



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES AGROPECUARIAS Y
FORESTALES**

Doctorado Institucional en Ciencias Biológicas,

Opción: Ciencias Agrícolas

**ENSAYO DE MIGRACIÓN ASISTIDA DE *Lupinus elegans* KUNTH COMO
MEDIDA DE ADAPTACIÓN AL CAMBIO CLIMÁTICO**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLOGICAS**

Presenta:

José Carmen Soto Correa

Director de Tesis: Dr. Cuauhtémoc Sáenz Romero

Co-Director: Dr. Roberto Lindig Cisneros

Diciembre 2012 Morelia, Michoacán

Contenido

	Paginas
I. Resumen general.....	1
Summary.....	3
Introducción general.....	5
Hipótesis general.....	12
Hipótesis particulares.....	12
Objetivos general.....	13
Objetivos particulares.....	13
Literatura Citada.....	14
Capítulo I. Variación genética entre procedencias de <i>Lupinus elegans</i> Kunth. Zonificación altitudinal y migración asistida [Genetic variation between <i>Lupinus elegans</i> Kunth provenances, altitudinal seed zoning and assisted migration](Artículo publicado en AGROCIENCIA).....	20
Resumen.....	21
Introducción.....	22
Materiales y Métodos.....	24
Recolección de semillas.....	24
.Modelación climática.....	24
Establecimiento del experimento.....	25
Análisis estadístico.....	26
Resultado y Discusión.....	27
Implicaciones de manejo en relación al cambio climático.....	31
Zonificación altitudinal y migración asistida.....	32
Conclusiones.....	34
Literatura citada.....	35

Capítulo II. The neotropical shrub *Lupinus elegans*, for temperate forest, may not adapt to climate change (Artículo aceptado Plant Biology).....37

Abstract.....	38
Introduction.....	38
Material and Methods.....	38
Results.....	39
Discussion.....	40
References.....	41

Capítulo III. Efecto de la sequía sobre poblaciones de *Lupinus elegans* originadas a distintas altitudes.....43

Resumen.....	44
1. Introducción.....	45
2. Materiales y Métodos.....	47
2.1. Colecta de semilla.....	47
2.2. Modelación climática.....	47
2.3. Establecimiento del experimento.....	47
2.4. Análisis estadístico.....	51
3. Resultados.....	52
4. Discusión y conclusiones.....	57
5. Literatura citada.....	59

Capítulo IV. Ensayo de migración asistida de poblaciones de <i>Lupinus elegans</i> a dos altitudes, en camas de crecimiento en campo.....	64
Resumen.....	66
1. Introducción.....	67
2. Materiales y Métodos.....	69
2.1. Colecta de semillas.....	69
2.2. Establecimiento del experimento.....	69
2.3. Modelación climática.....	71
2.4. Análisis estadístico.....	72
3. Resultado y Discusión.....	74
4. Conclusiones.....	82
5. Literatura citada.....	83
Discusión General.....	88
Literatura citada.....	94
Perspectivas y/o recomendaciones.....	99
Literatura citada.....	101

I. Resumen general

Lupinus elegans Kunth es una especie de arbusto perenne (2-4 años) que se ha utilizado en programas de reforestación ecológica y agroforestal en México, tolerante a condiciones de estrés y fijadora de nitrógeno. Para comprender la estructura de la diferenciación genética entre poblaciones y acoplar los genotipos a los ambientes contemporáneos y futuros (debido al cambio climático), el objetivo del presente estudio fue evaluar la variación genética de caracteres cuantitativos entre poblaciones de *L. elegans* en respuesta y relacionadas a variables climáticas, en poblaciones recolectadas a lo largo de un gradiente altitudinal en el centro este de Michoacán. Se realizaron cuatro ensayos de procedencias: 1) En campo se estableció un ensayo de procedencias en un sitio a una altitud de 2700, donde se sembraron 12 poblaciones de *L. elegans* y se detectaron diferencias genéticas significativas en el crecimiento entre poblaciones en altura de planta y biomasa aérea. Hubo una asociación entre altura de la planta y biomasa con la altitud de procedencia de las poblaciones, en donde las poblaciones originadas a mayores altitudes tuvieron plantas con mayor altura y biomasa, que poblaciones originadas a altitudes bajas. 2) Se determinó la tolerancia a la temperatura de cinco poblaciones de *L. elegans*, en el que se utilizó el método fuga de electrolito; las plantas procedentes de sitios más fríos toleraron temperaturas más bajas, lo cual se cuantificó como la temperatura a la cual la mitad de la fuga máxima de electrolito tuvo lugar (LT₅₀), que varió de -6.4 ± 0.7 a -2.4 ± 0.3 °C; Por el contrario, no se presentó una tendencia a la tolerancia a las altas temperaturas (LT₅₀ promedio de 42.8 ± 0.3 °C). *L. elegans* presentó incapacidad para adaptarse a las temperaturas cada vez más altas 3) Un ensayo de procedencias expuestas a distintos tratamientos de sequía donde se evaluaron a cinco poblaciones de *L. elegans* colectadas a lo largo de un transecto altitudinal, en una casa de sombra, donde se observó que las poblaciones presentaron una disminución en la altura y el número de hojas conforme aumentó la intensidad de la sequía, sin importar la procedencia. Por otro lado, la supervivencia presentó un patrón altitudinal entre poblaciones, donde las de mayor elevación, provenientes de sitios más húmedos y fríos, presentaron mayor supervivencia (EL_{50%}) que las poblaciones de altitudes bajas, provenientes de sitios más secos y

temperaturas calientes, que sobrevivieron menos al estrés sequía. 4) Se realizaron en campo dos ensayos de procedencias a 2800 y 2600 m de altitud en camas elevadas de crecimiento. Se midió el crecimiento en altura de la planta, la biomasa aérea y supervivencia. De los sitios del ensayo se estimó la temperatura media para el clima contemporáneo y para escenarios de clima futuro. En el análisis de variancia general existieron diferencias significativas en la interacción sitio x población para el crecimiento en altura, peso seco y para la supervivencia. En un análisis individual por sitio sí existieron diferencias significativas entre procedencias para el crecimiento en altura, peso seco y para la supervivencia. Como conclusión general, los resultados indican que hay una diferenciación genética entre las poblaciones de *L. elegans*, aparentemente en respuesta a un gradiente de selección diferencial climática, y sugieren que las poblaciones de esta especie se encuentran fuertemente adaptadas a las condiciones ambientales locales. Las poblaciones de altas elevaciones se muestran muy adaptadas al frío y son más resistentes a la sequía, mientras que las poblaciones de menor elevación son más sensibles al frío y aparentemente son menos resistentes a la sequía (resultado inesperado), lo que debe ser considerado para la selección de poblaciones para proyectos de restauración ecológica. Con la necesidad de realizar una migración asistida de *L. elegans* para compensar el cambio climático predicho para el 2030, se sugiere realizar un movimiento altitudinal hacia arriba de 550 m aproximadamente de las poblaciones de esta especie, el cual debe realizarse en tres movimientos sucesivos de 150 m, cada seis años, para evitar el daño por el frío.

Palabras clave. *Lupinus elegans*, cambio climático, migración asistida, procedencias, variación genética cuantitativa altitudinal, sequía, tolerancia a temperaturas.

Summary

Lupinus elegans Kunth is a short perennial shrub (2-4 years) that has been used in ecological reforestation and agroforestry in Mexico, tolerant to stress conditions and nitrogen-fixing. To understand the structure of genetic differentiation among populations and adaptation of genotypes to contemporary and future environments (due to climate change), the objective of this study was to evaluate the genetic variation of quantitative traits between populations of *L. elegans* in response and related to climatic variables, in populations collected along an elevational gradient in central eastern Michoacán state, México. There were four provenance trials: 1) A field provenance test at a site at an altitude of 2700, where were planted 12 populations of *L. elegans* and detected significant genetic differences among populations in growth for plant height and biomass. There was an association between plant height and biomass with altitude of origin of populations, where populations that originated at higher altitudes had more seedling height and biomass than the ones originated at low altitudes. 2) It was determined temperature tolerance of five populations of *L. elegans*, which used the method of electrolyte; plants originated from colder places tolerated lower temperatures; that was measured as the temperature at which half the maximum electrolyte leakage occurred (LT₅₀), ranged from 6.4 ± 0.7 to -2.4 ± 0.3 °C. In contrast, there was not a tendency for tolerance to high temperatures (LT₅₀ average of 42.8 ± 0.3 °C). *L. elegans* presented inability to accommodate the increasingly higher temperatures. 3) A provenance trial exposing five populations of *L. elegans*, collected along an altitudinal gradient, to different drought treatments was assessed. It was observed that populations showed a decrease in the seedling height and number of leaves with increasing drought intensity, regardless of the origin. On the other hand, it was showed among population altitudinal patterns of survival, where populations originated at higher elevation, from moist and cold sites, had higher survival (EL_{50%}) than populations originated from lower altitudes and warmer dry sites, which survived less the drought stress. 4) It was established two field provenance trials at 2800 and 2600 m of altitude, in common garden tests. It was measured plant height, biomass and survival. It was estimated for each test sites the average temperature for the contemporary climate and for future climate scenarios. In the overall analysis of variance, it was found significant differences in the interaction site

x population for seedling height, dry weight and survival. In an analysis of variance per site, there were significant differences among provenances for height growth, dry weight and survival. As a general conclusion, the results indicate a genetic differentiation among populations of *L. elegans*, apparently in response to a climatic differential selection gradient and suggest that populations of this species are highly adapted to local environmental conditions. High elevation populations are well cold-adapted and are more resistant to drought stress, while lower elevation populations are more sensitive to cold and less resistant to drought (unexpected result), which should be considered for selection populations for ecological restoration projects. With the need for assisted migration of *L. elegans* to offset climate change predicted for 2030, it is suggested that a altitudinal upward movement of approximately 550 m of populations of this species, should be carried out in three successive movements of 150 m every six years, to avoid cold damage.

Keywords. *Lupinus elegans*, climate change, assisted migration, provenance, altitudinal quantitative genetic variation, drought, temperature tolerance.

Introducción general

A lo largo de las eras geológicas, el clima siempre ha cambiado paulatinamente, lo que ha hecho que gran parte de las especies evolucionen o migren adaptándose al nuevo ambiente. Fenómenos de migración a gran escala han sucedido en el pasado, por ejemplo durante el período post glacial, cuando las poblaciones de diversas especies de plantas respondieron al calentamiento global migrando hacia latitudes o altitudes más altas, incluso dando lugar a extinciones locales y causando modificaciones en la distribución continental de muchas especies (Davis y Shaw, 2001; Petit *et al.*, 2003). Lo anterior se ha demostrado en los registros de polen y análisis de ADN del cloroplasto de diversas especies (Brewer *et al.*, 2002; Petit *et al.*, 2003; Magri *et al.*, 2007) y también con observaciones en campo (Walther *et al.*, 2002), lo que permite concluir que la migración de especies está altamente correlacionada con los ciclos climáticos globales.

En la actualidad el cambio climático ha alterado y está alterando los patrones globales de biodiversidad mediante la modificación de la distribución geográfica de especies (Hughes, 2000; Walther *et al.*, 2002; Parmesan y Yohe, 2003), lo anterior es debido a que en los últimos años, el cambio climático se ha producido con gran intensidad y en un periodo relativamente corto de tiempo, ocasionando efectos directos e indirectos, alterando la fenología y las interacciones entre especies, que se cree que favorecerá la expansión de especies invasoras y plagas, aumentará el impacto de las perturbaciones, tanto naturales como de origen humano, se producirán migraciones altitudinales de especies y extinciones (Robledo y Forner, 2005). Sin embargo, la poblaciones de plantas podrían mantenerse en su ubicación actual y soportar cambios ambientales si tienen la capacidad de adaptación (Lindner, 2000), por lo que es importante conocer que especies son capaces de resistir los cambios ambientales, hasta que punto podrían hacerlo y cuales se verían en la necesidad de migrar.

Hoy en día existen evidencias de que las migraciones de plantas a causa del cambio climático ya están ocurriendo (Parmesan y Yohe, 2003, Peñuelas y Boada, 2003). Por ejemplo, en Europa, en un análisis de distribución altitudinal de 171 especies de plantas forestales (leñosas y no leñosas), se obtuvo que en promedio se ha producido un desplazamiento altitudinal hacia arriba de 65 m, debido al aumento de la temperatura

(Lenoir *et al.*, 2008). También se sabe que una modificación en el área de distribución de tipos de vegetación, ya sea una concentración o una expansión, necesariamente traerá como consecuencia una nueva distribución espacial de las especies, así como los cambios en la abundancia de aquellas más susceptibles (Peterson *et al.*, 2002b). A pesar de que se han registrado migraciones de especies durante los últimos años (Parmesano y Yohe, 2003; Bertin, 2008), como se ha registrado en cinco especies forestales con amplia distribución en América del Norte, se encontró que después de un período de 100 años, las especies migraron de 10 a 20 kilómetros de su punto original. Aun así, se menciona que los eventos de dispersión de larga distancia son raros y no son suficientes para cumplir con la necesidad de realinear las poblaciones a los sitios en los que ocurrirán los ambientes para los cuales están adaptados (Iverson *et al.*, 2004).

Una de las manifestaciones más evidentes del cambio climático global son las alteraciones climáticas, que se hacen palpables en incrementos de temperatura y la violencia de los fenómenos meteorológicos extremos, como inundaciones, huracanes, olas de calor o sequías (Peterson *et al.*, 2002a). También se cree que como los eventos climáticos extremos serán más severos, las especies forestales estarán cada vez más estresadas (Aitken *et al.*, 2008; Rehfeldt *et al.*, 2012).

Para evaluar la respuesta de las poblaciones al cambio climático, los gradientes altitudinales son una herramienta muy valiosa que permite evaluar normas de reacción de características fenológicas a variables climáticas como la temperatura. Pero también se puede evaluar la diversidad genética entre y dentro de poblaciones, información que mejoraría las oportunidades de una rápida adaptación a un nuevo entorno (Hamrick, 2004). Por ejemplo, algunos experimentos de jardín común han demostrado variación clinal en los rasgos adaptativos de acuerdo con el clima en las poblaciones de árboles (Premoli y Mathiasen, 2011; Vitasse *et al.*, 2009a; Viveros-Viveros *et al.*, 2009; Saénz-Romero *et al.*, 2012a).

La información sobre los niveles y patrones de variación genética es importante y necesaria para la conservación y manejo de los recursos genéticos, y para los programas de mejoramiento genético (Ignacio-Sánchez *et al.*, 2005). El estudio de la variación de

características fenotípicas de las especies forestales proporciona información sobre las condiciones biológicas, genéticas y ambientales bajo las cuales estas se desarrollan, así como de los beneficios que pueden ofrecer al ser humano para su utilización. Se ha observado que la variación en caracteres cuantitativos en una especie está asociada a la ubicación altitudinal de sus poblaciones (Sáenz-Romero, 2006 y Viveros-Viveros *et al.*, 2005), como respuesta a la presión de selección de variables ambientales que promueven una diferenciación entre ellas. Esta diferenciación ocurre en variables tales como la tasa de crecimiento y resistencia a heladas, entre otras (Viveros-Viveros *et al.*, 2009).

Por lo anterior, la variación genética entre poblaciones a lo largo de un gradiente ambiental, que ocurren en un gradiente altitudinal, favorece que cada población esté adaptada a una porción del gradiente ocupado por la especie, y que por lo tanto la especie tiene la capacidad de adaptarse a ambientes heterogéneos (Vitasse *et al.*, 2009b).

Una forma de evaluar la variación genética de un carácter es estableciendo ensayos de procedencias, donde se pone a prueba varias fuentes de semilla (Zobel y Talbert, 1998), originadas a lo largo de gradientes altitudinales. Esto se ha hecho con: *Pinus oocarpa* (Sáenz-Romero *et al.*, 2006) *P. devoniana* (Sáenz-Romero y Tapia-Olivares, 2008), *P. pseudostrobus* (Viveros-Viveros *et al.*, 2005) *P. hartwegii* (Viveros-Viveros *et al.*, 2009) y *P. patula* (Sáenz-Romero *et al.*, 2011), donde se encontró variación genética entre poblaciones dentro de cada especie.

La repuesta que han mostrado las poblaciones de las especies de pino en el bosque templado, muestran que las que crecen a altitudes elevadas dentro del rango de distribución altitudinal, tiene menor potencial de crecimiento, para evitar el daño por heladas. En cambio, las poblaciones que crecen a menor altitud, en condiciones de mayor temperatura, presentan un crecimiento mayor (Sáenz-Romero *et al.*, 2006; Viveros-Viveros *et al.*, 2009).

En este estudio se evaluó la variación genética de *Lupinus elegans* entre poblaciones colectadas a lo largo de un gradiente altitudinal a través de ensayos de procedencias, debido a que esta especie se distribuye a lo largo del gradiente altitudinal, entre los 1800 y los 3000 metros de altitud dentro del bosque templado (Dunn, 2001). Con base en lo encontrado para los pinos que se mencionó anteriormente, se estableció el supuesto de que *L. elegans* podría

tener el mismo comportamiento, debido a que es una especie arbustiva de los bosques templados (Dunn, 2001).

El conocimiento de los patrones de variación entre poblaciones, permite establecer zonas de colecta y áreas de conservación genética, para hacer un movimiento adecuado de semillas que permita el mejor desarrollo de las plantas cuando éstas son establecidas en sitios diferentes a su lugar de origen (Sáenz-Romero *et al.*, 2006), para así facilitar el acoplamiento entre las condiciones ecológicas del sitio de plantación y las características genéticas de la planta, lo que facilita la toma de decisiones para acciones de conservación de especies forestales (Sáenz-Romero y Lindig-Cisneros, 2004).

Por otra parte, las proyecciones basadas en modelado del clima, sugieren que la distribución de especies y las tasas de extinción pueden aumentar considerablemente en respuesta a futuros cambios climáticos, con consecuencias potencialmente dramáticas para la biodiversidad (Peterson *et al.*, 2002b; Thomas *et al.*, 2004).

Estas proyecciones se basan, entre otros, en modelos climáticos *spline* que permiten estimar variables climáticas del clima contemporáneo (el promedio del período 1961-1990) y clima futuro (el promedio de la década centrada en los años 2030, 2060 y 2090). Estos modelos estiman variables como la temperatura media anual (TMA), precipitación media anual (PMA), índice anual de aridez (IAA = $DD5^{0.5}/PMA$; $DD5$ = grados día $> 5^{\circ}C$) entre otras (Crookston, 2010; Saenz-Romero *et al.*, 2010), siendo el índice de aridez una de las variables que está más estrechamente relacionada con la distribución de especies y tipos de vegetación (Rehfeldt, 2006).

Los modelos climáticos indican que el clima de México se verá seriamente afectado por un aumento de temperatura de $1.5^{\circ}C$, aunado a una disminución de precipitación del 8.8%, para el año 2030, lo cual traerá como consecuencia un incremento de la aridez (Sáenz-Romero *et al.*, 2010).

Para evaluar las respuestas de las poblaciones de plantas a el cambio climático, los rasgos de mayor importancia son la fenología, el crecimiento y resistencia a las heladas, debido a su papel decisivo en la adaptación al clima del sitio en donde crece (Chuine y Beaubien, 2008). Por ello, en el presente trabajo se evaluó el crecimiento, resistencia a

temperaturas extremas frías y calientes, además de la resistencia a la sequía de *Lupinus elegans*.

Lo anterior es debido a que en muchos casos la tasa actual de calentamiento mundial o la velocidad del cambio climático es mucho más rápida que las tasas de migración natural en las especies forestales, lo que hace prácticamente imposible que se muevan con éxito a las localidades en donde ocurre u ocurrirá el clima para el cual están adaptadas (Rice y Emery 2003; McLachlan *et al.*, 2005; Lenoir *et al.*, 2008 Aitken *et al.*, 2008). Se han predicho que ocurrirá un desfase adaptativo de especies forestales del oeste de los Estados Unidos (Rehfeldt *et al.*, 2006) y en Siberia (Tchebakova *et al.*, 2005), indicando que las poblaciones no podrán responder suficientemente rápido mediante los mecanismos naturales de microevolución (selección natural, migración, flujo génico, mutación, deriva génica), lo que ocasionará estrés en las poblaciones y eventualmente su declinación. Sin embargo, los bosques no sólo se enfrentan a un desfase adaptativo, sino a la necesidad de realizar movimientos que dependerán de la capacidad de dispersión de las especies y de las barreras a la migración (Pearson, 2006).

La "migración asistida", también se llama colonización asistida (Ledig *et al.*, 2010), se puede definir como la intervención humana empleando técnicas para asegurar el mantenimiento de las densidades vegetales en un ambiente global cambiante. Es una estrategia de la conservación, que implica un cambio mental de los paradigmas comúnmente aceptados en proyectos de conservación dentro de un ambiente estable. Ahora es necesario considerar que el ambiente es cambiante durante la planeación y la puesta en práctica en acciones para la conservación. En la actualidad es necesario considerar la reubicación de especies y poblaciones, para que en el futuro éstas estén nuevamente alineados con su clima óptimo (Rehfeldt *et al.*, 2002; Tchebakova *et al.* 2005; McLachlan *et al.*, 2007; Ledig *et al.*, 2010).

El peligro de no aplicar la migración asistida, es que puede dar lugar a la pérdida de las especies (McLachlan *et al.*, 2007). La migración asistida se debe realizar usando criterios

caso por caso, con base en los resultados de experimentación, como por ejemplo: pruebas de migración asistida que den evidencia de las ventajas y desventajas de realizarla o no (McLachlan *et al.*, 2007).

Se ha planteado en varios estudios la necesidad de realizar un desplazamiento latitudinal y/o altitudinal de las poblaciones, particularmente de aquellas especies que se distribuyen en hábitats montañosos (Rehfeldt, 2006; Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Sin embargo se debe estimar de cuánto debe ser el desplazamiento, debido a que el desplazamiento altitudinal hacia arriba podría ser excesivo e implicar un riesgo de daño por heladas (Sáenz-Romero y Tapia-Olivares, 2008).

Para ello, con el presente proyecto se pretende responder a las preguntas de; ¿cuánto? y ¿hacia dónde? habría que desplazar a las poblaciones de *L. elegans*, para que exista de nuevo acoplamiento entre los genotipos actuales y los ambientes que ocurrirán en el futuro, con lo que se pretende generar información necesaria para poder definir la mejor estrategia de manejo y conservación de la especie *L. elegans* ante el escenario del cambio climático global.

Esta tesis está dividida en cuatro capítulos principales: El primero aborda la variación genética altitudinal de la especie en caracteres cuantitativos de valor adaptativo, a partir de un ensayo en campo, así como cuáles son las variables ambientales (temperatura, precipitación e índice de aridez) que aparentemente están relacionadas a los patrones de diferenciación genética altitudinal. El segundo capítulo pone a prueba a las poblaciones de *L. elegans* ante la resistencia a eventos extremos de temperaturas, mediante un experimento de exposición de temperaturas extremas altas y bajas y bajo el supuesto de que muchas veces la distribución de las especies está dada por la ocurrencia de las temperaturas extremas altas y bajas, además de que se cree que en las próximas décadas los eventos extremos serán más frecuentes. En el capítulo tercero, se pone a prueba a las poblaciones *L. elegans* a distintos niveles de sequía, debido a que se cree que con el calentamiento global las condiciones de sequías serán más frecuentes y más severas. En el capítulo IV, se migra a algunas poblaciones de *L. elegans* con orígenes de altitudes altas hacia altitudes bajas, lo cual las expone a un clima futuro, lo que proporciona información sobre si las poblaciones

resistirán el cambio; a otras poblaciones de baja elevación se les migra a sitios de alta elevación, para saber cuánto se deben desplazar sin que exista un daño ocasionado por la ocurrencia de las bajas temperaturas a las cuales no están adaptadas, con base a ensayos de jardín común en varios sitios de campo.

