



Agrociencia

ISSN: 1405-3195

agrocien@colpos.mx

Colegio de Postgraduados

México

Reyes Hernández, Valentín J.; Vargas Hernández, J. Jesús; López Upton, Javier; Vaquera Huerta, Humberto

Similitud fenotípica de poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* Carr

Agrociencia, vol. 40, núm. 4, julio-agosto, 2006, pp. 545-556

Colegio de Postgraduados

Texcoco, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30240413>

- 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

SIMILITUD FENOTÍPICA DE POBLACIONES MEXICANAS DE *Pseudotsuga* Carr.

PHENOTYPIC SIMILARITY AMONG MEXICAN POPULATIONS OF *Pseudotsuga* Carr.

Valentín J. Reyes-Hernández¹, J. Jesús Vargas-Hernández¹, Javier López-Upton¹ y Humberto Vaquera-Huerta²

¹Forestal y ²Estadística. Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados. Km 36.5 Carretera. México-
Texcoco. 56230. Montecillo, Estado de México. (vreyes@colpos.mx) (vargashj@colpos.mx)

RESUMEN

Se evaluó el grado de similitud fenotípica entre 19 localidades mexicanas de *Pseudotsuga* Carr. de tres regiones geográficas, con base en la morfología y anatomía de conos, hojas y ramillas de muestras obtenidas de 293 árboles. Mediante análisis multivariado se evaluó la significancia estadística de las regiones geográficas y de los taxa putativos en modelos alternativos, y mediante el análisis de componentes principales se determinaron las características más importantes en la variabilidad de las poblaciones, agrupándolas con base en su similitud morfológica (distancia euclidiana), y utilizando cuatro procedencias de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco de Estados Unidos de Norteamérica como referencia. La variabilidad morfológica de las localidades está asociada con la región geográfica de origen de las muestras, y no con el taxón putativo propuesto en clasificaciones anteriores. Los tres primeros componentes principales explicaron poco más de 60% de la variabilidad total; las variables morfológicas más importantes por su contribución relativa fueron la longitud de la bráctea, la longitud de la espina central y de la espina lateral, y la longitud de la hoja. Las poblaciones muestran un patrón de agrupación en dirección Norte-Sur, que permite separar las localidades del centro del país de las del NE y NO de México. Sin embargo, una población del noreste se separó del resto, incluso de las de su misma región geográfica. Con base en las diferencias morfológicas detectadas, las poblaciones de *Pseudotsuga* del centro de México podrían considerarse como una variedad diferente a las variedades conocidas de *Pseudotsuga menziesii*. Se discute brevemente el posible efecto de la selección y deriva genética sobre la diferenciación morfológica y el patrón de agrupamiento entre y dentro de las regiones geográficas.

Palabras clave: *Pseudotsuga*, análisis multivariado, componentes principales, deriva genética, selección natural.

INTRODUCCIÓN

El género *Pseudotsuga* se distribuye en México a lo largo de tres sistemas montañosos: la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidental (Martínez, 1963) y la Sierra Madre del

ABSTRACT

Phenotypic similarity among 19 Mexican populations of *Pseudotsuga* Carr. from three geographic regions was evaluated using morphologic and anatomic traits of cones, needles and branchlets obtained from 293 trees. Multivariate analysis of variance was used to evaluate the statistical significance of geographic regions versus putative taxa in alternative models. In addition, principal components and cluster analyses were used to determine the most important traits in population variability, grouping them on the basis of their morphological similarity (Euclidian distance). Samples from four Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco populations from the USA were used as reference for grouping. Morphological variability of locations is associated to samples' region of origin and not to the putative taxa proposed in earlier classifications. The first three principal components explained over 60% of total variability; bract length, center and side prong length, and needle length were the traits that contributed most to this variation. Populations showed a North-South grouping pattern, separating central Mexico's populations from those in the NW and NE regions. However, one population from the NE region was distinct from the rest, even from those in the same geographic region. Based on the morphological differentiation detected, *Pseudotsuga* populations from central Mexico can be regarded as a different variety from those known for *Pseudotsuga menziesii*. The potential role of natural selection and genetic drift on morphological differentiation and grouping pattern within and among geographic regions is briefly discussed.

Key words: *Pseudotsuga*, multivariate analysis, principal components, genetic drift, natural selection.

INTRODUCTION

The genus *Pseudotsuga* is distributed in México throughout the three mountain systems: the Sierra Madre Oriental, the Sierra Madre Occidental (Martínez, 1963) and the Sierra Madre del Sur (Debreczy and Racz, 1995). In the Sierra Madre Occidental, considered a different geographical region, the populations of this genus are located in the states of Chihuahua, Durango and Zacatecas; in the Sierra Madre Oriental two regions are distinguished: the first comprising the states of Coahuila, Nuevo

Sur (Debreczy y Racz, 1995). En la Sierra Madre Occidental, considerada una región geográfica diferente, las poblaciones de este género se ubican en los estados de Chihuahua, Durango y Zacatecas; en la Sierra Madre Oriental se distinguen dos regiones: la primera conformada por los Estados de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas en el norte de México, y la segunda hacia la parte centro-oriental del país, que incluye a Querétaro, Hidalgo, Tlaxcala, Puebla y Veracruz. En Oaxaca se han reportado recientemente dos localidades en donde se encuentra *Pseudotsuga* (Debreczy y Racz, 1995), las cuales representan el límite sur de la distribución mundial del género, y pueden considerarse una región geográfica distinta y separada de las anteriores.

Pseudotsuga se localiza en altitudes entre 2000 y 3200 m en sitios sombríos y húmedos, preferentemente en laderas de cañadas y barrancos o valles muy protegidos. En general ocupa superficies muy reducidas en medio de pinares, y muchas veces se presenta como elemento de bosques mezclados, asociado principalmente con *Pinus* y *Abies* (Rzedowski, 1978). Las poblaciones generalmente están fragmentadas y aisladas entre sí, creciendo en condiciones ecológicas distintas en los sitios donde prospera, tanto dentro como entre las diferentes regiones geográficas.

Las variantes ambientales de una región a otra hacen posible suponer que existe una diferenciación geográfica de las poblaciones con respecto a los caracteres morfológicos y anatómicos de los árboles que las conforman. Sin embargo, debido al tamaño reducido, y a la fragmentación y aislamiento de las poblaciones, también es posible suponer que la deriva genética haya tenido efectos importantes, ocasionando la diferenciación dentro de una misma región. Ésto ocasiona una delimitación confusa de los taxa putativos propuestos por Flous (1934) y apoyados por Martínez (1963) para este género en México. La clasificación presentada por ambos autores ha sido motivo de múltiples controversias, causadas principalmente por la gran similitud que presentan las especies propuestas en sus características morfológicas y anatómicas, así como por los traslapes existentes en el área de distribución de los taxa sugeridos. Con base en estos argumentos, otros taxónomos consideran que las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* corresponden a *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco var. *glauca* (Beissn.) Franco (Little 1979, Hermann 1982, Farjon 1990), pero hasta la fecha no se ha realizado un estudio exhaustivo para dirimir esta controversia.

