Lobatae*).

Por otro lado, reafirmando lo anterior, las variaciones tanto en la longitud total de los cromosomas y la longitud total del *set* diploide de estos encinos implican cambios en la cantidad del DNA, lo que implicaría la reagrupación de material genético, como se observa en la sección *Quercus* (Fig. 3). Estas variaciones no afectan la estabilidad del número cromosómico. Por tanto, apoyando lo señalado por Zoldos & al. (1999), la fuente principal en el avance evolutivo de este género estará en el nivel de organización genómica de la heterocromatina constitutiva y los genes ribosomales.

Acknowledgements

Se agradece a los tesisistas de licenciatura de Biología Berenice Ramírez Cruz, Olivier Horacio Garay Velázquez, Priscilla Alejandra Flores Soto y Ximena Liliana López Cruz su participa-

ción en la obtención de las plántulas de las distintas especies de encino.

Referencias bibliográficas

- Duffield, W.J. 1940. Chromosome counts in *Quercus*. *American Journal of Botany* 27: 787-788.
- García, V. A. 1990. *Técnicas y procedimientos de citogenética vegetal*. 3.ª edición. Colegio de postgraduados. México.
- Levin, A.D. 2002. *The role of chromosomal change in plant evolution* Oxford. University Press. New York.
- Levan, A., Fredga, K. & Sandberg, A.A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* 52: 201-220.
- Lewitsky, G.A. 1931. The Karyotype in systematics (On the base karyology of the subfamily Helleboreae). *Bulletin of Applied Botanical and Genetic of Plant Breed* 27: 220-240.
- Medjedovic, S. 1983. Citogenética varijabilmost *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *U populacijama Bosne i Hercegovine*. Simpozijum: Savremena Populaciono-geneticka istrazivanja u Jugoslaviji. Sarajevo. 11-13 mayo.
- Nixon, K.C. 1989. Origins of fagaceae. In: Crane, P.R. & Blackmore, S. (eds.), *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidaceae*, Volume 2: “Higher” Hamamelidaceae. Systematics Association Special 40 B: 23-43. Clarendon Press, Oxford. New York.
- Ohri, D. & Ahuja, M.R. 1990. Giemsa C-banded karyotype in *Quercus L.* (oak). *Silvae Genetica* 39: 216-219.
- Rodríguez, T.S. & Spellenberg, R. 1992. Chromosome numbers for five Chihuahuan species of *Quercus* (Fagaceae). *Phytologia* 72: 40-41.
- Romero-Rangel, S., Rojas-Zenteno, E.C. & Aguilar-Enríquez, M.L. 2002. El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89(4): 551-593.
- Romero-Zarco, C. 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon* 35: 526-530.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Santamour, F.S. 1962. The chromosome number of *Quercus dentata*. *Morris Arbor Bulletin* 13: 28-30.
- Stace, A.C. 2000. Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st centuries. *Taxon* 49: 451-477.
- Stairs, R.G. 1964. Microsporogenesis and embryogenesis in *Quercus*. *Botanical Gazette* 2: 115-121.
- Stebbins, G.L. 1938. Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *American Journal of Botany* 25: 189-198.
- Stebbins, G.L. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. Edward Arnold Ltd., London.
- Wang, L.M. 1986. A taxonomic study of the deciduous oaks in China by means of cluster and karyotype analysis. *Bulletin of Botanical Research* 6: 55-69.
- Zoldos, V., Papes, D., Cerbah, M., Panaud, O., Besendorfer, V. & Siljak-Yakovlev, S. 1999. Molecular-cytogenetic studies of ribosomal genes and heterocromatin reveal conserved genome organization among 11 *Quercus* species. *Theoretical and Applied Genetics* 99: 960-967.

Editor asociado: S. Talavera

Recibido: 14-IX-2005

Aceptado: 16-VIII-2006