Hipótesis general:

- ▶ Hay diferenciación genética entre poblaciones de *Lupinus elegans* a lo largo de gradientes altitudinales para caracteres cuantitativos. Esa variación estará asociada al patrón altitudinal de variables climáticas.
- ▶ Los valores de las variables climáticas temperatura e índice de aridez de los sitios donde habitan las poblaciones de *L. elegans* aumentarán para el año 2030 y existirá un desacoplamiento planta-clima que puede mitigarse mediante una migración altitudinal asistida hacia altitudes mayores.

Hipótesis particulares:

- Las poblaciones originadas a menor altitud crecerán más que las originadas a mayor altitud.
- La temperatura e índice anual de aridez predicho para el año 2030 en los sitios donde crecen las poblaciones de *L. elegans* serán mayores que en la actualidad.
- Hay diferenciación genética entre poblaciones de *L. elegans* a la tolerancia a temperaturas extremas altas y bajas.
- Las poblaciones de *L. elegans* de menor altitud resisten más la sequía que las poblaciones de mayor altitud
- Las poblaciones de *L. elegans* ven afectado su crecimiento y supervivencia cuando son movidos altitudinalmente.
- Las poblaciones de *L. elegans* que más se desplazan altitudinalmente son las más afectadas en caracteres cuantitativos

Objetivo general

► Determinar si existen diferencias significativas entre poblaciones de *Lupinus elegans* a lo largo del un gradiente altitudinal para caracteres cuantitativos y si existe un patrón altitudinal relacionado a las variables climáticas.

Objetivos particulares

- Conocer si las poblaciones de *L. elegans* responden de forma diferencial a la tolerancia a temperaturas altas y bajas extremas y si estas diferencias están asociadas a la altitud de origen de las poblaciones.
- Determinar la capacidad de *L. elegans* de resistir la sequía y si existe una relación con la altitud de origen de las poblaciones
- Conocer cómo se comportan las poblaciones de *L. elegans* cuando son plantadas a una altitud mayor y menor, con respecto a su altitud de origen
- Determinar cuánto se deben desplazar en altitud las poblaciones de *L. elegans* para evitar el desfase adaptativo y para reacoplar las poblaciones en un escenario de cambio climático, utilizando las predicciones derivadas de modelos climáticos “*spline*”.

Literatura citada

- Aitken, S. N., S. Yeaman, A. J. Holliday, T. Wang, S. y Curtis-McLane. 2008. Adaptation, migration o extirpation: climate change out comes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1: 95-111.
- Bertin, R. I. 2008. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society* 135: 126-146.
- Brewer, L. P., G. Castilleja, A. Peralta, J. López-García, L. Bojotquez-Tapia, S. Díaz, D. Melgarejo y M. Missrie. 2002 Quantitative changes in forest quality in principal overwintering area of the Monarch butterfly in México. *Conservation Biology* 16: 346-359.
- Chuine, I. y E. G. Beaubien. 2008. Phenology is a major determinant of tree species range. *Ecology Letters* 4:500-510.
- Crookston, N.L. 2010. Research on Forest Climate Change: Potential Effects of Global Warming on Forests and Plant Climate Relationships in Western North America and Mexico. Available at <http://forest.moscowfsl.wsu.edu/climate/> (accessed 24 April 2011).
- Davis, M. B. y R. G. Shaw. 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292: 673-679.
- Dunn, D. B. 2001. *Lupinus*. En: G. R. Calderón de R., y J. Rzedowski. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A. C., CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán, México. pp. 290-300.
- Hamrick, L. J. 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *Forest Ecology and Management* 197:323-335.

- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15: 56-61.
- Iverson, L. R., M. W. Schwartz y A. M. Prasad. 2004. How fast and far might tree species migrate in the Eastern United States due to climate change?. *Global Ecology and Biogeography* 13:209-219.
- Ignacio-Sánchez, E. J. J. Vargas-Hernández, J. López-Upton y A. Borja-de la Rosa. 2005. Parámetros genéticos del crecimiento y densidad de madera en edades juveniles de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake. *Agrociencia* 39: 469-478.
- Ledig, F. T., E. G. Rehfeldt, C. Sáenz-Romero, y C. Flores-López. 2010. Projections of suitable habitat for rare species under global warming scenarios. *American Journal of Botany* 97(6):970-987.
- Lenoir, J., C. J. Gégout, A. P. Marquet, P. de Ruffray y H. Brisse, 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 230: 1768-1770.
- Lindner, M. 2000. Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. *Tree Physiol* 20:299-307.
- Magri, D., S. Fineschi, R. Bellarosa, A. Buonamici, F. Sebastiani, B. Schirone, M.C. Simeone y G. G. Vendramin. 2007. The distribution of *Quercus suber* chloroplast haplotypes matches the palaeogeographical history of the western Mediterranean. *Molecular Ecology* 16:5259-5266.
- McLachlan, S. J., J. S. Clark y P. S. Manos. 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology* 86:2088-2098.

- McLachlan, S. J., J. J. Hellmann y M. W. Schwartz. 2007. A Framework for Debate of Assisted Migration in an Era of Climate Change. *Conservation Biology* 21(2):297-302.
- Parmesan, C. y G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.
- Pearson RG. 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21(3):111-113.
- Peñuelas, J. y M. Boada. 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology* 9: 131-140.
- Peterson, C. T., M. A. Taylor, R. Demeritte, D. L. Duncombe, S. Burton, F. Thompson, A. Porter, M. Mercedes, E. Villegas, R. F. Semexant, A.T. Klein, A. Martis, R. Warner, A. Joyette, W. Mills, L. Alexander y B. Gleason. 2002a. Recent changes in climate extremes in the Caribbean region. *Journal of Geophysical Research* 107 (D21), 4601, doi: 10.1029/2002JD002251.
- Peterson, A. T., A. M. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, H. R. Beddemeier y B. R. D. Stockwell. 2002b. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios *Nature* 416:626-629.
- Petit, R. J., I. Aguinagalde, J. L. Beaulieu, C. Bittkau, S. Brewer, R. Cheddadi, R. Ennos, S. Fineschi, D. Grivet, M. Lascoux, A. Mohanty, G. Muller-Starck, B. Demesure-Musch, A. Palmé, J. P. Martín, S. Rendell y G. G. Vendramin. 2003. Glacial Refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300:1563-1565.
- Premoli, C. A. y P. Mathiasen. 2011. Respuesta ecofisiológica adaptativa y plásticas en ambientes secos de montaña: *Nothofagus pumilio*, el árbol que acaparó los Andes australes. *Ecología Austral* 21:251-269.

- Rehfeldt, E., M. N. Tchebakova, I. Y. Parfenova R. W. Wykoff, A. N. Kuzmina y I. L. Milyutin. 2002. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Changes Biology* 8:912-929.
- Rehfeldt, G. E. 2006. A spline model of climate for the western United States. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-165. Fort Collins, Colorado, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station 21 p.
- Rehfeldt G. E., N. L. Crookston, M. V. Warwell y J S Evans. 2006. Empirical analyses of plant-climate relationships for the western United States. *Journal of Plant Sciences* 167:1123–1150.
- Rice, K. J., y N. C. Emery. 2003. Managing microevolution: restoration in the face of global change. *Frontiers in Ecological Environment* 1: 469-478.
- Robledo, C. y C. Forner. 2005. Adaptation of forest ecosystems and the forest sector to climate change. FAO, Roma. 96 p.
- Sáenz-Romero C. y R. Lindig-Cisneros. 2004. Evaluación y propuesta para el programa de restauración en Michoacán, México. *Ciencia Nicolaíta* 37:107-122.
- Sáenz-Romero, C., R. Guzmán-Reyna, G. E. Rehfeldt. 2006. Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, México; implications for seed zoning, conservation of forest genetic resources, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management* 229: 340-350.
- Sáenz-Romero, C. y B. L. Tapia-Olivares. 2008. Genetic variation in frost damage and seed zone delineation within an altitudinal transect of *Pinus devoniana* (*P. michoacana*) in Mexico. *Silvae Genetica* 57:165-170.

- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu y B. A. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102:595–623.
- Sáenz-Romero, C., J. Beaulieu y G. E. Rehfeldt. 2011. Altitudinal genetic variation among *Pinus patutla* populations from Oaxaca, Mexico, in growth chambers simulating global warming temperatures. *Agrociencia* 45: 399-411.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, J. C. Soto-Correa, S. Aguilar-Aguilar, V. Zamarripa-Morales y J. López-Upton. 2012a. Altitudinal genetic variation among *Pinus pseudostrobus* population from Michoacán, México. Two location shadehouse test result. *Revista Fitotecnia Mexicana* 35(2):111-120.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, P. Duval y R. Lindig-Cisneros. 2012b. *Abies religiosa* habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in Mexico. *Forest Ecology and Management* 275:98-106.
- Tchebakova N. M., G. E. Rehfeldt y I. E. Parfenova. 2005. Impacts of climate change on the distribution of *Larix* spp. and *Pinus sylvestris* and their climatypes in Siberia. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. 11:861–882.
- Thomas, C. D. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148.
- Viveros-Viveros H, C. Sáenz-Romero; J. López-Upton. y J. J. Vargas Hernández. 2005. Variación genética altitudinal en el crecimiento de plantas de *Pinus pseudostrobus* Lind. en Ocampo. *Agrociencia* 39:575-587.

- Viveros-Viveros, H., C. Sáenz-Romero, J. J. Vargas-Hernández, J. Lopez-Upton, G. Ramírez-Valverde y A. Santacruz-Varela. 2009. Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I.: height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology and Management* 257: 836-842.
- Vitasse, Y., S. Delzon, E. Dufrêne, J. Y. Pontailier, J. M. Louvet, A. Kremer y R. Michalet. 2009a. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar response?. *Agricultural and Forest Meteorology* 149:735-744.
- Vitasse, Y., S. Delzon, C. C. Bresson, R. Michalet y A. Kremer. 2009b. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal Forest Research* 39:1259-2009.
- Walther, G-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. Beebee, J-M., Fromentin, O. Hoegh-Guldberg y F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 216:389-395.
- Zobel, B. y J. Talbert. 1998. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Limusa. México, D. F. 545 p.

Capítulo I.

Variación genética entre procedencias de *Lupinus elegans* Kunth. Zonificación altitudinal y migración asistida

Genetic variation between *Lupinus elegans* Kunth. provenances, altitudinal seed zoning and assisted migration

VARIACIÓN GENÉTICA ENTRE PROCEDENCIAS DE *Lupinus elegans* Kunth, ZONIFICACIÓN ALTITUDINAL Y MIGRACIÓN ASISTIDA

GENETIC VARIATION BETWEEN *Lupinus elegans* Kunth PROVENANCES, ALTITUDINAL SEED ZONING AND ASSISTED MIGRATION

José C. Soto-Correa¹, Cuauhtémoc Sáenz-Romero^{1*}, Roberto Lindig-Cianeros²,
Nahum Sánchez-Vargas¹, José Cruz-de-León³

¹Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (IIAF-UMSNH). Km 9.5 carretera Morelia-Zinapécuaro, Tarímbaro Michoacán 58880. (jocasoco@hotmail.com) (csaenzromero@gmail.com) (nsanchev@yahoo.com). ²Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México (CIEco-UNAM). Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de La Huerta, Morelia Michoacán 58190. (rlindig@oikos.unam.mx). ³Facultad de Ingeniería en Tecnología de la Madera, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (FITECMA-UMSNH). Edificio "D" Ciudad Universitaria, Av. Francisco J. Mujica s/n, Col. Felicitas del Río, Morelia Michoacán 58030. (josecruzde@yahoo.com.mx).

RESUMEN

Lupinus elegans Kunth es una especie usada en programas de reforestación ecológica y agroforestal en México y en otros países, es tolerante a condiciones de estrés y fija nitrógeno. Para comprender la estructura de la diferenciación genética entre poblaciones y acoplar los genotipos a los ambientes contemporáneos y futuros (debido al cambio climático), el objetivo del presente estudio fue evaluar la variación genética de caracteres cuantitativos entre 12 poblaciones de *L. elegans*, recolectadas a lo largo de un gradiente altitudinal, en el centro-este de Michoacán. En agosto del 2009 se sembró un ensayo de procedencias en campo (sitio de bosque de pino-encino, paraje La Cruz, cerca de La Mina y el mirador Mil Cumbres, centro-este de Michoacán, a 2700 m de altitud), con un diseño de bloques completos al azar. Para el sitio del ensayo se estimó la temperatura media anual, la precipitación media anual, y se calculó un índice anual de aridez para el clima contemporáneo y para el 2030. A los 10 meses de edad se registró la altura y biomasa aérea de la planta. Mediante un análisis de la varianza se detectaron diferencias genéticas significativas en el crecimiento entre poblaciones, en altura ($p=0.001$) y biomasa aérea ($p=0.001$). Hubo una asociación entre altura de planta y biomasa con la altitud de procedencia de las poblaciones, poblaciones de mayores altitudes tuvieron plantas con altura ($r^2=0.49$; $p\leq 0.011$) y biomasa ($r^2=0.48$; $p\leq 0.011$) mayor, que poblaciones de altitudes

ABSTRACT

Lupinus elegans Kunth is a species used in ecological and agroforestry reforestation programs in Mexico and other countries. It is tolerant to conditions of stress and it fixes nitrogen. To understand the structure of genetic differentiation among populations and to match genotypes to contemporary and future (due to climate change) environments, this study evaluated genetic variation of quantitative traits among 12 populations of *L. elegans*, collected along an altitudinal gradient in the east-central region of Michoacán. In August 2009, field provenance trials were planted (pine-oak forest, site La Cruz, near La Mina and the panoramic lookout Mil Cumbres, in east-central Michoacán, 2700 m altitude), with a complete randomized block design. For the trial site, mean annual temperature and precipitation were estimated, and an annual aridity index was calculated for contemporary climate and for the climate in 2030. At 10 months of age, plant height and aerial biomass were recorded. Using an analysis of variance, significant genetic differences in height ($p=0.001$) and aerial biomass ($p=0.001$) were detected among the populations. Plant height and biomass were associated with the provenance altitude of the populations; populations originating from higher altitudes had taller plants ($r^2=0.49$; $p\leq 0.011$) and more biomass ($r^2=0.48$; $p\leq 0.011$) than the populations at lower altitudes. Apparently, the *L. elegans* populations have differentiated genetically in response to a selection gradient, consisting of colder, more humid sites at higher altitudes, and hotter, drier sites at lower altitudes. For collection and management of seed destined for ecological restoration and

*Autor responsable \diamond Author for correspondence.
Recibido: noviembre, 2011. Aprobado: agosto, 2012.
Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 46: 593-608. 2012.

bajas. Aparentemente, las poblaciones de *L. elegans* se han diferenciado genéticamente en respuesta a un gradiente de selección, que consiste en sitios más fríos y húmedos a mayor altitud y más cálidos y secos a menor altitud. Para la recolección y manejo de la semilla con fines de restauración ecológica y conservación se definieron cuatro zonas altitudinales de 150 m de intervalo altitudinal cada una, con límites a los 2300, 2450, 2600, 2750 y 2900 m. Debido a la necesidad de realizar una migración asistida de *L. elegans* para compensar el cambio climático predicho para el 2030, se sugiere realizar un movimiento altitudinal hacia arriba de 550 m aproximadamente de las poblaciones de esta especie, en tres movimientos sucesivos de 150 m.

Palabras clave: *Lupinus elegans*, cambio climático, caracteres cuantitativos migración asistida, procedencias, variación genética altitudinal.

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de especies forestales con distribución natural en un gradiente altitudinal tienden a diferenciarse genéticamente en respuesta a diferentes factores ambientales, lo cual es un mecanismo de adaptación de las especies y poblaciones al ambiente (Oleksyn *et al.*, 2001; Rehfeldt, 2004; Viveros-Viveros *et al.*, 2009). La distribución de las especies está determinada en gran medida por las variables climáticas (precipitación y temperatura) y, por tanto, los cambios en el clima modifica su distribución y abundancia (Fitzpatrick *et al.*, 2008; Rehfeldt *et al.*, 2009; Vitasse *et al.*, 2009a).

El calentamiento global aumentará la temperatura y reducirá la precipitación en México, lo cual se ha modelado en diferentes escenarios climáticos (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Esto disminuirá los intervalos actuales de clima propicio para la distribución de casi todas las especies del bosque de pino-encino del país (Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007). Por tanto, los bosques se enfrentarán a un desfase adaptativo (estarán creciendo en un sitio con un clima que se ha modificado y para el cual ya no están adaptados) y a la necesidad de migrar a sitios con ambientes a los cuales están adaptados (Rehfeldt *et al.*, 2012). La posibilidad de migrar dependerá de la capacidad de dispersión de las especies y de las barreras a la migración; sin embargo, la velocidad del cambio climático es mayor que la capacidad de desplazamiento de

conservación, four altitudinal zones of 150 m of altitudinal range each were defined: 2300, 2450, 2600, 2750 and 2900 m. Due to the need for assisted migration of *L. elegans* to compensate the climate change predicted for 2030, it is recommended that populations of this species be moved approximately 550 m higher in three successive movements of 150 m each.

Key words: *Lupinus elegans*, climate change, quantitative traits, assisted migration, provenance, altitudinal genetic variation.

INTRODUCTION

Populations of forest species with a natural distribution over an altitudinal gradient tend to differentiate genetically in response to different environmental factors, a mechanism of species and populations to adapt to the environment (Oleksyn *et al.*, 2001; Rehfeldt, 2004; Viveros-Viveros *et al.*, 2009). Species distribution is largely determined by climatic variables (precipitation and temperature), and therefore, climate changes modify their distribution and abundance (Fitzpatrick *et al.*, 2008; Rehfeldt *et al.*, 2009; Vitasse *et al.*, 2009a).

Global warming will increase temperatures and decrease precipitation in Mexico; this has been modeled in different climatic scenarios (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). It will reduce the present intervals of suitable climate for the distribution of almost all the pine-oak forest species of the country (Gómez-Mendoza and Arriaga, 2007). Therefore, our forests will face an adaptive lag (they will be growing in a site with a climate that has been modified and for which they are not yet adapted) and the necessity of migrating to sites with environments to which they are adapted (Rehfeldt *et al.*, 2010). The possibility of migrating will depend on the dispersion capacity of the species and on the barriers to migration, but the speed at which the climate is changing is faster than that at which many species can move (Pearson, 2006). Consequently, it is essential to understand how populations are linked to climate and undertake appropriate management for adaptation to the climate change to mitigate, through assisted migration, the negative effects of adaptive lag caused by global warming (Rice and Emery, 2003).

Lupinus elegans Kunth is an important species in the pine and pine-oak forest of west-central

muchas especies (Pearson, 2006). En consecuencia, es indispensable comprender la relación de acoplamiento de las poblaciones al clima y realizar un manejo adecuado para la adaptación al cambio climático y mitigar los efectos negativos del desfase adaptativo causado por el calentamiento global, mediante migración asistida (Rice y Emery, 2003).

Lupinus elegans Kunth es una especie importante en los bosques de pino y pino-encino del centro oeste de México; tolera condiciones de estrés, fija nitrógeno (Alvarado-Sosa *et al.*, 2007), es endémica de México y se distribuye entre 1800 y 3000 m de altitud en los estados de Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos y Zacatecas (Dunn, 2001). En ensayos de rehabilitación (restauración ecológica sin pretender reproducir el ecosistema natural original) muestra una capacidad notable para mejorar las condiciones del suelo y facilitar el establecimiento de especies nativas arbóreas del sotobosque de bosque de coníferas (Lindig-Cisneros *et al.*, 2007).

Los ensayos de procedencias permiten determinar diferencias genéticas al cultivar en un mismo ambiente (bajo un diseño experimental) individuos de distintas procedencias y permitir la expresión de diferencias en el crecimiento debida al control genético (Zobel y Talbert, 1988; White *et al.*, 2007). Integrar la modelación del clima con los ensayos de procedencias es una necesidad derivada del cambio climático porque el acoplamiento entre genotipos y ambientes requiere predecir el sitio donde habrá un clima al cual están adaptadas las poblaciones locales. Para México hay modelos climáticos "spline", basados en modelos de circulación global y en escenarios de emisiones de gases de efecto de invernadero, que permiten predecir variables climáticas (precipitación, temperatura, índice de aridez y otras) para sitios específicos de México en un periodo de tiempo contemporáneo o futuro (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Estos modelos climáticos permiten evaluar relaciones entre las plantas y el clima mediante la identificación de las variables climáticas que condicionan la distribución de las especies (Rehfeldt, 2006; Rehfeldt *et al.*, 2009; Vitasse *et al.*, 2009a). Así, los modelos planta-clima son una herramienta para predecir dónde y cuándo existirá un clima propicio para una especie determinada, y con esa información diseñar programas de restauración y conservación forestal (Rehfeldt *et al.*, 2009; van Zonneveld *et al.*, 2009; Sáenz-Romero *et al.*, 2010).

Mexico. It tolerates conditions of stress, it fixes nitrogen (Alvarado-Sosa *et al.*, 2007), it is endemic to Mexico, and it is distributed between 1800 and 3000 m altitude in the states of Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, and Zacatecas (Dunn, 2001). In rehabilitation trials (ecological restoration with no attempt to reproduce the original natural ecosystem) *L. elegans* exhibits a remarkable capacity for improving the conditions of the soil, facilitating the establishment of native understory tree species of conifer forests (Lindig-Cisneros *et al.*, 2007).

Provenance trials can determine genetic differences of individuals from different provenances cultivated in the same environment (under an experimental design), permitting expression of differences in growth due to genetic control (Zobel and Talbert, 1988; White *et al.*, 2007). Integrating climate modeling with provenance trials is a requirement derived from climate change because matching genotypes with environments necessarily involves predicting the site where there will be a climate to which the local populations are adapted. For Mexico, there are "spline" climatic models based on models of global circulation and in scenarios of greenhouse effect gas emissions. With these models, climate variables (precipitation, temperature, aridity index and others) can be predicted for specific sites in Mexico for contemporary or future periods (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). The models can evaluate relationships between plants and climate by identifying the climatic variables that condition species distribution (Rehfeldt, 2006; Rehfeldt *et al.*, 2009; Vitasse *et al.*, 2009a). Thus, plant-climate models are a tool in predicting where and when there will be a favorable climate for a given species and, with this information, in designing forest restoration and conservation programs (Rehfeldt *et al.*, 2009; van Zonneveld *et al.*, 2009; Sáenz-Romero *et al.*, 2010).

The objectives of the present study were to determine: 1) whether there is genetic differentiation for quantitative traits among *L. elegans* populations, 2) whether genetic differentiation follows an altitudinal pattern or whether it is associated with other climatic variables, and 3) how much higher *L. elegans* populations should be moved to prevent adaptive lag and to realign the populations in a scenario of climate change, using the prediction of a climatic model.

Los objetivos del presente estudio fueron determinar: 1) si hay diferenciación genética para caracteres cuantitativos entre poblaciones de *L. elegans*, 2) si la diferenciación genética sigue un patrón altitudinal o asociado a otras variables climáticas, y 3) cuanto se deben desplazar altitudinalmente las poblaciones de *L. elegans* para evitar el desfase adaptativo y para reacoplar las poblaciones en un escenario de cambio climático, utilizando la predicción de un modelo climático.

Las hipótesis fueron: 1) hay diferenciación genética entre poblaciones de *L. elegans* como lo indican Lara-Cabrera *et al.* (2009); 2) las poblaciones originadas a menor altitud crecerán más que las originadas a mayor altitud, suponiendo que la variación estará asociada a un patrón altitudinal y que expresa el mismo patrón que otras especies forestales (las de menor altitud crecen más que las de mayor altitud; Sáenz-Romero *et al.*, 2012); 3) la temperatura y precipitación predicha para el año 2030 en los sitios donde ahora crecen las poblaciones será diferente a la contemporánea, pero el desacoplamiento puede mitigarse mediante una migración altitudinal hacia arriba (Sáenz-Romero *et al.*, 2010).