Los patrones de variación natural en especies y sus complejos han sido analizados por diversos autores mediante técnicas de análisis multivariado. Stead (1983) utilizó análisis canónico discriminante para

León and Tamaulipas in northern México, and the second in the east-central part of the country, which includes Querétaro, Hidalgo, Tlaxcala, Puebla and Veracruz. Recently, *Pseudotsuga* has been reported in two locations in Oaxaca (Debreczy and Racz, 1995), constituting the southern limit of the world distribution of the genus and can be considered a distinct geographic region separate from the abovementioned.

Pseudotsuga is found at altitudes between 2000 and 3200 m in shaded, moist sites, preferring the slopes of canyons and ravines, or very well-protected valleys. In general, it occupies small areas among pine stands, and many times it is an element of mixed forests, associated principally with *Pinus* and *Abies* (Rzedowski, 1978). Populations are generally fragmented and isolated from each other, growing in distinct ecological conditions where they flourish, both within and among different geographic regions.

Environmental variation from region to region makes it possible to assume that geographical differentiation exists among the populations in terms of morphological and anatomic traits of the trees. However, because of the reduced size, fragmentation and isolation of the populations, it is also possible to assume that genetic drift has had important effects, causing differentiation within a single region. This causes confusion in delimiting the putative taxa proposed by Flous (1934) and supported by Martínez (1963) for this genus in México. The classification presented by both authors has motivated multiple controversies, caused mainly by the great similarity in their morphologic and anatomic traits among the species proposed, as well as the overlapping of areas where the suggested taxa are distributed. Based on these arguments, other taxonomists consider that the Mexican *Pseudotsuga* populations belong to *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco var. *glauca* (Beissn.) Franco (Little 1979; Hermann 1982, Farjon 1990), but to date no exhaustive study has been conducted to clear up this controversy.

Natural variation patterns in species and their complexes have been analyzed by several authors using multivariate analysis techniques. Stead (1983) used discriminant canonic analysis to distinguish *Pinus patula* Schltdl. subsp. *tecnunumanii* from *P. oocarpa*. Favela (1991) used discriminant analysis to establish relationships among the group of species *Pinus pseudostrobus* Lindl., *P. montezumae* Lamb, and *P. hartwegii* Lindl. in northeastern and central México. Pérez (1993)^[3], with principal components and discriminant canonic analysis, analyzed and described inter- and intra-specific variation of the complex *Pinus ayacahuite* Ehrenb. and *Pinus strobiformis* Engelm. In northern and southern México Taylor *et al.* (1994)

distinguir entre *Pinus patula* Schltdl. subsp. *tecunumanii* y *P. oocarpa*. Favela (1991) usó análisis discriminante para establecer relaciones entre el grupo de especies *Pinus pseudostrobus* Lindl., *P. montezumae* Lamb y *P. hartwegii* Lindl. en el noreste y centro de México. Pérez (1993)³, con componentes principales y análisis canónico discriminante, analizó y describió la variación inter e intra-específica del complejo *Pinus ayacahuite* Ehrenb. y *Pinus strobiformis* Engelm. en el norte y sur de México. Taylor *et al.* (1994) analizaron la similitud entre localidades mexicanas de *Picea* sp. en caracteres morfológicos, fenólicos y de terpenos por medio de componentes principales, análisis discriminante y de agrupamiento. De esta forma, a través de análisis multivariado podría establecerse el patrón de asociación entre las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* en grupos morfológica y anatómicamente similares, evaluando el efecto relativo de las fuerzas de selección y deriva genética en la diferenciación encontrada, y su posible relación con las poblaciones norteamericanas de *Pseudotsuga menziesii*.

Los objetivos de este trabajo fueron: a) analizar el grado de similitud en características morfológicas y anatómicas de conos, hojas y ramillas entre poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga*; b) determinar las variables morfológicas y anatómicas que contribuyen en mayor grado a esta diferenciación y c) establecer un patrón de agrupamiento de las poblaciones mexicanas, usando como referencia poblaciones de *Pseudotsuga menziesii* originarias de los EE.UU.

MATERIALES Y MÉTODOS

Poblaciones muestreadas

Se incluyeron 19 localidades de *Pseudotsuga* ubicadas en tres de las cuatro regiones geográficas donde el género se distribuye de manera natural en México (Cuadro 1): la Sierra Madre Occidental (Región I) y la Sierra Madre Oriental en el noreste (Región II), y el centro del país (Región III). En cada localidad se recolectaron muestras vegetativas y reproductivas de entre 12 y 17 árboles, realizando el muestreo con base en los gradientes encontrados dentro del sitio, buscando que las muestras fueran representativas de las condiciones altitudinales, de exposición y de pendiente del terreno.

Las muestras se tomaron de ramas expuestas en la parte media de la copa de árboles sanos y separados al menos 50 metros entre sí, para reducir sus relaciones de parentesco; éstas se etiquetaron en forma individual y se transportaron en bolsas de papel para su análisis. Las coordenadas geográficas del sitio se registraron con un sistema de posicionamiento global (GPS) marca Garmin® 12XL y la

analizada la similitud entre sitios mexicanos de *Picea* sp. en términos morfológicos, fenólicos y terpenicos con análisis de componentes principales, discriminante y de agrupamiento. De esta forma, a través de análisis multivariado podría establecerse el patrón de asociación entre las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* en grupos morfológica y anatómicamente similares, evaluando el efecto relativo de las fuerzas de selección y deriva genética en la diferenciación encontrada, y su posible relación con las poblaciones norteamericanas de *Pseudotsuga menziesii*.

Los objetivos de este estudio fueron: a) analizar el grado de similitud en características morfológicas y anatómicas de conos, hojas y ramillas entre poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga*; b) determinar las variables morfológicas y anatómicas que contribuyen en mayor grado a esta diferenciación y c) establecer un patrón de agrupamiento de las poblaciones mexicanas, usando como referencia poblaciones de *Pseudotsuga menziesii* originarias de los EE.UU.

MATERIALS AND METHODS

Sampled populations

Nineteen sites were included in sampling of *Pseudotsuga* located in three of the four geographic regions where the genus is distributed naturally in Mexico (Table 1): the Sierra Madre Occidental (Region I), the Sierra Madre Oriental in the northeast (Region II), and the central part of the country (Region III). In each site vegetative and reproductive samples were collected from 12 to 17 trees. Sampling was conducted on the basis of the environmental gradients found within the sites, endeavoring to sample individuals in representative conditions of altitude, exposition, and slope of the terrain.

Samples were taken from exposed branches in the middle part of the crown of healthy trees, separated by at least 50 m to reduce the relations of kinship. The samples were labeled individually and transported in paper bags for their analysis. The geographic coordinates of the site were determined with a Garmin® 12XL global positioning system (GPS) and average elevation with a Thommen® altimeter. Samples were taken on different dates during 2000 and 2001, because of the geographical separation of the populations and the impossibility of obtaining reproductive specimens from all of them during the same period. Besides the Mexican samples, similar samples from four USA populations were included, three of them *P. menziesii* var. *glauca* from the States of Idaho, Colorado, and Arizona, and one *P. menziesii* var. *menziesii* native of California. These samples were included to serve as reference in the principal components and cluster analyses once the vectors of these components were estimated based on the Mexican samples, in such a way as to avoid affecting

³ Pérez de la R., J. A. 1993. Taxonomía de *Pinus ayacahuite*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 83 p.

