

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS.

TESIS PARA OBTENER EL GRADO DE

LICENCIADO EN BIOLOGIA.

**VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE *Taxodium huegelii* C.
LAWSON 1851 (CUPRESSACEAE) EN CHIAPAS, MÉXICO**

PRESENTA:

CÉSAR DANIEL COUTIÑO OVANDO.

DIRECTOR:

DR. MIGUEL ÁNGEL PÉREZ FARRERA

ASESORES:

M.C. NANCY GABRIELA SANTOS HERNANDEZ

DR. CÉSAR TEJEDA CRUZ

TUXTLA GUTIÉRREZ CHIAPAS.



CONTENIDO

RESUMEN	7
I. INTRODUCCIÓN.....	8
II. MARCO TEÓRICO.....	11
2.1 <i>Taxodium huegelii</i>	11
2.1.1. Diversidad Y Clasificación Taxonómica	14
2.1.2. Hábitat.....	17
2.1.3. Fructificación	17
2.1.4. Estado De Conservación.....	18
2.1.5. Distribución	19
2.1.6 Importancia Ecológica.....	20
2.1.7. Importancia Histórica	21
2.1.8. Económica.....	24
2.1.9. Medicinal	24
2.2. Morfometría	24
2.3. Variación.....	26
III. ANTECEDENTES	27
3.1 Cambios en la clasificación taxonómica del género <i>Taxodium</i> y la familia Cupressaceae.....	27
3.2 El desacuerdo nomenclatural del género <i>Taxodium</i>	28
3.3 Estudios de la identidad genética del género <i>Taxodium</i> que influyen al desacuerdo nomenclatural	29
3.4 Estudios sobre la anatomía y morfología del género <i>Taxodium</i>	31
3.5 Estudios ecológicos de <i>Taxodium huegelii</i>	31
3.6 Estudios de variación morfológica en otros grupos de coníferas	31
IV. JUSTIFICACIÓN	33
V. OBJETIVOS	34
5.1 General.....	34
5.2 Objetivos particulares	34

VI. MÉTODO	35
6.1 ÁREA DE ESTUDIO	35
6.1.1 Soyaló.....	35
6.1.2 Chiapilla.....	36
6.1.3 San Cristóbal de Las Casas.....	36
6.1.4 Tzimol.	37
6.1.5 Trinitaria “Lagos De Colón”.....	37
6.2 MÉTODO DE MUESTREO	38
6.3 MEDICIÓN	40
6.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	43
VII. RESULTADOS	44
VIII. DISCUSIÓN	69
IX. CONCLUSIONES	73
XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES	74
XII. ANEXOS	87

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Sinonimias de <i>Taxodium huegelii</i> C. Lawson (1851). Fuente: The plant list (2010).	16
Cuadro 2. Lista de variables de estructuras reproductivas y vegetativas utilizadas para los análisis de variación morfológica.	41
Cuadro 3. Poblaciones de <i>Taxodium huegelii</i> en Chiapas analizadas en el presente estudio.	44
Cuadro 4. Resumen Estadístico por Grupo (todas las variables). Se muestra los promedios y desviaciones estándar (\pm SD) de cada variable de las estructuras morfológicas.	45
Cuadro 5. Coeficientes de variación (Coef. Var.) dentro de la población (todas las variables), Chiapilla	48
Cuadro 6. Coeficientes de variación dentro de la población, (todas las variables) Lagos de Colón.	49
Cuadro 7. Coeficientes de variación dentro de la población (todas las variables). Para Soyaló.	50
Cuadro 8. Coeficientes de variación dentro de la población (todas las variables), para Tzimol.	51
Cuadro 9. Coeficientes de variación dentro de la población, (todas las variables) para San Cristóbal de Las Casas.	52
Cuadro 10. Coeficientes de la Función Discriminante para metros sobre el nivel del mar (msnm).	65
Cuadro 11. Coeficiente de análisis canónico de las variables usadas para discriminar entre poblaciones.	66
Cuadro 12. Coeficiente de análisis canónico por grupos usadas para discriminar entre poblaciones.	66
Cuadro 13. Cálculo de distancias de Mahalanobis entre poblaciones para msnm. Arriba de cero son los valores de distancia cuadráticas de Mahalanobis, debajo de cero son los valores de F en todos los casos la $P < 0.0001$,	67
Cuadro 14. Matriz de clasificación predicha, se muestra el porcentaje de casos correctos dentro del modelo predicho.	67

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. <i>Taxodium huegelii</i> en Lagos de Colón, Chiapas, México.....	12
Figura 2. <i>Taxodium huegelii</i> , con hojas marcescentes previo al periodo invernal en La Laguna, Teopisca, Chiapas.....	13
Figura 3 . Conos masculinos y femeninos de <i>Taxodium huegelii</i> en La Trinitaria, Chiapas.....	18
Figura 4. Distribución de <i>Taxodium huegelii</i> (<i>T. mucronatum</i>). (Fuente: skyscrapercity.com).....	20
Figura 5. "Árbol de la noche triste", Obra del paisajista mexicano José María Velasco (1910) (Fuente: culturacolectiva.com).....	22
Figura 6. Árbol del Tule, Santa María del Tule, Oaxaca México (Fuente: Google/images).....	23
Figura 7. Mapa de la ubicación de las poblaciones de <i>Taxodium huegelii</i> , en Chiapas estudiadas en el presente estudio.....	38
Figura 8. Esquema de las hojas y sus variables. Modificada de Google/images.	42
Figura 9a. Esquema de las variables de los conos femeninos. Figura 9b. Esquema de las variables de las semillas.....	42
Figura 10. Análisis de Kruskal-Wallis para la variable "Número de conos sobre rama". Ésta es la variable que presenta el mayor grado de variación entre las poblaciones de <i>T. huegelii</i> . $gl=4$, $F=2.15494 \cdot 10^{-12}$, $P<0.05$	53
Figura 11. Arreglo de los conos femeninos de <i>T. huegelii</i> por localidad: a) San Cristóbal de Las Casas b) Soyaló, c) Tzimol, d) Lagos De Colón, e) Chiapilla.	54
Figura 12. Box-plot de las variables representativas del tamaño de los conos femeninos en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. LC (largo del cono) AC (ancho del cono), B (base del cono), C (cúspide del cono).	55
Figura 13. Box-plot de las brácteas representativas de los conos femeninos en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. B1 (bráctea 1), B2 (bráctea 2), B3 (bráctea 3), B4(bráctea 4)....	56
Figura 14. Conos femeninos de <i>T. huegelii</i> por localidad: a) San Cristóbal de Las Casas, b) Soyaló, c) Tzimol, d) Lagos De Colón, e) Chiapilla.....	57
Figura 15. Box-plot del largo de semillas por bráctea de los conos femeninos en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. LSB1 (semilla 1), LSB2 (semilla 2), LSB3 (semilla 3), LSB4 (semilla 4).	58
Figura 16. Box-plot del ancho de semillas por bráctea de los conos femeninos en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. ASB1 (semilla 1), ASB2 (semilla 2), ASB3 (semilla 3), ASB4 (semilla 4),.....	59

Figura 17. Box-plot, de las variables de estructuras vegetativas de la región apical en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. #FA (número de folíolos), LLA (largo del limbo), LPA (largo de peciolo), LF1A (foliolo 1), LF2A (foliolo 2), LF3A (foliolo 3). 60

Figura 18. Box-plot, de las variables de estructuras vegetativas de la región intermedia en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. #FA (número de folíolos), LLA (largo del limbo), LPA (largo de peciolo) LF1A (foliolo 1), LF2A (foliolo 2), LF3A (foliolo 3). 61

Figura 19. Box-plot, de las variables de estructuras vegetativas de la región basal en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. #FA (número de folíolos), LLA (largo del limbo), LPA (largo de peciolo) LF1A (foliolo 1), LF2A (foliolo 2), LF3A (foliolo 3). 62

Figura 20. Hojas de las tres regiones analizadas (apical, intermedia y basal respectivamente) de *T. huegelii* por localidad: a) San Cristóbal de Las Casas, b) Soyaló, c) Tzimol, d) Lagos De Colón, e) Chiapilla. 63

Figura 21. Análisis de funciones discriminantes, contempla únicamente a las variables no correlacionadas (la mayoría precedentes de estructuras reproductivas). Se observan tres grupos en función al gradiente altitudinal. 64

Figura 22. Correlación con modelo lineal entre las diferencias cuadráticas de Mahalanobis por poblaciones obtenidas del cuadro 15, en función a la diferencia de la altitud entre las poblaciones, $gl=1$, $F=0.0416$, $P<0.05$. Coeficiente de correlación= 0.65080, R-cuadrada = 42.3551 %, R-cuadrado ajustado para g.l.) =35.1495%. 68

Figura 23. Correlación entre las diferencias cuadráticas de Mahalanobis por poblaciones obtenidas del cuadro 15, en función a la diferencia de la altitud entre las poblaciones con el modelo cuadrado doble. R-Cuadrada con 59,1397%. $gl=1$, $F=0.0093$, $P<0.05$, Coeficiente de Correlación= 0.769024, R-cuadrada= 59.1397%, R-cuadrado (ajustado para g.l.) = 54.0322%. 68

RESUMEN

Se estudió el patrón de variación morfológica en hojas, conos y semillas en cinco poblaciones de *Taxodium huegelii*, muestreadas en los bosques de galería de Lagos de Colón, Chiapilla, Soyaló, Tzimol y San Cristóbal de Las Casas en el estado de Chiapas, México. Cada una de estas poblaciones se encuentra sobre un gradiente altitudinal diferente (580 msnm, a 2100 msnm.) ubicadas en tres regiones fisiográficas diferentes. Se desarrolló un esquema con 37 variables morfométricas para la especie, que incluyó estructuras vegetativas y reproductivas, con la finalidad de conocer la variación entre las poblaciones. Se encontró variación significativa entre las poblaciones y dentro de las poblaciones en la mayoría de las variables y se determinó cuáles son las variables más útiles para el modelo de variación de esta especie. Se determinó que el número de conos es la variable que mejor representa la variación entre las poblaciones y responde al gradiente altitudinal.

Palabras clave: Taxodio, morfología, morfometría, gradiente altitudinal, variación, conos.

ABSTRACT

The pattern of variation in leaves and cones and seeds of *Taxodium huegelii* was studied in five populations, sampled in the gallery forests of Lagos de Colón, Chiapilla, Soyaló, Tzimol and San Cristóbal de Las Casas in the state of Chiapas, Mexico. Each of these populations is on a different altitude gradient (580 masl to 2100 masl) located in three different physiographic regions. A scheme with 37 morphometric variables for the species was developed, which included vegetative and reproductive structures, in order to know the variation between populations. Significant variation was found between the populations and within the populations in most of the variables and it was determined which are the most useful variables for the variation model of this species. It was determined that the number of cones is the variable that best represents the variation between populations and responds to the altitudinal gradient

Key words: Taxodio, morphology, Altitudinal gradient, morphological variables, cones.

I. INTRODUCCIÓN

La flora de México, paralelamente a su riqueza en especies, ofrece una amplia diversidad de tipos morfológicos de plantas, conocidos como biotipos o formas biológicas (Rzedowski, 1978).

Si bien es correcto asumir que tal diversidad es consecuencia de la extensa gama de ambientes que caracterizan el territorio del país, no hay duda de que debe haber contribuido en gran medida el hecho de que este territorio haya funcionado como importante centro de evolución de linajes vegetales (Rzedowski, 1978).

En México las coníferas están presentes en diversos tipos de vegetación. De acuerdo con Rzedowski (1978) se encuentran en el bosque de pino, matorral de pino, bosque de *Abies*, bosque de *Pseudotsuga* y *Picea*, bosque o matorral de *Juniperus* y bosque de *Cupressus* (*Callitropsis*). Además, habitan en otros tipos de vegetación como el bosque mesófilo de montaña, bosque mixto (por ejemplo, bosque de pino-encino), matorral xerófilo y bosque de galería (el hábitat de *Taxodium*, Gernandt y Pérez- de la Rosa, 2014).

La familia Cupressaceae es notable por la diversidad de la morfología, fenología y preferencia de hábitat exhibida por sus miembros, y es la única familia de coníferas con una distribución muy amplia (Pitterman *et al.*, 2011). Esta familia de coníferas ha pasado por diferentes tratamientos taxonómicos, presentando cambios en su conformación. El reacomodo reciente realizado por Christenhusz *et al.*, (2011) sugiere que Cupressaceae está estructurada por 29 géneros, incluyendo *Taxodium*.

De igual manera, el género *Taxodium* ha pasado por una serie de cambios taxonómicos y nomenclaturales, donde se ha desatado un debate sobre la diversidad del género. En un principio, Rehder (1940); Dallimore y Jackson (1966), reconocían tres especies para este género (*T. mucronatum* Ten, *T. distichum* (L) Rico y *T. ascendens* Brongn), años más tarde Farjon (2005) realizó una monografía con descripciones altamente detalladas de la familia Cupressaceae, donde reconoce a dos

especies del género (*T. distichum* y *T. mucronatum*), pero los recientes estudios moleculares de Adams *et al.*, (2012) sugieren que se debe tratar como un género monotípico (*T. distichum*) con tres variedades. El desacuerdo continuó con los trabajos comparativos y anatómicos de Tíwari *et al.*, (2012) donde se da reconocimiento de *T. distichum* y *T. mucronatum*, como especies distintas que se pueden distinguir y existir como especies diferentes en la naturaleza.

Autores como Hillis, (1987) y Martínez, (1997), señalan que existen fuertes controversias sobre el uso indiscriminado de estas técnicas en la sistemática, ya que requieren también del apoyo de los métodos tradicionales de identificación y clasificación de organismos con base en caracteres morfológicos

“The plant list” (2010), (la cuál es considerada internacionalmente como una autoridad botánica), reconoce a dos especies: *Taxodium distichum* (L.) Rico (1810) (con 26 nombres sinónimos), y *Taxodium huegelii* C. Lawson (1851) (con nueve sinónimos nomenclaturales, entre ellas *Taxodium mucronatum* Ten 1853).

Por consiguiente, en el presente trabajo se reconoce a *Taxodium mucronatum* como sinonimia de *Taxodium huegelii*, aunque se conservó en la literatura citada como *T. mucronatum*, respetando el criterio de los autores.

Taxodium mucronatum es una especie ribereña muy apreciada por su belleza, aspecto majestuoso y larga vida. Endémico de América del Norte y domesticado probablemente por los aztecas con fines ornamentales, es un árbol fuertemente arraigado en las tradiciones mexicanas prehispánicas ligado a las historias y leyendas del país (Bautista, 1999).

Existen trabajos de investigación donde estos árboles han sido importantes indicadores de la variación hídrica de su territorio en periodos muy largos de tiempo (Correa-Díaz *et al.*, 2014; Villanueva-Díaz *et al.*, 2014), así como estudios genéticos de uniformidad genética en el árbol del Tule (Dorado *et al.*, 1996) y caracterización molecular de poblaciones en el centro y norte de México (Mora, 2012). La especie ha

sido estudiada anatómicamente (Tiwari *et al.*, 2012) pero no se ha estudiado y explorado sobre la variación morfológica de la especie.

La situación anterior hace evidente la necesidad de generar información básica sobre la morfología y la variación de las especies arbóreas, con la finalidad de esclarecer de una forma más tangible las expresiones fenotípicas en respuesta a las presiones ambientales, incluso la carencia de flujo génico entre las poblaciones, que en consecuencia, permitirán entender los mecanismos de adaptación de sus especies a un ambiente particular, resaltando que los estudios morfométricos deben ser un ejercicio preliminar a los estudios moleculares.

Por lo cual, el objetivo del presente trabajo fue determinar la variación en la morfología de *Taxodium huegelii*, a partir de 37 variables, de las cuales 17 son estructuras reproductivas femeninas (conos y semillas), y los 20 restantes son estructuras vegetativas (hojas, folíolos y pecíolos), entre y dentro de cinco poblaciones en el estado de Chiapas. Se determinó cuál de todas las variables analizadas es la que presenta el mayor grado de variación, al mismo tiempo, se evaluó la posible relación de la variación morfológica de las poblaciones en respuesta al gradiente altitudinal.

II. MARCO TEÓRICO.

2.1 *Taxodium huegelii*

Varios son los nombres comunes con los que se conoce esta especie; destacan los de Ahuehuete (náhuatl), Pénhamu (tarasco), Chuche (huasteco), Matéoco (tarahumara), Ciprés y Sabino (Martínez, 1963; Carranza, 1992).

Es un árbol con gran requerimiento de humedad, por lo que crece a orilla de ríos, manantiales, arroyos y canales (como se puede observar en la figura 1), en altitudes entre 300 y 2100 msnm (Martínez, 1963; Carranza, 1992).

Árbol hasta de 35 m de alto; tronco grueso, generalmente lobulado, ocasionalmente dividido cerca de la base en 2 o 3 troncos, corteza de color café claro que se desgarran en tiras longitudinales entrelazadas, ramillas colgantes; hojas dísticas, sésiles, lineares, rectas o algo falcadas, de 8 a 20 mm de largo por 1 mm o menos de ancho, ápice agudo, hialino, base abrazando la ramilla, la vena central prominente en el envés y marcada en forma de surco en el haz; inflorescencias masculinas de 15 a 25 (30) cm de largo; conos femeninos globosos a ovales, subsésiles, de 1.3 a 2.5 cm de largo por 1 a 2 cm de ancho, aromáticos, de color verdoso, con escamas rugosas y dotadas de vejigas resiníferas; semillas angulosas de 5 a 9 mm de largo por 3 a 4 mm de ancho, de color café-amarillento (Carranza, 1992).



Figura 1. *Taxodium huegelii* en Lagos de Colón, Chiapas, México

En la mayoría de las coníferas el follaje de los árboles puede ser persistente o perenne, renovando sus hojas entre cuatro a 14 años, aunque los géneros *Taxodium* y *Larix* son la excepción entre las coníferas, ya que estos tienden a perder su follaje (figura 2) en el periodo otoñal (Guarnaschelli y Garau 2009).



Figura 2. *Taxodium huegelii*, con hojas marcescentes previo al periodo invernal en La Laguna, Teopisca, Chiapas.

2.1.1. Diversidad Y Clasificación Taxonómica

La clasificación taxonómica más aceptada en la actualidad para gimnospermas es la realizada por Christenhusz *et al.*, (2011) en la cual, los cupressales son parte de la subclase Pinidae y se reconoce que la familia Cupressaceae está integrada por 29 géneros, entre los cuales se encuentra al género *Taxodium*.

Las coníferas (Pinophyta o Coniferophyta) son árboles o arbustos dioicos o monoicos con la corteza rugosa o lisa, en placas grandes y gruesas con fisuras o en tiras largas y las ramas laterales están bien desarrolladas. Las hojas son simples y pueden ser en forma de aguja, escama, lineares, lanceoladas, a veces oblongas o falcadas. Por lo general las hojas son persistentes por más de un año, pero a veces son deciduas. Su madera posee un xilema compacto compuesto principalmente de traqueidas con paredes gruesas y poros uniseriados o multiseriados. En contraste con angiospermas, la xilema carece de vasos (Gernandt y Pérez- de la Rosa, 2014).

Los conos masculinos son simples, mientras que los conos femeninos son compuestos ya que están conformados por un eje que sostiene ramas reproductivas y brácteas (Farjon, 2008; Eckenwalder, 2009).

De las 6 familias de coníferas reconocidas a nivel mundial, 4 están presentes en México: Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae y Taxaceae. Las 2 familias restantes son la monotípica Sciadopityaceae (*Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Siebold *et* Zucc.) de Japón y la familia Araucariaceae representada por 3 géneros distribuidos en el hemisferio sur. Sólo 10 de los 71 géneros de coníferas están presentes en el país. Hay poco acuerdo en el número de especies de coníferas, por ejemplo, Eckenwalder (2009) reconoce 546 especies en el mundo, mientras que Farjon (2010) reconoce 615 (Gernandt y Pérez- de la Rosa, 2014).

El clado de Cupressaceae tiene la mayor diversidad en hábitat y morfología de cualquier familia de coníferas. Este clado se caracteriza por estrategias fisiológicas altamente divergentes, desde el género *Taxodium* adaptado a los pantanos

caducifolios en un extremo y desiertos de hoja perene, como el género *Cupressus* en el otro extremo. La disparidad de tamaño dentro de Cupressaceae es igualmente impresionante, con miembros que van desde arbustos de enebro (*Juniperus spp.*) de 5 m de altura hasta *Sequoias* de 100 m de altura. (Pitterman *et al.*, 2012).

Ya se ha mencionado que existe discrepancia en el número de especies pertenecientes al género *Taxodium* dependiendo del autor que se consulte, así como la nomenclatura de las mismas especies, por ello, para corroborar el epíteto correcto con el que se debe hacer referencia de la especie que es objeto de estudio en este trabajo, se consultó a “The plant list” (2010), donde se reconoce a *Taxodium huegelii* y *Taxodium distichum* como nombres aceptados, basándose una opinión taxonómica registrada en la fuente de datos citada por sus colaboradores (Kew, Missouri botanical garden, Global compositae checklist, the New York botanical garden, Royal botanical garden Edinburgh, SANBIL, IPNI, entre otros) y considera a un sinónimo como el nombre alternativo que se ha utilizado para referirse a una especie (o una subespecie, variedad o forma) pero que la Lista de plantas no considera que sea el nombre actualmente aceptado.

Por lo tanto, la especie *Taxodium mucronatum* queda como sinonimia de *Taxodium huegelii*, como nombre aceptado, bajo el registro que deriva de WCSP (datos suministrados en 2012-03-23) que lo informa como un nombre aceptado (registro 379380), con detalles de publicación originales: *Abietineae*- List Pl. Tribu de abetos 10: 66 1851 y el nivel de confianza más alto, tres estrellas (The plant list, 2010).