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de semilla

Se recolectó semilla de naturaleza exogámica de 11 individuos de cada una de 12 poblaciones naturales de *L. elegans* en un gradiente altitudinal, con una exposición suroeste en la zona de Mil Cumbres, en la región centro-este del estado de Michoacán, desde 2312 m hasta 2885 m de altitud (Cuadro 1). La recolección se realizó entre diciembre del 2008 y febrero del 2009. Se llamará procedencia a los sitios de origen donde se recolectó la semilla y población al conjunto de individuos de una procedencia representados en el experimento por las muestras.

Modelación climática

Para determinar una posible relación entre las variables de crecimiento y el clima (contemporáneo y futuro) de cada procedencia, se usaron las coordenadas geográficas y altitud de cada sitio de recolección y del sitio del ensayo para obtener una serie de valores de variables climáticas para el clima contemporáneo (promedio del período 1961-1990) y el clima futuro (promedio de la década centrada en el año 2030), con un modelo climático de "thin plate splines" desarrollado para

The hypotheses were 1) there is genetic differentiation among *L. elegans* populations, as indicated by Lara-Cabrera *et al.* (2009); 2) the populations from lower altitudes will grow more than those from higher altitudes, assuming that the variation will be associated with an altitudinal pattern and that it expresses the same pattern as other forest species (those from lower altitudes grow more than those from higher altitudes (Sáenz-Romero *et al.*, 2012); 3) the temperature and precipitation predicted for the year 2030 in the sites where the populations now grow will be different from contemporary temperature and precipitation, but the mismatch can be mitigated through migration to higher altitudes (Sáenz-Romero *et al.*, 2010).

MATERIALS AND METHODS

Seed collection

Seed of exogamic nature was collected from 11 individuals of each of the 12 natural populations of *L. elegans* along an altitudinal gradient of 2312 m to 2885 m with southeastern exposure in the Mil Cumbres zone of the east-central region of the state of Michoacán (Table 1). Collection was done between December 2008 and February 2009. The sites of origin where seed was collected will be denominated provenance, and the set of individuals of a provenance represented in the experiment by the samples will be called population.

Climate modeling

To determine a possible relationship between growth variables and climate (contemporary and future) of each provenance, geographic coordinates and altitude of each collection site and of the trial site were used to obtain a series of values of climatic variables for contemporary climate (average of the period 1961-1990) and future climate (average of the decade centered in the year 2030), with a "thin plate splines" climatic model developed for Mexico (Crookston, 2010; Sáenz-Romero *et al.*, 2010). This model is based on the interpolation of data surfaces using the software ANUSPLINE (Hutchinson, 2004), with normalized monthly data on temperature (maximum, average and minimum) and precipitation, from approximately 4000 weather stations in Mexico, southern US, Guatemala, Honduras and Cuba. The future climate models consist in newly adjusting the model with ANUSPLINE after modifying the monthly values of each weather station with estimations of the Intergovernmental Panel on Climate

México (Crookston, 2010; Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Este modelo se basa en la interpolación de superficies de datos usando el software ANUSPLINE (Hutchinson, 2004), con datos mensuales normalizados de temperatura (máxima, promedio y mínima) y precipitación, de aproximadamente 4000 estaciones climatológicas de México, sur de EE.UU., Guatemala, Honduras y Cuba. Los modelos de clima futuro consisten en ajustar nuevamente el modelo con ANUSPLINE pero después de modificar los valores mensuales de cada estación meteorológica, con estimaciones del Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC) (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Para el clima futuro se obtuvieron estimaciones de tres modelos de circulación global (Canadiense, Hadley y Física de Fluidos) y de dos escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero (CO₂, metano y otros). Los escenarios fueron A, elevadas emisiones; B, bajas emisiones. Esto resultó en seis estimaciones para cada sitio (3 modelos climáticos × 2 escenarios de emisiones), que se promediaron. Las variables estimadas fueron temperatura media anual (TMA), precipitación media anual (PMA), índice anual de aridez (IAA=(DD5^{0.5})/PMA; DD5=grados día >5 °C) (Sáenz-Romero *et al.*, 2010) (Cuadro 1). El índice de aridez está estrechamente relacionado con la distribución de especies y tipos de vegetación (Rehfeldt, 2006).

Establecimiento del experimento

La semilla recolectada en las 12 poblaciones fue limpiada y escarificada (inmersión por 30 min en H₂SO₄ al 97 % Fermnt[®] para reblandecer la testa), en el laboratorio de Genética Forestal del Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, en Morelia, Michoacán. La escarificación se realizó para asegurar la germinación al momento del establecimiento del experimento (Medina-Sánchez y Lindig-Cisneros, 2005). El ensayo de procedencias se estableció en un sitio abierto de bosque mixto de *Pinus pseudostrobus* Lindl., *Quercus* spp. y *Abies religiosa* (HBK) Schl. & Cham., a una altitud de 2700 m en el paraje La Cruz, cerca del poblado La Mina y el mirador Mil Cumbres (Michoacán). El sitio es muy cercano al sitio de origen de la población número 5 (Cuadro 1). En el sitio se eliminó la maleza y se cercó para evitar la depredación por animales. El diseño experimental del ensayo en campo fue de seis bloques completos al azar, con 12 poblaciones, y parcelas discontinuas con cinco individuos distribuidos al azar dentro de cada bloque. El espaciamiento fue 50 × 50 cm.

Para establecer el ensayo a finales de julio del 2009 en cada bloque se sembraron directamente las semillas escarificadas, sembrando tres semillas (3 cm entre una y otra, en triángulo) de una

Change (IPCC) (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). For the future climate, estimations were obtained from three models of global circulation (Canadian, Hadley and Physics of Fluids) and from two scenarios of greenhouse-effect gas emissions (CO₂, methane and others). The scenarios were A, high emissions; B, low emissions. This resulted in six estimations for each site (3 climatic models × 2 emissions scenarios), which were averaged. Estimated variables were mean annual temperature (MAT), mean annual precipitation (MAP), annual aridity index (AAI=(DD5^{0.5})/MAP; DD5=degree days >5 °C) (Sáenz-Romero *et al.*, 2010) (Table 1). The aridity index is closely related to species distribution and vegetation types (Rehfeldt, 2006).

Experimental setup

Seeds collected in the 12 populations were cleaned and scarified (immersion for 30 min in Fermnt 97 % H₂SO₄ to soften the testa) in the forest genetics laboratory at the Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. Scarification was done to assure germination in the experimental setup (Medina-Sánchez and Lindig-Cisneros, 2005). The provenance trial was set up in an open site of a mixed forest of *Pinus pseudostrobus* Lindl., *Quercus* spp and *Abies religiosa* (HBK) Schl. & Cham., at an altitude of 2700 m at the La Cruz site, near the town of La Mina and the lookout Mil Cumbres (Michoacán). The site is very near the site of origin of population number 5 (Table 1). Weeds were eliminated and the site was fenced to prevent depredation by animals. The experimental design of the field trial was six complete randomized blocks, with 12 populations and discontinuous plots with five individuals randomly distributed in each block. Spacing was 50 × 50 cm.

To set up the trial, at the end of July 2009, in each block three seeds from the same provenance were sown (3 cm apart, in triangle) 2.5 cm deep (Gómez-Romero and Lindig-Cisneros, 2009). One or two plants from the same population were then eliminated to prevent competition. Once the trial was set up, survival percentage (every month), growth in height (every other month, cm) and final dry weight (at 10 months, g) were obtained. Plant dry weight was evaluated in two blocks (one preliminary evaluation of dry weight of the plants eliminated in thinning the plot revealed large statistically significant differences among provenances; thus, it was considered that harvesting two blocks would be sufficient). To evaluate dry weight, the aerial part of each plant was collected, and the sample was dried in an oven (Feliza[®], Mexico) for 72 hours at 60 °C (Sáenz-Romero *et al.*, 2012).

Cuadro 1. Sitios de recolección de semilla de poblaciones de *Lupinus elegans*, sitio del ensayo de campo y estimaciones de temperatura media anual, precipitación e índice de aridez, contemporáneo y año 2030 (promedio de tres modelos climáticos y dos escenarios de emisiones).

Table 1. *Lupinus elegans* seed collection sites, field trial site and estimations of mean annual temperature, precipitation and aridity index. Contemporary and the year 2030 (average of three climate models and two emission scenarios).

Procedencia	Longitud O	Latitud N	Altitud (m)	Temperatura (°C)		Precipitación (mm)		Índice anual de aridez	
				Cont. [†]	2030	Cont. [†]	2030	Cont. [†]	2030
1	100° 49' 25"	19° 39' 58"	2885	13.3	14.8	1213	1127	0.0454	0.0531
2	100° 50' 13"	19° 41' 03"	2850	13.4	14.9	1226	1139	0.0452	0.0528
3	100° 49' 46"	19° 40' 49"	2800	13.6	15.1	1233	1144	0.0455	0.0531
4	100° 45' 59"	19° 36' 50"	2780	13.9	15.4	1205	1119	0.0474	0.0551
5	100° 45' 59"	19° 37' 20"	2650	14.4	15.8	1228	1139	0.0476	0.0552
6	100° 46' 00"	19° 37' 20"	2630	14.4	15.9	1232	1141	0.0476	0.0553
7	100° 52' 44"	19° 41' 07"	2627	14.2	15.7	1290	1196	0.0450	0.0523
8	100° 51' 17"	19° 40' 10"	2580	14.5	15.9	1276	1184	0.0460	0.0534
9	100° 51' 31"	19° 39' 51"	2480	14.9	16.3	1265	993	0.0474	0.1378
10	100° 46' 25"	19° 36' 57"	2480	15.0	16.5	1226	1136	0.0493	0.0567
11	100° 51' 36"	19° 39' 41"	2418	15.2	16.6	1245	1152	0.0489	0.0566
12	100° 51' 28"	19° 39' 15"	2312	15.7	17.1	1190	1101	0.0524	0.0604
	Promedio de las procedencias			14.3	15.8	1234	1130	0.0472	0.0618
Sitio [‡]	100° 45' 59"	19° 37' 20"	2700	14.4	15.8	1228	1139	0.0476	0.0552

[†] Clima contemporáneo, promedio 1961-1990. [‡] Sitio en campo del ensayo de procedencias. [§] Contemporary, average 1961-1990. [¶] Field site of the provenance trial.

misma procedencia a 2.5 cm de profundidad (Gómez-Romero y Lindig-Cimeros, 2009). Después se eliminó una o dos plantas de la misma población para evitar la competencia entre ellas. Una vez establecido el ensayo, se evaluó el porcentaje de supervivencia (cada mes), crecimiento en altura (cada dos meses, cm) y peso seco final (a los 10 meses, g). El peso seco de las plantas se evaluó en dos bloques (una evaluación preliminar del peso seco de las plantas eliminadas para dejar un solo individuo por parcela mostró grandes diferencias estadísticamente significativas entre procedencias, por lo cual se consideró que cosechar dos bloques sería suficiente). Para evaluar el peso seco se recolectó la parte aérea de cada planta y la muestra se secó en un horno (Feliza®, México) 72 h a 60 °C (Sáenz-Romero *et al.*, 2012).

Análisis estadístico

Para determinar diferencias significativas entre procedencias se realizaron análisis de varianza usando el procedimiento GLM (SAS, 2004), con el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + B_i^*P_j + \epsilon_{ijk}$$

donde Y_{ijk} =observación, μ =efecto de la media general, B_i =efecto del i -ésimo bloque, P_j =efecto de la j -ésima población, $B_i^*P_j$ =efecto de la ij -ésima interacción bloque* población, ϵ_{ijk} = error.

Statistical analysis

To determine significant differences between provenances, an analysis of variance was performed using the GLM procedure (SAS, 2004), with the following statistical model:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + B_i^*P_j + \epsilon_{ijk}$$

where Y_{ijk} =observation, μ =effect of the general mean, B_i =effect of the i th block, P_j =effect of the j th population, $B_i^*P_j$ =effect of the ij th interaction block*population, ϵ_{ijk} =error.

To evaluate the relationship among geographic characteristics of each provenance (altitude or climatic variables) and average growth of the population in the trial (plant height or aerial biomass), linear regression analysis were performed with the following model:

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 X_i + \epsilon_i$$

where Y_i =population mean (plant height or biomass), β_0 =intercept, β_1 =slope, X_i =altitude (m above sea level) or other climatic variable estimated of the i th provenance, ϵ_i =error.

Para evaluar la relación entre las características geográficas de cada procedencia (altitud sobre el nivel del mar o variables climáticas) y el crecimiento promedio por población en el ensayo (altura de planta o biomasa aérea), se realizaron análisis de regresión lineal con el siguiente modelo:

$$Y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 X_i + \epsilon_{ij}$$

donde Y_{ij} =media de la población (altura de planta o biomasa), β_0 =intercepto, β_1 =pendiente, X_i =altitud (m sobre el nivel del mar) u otra variable climática estimada de la i -ésima procedencia, ϵ_{ij} =error.

Se realizó una zonificación altitudinal para decidir la recolección y reubicación de semillas de *L. albus*, con fines de rehabilitación ecológica y conservación. La zonificación consistió en dividir el intervalo altitudinal de distribución natural de la especie en la región, en zonas o bandas altitudinales. La división se basó en encontrar experimentalmente la diferencia altitudinal entre medias por población, necesaria para considerar que dos poblaciones son genéticamente diferentes a partir de la diferencia mínima significativa (DMS) entre poblaciones para un carácter cuantitativo (Sáenz-Romero, 2004; Sáenz-Romero y Tapia-Olivares, 2008; Viveros-Viveros *et al.*, 2009), en este caso biomasa aérea. Para la estimación de la DMS se usó un valor elevado de error alfa ($\alpha=0.2$) porque ello conduce a reglas de manejo más conservadoras debido a que el valor resultante de intervalo de altitud (que hace a dos poblaciones significativamente diferentes) es menor, y por tanto habrá más restricciones en el movimiento de la semilla (Sáenz-Romero *et al.*, 2006). La delimitación altitudinal se realizó ajustando un modelo de regresión lineal del promedio del peso seco de la parte aérea por población contra la altitud de la procedencia. Con el valor de DMS para peso seco se encontró su equivalencia en diferencia altitudinal entre poblaciones. Luego se definió un límite altitudinal inferior de una primera zona altitudinal a la altitud predicha por la línea de regresión, correspondiente a la población de menor altitud; el límite superior de esa zona se definió con base a la DMS, y así sucesivamente se definieron los límites altitudinales para cada zona, hasta cubrir el intervalo altitudinal de *L. albus* en la región estudiada. Sáenz-Romero (2004) describe el método detalladamente.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de varianza mostró diferencias significativas entre poblaciones en altura de planta ($p \leq 0.001$) y peso seco de la parte aérea ($p \leq 0.001$), lo cual indica que las poblaciones están genéticamente

Alitudinal zoning was done to decide where to collect and relocate *L. albus* seeds for ecological rehabilitation and conservation. Zoning consisted in dividing the natural altitudinal distribution interval of the species in the region into zones or altitudinal bands. The division was based on finding, experimentally, the altitudinal difference between means by population, which is necessary to consider that two populations are genetically different as of the least significant difference (LSD) between populations for a quantitative trait (Sáenz-Romero, 2004; Sáenz-Romero and Tapia-Olivares, 2008; Viveros-Viveros *et al.*, 2009), in this case, aerial biomass. To estimate LSD, a high alpha error value was used ($\alpha=0.2$) because this leads to more conservative management rules since the resulting value of the altitude interval (which makes two populations significantly different) is smaller, and therefore, there will be more restrictions to seed movement (Sáenz-Romero *et al.*, 2006). Altitudinal delimitation was done by adjusting a linear regression model of the average dry weight of the aerial part by population against the provenance altitude. From the LSD value for dry weight, its equivalence was found in altitudinal difference between populations. A lower altitudinal limit of a first altitudinal zone was then defined at the altitude predicted by the regression line, corresponding to the population at the lowest altitude. The upper limit of this zone was defined on the basis of the LSD, and in this way, successively, the altitudinal limits were defined for each zone until the altitudinal range of *L. albus* in the region of study was spanned. Sáenz-Romero (2004) describes the method in more detail.

RESULTS AND DISCUSSION

The analysis of variance showed significant differences among populations in plant height ($p \leq 0.001$) and aerial dry weight ($p \leq 0.001$), indicating that the populations are genetically differentiated, while for survival there were no significant differences ($p=0.21$) (Table 2). This coincides with a genetic differentiation among populations of *L. albus* of Michoacán, described using quantitative traits and molecular markers (Lara-Cabrera *et al.*, 2009).

There was a significant pattern of variation among populations along the altitudinal gradient: the populations originating at higher altitudes were taller ($r^2=0.49$, $p=0.011$) and had more aerial biomass ($r^2=0.49$, $p=0.010$) (Figure 1), while populations originating at lower altitudes had shorter plants with less biomass. This altitudinal pattern was opposite of what was expected.

diferenciadas entre sí, mientras que para la supervivencia no hubo diferencias significativas ($p=0.21$) (Cuadro 2). Lo anterior concuerda con una diferenciación genética descrita entre poblaciones de *L. elegans*, de Michoacán, para caracteres cuantitativos y por marcadores moleculares (Lara-Cabrera *et al.*, 2009).

Hubo un patrón significativo de variación entre poblaciones a lo largo del gradiente altitudinal, donde las poblaciones originadas a mayor altitud presentan mayor altura ($r^2=0.49$, $p=0.011$) y mayor biomasa aérea ($r^2=0.49$, $p=0.010$) (Figura 1), mientras que poblaciones originadas a menor altitud presentan plantas con menor estatura y menor biomasa. Este patrón altitudinal fue contrario a lo esperado.

Hubo una asociación significativa entre la altitud de las procedencias y el índice anual de aridez (IAA); así, para el clima contemporáneo los sitios de menor altitud presentan valores mayores y por tanto son más áridos (más cálidos y más secos), mientras que en los sitios de mayor altitud hay valores de IAA menores y por tanto son menos áridos (menos cálidos y más húmedos) ($r^2=0.62$, $p=0.002$; Figura 2). Por tanto, es posible que el grado de aridez actúe como una importante presión de selección para diferenciar genéticamente a las poblaciones (Rehfeldt, 1989). También hubo una asociación significativa entre la biomasa aérea promedio por población y el índice de aridez

There was a significant association between provenance altitude and annual aridity index (AAI), in which for contemporary climate the sites at lower altitudes had higher values, and therefore, are more arid (hotter and drier), while the sites at higher altitudes had lower AAI values, and therefore, are less arid (cooler and more humid) ($r^2=0.62$, $p=0.002$; Figure 2). Therefore, it is possible that the degree of aridity imposes major selection pressure on populations, leading to genetic differentiation (Rehfeldt, 1989). There was also a significant association between average aerial biomass per population and the aridity index ($r^2=0.62$, $p=0.002$); populations collected from dry sites (lower altitude) produce plants with less biomass, while populations from less dry sites (higher altitude) produce plants with more biomass (Figure 3).

This can be interpreted in two nonexclusive senses: 1) it is possible that the populations of the more arid sites grew less as a strategy to avoid drought stress (Leviit, 1980; Sikuku *et al.*, 2010), and this is genetically conditioned, and 2) the *L. elegans* populations grow better in sites close to their place of origin; this was demonstrated in trials of translocation in common gardens (Lara-Cabrera *et al.*, 2009) and applies in our study because the field trial site is located near higher altitude populations (Table 1).

Cuadro 2. Porcentaje de contribución a la varianza total (%) y significancia (p), a partir de un análisis de varianza de las variables altura de planta, peso seco de la parte aérea y supervivencia, de 12 poblaciones de *Lupinus elegans* ensayadas en campo en la región de Mil Cumbres, Michoacán.

Table 2. Percentage of contribution to total variance (%) and significance (p), from an analysis of variance of the variables plant height, aerial dry weight and survival, of 12 *Lupinus elegans* populations field tested in the Mil Cumbres region, Michoacán.

C. V.	g. l.	Altura		Peso seco		Supervivencia	
		%	p	%	p	%	p
Bloque	5 [†]	9.4	0.001	0	0.55	8	0.001
Poblaciones	11	32.5	0.001	37.9	0.001	0.6	0.22
Poblaciones X Bloque	4 [‡]	4.5	0.33	0	0.98	2.1	0.29
Error	5	53.5		62.1		89.3	

Grados de libertad: [†] para peso seco = 1; [‡] para altura = 53, para peso seco = 10, y para supervivencia = 55; [§] para altura = 157, para peso seco = 66, para supervivencia = 288. Degrees of freedom: [†] for dry weight = 1; [‡] for height = 53, for dry weight = 10, and for survival = 55; [§] for height = 157, for dry weight = 66, for survival = 288.

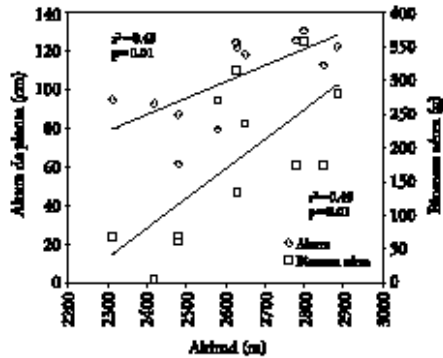


Figura 1. Relación entre promedio por población de altura de planta y biomasa aérea contra altitud del sitio de origen de 12 poblaciones de *Lupinus albus* ensayadas en la región de Mil Cumbres, Michoacán.

Figure 1. Relationship between population average plant height and aerial biomass and altitude of original site of 12 populations of *Lupinus albus* tested in the Mil Cumbres region, Michoacán.

($r^2=0.62$, $p=0.002$), donde poblaciones recolectadas de sitios secos (a menor altitud), producen plantas con una menor biomasa, mientras que poblaciones de sitios menos secos (a mayor altitud), producen plantas con mayor biomasa (Figura 3).

Esto puede interpretarse en dos sentidos no excluyentes: 1) es posible que el menor crecimiento de las poblaciones de los sitios más áridos sea una estrategia para evadir el estrés por sequía (Levitt, 1980; Sikuku *et al.*, 2010) y que esté genéticamente condicionado, y 2) las poblaciones de *L. albus* crecen mejor en sitios cercanos a su lugar de origen; esto se mostró en ensayos de translocación en jardín común (Lara-Cabrera *et al.*, 2009) y aplica en el presente estudio porque el sitio del ensayo de campo está ubicado cerca de las poblaciones de mayor altitud (Cuadro 1).

El análisis de regresión entre la altura de planta contra el IAA presentó una tendencia similar a la biomasa aérea, donde poblaciones originadas en sitios menos secos producen plantas de mayor estatura, y poblaciones de sitios más secos producen plantas de menor estatura. Sin embargo, esta tendencia no fue significativa ($r^2=0.16$, $p=0.20$).

El examen del gradiente ambiental altitudinal separando sus componentes en precipitación y

The regression analysis of plant height against AAI had a trend similar to that of aerial biomass; populations originating in less dry sites produced taller plants, and populations from drier plants produced shorter plants. However, this trend was not significant ($r^2=0.06$, $p=0.20$).