Cuadro 1. Poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* incluidas en el análisis multivariado y de agrupamiento con base en la variación de características morfológicas y anatómicas.**Table 1. Mexican populations of *Pseudotsuga* included in the multivariate and cluster analyses, based on variation in morphologic and anatomic traits.**

Región	Localidad	Taxón putativo [†]	Localización		Elevación (m)
			Latitud N	Longitud O	
I	Río Chico, Madera, Chih.	<i>P. rehderi</i>	29° 37' 03''	108° 09' 42''	1900
	Cerro La Candelaria, Madera, Chih.	<i>P. flahaulti</i>	29° 30' 40''	108° 25' 45''	2500
	Bajío Largo, Guerrero, Chih.	<i>P. guinieri</i>	28° 09' 41''	107° 44' 16''	2650
	Río Verde, Balleza, Chih.	<i>P. rehderi</i>	26° 16' 48''	106° 27' 22''	2450
	Cerro Mohinora, Gpe. y Calvo, Chih.	<i>P. macrolepis</i>	25° 57' 41''	107° 02' 14''	3050
	Sierra de la Candela, Sta. María del Oro, Dgo.	<i>P. macrolepis</i>	25° 27' 51''	105° 33' 42''	2900
	Mesa de Los Leones, Huachichiles, Dgo.	<i>P. guinieri</i>	24° 05' 40''	105° 44' 50''	3000
II	Santa Anita, Arteaga, Coah.	<i>P. flahaulti</i>	25° 27' 02''	100° 34' 11''	2400
	San Antonio de las Alazanas, Arteaga, Coah.	<i>P. flahaulti</i>	25° 20' 27''	100° 33' 57''	2600
	Sierra La Marta, Rayones, N. L.	<i>P. rehderi</i>	25° 12' 26''	100° 22' 27''	3000
	Ejido La Providencia, Saltillo, Coah.	<i>P. flahaulti</i>	25° 09' 36''	101° 11' 57''	2750
	San Francisco del Javier, Galeana, N. L.	<i>P. macrolepis</i>	24° 58' 04''	100° 20' 09''	2800
	La Lagunilla, Galeana, N. L.	<i>P. macrolepis</i>	24° 56' 42''	100° 16' 02''	2600
	Ejido 18 de Marzo, Galeana, N. L.	<i>P. macrolepis</i>	24° 52' 57''	100° 11' 34''	2190
III	Rancho El Pardo, Tlaxco, Tlax.	<i>P. macrolepis</i>	19° 38' 55''	98° 03' 11''	2960
	La Rosa, Terrenate, Tlax.	<i>P. macrolepis</i>	19° 31' 42''	97° 54' 58''	2700
	La Caldera, Ixtacamaxtitlán, Pue.	<i>P. macrolepis</i>	19° 30' 23''	97° 52' 10''	2950
	Axopilco, Alzayanca, Tlax.	<i>P. macrolepis</i>	19° 27' 42''	97° 46' 18''	2760
	Apizaquito, San José Cuauhtémoc, Pue.	<i>P. macrolepis</i>	19° 12' 10''	97° 18' 41''	3350

[†] De acuerdo con la clasificación de Martínez (1963).

elevación promedio con un altímetro marca Thommen®. Los muestreos se realizaron en diferentes fechas en los años 2000 y 2001, debido a la separación geográfica de las poblaciones y a la imposibilidad de obtener especímenes reproductivos en todas ellas en el mismo período. Además de las poblaciones mexicanas se incluyeron muestras similares de cuatro poblaciones de EE.UU., tres de ellas de *P. menziesii* var. *glauca* (originarias de los Estados de Idaho, Colorado y Arizona), y una de *P. menziesii* var. *menziesii* (nativa de California). Estas muestras se incluyeron con fines de referencia en los análisis de componentes principales y de agrupamiento una vez que se estimaron los vectores de dichos componentes con base en las muestras mexicanas, de manera que no influyeran sobre la magnitud y estructura de la varianza fenotípica de estas poblaciones.

Variables evaluadas

Se analizaron 16 características morfológicas y anatómicas de conos, hojas y ramillas, utilizando variables consideradas importantes desde el punto de vista taxonómico, de acuerdo a la descripción de las especies de Martínez (1963). Los caracteres del cono incluidos fueron 1) diámetro; 2) longitud; 3) índice de forma del cono (relación longitud/diámetro); 4) longitud de la escama; 5) ancho de la escama; 6) longitud total de la bráctea; 7) longitud de la espina lateral de la bráctea; 8) longitud de la espina central; 9) índice de forma de la escama (relación longitud/anchura); 10) relación escama-bráctea (longitud de la escama/longitud de la bráctea); y 11) relación espina central-espina lateral (longitud de la espina central/longitud de la espina lateral). En las hojas se midió (12) la longitud

the magnitude and structure of phenotypic variance of these populations.

Assessed variables

Sixteen morphologic and anatomic traits of cones, needles, and branchlets were analyzed using variables considered important from a taxonomic perspective, according to Martínez' (1963) description of the species. Cone traits included 1) diameter, 2) length, 3) cone shape index (ratio length/diameter), 4) scale length, 5) scale width, 6) total bract length, 7) side prong length of bract, 8) center prong length, 9) scale shape index (length/width), 10) scale-bract ratio (scale length/bract length); and 11) center prong-side prong ratio (central prong length/side prong length). In needles measurement included (12) length and (13) number of rows of stomata; also, in needle cross-sections, were determined (14) continuity of subepidermis and (15) number of resin canals in the chlorenchyma and in branchlets (16) the predominant shape of the cross-section. Details of the procedure used for measuring each of these traits are found in Reyes *et al.* (2005).

Statistical analysis

Continuity of the subepidermis and shape of the cross-section were codified as binary variables (absence or presence), and transformed into proportions per tree before the analyses. Before multivariate analysis, the coefficient of correlation between pairs of variables was estimated, using averages per population. When

y (13) el número de hileras de estomas; además, en cortes transversales se determinó (14) la continuidad de la subepidermis en las hojas, y (15) el número de canales resiníferos en la zona lagunosa, y en las ramillas (16) la forma predominante de la sección transversal. Los detalles del procedimiento utilizado para medir cada una de estas características se presentan en Reyes *et al.* (2005).

Análisis estadístico

La continuidad de la subepidermis y la forma de la sección transversal se codificaron como variables binarias (ausencia o presencia) y se transformaron a proporciones por árbol antes de los análisis. Antes del análisis multivariado se estimó el coeficiente de correlación entre pares de variables, utilizando los valores promedio por población, y cuando se encontró una correlación mayor de 0.85, se eliminó una de ellas, por lo que el análisis final incluyó únicamente 14 caracteres, ya que la longitud de cono y el ancho de escama no fueron incluidas.