Cuadro 1. Sinonimias de *Taxodium huegelii* C. Lawson (1851). Fuente: *The plant list* (2010).

Nombre	Estado	Nivel de confianza	Fuente	Fecha de suministro
<u><i>Cuprespinnata mexicana</i> J. Nelson</u>	Sinónimo	☆☆☆	<u>TRO</u>	18/04/2012
<u><i>Cupressepinnata mexicana</i> (Carrière) J. Nelson</u>	Sinónimo	☆☆☆	<u>WCSP</u>	23/03/2012
<u><i>Taxodium distichum</i> var. <i>mexicanum</i> (Carrière) Gordon</u>	Sinónimo	☆☆☆	<u>WCSP</u>	23/03/2012
<u><i>Taxodium distichum</i> var. <i>mucronatum</i> (Diez) A. Henry</u>	Sinónimo	☆☆☆	<u>WCSP</u>	23/03/2012
<u><i>Taxodium mexicanum</i> Carrière</u>	Sinónimo	☆☆☆	<u>WCSP</u>	23/03/2012
<u><i>Taxodium montezumae</i> Decne.</u>	Sinónimo	☆☆☆	<u>WCSP</u>	23/03/2012
<u><i>Taxodium mucronatum</i> Ten.</u>	Sinónimo	☆☆☆	<u>WCSP</u>	23/03/2012
<u><i>Taxodium pinnatum</i> Carrière</u>	Sinónimo	☆☆☆	<u>WCSP</u>	23/03/2012
<u><i>Taxodium virens</i> Beissn.</u>	Sinónimo	☆☆☆	<u>WCSP</u>	23/03/2012

2.1.2. Hábitat

Árbol con altos requerimientos de humedad del suelo, por lo que crece a orilla de ríos, manantiales o arroyos. Con frecuencia se le encuentra también bordeando canales y presas, así como cultivado en jardines o parques en altitudes de 300 a 2100 m. Se han colectado conos prácticamente durante todo el año, sobre todo de abril a octubre e inflorescencias de agosto a marzo (Carranza, 1992).

2.1.3. Fructificación

Esta especie es polinizada desde finales de febrero hasta finales de marzo. La diseminación de los óvulos maduros es en otoño, por lo tanto, los megatróbilos maduran durante el mismo año (Aguilera, 2001)

La polinización, fertilización y dispersión de los frutos ocurre durante el transcurso de un año. La floración se produce entre los meses de marzo y abril en Estados Unidos y de febrero a marzo en México (Zanoni, 1982).

Esta especie monoica presenta estróbilos masculinos (Figura 3) en espigas racimosas o panículas de hasta 30 cm, cada una formada por un aumento subsésil de 3 mm de diámetro, protegido por brácteas ovoide-trianguulares alrededor de un eje; posee de 4 a 6 pequeños sacos polínicos globosos y uniloculares que se abren longitudinalmente (dehiscencia longitudinal) y contienen granos de polen globosos, posee glándulas de resina aromática en la parte dorsal (Medina y Dávila; 1997 y Zanoni, 1982).



Figura 3 . Conos masculinos y femeninos de *Taxodium huegelii* en La Trinitaria, Chiapas.

2.1.4. Estado De Conservación

Muchos de los bosques de coníferas han sufrido una disminución del área cubierta, desaparecido o cambiado en su composición permitiendo la sustitución por angiospermas. Sólo en contados casos sucede la expansión del área, como el de los bosquecillos de pinos piñoneros y juníperos, o el del cultivo a gran escala de algunas especies forestales. Mucha de la disminución del área cubierta por coníferas ha ocurrido en tan sólo la generación actual (Gernandt y Pérez-de la Rosa 2014).

Las causas de esta reducción incluyen el constante incremento en la frecuencia de incendios, ocasionados tanto por fenómenos naturales como por el hombre y la tala inmoderada, ya sea para el aprovechamiento directo de la madera y productos secundarios, o para la expansión de la actividad agrícola y pecuaria. Además, las tendencias recientes en el calentamiento climático representan una amenaza para muchas especies. Esto permite contemplar un panorama nada favorable para las masas forestales del país (Gernandt y Pérez-de la Rosa 2014).

Taxodium huegelii es el árbol nacional mexicano, y está ligado a importantes eventos históricos (Carranza, 1992). Sin embargo, es una especie amenazada, de rango limitado y sujeto al efecto de las perturbaciones provocadas por el hombre. (Zamudio *et al.*, 1992).

Las comunidades de ahuehuetes del centro de México están desapareciendo por el crecimiento urbano y la sobreexplotación de los mantos acuíferos (Durazo y Farvolden, 1989; Martínez, 1999). Otras causas de su agotamiento son: saqueo de los bosques, plagas y enfermedades no controladas, crecimiento de la mancha urbana, contaminación de los mantos acuíferos e incendios (Mora, 2012).

La destrucción de ecosistemas con especímenes centenarios, no sólo origina la desaparición de ellos, sino que afecta las relaciones existentes entre dichos organismos y otros factores bióticos y abióticos con los cuales han establecido, a través de los siglos una estabilidad ecológica. También constituye una pérdida de biodiversidad y de germoplasma de individuos adaptados a condiciones ecológicas estresantes (Villanueva *et al.*, 2010).

2.1.5. Distribución

Taxodium todavía es un género extendido, pero su distribución pasada fue considerablemente mayor (Florin, 1963) siendo especialmente abundante en el Terciario de Norte América y Europa Central.

En el Cretácico, los árboles similares al *Taxodium* todavía se encontraban bien distribuidos dentro del Círculo Ártico en América del Norte (Arnold y Lowther, 1995). Su desaparición de estas regiones debe atribuirse al cambio climático durante el Plioceno y especialmente el Pleistoceno (Farjon, 2005).

La diversidad de morfología, fenología y preferencia de hábitat exhibida por los miembros de la familia Cupressaceae, sugieren que la estructura filogenética de la familia Cupressaceae proviene de hábitats hídricos del Mesozoico, diversificándose para adaptarse a los actuales climas áridos del hemisferio norte y sur (Pitterman *et al.*, 2011).

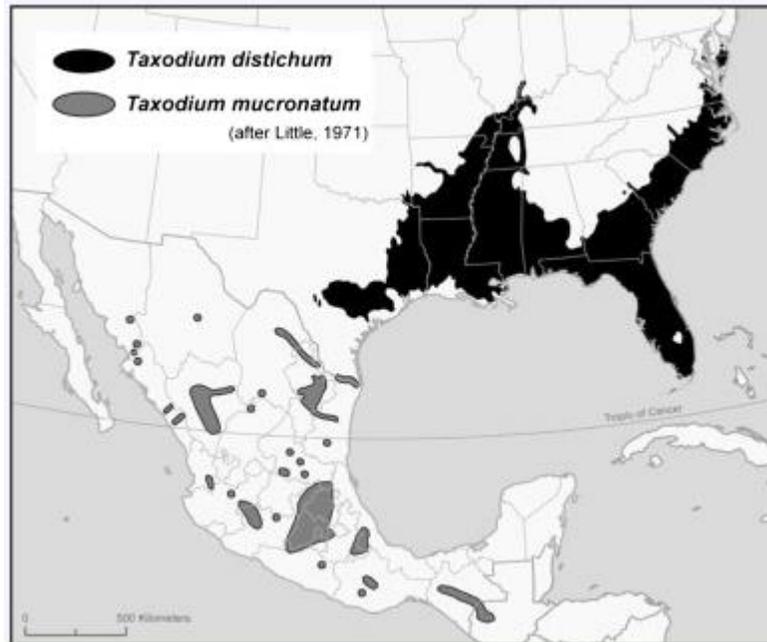


Figura 4. Distribución de *Taxodium huegelii* (*T. mucronatum*). (Fuente: skyscrapercity.com).

En México *Taxodium mucronatum* se encuentra distribuido en bosques de galería como parte de la vegetación acuática y subacuática. Los estados en donde se encuentra esta especie son: Chiapas, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Zacatecas (Aguilera, 2001).

Taxodium mucronatum es la especie arbórea más representada en México y se encuentra en 23 de los 32 estados y en ocho de 12 provincias fisiográficas (Contreras-Medina y Luna-Vega, 2007). Farjon (2010) reporta 1 de 2 especies de *Taxodium* (50%) en el mundo como distribuida naturalmente en México (Figura 4).

2.1.6 Importancia Ecológica

Entre las gimnospermas solo el género *Taxodium* crece sobre los márgenes de los ríos y manantiales en lugares templados. Este tipo de vegetación forma los llamados bosques de galería o también llamados bosques subperennifolios "riparos" (Martínez, 1999).

El ahuehuete es una de las especies más longevas y en México existen ejemplares cuya edad se estima en varios milenios. Caso específico es el “Árbol del Tule” en Oaxaca, aunque estudios particulares para determinar la edad de este ejemplar y, en general, de las poblaciones naturales de ahuehuetes en la República Mexicana son muy escasos. Investigaciones en localidades puntuales como la de “Los Peroles” en el estado de San Luis Potosí, registran especímenes con edades por encima del milenio (Villanueva *et al.*, 2003)

Las edades del ahuehuete en otros bosques de galería del país fluctúan desde menos de 50 hasta cerca de 600 años, como es el caso de sitios en Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila, Aguascalientes, Guanajuato, Zacatecas, Michoacán, Jalisco, Oaxaca y Chiapas (Villanueva *et al.*, 2005).

Los ecosistemas riparos con *Taxodium mucronatum* son múltiples en México y dada su gran distribución no se descarta la posibilidad de que existan más sitios con árboles longevos que sobrepasen el milenio (Villanueva *et al.*, 2010).

Constante *et al.*, (2010) considera que estos árboles (*T. mucronatum*) son de mucha importancia para generar reconstrucciones climáticas en escala de siglos o milenios, que, a diferencia de los registros climáticos, estos pueden en sus anillos concéntricos resguardar o generar información que cubre periodos de tiempo muy amplios sobre cambio climático.

2.1.7. Importancia Histórica

Taxodium mucronatum es de los árboles más longevos y por consiguiente ligado a importantes eventos históricos en este país. Era muy estimado por los antiguos pobladores del Valle de México, donde lo cultivaban para adornar los Jardines Reales, ejemplos de éstos son: los del parque El Contador, cerca de Texcoco; los majestuosos árboles de Chapultepec, en la Ciudad de México (Carranza, 1992).

Martínez (1999), relata la historia en un códice mexicano donde se representa a Coxcox y a su esposa Xochitquetzal, junto a un Ahuehuete en medio de las aguas, en la última etapa denominada edad del agua.

Este árbol fue llamado por los mexicanos *Ahoehoetl* porque suele nacer junto a las riberas de los ríos o junto a las corrientes, y porque de él acostumbran los indios fabricar sus tambores, que llaman *Hoehoetl* o *Teponaxtli*; algunos opinan sin embargo que no le viene de ahí su nombre, sino de que está junto a las aguas y meneado por el aire produce ruido, teniendo en cuenta que los tambores se fabrican más bien de madera de *Tlacuilolquahuatl* y de *Capolinguahuatl*. Los españoles que migraron a esta tierra lo llamaron sabino, y también cedro por el color rojo de la madera; pero no es ninguna especie de sabino o cedro (iBiología, s.d.).

Algunos ejemplares se relacionan con hechos muy particulares, caso concreto es el "Árbol de la Noche Triste" (Figura 5), donde según la crónica Hernán Cortés "El Conquistador", se sentó a llorar después de que su ejército había sido devastado a manos del imperio Mexica. Este árbol, actualmente muerto, alcanzó un diámetro de 4.84 m y una edad aproximada a 550 a 600 años (Martínez, 1999).

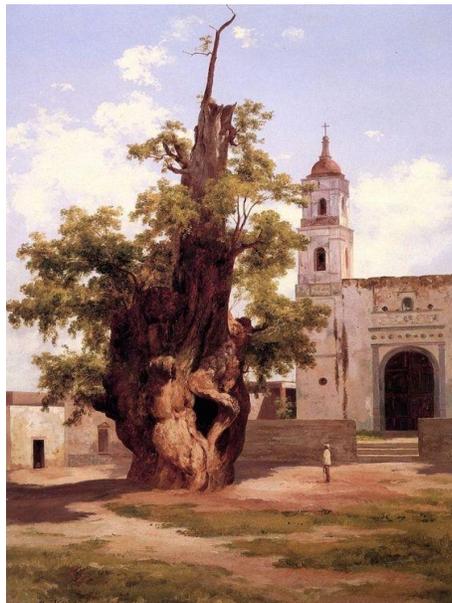


Figura 5. "Árbol de la noche triste", Obra del paisajista mexicano José María Velasco (1910) (Fuente: culturacolectiva.com).

Otros individuos famosos son “El Árbol del Tule” (Figura 6) en Oaxaca, reconocido por su corpulencia y longevidad (14.4 m de diámetro, 40 m de altura y aproximadamente 2,000 años de edad), que da vida económica y es un ícono de identidad de todo un pueblo; de igual manera los del “Bosque de Chapultepec” plantados por reyes Mexicanos, que representan un símbolo de nacionalidad (Villanueva *et al.*, 2010).



Figura 6. Árbol del Tule, Santa María del Tule, Oaxaca México (Fuente: Google/images).

Vargas (1997) menciona otro ejemplo de “Árbol sagrado”, un ahuehuete ubicado en el km 40 en la carretera Santiago Tianguistengo Chalma en el municipio de Ocuilan de Arteaga en el estado de México, es un espécimen que está relacionado con actividades religiosas de la región.

Otro árbol notable es un ejemplar de 25 m de altura y un diámetro de 3.9 m, localizado en Valle de Bravo y que ha estado muy ligado al desarrollo cultural de ese pueblo, cuya edad se estima entre 650 a 700 años (Rivas y Moreno, 2005).

En 1921, en el marco de la celebración de las fiestas del Centenario de la Consumación de la Independencia, se le decretó como Árbol Nacional, después de una votación popular convocada por la escuela Nacional Forestal fundada por Miguel Ángel de Quevedo. El ahuehuete resultó ganador de entre 21 especies más (Téllez, 1989; Martínez, 2009).

2.1.8. Económica

Su madera se utiliza en la fabricación de canoas, postes y vigas, ya que ésta es muy resistente a la humedad, es suave y se puede pulir fácilmente, aunque por considerarse el árbol nacional, no se aprovecha industrialmente (Aguilera, 2001; Zanoni, 1982).

2.1.9. Medicinal

En cuanto a sus propiedades medicinales, la resina de este árbol se utiliza como antiséptico, para curar heridas, úlceras, enfermedades cutáneas, dolores de muela, cabeza y de tipo reumáticos. La infusión de la corteza se usa como diurético y favorece la cicatrización de heridas. Con el tronco se combaten casos de bronquitis y afecciones del pecho (Martínez, 2009; Zanoni, 1982; Carranza, 1992).

2.2. Morfometría

A inicios del siglo XX ocurrió una transición en la biología, cambiando de estudios descriptivos a una ciencia más cuantitativa (Adams, Rohlf y Slice, 2004).

En sus comienzos, la morfología se centró en la descripción de la estructura observada: tejidos, células, órganos, dimensiones, formas, relaciones entre ellos, etc. Las comparaciones entre grupos o poblaciones estaban basadas en el análisis de las diferencias de sus dimensiones lineales y la forma era considerada una cualidad de la estructura, la cual, aunque podía ser detalladamente escrita, no podía ser analizada cuantitativamente (Toro *et al.*, 2010).

El estudio de los caracteres morfológicos de estructuras vegetativas es de gran relevancia para entender los mecanismos de adaptación de sus especies a un ambiente particular. De igual manera, el análisis de caracteres morfométricos de estructuras involucradas en la reproducción (flores, frutos y semillas) es importante por su papel ecológico, ya que ayudan a predecir o identificar la presencia de potenciales polinizadores y dispersores e investigar sobre la dinámica poblacional de las especies

(Santos-Fonseca *et al.*, 2008; Schlumpberger *et al.*, 2009; Queiroz *et al.*, 2015; Grosse-Veldmann *et al.*, 2016; Teixeira *et al.*, 2018).

Cabe hacer notar de manera paralela, que, en ciencias morfológicas, así como en otras áreas que utilizan para la investigación el estudio de formas, el término “morfometría” se utiliza de manera más amplia, abarcando estudios basados en el análisis estadístico univariado de datos lineales de estructuras macro y microscópicas (Zuccarelli, 2004; Duarte *et al.*, 2005; Matamala *et al.*, 2006; Suazo *et al.*, 2007; Aravena *et al.*, 2008; Tatlisumak *et al.*, 2008; Wahl *et al.*, 2009).

La morfometría, tradicional y geométrica, permiten detectar los primeros cambios generados por la estructuración geográfica y la “micro-evolución”. Además, permite estudiar de manera indirecta, sin costos elevados, pero con resultados confiables y comparativos, los cambios ambientales y evolutivos que afectan al organismo. (Jaramillo, 2014).

La morfometría contribuye a dar respuesta a problemas de taxonomía y de biología evolutiva. Es entonces un objeto del conocimiento que puede ser importante para responder preguntas teóricas y aplicadas en Biología (Slice, 2005; Slice, 2007).

La morfometría geométrica es una herramienta matemática con fundamentos biológicos, que ha demostrado ser muy efectiva para descomponer la variación que resulta fundamentalmente de la fisiología de los individuos y de la escala en que fueron hechas las mediciones (variación del tamaño), de aquella más estable, propia de la población y producto probablemente del componente genético (variación de la conformación (Dujardin, 2008).

Nienstaedt y Synder (1974), proporcionan una serie de características que potencialmente tienen utilidad en programas de mejoramiento genético forestal; de las cuales las que se pueden considerar como morfológicas, se refieren a color, número y dimensiones en las hojas, número y posición de canales resiníferos, estructura anatómica de tejidos, patrón de estomas, dimensiones de los frutos (conos) y de las

semillas, características anatómicas de la madera, composición de terpenos y fenoles, así como aspectos morfológicos de la copa y troncos.

2.3. Variación

Uno de los objetivos principales en Biología es entender el origen, la naturaleza y las causas de cambio en los patrones de variación. El análisis cuantitativo de la variación fenotípica y sus relaciones con la ambiental, genética y aleatoria (o de origen desconocido) ayuda enormemente a alcanzar tal objetivo (Jaramillo, 2014).

La primera propiedad de los organismos que resalta a nuestra vista es su variabilidad morfológica. Un sinnúmero de factores biológicos y no-biológicos subyacen a tal variabilidad interactuando de un modo complejo para modelar los individuos, las poblaciones y las especies. Los factores biológicos son el producto de procesos micro y macroevolutivos interactuando con el ambiente. Es así como, el tamaño y la conformación morfológica resultan de la interacción entre los efectos maternos y la calidad de vida durante el desarrollo con las combinaciones genotípicas heredadas de los padres, en un marco genético dado por la historia evolutiva. Las poblaciones y especies, entonces, adquieren rasgos morfológicos propios que impactan de manera diferencial su biología y ecología. (Jaramillo, 2014).

A partir de un conjunto de mediciones (variables continuas) los análisis permiten obtener nuevas variables que describen la conformación de una estructura biológica, la cual es libre de la variación no biológica (aquella relacionada con la escala, la posición y la orientación de la estructura morfológica en el espacio) y resulta de la historia evolutiva particular del conjunto de organismos que la comparten. Paralelamente, también se obtiene una estimación del tamaño, el cual podría ser explicado por factores fisiológicos ocurriendo durante la ontogenia o por adaptaciones acaecidas durante la historia evolutiva. El objetivo de los análisis es estudiar por separado la variación en la conformación y el tamaño, relacionando entre sí estos componentes morfométricos con el entorno interno y externo de las poblaciones, suponiendo que ambos son modificados por razones biológicas diferentes (Slice, 2005; Slice, 2007).

Las plantas individualmente pueden diferir en cualquier caracterización de su genotipo. La variación más evidente es la que se observa en la morfología externa, y aunque las plantas probablemente varían en sus características fisiológicas es en las propiedades morfológicas donde se ha realizado en principio una buena cantidad de investigación, por la simple razón de que la morfología externa de un organismo es más fácil de observar y de cuantificar (Solbrig, 1970).

III. ANTECEDENTES

El género *Taxodium* ha sido poco estudiado, se pueden consultar los trabajos descriptivos y algunos artículos sobre dendrocronología, pero es casi nulo el conocimiento a profundidad de las relaciones ecológicas de las especies de este género, sin embargo, se ha enfrentado a cambios en su taxonomía y a una serie de cambios nomenclaturales basados en estudios morfológicos, anatómicos y genéticos. A continuación, se presenta la información más relevante por temática sobre la especie y estudios morfométricos similares que se han realizado con otros grupos de coníferas.

3.1 Cambios en la clasificación taxonómica del género *Taxodium* y la familia Cupressaceae

Originalmente, el género *Taxodium* se colocó en la familia Cupressaceae, pero luego fue separado y clasificado dentro de Taxodiaceae (Pilger 1926).

Autores como Lawrence (1951); Dallimore y Jackson (1961); Dimitri (1978); Watson (1985) y Carranza (1992) consideraban conservadoramente que el género *Taxodium*, y *Sequoia*, se encontraban dentro de lo que se conocía como la familia *Taxodiaceae*. Se consideraba que esta familia reunía alrededor de 10 géneros y 16 especies, que se distribuyen principalmente en regiones templadas del hemisferio norte.