Examination of the environmental altitudinal gradient, separating its components into precipitation and temperature (for more clarity in this analysis, we consider mean annual temperature instead of day degrees), did not show significant association between precipitation and aerial biomass ($r^2=0.24$, $p=0.10$). This may be because the difference between the site with the most rain and that with the least is approximately 100 mm (Table 1). However, with a higher temperature at lower altitudes, the water balance is less favorable for the plant, compared with that of a site at higher elevation, lower temperature and the same precipitation, because evapotranspiration is higher

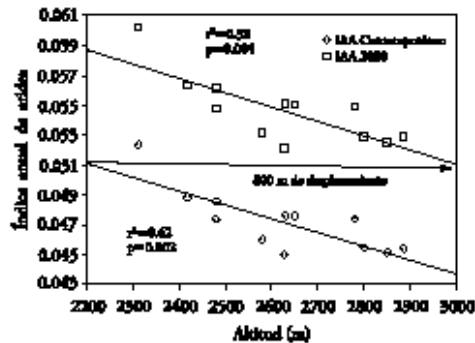


Figura 2. Relación entre índice anual de aridez (IAA) contemporáneas y futuro (año 2030), contra la altitud de los sitios de origen de 12 procedencias de *Lupinus albus* de la región de Mil Cumbres, Michoacán. La flecha indica el movimiento altitudinal hacia arriba necesario para resamplear en el año 2030 una población al clima para el cual está adaptado en el presente.

Figure 2. Relationship between contemporary and future annual aridity index (AAI) and the altitude of the sites of origin of 12 provenances of *Lupinus albus* in the Mil Cumbres region, Michoacán. The arrow indicates the upward altitudinal movement necessary for a population to resample in the year 2030 to a climate to which it is adapted now.

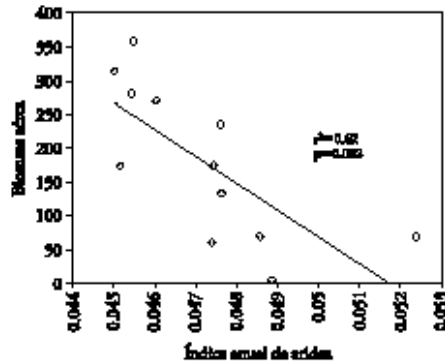


Figura 3. Relación entre biomasa aérea contra el índice de aridez de los sitios de procedencia de *Lupinus elegans* ensayados en la región de Mil Cambrés, Michoacán.
 Figure 3. Relationship between aerial biomass and aridity index of the provenance sites of *Lupinus elegans* tested in the Mil Cambrés, Michoacán.

temperatura (para mayor claridad en este análisis, considerando temperatura media anual en vez de grados día), no mostró una asociación significativa entre la precipitación de los sitios y la biomasa aérea de las plantas ($r^2=0.24$, $p=0.10$). Esto puede deberse a que la diferencia entre el sitio más lluvioso y menos lluvioso es aproximadamente 100 mm (Cuadro 1). Sin embargo, con una temperatura más elevada a menores altitudes, el balance hídrico es menos favorable para la planta, comparada con la de un sitio de mayor elevación, menor temperatura y la misma precipitación, debido a que la evapotranspiración es mayor en un sitio más cálido. Es decir, la falta de diferencias en precipitación no debe llevar a la conclusión de que no hay un gradiente de disponibilidad de humedad para la planta; porque sí lo hay, dado que en la región estudiada la precipitación no aumenta en paralelo al aumento de la temperatura causada por la disminución de la altitud.

En contraste, sí hubo una asociación significativa de la temperatura media anual con la biomasa aérea ($r^2=0.52$, $p=0.007$) (Figura 4). Esto muestra la mayor influencia de la temperatura para moldear la diferenciación genética entre poblaciones; además es un indicador de que las diferencias ambientales a lo largo del gradiente altitudinal en realidad están dominadas por la temperatura (Figura

in hotter sites. That is, the lack of differences in precipitation should not lead to the conclusion that there is no gradient of moisture available for the plant because there is, given that in the study region precipitation does not have increases parallel to increases in temperature caused by lower altitude.

In contrast, there was a significant association between mean annual temperature and aerial biomass ($r^2=0.52$, $p=0.007$) (Figure 4). This points to the greater influence of temperature in molding genetic differentiation among populations; moreover, it is an indicator that environmental differences along the altitudinal gradient are actually dominated by temperature (Figure 5). The results of studies on populations of forest species along environmental gradients in temperate zones show that temperature is what most limits plant growth (Rehfeldt *et al.*, 2009) and has the greatest effect on development phenology (Vitasse *et al.*, 2009b). Particularly for temperate climate leguminous plants, temperature is determinant in species distribution and adaptation, and in some cases, high temperatures adversely affect growth and dry matter production (Bascur, 1996).

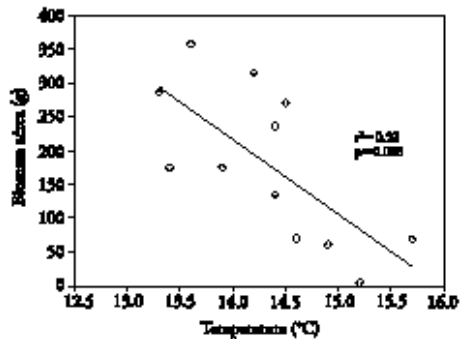


Figura 4. Relación entre el promedio por población de la biomasa aérea de las plantas, contra la temperatura media anual de los sitios de origen de 12 procedencias de *Lupinus elegans* ensayados en la región de Mil Cambrés, Michoacán.
 Figure 4. Relationship between population average aerial biomass and mean annual temperature of the sites of origin of 12 *Lupinus elegans* provenances tested in the Mil Cambrés region, Michoacán.

5). Los resultados de estudios entre poblaciones de especies forestales a través de gradientes ambientales en zonas templadas, muestran que la temperatura es el principal limitante en el crecimiento en plantas (Rehfeldt *et al.*, 2009), y la variable climática tiene el mayor efecto en la fenología del desarrollo (Vitasse *et al.*, 2009b) En particular, para leguminosas de climas templados la temperatura es determinante en la distribución y adaptación de las especies, y en algunos casos las altas temperaturas afectan adversamente el crecimiento y la producción de materia seca (Bascur, 1996).

Implicaciones de manejo en relación al cambio climático

Debido al calentamiento global, en México las temperaturas medias anuales aumentarían 1.5 °C en el año 2030, promediando las predicciones de seis escenarios climáticos derivados de la combinación de tres modelos de circulación global y dos escenarios de emisiones (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Esto pondrá a prueba la capacidad de adaptación de las especies y poblaciones a las nuevas condiciones ambientales y tendrían que adaptarse reduciendo o aumentando la velocidad de su crecimiento (Vitasse *et al.*, 2009c), u optar por migrar latitudinalmente hacia los polos o en altitud a mayor elevación (Lenoir *et al.*, 2008). Pero poblaciones de *Pinus sylvestris* en Siberia deberían migrar a una velocidad de 8 a 14 km al año, lo cual biológicamente es imposible (Tchebakova *et al.*, 2005). Para evitar un desfase adaptativo y afrontar estos cambios, la planeación de una migración asistida podría mitigar el efecto del cambio climático (Rice y Emery, 2003; McLachlan *et al.*, 2007).

Considerando el gradiente de temperaturas a lo largo del gradiente altitudinal en el área de estudio, sería necesario un movimiento de 300 m de altitud para que las poblaciones quedaran acopladas a la temperatura media anual a la cual están adaptadas ahora, pero que ocurrirá en el 2030 en otro sitio (Figura 6). Este movimiento altitudinal es de menor magnitud (menos de la mitad) que la predicha basada en el IAA (Figura 3). Para decidir cual es el movimiento correcto, sería necesario construir un modelo clima-planta específico para *L. elegans*, como los realizados para *Pinus chiapensis* (Sáenz-Romero *et al.*, 2010) o para *Picea chihuahuensis*, *P. marriana*

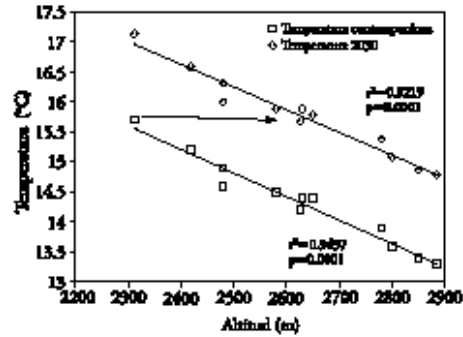


Figura 5. Relación entre la temperatura contemporánea y futura (2030) contra la altitud de origen de 12 poblaciones de *Lepidum elegans* ensayadas en la región de Mil Coahuiles, Michoacán. La flecha indica el movimiento altitudinal hacia arriba necesario para reacomodar en el año 2030 una población al clima para el cual está adaptada en el presente.

Figure 5. Relationship between contemporary and future (2030) temperature and altitude of origin of 12 *Lepidum elegans* populations tested in the Mil Coahuiles region, Michoacán. The arrow indicates the upward altitudinal movement necessary to reassign a population to a 2030 climate to which it is adapted now.

Implications for management relative to climate change

Because of global warming, in Mexico mean annual temperature will increase 1.5 °C by 2030, averaging the predictions of six climate scenarios derived from the combination of three models of global circulation and two scenarios of emissions (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). This will put to the test the species' ability to adapt to the new environmental conditions; they will have to adapt by reducing or increasing their growth rate (Vitasse *et al.*, 2009c) or by migrating latitudinally toward the poles or to higher elevations (Lenoir *et al.*, 2008). But *Pinus sylvestris* populations in Siberia will have to migrate at a rate of 8 to 14 km a year, which is biologically impossible (Tchebakova *et al.*, 2005). To prevent an adaptive lag and to deal with these changes, planning assisted migration could mitigate the effect of climate change (Rice and Emery, 2003; McLachlan *et al.*, 2007).

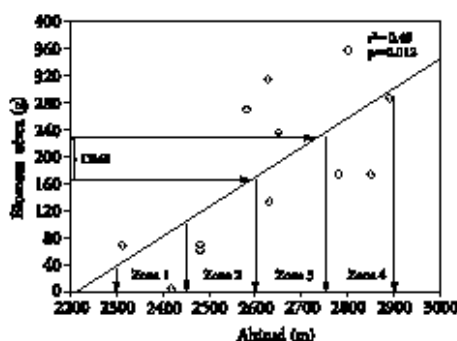


Figura 6. Límites de cuatro zonas altitudinales para la recolección y movimiento de semilla de *Lepidium elegans* en la región de Mil Cumbres, Michoacán, trasladando al encontrar la equivalencia de la diferencia mínima significativa (DMS) entre poblaciones para biomasa, en diferencia altitudinal entre poblaciones.

Figure 6. Limits of four altitudinal zones for collection and movement of *Lepidum elegans* seed in the Mil Cumbres region, Michoacán, determined by finding the equivalence of the least significant difference (LSD) between populations for biomass, in altitudinal difference between populations.

y *P. mexicana* (Ledig *et al.*, 2010), y así determinar cuáles variables climáticas son más importantes y la magnitud de importancia de cada una. Mientras no esté disponible ese modelo, probablemente es prudente realizar experimentalmente un movimiento altitudinal que sea el promedio entre la predicha por la temperatura media anual (300 m) y para el IAA (800 m); es decir, un movimiento de 550 m. Sin embargo, entre mayor sea el movimiento altitudinal, mayor será el riesgo de daño por heladas (Sáenz-Romero y Tapia-Olivares, 2008), por lo cual se debe realizar ensayos de migración cuantificando el daño por heladas. Para efectos de manejo cabe preguntarse: ¿cuándo realizarlo? ¿en un solo movimiento? Esto se discute a continuación en la sección de zonificación.

Zonificación altitudinal y migración asistida

Se construyó una zonificación altitudinal para sugerir el movimiento de semillas de *L. elegans* en la región de Mil Cumbres, Michoacán, usando los datos de biomasa aérea y altura de planta, porque fueron

Considering the temperature gradient along the altitudinal gradient in the study area, a movement of 300 m would be necessary to match the populations with the mean annual temperature to which they are now adapted, but which will occur in 2030 in another site (Figure 6). This altitudinal movement is of lesser magnitude (less than half) than the prediction based on AAI (Figure 3). To decide which is the correct movement, it would be necessary to construct a specific climate-plant model for *L. elegans*, such as those constructed for *Pinus chiapensis* (Sáenz-Romero *et al.*, 2010), *Picea chihuahuensis*, *P. marriessii* and *P. mexicana* (Ledig *et al.*, 2010), and in this way determine which climatic variables are most important and what the magnitude of the importance of each one is. As long as this model is not available, it is probably prudent to carry out an altitudinal movement experimentally using the average of that predicted by mean annual temperature (300 m) and that predicted for AAI (800 m), that is, a movement of 550 m. The higher the movement, however, the greater is the risk of damage from frost (Sáenz-Romero and Tapia-Olivares, 2008). For this reason, migration trials must quantify frost damage. For purposes of management, it is pertinent to ask when to move and in how many moves. This is discussed below in the section on zoning.

Altitudinal zoning and assisted migration

Altitudinal zones were constructed as a suggestion for *L. elegans* seed movement in the Mil Cumbres region of Michoacán using aerial biomass and plant height data since they were significant and had a well-defined altitudinal pattern. The LSD value ($\alpha=0.2$) between provenances was 68 g for aerial biomass (Figure 6) and 12 cm for plant height. When this value is translated to least significant altitudinal difference between populations, the value was 157 m altitudinal difference for biomass and 145 m for plant height. It is reasonable, therefore to consider that the populations differentiated approximately every 150 m of altitudinal change. With the interval of *L. elegans* altitudinal distribution in the region, four altitude zones were defined with the limits indicated in Figure 6 and Table 3.

The general guidelines for using the zoning are the following: 1) For ecological conservation and restoration, the seed collected in a zone should be

significativos y presentaron un patrón altitudinal bien definido. El valor de la DMS ($\alpha=0.2$) entre procedencias fue 68 g para biomasa aérea (Figura 6) y 12 cm para altura de planta. Al trasladar este valor a una diferencia altitudinal mínima significativa entre poblaciones, el valor fue 157 m de diferencia altitudinal para biomasa y 145 m para altura de planta. Es razonable por tanto considerar que las poblaciones se diferencian aproximadamente cada 150 m de cambio altitudinal. Con el intervalo de distribución altitudinal de *L. albus* en la región se definieron cuatro zonas altitudinales para *L. albus* con límites indicados en la Figura 6 y Cuadro 3.

Los lineamientos generales para la utilización de la zonificación son los siguientes: 1) Para conservación y restauración ecológica, las semillas recolectadas en una zona se deben usar dentro de la misma zona, o dentro de un intervalo de ± 75 m en altitud, entre el lugar donde se recolecta la semilla y el sitio a ser sembrado, lo que corresponde a la mitad de la anchura de una zona altitudinal; así se esperaría mantener la adaptación de los genotipos al ambiente del sitio de plantación. 2) Para adaptarse al cambio climático se sugiere desplazarse hacia arriba el máximo del ancho de la zona altitudinal (150 m), en al menos tres ocasiones sucesivas entre el presente y el año 2030, a fin de aproximarse al movimiento altitudinal requerido de 550 m, que es un promedio de lo predicho con base en la temperatura (300 m) y en base al IAA (800 m); tal movimiento es viable porque el tiempo generacional es relativamente corto, de 4 a 5 años (Dunn, 2001). En términos generales, podría hacerse un movimiento altitudinal, de manera sucesiva, cada seis años (en 2012, 2018 y 2024), para acoplarse al año 2030.

used within the same zone, or within an interval of ± 75 m altitude between the seed recollection site and the planting site; this is half the width of an altitudinal zone. In this way, it is hoped to maintain the adaptation of the genotypes to the environment of the plantation site. 2) For adaptation to climate change, an upward movement of the entire width of the altitudinal zone (150 m) at least three times between now and the year 2030 is suggested in order to approximate the required 550 m altitudinal movement, which is the average of that predicted on the basis of temperature (300 m) and of IAA (800 m). This movement is feasible because generational time is relatively short, 4 to 5 years (Dunn, 2001). In general terms, an altitudinal movement could be done successively every six years (in 2012, 2018, and 2014) to match the conditions of the year 2030.

Perspectives and limitations. During the time the migrated populations remain in the plantation site, there will a certain degree of genetic flow between these and the local neighboring populations. This could be positive as it would increase genetic diversity and broaden the genetic base on which natural selection acts. However, it would be negative in that it decreases adaptation to a climate that will be increasingly dry since the migrated population would be “contaminated” by local alleles adapted to the original climate of the site (colder and more humid). The larger the migrated population, the less would be the effect of genetic flow on the migrated population. The shape and size of the migrated populations is a study still to be undertaken.

Cuadro 3. Amplitudes y límites de cuatro zonas altitudinales para la recolección y movimiento de semillas de *Lupinus albus* en la región de Mil Cumbres, Michoacán.

Table 3. Width and limits of four altitudinal zones for collection and movement of *Lupinus albus* seed in the Mil Cumbres region, Michoacán.

Zona de semilla	Límite altitudinal (m)		Amplitud (m)	Intervalo (\pm)
	Inferior	Superior		
1	2300	2450	150	75
2	2450	2600	150	75
3	2600	2750	150	75
4	2750	2900	150	75

Perspectivas y limitaciones. Durante el tiempo que permanecen las poblaciones migradas en el sitio de plantación, habría cierto grado de flujo genético con las poblaciones locales vecinas. Esto sería positivo en cuanto a que aumentará la diversidad genética y ampliará la base genética sobre la cual actuará la selección natural. Sin embargo, sería negativo en cuanto a que disminuirá la adaptación a un clima que será cada vez más seco, al ser la población migrada "contaminada" por alelos locales adaptados para el clima original del sitio (más frío y húmedo). El efecto del flujo genético con las poblaciones locales sería menos relevante para la población migrada entre más grande sea ésta. La forma y tamaño que deberían tener las poblaciones migradas, es un tema aún por desarrollar.

Hay conclusiones derivadas acerca de las diferencias genéticas entre poblaciones que surgen a partir de un ensayo de procedencias ubicado en un solo sitio. Por tanto, no se cuantificaron las diferencias del crecimiento debidas a efectos ambientales, a la interacción genotipo×ambiente ni a la plasticidad fenotípica, para lo cual se requerirían al menos dos sitios de ensayo donde las poblaciones evaluadas sean desplazadas de manera recíproca preferentemente. Es posible que en sitios de ensayo con climas diferentes, las procedencias de *L. elegans* habrían mostrado un patrón de variación diferente. Por ello, es recomendable continuar con este tipo de ensayos en más de una localidad simultáneamente, de preferencia a lo largo de gradientes ambientales.

CONCLUSIONES

Hubo un patrón altitudinal en el cual poblaciones de *L. elegans* procedentes de una altitud menor producen plantas de menor altura y biomasa aérea, que poblaciones procedentes de altitud mayor, las que muestran altura y biomasa mayor. Las diferencias genéticas entre poblaciones son el resultado de adaptación a los gradientes ambientales.

Para reacoplar las poblaciones de *L. elegans* al clima para el cual están adaptadas y que ocurrirá en otro sitios, sería necesario realizar una migración asistida altitudinalmente hacia arriba, desplazando las poblaciones 550 m, en tres movimientos sucesivos de 150 m cada uno, en los años 2012, 2018 y 2024.

Conclusions are derived on genetic differences among populations from a single-site provenance trial. Therefore, quantification was not done on differences in growth due to environmental effects, the interaction genotype×environment, nor phenotypic plasticity, for which at least two sites are required where the evaluated populations are preferably displaced reciprocally. It is possible that in trial sites with different climates, the *L. elegans* provenances would have shown a different pattern of variation. For this reason, it is recommendable to continue this type of trial simultaneously in more than one location, preferably along environmental gradients.

CONCLUSIONS

There was an altitudinal pattern in which *L. elegans* populations from lower altitudes produced shorter plants and less aerial biomass than populations from higher altitudes, which were taller and produced more biomass. The genetic differences among populations result from adaptation to environmental gradients.

To realign the *L. elegans* populations with a climate for which they are adapted but which will occur in other sites, it will be necessary to carry out altitudinally upward assisted migration, moving populations 550 m in three successive movements of 150 m each in the years 2012, 2018 and 2024.

—End of the English version—



AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento del Fondo Mixto CONA-CyT-Michoacán (FOMIX 2009-127128), de la Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH y de fondos Institucionales del CIEco-UNAM. Se agradece la ayuda de Esperanza Loya, Lorena Ruíz, Alfredo Camarillo y otras personas en el establecimiento, mantenimiento y evaluación del ensayo. Comentarios de Horacio Paz y Erick de la Barrera (CIEco-UNAM), de Philippe Lobit (IIAF-UMSNH) y de tres revisores anónimos, contribuyeron a mejorar significativamente el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Alvarado-Sosa, P., A. Blanco-García, and R. Lindig-Cisneros. 2007. Test of alternative nursery propagation conditions for *Lupinus albus* Kunth plants, and effects on field survival. *Rev. Fitotec. Mex.* 30(2): 201-204.
- Bascur, G. 1996. Caracterización del crecimiento y comportamiento agronómico del Lupino (*Lupinus angustifolius*) en el Secano centro norte. *In: Avances de Investigación en Lupino. Serie Carillanca.* 51: 68-76.
- Crookston, N. L. 2010. Research on Forest Climate Change: Potential Effects of Global Warming on Forests and Plant Climate Relationships in Western North America and Mexico. <http://forest.moscowfl.wsu.edu/climate/> (Consultado: julio, 2010).
- Dunn, D. B. 2001. *Lupinus*. *In: Calderón de R. G. R., y J. Rzedowski. Flora Fanerogámica del Valle de México.* Ed. Instituto de Ecología, A. C., CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán México. pp: 290-300.
- Fitzpatrick, C. M., D. A. Gove, J. N. Sanders, and R. R. Dunn. 2008. Climate change, plant migration, and range collapse in a global biodiversity hotspot: the Banksia (Proteaceae) of Western Australia. *Global Change Biol.* 14: 1337-1352.
- Gómez-Mendoza, L., and L. Arriaga. 2007. Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biol.* 21(6): 1545-1555.
- Gómez-Romero, M., y R. Lindig-Cisneros. 2009. Emergencia de plántulas de *Lupinus albus* Kunth y *Crotalaria pumila* Ort (Fabaceae) de semillas sembradas a diferentes profundidades. *Biológicos* 11: 37-42.
- Hutchinson, M. F. 2004. ANUSPLIN version 4.3 user guide. Centre for Resource and Environmental Studies, The Australian National University, Canberra, 54 p.
- Lara-Cabrera, S., N. Alejandre-Melena, E. Medina-Sánchez, and R. Lindig-Cisneros. 2009. Genetic diversity in populations of *Lupinus albus* Kunth, implications for ecological restoration. *Rev. Fitotec. Mex.* 32: 79-86.
- Ledig, F. T., G. E., Rehfeldt, C. Sáenz-Romero, and C. Flores-López. 2010. Projections of suitable habitat for rare species under global warming scenarios. *Am. J. Bot.* 97(6): 970-987.
- Lenoir, J., J. C. Gégout, P. A. Marquet, P. de Ruffray, and H. Brisse. 2008. A significant upward shift in plant optimum elevation during the 20th Century. *Science* 320: 1768-1770.
- Levitt, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Vol II. Water, radiation, salt and others. Academic Press, New York. 606 p.
- Lindig-Cisneros, R., y A. Blanco-García, C. Sáenz-Romero, P. Alvarado-Sosa, y N. Alejandre-Melena. 2007. Restauración adaptable en la meseta Purépecha, Michoacán, México: hacia un modelo de estados de transiciones. *Soc. Bot. Méx.* 80: 25-31.
- McLachlan, J., J. J. Hellmann, and M. W. Schwartz. 2007. A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Cons. Biol.* 21: 297-302.
- Medina-Sánchez, E. I., and R. Lindig-Cisneros. 2005. Effect of scarification and growing media on seed germination of *Lupinus albus*. *H. B. K. Seed Sci. Technol.* 33: 237-241.
- Oleskyn, J., P. B. Reich, M. G. Tjoelker and W. Chalupka. 2001. Biogeographic differences in shoot elongation pattern among European Scots pine populations. *For. Ecol. Manage.* 148(1-3): 207-220.
- Pearson, R. G. 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends Ecol. Evol.* 21(3): 111-113.
- Rehfeldt, G. E. 1989. Ecological adaptations in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *Glauca*): a synthesis. *For. Ecol. Manage.* 28: 203-215.
- Rehfeldt, G. E. 2004. Interspecific and intraspecific variation in *Ficus engelmannii* and its congeneric cohort: biosystematics, geneecology and climate change. *Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-134.* USDA For. Serv. 18 p.
- Rehfeldt, G. E. 2006. A spline model of climate for the western United States. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-165.* Fort Collins, Colorado, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 21 p.
- Rehfeldt, G. E., D. E. Ferguson, and N. L. Crookston. 2009. Aspen, climate and sudden decline in western USA. *For. Ecol. Manage.* 258: 2353-2364.
- Rehfeldt, G. E., N. L. Crookston, C. Sáenz-Romero, and E. Campbell. 2012. North American vegetation analysis for land use planning in a changing climate: A statistical solution to large classification problems. *Ecological Applications* 22(1): 119-141.
- Rice, K. J., and N. C. Emery. 2003. Managing microevolution: restoration in the face of global change. *Frontiers Ecol. Environ.* 1: 469-478.
- Sáenz-Romero, C. 2004. Zonificación estatal y altitudinal para la colecta y movimiento de semillas de coníferas en México. *In: Vargas-Hernández J. J., B. Bermejo-Velázquez, y F. T. Ledig (eds). Manejo de Recursos Genéticos Forestales.* México, CONAFOR-Comisión Forestal de América del Norte. pp: 72-86.
- Sáenz-Romero, C., R. Guzmán-Reyna and G. E. Rehfeldt. 2006. Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, México; implications for seed zoning, conservation of forest genetic resources, tree breeding and global warming. *For. Ecol. Manage.* 229: 340-350.
- Sáenz-Romero, C., and B. Tapia-Olivares. 2008. Genetic variation in frost damage and seed zone delineation within an altitudinal transect of *Pinus devoniana* (*P. michoacana*) in Mexico. *Silvae Genetica* 57(3): 165-170.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu, and B. A. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102: 595-623.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, J. C. Soto-Correa, S. Aguilar-Aguilar, V. Zamarripa-Morales, and J. López-Upton. 2012. Altitudinal genetic variation among *Pinus pseudostrobus* populations from Michoacán, México; two location shadehouse test results. *Rev. Fitotec. Mex.* 35(2): 111-120.
- SAS Institute Inc. 2004. SAS / STAT 9.1 User's Guide. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, USA. 4975 p.
- Sikuku P. A., G. W. Netondo, J. C. Onyango and D. M. Musyimi. 2010. Effects of water deficit on physiology and morphology of three varieties of nERICA rainfed rice (*Oryza sativa* L.). *J. Agric. Biol. Sci.* 5(1): 23-28.
- Tchebakova, N. M., G. E. Rehfeldt, and E. I. Parfenova. 2005. Impacts of climate change on the distribution of *Larix* spp.