Con el procedimiento MANOVA de SAS versión 8.0 (SAS, 1998), se realizó un análisis de varianza multivariado para determinar la presencia de una variación significativa entre poblaciones considerando las 14 características, utilizando los valores promedio por árbol. El modelo estadístico utilizado fue:

$$Y_{ij} = \mu + P_i + \varepsilon_{j(i)} \quad (1)$$

donde Y_{ij} =valor multivariado observado en el j -ésimo árbol en la i -ésima población; μ =valor multivariado promedio; P_i =efecto aleatorio de la i -ésima población [$E(P_i) = 0$; $\text{Var}(P_i) = \sigma_P^2$]; $\varepsilon_{j(i)}$ =error aleatorio del j -ésimo árbol dentro de la i -ésima población [$E(\varepsilon_{j(i)}) = 0$; $\text{Var}(\varepsilon_{j(i)}) = \sigma^2\varepsilon$];

Para comprobar si las regiones geográficas y los taxa putativos contribuyen de manera significativa a la diferenciación morfológica de las poblaciones, se llevó a cabo un nuevo análisis de varianza multivariado con las catorce variables con dos modelos. En el primer caso (Modelo A₁) se incluyó a las regiones geográficas y a las poblaciones dentro de las regiones, de la siguiente manera:

$$Y_{ijk} = \mu + R_i + P_{j(i)} + \varepsilon_{k(ij)} \quad (2)$$

donde Y_{ijk} =valor multivariado en el k -ésimo árbol de la j -ésima población en la i -ésima región geográfica; μ =valor multivariado promedio; R_i =efecto aleatorio de la i -ésima región geográfica [$E(R_i) = 0$; $\text{Var}(R_i) = \sigma_R^2$]; $P_{j(i)}$ =efecto aleatorio de la j -ésima población dentro de la i -ésima región geográfica [$E(P_{j(i)}) = 0$; $\text{Var}(P_{j(i)}) = \sigma_{P(R)}^2$]; $\varepsilon_{k(ij)}$ =error aleatorio de muestreo dentro de poblaciones.

En el segundo caso (Modelo A₂) se incluyó a los taxa putativos en lugar de las regiones geográficas, utilizando la estructura del

a correlation above 0.85 was found, one of the variables was eliminated, so that in the final analysis only 14 traits were included: cone length and scale width were not included.

With the MANOVA procedure of SAS ver. 8.0 (SAS, 1998), a multivariate analysis of variance was performed to determine the presence of a significant variation among populations, considering the 14 traits, using average values per tree. The statistical model was

$$Y_{ij} = \mu + P_i + \varepsilon_{j(i)} \quad (1)$$

where Y_{ij} =multivariate value observed in the j^{th} tree in the i^{th} population; μ =average multivariate value; p_i =random effect of the i^{th} population [$E(P_i) = 0$; $\text{Var}(P_i) = \sigma_P^2$]; [$E(\varepsilon_{j(i)}) = 0$; $\text{Var}(\varepsilon_{j(i)}) = \sigma^2\varepsilon$];

To test whether the geographic regions and the putative taxa contribute significantly to morphological differentiation of the populations, a new multivariate analysis of variance considering the 14 variables was performed with two models. In the first case (Model A₁) the geographic regions and the populations within the regions were included in the following manner:

$$Y_{ijk} = \mu + R_i + P_{j(i)} + \varepsilon_{k(ij)} \quad (2)$$

where Y_{ijk} =multivariate value in the k^{th} tree of the j^{th} population in the i^{th} geographic region; μ =average multivariate value; R_i =random effect of the i^{th} geographic region [$E(R_i) = 0$; $\text{Var}(R_i) = \sigma_R^2$]; $P_{j(i)}$ =random effect of the j^{th} population within the i^{th} geographic region [$E(P_{j(i)}) = 0$; $\text{Var}(P_{j(i)}) = \sigma_{P(R)}^2$]; $\varepsilon_{k(ij)}$ =random sampling error within populations.

In the second case (Model A₂) putative taxa were included instead of geographic regions, using the structure of model A₁, but substituting random effects of regions and populations within geographic regions for those of taxa [$E(T_i) = 0$; $\text{Var}(T_i) = \sigma_T^2$] and those of populations within taxa [$E(P_{j(i)}) = 0$; $\text{Var}(P_{j(i)}) = \sigma_{P(T)}^2$]. Statistical significance of the factors involved in each model was determined, based on the F values of the statistical tests commonly used for this type of analysis (Johnson, 2000).

An analysis of principal components (PC) was also performed using the average values per tree to identify the most important variables in the expression of population differentiation and to reduce the dimensionality of the variability to the lowest possible number of PC. In this analysis the matrix of correlations was used with the PRINCOMP procedure of SAS (SAS, ver. 8.0, 1998). With the eigenvectors obtained of the three most important principal components, the individual values and centroids (average values) of each population were calculated. With this information the populations were represented graphically to identify their grouping pattern and their location with respect to the samples of *Pseudotsuga menziesii* included in the study.

modelo A_1 , pero sustituyendo los efectos aleatorios de regiones y de poblaciones dentro de regiones geográficas, por los de taxa $\left[E(T_i) = 0; \text{Var}(T_i) = \sigma_T^2 \right]$ y los de poblaciones dentro de taxa $\left[E(P_{j(i)}) = 0; \text{Var}(P_{j(i)}) = \sigma_{P(T)}^2 \right]$. La significancia estadística de los factores involucrados en cada modelo se determinó con base en los valores de F de las pruebas estadísticas comúnmente utilizadas para este tipo de análisis (Johnson, 2000).

También se hizo un análisis de componentes principales (CP) usando los valores promedio por árbol, para identificar las variables más importantes en la expresión de la diferenciación de las poblaciones y reducir la dimensionalidad de la variabilidad en el menor número posible de CP. En este análisis se utilizó la matriz de correlaciones, mediante el procedimiento PRINCOMP de SAS (SAS, Versión 8.0, 1998). Con los eigenvectores obtenidos de los tres componentes principales más importantes se calcularon los valores individuales y los centroides (valores promedio) de cada población. Con esta información se representaron gráficamente las poblaciones para identificar el patrón de agrupamiento entre ellas y su ubicación con respecto a las muestras de *Pseudotsuga menziesii* incluidas en el estudio.

Con los datos promedio por población de las características originales estandarizadas se determinaron las distancias euclidianas entre pares de poblaciones y se llevó a cabo un análisis de agrupamiento de las mismas, utilizando el procedimiento CLUSTER del SAS versión 8.0 (SAS, 1998) con el método del vecino más cercano (o agrupamiento simple). A partir de este análisis se generó el dendrograma correspondiente empleando la opción TREE del procedimiento anterior.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza multivariado

Incluyendo las 14 variables en el análisis estadístico se encontró una variación significativa ($p \leq 0.001$) entre poblaciones (Cuadro 2). Al considerar el efecto de las regiones geográficas (Modelo A_1) se encontró que éstas son un factor importante en la diferenciación de las localidades, debido a la presencia de variación

With the average data by population of the original standardized traits, Euclidian distances between pairs of populations were determined and a cluster analysis of these was conducted using the procedure CLUSTER of SAS ver. 8.0 (SAS, 1998) with the nearest neighbor method (or simple clustering). From this analysis the corresponding dendrogram was generated, using the TREE option of the same procedure.

RESULTS AND DISCUSSION

Multivariate analysis of variance

With the 14 variables in the statistical analysis, a significant variation ($p \leq 0.001$) was found among populations (Table 2). When the effect of geographic regions was considered (Model A_1), it was found that these are an important factor in differentiating the sites, due to the significant variation among them (Table 2). In contrast, the putative taxa (Model A_2) did not exhibit significant variation among them; this indicates that the phenotypic differentiation of Mexican *Pseudotsuga* populations is associated with the geographic regions of origin of the samples and not with the putative taxa considered by Martínez (1963). Thus, on the basis of the morphological and anatomic traits evaluated, there are not sufficient basis to distinguish clearly and precisely the assumed species of *Pseudotsuga* described by Flous (1934) and Martínez (1963) in México.