Christenhusz *et al.*, (2011) desarrollaron una nueva clasificación y secuencia lineal de las gimnospermas análoga de las gimnospermas existentes, considerando la sinonimia completa, y basándose en antecedentes tanto morfológicos como moleculares. Difieren de las publicaciones de Haston *et al.* (2007; 2009) pues la nueva clasificación incluye géneros y familias, basándose en los resultados filogenéticos de Chaw *et al.*, (1997; 2000) y Ren *et al.* (2010), por lo cual se considera que la familia Taxodiaceae desaparece y los géneros que antes se consideraban dentro de esta familia, ahora pertenecen a Cupressaceae, incluido el género *Taxodium*

3.2 El desacuerdo nomenclatural del género *Taxodium*

Taxodium fue descrito por Richard (1810) como un nuevo género mencionado en “*Cupressus L. disticha One Specie Linaeus (1753)*” donde se había incluido en *Cupressus* al parecer debido a la similitud de los conos de la semilla como se describe en su obra “*Plantarum Genera (Lineaus 1742)*”.

Tenore (1853) describió a *Taxodium mucronatum* de una planta en cultivo (presumiblemente originaria de México) con pequeñas diferencias con respecto a las otras dos especies, al menos en caracteres morfológicos.

Rehder (1940); Dallimore y Jackson (1966), reconocían tres especies: ciprés calvo, *Taxodium distichum* (L.) Rich, ciprés de pantano, *Taxodium ascendens* Brongn. y ciprés de Montezuma o ciprés calvo mexicano, *Taxodium mucronatum* Ten.

Watson (1985) trató a *Taxodium ascendens* como *Taxodium distichum. var. imbricarium* (Nutt.) Croom, basado en las diferencias observadas de su morfología.

Farjon (2005) señala que ha existido un desacuerdo durante mucho tiempo sobre el número de especies que deberían aceptarse dentro del género *Taxodium*, reconociendo en su monografía a las especies *Taxodium distichum* y *Taxodium mucronatum*.

Muchos autores reconocieron tres especies, pero la descripción de especies o variantes basadas en árboles cultivados generó más nombres, lo que creó un laberinto nomenclatural que dificultó su localización hasta sus orígenes (Farjon. 2005).

Sin embargo, Denny (2007) trató al género como monotípico con una especie, *Taxodium distichum* y tres variedades: *var. imbricarium* y *var. mexicanum* (Carr.) Gord. (*Taxodium mucronatum*).

Eckenwalder (2009) respeta la nomenclatura de Farjon (2005) y reconoce como especies a *Taxodium mucronatum*, *Taxodium distichum* y *Taxodium distichum var. imbricarium*.

The plant list (2010) ordena en su base de datos todos los nombres aceptados y sus sinónimos, donde se aceptan como especies: *Taxodium huegelii* (*T. mucronatum*) y a *Taxodium distichum* con sus variedades.

3.3 Estudios de la identidad genética del género *Taxodium* que influyen al desacuerdo nomenclatural

Reyes *et al.*, (2005) hicieron la observación sobre las técnicas que permiten encontrar las relaciones filogenéticas y categorías taxonómicas con base en marcadores genéticos moleculares (Moritz y Hillis, 1996; Martínez, 1997); los trabajos de Furman *et al.*, (1997); Gernandt y Liston (1999) y Liston *et al.*, (1999) son ejemplos de ello.

Sin embargo, existen fuertes controversias sobre el uso indiscriminado de estas técnicas en la sistemática, ya que requieren también del apoyo de los métodos tradicionales de identificación y clasificación de organismos con base en caracteres morfológicos (Hillis, 1987; Martínez, 1997). Es por esto que no tiene mucho sentido establecer una separación taxonómica basada en marcadores moleculares si las diferencias entre poblaciones no son evidentes y distinguibles en el campo a partir de su morfología (Reyes *et al.*, 2005).

Las relaciones filogenéticas de *Taxodium* ahora se han investigado sobre la base de datos morfológicos y moleculares utilizando criterios de parsimonia, analizando los caracteres de los conos de semillas de los taxones existentes y extintos (Farjon, 2005).

Webb (2008) realizó un análisis de repetición de secuencias (ISSR) para observar patrones de diversidad genética en variedades de *Taxodium distichum*, encontrando evidencia que apoya la hipótesis de que los tres taxones se clasifican mejor como tres variedades en lugar de tres especies distintas, descubrieron también variedades del ciprés de Moctezuma (*T. mucronatum*).

Takana *et al.*, (2012) realizaron un estudio sobre la estructura genética de la población de *Taxodium distichum* [L.] Rico. (Cupressaceae), en el valle aluvial del río Mississippi y Florida, para dilucidar sobre la estructura de esas poblaciones y la diferenciación genética entre las dos regiones, así como las variedades simpátricas, el ciprés calvo (var. *distichum*) y ciprés de estanque (var. *imbricatum*), concluyendo que no existe diferenciación genética entre las variedades.

Adams *et al.*, (2012) examinó la variación en *T. distichum*, *T. distichum*. var. *imbricatum* y *T. mucronatum* utilizando a *Glyptostrobus pensilis* como grupo externo, a partir de secuencias de ADN (3547 pb) de las regiones nrDNA y cp (petN-psbM, trnS-trnG, ycf-psbA). No encontraron mutaciones informativas en las secuencias de ADN, concluyendo que se debe de reconocer a *Taxodium* como un género monotípico con tres variedades: var. *distichum* (L.) Rico. var. *imbricatum* (Nutt.) Croom y var. *mexicanum* (Carr.) Gord.

También se han realizado otro tipo de estudios genéticos con *T. huegelii*, por ejemplo, existe una tesis de manejo *in-vitro* por Mora, (2012) en la cual buscó la estimulación de respuestas morfométricas, complementándola con la caracterización molecular mediante RAPD e ISSR para obtener la huella genética de *T. mucronatum* (*T. huegelii*) y evaluar los niveles de polimorfismo entre poblaciones diferentes.

3.4 Estudios sobre la anatomía y morfología del género *Taxodium*

En contraste con lo anterior, Tiwari *et al.*, (2012) realizaron un estudio anatómico comparativo entre *Taxodium distichum* y *Taxodium mucronatum*, basado en polen y la madera con microscopía electrónica de barrido. Realizaron un análisis detallado de las características anatómicas de la madera, incluyendo las traqueidas, parénquima axial y número de pozos de campo cruzado, tamaño y ultraestructura de los granos de polen. Estos estudios dieron importante soporte para el reconocimiento de *T. distichum* y *T. mucronatum* como dos especies diferentes.

3.5 Estudios ecológicos de *Taxodium huegelii*

Existen estudios poblacionales de *Taxodium huegelii* que abordan las perturbaciones por origen antropogénico como los realizados por Enríquez y Suzán (2011) en Querétaro donde consideran que no existe relación alguna entre edad y diámetro de los taxodios, tampoco encontraron relación entre edad y altura de los mismos. También evaluaron los incrementos radiales, producción de conos y ramas principales, así como la producción de semillas y brotes.

Por otra parte, Correa-Díaz *et al.*, (2014) estudiaron la información histórica de los anillos de crecimiento en árboles longevos y su relación con el clima en el centro de México, concluyendo que los anillos de crecimiento de ahuehuete de algunos sitios son adecuados para reconstruir el historial de temperatura, y para otros las precipitaciones.

En el inventario florístico de la subcuenca del río Sabinal en el Estado de Chiapas, realizado por Sánchez *et al.*, (2018), se incluye a *Taxodium* con el epíteto específico de *T. huegelii*.

3.6 Estudios de variación morfológica en otros grupos de coníferas

El género *Pinus* es uno de los más estudiados morfológicamente, ejemplo de ello es el trabajo de Nieto *et al.*, (2002), quienes recopilaron los diversos trabajos realizados

sobre la variación morfológica de las coníferas en México, especialmente con el género *Pinus*, por ejemplo: *Pinus pseudostrobus* y *P. pseudostrobus* var. *oaxacana* (Bermejo, 1980; 1986), *P. greggii* (Plancarte, 1990; Donahue y López, 1993), *P. oocarpa* y *P. tecunumanii* (Silva, 1990), *P. durangensis* (Romero, 1995), *P. patula* (Alba-Landa *et al.*, 1997).

Gernandt y Pérez- de la Rosa (2014) mencionan ejemplos de estudios morfológicos y genéticos donde se presume el descubrimiento de especies nuevas del género *Pinus* casi exclusivamente con base en caracteres morfológicos (p. ej., Debreczy y Rácz, 1995; Pérez-de la Rosa, 1998; 2009), así como la mención de los tratamientos taxonómicos que han considerado los datos moleculares (p.ej., Gernandt *et al.*, 2003, 2009; Little, 2006; Adams, 2011; Adams y Schwarzbach, 2011).

Los cupressales también han sido modelo de estudio para la morfometría y son ejemplo de la utilidad y practicidad de este tipo de estudios para conocer las relaciones en el cambio de la forma de sus estructuras en respuesta a las condiciones ambientales, ejemplo de esto son los trabajos de Klimko *et al.*, (2004) quienes trabajaron biométricamente con tres poblaciones de *Juniperus oxicedrus* subsp. *macrocarpa*, al norte de Italia, de los cuales determinaron correlación significativa para las estructuras reproductivas con la latitud geográfica y formas entre individuos distinguiendo varios morfotipos a partir del cono.

Años después, Klimko *et al.*, (2007) estudiaron la variación intra e interpoblacional de *Juniperus thurifera*, *J. excelsa* y *J. foetidissima* con poblaciones del occidente y oriente del Mediterráneo, basándose en caracteres morfológicos como agujas, semillas y conos, para verificar la hipótesis de diferenciación geográfica del oeste con regiones refugio del Pleistoceno del Mediterráneo oriental, encontrando diferencias significativamente altas.

Möller *et al.*, (2007) realizaron un estudio en Asia del complejo *Taxus wallichiana* (familia Taxaceae dentro del orden de los cupressales de acuerdo a la nueva clasificación de Christenhusz *et al.*, 2011) basándose en el estudio de ejemplares de

herbario, utilizando 26 caracteres morfológicos de las hojas para separar a las especies en relación a sus patrones geográficos.

González (2008) realizó un estudio sistemático de un grupo de *Cupressus* que había sido tratado con los nombres de *C. lusitanica*, *C. lindleyi*, y *C. benthamii*. La hipótesis inicial del trabajo fue que existen por lo menos tres especies a reconocer, cuando en los trabajos de Farjon (1993. 2005) eran reconocidos como una sola especie. Para distinguir los taxa, se llevaron a cabo estudios morfométricos utilizando análisis multivariados con base en la comparación de caracteres vegetativos y caracteres reproductivos.

En el estado de Chiapas se han realizado estudios con otro grupo de coníferas, Ocampo, Pérez-Farrera y Vovides (2016) estudiaron la variación morfológica y genética de poblaciones con cícadras. Recientemente Martínez (2016) en su tesis titulada “Diferenciación morfológica y genética del género *Podocarpus*”, donde se obtuvieron diferencias significativas para las poblaciones estudiadas, aplicando la morfología como herramienta para la diferenciación y respaldándola con bases genéticas.

IV. JUSTIFICACIÓN

Gernandt y Pérez- de la Rosa (2014) mencionan que el endemismo de coníferas mexicanas es alto, de las 94 especies que reconocemos para el país, 43 (46%) son endémicas, para el caso del género *Pinus*, especies recientemente descubiertas casi exclusivamente con base en caracteres morfológicos.

Es evidente la necesidad de generar información básica sobre la morfología y la variación de las especies arbóreas, con la finalidad de esclarecer de una forma más tangible las expresiones fenotípicas en respuesta a las presiones ambientales, que en consecuencia permitirán entender los mecanismos de adaptación de sus especies a un ambiente particular, resaltando que los estudios morfométricos deben ser un ejercicio preliminar a los estudios moleculares.

Aunque este trabajo solo logra abarcar la morfología y su variación a una escala regional, representa una pequeña aportación al conocimiento de la historia natural de esta especie, que representa a un linaje muy antiguo de coníferas, con una gran radiación evolutiva desde el mesozoico (Mao *et al.*, 2011; Pitterman *et al.*, 2012).

A pesar de que la “*Red list*” de la IUCN (2019) coloca a la especie en la categoría de “estable” (LC), se debe poner mayor atención a sus poblaciones, ya que es una especie que está sujeta a los efectos de cambio climático y a la acción de la perturbación antropogénica (Carranza, 1992; Enríquez-Peña y Suzán, 2011; Gernandt y Pérez-de la Rosa, 2014).

V. OBJETIVOS

5.1 General

Determinar la variación morfológica de *Taxodium huegelii* en Chiapas a partir de estructuras vegetativas y reproductivas.

5.2 Objetivos particulares

- Determinar la variación de *Taxodium huegelii* a nivel interpoblacional e intrapoblacional.
- Determinar cuáles son las variables que presentan mayor variación.

VI. MÉTODO

6.1 ÁREA DE ESTUDIO

Se realizaron recolectas en campo de estructuras vegetativas y reproductivas de *T. mucronatum* en cinco poblaciones ubicadas en los municipios de Chiapilla, Soyaló, San Cristóbal de Las Casas, Tzimol y Trinitaria, en el Estado de Chiapas, México.

6.1.1 Soyaló

El municipio de Soyaló se ubica en la Región Socioeconómica VII, limitando al Norte con Bochil, al Este con Ixtapa, al Sur con Chiapa de Corzo y al Oeste con Usumacinta y Chicoasén, con coordenadas geográficas 16°53'25" de Latitud Norte y 92°55'29" de Longitud Oeste, con una altitud de 1176 msnm (INEGI, 2008).

La población de *Taxodium huegelii* en Soyaló se encuentra formando un bosque de galería continuo desde la carretera de Ixtapa, donde los suelos son de origen volcánico. Estos árboles, son en su mayoría de tallas intermedias y altos, sumergidos o a los márgenes de un pequeño río estacional de aguas color turquesa, presumiblemente libre de contaminación, el cual, antes de llegar a Soyaló se bifurca para formar dos arroyos que abastecen a los campos de la localidad la cual, según el INEGI (s.d.) presenta las siguientes características climatológicas: (w) cálido subhúmedo con lluvias en verano con el 59.62% y (A) C (w1) (w) semicálido subhúmedo con lluvias en verano y abarca el 40.38 % de la superficie municipal. En los meses de mayo a octubre, la temperatura mínima promedio va de los 12°C a los 21°C, mientras que la máxima promedio oscila entre 24°C y 33°C. (INEGI, 2008).

A los alrededores se observan componentes de vegetación secundaria (bosque de encino) con el 53.78%; vegetación secundaria (selva caducifolia) con el 10.91%; así como vegetación inducida con el 8.87% y bosque de encino con el 5.7%. El aprovechamiento de la superficie del territorio del municipio se compone

principalmente por la agricultura de temporal con el 19.5%; los asentamientos humanos con el 1.09% y la zona urbana con el 0.15% (INEGI, 2008).

6.1.2 Chiapilla

Chiapilla es un municipio del estado de Chiapas, perteneciente a la Región I. Su cabecera municipal es la localidad del mismo nombre. Sus coordenadas geográficas son 16° 34"N y 92° 43"O. Limita al norte con el municipio de San Lucas, al sur con Totolapa y al este con San Cristóbal de Las Casas, al oeste con Acala. A Chiapilla, la llamaban "la pequeña Chiapa", (La Chiapilla) (INAFED, 2014).

La población de *Taxodium huegelii* en Chiapilla, es parte de los elementos del paisaje ribereño rodeado de fragmentos de selvas secas y campos de cultivo, donde estos árboles compiten en una gran extensión sobre el "río frío" con otras especies ribereñas como *Ficus spp.* y frutales como *Manguifera indica* y *Pouteria spp.* Se encuentran al margen de un río perene de considerable profundidad y suficiente fuerza en la corriente con sustrato rocoso, mayormente del tipo sedimentario (calizas) con abundante registro fósil, así como fragmentos de roca ígnea.

6.1.3 San Cristóbal de Las Casas.

El Municipio San Cristóbal de Las Casas se localiza al centro de la entidad, entre los paralelos 16°33'47u y 16°46'49" latitud norte y los meridianos 92°25'31" y 92°48'05" longitud oeste. Su extensión territorial representa el 0.64% de la superficie estatal, ocupando en ese sentido el lugar 36; limita con los siguientes municipios: al norte con Chamula y Tenejapa, al este con Huixtán, al sureste con Amatenango del Valle, al sur con Teopisca y Totolapa, al suroeste con Chiapilla, al oeste con San Lucas y al noroeste con Zinacantán; y se encuentra a una elevación de 2120 msnm (INEGI, 1991).

La población de *Taxodium huegelii* en San Cristóbal de Las Casas no forma grandes bosques de galería (al menos no se observan actualmente ya que la mancha urbana ha crecido), pero se pueden encontrar algunos ejemplares de grandes dimensiones dispersos al interior de la ciudad, en los bordes del "Río amarillo" y otros sobre la carretera internacional, a la altura de los humedales de "La Kiss", el deportivo

de la ciudad, el periférico y en los servicios deportivos municipales (SEDEM), donde se ha sembrado un pequeño bosque de taxodios juveniles.

6.1.4 Tzimol.

El municipio de Tzimol se localiza en la zona conocida como la Depresión Central. Tzimol limita al norte y al este con el municipio de Comitán de Domínguez, al sureste con la Trinitaria, al suroeste con Chicomuselo y finalmente al oeste con el municipio de Socoltenango. El nombre de "Tepezalá" significa "lugar entre cerros" (Municipios, 2019).

De acuerdo a lo que señala el mapa general de la República Mexicana, el municipio de Tzimol se encuentra ubicado entre las coordenadas geográficas 16° 11' latitud norte y 92° 11' longitud oeste. La altitud promedio de dicho municipio es de 1,380 metros sobre el nivel del mar. Está formado por una superficie territorial de aprox. 32.3 kilómetros cuadrados (Municipios, 2009).

La población de *Taxodium huegelii* de Tzimol forma un enorme bosque de galería, el más denso en el Estado, con árboles de grandes alturas que descansan encharcados sobre un pequeño río temporal que se une a un ojo de agua de gran volumen que abastece el riego de los cultivos de caña (*Saccharum officinarum*, principal cultivo de la región). Los árboles se encuentran poco distanciados, lo cual provoca el entrecruce de las raíces y neumatóforos, formando una especie de red que provoca los encharcamientos y la reducción del cauce del río. Las zonas iniciales de esta población dan lugar a dos parques locales: "La Rejota" y "Ojo de Agua".

6.1.5 Trinitaria "Lagos De Colón".

Se ubica en la región socioeconómica XV meseta comiteca tojolabal. Limita al norte con La Independencia y Las Margaritas, al Este con la Republica de Guatemala, al Sur con Frontera Comalapa y al Oeste con Socoltenango, Tzimol y Comitán de Domínguez. Las coordenadas de la cabecera municipal son: 16° 07'04'' de latitud Norte y 93° 03'06'' de longitud Oeste y se encuentra a una altitud de 1558 msnm. Con una superficie territorial de 1602.919 km² ocupando el 2.15% del territorio nacional (IPCR, 2016).

Las poblaciones de *Taxodium mucronatum* de Trinitaria se encuentran sobre varios ríos tributarios que desembocan en lo que se conoce como el Río Lagartero, el cual también tiene origen de una serie de pequeños ríos locales y de Guatemala, que, en conjunto, dan como resultado al complejo turístico de cuerpos de agua conocido como “Lagos de Colón”. En este parque se encuentra una de las poblaciones estudiadas

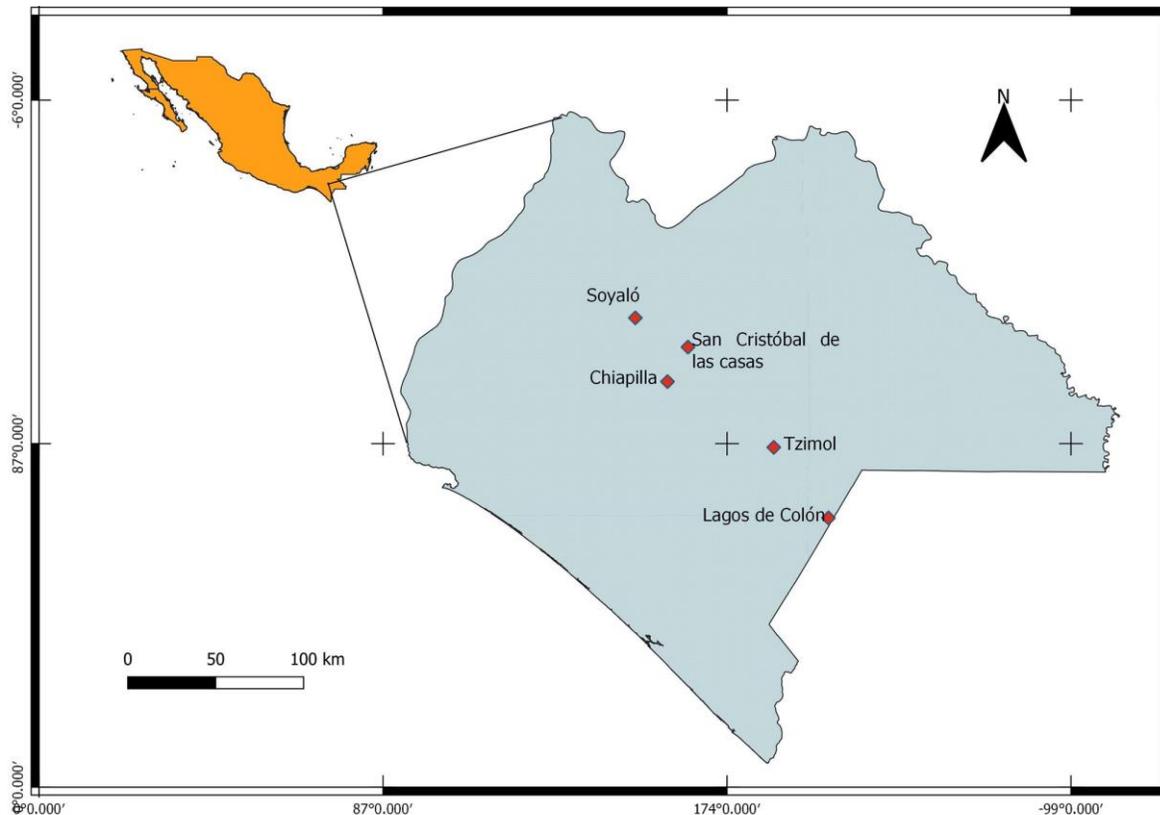


Figura 7. Mapa de la ubicación de las poblaciones de *Taxodium huegelii*, en Chiapas estudiadas en el presente estudio.