- and *Pinus sylvestris* and their climatypes in Siberia. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Change* 11(4): 861-882.
- van Zonneveld, M., J. Koskela, B. Vinceti, y A. Jarvis. 2009. Repercusiones del cambio climático en la distribución de los pinos tropicales en Asia sudoriental. *Unasylva* 60: 231-232.
- Viveros-Viveros, H., C. Sáenz-Romero, J. J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, G. Ramírez-Valverde, and A. Santacruz-Varela. 2009. Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: Height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *For. Ecol. Manage.* 257: 836-842.
- Vitasse, Y., A. J. Porté, A. Kremer, R. Michalet, and S. Delzon. 2009a. Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecology* 161: 187-198.
- Vitasse, Y., S. Delzon, C. C. Bresson, R. Michalet, and A. Kremer. 2009b. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Can. J. For. Res.* 39: 1259-2009.
- Vitasse, Y., S. Delzon, E. Dufrêne, J. Y. Pontaillet, J. M. Louvet, A. Kremer, and R. Michalet. 2009c. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar response? *Agric. For. Meteorol.* 149:735-744.
- White, T. I., W. T. Adams, and D. B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CABI Publishing, Oxfordshire, UK.
- Zobel, B. y J. Talbert. 1988. *Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales*. Limusa, México, D. F. 545 p.

Capítulo II

The neotropical shrub *Lupinus elegans*, for temperate forest, may not adapt to climate change

Author Query Form

Journal: PLB

Article: 716

Dear Author,

During the copy-editing of your paper, the following queries arose. Please respond to these by marking up your proofs with the necessary changes/additions. Please write your answers on the query sheet if there is insufficient space on the page proofs. Please write clearly and follow the conventions shown on the attached corrections sheet. If returning the proof by fax do not write too close to the paper's edge. Please remember that illegible mark-ups may delay publication.

Many thanks for your assistance.

Query reference	Query	Remarks
1	AUTHOR: Please check that authors and their affiliations are correct.	

Table 1. Localities where the seeds of *Lupinus elegans* were collected

Site	latitude	longitude	altitude (m)	minimum temperature (°C)	maximum temperature (°C)
Puerto	19°32'28"	-100°46'25"	2885	2.9	23.2
García					
Mé	19°37'28"	-100°46'25"	2650	3.3	24.5
Cumbare					
La Cruz					
San José de	19°32'51"	-100°51'31"	2480	3.9	25.0
La Cumbare					
La Puente					
Mé Cumbare	19°36'57"	-100°46'25"	2480	3.5	24.8
Caracol					
San José de	19°32'15"	-100°51'28"	2312	5.0	25.8
La Cumbare					
La Cerepa					

(Medina-Sánchez & Lindig-Cisneros 2005), the seeds were planted in plastic containers (375 ml volume) with a 2:1 mix of a commercial potting mixture (CrisiRoot, Sistemas Agrícolas, Uruapan, Michoacán, Mexico) and washed silica sand. The experiment was established on 28 August 2009 in a shade-house at the Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México (19°38'55.9" N, 100°13'43.7" W; 1967 m a.s.l.), where nine seeds from each population were planted and irrigated weekly to field capacity over 7 months, after which temperature tolerance measurements were conducted.

Tolerance to extreme temperatures was determined in April–May 2010 by measuring electrolyte leakage, an indicator of cell membrane integrity (Didion-Zepf & Nobel 1982; Ormond *et al.* 1994; Drennan 2009). Leaf discs, 5 mm in diameter, were obtained with a cork borer, surface-washed with deionised distilled water, and placed in 1.5-ml microtubes containing damp cotton to prevent desiccation. The leaf discs were incubated at a given temperature for 1 h, after which a disc was removed from the microtube, placed in a glass vial containing 15 ml deionised distilled water and shaken at 200 rpm for 40 min. A second disc was boiled for 5 min to disrupt cell membranes, leading to maximum electrolyte leakage, before being placed in the shaker as described above. Electrical conductivity was measured with an Orion-3 conductivity meter (Thermo Electron Corp., Marietta, OH, USA) and electrolyte leakage was expressed as a percentage of the maximum. For the remaining leaf discs, the temperature was changed for additional successive 1-h-long incubation periods and the process was repeated until maximum electrolyte leakage was attained.

The temperature at which half of maximum electrolyte leakage occurred (LT₅₀) for both the low and high incubation temperatures was identified (see Nobel *et al.* 2002 for a detailed description). These LT₅₀ values have been found to be good predictors of extreme temperature tolerance in the field (Nobel *et al.* 2002; Drennan 2009). Differences among the resulting LT₅₀ for plants from the different locations were evaluated with a one-way ANOVA.

In order to evaluate the vulnerability of *L. elegans* to climate change, the LT₅₀ were contrasted with the temperature norms and seven scenarios of future climate for the region where the

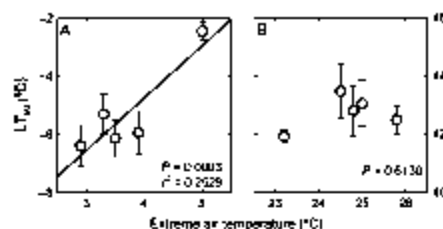


Fig. 1. Temperature tolerance to extreme temperatures for *Lupinus elegans* from west-central Mexico. The temperatures at which half electrolyte leakage occurs (LT₅₀) are shown as influenced by the prevailing low (A) or high (B) air temperatures at sites where seeds were collected. Data are shown as mean \pm SE ($n = 12$ individuals per site).

seeds had been collected (Table 1). Climate data and scenarios of future climate were obtained from a publicly available database (Rehfeldt *et al.* 2006; Crookston 2010; Saenz-Romero *et al.* 2010). In particular, the study considered results of calculations performed with three general circulation models (gcm) for four carbon emission trajectories (Canadian gcm: A1B, A2, and B1; Geophysical Fluid Dynamics Laboratory gcm: A2 and B1; Hadley gcm: A2 and B2; Saenz-Romero *et al.* 2010). Statistical comparisons among the climate change scenarios were conducted with two-way ANOVAs (factors were scenario and year). Statistical analyses were conducted with SAS v. 6.3 (SAS Institute, Raleigh, NC, USA).

RESULTS

The minimum air temperature for January, the coldest month ($R^2 = 0.792$ from a linear regression; Table 1), and maximum temperature for May, the warmest month ($R^2 = 0.972$; Table 1), were positively correlated with altitude of the collection sites. In turn, tolerance to low temperatures in *L. elegans* responded to the minimum air temperature (Fig. 1A; $P = 0.0003$). Plants from colder sites required a lower temperature to cause 50% electrolyte leakage (LT₅₀), ranging from -6.4 ± 0.7 °C for plants from a site where the minimum temperature was 2.9 °C, to -2.4 ± 0.3 °C for plants from a site where the minimum temperature was 5.0 °C. Thus, a shift of -1.27 °C occurred in the LT₅₀ for each decrease of 1 °C in air temperature. In contrast, high temperature tolerance did not respond to the maximum air temperature (Fig. 1B; $P = 0.6130$); rather, the LT₅₀ averaged 42.8 ± 0.3 °C. Therefore, these plants were not well adapted to increasing air temperatures occurring along the elevation gradient considered here.

The seven climate change scenarios considered in the present work consistently estimated that air temperature increments will occur within the present century for the region where the seeds of *L. elegans* were collected (Fig. 2). In particular, for the minimum air temperature of the coldest month, currently 2.9 ± 0.3 °C, the various scenarios estimated different air warming patterns (Table 2), which by the year 2090 could span from 4.2 ± 0.2 °C (from the B1 trajectory estimated in the GFDL general circulation model) to 7.5 ± 0.1 °C (A2, Hadley).

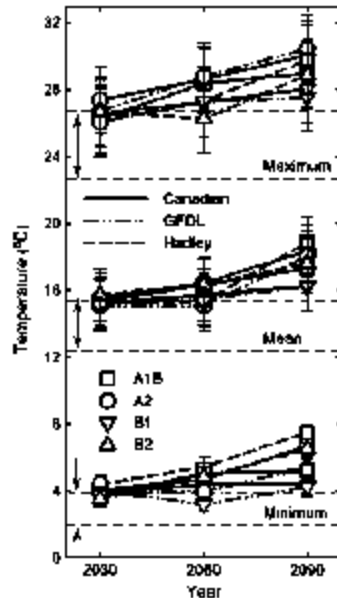


Fig. 2. Climate change scenarios for the region of Mi Cumbres, Michoacán, where seeds of *Lupinus elegans* were collected. Data represent average \pm 95% confidence interval ($n = 5$ sites) for the estimated annual minimum, mean and maximum air temperature during the 21st century. The gray bands contained within dashed lines and marked with arrows indicate the span of the 95% confidence interval for the climate norms of the region. The Canadian (solid line), Geophysical Fluid Dynamics Laboratory (dashed and dotted line) and Hadley (dashed line) general circulation models were used to estimate scenarios for A1B (squares), A2 (circles), B1 (downward triangles) and B2 (upward triangles) trajectories of greenhouse gas emissions.

Table 2. Two-way ANOVAs for climate change scenarios from the region of Mi Cumbres, Michoacán, where seeds of *Lupinus elegans* were collected. Within a column, F-values with one asterisk (*) were significant at $P < 0.05$, while those with two asterisks (**) were significant at $P < 0.0001$.

factors	minimum air temperature		mean air temperature	maximum air temperature
	df	F	F	F
scenario	6	1.91	33.01**	2.60*
year	2	29.15**	150.90**	21.90**
scenario \times year	12	1.19	11.71**	0.70

No differences were found among the scenarios for the future mean air temperature, which in combination predicted that it might reach 17.5 ± 0.2 °C in 2090, i.e. 3.6 °C warmer than the norm (Table 2, Fig. 2). With respect to the maximum air temperature that is currently 24.7 ± 0.7 °C, differences were found among the scenarios considered and temperatures

tended to increase with time (Table 2, Fig. 2). However, the fact that the interaction of scenario \times year was not significant indicates that the models estimated different rates of change that may result in maximum air temperatures ranging from 27.5 ± 0.7 °C (B1, GFDL) to 30.5 ± 0.7 °C (A2, GFDL) in 2090.

DISCUSSION

Extreme temperatures can be more restrictive for the extent of a species' distribution than the prevailing mean air temperature (Drennan 2009; Behreldt *et al.* 2009; Vitasse *et al.* 2009). For instance, an altitudinal differentiation occurs for the distribution of Mexican pines as a result of the inability of this species from lower elevations to tolerate decreasing air temperatures. Indeed, *Pinus oocarpa* is found in warmer sites at lower elevations than *P. devoniana* (syn. *P. michoacana*), which occurs at lower elevations than *P. pseudostrobus* and *P. montezumae* var. *rudis* (Endl.) Shaw (syn. *P. hartwegii*; Sáenz-Romero *et al.* 2010).

In the present work, an adaptation to low air temperature was found for *L. elegans*. Individuals from colder sites were able to withstand lower temperatures than their counterparts from warmer sites. Indeed, a genetic differentiation has been confirmed among these and other populations of *L. elegans* within the study region (Lara-Cabrera *et al.* 2009; Soto-Correa *et al.* 2012). In contrast, no pattern was found in response to high temperatures, as the plants from different locations along the altitudinal gradient showed a similar response. Thus, natural history plays an important role in the tolerance of plant species to extreme temperatures. Arguably, the relatively mild high temperatures prevalent within the area of distribution did not exert selective pressure for high temperature-tolerant genotypes of *L. elegans*. A contrasting example can be illustrative: for plants in the Cactaceae native to environments with high temperatures, the high LT_{50} increases by 0.53 °C per each 1 °C increase in air temperature, while the low LT_{50} decreases by a mere 0.07 °C per each 1 °C decrease in air temperature (Drennan 2009).

The estimated anomalies in mean and maximum temperatures were higher than for the minimum temperature. Considering that the distribution of *L. elegans* did not appear to be limited by low temperatures, no changes in its geographic distribution can be expected. However, these increasingly warmer winters may lead to a reduction in the low temperature necessary for the onset of reproductive development (Rahman & Gladstone 1972; de la Barrera *et al.* 2009). For example, seedlings of *L. albus* in South Africa require temperatures below 5 °C at the time of emergence in a site where the annual minimum air temperature is close to 5 °C (Keeve *et al.* 2000); however, the cold requirements for *L. elegans* have not yet been determined.

The impending climate change in west-central Mexico poses special threats to the prevalence of species with temperate affinity, given their restricted altitudinal distribution. The capacity of individual species to adapt to higher temperatures, along with the severity of actual climate anomalies, will greatly influence the future composition of plant communities in the region. The physiological approach utilized in the present work can improve our ability to estimate the responses of other plant species to climate change.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was funded by the Dirección General del Personal Académico, UNAM (PAPIIT IN224910) and CONACYT (FO-MIX-MICH 2009-422428). JCS-C holds a doctoral fellowship from Mexico's Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CO-

NACYT). This work was completed while EdIB was a recipient of the 2012–13 Fundación México en Harvard 'Antonio Madero' visiting scholar fellowship and a sabbatical leave fellowship from CONACYT.

REFERENCES

- de la Barera E, Smith WKE (2009) Epiloge. In: de la Barera E, Smith WKE (Eds), *Perspectives in biophysical plant ecophysiology: a tribute to Jack S. Nobel*. UNAM, Mexico City, Mexico, pp 593–597.
- de la Barera E, Pimentel-Santini E, Schendube JE (2009) Reproductive ecophysiology in de la Barera E, Smith WKE (Eds), *Perspectives in biophysical plant ecophysiology: a tribute to Jack S. Nobel*. UNAM, Mexico City, Mexico, pp 301–335.
- Blanco-García A, Sienz-Romero C, Martínell C, Alvarado-Sosa P, Lindig-Cisneros E (2011) Niche-plant and matching criteria on three conifer species in a Mexican temperate forest. *Ecological Engineering*, 37, 994–996.
- Cody M.L. (1975) Towards a theory of continental species diversity. In: Cody M.L., Diamond J.M. (Eds), *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, MA, USA, pp 214–257.
- Cookson N.L. (2008) *Research on forest climate change: potential effects of global warming on forest and plant climate relationships in Western North America and Mexico*. Available from <http://forest.moscow.slu.se/edu/Minuto/> (accessed 24 April 2011).
- Didden-Zappé B, Nobel P.S. (1982) High temperature tolerance and heat acclimation of *Quercus agrifolia*. *Oecologia*, 52, 176–180.
- Dorman P.M. (2009) Temperature influences on plant species of a semi-arid region with emphasis on CAM succulents. In: de la Barera E, Smith WKE (Eds), *Perspectives in biophysical plant ecophysiology: a tribute to Jack S. Nobel*. UNAM, Mexico City, Mexico, pp 57–94.
- Durr D.R. (2001) *Lupinus*. In: Calderón de F.G.R., Radowski J. (Eds), *Flora forestal del Valle de México*. Instituto de Ecología/CONABIO, Xicmucan, Mexico, pp 200–200.
- Eliot J, Graham C.H., Anderson R.P., Daskal M, Kemmer S, Ganan A, Hyslop R.J., Hartmann F, Leathwick J.R., Lehman A, Li J., Lohmann L.G., Loufati B.A., Manton G, Morici C, Nakamura M, Nakamura Y, Ostrom J.M.C., Reardon A.T., Phillips S.J., Richardson K.S., Sitchin-Pereira R., Shapiro R.B., Sobrón J., Wilkins S, Witt M.S., Zimmerman S. E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distribution from occurrence data. *Biography*, 29, 129–151.
- Gómez-Medina L, Aragón L (2007) Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biology*, 21, 1545–1555.
- Keese R., Lutzner L, Krüger G.H.J. (2000) Effects of temperature and photoperiod on day to flowering, yield and yield components of *Lupinus albus* (L.) under field conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 184, 187–196.
- Lara-Chavez S, Alejandro-Molina N, Medina-Sánchez E, Lindig-Cisneros E (2009) Genetic diversity in populations of *Lupinus albus* L.: implications for ecological restoration. *Revista Mexicana de Biología*, 32, 79–86.
- Lenoir J, Gignat JC, Marquet P.A., Ruffroy P, Braze H. (2006) A significant upward shift in plant optimum elevation during the 20th Century. *Science*, 320, 1768–1771.
- Martini-Meyer E (2005) Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Modernity Information*, 2, 42–55.
- MilMahon S.M., Hartman S.P., Armbuster W.S., Bartlett P.J., Beale C.M., Edwards M.E., Kange J, Midgley G, Morin X., Prence L.C. (2011) Improving assessment and modeling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 249–259.
- Medina-Sánchez E, Lindig-Cisneros E (2005) Effect of fertilization and sowing mode on seed germination of *Lupinus albus* L. B. S. *Soil Science and Technology*, 33, 257–261.
- Nobel P.S., de la Barera E, Selman D.W., Uehony J. H., Zera S.R. (2002) Temperature limitations for cultivating olive trees in California. *Medicago*, 49, 228–236.
- Ormond C.S., Adams W.W. III, Stanley D.S. (1994) Crassulacean acid metabolism. In: Ponce R.W., Ehleringer J., Mooney H.A., Rundel P.W. (Eds), *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. Chapman & Hall, New York, USA, pp 255–280.
- Rahman M.S., Glendon J.S. (1972) Control of lupin flower initiation by vernalization photoperiod and temperature under controlled environment. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, 12, 638–645.
- Rehfeldt G.E., Cookson N.L., Wansell V.M., Evans S. J. (2006) Empirical analysis of plant–climate relationships for the western United States. *Journal of Horticultural Science*, 137, 1125–1130.
- Rehfeldt G.E., Bergeson D.B., Cookson N.L. (2009) Arid, climate and madden decline in western USA. *Forest Ecology and Management*, 258, 2353–2364.
- Rehfeldt G.E., Cookson N.L., Sienz-Romero C., Campbell E. (2012) North American vegetation model for land-use planning in a changing climate: a solution to large classification problems. *Ecological Applications*, 22, 119–141.
- Ricklefs R.E., Miller L.G. (1999) *Ecology*, 4th edition. WH Freeman, New York, USA, pp 822.
- Rundel P.W. (1994) Tropical alpine climate. In: Rundel P.W., Smith A.P., Mooney P.C. (Eds), *Tropical alpine environments: plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 21–44.
- Sienz-Romero C, Rehfeldt G.E., Cookson N.L., Perez D., Sotomayor R., Realini J., Richardson B. (2010) Spline models of contemporary 2050, 2090, 2090 climate for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climate Change*, 102, 595–623.
- Soto-Correa J.C., Sienz-Romero C, Lindig-Cisneros E, Sánchez-Varga N., Cruz-de-Lain J. (2012) Genetic variation between *Lupinus albus* L. genotypes: altitudinal seed zoning and assisted migration. *Agrochimica*, 46, 595–608.
- Villem L, Trigo I. (2004) Evaluación de la vulnerabilidad en los ecosistemas forestales. In: Martínez J., Fernández-Sarmiento A, Ortega P. (Eds), *Cambio Climático: Una visión desde México*. Instituto Nacional de Ecología, Mexico City, Mexico, pp 239–254.
- Vitousek V, Forst A.J., Keener A, Michalek E, DeBor S. (2009) Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia*, 161, 187–198.

Author Query Form

Journal: PLB

Article: 716

Dear Author,

During the copy-editing of your paper, the following queries arose. Please respond to these by marking up your proofs with the necessary changes/additions. Please write your answers on the query sheet if there is insufficient space on the page proofs. Please write clearly and follow the conventions shown on the attached corrections sheet. If returning the proof by fax do not write too close to the paper's edge. Please remember that illegible mark-ups may delay publication.

Many thanks for your assistance.

Query reference	Query	Remarks
1	AUTHOR: Please check that authors and their affiliations are correct.	