Analysis of principal components

The first five principal components explain almost 80% of the total variation of the traits included in the analysis (Table 3); however, the first three are sufficient, since they concentrated a little over 60% of the total, besides their greater relative individual contribution. The variables with the highest relative contribution in the first PC were bract length, center prong length, side prong length and leaf length (Table

Cuadro 2. Significancia estadística para los diferentes modelos de análisis multivariado usando 14 características morfológicas y anatómicas de conos, hojas y ramillas de 19 poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga*.

Table 2. Statistical significance for the different models of multivariate analysis using 14 morphologic and anatomic traits of cones, needles and branchlets of 19 Mexican populations of *Pseudotsuga*.

Modelo	Factor	G. L.	Valor F de la prueba y significancia		
			Wilks	Pillai	Lawley y Hotelling
Original	Poblaciones	252	21.37 [†]	12.11 [†]	38.94 [†]
A_1	Regiones	28	38.46 [†]	7.14 [†]	336.75 [†]
A_1	Poblaciones (Regiones)	224	15.38 [†]	10.39 [†]	19.63 [†]
A_2	Taxa putativos	42	0.74 NS	0.90NS	0.31NS
A_2	Poblaciones (Taxa)	210	21.01	12.00	34.21 [†]

[†] Significativo con $p < 0.001$; NS no significativo con $p \leq 0.05$.

significativa entre ellas (Cuadro 2). En cambio, los taxa putativos (Modelo A₂) no mostraron variación significativa entre ellos; esto indica que la diferenciación fenotípica de las poblaciones de *Pseudotsuga* en México está asociada con las regiones geográficas de origen de las muestras y no con los taxa putativos considerados por Martínez (1963). Por tanto, con base en las características morfológicas y anatómicas evaluadas, no existen bases suficientes para distinguir de manera clara y precisa las presuntas especies de *Pseudotsuga* descritas por Flous (1934) y Martínez (1963) en México.

Análisis de componentes principales

Los primeros cinco componentes principales explican casi 80% de la variación total de las características incluidas en el análisis (Cuadro 3); sin embargo, los tres primeros son suficientes, ya que en ellos se concentra poco más de 60% del total, además de su mayor contribución relativa individual. Las variables con mayor contribución relativa en el primer CP fueron la longitud de la bráctea, la longitud de la espina

4); in the second PC the most important traits were scale length and number of resin canals; in the third, the central prong-side prong ratio, cone shape index and number of stomata rows were included.

The dispersion of populations based on the first three principal components enabled distinction of two groups that appear associated with the geographic regions of origin of the samples (Figure 1). The first of these comprised the populations from the central region of the country (Region III), while the other was composed of the samples from northern México (Regions I and II). Considering the first two PC, the centroids of Regions I and II are very close to each other, but quite far from that of Region III (Figure 1a). According to the eigenvectors, the populations of Region III (Central México) are differentiated from the others by their shorter bracts, central prong, side and needle prong, and by longer scales, higher length-width ratio of scales and greater number of resin canals. However, it can also be observed that there is a site in Region II that separates from the rest of its geographic region. When PC 1 and 3 (Figure 1b) are considered, a greater separation is observed between

Cuadro 3. Eigenvalores de los primeros cinco componentes principales para las variables morfológicas y anatómicas de conos, hojas y ramillas de poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga*.

Table 3. Eigenvalues of the first five principal components for the morphologic and anatomic variables of cones, needles, and branchlets of Mexican populations of *Pseudotsuga*.

Componente	Eigenvalor	Diferencia	Proporción	Acumulado
1	3.953	1.203	0.282	0.359
2	2.749	0.891	0.196	0.478
3	1.858	0.663	0.132	0.611
4	1.194	0.042	0.085	0.696
5	1.152	0.321	0.082	0.779

Cuadro 4. Eigenvectores de las características morfológicas y anatómicas de conos, hojas y ramillas de poblaciones de *Pseudotsuga* en los cinco primeros componentes principales.

Table 4. Eigenvectors of the morphologic and anatomic traits of cones and branchlets from *Pseudotsuga* populations in the first five principal components.

Característica	Componente principal				
	1	2	3	4	5
Diámetro del cono	0.170	0.305	0.094	-0.314	0.591
Índice de forma del cono	0.231	0.338	-0.360	0.072	-0.362
Longitud de la escama	0.289	0.447	-0.010	-0.227	0.079
Longitud de la bráctea	0.436	0.194	0.183	-0.056	0.053
Longitud de la espina lateral	0.334	-0.258	-0.300	-0.278	0.020
Longitud de la espina central	0.417	-0.209	0.178	0.008	-0.080
Índice de forma de la escama	0.031	0.433	-0.205	0.089	-0.410
Relación escama-bráctea	0.286	-0.291	0.288	0.216	-0.027
Relación espina central-espina lateral	-0.048	0.156	0.579	0.369	-0.099
Longitud de la hoja	0.321	-0.021	0.228	0.011	-0.108
Hileras de estomas	-0.255	0.150	0.329	-0.401	-0.276
Canales resiníferos	-0.144	0.346	-0.152	0.346	0.257
Subepidermis foliar	-0.128	0.041	0.300	0.141	0.392
Sección transversal en ramillas	0.255	0.029	-0.313	0.519	0.124

central, la longitud de la espina lateral y la longitud de la hoja (Cuadro 4); en el segundo, las características más importantes fueron la longitud de la escama, el índice de forma de la escama y el número de canales resiníferos; en el tercero se incluyeron la relación espina central-espina lateral, el índice de forma del cono y el número de hileras de estomas.

La dispersión de las poblaciones con base en los tres primeros componentes principales permite distinguir la formación de dos grupos que parecen asociados a las regiones geográficas de origen de las muestras (Figura 1). El primero de ellos está formado por las poblaciones del centro del país (Región III), mientras que el otro lo forman las muestras del Norte de México (Regiones I y II). Considerando los dos primeros CP, los centroides de las Regiones I y II están muy cercanos entre sí, pero bastante separados del de la Región III (Figura 1a); de acuerdo con los eigenvectores, las poblaciones de la Región III (Centro de México) se diferencian de las otras por tener menor longitud de bráctea, de espina central, de espina lateral y de hoja, así como mayor longitud de escama, mayor relación largo-ancho de escama y mayor número de canales resiníferos; sin embargo, también puede apreciarse que existe una localidad de la Región II que se separa del resto de su región geográfica. Al considerar los CP 1 y 3 (Figura 1b) se observa una mayor separación entre las localidades de las Regiones I y II, aunque todavía persiste cierto traslape en algunas de ellas; con base en estos CP, las poblaciones de la Región II presentan una menor relación espina central-espina lateral, mayor índice de forma del cono (*i.e.*, conos más largos y delgados), y menor número de hileras de

Regiones I and II sites, although certain overlapping still persists in some. Based on these PC, the populations of Region II have a lower central to side prong ratio, higher cone shape index (longer, thinner cones), and smaller number of stomata rows than those of Region I. Two of the populations identified as *P. menziesii* var. *glauca* (Arizona and Colorado) have traits similar to those of northern México, while the *P. menziesii* var. *menziesii* population (California) and one of the *glauca* variety (Idaho) tend to separate from the rest. In both cases, the north-south trend of dispersion of the populations is notorious (Figure 1).