6.2 MÉTODO DE MUESTREO

Se realizó un estudio dirigido por localidad, se seleccionaron 20 de los árboles más longevos, lo que se entiende por ejemplares que presentan los diámetros mínimos de 1.5 m, sin tomar en cuenta la altura.

Generalmente estos árboles se encuentran sobre los arroyos y ríos que atraviesan a las cabeceras municipales, facilitando el acceso, teniendo en cuenta que la toma de muestras se realizó durante la temporada de fructificación que comprende los meses de agosto a enero del 2018.

Por cada individuo se obtuvieron muestras de estructuras reproductivas y vegetativas, las cuales fueron cortadas con ayuda de una garrocha Truper®, y guardadas en bolsas tipo “ziploc” Reynolds® de 20.3 cm x 17.7 cm, rotuladas por nombre de localidad, número de ejemplar, fecha y colector.

Las muestras se guardaron sacando la mayor cantidad de aire dentro de las bolsas y se resguardaron en congeladores del herbario Eizi Matuda del Instituto de Ciencias Biológicas de la UNICACH para su posterior procesamiento y debidas mediciones.

Las estructuras reproductivas utilizadas fueron los conos femeninos (uno por rama de ejemplar, considerado la mayor simetría o menor presencia de irregularidades), que se disponen en grupos o racimos, seleccionándose aquellas ramas con conos totalmente desarrollados, es decir, con brácteas bien definidas, color verde oscuro y mucrón reducido, ya que los conos con mucrón muy pronunciado y color verde fuerte suelen ser conos inmaduros con semillas no desarrolladas.

Se evitaron los conos con tonalidades café o amarillenta, ya que indican su pronta dehiscencia, lo cual supone un problema en la medición al desarmarse el cono con facilidad. Los conos femeninos aún inmaduros, al deshidratarse pueden abrirse espontáneamente, por lo que se congelaron para detener el proceso de maduración, sin embargo, al manipularlos, el calor de las manos los deshiela y comienza el proceso acelerado de dehiscencia, por lo que se tuvo que manipular con gran cuidado.

Las estructuras vegetativas utilizadas fueron hojas de las ramas basales, utilizando tres hojas de la última rama, considerando la hoja apical, la intermedia y la basal por cada individuo, se tuvo el cuidado de escoger la rama con las hojas mejor conservadas, ya que fue de suma importancia contar con hojas que portaran foliolos sanos.

Las muestras se tomaron de las ramas basales más sanas, considerando que la rama portadora de estructuras reproductivas fuese la misma que portara las estructuras vegetativas a medir.

6.3 MEDICIÓN

Las mediciones de las estructuras requirieron de precisión, por lo cual se recurrió al uso de un vernier electrónico digital marca Truper con error de indicación de 1/10. La información se capturó en la aplicación de hojas de cálculo de Microsoft Excel para Windows.

Se desarrolló un esquema de las estructuras medidas (37 variables), el cual ha sido probado exitosamente para la comparación de los conos y se agregó al esquema las variables para las estructuras vegetativas.

Durante el proceso de medición de conos femeninos, considerando la dehiscencia de los mismos, se selecciona una fila de brácteas con orientación vertical, colocado la cúspide del cono en la parte superior y la base en la parte inferior.

De la misma manera se enumeraron y marcaron con plumón negro indeleble las brácteas 1, 2, 3, 4 siendo la bráctea 1 aquella que se encuentra en la parte inferior de la cúspide, y consecutivamente el resto de brácteas.

La cúspide se entiende por el conjunto de pequeñas brácteas triangulares en la parte superior del cono donde surge el peciolo y la base como la bráctea inferior con la que convergen las demás filas de brácteas.

También se incluyeron las mediciones de las longitudes de las semillas que resguardan las brácteas, considerando que cada bráctea contiene dos semillas, se utilizó únicamente la semilla izquierda, las cuales fueron guardadas dentro de sobres manila y rotuladas con el ID del ejemplar de origen y guardadas en la bolsa tipo “ziploc®”. En la siguiente tabla de variables se señalan los códigos para cada una de ellas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Lista de variables de estructuras reproductivas y vegetativas utilizadas para los análisis de variación morfológica.

Código	Nombre
# conos fem/rama	Número de conos por rama
#FF	Número fila de foliolos por hojas
LC (mm)	Longitud del cono
AC (mm)	Ancho del Cono
B (mm)	Base
C (mm)	Cúspide
B1 (mm)	Bráctea 1
B2 (mm)	Bráctea 2
B3 (mm)	Bráctea 3
B4 (mm)	Bráctea 4
LSB1 (mm)	Longitud semilla b1
LSB2 (mm)	Longitud semilla b2
LSB3 (mm)	Longitud semilla b3
LSB4 (mm)	Longitud semilla b4
ASB1 (mm)	Ancho semilla b1
ASB2 (mm)	Ancho semilla b2
ASB3 (mm)	Ancho semilla b3
ASB4 (mm)	Ancho semilla b4
#FA	Número de foliolos apicales
LLA (mm)	Largo del limbo apical
LPA (mm)	Largo del peciolo apical
LF1A (mm)	Largo foliolo 1 apical
LF2A (mm)	Largo foliolo 2 apical
LF3A (mm)	Largo foliolo 3 apical
#FI	Número de foliolos intermedios
LF1I (mm)	Largo del foliolo intermedio 1
LF2I (mm)	Largo del foliolo intermedio 2
LF3I (mm)	Largo del foliolo intermedio 3
LLI (mm)	Largo del limbo intermedio
LPI (mm)	Largo del peciolo intermedio
#FB	Número de foliolos basales
LF1B (mm)	Largo del foliolo basal 1
LF2B (mm)	Largo del foliolo basal 2
LF3B (mm)	Largo del foliolo basal 3
LLB (mm)	Largo del limbo basal
LPB (mm)	Largo del peciolo basal

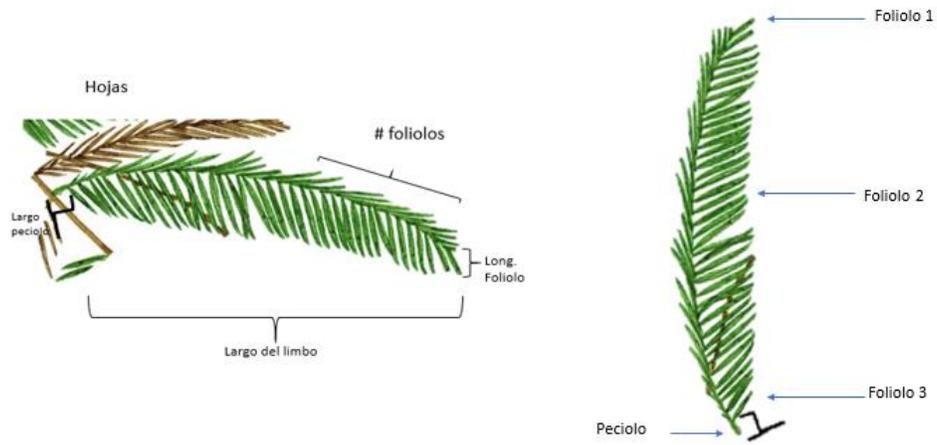


Figura 8. Esquema de las hojas y sus variables. Modificada de Google/images.

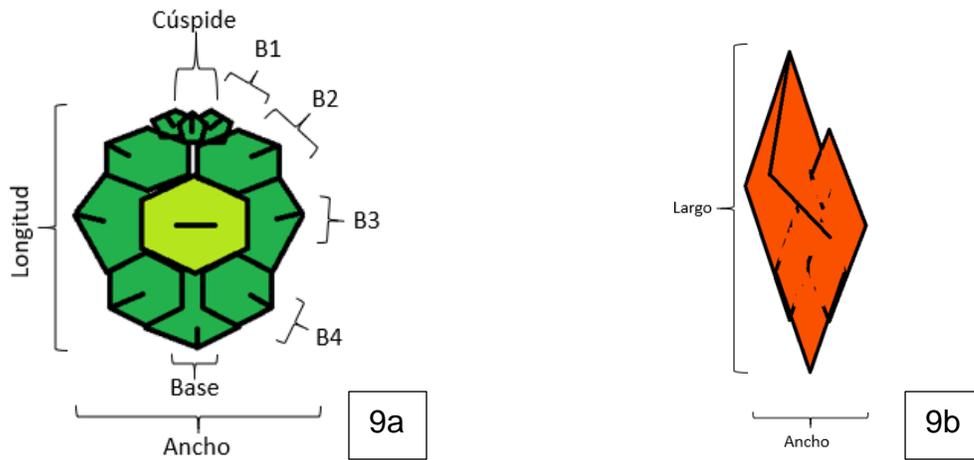


Figura 9a. Esquema de las variables de los conos femeninos. Figura 9b. Esquema de las variables de las semillas.

6.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para la interpretación de los datos obtenidos dentro y entre las poblaciones, se realizaron análisis univariados y multivariados.

Con el apoyo del programa Statgraphics Centurio XVI, se realizaron pruebas de normalidad para cada una de las variables con la finalidad de determinar el tipo de estadístico a realizar. Para las variables con normalidad se realizó el análisis de varianza (ANOVA), para aquellas que no presentaron normalidad se realizó el análisis de Kruskal-Wallis.

Sobre la matriz de variables de conformación se pueden efectuar análisis estadísticos multivariados con el objetivo de detectar grupos, verificar hipótesis relacionadas con la presencia de grupos definidos *a priori* o comparar las variaciones medias de la conformación entre ellos. Los análisis multivariados tradicionales tienen por objetivo representar los objetos (los individuos o las unidades taxonómicas operacionales) en un espacio de caracteres reducido, el cual es definido por los ejes de mayor variación; cada uno jerarquizado por la cantidad de variación que explica (Sorensen y Footit, 1992). Estos análisis se usan para reducir las dimensiones del conjunto de datos, eliminar las correlaciones entre caracteres, calcular los patrones de mayor variación y para ordenar las unidades taxonómicas operativas (OTU) en un nuevo espacio multivariado (Slice, 2005).

También se realizó un análisis de Correlación de Pearson en el programa estadístico Statgraphics Centurio XVI, para determinar cuáles variables se encuentran correlacionadas. Con las variables no correlacionadas o muy poco correlacionadas se realizó un análisis de discriminantes.

Con apoyo de los programas Statgraphics Centurio XVI y Past 3.0, se realizó un análisis variado canónico, también llamado en muchos casos análisis discriminante. Este análisis junta en uno sólo el análisis de componentes principales, el análisis

multivariado de varianza, manova, y el cálculo de funciones discriminantes (Slice, 2005).

Las distancias de Mahalanobis, se obtuvieron con apoyo del programa Statiscics 22.0, para señalar qué tan distante se encuentra cada individuo de los centroides de cada grupo. Tal distancia discriminante se asocia a una probabilidad de pertenecer a un grupo.

VII. RESULTADOS

Las 37 variables medidas provienen de 100 individuos en estado adulto de cinco poblaciones de *Taxodium huegelii* en Chiapas (Cuadro 3).

Cuadro 3. Poblaciones de *Taxodium huegelii* en Chiapas analizadas en el presente estudio.

Población	N	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud (msnm.)	Región fisiográfica
Chiapilla	20	16°.54'83''	92°.75'05''	530	De los llanos
Lagos de Colón	20	15°.82'83''	91°.90'16''	629	Meseta comiteca
Soyaló	20	16°.88'47''	92°.92'02''	1 200	Zona altos
Tzimol	20	16°.20'11''	92°.18'98''	1 403	Meseta comiteca
San Cristóbal de Las Casas	20	16°.73'08''	92°.64'25''	2 100	Zona altos

De las 37 variables analizadas, se descartó la variable “número de filas de foliolos” la cual presentó un valor constante en todas las poblaciones.

Del total de las variables, 16 corresponden a estructuras reproductivas (conos y semillas) de las cuales todas presentan diferencias significativas.

De las estructuras vegetativas, se observaron diferencias significativas en cuatro variables, mientras que en los 21 restantes no se presentaron diferencias estadísticamente significativas.

Cuadro 4. Resumen Estadístico por Grupo (todas las variables). Se muestra los promedios y desviaciones estándar (\pm SD) de cada variable de las estructuras morfológicas.

Localidad	Chiapilla	Lagos	Soyaló	Tzimol	S.C.L.C.	TOTAL
N	20	20	20	20	20	100
MEDIAS						
conos/rama	2.9	3.35	6.57143	3.75	16.8333	6.43434
LC (mm)	17.1085	18.037	22.8319	20.5155	21.5717	20.0099
AC (mm)	17.81	17.5315	20.4029	18.1695	18.4178	18.4869
B (mm)	4.232	3.248	5.8281	5.25	5.42222	4.79384
C (mm)	6.967	4.4705	7.94667	6.4445	6.96944	6.56535
B1 (mm)	7.186	7.381	8.35333	7.4725	8.11	7.69889
B2 (mm)	7.0315	7.436	8.52619	7.6615	8.39722	7.80586
B3 (mm)	6.802	7.0145	8.51381	7.2835	7.845	7.49495
B4 (mm)	5.6945	5.69	7.42095	7.0605	7.17833	6.60556
LSB1 (mm)	6.0896	7.104	7.44714	6.5535	6.64444	6.77709
LSB2 (mm)	7.415	7.6975	8.56095	7.7385	7.54556	7.80424
LSB3 (mm)	7.743	8.6475	9.33857	7.9425	7.39667	8.24152
LSB4 (mm)	7.4615	6.864	9.1719	6.662	6.47389	7.36253
ASB1 (mm)	2.8625	4.018	3.59333	2.994	3.60778	3.41303
ASB2 (mm)	3.8555	4.076	3.91333	3.6875	4.12389	3.92717
ASB3 (mm)	3.295	3.9635	4.0019	3.5655	4.02833	3.76798
ASB4 (mm)	2.8895	2.905	3.54048	3.177	3.12222	3.13111

Localidad	Chiapilla	Lagos	Soyaló	Tzimol	S.C.L.C.	TOTAL
conos/rama	0.718185	0.875094	2.87352	1.63755	12.3871	7.42467
LC (mm)	2.15469	2.65726	4.06879	3.07563	3.86316	3.84572
AC (mm)	1.88975	4.35694	2.58213	2.16098	2.53922	2.97407
B (mm)	0.786355	0.798226	1.36753	0.95922	1.73634	1.49089
C (mm)	1.59394	1.46347	0.98786	1.10193	0.793269	1.67985
B1 (mm)	0.932791	1.24642	1.36821	1.0887	1.35916	1.26877
B2 (mm)	0.849243	1.50499	0.80291	1.14732	1.48045	1.29457
B3 (mm)	1.04008	1.28715	1.15553	1.14181	1.28851	1.32037
B4 (mm)	1.30521	1.1529	1.50463	1.28053	1.67749	1.56252
LSB1 (mm)	0.878576	1.10646	0.79471	0.74925	1.01269	1.01516
LSB2 (mm)	0.974526	1.69032	0.98108	1.08581	1.37455	1.28839
LSB3 (mm)	1.31416	1.24265	1.0346	1.13574	1.37378	1.38626
LSB4 (mm)	1.41891	2.21714	0.98931	2.72355	1.48065	2.0883
ASB1 (mm)	0.766186	1.16979	0.72296	0.65385	0.685716	0.914631
ASB2 (mm)	1.09129	0.639806	0.66572	0.68056	0.790526	0.789525
ASB3 (mm)	0.681303	0.533146	0.76225	0.66037	0.858955	0.749808
ASB4 (mm)	0.767206	1.08912	1.00355	1.28399	0.971085	1.04477

Las variables se analizaron de acuerdo a la normalidad que presentaron, las variables con resultados no normales fueron ajustados a *Log. N.* (número de conos por rama, base, largo de la semilla bráctea 2, y 4, ancho de la semilla bráctea 1 y 2, largo foliolo intermedio apical, largo limbo apical, largo del foliolo 3 basal), de esta forma lograron ajustarse a una distribución normal y se analizaron con análisis de varianza (ANOVA).

Sin embargo, cuatro variables no lograron obtener normalidad (número de conos por rama, largo de semilla bráctea 4, ancho de semilla bráctea 1 y largo foliolo intermedio apical), las cuales fueron tratadas con la prueba de Kruskal- Wallis.

Dentro de las poblaciones, la producción de conos posee coeficientes de variación que aumentan conforme incrementa la altitud de las localidades. Se encontró que la variación es de 24.77% para Chiapilla (Cuadro 5) y 26.12% de variación para Lagos de Colón (Cuadro 6), siendo estas las poblaciones a menor altitud y a mayores altitudes podemos encontrar que la variación dentro de las poblaciones siguiendo el gradiente altitudinal es: 50.8% Soyaló (Cuadro 7), 46.13% para Tzimol (Cuadro 8) y 73.59% para S.C.L.C. (Cuadro 9).

Las variables vegetativas presentan el mayor grado de variación dentro de la población, el largo del peciolo basal, presentó coeficientes muy elevados: Lagos de Colón 76% (Cuadro 6), Chiapilla 68% (Cuadro 5), Tzimol 63.54% (Cuadro 8), Soyaló 100% (Cuadro 7) y S.C.L.C. 413% (Cuadro 9), seguidos del largo del foliolo intermedio 72%, 48%, 3%, 48%, 40% y 40% respectivamente. Las variables vegetativas restantes no presentaron variación significativa dentro de las poblaciones.

A continuación, se muestran los coeficientes de variación dentro de las poblaciones (Cuadros 5,6,7, 8 y 9), seguido de las representaciones gráficas de la variación entre poblaciones, en ellas se observa: sobre el eje "Y" la variable analizada y sobre el eje "X" el gradiente altitudinal que corresponde a cada población, entendiéndose en el siguiente orden:

Chiapilla (530), Lagos de Colón (629), Soyaló (1 200), Tzimol (1 403), San Cristóbal de Las Casas (S.C.L.C.) (2 100).

Cuadro 5. Coeficientes de variación (Coef. Var.) dentro de la población (todas las variables), Chiapilla

Variable.	Coef. Var.	Varariable.	Coef. Var.
Núm. conos	24.77%	#FA	29.53%
LC	12.59%	LLA	31.45%
AC	3.80%	LPA	30.26%
B	12.80%	LF1A	41.56%
C	18.74%	LF2A	20.53%
B1	12.98%	LF3A	49.76%
B2	12.08%	#FI	24.86%
B3	15.29%	LF11	35.84%
B4	22.92%	LF12	22.99%
LSB1	14.43%	LF13	33.35%
LSB2	6.65%	LPI	30.42%
LSB3	16.97%	LLI	31.15%
LSB4	8.35%	#FB	21.32%
ASB1	9.80%	LPB	68.81%
ASB2	21.28%	LLB	8.35%
ASB3	20.68%	LF1B	12.12%
ASB4	26.55%	LF2B	12.12%
		LF3B	38.93%

Cuadro 6. Coeficientes de variación dentro de la población, (todas las variables) Lagos de Colón.

Variable	Coef. Var.	Variable	Coef. Var.
Núm. conos	26.12%	#FA	23.75%
LC	14.73%	LPA	32.05%
AC	4.72%	LLA	27.66%
B	21.53%	LF1A	46.93%
C	32.74%	LF2A	24.04%
B1	16.89%	LF3A	38.12%
B2	20.24%	#FI	22.87%
B3	18.35%	LFI1	36.71%
B4	20.26%	LFI2	24.35%
LSB1	15.58%	LF13	59.91%
LSB2	7.14%	LPI	23.49%
LSB3	14.37%	LLI	34.52%
LSB4	7.09%	#FB	28.31%
ASB1	9.31%	LPB	76.29%
ASB2	11.79%	LLB	9.71%
ASB3	13.45%	LF1B	14.86%
ASB4	37.49%	LF2B	14.86%
		LF3B	61.88%

Cuadro 7 .Coeficientes de variación dentro de la población (todas las variables). Para Soyaló.

Variable	Coef. Var.	Variable	Coef. Var.
Núm. conos	50.80%	#FA	23.75%
LC	17.51%	LLA	22.11%
AC	4.09%	LPA	23.32%
B	12.64%	LF1A	32.66%
C	12.71%	LF2A	16.47%
B1	16.38%	LF3A	46.72%
B2	9.39%	#FI	25.10%
B3	13.29%	LF11	23.46%
B4	19.96%	LF12	24.21%
LSB1	10.64%	LF13	72.59%
LSB2	5.27%	LPI	27.24%
LSB3	10.81%	LLI	38.10%
LSB4	4.80%	#FB	28.20%
ASB1	5.01%	LPB	100.14%
ASB2	15.49%	LLB	7.11%
ASB3	18.93%	LF1B	11.86%
ASB4	27.68%	LF2B	11.86%
		LF3B	52.99%

Cuadro 8. Coeficientes de variación dentro de la población (todas las variables), para Tzimol.