Capítulo III

Efecto de la sequía sobre poblaciones de *Lupinus elegans* Kunth originadas a distintas altitudes

Efecto de la sequía sobre poblaciones de *Lupinus elegans* originadas a distintas altitudes

José Carmen Soto-Correa¹, Roberto A. Lindig-Cisneros^{2*}, Horacio A. Paz-Hernández², Cuauhtémoc Sáenz-Romero¹

¹Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (IIAF-UMSNH). Km 9.5 carretera Morelia–Zinapécuaro, Tarímbaro Michoacán 58880, México. ²Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Autónoma de México (CIEco-UNAM). Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701 Col. Ex-Hacienda de San José de La Huerta C.P. 58190 Morelia, Michoacán

México.*rlindig@oikos.unam.mx (autor de correspondencia)

Resumen

Para seleccionar poblaciones o procedencias para proyectos de restauración ecológica, es necesario conocer si hay diferencias genéticas entre poblaciones y si los individuos de estas poblaciones responden de forma diferente a factores ambientales como la sequía. Se colectó semilla de cinco poblaciones naturales de *Lupinus elegans* a lo largo de un gradiente altitudinal, en la zona de Mil Cumbres, Michoacán, desde los 2312 m hasta los 2885 m de altitud. Se estableció un ensayo de jardín común con cuatro tratamientos de sequía (riego cada 3 días, riego cada 7 días, riego cada 15 días y riego cada 21 días) en una casa de sombra a una altitud de 1972 msnm. Se observó que las poblaciones de *L. elegans* presentaron una disminución en la altura y el número de hojas conforme aumenta la intensidad de la sequía, sin importar la procedencia. Por otro lado, la supervivencia presentó un patrón altitudinal entre poblaciones, donde las de mayor elevación, provenientes de sitios más húmedos y fríos, presentaron mayor supervivencia que las poblaciones originadas a altitudes bajas, provenientes de sitios más secos y calientes los cuales sobrevivieron menos al estrés por sequía, lo cual es contrario a lo esperado. Los resultados indican que hay una diferenciación genética entre las poblaciones de *L. elegans* y sugieren que las poblaciones de esta especie se encuentran fuertemente adaptadas a las condiciones ambientales locales, lo que debe ser considerado para la selección de poblaciones para proyectos de restauración ecológica.

Palabras clave. *Lupinus elegans*, cambio climático, sequía, procedencias, variación genética cuantitativa altitudinal.

1. Introducción

La distribución y abundancia de las especies vegetales está determinada en gran medida por las variables climáticas (precipitación y temperatura) y, por lo tanto, los cambios en el clima pueden alterar estos patrones (Parmesan, 2006; Fitzparick *et al.*, 2008; Rehfeldt *et al.*, 2009; Vitasse *et al.*, 2009b). En particular, ante las nuevas condiciones ambientales causadas por el cambio climático, las poblaciones de plantas pueden responder reduciendo su tamaño, disminuyendo su crecimiento, o mostrando altas tasas de mortalidad (Vitasse *et al.*, 2009a); también, en el largo plazo, es posible observar desplazamientos naturales latitudinales y altitudinales (Lenoir *et al.*, 2008).

Con el cambio climático se espera una reducción en los rangos actuales de la distribución de casi todas las especies del bosque de pino-encino en México (Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007; Rehfeldt *et al.*, 2012). Lo anterior porque se espera un aumento de las condiciones de aridez en el territorio del país, que no será sólo el resultado de una menor precipitación total anual, sino también de un patrón de distribución estacional diferente, con lluvias torrenciales e irregulares, seguidas de largos períodos de sequía, que tenderán a aumentar durante el verano (Rambal y Debussche, 1995; Reichstein *et al.*, 2002). Además, las altas temperaturas, por sí solas e independientemente de la precipitación, pueden aumentar el estrés hídrico en los bosques (Barber *et al.*, 2000; Angert *et al.*, 2005).

Lupinus elegans (Fabaceae) es una leguminosa arbustiva característica de sitios perturbados (Sánchez, 1980). Es endémica de México y se encuentra dentro de los bosques de pino y pino-encino del centro oeste del país y se distribuye entre los 1800 y los 3000 m de altitud (Dunn, 2001). Es una especie sucesional temprana importante, debido a que es tolerante a condiciones de estrés y también fija nitrógeno (Alvarado-Sosa *et al.*, 2007). Además, en ensayos de restauración ecológica, se ha demostrado que posee una capacidad notable de mejorar las condiciones del suelo y facilitar el establecimiento de especies nativas, tanto arbóreas como del sotobosque (Lindig-Cisneros *et al.*, 2007).

El objetivo del presente trabajo fue determinar si diferentes poblaciones de *Lupinus elegans* dentro de un gradiente altitudinal y climático responden de manera diferencial en su crecimiento y supervivencia a la sequía, utilizando un experimento de jardín común, así como información climática del gradiente altitudinal proveniente de modelos climáticos “*spline*” (Crookston, 2010; Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Se exploró además el posible efecto del estrés térmico provocado por la diferencia entre el sitio experimental y los sitios de origen de las poblaciones.

2. Materiales y métodos

2.1. Colecta de semilla

Se colectó semilla por polinización abierta de 11 individuos de cada una de cinco poblaciones naturales de *Lupinus elegans* a lo largo de un gradiente altitudinal, en la zona de Mil Cumbres, en la región centro-este del estado de Michoacán, desde los 2312 m hasta los 2885 m de altitud (Cuadro 1). La colecta se realizó entre los meses de diciembre del 2008 y febrero del 2009. Se llamará procedencia a los sitios de origen donde se colectó la semilla y población al conjunto de individuos pertenecientes a una procedencia, representada en el experimento por las plantas originadas de las semillas colectadas en la población de origen.

2.2. Modelación climática

Del sitio experimental y de los sitios de colecta se tomaron las coordenadas geográficas y la altitud y se usaron para interrogar modelos climáticos “spline” para obtener una estimación del clima contemporáneo. (Crookston, 2010; Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Se estimaron variables climáticas de temperatura y precipitación para el clima contemporáneo (1961-1990), para cada procedencia: temperatura media anual (TMA) y precipitación media anual (PMA). El clima contemporáneo sirvió para estimar el índice de estrés por sequía, ocurrido por la transferencia entre el sitio de donde provienen las semillas y el sitio en que fueron plantadas, combinando con la intensidad de los tratamientos de sequía (esto se detalla más adelante)

2.3. Establecimiento del experimento

Las semillas colectada en las 5 poblaciones fueron limpiadas y escarificadas en el laboratorio, por inmersión en H₂SO₄ al 97 % (Fermnt®) durante 30 minutos para reducir la impermeabilidad de la testa (Medina-Sánchez y Lindig-Cisneros, 2005). El ensayo se estableció en una casa de sombra en las instalaciones del Centro de Investigación en Ecosistemas (CIEco-UNAM), Morelia, Mich. (Cuadro 1). La casa de sombra se cubrió con plástico translúcido sin cubiertas laterales para aislar el experimento de la lluvia, pero colocada a una altura suficiente para evitar efecto invernadero y por lo tanto, un sobrecalentamiento de las plantas.

Para establecer el ensayo, se plantó la semilla en envases de 380 ml con un sustrato de dos partes de Creciroot® por una de arena, colocando una semilla por envase a una profundidad de 2.5 cm (Gómez-Romero y Lindig-Cisneros, 2009).

El diseño experimental fue de bloques completos al azar con 3 bloques, y dentro de cada bloque 4 tratamientos de riego (tratamiento 1 = riego cada tercer día, tratamiento 2 = riego cada 7 días, tratamiento 3 = riego cada 14 días, tratamiento 4 = riego cada 21 días), y dentro de cada tratamiento las 5 poblaciones en grupos con nueve plantas en línea. Se evaluó la supervivencia y el crecimiento (altura y número de hojas) entre poblaciones y entre tratamientos.

El experimento se plantó el 28 de agosto del 2009; las plantas se dejaron crecer con riego frecuente durante 57 días. Después, las plantas se sometieron a los distintos tratamientos de riego durante 85 días. Posteriormente se aplicó riego cada tercer día durante 74 días a todos los tratamientos por igual para comprobar que individuos identificados como muertos realmente lo estuvieran. Una vez establecido el experimento, se evaluó el porcentaje de supervivencia y crecimiento cada 15 días. Se contabilizó el número de hojas perdidas, número de hojas totales y se calculó la tasa de crecimiento relativo en altura.

Cuadro 1. Ubicación de los sitios de colecta de semilla de poblaciones de *Lupinus elegans*, del ensayo de casa de sombra y estimaciones de temperatura y precipitación media anual del clima contemporáneo.

Procedencia	Longitud O	Latitud N	Altitud	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)	Índice de estrés†			
						S ₃	S ₇	S ₁₄	S ₂₁
1	100° 49' 25''	19° 39' 58''	2885	12.4	1380	0.22	0.52	1.05	1.55
2	100° 45' 59''	19° 37' 20''	2650	13.4	1389	0.17	0.39	0.84	1.18
3	100° 51' 31''	19° 39' 51''	2480	14.3	1317	0.12	0.28	0.61	0.85
4	100° 46' 25''	19° 36' 57''	2480	15	1226	0.08	0.20	0.42	0.59
5	100° 51' 28''	19° 39' 15''	2312	15.1	1256	0.08	0.18	0.39	0.55
Promedio de las poblaciones				13.9	1319				
Ensayo	101° 13' 44''	19° 38' 55''	1972	16.6	841				

S₃= índice de estrés ocasionado por el riego cada 3 días, S₇= índice de estrés ocasionado por el riego cada 7 días, S₁₄= índice de estrés ocasionado por el riego cada 14 días, S₂₁= índice de estrés ocasionado por el riego cada 21 días. †Los valores resultantes cambian según la procedencia, debido a que el índice contabiliza las diferencias de temperatura entre el sitio de origen y el del ensayo. Para un mismo régimen de riego, valores elevados del índice implica mayor estrés por temperatura y menor riego.

Se estimó el crecimiento relativo (tamaño final menos tamaño inicial) y la tasa de crecimiento relativo:

$$TCR = (\ln Alt_2 - \ln Alt_1) / (t_2 - t_1)$$

En donde: TCR = Tasa de crecimiento relativo; $\ln Alt_2$ = logaritmo natural de altura final; $\ln Alt_1$ = logaritmo natural de altura inicial; t_2 = unidad de tiempo final; t_1 unidad de tiempo inicial.

El índice de estrés por sequía causado por la transferencia en altitud y los tratamientos de riego:

$$IES = DTT / R$$

Donde: IES= índice de estrés por sequía; DTT= diferencia en la temperatura de donde fueron plantadas menos el sitio de donde provienen (distancia de transferencia en temperatura); R = porcentaje de días que fueron regadas las plantas.

$$DTT = TSE - TSP$$

$$R = (r/d)$$

Donde: TSE = Temperatura promedio anual que ocurren en el sitio donde se llevó a cabo el experimento según la web (Crookston, 2010); TSP = Temperatura promedio anual que ocurre en el sitio de origen de la población; r = número de días con riego; d = número de días que duró el experimento.

IES y $EL_{50\%}$

Los distintos tratamientos de riego provocaron un gradiente del índice estrés por sequía en las plantas de cada población (Tabla 1); dentro del gradiente, se determinó el índice de estrés por sequía al cual ocurrió una supervivencia del 50% ($EL_{50\%}$) de los individuos de cada población. El valor del índice de estrés por sequía (IES) se asoció a un 50% de supervivencia.

2.4. Análisis estadístico

Para determinar si hubieron diferencias significativas entre tratamientos de sequía y entre poblaciones, se realizó un análisis de varianza usando el procedimiento GLM de SAS (SAS, 1980), usando el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijkl} = \mu + T_i + B_j + P_k + T_i * P_k + P_k * B_j + T_i * B_j + e_{ijkl}$$

En donde: Y_{ijk} = Observación; μ = Efecto de la media general; T_i = Efecto de la i -ésimo tratamiento de sequía (efecto fijo, Error = Tra*Blo); B_j = Efecto del j -ésimo bloque; P_k = Efecto de la k -ésima población; $T_i * P_k$ = Efecto de la ik -ésimo interacción tratamiento*procedencia; $P_k * B_j$ = Efecto de la kj -ésimo interacción procedencia*bloque; $T_i * B_j$ = Efecto de la ij -ésimo interacción tratamiento*bloque; e_{ijkl} = Error.

Para evaluar la relación entre la altitud y el índice de estrés ocasionado por la sequía en cada procedencia y relacionarlas con las variables de respuesta como son: número de hojas perdidas, hojas totales, crecimiento en altura, tasa de crecimiento relativo y supervivencia; se realizaron análisis de regresión lineal y/o análisis de regresión cuadrática usando el procedimiento REG de SAS (SAS, 2004), con los siguientes modelos estadístico:

$$Y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 x + e_{ij}$$

$$Y = \beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 x^2 + e_{ij}$$

Donde Y_{ij} = media de la población; β_0 = intercepto; β_1 = pendiente; x = altitud de origen de la población o valor de transferencia climático; e_{ij} = error.

3. Resultados

Al final de la aplicación de los tratamientos de sequía, el análisis de varianza para la altura mostró diferencias significativas entre poblaciones ($P = 0.0309$) (Cuadro 2). No hubo diferencias entre poblaciones para las variables: supervivencia, hojas totales, hojas perdidas, crecimiento relativo y tasa de crecimiento relativo (Cuadro 2).

Se observó que poblaciones con mayor crecimiento relativo en altura presentaron más hojas y poblaciones con menor crecimiento en altura, menor número de hojas. El patrón anterior se presentó en todos los tratamientos de sequía ($r^2 = 0.58$, $P = 0.0007$ fig. 1 A). También se detectó una relación altamente significativa entre poblaciones, para el número de hojas perdidas y el crecimiento relativo en altura ($r^2 = 0.78$, $P = 0.0001$ fig. 1 B) donde las poblaciones presentaron más hojas perdidas cuando su crecimiento relativo en altura fue menor y presentaron menos porcentaje de hojas perdida cuando el crecimiento fue mayor.

Se observó que las variables como el crecimiento en altura y número de hojas totales mostraron una relación significativa con el índice de estrés por sequía ($r^2 = 0.83$, $p = 0.0001$; fig. 2 A). Las poblaciones con índices de estrés por sequía mayores (poblaciones que provienen de mayor altitud) tuvieron un crecimiento en altura y número de hojas menores, mientras que las poblaciones de menores valores de índices de estrés por sequía (poblaciones de menor altitud) presentaron mayor crecimiento en altura y número de hojas ($r^2 = 0.58$, $P = 0.0007$, Fig. 2).

Las poblaciones estuvieron sujetas a distintos niveles de estrés por sequía como consecuencia de los distintos tratamientos y cada población en cada tratamiento presentó distinto nivel de estrés por sequía, aparentemente ocasionado por la diferencia de temperatura entre el sitio de origen y el sitio del ensayo. Por ejemplo, el número hojas totales de las poblaciones dentro de tratamientos se relacionaron con el índice de estrés por sequía, observándose que los valores mayores de índice de estrés presentaron menos hojas que las poblaciones que estuvieron expuestas a un menor estrés (Fig. 3).

Cuadro 2. Análisis de varianza y porcentaje de contribución total a la varianza (%) de las variables hojas perdidas, hojas totales, crecimiento en altura, tasa de crecimiento relativo y supervivencia, de las poblaciones de *Lupinus elegans* ensayadas con distintos tratamientos de sequia.

C. V.	g.	Hojas		Hojas totales		Crecimiento en		Tasa de		Supervivencia	
		perdidas				altura (cm)		crecimiento			
		%	P	%	P	%	P	%	P	%	P
Tratamiento	3	34	0.0191	20.9	0.0201	62	0.0003	45	0.0096	57	0.0001
Bloque	2	0	0.1061	0	0.1901	1	0.1806	0	0.5406	0	0.8005
Población	4	0	0.4828	0.4	0.3488	3	0.0309	3.7	0.1295	0.5	0.2566
Trat*Pob	12	3.1	0.002	11.6	0.0001	0	0.6328	0.8	0.1231	2.5	0.0034
Blo*Pob	8	0.8	0.2274	1.7	0.0254	0	0.7923	0.4	0.2369	0.02	0.3723
Bloq*Trat	6	2.8	0.0016	5.6	0.0004	4	0.0028	9.6	0.0001	1.7	0.0011
Error		59		60		29		40		38	

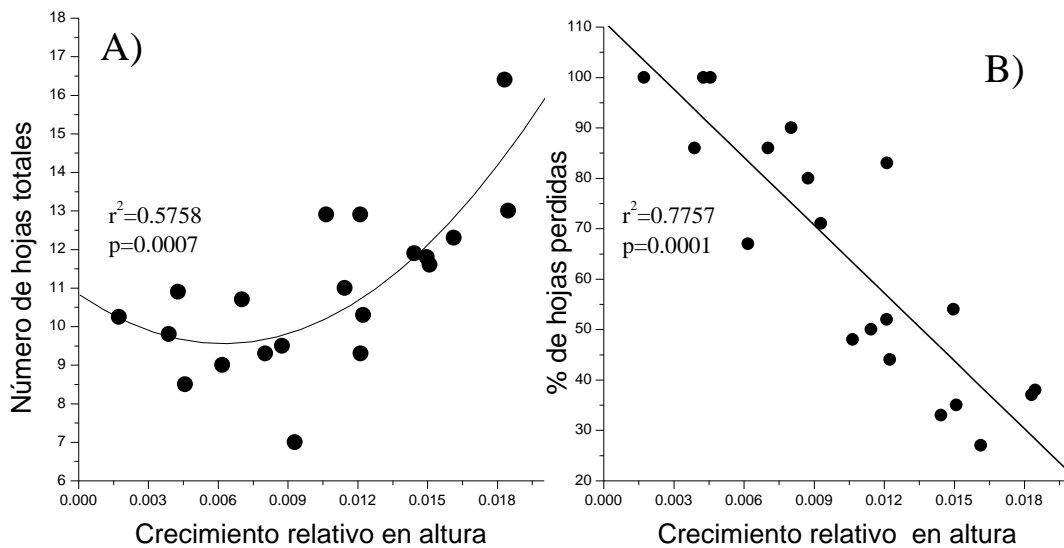


Figura 1. Comportamiento del número de hojas producidas (A) y porcentaje de hojas perdidas (B) en relación con el crecimiento relativo en altura

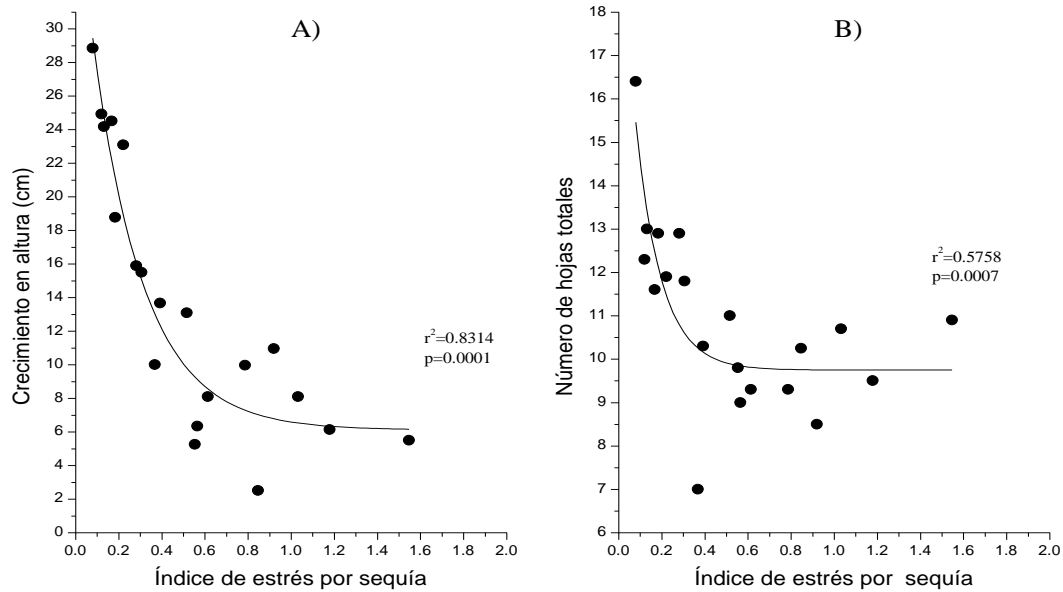


Figura 2. Comportamiento del crecimiento en altura (A) y número de hojas totales producidas (B) en relación con el índice de estrés por sequía.

El índice de estrés por sequía (*IES*) al cual ocurre el 50% de la supervivencia en las poblaciones, presentó un patrón relacionado a la altitud de origen de las poblaciones, donde las poblaciones de mayor altitud son las que presentan mayores valores de índices de estrés por sequía; por lo tanto y contrario a lo esperado, son las poblaciones más resistentes al estrés por sequía, que poblaciones de menor altitud ($r^2 = 0.94$, $P = 0.0057$; Fig. 4).

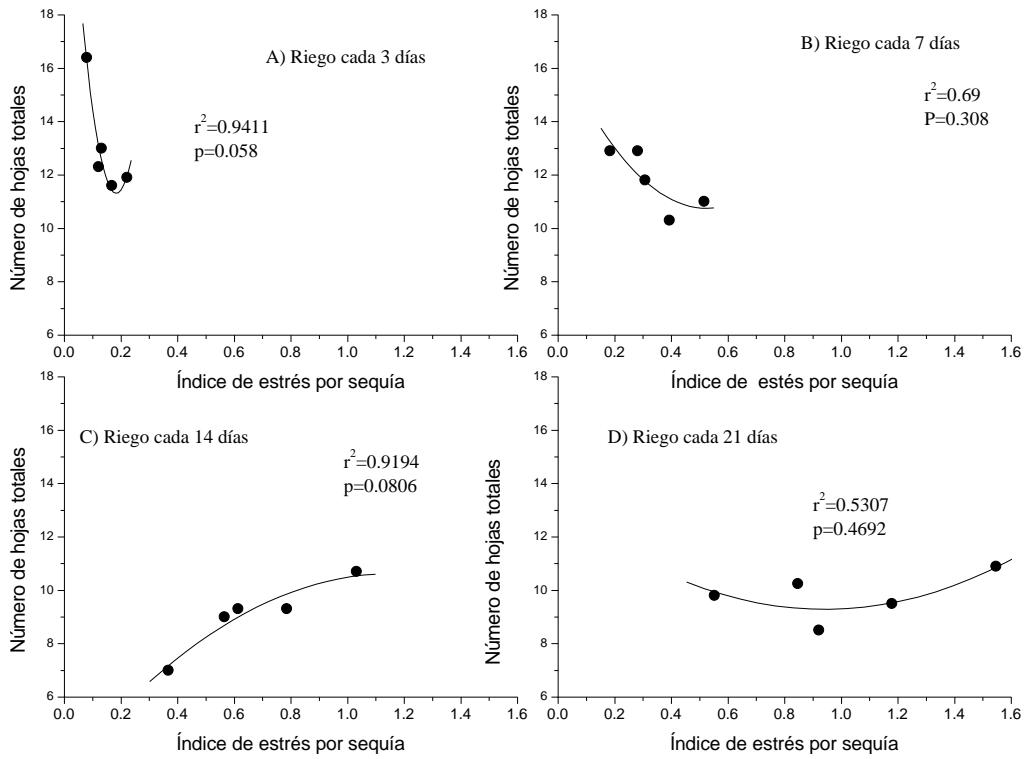


Figura 3. Relaciones entre el número total de hojas y el índice de estrés por sequía de las poblaciones de *Lupinus elegans* en los cuatro tratamientos de sequía.

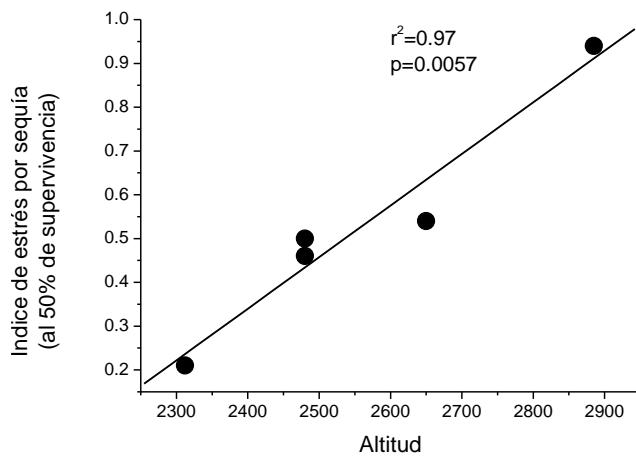


Figura 4. Relación entre índice de estrés por sequía al 50 % de supervivencia con la altitud de origen de las poblaciones de *Lupinus elegans*.