Cluster analysis

The dendrogram obtained on the basis of Euclidian distance and the nearest neighbor method (Figure 2) corroborates the results of the principal components analysis. If a cut line is drawn to an approximate value of 0.75 of the minimum distance between populations, and the population (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*) of El Dorado, California, is used as a reference, the Mexican populations nest in three groups: the first is formed by 11 sites, all belonging to Regions I and II (Table 1); in this group are also included two of the *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* populations from the Rocky Mountains in southwestern United States (Colorado and Arizona); the second includes seven populations, five of which are from central México (Region III), one from the Northwest (Region I) and one from the Northeast (Region II). In this group the populations of Regions I and II come together at the end, at a distance very near

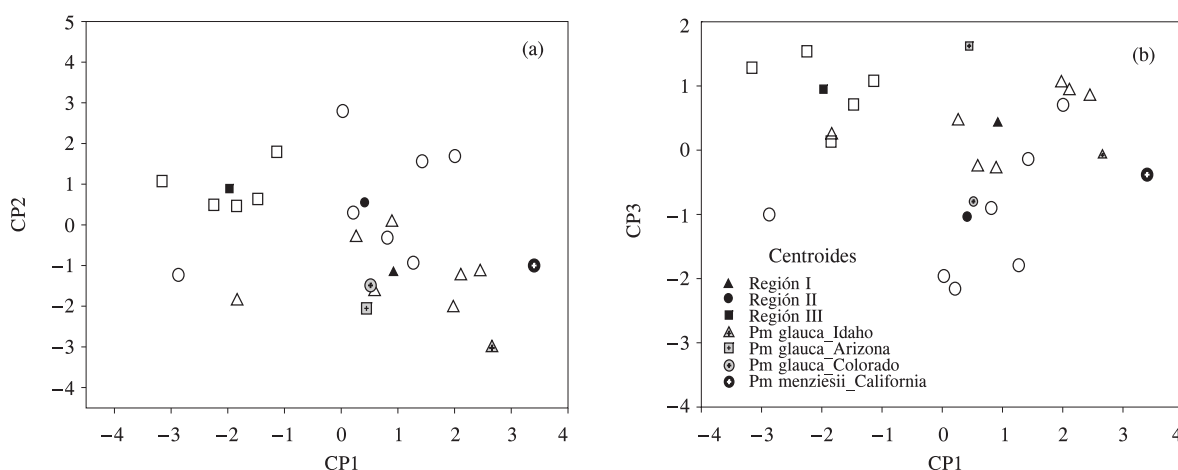


Figura 1. Gráficos de dispersión de las poblaciones de *Pseudotsuga* con base en (a) los CP 1 y 2, y (b) los CP 1 y 3, obtenidos de las características morfológicas y anatómicas de conos, hojas y ramillas. (Poblaciones: Δ =región I; $\circ$ =región II; $\square$ =región III).

Figure 1. Scatter plots of the *Pseudotsuga* populations based on (1) principal components 1 and 2, and (b) principal components 1 and 3, obtained from morphologic and anatomic traits of cones, needles and branchlets. (Populations: Δ =region I; $\circ$ =region II; $\square$ =region III).

estomas que las de la Región I. Dos de las poblaciones identificadas como *P. menziesii* var. *glauca* (Arizona y Colorado) presentan características similares a las del Norte de México, mientras que la de *P. menziesii* var. *menziesii* (California) y una de la variedad *glauca* (Idaho) tienden a separarse del resto. En ambos casos es notorio el gradiente de dispersión de las poblaciones en la dirección Norte-Sur (Figura 1).

Análisis de agrupamiento

El dendrograma obtenido con base en la distancia euclidiana y el método del vecino más cercano (Figura 2) corrobora los resultados del análisis de componentes principales. Si se traza una línea de corte a un valor aproximado de 0.75 de la distancia mínima entre las poblaciones, y se toma como referencia a la población de El Dorado, California (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*), las poblaciones mexicanas se anidan en tres grupos: el primero está formado por 11 localidades, todas pertenecientes a las Regiones I y II (Cuadro 1); en este grupo también se incluyeron dos de las poblaciones de *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* procedentes de las montañas rocallosas en el sur de los EE. UU. (Colorado y Arizona); el segundo incluye siete poblaciones, cinco de las cuales proceden del centro de México (Región III), una del Noroeste (Región I) y una del Noreste (Región II). En este grupo las poblaciones de las Regiones I y II se unen al final, a una distancia muy cercana al punto de corte, por lo que las localidades del centro

the cutoff point, so that the sites in the center of the country form a compact subgroup; the third group is formed by a single population (San Francisco) located in the Sierra Madre Oriental (Region II) in the state of Nuevo León. The *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* population from Idaho joined the group of Mexican populations at a farther distance, indicating a greater morphological differentiation. This is logical since this site originates more to the north than other populations of the same variety included in the study.

The clustering pattern suggests that the San Francisco population is the one that most differs morphologically and anatomically from the rest of the Mexican populations, since it is the farthest from them in average Euclidian distance. It is also possible to infer that the *Pseudotsuga* populations in the center of the country form a group that has differentiated morphologically and anatomically from the rest of the Mexican population included in the study; this may be attributed to their geographical isolation as well as to the environmental conditions of this region that differ from those in NW and NE México.

The fact that the populations from NE México (Region II, Sierra Madre Oriental) have more morphological affinity to those of the Sierra Madre Occidental (Region I), separated by more than 500 km of dry land and semi-deserts, than with those of the center of the country located in the same mountain system (Sierra Madre Oriental) is unexpected and difficult to explain. However, considering that the sites of Regions I and II are found at similar latitude, it is

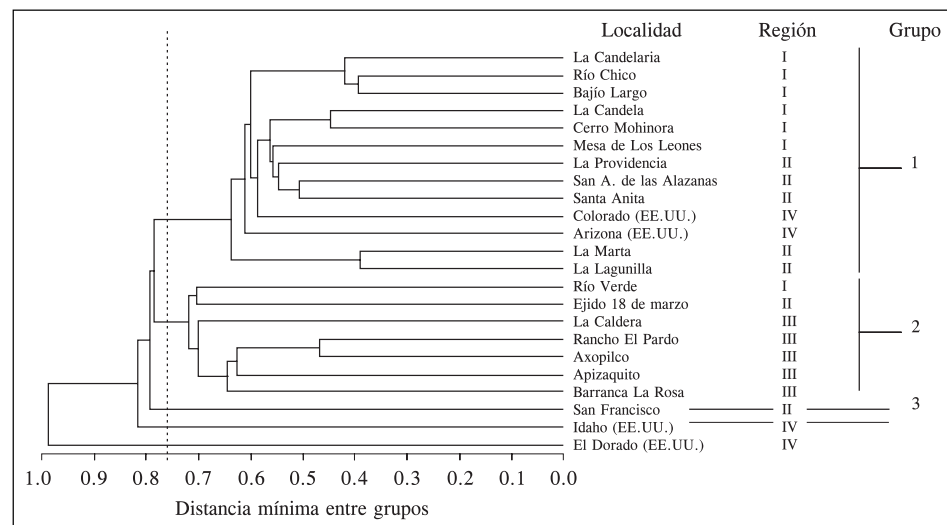


Figura 2. Dendrograma de agrupamiento para las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* y las poblaciones de *Pseudotsuga menziesii* incluidas como referencia, con base en 14 variables morfológicas y anatómicas de conos, hojas y ramillas, obtenido mediante el método del vecino más cercano.