Variable	Coef. Var.	Variable	Coef. Var.
Núm. conos	46.13%	#FA	28.76%
LC	14.99%	LLA	32.88%
AC	3.98%	LPA	33.23%
B	10.42%	LF1A	38.04%
C	17.10%	LF2A	24.59%
B1	14.57%	LF3A	45.04%
B2	14.98%	#FI	17.23%
B3	15.68%	LF11	29.73%
B4	18.14%	LF12	16.97%
LSB1	11.43%	LF13	48.90%
LSB2	6.98%	LPI	23.08%
LSB3	14.30%	LLI	22.83%
LSB4	7.25%	#FB	27.07%
ASB1	11.84%	LPB	63.54%
ASB2	19.44%	LLB	6.94%
ASB3	18.52%	LF1B	7.887%
ASB4	40.42%	LF2B	7.887%
		LF3B	36.10%

Cuadro 9. Coeficientes de variación dentro de la población, (todas las variables) para San Cristóbal de Las Casas.

Variable	Coef. Var.	Variable	Coef. Var.
Núm. conos	73.59%	#FA	34.94%
LC	17.91%	LLA	20.35%
AC	4.92%	LPA	38.21%
B	18.14%	LF1A	47.45%
C	11.38%	LF2A	26.20%
B1	16.76%	LF3A	34.03%
B2	17.63%	#FI	19.70%
B3	16.42%	LF11	36.40%
B4	23.37%	LF12	18.08%
LSB1	15.24%	LF13	40.53%
LSB2	6.89%	LPI	38.35%
LSB3	18.57%	LLI	24.40%
LSB4	9.55%	#FB	26.04%
ASB1	13.70%	LPB	413.10%
ASB2	15.85%	LLB	7.30%
ASB3	21.32%	LF1B	14.15%
ASB4	31.10%	LF2B	14.15%
		LF3B	47.12%

El número de conos por rama ha sido la variable que mejor representa la variación entre las poblaciones, obedece a un gradiente altitudinal (Kruskal-Wallis $F=0.0000$ $P<0.05$), donde las poblaciones a altitudes más bajas presentan fructificaciones en grupos de tres conos por rama, tal como lo sugiere la descripción de la especie. Mientras que, al aumentar la altitud, los árboles parecen responder a las presiones ambientales que son distintas, produciendo una cantidad mayor de conos: a 1200 msnm. la media es de seis conos por rama, cuatro conos a 1403 msnm. y a 2100 msnm. la media es de 16 conos por rama, llegando a presentarse racimos de hasta 36 conos (Figuras 10 y 11), estas últimas cifras son muy elevadas para lo esperado en las poblaciones.

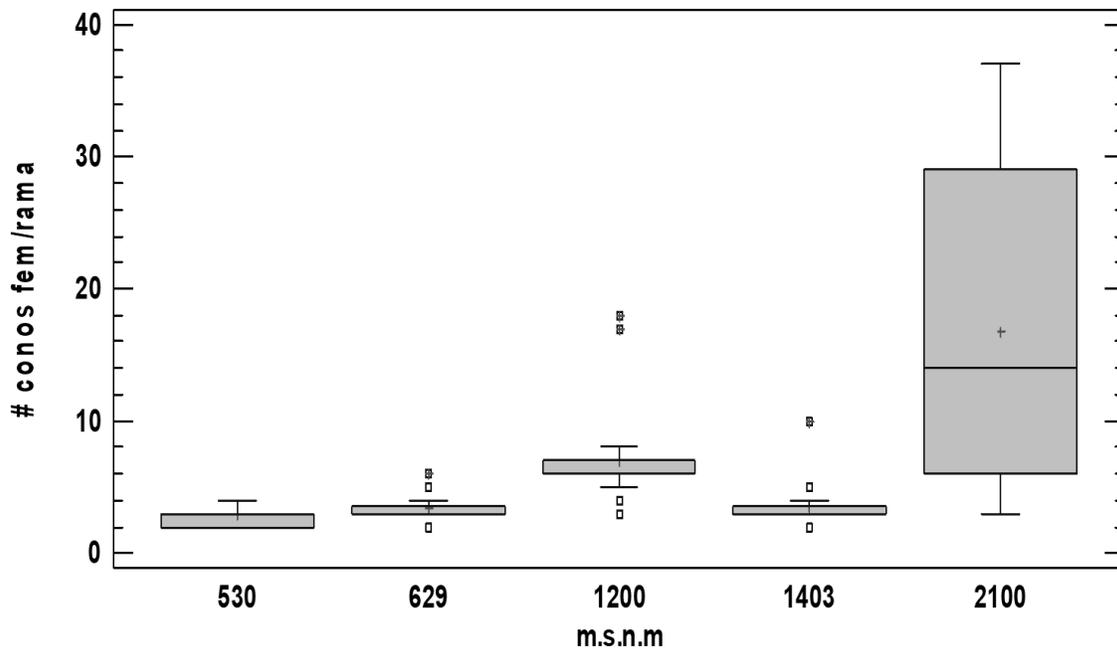


Figura 10. Análisis de Kruskal-Wallis para la variable “Número de conos sobre rama”. Ésta es la variable que presenta el mayor grado de variación entre las poblaciones de *T. huegelii*. $gl=4$, $F=2.15494 \cdot 10^{12}$, $P<0.05$.



Figura 11. Arreglo de los conos femeninos de *T. huegelii* por localidad: a) San Cristóbal de Las Casas b) Soyaló, c) Tzimol, d) Lagos De Colón, e) Chiapilla.

Entre poblaciones, se encontraron diferencias significativas para todas las variables reproductivas, donde los conos presentan una ligera tendencia al aumento de su tamaño con respecto a un mayor gradiente altitudinal (Figura 12), especialmente el largo del cono, la base, bráctea dos y bráctea cuatro (Figura 13).

La población de Soyaló (1200 msnm.) presenta los conos más grandes, aunque el resto de las poblaciones no parece presentar diferencias apreciables para el ancho del cono entre las cuatro poblaciones restantes no se aprecia una relación con el aumento del gradiente altitudinal.

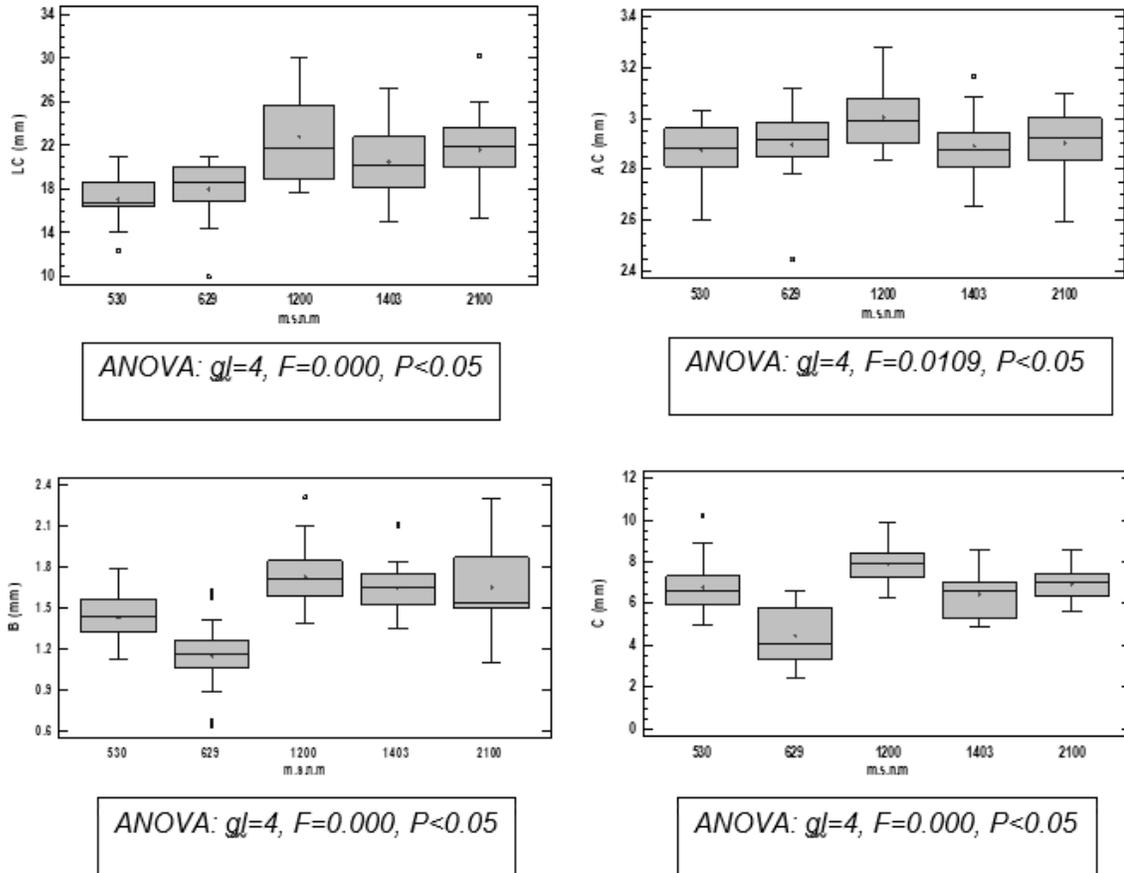


Figura 12. Box-plot de las variables representativas del tamaño de los conos femeninos en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. LC (largo del cono) AC (ancho del cono), B (base del cono), C (cúspide del cono).

Los conos pertenecientes a las poblaciones de Chiapilla y Lagos de Colón presentan las medidas más pequeñas (Cuadro 4), siendo estas dos poblaciones las localizadas a menor altitud (Figuras 12, 13 y 14), con una diferencia de 100 msnm. entre ellas.

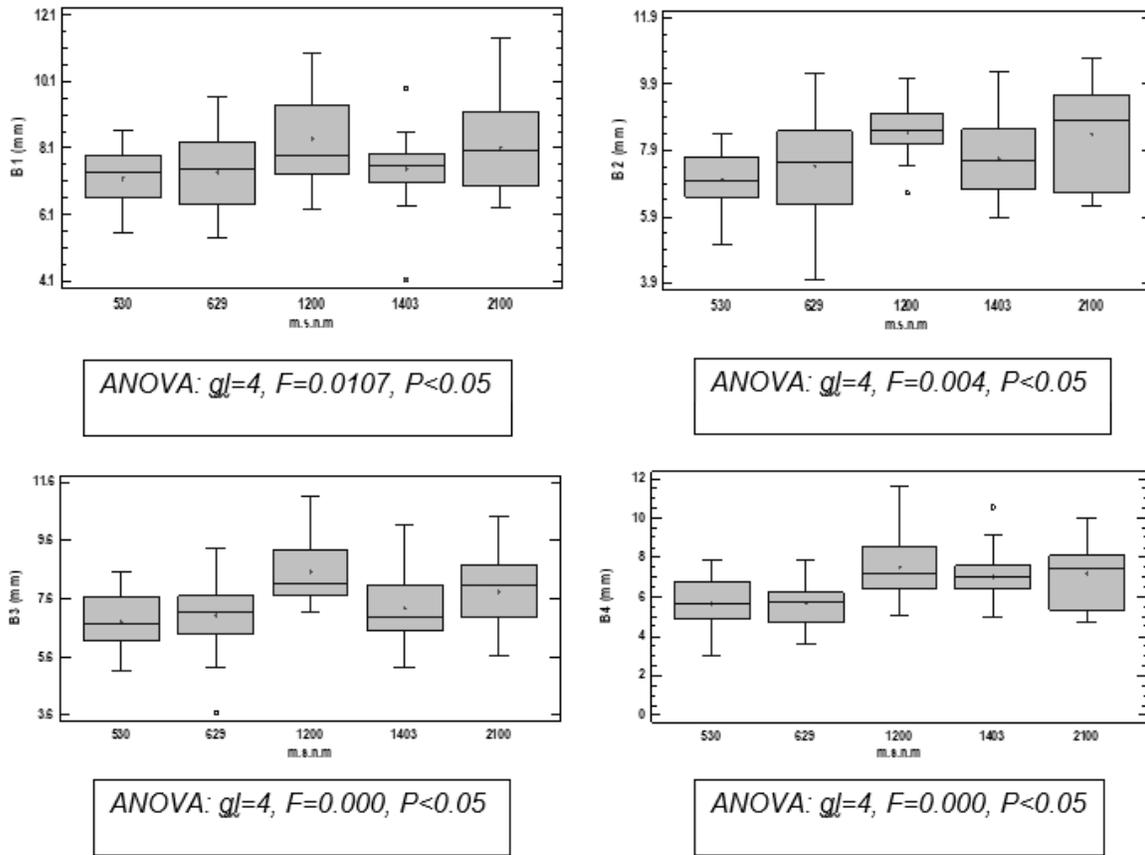


Figura 13. Box-plot de las brácteas representativas de los conos femeninos en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. B1 (bráctea 1), B2 (bráctea 2), B3 (bráctea 3), B4(bráctea 4).



Figura 14. Conos femeninos de *T. huegelii* por localidad: a) San Cristóbal de Las Casas, b) Soyaló, c) Tzimol, d) Lagos De Colón, e) Chiapilla.

En cuanto a las semillas, las variables analizadas no parecen obedecer al gradiente altitudinal (Figuras 15 y 16). El Largo de las semillas de los conos no presentan diferencias significativas entre las poblaciones de Lagos de Colón y Tzimol, siendo las de menor longitud semillas de Chiapilla y San Cristóbal de Las Casas, mientras que Soyaló nuevamente presenta la mayor longitud, aunque el ancho del cono no está correlacionado a las variables de las semillas.

El ancho de las semillas tampoco está correlacionado con el ancho del cono, presentando muy pocas diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones, siendo el ancho de la semilla de la bráctea 4 la única variable que no presenta diferencias significativas entre las poblaciones (Figuras 15 y 16).

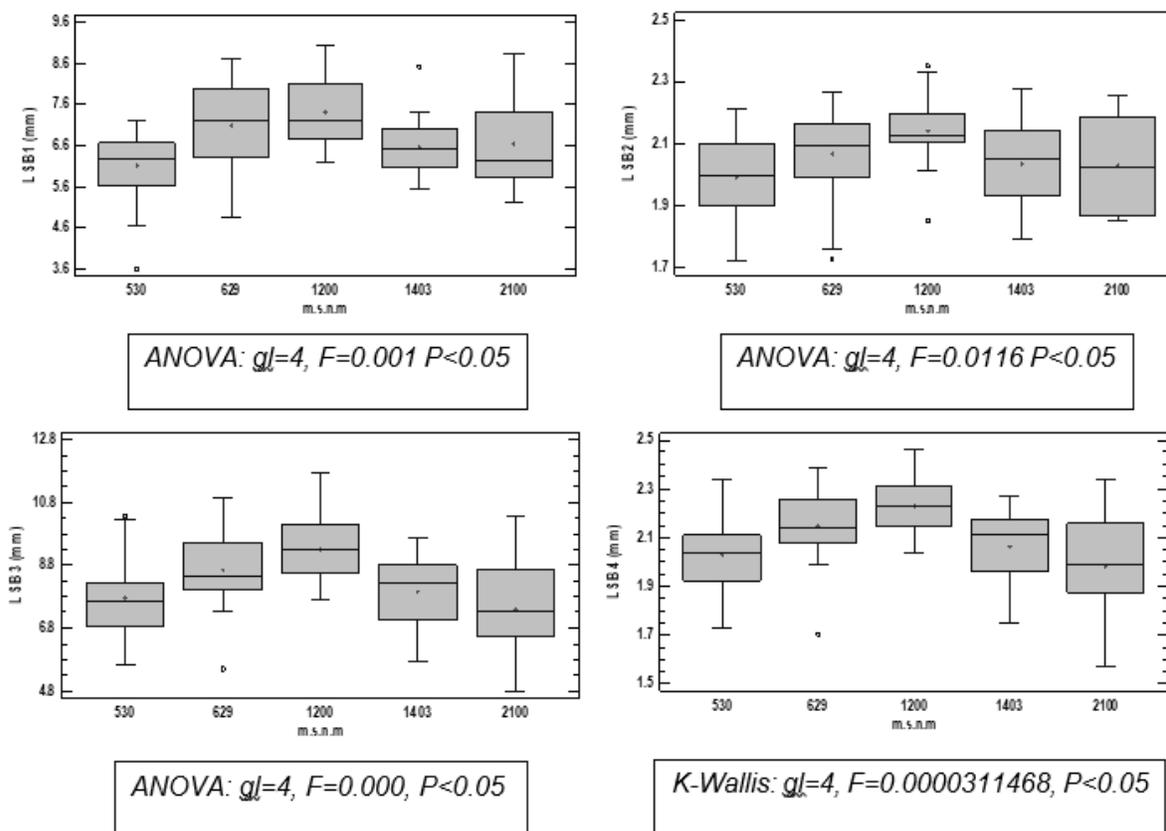


Figura 15. Box-plot del largo de semillas por bráctea de los conos femeninos en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. LSB1 (semilla 1), LSB2 (semilla 2), LSB3 (semilla 3), LSB4 (semilla 4).

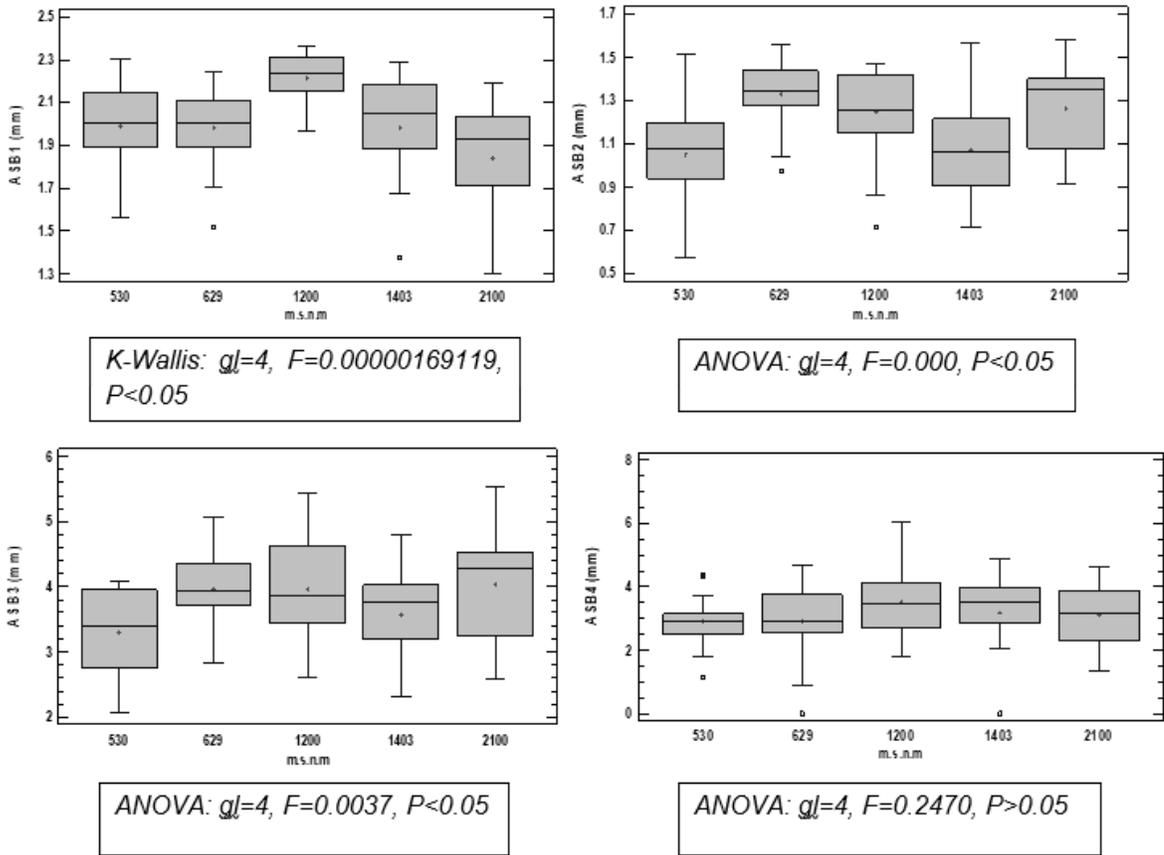


Figura 16. Box-plot del ancho de semillas por bráctea de los conos femeninos en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. ASB1 (semilla 1), ASB2 (semilla 2), ASB3 (semilla 3), ASB4 (semilla 4),

La mayoría de las variables vegetativas no presentaron variaciones significativas entre las poblaciones (Figuras 17, 18 y 19), a excepción del número de folíolos apicales, el largo del foliolo 1 apical y largo del foliolo 2 apical, con una ligera relación en la disminución del tamaño conforme aumenta la altitud, contrario a esto, el largo del peciolo apical parece ser mayor en la población de mayor altitud.