4. **Discusión y conclusiones**

El sitio donde se realizó el ensayo es de menor altitud que el lugar de origen de todas las poblaciones (1972 m). Esto es importante porque en este experimento la disponibilidad de agua (cuatro tratamientos de riego) fue controlada, pero no así la temperatura. La combinación de estos factores ocasionó que las plantas derivadas de todas las poblaciones en donde se colectaron semillas crecieran en condiciones comunes de mayor temperatura, lo cual probablemente aumentó el estrés inducido por los tratamientos de sequía. Las poblaciones están adaptadas a diferentes regímenes de temperatura y precipitación pluvial. Como consecuencia del movimiento de las poblaciones al sitio experimental, que homogeneizó el régimen temperatura-disponibilidad de agua, se logró someter a diferentes niveles de estrés por sequía a las plantas de las diferentes poblaciones en todos los tratamientos (poblaciones cercanas al sitio experimental estuvieron sujetas a menores *IES*, poblaciones lejanas estuvieron sujetas a mayores *IES*). Lo anterior puso a prueba su capacidad de adaptación a las nuevas condiciones ambientales (Vitasse *et al.*, 2009a), debido a que las plantas fueron sometidas a condiciones que las alejaron de los óptimos fisiológicos (Levit, 1980), porque crecieron en un sitio más caliente que los sitios en donde se colectaron las semillas y además se sometieron a diferentes tratamientos de riego.

Se encontraron diferencias significativas entre poblaciones. Esto también se ha encontrado en otros experimentos diferencias en altura entre poblaciones de *Lupinus elegans* a lo largo de gradientes altitudinales, con diferenciación genética cuantitativa entre poblaciones (Lara-Cabrera *et al.* 2009, Soto-Correa *et al.*, 2012a). Aparentemente, la causa de la diferenciación genética entre poblaciones es una adaptación al ambiente (Rehfeldt *et al.*, 2009; Sáenz-Romero *et al.*, 2010; Vitasse *et al.*, 2009b).

Las plantas derivadas de las semillas colectadas de diferentes poblaciones de *L. elegans* estuvieron expuestas a estrés por sequía e independientemente de su origen, al aumentar el estrés, disminuyeron su crecimiento en altura, su producción de hojas y aumentó el porcentaje de hojas perdidas, una respuesta característica al estrés hídrico (Levitt, 1980; Martínez-Vilalta *et al.*, 2002; Thie y Manninen, 2003). Lo mismo ocurre con el

crecimiento en altura en otras especies silvestres como *Pinus leiophylla* (Martínez-Trinidad *et al.*, 2002) y con plantas cultivadas como el algodón, donde la cantidad de hojas y su crecimiento en altura se ve afectado considerablemente por la carencia de agua (Méndez-Nateras *et al.*, 2007).

Por otra parte, de acuerdo a la estimación del clima para cada población en donde se colectaron las semillas, en sus sitios de origen, las de menor altitud están sujetas a mayores temperaturas y menor precipitación pluvial, mientras que las de mayor elevación están sometidas a menor temperatura y mayor precipitación. El mismo patrón se ha comprobado en otros estudios (Vitasse *et al.*, 2011c; Vitt *et al.* 2010). Estas diferencias climáticas causan que las plantas de una misma especie modifiquen su morfología a lo largo de gradientes altitudinales, como una estrategia para reducir los efectos negativos de condiciones climáticas limitantes (Filella y Peñuelas, 1999; Rundel *et al.*, 1994; Körner, 2003). Por lo tanto, se puede suponer que las poblaciones de menor altitud serán más resistentes al estrés por sequía que las poblaciones de mayor altitud, lo que se ha encontrado para otras especies (Rehfeldt *et al.*, 2009). En las poblaciones de *L. elegans* ensayadas en el presente estudio ocurrió lo contrario, siendo las poblaciones de mayor elevación las que sobrevivieron más el estrés por sequía.

En otro experimento se encontró que poblaciones de *L. elegans* presentan también un patrón altitudinal, donde los tejidos foliares de plantas provenientes de poblaciones de mayor elevación resisten más a las bajas temperaturas (Soto-Correa *et al.*, 2012b). Lo anterior nos lleva a suponer que la posible causa de que poblaciones de mayor altitud resistan más la sequía es la relación con la resistencia a las bajas temperaturas. Lo anterior porque existen evidencias de que la resistencia a la sequía y la resistencia a temperaturas bajas están relacionadas, pues ambos factores de estrés ocasionan la acumulación de solutos en las hojas que las hace más resistentes (Medeiros y Pockman 2011; Charra-Vaskou *et al.*, 2011; Medeiros y Pockman 2011; Charra-Vaskou *et al.*, 2011). También se sabe que las heladas limitan la disponibilidad de agua (Améglio *et al.*, 2001; Mayr *et al.*, 2006; Beikircher and Mayr, 2009, Charra-Vaskou *et al.*, 2011), considerando que *L. elegans* es

perenne, debe de tolerar temperaturas bajo cero a mayores altitudes en invierno, y por lo tanto está sometido a condiciones de sequía.

En las próximas décadas se espera un aumento de la temperatura, y se conoce que las altas temperaturas pueden, por sí solas e independientemente de la precipitación, aumentar el estrés hídrico del bosque (Barber *et al.*, 2000; Angert *et al.*, 2005). Lo anterior puede tener la consecuencia de reducir los rangos actuales de distribución de casi todas las especies del bosque de pino-encino en México (Gómez-Mendoza y Arriaga, 2007). Según los resultados obtenidos en este estudio, se esperaría una reducción en el crecimiento en todas poblaciones ensayadas y mayor mortalidad en las poblaciones de altitudes bajas, ocasionando una reacción de contracción altitudinal hacia mayores elevaciones para esta especie.

5. Literatura citada

- Alvarado-Sosa, P., A. Blanco-García y R. Lindig-Cisneros. 2007. Test of alternative nursery propagation conditions for *Lupinus elegans* Kunth plants, and effects on field survival. *Revista Fitotecnia Mexicana* 30(2):201-204.
- Améglio, T., H. Cochard y H. Ewers. 2001. Stem variation and cold hardiness in walnut trees. *Journal Experimental Botany* 52: 2135-2142.
- Angert, A., S. Biraud, C. Bonfils, C. C. Henning, W. Buermann, J. Pinzon, C. J. Tucker, I. Fung. 2005. Drier summers cancel out the CO₂ uptake enhancement induced by warmer springs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(31): 10823–10827.
- Barber, V.A., G. P. Juday y B. P. Finney. 2000. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature* 405: 668–673.
- Beikircher B. y S. Mayr. 2009. Intraspecific differences in drought tolerance and acclimation in hydraulics of *Ligustrum vulgare* and *Viburnum lantana*. *Tree Physiol* 29:765-775.
- Charra-Vaskou, K., G. Charrier, R. Wortemam, B. Beikircher, H. Cochard, T. Améglio y S. Mayr. 2011. Drought and frost resistance of trees: a comparison of four species at different sites and altitudes. *Annals of Forest Science* DOI 10.1001/s13595-01100160-5.
- Crookston, N.L. 2010. Research on Forest Climate Change: Potential Effects of Global Warming on Forests and Plant Climate Relationships in Western North America and Mexico. Available at <http://forest.moscowfsl.wsu.edu/climate/> (accessed 24 April 2010).

- Filella, I. y J. Peñuelas. 1999. Altitudinal differences in UV absorbance, UV reflectance and related morphological traits of *Quercus ilex* and *Rhododendron ferrugineum* in the Mediterranean region. *Plant Ecology* 145: 157-165.
- Fitzpatrick, C. M., D. A. Gove, J. N. Sanders, R. R. Dunn. 2008. Climate change, plant migration, and range collapse in a global biodiversity hotspot: the *Banksia* (Proteaceae) of Western Australia. *Global Change Biology* 14:1337-1352.
- Dunn, D. B. 2001. *Lupinus*. En: G. R. Calderón de R., J. Rzedowski. Flora fanerogámica del Valle de México. Ed. Instituto de Ecología, A. C., CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán México 290-300 p.
- Gómez-Mendoza, L. y L. Arriaga. 2007. Modeling the effect of climate change on the distribution of oak and pine species of Mexico. *Conservation Biology* 21(6):1545-1555.
- Gómez-Romero, M. y R. Lindig-Cisneros. 2009. Emergencia de plántulas de *Lupinus elegans* Kunth y *Crotalaria pumila* Ort (Fabaceae) de semillas sembradas a diferentes profundidades. *Biológicas* 11:37-42.
- Körner, C. 2003. *Plant Alpine Life*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lara-Cabrera S., N. Alejandre-Melena, E Medina-Sánchez y R. Lindig-Cisneros. 2009 Genetic diversity in populations of *Lupinus elegans* Kunth. Implications for ecological restoration. *Revista Fitotecnia Mexicana* 32(2): 79-86.
- Levitt, J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press, New York.

- Lindig-Cisneros, R., A. Blanco-García, C. Sáenz-Romero, P. Alvarado-Sosa, N. Alejandre-Melena. 2007. Restauración adaptable en la meseta Purépecha, Michoacán, México: hacia un modelo de estados de transiciones. *Sociedad Botánica. México* 80: 25-31.
- Martínez-Trinidad. T., J. J. Vargas-Hernández, A. Muños-Orozco y J. López-Upton. 2002. Respuesta al déficit hídrico de *Pinus leiophylla*: consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. *Agrociencia* 36:365-376.
- Martínez-Vilalta, J. y T. W. Pockman. 2002. The vulnerability to freezing-induced xylem cavitation of *Larrea tridentata* in the Chihuahuan desert. *American Journal of Botany* 89(12): 1916-1924.
- Mayr, S., U. Hacke, P. Schmid y F. Schwienbacher y A. Gruber. 2006. Frost drought in conifers at the alpine timberline: xylem dysfunction and adaptation. *Ecology* 87:3175-3185.
- Medeiros S. J. y W. T. Pockman. 2011. Drought increases freezing tolerance of both leaves and xylem of *Larrea tridentate*. *Plant, Cell and Environment* 34:43-51.
- Medina-Sánchez, E. I. y R. Lindig-Cisnero. 2005. Effect of scarification and growing media on seed germination of *Lupinus elegans*. *H. B. K. Seed Science and Technology* 33:237-241.
- Mendez-Natera, J. R.; L. Lara y J. A. Gil-Marin. 2007. Efecto del riego por goteo en el crecimiento inicial de tres cultivares de algodón (*Gossypium hirsutum* L.) *IDESIA* 25 (2):7-15.
- Rambal, S. y G. Debussche. 1995. Water balance of Mediterranean ecosystems under a changing climate. En: Moreno J. M. C. W. Oechel (eds.). *Global change and Mediterranean-type ecosystems*. Springer Verlag, New York. pp 386-407.

- Rehfeldt, G. E., D. E. Ferguson, N. L. Crookston. 2009. Aspen, climate and sudden decline in western USA. *Forest Ecology and Management* 258:2353-2364.
- Rehfeldt G. E., N. L. Crookston, C. Sáenz-Romero y E. Campbell. 2012 North American vegetation model for land-use planning in a changing climate: a solution to large classification problems. *Ecological Applications* 22: 119–141.
- Reichstein, M., J. D. Tenhunen, O. Roupsard, J. M. Ourcival, S. Rambal, F. Miglietta, A. Peressotti, M. Pecchiari, G. Tirone y R. Valentini. 2002. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites. Revision of current hypotheses? *Global Change Biology* 8:999-1017.
- Rundel, P. y A. Smith, F. Meinzer. 1994. *Tropical Alpine Environments*. Cambridge University Press, UK.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu y B. A. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102:595–623.
- SAS Institute Inc. 2004. *SAS/ STAT 9.1 User's Guide*. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Soto-Correa, J. C., C. Sáenz-Romero, R. Lindig-Cisneros, N. Sánchez-Vargas y J. Cruz-de-León. 2012a. Variación genética entre procedencia de *Lupinus elegans* Kunth, zonificación altitudinal y migración asistida. *Agrociencia* 46(6):593-608.
- Soto-Correa, J. C., C. Sáenz-Romero, R. Lindig-Cisneros y E. de la Barrera. 2012b The neotropical shrub *Lupinus elegans*, from temperate forests, may not adapt to climate change (Aceptado en *Plant Biology*).

Thied, D. L. y S. Manninen S. 2003. Ozone and water deficit reduced growth of Aleppo pine seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry* 41:55-63.

Vitasse, Y., S. Delzon, E. Dufrière, J. Y. Pontailler, J. M. Louvet, A. Kremer y R. Michalet. 2009a. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar response?. *Agricultural and Forest Meteorology* 149:735-744.

Vitasse, Y., A. J. Porté, A. Kremer, R. Michalet y S. Delzon., 2009b. Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecology* 161:187-198.

Vitasse, Y., S. Delzon, C. C. Bresson, R. Michalet y A. Kremer. 2009c. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Can. J. For. Res* 39:1259-2009. Wright, J. W. 1976. *Introduction to forest genetics*. Academic Press, 463 pp.

Vitt P., K. Havens, A. T. Kramer y D. Sollenberger, E. Yates. 2010. Assisted migration of plants: Changes in latitudes, changes in attitudes. *Biological Conservation* 143:18-27.

Capítulo IV

Ensayo de migración asistida de poblaciones de *Lupinus elegans* Kunth a dos altitudes, en camas de crecimiento en campo

Ensayo de migración asistida de poblaciones de *Lupinus elegans* a dos altitudes, en camas de crecimiento en campo

José Carmen Soto-Correa¹, Cuauhtémoc Sáenz-Romero^{1*}, Roberto Lindig-Cisneros²

¹ Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (IIAF-UMSNH). Km 9.5 carretera Morelia–Zinapécuaro, Tarímbaro Michoacán 58880, México. ² Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Autónoma de México (CIEco-UNAM). Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de La Huerta, Morelia, Michoacán C.P. 58190, México.

* Autor para correspondencia. Tel (443) 334-0475, ext 118, fax. ext 200, csaenzromero@gmail.com

Resumen

Lupinus elegans es una especie que se ha utilizado en programas de reforestación ecológica y agroforestal, debido a que es tolerante a condiciones de estrés y también es fijadora de nitrógeno. Se investigó la variación genética en caracteres cuantitativos entre 6 poblaciones de *L. elegans*, colectadas a lo largo de un gradiente altitudinal (2312 a 2885 m de altitud), en la región de Mil Cumbres, centro-este de Michoacán. Se sembraron en campo dos ensayos en campo (2600 y 2800 m de altitud), dentro de camas elevadas de crecimiento. Se midió supervivencia y el crecimiento en altura de planta y biomasa aérea. Se estimaron para cada procedencia y sitio experimental variables climáticas para clima contemporáneo (promedio 1961-1990) y futuro (2030, promediando seis modelos-escenarios). Se estimó que para el año 2030 en promedio habrá un incremento de 1.4 °C para la temperatura media anual, un incremento de 518 grados día, una disminución de la precipitación de 90 mm (- 7.3 % de la precipitación contemporánea) y un incremento del índice de aridez de 0.0077. Un ANOVA para cada sitio, reveló que en el sitio de mayor altitud (2800 m), las poblaciones mostraron un pronunciado patrón de diferenciación genética ($P = 0.0001$), en donde altura de planta y biomasa están asociadas a la distancia de transferencia entre su lugar de origen y el sitio experimental, expresada esta distancia en diferencia altitudinal, temperatura media anual o índice de aridez. Las plantas originadas de poblaciones que crecen a mayor altitud, tuvieron mayor altura de planta y biomasa que las originadas a menor altitud ($r^2 \geq 0.85$, $P \leq 0.0302$). En contraste, en el sitio de menor altitud (2600 m), si bien existieron diferencias significativas o casi significativas ($P \leq 0.0615$) entre poblaciones para todas las variables, no hubo un patrón clinal. En general, las poblaciones crecieron menos cuando se alejaron del clima en el que se originaron; las de mayor altitud crecieron menos en el sitio a 2600 m, y las de menor altitud crecieron menos en el de 2800 m. Esto sugiere que el cambio climático inducirá un menor crecimiento en todas las poblaciones, y que la migración asistida deberá hacerse gradualmente.

Palabras clave. *Lupinus elegans*, cambio climático, migración asistida, procedencias, variación genética cuantitativa altitudinal.

1. Introducción

El cambio climático predicho para México es de un incremento promedio de la temperatura media anual de 1.5 °C para la década centrada en el año 2030, 2.3 °C para 2060 y 3.7 °C para 2090, y una disminución de la precipitación del 6.7 %, 9.0 % y 18.2 %, respectivamente, en comparación con el promedio del período llamado "contemporáneo" 1961-1990 (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Esto creará un desfase adaptativo entre las poblaciones de especies maderables y no maderables y el ambiente para el cual están adaptados. Es decir, las poblaciones de especies forestales estarán creciendo en un sitio con un clima que se ha modificado y para el cual ya no están adaptados.

En ese contexto de cambio climático, las especies de plantas tendrán básicamente tres opciones: adaptarse, migrar o morir (Aitken *et al.*, 2008). Desafortunadamente, la velocidad de migración por mecanismos naturales de dispersión de semillas y establecimiento de colonizadores en nuevos hábitats es extremadamente lento, en relación a la velocidad que es necesario migrar para mantener acoplados los genotipos a los ambientes resultantes del cambio climático (MacLachlan *et al.*, 2005; Pearson, 2006). La capacidad de adaptación al nuevo clima dependerá de la amplitud de la plasticidad fenotípica y la diversidad genética de cada población. Existe evidencia de que una vez agotada esa plasticidad, las poblaciones entran en un proceso de rápida declinación (McDowell *et al.*, 2008). Aparentemente, la única opción sería la asistencia humana para realinear a los genotipos con los ambientes a los que están adaptados (Tchebakova *et al.*, 2005). Esto se ha llamado migración asistida, y consistiría en la reforestación masiva con planta originada de semilla colectada en sitios con un clima similar al clima que tendrá en el futuro el sitio a reforestar.

Las poblaciones de especies forestales con distribución natural a través de un gradiente altitudinal, tienden a diferenciarse genéticamente, como un mecanismo adaptativo en respuesta a diferentes intensidades de selección impuestas por el gradiente ambiental (Rehfeldt *et al.*, 1988; Benowicz *et al.*, 2001; Oleksyn *et al.*, 2001; Devall, 2009). Por ello, los gradientes altitudinales en sistemas montañosos ofrecen una excelente oportunidad para

estudiar el acoplamiento de poblaciones genéticamente diferenciadas a condiciones climáticas específicas (Thomas *et al.*, 2011).

Lupinus elegans Kunth es una leguminosa que se encuentra en los bosques de pino-encino y de coníferas, endémica del centro-oeste de México, que se distribuye entre los 1800 y los 3000 m de altitud (Sánchez, 1980; Dunn, 2001). Se ha utilizado en programas de reforestación ecológica y agroforestal, debido a que facilita el establecimiento de especies nativas tanto arbóreas como del sotobosque del bosque de conífera; también es tolerante a condiciones de estrés y es fijadora de nitrógeno (Lindig-Cisneros *et al.*, 2007; Alvarado-Sosa *et al.*, 2007). Se ha demostrado que las poblaciones de *Lupinus elegans* están diferenciadas genéticamente tanto para caracteres neutrales o casi neutrales a la selección, como para caracteres cuantitativos (Lara-Cabrera *et al.*, 2009), a lo largo de gradientes altitudinales (Soto-Correa *et al.*, 2012b). También se ha propuesto a *L. elegans* como especie nodriza, para proveer de un dosel temporal que proteja de temperaturas extremas a plantas de *Abies religiosa* utilizadas para reforestar sitios perturbados a elevadas altitudes (Blanco-García *et al.*, 2011). Lo anterior sería de extraordinaria importancia para restauración ecológica de la Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca, en donde será necesario realizar migración asistida de poblaciones de *Abies religiosa* (Sáenz-Romero *et al.*, 2012a), por lo que sería importante explorar que la migración asistida fuera en realidad realizada con un ensamble de especies: *A. religiosa* y *L. elegans*.

El presente trabajo pretende: (a) confirmar si existe diferenciación genética para caracteres cuantitativos entre poblaciones de *Lupinus elegans* originadas en gradientes altitudinales, (b) determinar el desempeño de genotipos de poblaciones (originadas a distintas altitudes), cuando son transferidas a sitios con una altitud diferente (a elevaciones mayores y menores que su altitud de origen).

2. Materiales y métodos

2.1. Colecta de semilla

Se colectaron semillas por polinización abierta de 11 individuos de cada una de seis poblaciones naturales de *Lupinus elegans* a lo largo de un gradiente altitudinal, en la zona de Mil Cumbres, en la región centro-este del estado Michoacán, desde los 2312 m hasta los 2885 m de altitud (Cuadro 1). La colecta se realizó entre los meses de diciembre del 2008 y febrero del 2009. Se llamará procedencia a los sitios de origen donde se colectó la semilla y población al conjunto de individuos de una procedencia, representa en el experimento por las plantas originadas de esa población.

2.2. Establecimiento del experimento

La semillas colectadas de las 6 poblaciones fueron limpiadas y escarificada en laboratorio (inmersión en H₂SO₄ al 97 % Fermnt® durante 30 minutos, para reblandecer la testa). La escarificación se realizó para asegurar la germinación al momento del establecimiento del experimento mediante siembra directa (Medina-Sánchez y Lindig-Cisneros, 2005).

El ensayo de procedencias se estableció en dos sitios abiertos dentro de un bosque mixto de pino, encino y oyamel (dominado por *Pinus pseudostrobus* y *Abies religiosa*), a dos altitudes (2600 m y 2800), cerca del poblado La Mina y el mirador Mil Cumbres, Michoacán (Cuadro 1). En el sitio se eliminó la maleza y se cercó para evitar la depredación por animales. Dentro de cada sitio de campo, el experimento se plantó en dos camas elevada de crecimiento, que consisten en un marco de madera de 4.4 m de largo x 2 m de ancho x 0.5 m de alto, llenadas con tierra de pino-encino, extraído de un solo sitio representativo del bosque mixto pino-encino-oyamel local, a 2700 m de altitud, al que se le agregó (a cada cama elevada) dos costales de sustrato comercial Creciroot®. El objetivo de establecer las camas elevadas de crecimiento, fue eliminar la variabilidad debida a las condiciones de suelo de cada sitio, ya que experiencias previas nos indicaron que existe una gran variabilidad entre sitios debida a la historia de perturbación de los micrositos, independientemente de la altitud. El ambiente creado por las camas elevadas es similar a lo que se conoce como *common garden tests*.

Cuadro 1. Ubicación geográfica de poblaciones de *Lupinus elegans* ensayadas y de los sitios experimentales.

Población	Sitio o paraje	Longitud O	Latitud N	Altitud
1	Puerto Garnica2	100°49'25''	19°39'58''	2885
3	Puerto Garnica Cantiles	100°49'46''	19°40'49''	2800
5	Mil Cumbres la Cruz	100°45'59''	19°37'20'	2650
10	San José de la Cumbre la Puerta	100°51'31''	19°39'51''	2480
11	Mil Cumbres Caracol	100°46'25''	19°46'25''	2480
13	San José de la Cumbre la Ciénaga	100°51'28''	19°39'15''	2312
	Sitio experimental 1 (elevada altitud)	100°45'45''	19°37'31''	2800
	Sitio experimental 2 (baja altitud)	100°46'00''	19°37'75''	2600

En agosto del 2010 se plantaron mediante siembra directa semillas escarificadas de las seis poblaciones, bajo un diseño experimental de bloques completamente al azar, con 12 bloques completos al azar en cada sitio, y cinco plantas por parcela en línea, a una distancia de 20 cm x 20 cm. Inicialmente se sembraron tres semillas para obtener una sola planta; si emergieron dos o tres, se eliminaron las de menor vigor a las ocho semanas de la emergencia. En el ensayo se evaluó la supervivencia, el crecimiento en altura y la biomasa aérea, cuando las plantas tenían 12 meses de edad. El crecimiento en altura se obtuvo como la diferencia de la altura de planta a los 12 meses de edad, menos la altura de planta a los dos meses de edad; esto elimina en gran medida el efecto materno del tamaño de la semilla.