Figure 2. Clustering tree for Mexican populations of *Pseudotsuga* and of *Pseudotsuga menziesii* included for reference, based on 14 morphologic and anatomic variables of cones, needles and branchlets, obtained with the nearest neighbor method.

del país forman un subgrupo compacto dentro de él; el tercer grupo está formado por una sola población (San Francisco) localizada en la Sierra Madre Oriental (Región II), en el estado de Nuevo León. La población de *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* procedente de Idaho se unió al grupo de poblaciones mexicanas a una distancia superior, indicando una mayor diferenciación morfológica con respecto a éstas, lo cual es lógico ya que esta localidad tiene un origen más al norte que las otras poblaciones de la misma variedad incluidas en el estudio.

El patrón de agrupamiento sugiere que la población de San Francisco es la que más difiere morfológica y anatómicamente del resto de poblaciones mexicanas, ya que es la localidad que presenta la mayor distancia euclidiana promedio con respecto a éstas. También permite inferir que las poblaciones de *Pseudotsuga* del centro del país forman un grupo diferenciado morfológica y anatómicamente de las demás poblaciones mexicanas incluidas en el estudio, lo cual puede atribuirse a su aislamiento geográfico, así como a las diferencias ambientales de esta región con respecto al NO y NE de México.

Que las procedencias del NE de México (Región II, Sierra Madre Oriental) tengan mayor afinidad morfológica con las de la Sierra Madre Occidental (Región I), separadas por más de 500 km de zonas áridas y semidesérticas, que con aquellas del centro del país localizadas en el mismo sistema montañoso (Sierra Madre Oriental) es un hecho inesperado y difícil de explicar. Sin embargo, considerando que las localidades de las regiones I y II se encuentran en una latitud similar, es posible suponer que alguna fuerza selectiva asociada a dicho factor geográfico ha mantenido la similitud morfológica entre las poblaciones de estas dos regiones. Furnier (1997) menciona que la selección natural puede actuar para diferenciar u homogeneizar poblaciones, dependiendo de la similitud o diferencia ambiental entre ellas. En este estudio, existe una diferencia de más de cuatro grados de latitud en promedio entre las localidades del centro y del norte del país, por lo que las diferencias morfológicas y anatómicas entre las poblaciones pueden estar asociadas a este factor; en cambio, las poblaciones de las Regiones I y II se encuentran en latitudes similares, por lo que resulta lógico suponer mayor semejanza entre ellas en algunos factores climáticos determinantes.

En varias especies de coníferas de origen boreal se ha encontrado una diferenciación de poblaciones en características adaptativas asociadas con la latitud. Bongarten y Hanover (1986) reportan que en el caso de *Picea pungens* Engelm., las procedencias localizadas en latitudes más al norte muestran una menor

posible to assume that some selective force associated to this geographical factor has maintained morphological similarity among the populations of these two regions. Furnier (1997) mentions that natural selection can act to differentiate or homogenize populations, depending on the similarities or differences of their environments. In our study, an average difference of more than four degrees latitude exists between sites of central and northern regions of the country; thus, the morphologic and anatomic differences among populations may be associated to this factor. In contrast, the populations of Regions I and II are found at similar latitudes, so that it is logical to assume greater similarity among them in some key climatic factors.

In several conifer species of boreal origin, population differentiation has been found in adaptive traits associated with latitude. Bongarten and Hanover (1986) report that, in the case of *Picea pungens* Engelm., populations in sites located at more northern latitudes exhibit slower growth and greater cold tolerance than those located at lower latitudes. In *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. a similar geographic pattern has also been found (Kuser and Ching, 1980). The genus *Pseudotsuga* also has a boreal-type geographic distribution, which progressed toward the south during the glacial periods (Hermann, 1985). Rehfeldt (1979) found that in the Rocky Mountains it is possible to detect differentiation in traits associated with latitude, such as phenology, potential growth and cold tolerance. However, to prove that morphological differentiation of Mexican *Pseudotsuga* populations is related to latitude through this process of natural selection, it is necessary to conduct a study of seasonal growth patterns of plants in common environmental conditions.

In addition, that a population of NE México (San Francisco) separates morphologically from the rest, even from those of the same geographical region, suggests an effect of isolation. In marginal environmental conditions small, isolated populations are more affected by genetic drift and extreme climatic factors cause a more intense directional selection, as has been found in some conifer species (Guries and Ledig, 1982; Ledig and Conkle, 1983). The effect caused by isolation is more drastic in small populations, as in the case of San Francisco, which has fewer than 50 adult trees. This makes it possible to argue that genetic drift has also been an important factor in the differentiation of Mexican populations of *Pseudotsuga*, especially within geographic regions. Besides morphological and anatomical differentiation, populations from central Mexico exhibit reduced intra-population variability (Reyes *et al.*, 2005), facts that coincide with expected theoretical effects of genetic drift (Ledig *et al.*, 1997).

velocidad de crecimiento y una mayor tolerancia al frío que aquellas ubicadas en una menor latitud. En *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. también se ha encontrado un patrón geográfico similar (Kuser y Ching, 1980). El género *Pseudotsuga* también tiene una distribución geográfica de tipo boreal, que avanzó hacia el sur durante los períodos glaciales (Hermann, 1985). Rehfeldt (1979) encontró que en las montañas rocallosas es posible detectar una diferenciación en características asociadas con la latitud, como fenología, crecimiento potencial y tolerancia al frío. Sin embargo, para comprobar que la diferenciación morfológica de las localidades mexicanas de *Pseudotsuga* está relacionada con la latitud a través de este proceso de selección natural, es necesario llevar a cabo un estudio del patrón estacional de crecimiento de las plantas en condiciones de ambiente común.

Por otro lado, el que una población del NE de México (San Francisco) se separe morfológicamente del resto, incluso de las de su misma región geográfica, permite suponer la influencia de un efecto de aislamiento. En condiciones ambientales marginales, las poblaciones pequeñas y aisladas presentan mayores efectos de deriva genética y los factores climáticos extremos ocasionan una selección direccional más intensa, como se ha encontrado en algunas especies de coníferas (Guries y Ledig, 1982; Ledig y Conkle, 1983). El efecto que el aislamiento provoca es más drástico en poblaciones pequeñas, como en el caso de San Francisco, que tiene menos de 50 árboles adultos. Esto permite argumentar que la deriva genética también ha sido un factor importante en la diferenciación de las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga*, en especial dentro de las regiones geográficas. Además de la diferenciación morfológica y anatómica, las procedencias del centro de México presentan una reducida variabilidad intrapoblacional (Reyes *et al.*, 2005), hechos que coinciden con los efectos teóricos esperados de la deriva genética (Ledig *et al.*, 1997).