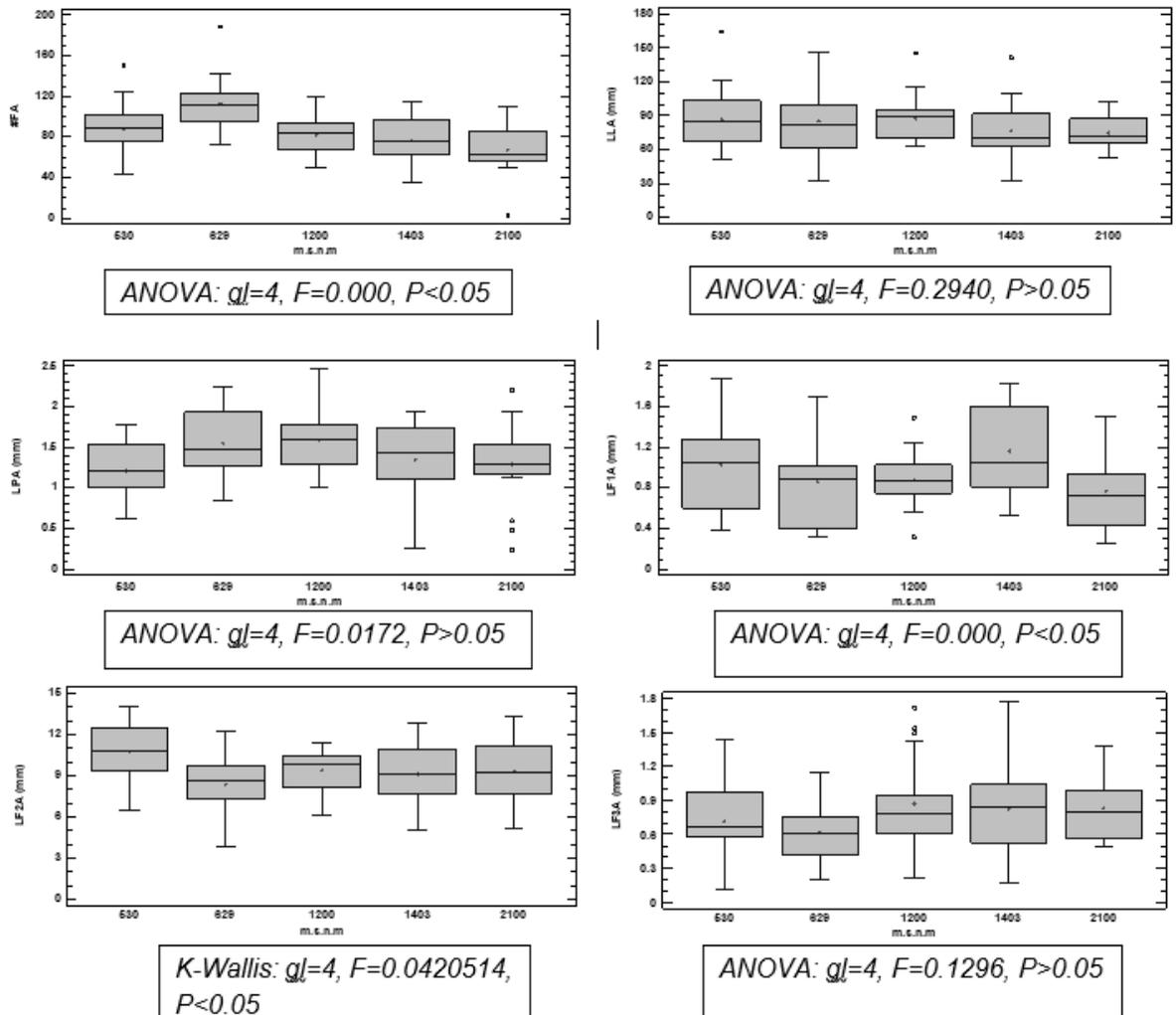


Figura 17. Box-plot, de las variables de estructuras vegetativas de la región apical en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. #FA (número de folíolos), LLA (largo del limbo), LPA (largo de peciolo), LF1A (foliolo 1), LF2A (foliolo 2), LF3A (foliolo 3).

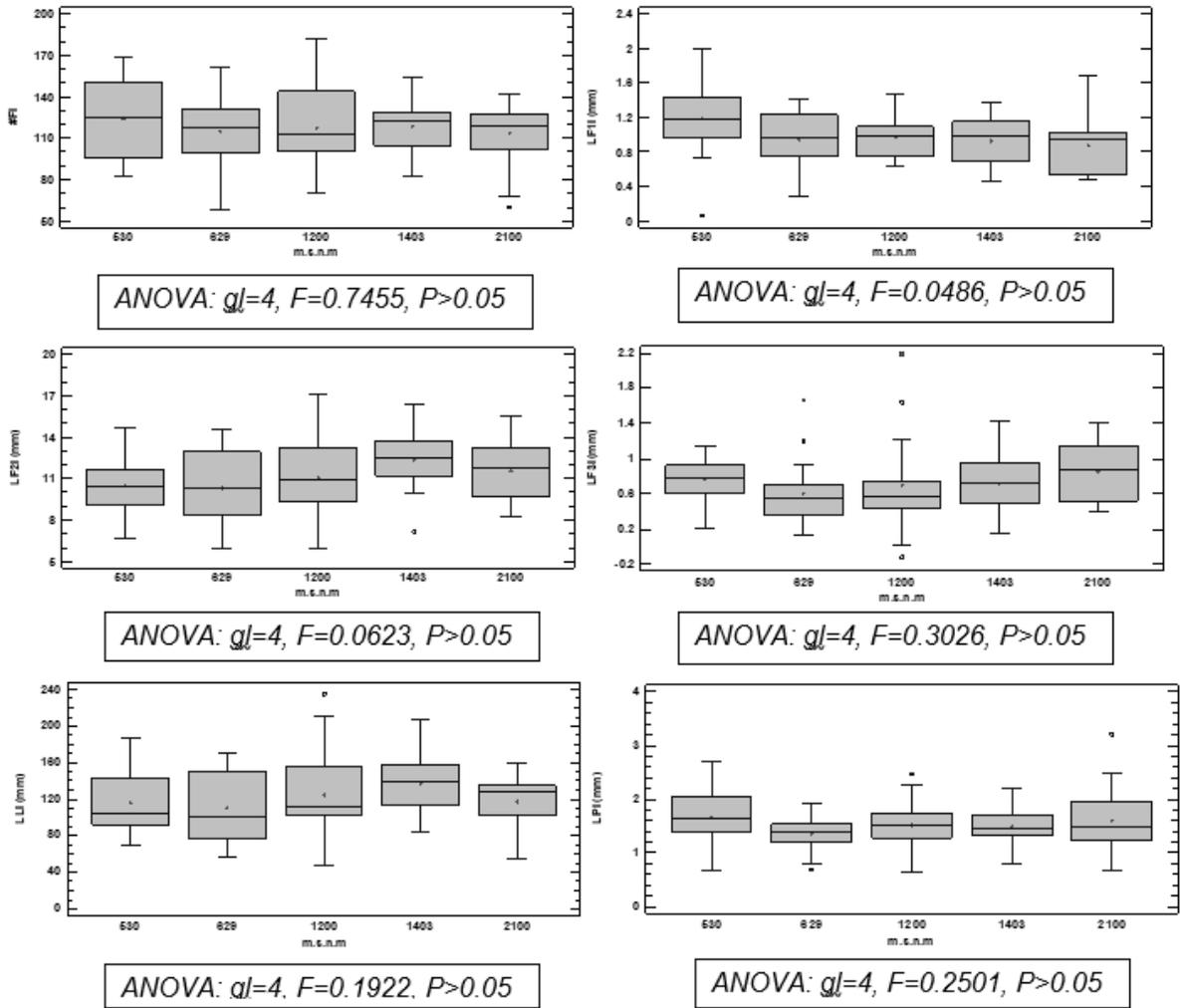


Figura 18. Box-plot, de las variables de estructuras vegetativas de la región intermedia en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. #FA (número de folíolos), LLA (largo del limbo), LPA (largo de peciolo) LF1A (foliolo 1), LF2A (foliolo 2), LF3A (foliolo 3).

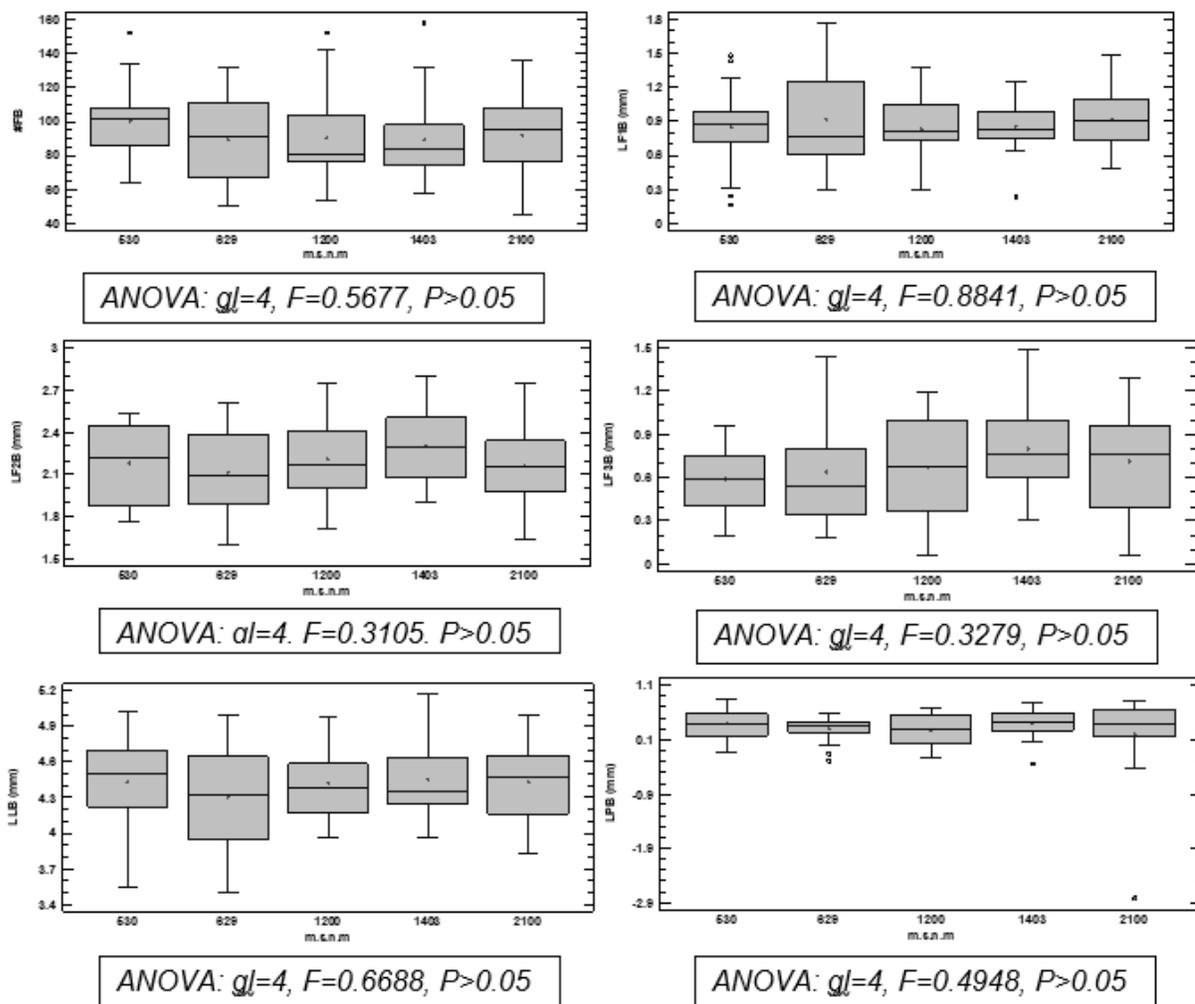


Figura 19. Box-plot, de las variables de estructuras vegetativas de la región basal en función del gradiente altitudinal. Se presenta el tipo de análisis estadístico aplicado y sus valores estimados. #FA (número de folíolos), LLA (largo del limbo), LPA (largo de peciolo) LF1A (foliolo 1), LF2A (foliolo 2), LF3A (foliolo 3).

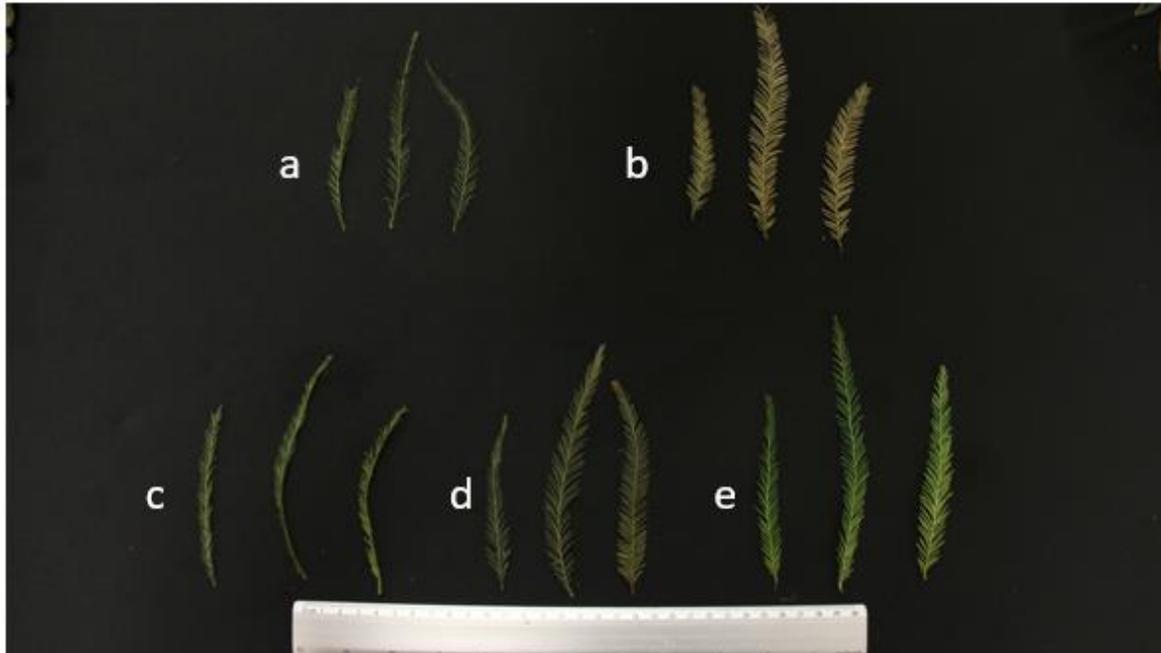


Figura 20. Hojas de las tres regiones analizadas (apical, intermedia y basal respectivamente) de *T. huegelii* por localidad: a) San Cristóbal de Las Casas, b) Soyaló, c) Tzimol, d) Lagos De Colón, e) Chiapilla.

Al no generar suficiente aportación sobre la variación entre las poblaciones y al estar altamente correlacionadas entre sí, las variables vegetativas fueron despreciadas para el análisis de discriminantes, en el cual, solo se consideraron las variables reproductivas, las cuales no están correlacionadas entre sí.

De esta forma, el análisis de discriminantes ha generado tres grupos, donde se anidan datos de Chiapilla, Tzimol y Soyaló en un primer grupo, en el segundo grupo se anidan datos de San Cristóbal de Las Casas y en un tercer grupo Lagos de Colón (Figura 21).

En promedio, los conos y semillas de Lagos de Colón son más pequeñas, en San Cristóbal de Las Casas más abundantes, pero para Soyalo más grandes, aunque parece no ser suficiente para ser separados morfológicamente de Chiapilla y Tzimol.

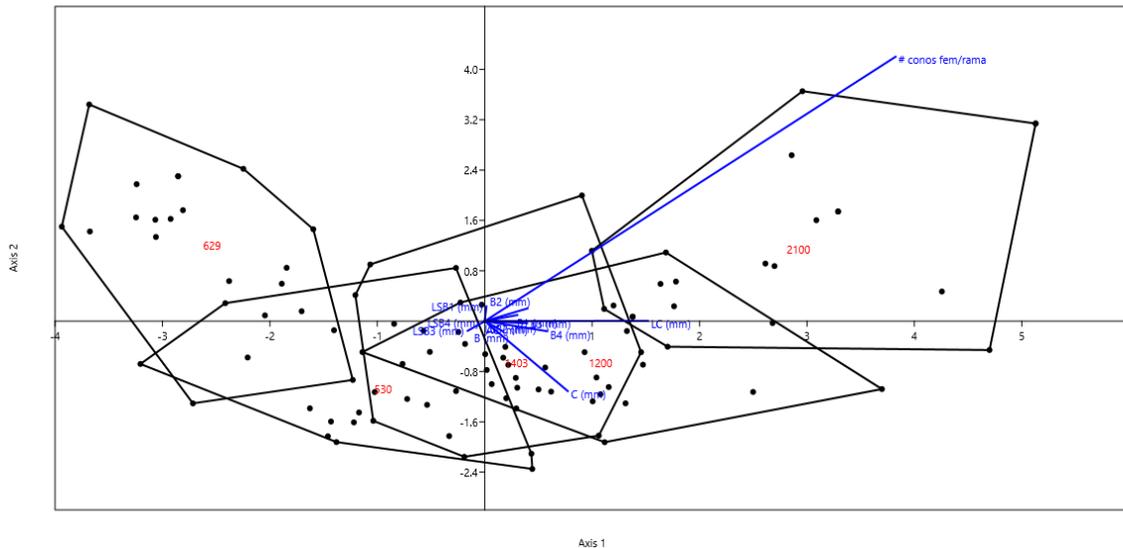


Figura 21. Análisis de funciones discriminantes, contempla únicamente a las variables no correlacionadas (la mayoría precedentes de estructuras reproductivas). Se observan tres grupos en función al gradiente altitudinal.

El análisis multivariante de los datos aplicado reveló, en primera instancia, valores significativos ($P < 0.01$) apoyado por el estadístico de prueba Lambda de Wilks (Cuadro 10) indicando las diferencias entre las medias de cada grupo. De particular interés son los coeficientes estandarizados que se presentan en el siguiente cuadro ya que estos suelen utilizarse como prueba preliminar para detectar si los grupos difieren en las variables de clasificación seleccionadas.

Cuadro 10. Coeficientes de la Función Discriminante para metros sobre el nivel del mar (msnm).

Wilks' Lambda: ,04752 approx. F (60,302) =

5,9675 p<0,0000

	Wilks'	Partial	F-	p-level	Toler.	1-Toler.
	Lambda	Lambda	(4.77)			(R-Sqr.)
No. de conos	0.083401	0.569830	1453.202	0.000000	0.826735	0.173265
Largo cono	0.064262	0.739549	677.937	0.000099	0.313297	0.686703
Ancho cono	0.056492	0.841269	363.210	0.009161	0.177982	0.822018
Base cono	0.058947	0.806228	462.662	0.002118	0.637966	0.362034
Cuspide	0.063439	0.749135	644.630	0.000158	0.738543	0.261457
Bractea 1	0.048848	0.972913	0.53593	0.709725	0.390409	0.609591
Bractea 2	0.051733	0.918651	170.464	0.157561	0.329131	0.670869
Bractea 3	0.049452	0.961028	0.78064	0.541184	0.394604	0.605396
Bractea 4	0.048950	0.970878	0.57742	0.679856	0.585812	0.414188
largo semilla 1	0.050524	0.940630	121.501	0.311357	0.337398	0.662602
largo semilla 2	0.048906	0.971760	0.55941	0.692785	0.318767	0.681233
largo semilla 3	0.049761	0.955063	0.90574	0.464949	0.015227	0.984773
largo semilla 4	0.049939	0.951647	0.97810	0.424546	0.014926	0.985074
ancho semilla						
1	0.052303	0.908647	193.535	0.112998	0.328040	0.671960
ancho semilla						
2	0.052620	0.903172	206.376	0.093721	0.676132	0.323868

Los coeficientes de las funciones usadas para discriminar entre los distintos niveles de msnm, se realizó por variables (Cuadro 11) y por grupos (Cuadro 12), con los cuales el estadístico valoró la contribución relativa de cada variable a cada función canónica.

Cuadro 11. Coeficiente de análisis canónico de las variables usadas para discriminar entre poblaciones.

	Root 1	Root 2	Root 3	Root 4
No de conos	-0.631735	-0.559050	0.00665	0.37942
largo cono	-0.882974	-0.247973	-0.36949	-0.74684
ancho cono	0.945905	0.084190	0.47585	0.65787
base cono	-0.307327	0.523535	0.07241	-0.55532
cúspide	-0.417743	0.458574	-0.08630	0.58224
bráctea 1	-0.175447	0.027103	0.31719	0.19464
bráctea 2	-0.397701	-0.396486	-0.29581	0.15559
bráctea 3	-0.281121	-0.108747	-0.17443	0.28080
bráctea 4	-0.151188	0.061431	0.17043	-0.27949
largo semilla 1	0.036224	-0.106464	-0.46693	-0.60648
largo semilla 2	-0.044510	-0.081213	0.43858	-0.25051
largo semilla 3	-0.724034	0.608848	-171.249	228.436
largo semilla 4	1.285698	-0.788052	116.738	-212.110
ancho semilla 1	0.228681	0.535269	-0.43891	0.21898
ancho semilla 2	0.286147	-0.264639	-0.29213	0.20534
Eigenval	3.595448	1.225,191	0.54341	0.33323
Cum.Prop	0.631081	0.846130	0.94151	100.000

Cuadro 12. Coeficiente de análisis canónico por grupos usadas para discriminar entre poblaciones.

Roots	Chi-Square Tests					
Removed						
	Eigen-	Canonical	Wilks'	X²	df	p-level
	value	R	Lambda			
0	3595.448	0.884530	0.047525	2589.532	60	0.000000
1	1225.191	0.742025	0.218397	1293.226	42	0.000000
2	0.543411	0.593367	0.485974	613.360	26	0.000111
3	0.333230	0.499942	0.750058	244.464	12	0.017675

En la gráfica de discriminantes (Figura 21) los grupos formados no se logran ver lo suficientemente separados, por ello se debe de recordar que es una representación bidimensional, para eso se recurrió al cálculo de distancias de Mahalanobis (Cuadro 13), con el que se pudo medir la distancia que existe entre el punto al centro de la colección de puntos respecto a todas las observaciones en el espacio de las variables dependientes.