El análisis de componentes principales y el agrupamiento con base en las distancias euclidianas muestran que las poblaciones de *Pseudotsuga* del norte de México presentan características morfológicas similares con las poblaciones de *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* del sur de EE.UU., por lo que no existen evidencias para considerarlas como pertenecientes a una especie diferente. Sin embargo, las poblaciones del centro de México sí se distinguen morfológicamente de esta variedad, y tomando en cuenta la distancia euclidiana promedio existente entre las dos variedades de *Pseudotsuga menziesii* y la distancia entre la variedad *glauca* y estas localidades, existen evidencias morfológicas para considerar a éstas como una variedad diferente. Estos resultados hacen evidente la nece-

The principal components and clustering analyses, based on Euclidian distances, show that the *Pseudotsuga* populations of northern México have morphological traits similar to *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* from southwestern USA; thus, there is no evidence to believe that they belong to a different species. The populations from central México, however, do differ morphologically from this species and, taking into account the average Euclidian distance between the two varieties of *Pseudotsuga menziesii* and the distance between the *glauca* variety and these sites, morphological evidence exists to consider that they are a different variety. These results point to the need to study genetic diversity using molecular markers; this would make it possible to explain more precisely the taxonomic relationships among the Mexican populations of *Pseudotsuga* and the *glauca* variety of *Pseudotsuga menziesii*.

CONCLUSIONS

Morphologic and anatomic differences among the *Pseudotsuga* populations studied were associated to geographic regions of origin of the samples, more than with the taxa proposed by Flous (1934) and Martínez (1963). Therefore, there is no evidence to distinguish the putative species described by these authors. Morphological affinity of the populations of northeastern and northwestern México with *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* from the USA suggests that we are dealing with the same variety. In contrast, morphological differentiation of the populations from south-central México from their northern relatives, reflected in both the principal components and cluster analyses, suggests the existence of at least one different variety of the species in this geographical region.

—End of the English version—



sidad de un estudio de diversidad genética utilizando marcadores moleculares que permitan dilucidar con mayor precisión las relaciones taxonómicas entre las poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* y la variedad *glauca* de *Pseudotsuga menziesii*.

CONCLUSIONES

Las diferencias morfológicas y anatómicas entre las poblaciones estudiadas de *Pseudotsuga* se asociaron a las regiones geográficas de origen de las muestras más que a los taxa propuestos por Flous (1934) y Martínez (1963), por lo que no existen evidencias para

distinguir las supuestas especies descritas por dichos autores. La afinidad morfológica de las poblaciones del noreste y noroeste de México con *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca* de EE.UU. sugiere que se trata de la misma variedad. Por otro lado, la diferenciación morfológica de las procedencias del centro-sur de México con sus congéneres del norte, reflejada tanto en el análisis de componentes principales como en el de agrupamiento, permite proponer la existencia de al menos una variedad diferente de la especie en esta región geográfica.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es parte del proyecto de investigación "Diversidad genética y conservación de *Pseudotsuga* en México", realizado con apoyo económico del CONACYT a través del proyecto clave 33617-B. Se agradece a Carlos Ramírez Herrera, Celestino Flores López y Manuel Mápula Larreta su apoyo en la recolección de las muestras en México; también expresamos nuestro agradecimiento a Lisa Angle, Gerald Rehfeldt y Thomas F. Ledig del Servicio Forestal de EE.UU. por proporcionarnos las muestras de *Pseudotsuga menziesii* utilizadas como referencia. David Josué Meza Juárez nos apoyó en el procesamiento de las muestras en laboratorio.

LITERATURA CITADA

- Bongarten, B. C., and J. W. Hanover. 1986. Provenance variation in blue spruce (*Picea pungens*) at eight locations in the northern United States and Canada. *Silvae Genetica* 35 (2-3): 67-74.
- Debreczy, Z., and I. Racz. 1995. New species and varieties of conifers from Mexico. *Phytologia* 78:217-243.
- Farjon, A. 1990. Pinaceae: drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Koeltz Scientific Books. Königstein, Federal Republic of Germany. pp: 177-191.
- Favela, L. S. 1991. Taxonomía de *Pinus pseudostrobus* Lindl., *Pinus montezumae* Lamb. y *Pinus hartwegii* Endl. Reporte científico N° 26. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Forestales. Linares, N. L. 30 p.
- Flous, F. 1934. Diagnoses d'espèces et variétés nouvelles de *Pseudotsuga américains*. Travaux du laboratoire Forestier de Toulouse. Tome I, Vol. 2, Art. VI. 18 p.
- Furnier, G. R. 1997. Métodos para medir variación genética en las plantas. In: Manejo de Recursos Genéticos Forestales. Vargas H., J. J., B. Bermejo V. y F. T. Ledig (eds.). Colegio de Postgraduados. Montecillo, México y División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. México. pp: 23-36.
- Guries, R. P., and F. T. Ledig. 1982. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). *Evolution* 36: 387-402.
- Hermann, R. K. 1982. The genus *Pseudotsuga*: historical records and nomenclature. Special Publication 2a. School of Forestry. Forest Research Laboratory. Oregon State University. Corvallis, OR. 29 p.
- Hermann, R. K. 1985. The genus *Pseudotsuga*: Ancestral history and past distribution. Special Publication 2b. School of Forestry. Forest Research Laboratory. Oregon State University. Corvallis, OR. 32 p.
- Johnson, D. E. 2000. Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. International Thomson Editores. México, D.F. 566 p.
- Kuser, J. E., and K. K. Ching. 1980. Provenance variation in phenology and cold hardiness of Western Hemlock seedlings. *Forest Science* 26(3): 463-470.
- Ledig, F. T., and M. T. Conkle. 1983. Gene diversity and genetic structure in a narrow endemic, Torrey pine (*Pinus torreyana* Parry ex Carr.). *Evolution* 37: 79-85.
- Ledig, F. T., V. Jacob C., P. D. Hodgskins, and T. Eguiluz-P. 1997. Recent evolution and divergence among populations of a rare Mexican endemic Chihuahuan Spruce, following Holocene climate warming. *Evolution* 51: 1815 - 1827.
- Little E., L. Jr. 1979. Checklist of United States Trees (native and naturalized). USDA For. Serv. Agric. Handbook N° 541. 375 p.
- Martínez, M. 1963. Las Pináceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. 3ra. ed. México, D. F. pp: 27-74.
- Rehfeldt, G. E. 1979. Ecological adaptations in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*) populations. I. North Idaho and Northeast Washington. *Heredity* 43 (3): 383-397.
- Reyes H., V. J., J. J. Vargas H., J. López U., y H. Vaquera H. 2005. Variación morfológica y anatómica en poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* (Pinaceae). *Acta Botánica Mexicana* No. 70: 47-67.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 431 p.
- SAS Institute Inc. 1998. SAS/STAT Guide for personal computers. Version 8.0. Cary, NC. USA. 595 p.
- Stead, J. W. 1983. Studies of variation in Central American pines V. A numerical study of variation in the *Pseudostrobus* group. *Silvae Genetica* 32: 101-114.
- Taylor, R. J., T. F. Patterson, and R. J. Harrod. 1994. Systematics of Mexican Spruce-Revisited. *Systematic Botany* 19(1): 47-59.