Cuadro 13. Cálculo de distancias de Mahalanobis entre poblaciones para msnm. Arriba de cero son los valores de distancia cuadráticas de Mahalanobis, debajo de cero son los valores de F en todos los casos la $P < 0.0001$,

	CHIAPILLA	LAGOS	SAN CRISTOBAL	SOYALO	TZIMOL
CHIAPILLA	0.00000	10.17	21.65	7.74	4.76
LAGOS	5.59	0.00000	31.87	18.04	14.10
SAN CRISTOBAL	11.57	16.62	0.00000	11.36	13.05
SOYALO	4.47	10.15	6.21	0.00000	4.52
TZIMOL	2.54	7.35	6.62	2.47	0.00000

De igual forma, la aplicación del análisis de clasificación sugiere que el porcentaje de casos correctos es mayor al 80% para la mayoría de los casos (Cuadro 14).

Cuadro 14. Matriz de clasificación predicha, se muestra el porcentaje de casos correctos dentro del modelo predicho.

	%	CHIAPILLA	LAGOS	SAN CRISTOBAL	SOYALO	TZIMOL
	Correcto	p=0.20833	p=0.19792	p=0.18750	p=0.21875	p=0.18750
CHIAPILLA	85	17	2	0	0	1
LAGOS	89	1	17	0	0	1
SAN CRISTOBAL	89	0	0	16	2	0
SOYALO	81	2	0	0	17	2
TZIMOL	78	2	0	0	2	14
Total	84	22	19	16	21	18

La correlación entre la diferencia de las distancias de Mahalanobis respecto al gradiente altitudinal es positiva y posee ligera significancia con el modelo lineal (Figura 22), pero aplicando el modelo cuadrado doble, los valores obtienen mayor significancia con un valor de R más alto el cual es 16.7847% mayor que el modelo lineal anterior (Figura 23).

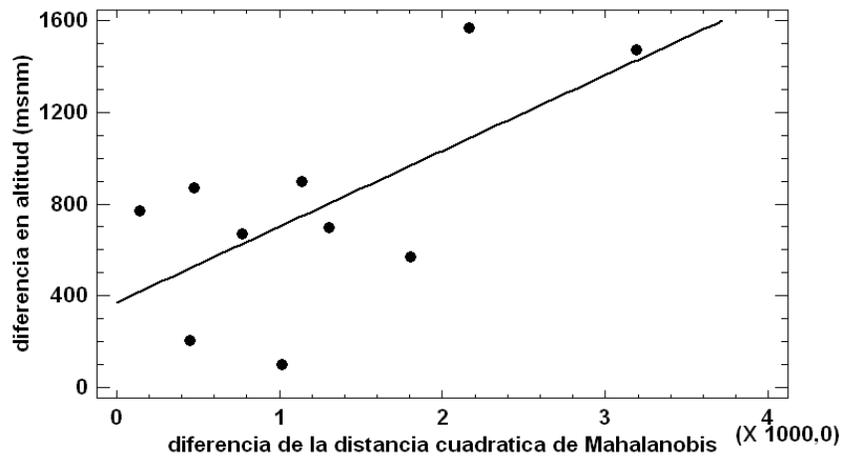


Figura 22. Correlación con modelo lineal entre las diferencias cuadráticas de Mahalanobis por poblaciones obtenidas del cuadro 15, en función a la diferencia de la altitud entre las poblaciones, $gl=1$, $F=0.0416$, $P<0.05$. Coeficiente de correlación= 0.65080, R-cuadrada = 42.3551 %, R-cuadrado ajustado para g.l.) =35.1495%.

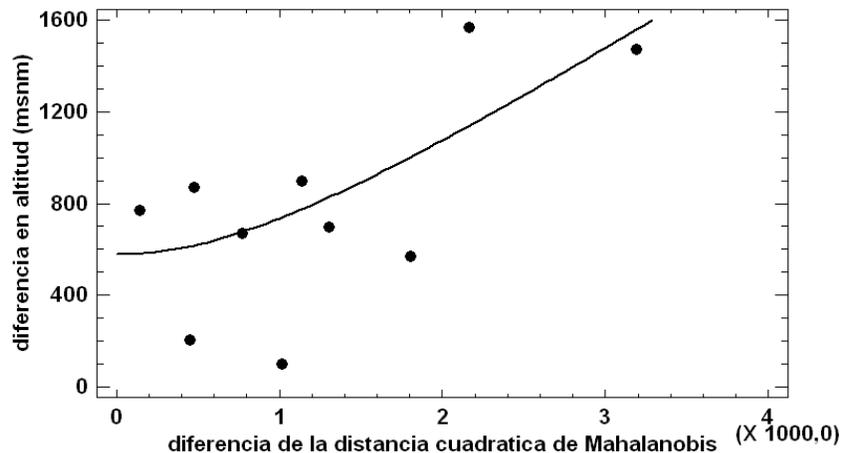


Figura 23. Correlación entre las diferencias cuadráticas de Mahalanobis por poblaciones obtenidas del cuadro 15, en función a la diferencia de la altitud entre las poblaciones con el modelo cuadrado doble. R-Cuadrada con 59,1397%. $gl=1$, $F=0.0093$, $P<0.05$, Coeficiente de Correlación= 0.769024, R-cuadrada= 59.1397%, R-cuadrado (ajustado para g.l.) = 54.0322%.

VIII. DISCUSIÓN

En general, el presente análisis morfológico como modelo de variación entre las poblaciones, demuestra que las variables reproductivas tienen mayor peso sobre las variables vegetativas, donde estas últimas ofrecen muy poca información sobre la variación de la forma de *T. huegelii*, a pesar de que este se encuentra en zonas con características ambientales diferentes.

Los resultados obtenidos demuestran un incremento de la producción de conos (Figuras 10 y 11) y un aumento en el tamaño de los conos conforme aumenta el gradiente altitudinal (Figuras 12 y 13), esto difiere con lo reportado por Saenz- Romero *et al.*, (2012), quienes trabajaron la variación morfológica de *Pinus devoniana*. Dichos autores encontraron valores poblacionales promedio respecto a la altitud, en general, una tendencia altitudinal, en la cual las poblaciones de localidades bajas tuvieron valores promedio más altos, que en las de zonas elevadas: conos, acículas y pedúnculos más grandes las semillas más grandes y anchas.

También difiere con lo reportado por Castellanos *et al.*, (2013), quienes determinaron que poblaciones de *Abies religiosa* presenta conos más cortos a mayor altitud que las poblaciones de menor altitud. Sáenz-Romero *et al.*, (2012) sugiere que éste último patrón es lo esperado, ya que usualmente los conos son más grandes a menor altitud.

Castellanos *et al.*, (2013) determinaron que el ancho de cono no presentó ningún patrón significativo de variación en relación con el gradiente altitudinal. Esto coincide con lo observado para *Taxodium huegelii*, sin embargo, los conos grades de Soyalo parecen un caso particular (Figura 12 y 14), poseen dimensiones más grandes, particularmente el ancho de los mismos, pero no corresponden a un patrón de gradiente altitudinal, esto podría ser consecuencia de otro factor ambiental.

Las poblaciones de Chiapilla y Lagos se encuentran en zonas donde la cobertura vegetal es representada por selvas secas, donde no se presentan heladas, a diferencia, en San Cristóbal de Las Casas y Soyalo registran bajas temperaturas

entre los meses de noviembre y enero; posiblemente, el aumento en el tamaño de los conos y la cantidad de conos producidos sean una respuesta a esa presión ambiental, pues Viveros *et al.*, (2013) plantea la hipótesis de que la presencia de conos más gruesos pudiera brindar una mayor protección de las semillas contra daño por heladas, ya que los conos cumplen funciones de protección a la semilla, esto coincide con el tamaño de los conos de Soyaló.

Autores como Vaughton y Ramsey (1997; 1998); Eriksson y Jakobsson (1999), mencionan que la importancia del esfuerzo reproductivo que cada planta efectúe puede tener también una gran influencia sobre el tamaño de la semilla. Posiblemente *Taxodium huegelii* no aumente el tamaño de las semillas en respuesta al gradiente altitudinal, pero aumenta la producción de conos por rama en las zonas con climas más fríos, lo que implica mayor producción de semillas y mayor inversión de energía. Esto podría ser la estrategia reproductiva de los taxodios para contrarrestar la pérdida de plántulas por heladas,

Gómez (2010) señala la eficiencia reproductiva de *Pinus leiophylla* está influenciada por el peso y número de semillas llenas por estróbilo, y es un indicador de la proporción de energía que un árbol dedica a la producción de semilla para la generación de nuevos individuos, más que a la biomasa del estróbilo.

Un factor de gran relevancia en la variación en el tamaño de la semilla es la variabilidad genética entre plantas. La variación genética entre individuos está directamente implicada en la evolución de este carácter y en muchas ocasiones subyace al resto de factores implicados (Stanton, 1984; Temme, 1986; Wolfe, 1995).

Lo observado indica que Las semillas de *Taxodium huegelii* más grandes corresponden a los grandes conos de Soyaló (Figuras 15 y 16, sin responder al gradiente altitudinal, es decir que los taxodios de Soyaló está invirtiendo suficiente energía para semillas y la protección de las mismas (conos), posiblemente consecuencia de la disponibilidad de recursos edáficos que no se encuentran disponibles en el resto de las poblaciones Planteado de esta forma, podría coincidir con lo mencionado con Granados (1991), quien sugiere que factores como humedad,

temperatura y pH influyen directamente en el grosor y ancho de las semillas. Bustamante *et al.*, (2010), también sugiere que la disponibilidad de recursos está relacionado con el éxito reproductivo (número de frutos y/o semillas) como un factor intrínseco común y que cuando los recursos son limitados, se presenta una reducción en la fecundidad, incluso cuando se lleva a cabo una adecuada polinización

De las variables vegetativas, se aprecia que el número de folíolos por hoja en la región apical (Figura 17) tiene una ligera asociación con el gradiente altitudinal, presentando la media más alta en las altitudes menores, decreciendo conforme aumenta la altitud, pero no se observa esto para el caso de las regiones intermedia y apical, las cuales no presentan diferencias significativas entre las poblaciones. Esto es un resultado no esperado, comúnmente, las hojas son más cortas a mayor altitud debido probablemente a que las temperaturas bajas inducen crecimiento menor de las acículas (Sáenz-Romero *et al.*, 2012a; Viveros-Viveros *et al.*, 2013)

Largo del peciolo apical, largo del foliolo 1 intermedio, largo del foliolo 1 y 2 apical (Figura 17) presentan diferencias poco significativas, el resto de variables vegetativas no presenta variación estadísticamente significativa, las cuales no aportan suficiente información sobre la variación de las formas vegetativas entre las poblaciones, no coincidiendo con Bermejo y Patiño (1981), quienes observaron en otras poblaciones de coníferas; por ejemplo, *Pinus oaxacana* (Mirov), de altitudes bajas (en Chiapas) presenta acículas de mayor tamaño que las especies de altitudes superiores.

McDonald *et al.*, (2003) menciona que se ha observado que el área, ancho y longitud de las hojas se incrementan significativamente con el aumento de la precipitación. Las precipitaciones no se considera una variable que afecte al desarrollo de estos árboles ya que se desarrollan sobre cuerpos de agua anuales siendo una fuente constante del recurso. Esta dependencia al agua de los taxodios se refleja en los datos obtenidos por Enríquez y Suzán (2011) quienes reportaron que no existe correlación entre los diámetros de los taxodios, alturas y las edades de los mismos, razón por la que no se contemplaron esas variables para determinar la variación entre las poblaciones, pero Rehfeldt (1991) menciona que las poblaciones de coníferas ubicadas a menor altitud sobre el nivel del mar, tienen un mayor potencial de

crecimiento por estar genéticamente condicionadas a aprovechar al máximo las condiciones favorables de temperatura. En contraste, los individuos de poblaciones de mayor altitud están condicionados a tener un menor crecimiento, con lo que logran evadir los daños por heladas tardías en la primavera y heladas tempranas en el otoño, lo cual se debería corroborar para esta especie.

La variación morfológica también puede indicar plasticidad fenotípica, como un mecanismo para la adaptación de los organismos ante la heterogeneidad del medio, que se expresa en caracteres relacionados directamente con la adecuación y la evolución bajo condiciones ambientales particulares (Franiel y Wieski 2005, Chevin *et al.*, 2010). Aunque González-Rodríguez y Oyama (2005), (quienes trabajaron con el género *Quercus*) señalan que aún se desconocen los factores y procesos que originan la variación morfológica observable a diferentes niveles (entre especies, entre poblaciones, entre individuos incluso dentro del mismo individuo), sugieren que esto puede ser el resultado de la plasticidad fenotípica, flujo de genes, hibridación y selección natural.

Görür (2001) menciona que la plasticidad dentro de un género (*sensu lato*), juega un papel importante en la especiación y evolución de las poblaciones, actuando como un factor de diversidad y diferenciación fenotípica, que contribuye al origen de nuevas características.

Algunos trabajos que han explorado la variación morfológica foliar en relación a la variación genética de los individuos, han encontrado que la mayor proporción de la variación genética se encuentra dentro de las poblaciones y que existe una baja diferenciación genética entre las poblaciones. Aun así, se ha detectado una correspondencia entre ciertos patrones geográficos y las subdivisiones genéticas de poblaciones (González-Rodríguez y Oyama, 2005).

La correlación de la diferencia obtenida entre las distancias cuadráticas de Mahalanobis y el gradiente altitudinal (con un modelo lineal) evidencia la disimilaridad entre los conglomerados formados en el análisis de discriminantes (Figura 21). Esta correlación (Figura 22) no es fuerte, sin embargo, esto cambia cuando se ajusta al

modelo cuadrado doble (Figura 23), los puntos se acercan a la curva de la manera esperada ya que la variación entre poblaciones es mínima o no significativa en las altitudes menores, en contraste a la fuerte variación intrapoblacional que sucede en las altitudes mayores.

Denny (2007) y Adams *et al.*, (2012) utilizaron material vegetal de *Taxodium huegelii* (*T. mucronatum*) recolectado en Durango, Coahuila, Texas y ciudad de México, poblaciones localizadas al norte del país que podrían estar hibridando con *Taxodium distichum*, lo cual debe estar influyendo en sus resultados, por lo que se sugiere que el debate del número de especies del género, debe ser tratado en un estudio más robusto, basado en la morfología y anatomía de las especies en cuestión y que la genética sea una herramienta complementaria, que contemple a las poblaciones más lejanas, de Chiapas y Guatemala.

IX. CONCLUSIONES

Taxodium huegelii no presenta variación morfológica en la mayoría de sus partes vegetativas, incluso cuando las poblaciones estudiadas se encuentran distanciadas fisiográficamente con un gradiente altitudinal diferente, posiblemente la causa de esa poca variación en las hojas este dada por la disponibilidad constante del recurso hídrico.

El rango del gradiente altitudinal de las poblaciones refleja la capacidad de esta especie para asentarse en distintos climas, resistiendo las altas temperaturas de la depresión central, así como las heladas de la zona altos de Chiapas.

La variación en el tamaño de las semillas y el ancho de los conos no responde al gradiente altitudinal, posiblemente esto se explique mejor por la disponibilidad de nutrientes en la zona de estudio. En cambio, la variación encontrada en la producción de conos es la más representativa entre las variables, respondiendo a un gradiente

altitudinal, posiblemente como parte de un proceso de adaptación que involucra a las estrategias reproductivas de la especie.

X. RECOMENDACIONES

- Se debe nombrar a la especie como *Taxodium huegelii* y manejar como sinónimo de esta a *Taxodium mucronatum*, al menos hasta que se compruebe lo contrario.
- Se debe continuar este trabajo de investigación a una escala mayor, en la que se contemplen poblaciones representativas en Estados del centro y norte de México, para determinar si este patrón de variación de los conos femeninos se repite a lo largo del país, ya que sus poblaciones naturales se encuentran ampliamente separadas y en regiones biogeográficas diferentes, agregando los diámetros y alturas como variables morfológicas.
- De igual manera, se debe continuar este trabajo de investigación, respaldándolo con bases moleculares que nos permitan determinar si las poblaciones estudiadas presentan la variación encontrada por causas de adaptación, o si son resultado de un proceso diferente, sea hibridación, plasticidad o una variedad de la especie.

XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES

Adams, D.C., Rohlf, F.J., Slice, D.E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71(1): 5-16

Adams, D.C., Rohlf, J.F., Slice, D.E. 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st

Adams, R. Arnold, M. King, A. Denny, G. Creech, D. 2012. *Taxodium* (Cupressaceae): one, two or three species? evidence from dna sequences and terpenoids. *Phytologia* (August 2012) 94(2)

- Aguilera R., M. 2001. *Taxodium mucronatum* Ten. Archivo Personal. SIREPaquetes Tecnológicos. Consultada en: 2010-4-19.
- Alba-landa, J. Mendizábal-Hernández, I. Rebolledo-Camacho, V. y Paricioenteria, A. 1997. Variación morfométrica en conos y semillas de *Pinus patula* en Huayacocotla, Veracruz. Nota Técnica No. 38. Centro de Genética Forestal. Universidad Veracruzana, México 4 p. *American Journal of Botany* 71: 1090-1098
- Aravena, T. P.; Suazo, G. I.; Cantín, L. M; Troncoso, P. J. y Coronado, G. C. 2008 Biomethrics study of the upper and lower labial artery in human cadavers. *Int. J. Morphol.*, 26(3):573-6,
- Barioglio C. 2006. Diccionario de las ciencias agropecuarias. Editorial Brujas. 1ra. Edición: 176.
- Bermejo V., B. y Patiño V. 1981. Estudio de variación de las características morfológicas de *Pinus pseudostrobus* Lindl. y *Pinus pseudostrobus* var. *oaxacana* Martínez en Chiapas. *Revista Chapingo* (29-30):3-8.
- Bermejo, V.B. 1980. Estudio de variación de características morfológicas de *P. pseudostrobus* Lindl. y *P. pseudostrobus* var. *oaxacana* Mtz. En Chiapas. Tesis Profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México: 104.
- Bermejo, V.B. 1986. Variación natural en hojas, conos, semillas, plántulas y de la madera en seis poblaciones de *P. pseudostrobus* Lindl. de la región central de México. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México:179.
- Brongniart, A. 1833 Note sur quelques conifers de la tribu des cupressine´es. *Ann Sci Nat* 30:176–191.
- Brown, C. A., Montz, G. N. 1986. Baldcypress: the tree unique, the wood eternal. Claitor´s Publishing Division, Baton Rouge, LA. USA:139.

- Bustamante, E., Casas, A. y Búrquez, A. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): Effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany* 97(12): 2020-2030. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1000071>
- Campbell, N. y Reece, J. 2007. *Biología*. 7ma edición. Editorial medica panamericana S.A. Madrid. España. ISBN. 978-84-7903-998-1: 576.
- Carranza, E. 1992. Flora del bajío y de regiones adyacentes. *Taxodiaceae*. Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán y Centro de Investigación y Desarrollo del Estado de Michoacán, Morelia, Michoacán.
- Castillo, G. y Martínez, I. 2007. *Manil de fisioterapia*. Editorial Elsevier Masson. Barcelona España. ISBN. 978-84-458-1797-1: 20
- Chevin LM, R Lande, GM Mace. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biology* 8(4): 1-8.
- Christenhusz M. J. M., Reveal J. L., Farjon A., Gardner M. F., Mill R. R., Chase M.W. 2011 A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa*. Article. ISSN 1179-3155. (print edition): 55-70.
- Constante G., V., J. Villanueva D., J. Cerano P., y A. Estrada J. 2010. Parámetros para definir el potencial dendrocronológico. Folleto Técnico Núm. 19. ISBN: 978-607-425-475-4. INIFAP CENID-RASPA. Gómez Palacio, Durango. México: 40.
- Contreras-Medina, R., y Luna-Vega I. (2007). Species richness, endemism and conservation of Mexican gymnosperms. *Biodiverse. Conserve*. 16:1803–1821.
- Croom, H. 1837. *A catalogue of the plants native or naturalized in the vicinity of New Bern, North Carolina*, 2nd edn. Scott and Co, New York.
- Dallimore, W. and A. B. Jackson. 1966. *Handbook of Coniferae and Ginkgoaceae*, 4th ed., Arnold Press, London.

- Dallimore, W. y Jackson A. B. 1961. A handbook of *Coniferae* including *Ginkgoaceae*. Edward Arnold. London.
- Donahue, J.K. y López U.J. 1993. Geographic variation in leaf, cone and seed morphology of *Pinus greggii* in native forests. *Forest Ecology and Management*. (82): 145-157.
- Duarte, A. T.; Barbosa, Jr. A. A. y Arruda, S. 2005. Morphometric analysis of granulomas induced by *Mycobacterium bovis* suggests an influence of IFN-Gamma on the generation and modulation upon granulomatous inflammatory response in the different tissues. *Int. J. Morphol.*, 23(4): 317-22,
- Dujardin, JP. 2008. Morphometrics applied to medical entomology. *Infection, Genetics and Evolution*. 8:875-890.
- Durazo, J., y R. N. Farvolden. 1989. The groundwater regime of the Valley of Mexico from historic evidence and field observations. *J. Hydrol.* 112: 171-190.
- Eckenwalder, J.E., 2009. *Conifers of the World*. Portland, Timber Press. 720 pp.
- Enríquez- Peña G. y Suzán-Aspiri H. 2011 Estructura poblacional de *T. mucronatum* en condiciones contrastantes de perturbación en el estado de Querétaro, México. *Revista mexicana de biodiversidad*. 82(1):153-167.
- Eriksson, O. y Jakobsson, A. 1999. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology* 13: 411-423.
- Farjon, A. 2001. *World checklist and bibliography of conifers*, 2nd edn. The Royal Botanic Garden, Kew.
- Farjon, A. 2005. *A monograph of Cupressaceae and Sciadopitys*. Royal botanic Gardens, Kew. First published. Printed in Gran Britain by Cambridge printing. ISBN: 1 8424 6 068 4: 123.
- Farjon, A. 2008, *A Natural History of Conifers*: Portland, Timber Press, 304 pp.

- Farjon, A. 2010. A handbook of the world's conifers. Brill, Leiden. 1111 p.
- Franiel, I. y Wieski K. 2005. Leaf features of silver birch (*Betula pendula* Roth). Variability within and between two populations (uncontaminated vs Pb-contaminated and Zn-contaminated site). *Trees* 19: 81-88.
- Furman, B. J., D. Grattapaglia, W. S. Dvorak y D. M. O'Malley. 1997. Analysis of genetic relationship of Central American and Mexican pines using RAPD markers that distinguish species. *Molecular Ecology* 6: 321-331.
- Gernandt, D. S y Liston A. 1999. Internal transcribed spacer region evolution in *Larix* and *Pseudotsuga* (*Pinaceae*). *Amer. J. Bot.* 86(5): 711-723.
- Gernandt, D. S. y Pérez- de la Rosa J. A. (2014) Biodiversidad de *Pinophyta* (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Supl. 85: S126-S133, 2014. PDF.
- González G. 2004. Guía de árboles y arbustos de la península Ibérica y Baleares (especies silvestres y cultivadas más comunes). 2da edición. Editorial Mundi prensa. Madrid. España. ISBN: -84-84-76-210-6: 95.
- Gonzales M. S. 2008. Sistemática del complejo *Cupressus lusitanica*-*lindleyi*-*bentharii* (*Cupressaceae*) Repositorio digital. Instituto Politécnico Nacional.
- González-Rodríguez, A. y Oyama K. 2005. Leaf morphometric variation in *Quercus affinis* and *Quercus laurina* (*Fagaceae*), two hybridizing Mexican red oaks. *Botanical Journal of the Linnean society*, **147**: 427-435.
- Grosse-Veldmann, B., Abrahamczyk, Mutke, S. J. Barthlott, W. y Weigend, M. 2016. *Rhipsalis* (*Cactaceae*): loss and gain of floral rewards is mirrored in range sizes and distribution patterns of species. *Botanical Journal of the Linnean Society* 180(4): 491-503.

- Granados, D. 1991. Ecología y dispersión de las plantas. Universidad autónoma de Chapingo. División de ciencias forestales. Serie de apoyo académico. 45:114.
- Grubb, P. 1977. "The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration Niche". *Biological Review*, 52: 107-145.
- Guarnaschelli, A. y Garau, M. 2009. Árboles. Jardinería práctica. 1ra edición. Editorial Albatros. Buenos Aires Argentina.
- iBiología. s.d. Plantas de la Nueva España. Historia de las plantas. Archivo PDF.
- INAFED. 2014. Enciclopedia de los Municipios de México Estado de Chiapas. Mexico: Gobierno del Estado de Chiapas. Consultado el Ene 12, 2014.
- INEGI. 2008. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Soyaló, Chiapas. Clave geoestadística 07085. PDF. Contenidos, datos geográficos.
- IPCR. 2016. Perfil sociodemográfico La Trinitaria Chiapas. Datos históricos. Instituto de población y ciudades rurales. Gobierno del Estado de Chiapas. PDF.
- Jaramillo, N. 2014. Morfometría geométrica, principios teóricos y métodos de empleo. Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. Publicado el 28 de mayo de 2014.
- Klimko, M. Boratynska, K. Boratynsky, A. Marcysiak, K. 2004. Morphological variation of *Juniperus oxicedrus* subsp. *Macrocarpa* (Cupressaceae) in three Italian localities. *Acta societatis botanicorum poloniae*. Vol. 73, No. 2: 113-119. 2004: 104.
- Klimko, M. Boratynska K. Montserrat, J. M. Didukh, Y. Romo, D. Gómez, D. Kluza-Wieloch M. Marcysiak K. Boratinsky A. 2007. Morphological variation of *Juniperus oxycedrus* subsp. *oxycedrus* (Cupressaceae) in the Mediterranean region. *Science Direc. Editorial ELSEIVER. Flora* 202 (2007) 133–147

- Lawrence, G. H. M. 1951. Taxonomy of vascular plants. Macmillan Company , New York.
- Morgenthal, J. 1964. Die Nadelgehölze. G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- Linnei, C. 1742. Genera plantarum, caracteres naturales. Editio fecunda y emendata. Medic botanic in dead. Uplanief. Reg. Ord.
- Liston, A., W. A. Robinson, D. Piñero, y E. R. Álvarez-Buylla. 1999. Phylogenetics of *Pinus (Pinaceae)* based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences. Mol. Phyl. Evol. 11: 95-109
- Little, E. L. Jr. 1971. Atlas of the United States trees, Volume 1, conifers and important hardwoods. Miscellaneous publications 1146, Washington, DC., USA. 200 maps
- Mao, K. Richard I. Milnea. Libing. Zhang. Yanling. Penga. Jianquan. Liua. Philip. Thomasc. Robert, R. Millc. y Susanne S. 2011. Distribution of living Cupressaceae reflects the breakup of Pangea. PNAS. vol. 109. no. 20. 7793–7798
- Martínez, B. 1999. El Ahuehuete. CONABIO. Biodiversitas, 25: 12-14. Archivo PDF.
- Martínez, L. 2009. Árboles y áreas verdes urbanas de la Ciudad de México y su zona metropolitana. Fundación Xochitla. 1-5.
- Martínez, M. 1963. Las pinaceas mexicanas, Universidad Autónoma de México. México, D.F. México. 345 p.
- Matamala, F.; Fuentes, R. y Ceballos, M. 2006. Morfología y morfometría del disco de la articulación témporomandibular en fetos y adultos humanos. Int. J. Morphol., 24(2):245-50.
- Medina L., Rosalinda; Dávila A., P. 1997. Flora del Valle de Tehuacán- Cuicatlán. Fascículo 12. *Gymnospermae* LINDL. Departamento de Botánica. Instituto de Biotecnología. Universidad Autónoma de México. México, D. F. 29 p.

- Möller M. Gao L. Mill R. L. Li De-Zu. Hollingsworth M. L. Giby M. 2007. Morphometric analysis of the *Taxus wallichiana* complex (*Taxaceae*) based on herbarium material. *Botanical Journal of the Linnean Society*, Volume 155, Issue 3, 1 November 2007, Pages 307–335,
- Mora P. C. 2012. Manejo *in vitro* y caracterización molecular de Ahuehuete (*Taxodium mucronatum*. Ten.). Tesis para obtener el grado de maestro en ciencias de horticultura. Universidad Autónoma de Chiapingo. Chiapingo, México.
- Moritz, C. y D. M. Hillis. 1996. Molecular systematics: context and controversies. In: Hillis, D. M., C. Moritz y B. K. Mable (eds.). *Molecular systematics*. 2a ed. Sinauer Associates Inc. Massachussets. pp: 1-12.
- Municipios. 2019. Información sobre Tzimol. Todos los municipios de México. consultada el 15- 05 2019.
- Nienstaedt, H. y Snyder, E. B. 1974. Principles of genetic improvement of seed. En: *Seeds of Woody plants in the United States* (C. S. Shchompeyer ED) Handbool no. 450 Washington D.C. USA.
- Nieto Ma. L. Méndizabal- Hernández L. C. Ramírez-García E. O. 2002. Variación en conos de *pseudotsuga macrolepis flous* de tres sitios del estado de tlaxcala, México. *Foresta Veracruzana*, vol. 4, núm. 1, 2002, pp. 21-24 Recursos Genéticos Forestales Xalapa, México. REDYLAC PDF.
- Nuttall T. 1818. *The genera of North American plants, and catalogue of the species, to the year 1817*, vol 2. D. Heartt, Philadelphia.
- Ohsawa, T., y Y. Ide. 2007. Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients in mountains. *Global Ecol. and Biogeography* 17: 153–162.
- Pilger R. 1926. *Coniferae*. Engler A (ed) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 2ª ed., Bd. 13. Dunker y Humblot, Berlín: 121–403.

- Pitterman J. Stuart S. Dawson T. Moreau A. 2012. Cenozoic climate change shaped the evolutionary ecophysiology of the Cupressaceae conifers. PNAS. vol. 109 no. 24: 9647–9652.
- Plancarte, B.A. 1990. Variación en longitud de conos y peso de semillas en *Pinus greggii* Engelm. de tres procedencias de Hidalgo y Querétaro. Centro de Genética Forestal. Nota técnica No. 4 Chapingo, México: 6.
- Queiroz, J. Quirino e I. C. Machado. 2015. Floral traits driving reproductive isolation of two co-flowering taxa share vertebrate pollinators. AoB Plants 7: 1-13. DOI: [https:// doi.org/10.1093/aobpla/plv127](https://doi.org/10.1093/aobpla/plv127)
- Rehder, A. 1940. Manual of cultivated trees and shrubs, 2nd ed., Macmillan, New York.
- Rehfeldt, G. E. 1991. A model of genetic variation for *Pinus ponderosa* in the Inland Northwest (USA): Applications in gene resource management. *Canadian Journal of Forest Research*, 21, 1491-1500. doi/10.1139/x91-209
- Reyes V. Vargas J. J. López J. y Vaquera H. 2005 Variación anatómica y morfológica en poblaciones mexicanas de *Pseudotsuga* (*Pinaceae*). *Acta botánica mexicana* 70: 47-67
- Richard L. C. 1810. *Cupressus L. disticha One Specie Linnaeus (1753). Taxodium* The Interim Register of Marine and Nonmarine Genera.
- Riksson, O. y Jakobsson, A. 1999. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology* 13: 411-423
- Rivas, M. y Moreno, F. 2005. Un árbol mágico en Valle de Bravo. *Arborea*: 7-12.
- Romero, M.R. 1995. Variación morfológica en conos y semillas en poblaciones naturales de *Pinus durangensis*. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Chapingo. México: 94
- Rzedowski J. 1978. La vegetación de México. Primera edición, Edición digital. Editorial Limusa, S. A. CONABIO. 504 pp.

- Sáenz-Romero C., Aguilar-Aguilar S., Silva-Farías M. A., Madrigal-Sánchez X., Lara-Cabrera S., y López-Upton J. 2012. Altitudinal morphological variation among *Pinus devoniana* Lindl. (*P. michoacana* Martínez) populations and putative variety *cornuta* in central-west México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(13):17-28.
- Sánchez, D. Y. Farrera, O. Gordillo, M. O. Beutelspacher, C. R. 2018. Inventario florístico de la subcuenca del río Sabinal, Chiapas, México. *LACANDONIA, Revista de ciencias de la UNICACH*. Año 12, vol. 12, núm. 1: 33-60, enero de 2018 33: 32.
- Santos-Fonseca, R. Funch y E. L. Borba. 2008. Reproductive phenology of *Melocactus* (*Cactaceae*) species from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 31(2): 237-244.
- SILVA F.R. 1990. Análisis multivariado de caracteres morfológicos de *Pinus oocarpa* var. *Ochoterena* Marta. y *Pinus tecunumanii* (Schwer.) Eg. y Perry. Tesis Profesional. Universidad Autónoma. Chapingo. Chapingo, México: 49.
- Skyscrapercity.com. 2012. Distribución natural de las dos especies hermanas de *Cipreses genero (Taxodium)*. November 5th, 2012, 08:45
- Slice, D. E. 2005. Modern Morphometrics. In: Slice DE. (ed.), *Modern morphometrics in physical anthropology*, Kluwer academic publishers, New York: 1-45.
- Slice, D. E. 2007. Geometric morphometrics. *Annual review anthropology*. 36:261-81.
- Solbrig, O. T. 1970. *Principles and methods of plant systematics*. The McMillan Company, London.
- Sorensen, JT., Footit R. 1992. *Ordination in the study of Morphology, Evolution and Systematics of insects: Applications and quantitative genetics rationales*. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam.

- Stanton, M.L. 1984. Development and genetic sources of seedweight variation in *Raphanus raphanistrum* L. (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 71: 1090-1098
- Suazo, G. I. C.; Morales, H. C. A.; Cantín, L. C. M. G. y Matamala, Z. D. A. 2007. Aspectos biométricos del canal mandibular. *Int. J. Morphol.*, 25(4):811-6,
- Takana A. Ohtani M. Suyama Y. Inomata N. Tsumura Y. Middleton B. Tachida H. Kusomi J. (2012) Population genetic structure of a widespread coniferous tree, *Taxodium distichum* [L.] Rich. (Cupressaceae), *Tree Genetics y Genomes* 2012. Springer. 8:1135–1147
- Tatlisumak, E.; Ovali, G. Y.; Asirdizer, M.; Aslan, A.; Ozyurt, B.; Bayindir, P. y Tarhan, S. CT. 2008. study on morphometry of frontal sinus. *Clin. Anat.*, 21(4):287-93,
- Teixeira, V. Verola, I. Ribeiro da Costa, D. C. Zappi, G. M. da Costa, S. Ribeiro Silva, M. de Carvalho Costa y L. Y. S. Aona. 2018. Investigating the floral and reproductive biology of the endangered microendemic cactus *Uebelmannia buiningii* Donald (Mina Gerais, Brazil). *Folia Geobotanica* 53(2): 227-239. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12224-018-9315-6>
- Téllez, O. 1989. El ahuehuete. *Ciencias Revista de difusión* 20.
- Temme, D.H. 1986. Seed size variability: a consequence of variable genetic quality among offspring? *Evolution* 40: 414-417.
- The Plant List*. 2010. Version 1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January).
- Tiwari S. Yadaw D. Kumar P. Chauhan D. 2012. Comparative palynology and wood anatomy of *Taxodium distichum* (L.) Rico. and *Taxodium mucronatum* Ten. *Plant syst Evo.* 298: 723–730.
- Toro, I. M. V.; Manriquez, S. G. Y Suazo, G. I. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología

- cuantitativa. Int. J. Morphol., 28(4):977-990, 2010. Universidad Stephen F. Austin:68.
- UICN 2019. La Lista Roja de especies amenazadas de la UICN. Versión 2019-3 . <http://www.iucnredlist.org>. Descargado el 10 de diciembre de 2019
- Vargas M. F. 1997. Compendio de árboles históricos y notables de México. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAT. México, D.F, México.
- Vaughton, G. y Ramsey, M. 1997. Seed mass variation in the shrub *Banksia spinulosa* (*Proteaceae*): resource constraints and pollen source effects. International Journal of Plant Sciences 158: 424-431.
- Vaughton, G. y Ramsey, M. 1998. Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (*Proteaceae*). Journal of Ecology 86: 563-573.
- Velasco J. 1910 Pintura de ahuehute [figura]. Cultura colectiva. Consultado en Google/images.
- Villanueva J, Cerano J, Stahle D.W, Constante V, Vázquez L. Estrada J, Benavides J. 2010 Árboles longevos de México. Ensayo. Revista mexicana de ciencia forestal. Vol. 1. Núm. 2. Archivo PDF.
- Villanueva, D. J., A. Hernández R., F. García S., E. Cornejo O., D.W. Stahle, M.D. Therrell, M. K. Cleaveland. 2003. Análisis estructural de un rodal de sabino (*Taxodium mucronatum* Ten.) en Los Peroles, San Luis Potosí, México. Rev. Cien. For. en Méx. 28 (94): 57-79.
- Villanueva, D. J., J. Cerano P., D.W. Stahle, M. D. Therrell, M. K. Cleaveland, B. H. Luckman. 2005. Estudios paleoclimáticos en México utilizando anillos de crecimiento de especies arbóreas. In: Benavides S. J., F. Becerra L., T. Hernández T., C. González S., G. Flores (Editores). Contribución al estudio de los servicios ambientales. Libro Técnico No. 1. INIFAP CIRPAC. Guadalajara, Jalisco, México. pp. 7-32

- Viveros-Viveros, H., Camarillo-Luna, A. R., Sáenz-Romero, C., y Aparicio-Rentería, A. (2013). Variación altitudinal en caracteres morfológicos de *Pinus patula* en el estado de Oaxaca (México) y su uso en la zonificación. *Bosques*, 34(2): 173-179
- Wahl, C.; Li, T.; Choden, T. y Howland, H. 2009. Morphometrics of corneal growth in chicks raised in constant light. weight variation in *Raphanus raphanistrum* L. (*Brassicaceae*). *J. Anat.*, 214(3):355-61.
- Watson, F. D. 1985. Nomenclature of pondcypress and baldcypress (*Taxodiaceae*). *Taxon* 34: 506-509.
- Wolfe, L.M. 1995. The genetics and ecology of seed size variation in a biennial plant, *Hydrophyllum appen diculatum* (*Hydro-phyllaceae*). *Oecologia* 101: 343-352
- Zanoni, T. A. 1982. *Taxodiaceae*. Flora de Veracruz. 259 p.
- Zuccarelli, M. 2004. Comparative morphometric analysis of captive vs. wild African lion (*Panthera leo*) skulls. *BIOS*, 75(4):131-8,

XII. ANEXOS



Imagen 1 T. huegelii Lagos De Colón.

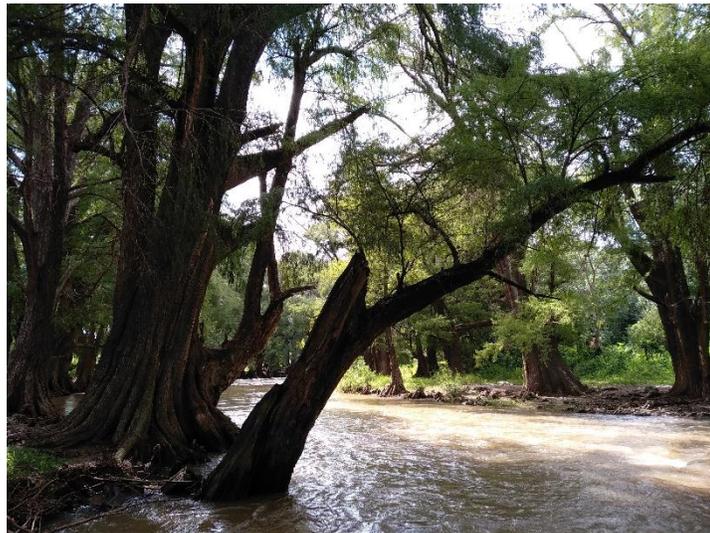


Imagen 8 T. huegelii , Rio frio, Chiapilla



Imagen 2 Bosque de galería, *T. huegelii*, Soyaló Chiapas.



Imagen 3 Bosque de galería, *T. huegelii*, Tzimol Chiapas.



Imagen 4 T. huegelii, San Cristóbal de Las Casas Chiapas.

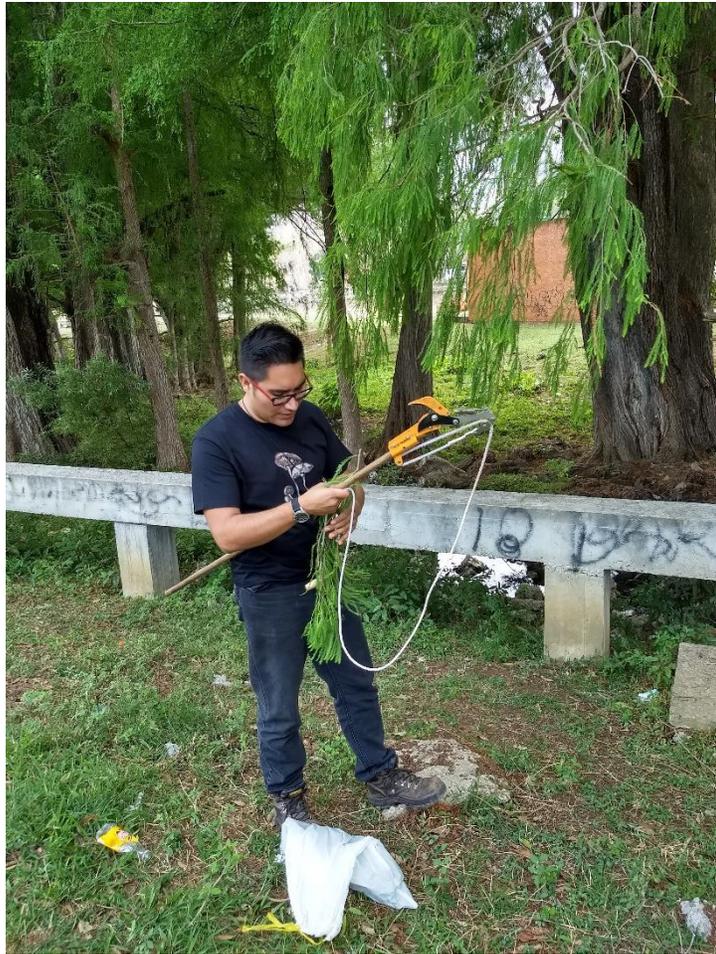


Imagen 5 Corte de las ramas y conos con garrocha. Soyoló Chiapas.



Imagen 6. Raíces expuestas y neumatoforos de *T. huegelii*. Río frío, Chiapilla.