La biomasa aérea se obtuvo colectando la parte aérea de cada planta y después secarla en un horno (Feliza®, México) durante 72 horas a una temperatura de 60 °C (Sáenz-Romero *et al.*, 2012b). Las muestras se pesaron en una balanza (Ohaus® con 0.01 g de precisión, Canadá).

2.3. Modelación climática

Para determinar una posible relación entre las variables de crecimiento y el clima (contemporáneo y futuro) de cada procedencia y de los sitios experimentales, se estimó para cada procedencia y sitio experimental variables climáticas de temperatura y precipitación para el clima contemporáneo (promedio 1961-1990) y para la década centrada en el año 2030 (que en lo sucesivo llamaremos simplemente año 2030). Las estimaciones se obtuvieron interrogando modelos climáticos “spline”, sometiendo a un sitio web (Crookston, 2010) las coordenadas geográficas y altitud de cada procedencia y sitio experimental. El modelo “spline” para clima contemporáneo se desarrolló en base a medias mensuales de temperatura (mínima, media y máxima) y precipitación de aproximadamente 4000 estaciones climáticas de México, sureste de USA, Guatemala, Belice y Cuba, para el período 1961-1990 (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Las predicciones para el clima futuro se basan en un modelaje basado en esas mismas estaciones, pero con medias ajustadas por predicciones del Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC Data Distribution Center: URL: <http://www.ipcc-data.org/>; Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Se hicieron estimaciones para seis Modelos de Circulación Global (Canadiense, Hadley y Geofísica de Fluidos (GFDL), y dos escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero (A, elevadas emisiones o escenario “pesimista”; B, bajas emisiones o escenario “optimista”), lo que da un total de seis modelos-escenarios. Finalmente, se obtuvo un promedio de los seis modelos-escenarios. Las variables estimadas fueron: la temperatura media anual (TMA, en °C), la precipitación media anual (PMA, en mm), los grados día anuales > 5°C (GD5, grados día) y un índice anual de aridez (IAA = $(GD5^{0.5})/PMA$, índice). Este índice de aridez está estrechamente relacionado con la distribución de especies y tipos de vegetación (Rehfeldt, 2006; Rehfeldt *et al.*, 2006).

Se obtuvo la distancia de transferencia (DT) en altitud y en valores climáticos, derivada del movimiento de las poblaciones de sus procedencias originales a los sitios experimentales, mediante la siguiente fórmula (Leites *et al.*, 2011):

$$D_{ij} = S_i - P_j$$

Donde D_{ij} = Distancia de transferencia de la j -ésima población transferida al i -ésimo sitio experimental. S_i = Altitud (m) o valor climático (temperatura media anual, °C; precipitación media anual, mm; grados día > 5°C, grados día; índice anual de aridez, índice) del i -ésimo sitio experimental. P_j = Altitud (m) o valor climático del sitio de origen de la j -ésima población.

2.4. Análisis estadístico

Para determinar si existen diferencias significativas entre procedencias se realizó un análisis de varianza usando Proc GLM de SAS (SAS, 2004), con el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + B_j(S_i) + P_k + S_i * P_k + P_k * B_j(S_i) + e_{ijkl}$$

En donde: Y_{ijkl} = Observación; μ = Efecto de la media general; S_i = efecto del i -ésimo sitio; B_j = Efecto de la j -ésimo bloque anidado en i -ésimo sitio; P_k = Efecto de la k -ésima población; $S_i * P_k$ = Efecto de la ik -ésima interacción sitio*población; $P_k * B_j(S_i)$ = Efecto de la kj -ésima interacción población*bloque anidado en i -ésimo sitio; e_{ijkl} = Error.

Adicionalmente, se realizó un análisis de varianza para cada sitio, utilizando el siguiente modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + B_i * P_j + e_{ijk}$$

En donde: Y_{ijk} = Observación; μ = Efecto de la media general; B_i = Efecto de la i -ésimo bloque; P_j = Efecto de la i -ésima población; $B_i * P_j$ = Efecto de la ij -ésima interacción bloque*población; e_{ijk} = Error.

Para evaluar la relación entre las variables de desempeño de las plantas y la altitud, clima y valores de transferencia de las poblaciones, se realizaron análisis de regresión lineal o cuadrática con el siguientes modelos lineal y cuadrático, respectivamente:

$$Y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 X_i + e_{ij}$$

$$Y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 X + \beta_2 X_i^2 + e_{ij}$$

Donde Y_{ij} = Media de la población; β_0 = Interceptada; β_1 = Pendiente; X_i = Altitud o valor climático de la i -ésima población; e_{ij} = Error.

3. Resultados y discusión

Clima contemporáneo y futuro de las procedencias

Las estimaciones de clima contemporáneo (1961-1990) para cada procedencia, indica un patrón altitudinal de las variables climáticas temperatura, grados día e índice de aridez, donde las procedencias con una mayor elevación presentan una menor temperatura, grados día e índice de aridez (valores bajos del IAA indican clima húmedo y frío) y procedencias de menor elevación presentan mayores temperaturas, grados día e índice de aridez (valores elevados del IAA indican clima caliente y seco).

Las diferencias entre precipitación contemporánea de los sitios de mayor elevación y menor elevación es mínima, de aproximadamente 20 mm (1.6 % del promedio) (Figura 1), y entre la de mayor y la de menor precipitación es de 75 mm (6.1 % del promedio). Sin embargo, al existir una temperatura más elevada a menores altitudes, el balance hídrico es menos favorable para la planta, comparada con la de un sitio de mayor elevación, menor temperatura y la misma precipitación; esto debido a que la evapotranspiración es mayor en un sitio más cálido. Es decir, la falta de diferencias en precipitación no debe llevar a la conclusión de que no hay un gradiente de disponibilidad de humedad para la planta; sí lo hay, ya que en la región estudiada, la precipitación no se incrementa en paralelo al aumento de la temperatura resultado de la disminución de la altitud.

Promediando las estimaciones de los seis modelos-escenarios, para el año 2030 se predice un aumento (promediando las seis procedencias) de 1.4 °C para la temperatura media anual, un incremento de 518 grados día, una disminución de la precipitación de 90 mm (- 7.3 % de la precipitación contemporánea) y de un incremento del índice de aridez de 0.0077 del valor del índice de aridez (Figura 1).

En síntesis, los sitios que están ocupados por las poblaciones actuales de *L. elegans* tendrán un clima más caliente y más seco que el clima contemporáneo, creando un desfase adaptativo entre las poblaciones forestales y el clima para el cual están adaptadas (Rehfeldt *et al.*, 2012).

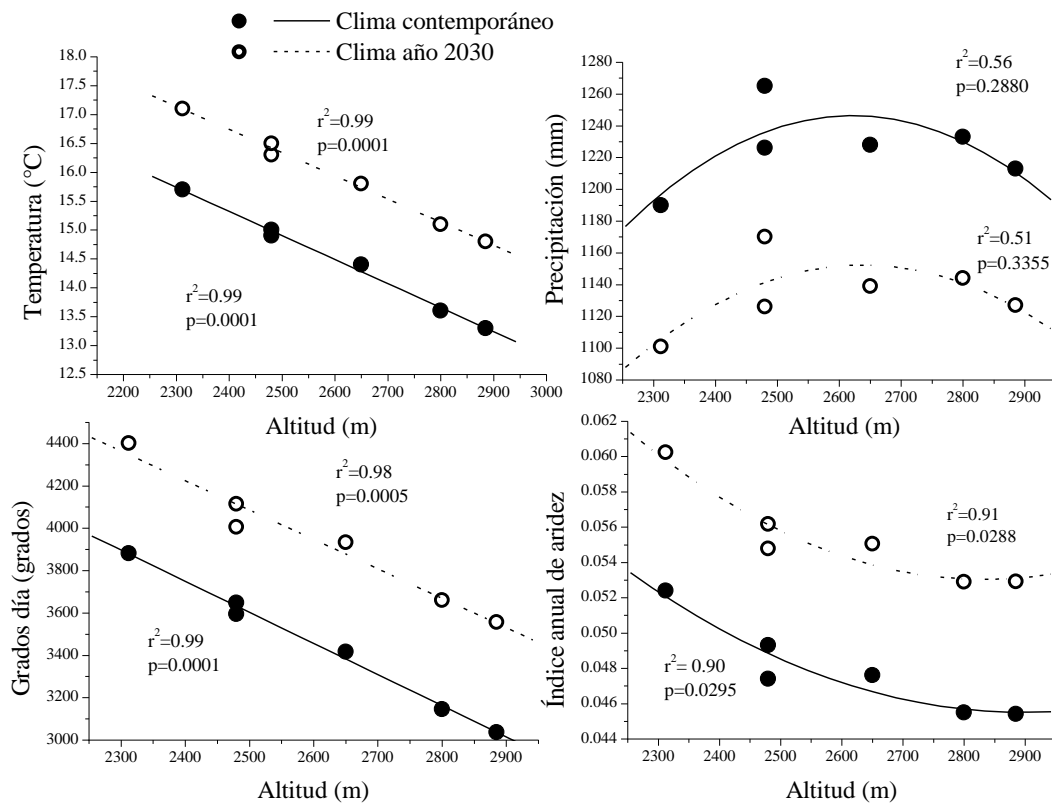


Figura 1. Temperatura media anual, precipitación anual (mm), grados día > 5 °C e índice de aridez [índice = (grados día > 5°C)^{0.5} / precipitación anual (mm)] estimadas para el clima contemporáneo (promedio 1961-1990) y el clima de la década centrada en el año 2030 (promedio de seis modelos-emisiones), para las procedencias de *Lupinus elegans* colectadas en un gradiente altitudinal en la zona de Mil Cumbres, Michoacán.

Diferencias entre sitios y entre procedencias

El análisis de la varianza incluyendo los dos sitios de campo (Cuadro 2) no mostró diferencias estadísticamente significativas entre sitios ni entre procedencias para ninguna variable. Sin embargo, sí existieron diferencias significativas para interacción sitio*procedencia para el crecimiento en altura ($P < 0.0001$), biomasa aérea ($P < 0.0001$) y supervivencia ($P = 0.0006$) (Cuadro 2). La contribución a la varianza total de la interacción

sitio*procedencia fue muy elevada: 34.8 % para crecimiento en altura de planta, 23.4 % para biomasa y 7.0 % para supervivencia. Esto disminuye el poder estadístico para encontrar diferencias significativas entre sitios y entre poblaciones, ya que el término del modelo sitio*procedencia es parte del error y para procedencia es en sí mismo el término de error para determinar la significancia de sitio y población, respectivamente (e.g. Sáenz-Romero *et al.*, 2001). Por ello, se decidió hacer un análisis de varianza para cada sitio.

A diferencia del ANOVA que incluyó los dos sitios, el ANOVA para cada sitio, detectó diferencias significativas entre poblaciones prácticamente para todas las variables en ambos sitios ($P < 0.04$; excepto altura de planta en el sitio a 2600 m de altitud, en donde $P = 0.0615$) (Cuadro 3).

Cuadro 2. Análisis de varianza (contribución a la varianza total: %; significancia: P) para la crecimiento en altura, peso seco de la parte aérea y supervivencia a los 12 meses de plantas de seis poblaciones de *Lupinus elegans*, ensayadas en camas elevadas de crecimiento en dos sitios en la región de Mil Cumbres, Michoacán.

C. V.	g. l.	Altura		Peso seco		Supervivencia	
		%	P	%	P	%	P
Sitio	1	5.15	0.2245	6.35	0.1855	1.11	0.2367
Bloque(Sitio)	22	1.02	0.7546	1.39	0.0840	2.14	0.0685
Población	5	6.45	0.4004	9.02	0.3030	4.14	0.2497
Sitio*Población	5	34.81	0.0001	23.36	0.0001	7.09	0.0006
Bloque*Población(Sitio)	†	2.68	0.1306	0.00	0.8989	7.22	0.0032
Error	¶	49.89		59.88		78.3	

Grados de libertad: † para altura= 99; para peso seco= 92; para supervivencia = 110; ¶ para altura=278; para peso seco= 252; para supervivencia=572.

Cuadro 3. Análisis de varianza por sitio (contribución a la varianza total: %; significancia: P) del crecimiento en altura, biomasa aérea y supervivencia a 12 meses de edad de plantas de seis poblaciones de *Lupinus elegans* ensayadas en camas de crecimiento en la región de Mil Cumbres, Michoacán.

C. V.	g.l.	Sitio 2800 m de altitud						Sitio 2600 m de altitud					
		Altura		Peso seco		Supervivencia		Altura		Peso seco		Supervivencia	
		%	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%	P
Bloque	11	1.6	0.7471	1.4	0.1912	0.0	0.0921	0.3	0.5342	0.3	0.3375	11.8	0.1790
Población	5	51.2	0.0001	33.6	0.0001	6.7	0.0001	4.0	0.0615	14.9	0.0001	22.1	0.0349
Bloq*Población	†	0.0	0.5525	0.3	0.8126	14.4	0.1490	14.9	0.016	0.0	0.9884	66.1	0.0029
Error	¶	47.3		64.6		79.0		80.8		84.7		0.0	

Grados de libertad, (sitio 2800: †para altura= 48 ; para peso seco= 42; para supervivencia = 55; ¶para altura=;120 para peso seco= 107; para supervivencia=287)
 (2600: †para altura=51 ; para peso seco= 50; para supervivencia = 55; ¶para altura=158; para peso seco=145 ; para supervivencia=285)

El patrón de variación entre poblaciones para altura de planta y biomasa se comportó de manera muy diferente en cada sitio de campo, dependiendo de a que altitud se ensayaron las poblaciones. Esto es mas fácil visualizarlo cuando se grafica el desempeño de las plantas (en sobrevivencia, altura de planta o peso seco de la parte aérea) contra la diferencia altitudinal o climática existente entre el sitio de origen de la población (procedencia) y el sitio experimental, para cada uno de los dos sitios experimentales (Figura 2).

En términos generales, cuando las procedencias se plantaron a baja altitud (sitio a los 2600 m), las poblaciones tuvieron un menor crecimiento y no muestran un patrón definido dependiendo de su origen altitudinal o climático (regresiones no significativas en la columna izquierda de páneles de la Figura 2; sólo se muestra biomasa aérea, el patrón de altura de planta es muy similar).

En contraste, cuando se plantaron a elevada altitud (2800 m), se muestra un claro patrón definido, en donde las plantas originadas de poblaciones que crecen a elevada altitud (sitios más fríos y húmedos, valores de transferencia negativos para altitud, positivos para temperatura o índice de aridez), presentan un mayor crecimiento en altura de planta y biomasa. En cambio, plantas originadas de poblaciones que crecen a baja altitud (sitios más cálidos y secos, valores de transferencia positivos para altitud, negativos para temperatura o índice de aridez), presentan un menor crecimiento en altura de planta y biomasa (columna derecha de páneles en la Figura 2). La asociación fue significativa entre biomasa aérea y distancia de transferencia expresada como altitud ($r^2 = 0.86$, $P = 0.026$), temperatura media anual ($r^2 = 0.85$, $P = 0.0302$) o índice de aridez ($r^2 = 0.94$, $P = 0.005$) (Figura 2). El patrón de variación entre poblaciones es muy similar para altura de planta, con una asociación significativa con la distancia de transferencia en altitud ($r^2 = 0.90$, $P = 0.0150$), temperatura media anual ($r^2 = 0.89$, $P = 0.0163$) o índice de aridez ($r^2 = 0.96$, $P = 0.0094$); esto se debe a que ésta variable está altamente correlacionada con biomasa de la parte aérea ($r = 0.77$, $P < 0.001$).

Este patrón de variación clinal altitudinal es similar al encontrado en un experimento en campo plantado (directamente en el suelo forestal) a los 2700 m de altitud (Soto-Correa *et al.*, 2012), e indica que las poblaciones se han diferenciado genéticamente para adaptarse a una porción del gradiente ambiental ocupado por la especie (Rehfeldt, 1989; Viveros-Viveros *et al.*, 2009; Vitasse *et al.*, 2009b). Los resultados también concuerdan con diferenciación morfológica entre poblaciones para caracteres de *Lupinus angustifolius*, con un patrón de variación asociado a las diferencias climáticas entre los sitios en los que crecen sus poblaciones (Clements y Cowling, 1994).

La supervivencia tiene una tendencia similar a la de altura de planta y biomasa: no asociación al origen altitudinal o climático cuando se plantaron a 2600 m, pero tendencia clinal cuando se plantaron a los 2800 m. Sin embargo, las regresiones de porcentaje de supervivencia contra la distancia de transferencia no son significativas en todos los casos ($P \geq 0.1275$).

Esto indica que al realizar migración asistida de especies y poblaciones, es posible tener patrones de variación muy distintos entre poblaciones, dependiendo de la altitud del sitio. Esto puede deberse a que las poblaciones responden de manera distinta según la temperatura a las que se les expone, ya que pueden tener distintas capacidades de adaptación (Vitasse *et al.*, 2009a).

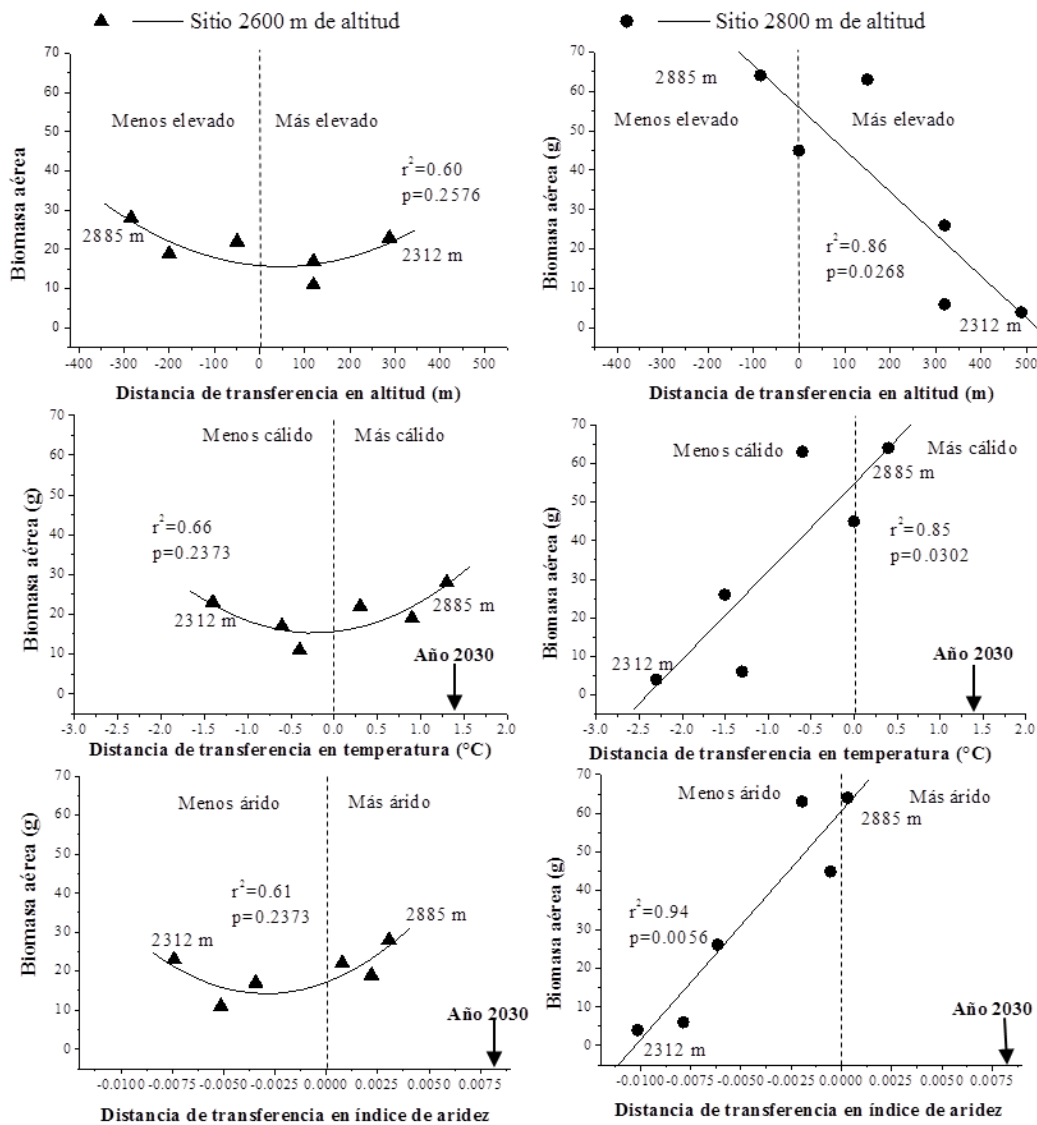


Figura 2. Biomasa aérea promedio por población de *Lupinus elegans*, graficado contra la distancia de transferencia (diferencia entre el sitio del ensayo y la procedencia) expresada como diferencia en altitud (m), temperatura media anual (°C) e índice anual de aridez [índice = (grados día > 5°C)^{0.5} / precipitación anual (mm)], para cada uno de los sitios de ensayo (2600 y 2800 m de altitud). Se indica la altitud de origen de las poblaciones de menor y mayor altitud. La flechas indican la equivalencia en distancia de transferencia del cambio climático esperado para el año 2030 (promediando seis modelos-escenarios), para cada sitio.

En términos de desempeño por población, es de hacer notar que una de las poblaciones con mejor crecimiento, la población originada a 2885 m, cuando creció en el sitio de 2800 m (un sitio similar a su sitio de origen en altitud), acumuló una biomasa en peso seco promedio de 63.6 g, mientras que cuando creció en el sitio de 2600 m (un sitio a 285 m de menor altitud que su origen, 1.2 °C más caliente), únicamente acumuló 28.3 g de biomasa (menos de la mitad que cuando creció a 2800 m) (Figura 1).

Lo anterior indica que un incremento en la temperatura deprimirá el crecimiento de *L. elegans*, al menos de algunas de las poblaciones de elevada altitud. Esto provee de una estimación de lo que sería el efecto del cambio climático para el año 2030, ya que la transferencia altitudinal de la población de 2885 m a una altitud 285 m menor, es casi equivalente al calentamiento predicho para el año 2030 (promediando seis modelos-scenarios) para el sitio de 2600 m de altitud: 1.4 °C (Figura 2). Si se considera simultáneamente la temperatura y la precipitación, expresados en los valores del índice anual de aridez, es posible ver que el cambio climático inducirá condiciones de aridez más áridas que las que se presentan actualmente en el sitio a 2600 m (ver equivalencia en distancia de transferencia para ambos sitios, Figura 2). Por tanto, es razonable suponer que si se combina el incremento de temperatura con una menor precipitación, el crecimiento de algunas poblaciones de *L. elegans* de elevada altitud disminuirá aún más que lo expresado por la población originada a los 2885 m crecida en el sitio a 2600 m.

La población originada a menor altitud (2312 m), tuvo un patrón diferente al anteriormente descrito: cuando creció en el sitio a 2600 m, acumuló en promedio 22.6 g de biomasa en peso seco, y cuando creció a 2800 m, acumuló únicamente 3.7 g de biomasa (casi cinco veces menos) (Figura 1). Es decir, al crecer en condiciones 1.9 °C más frías que las de su origen, su tasa de crecimiento disminuyó de manera importante.

La disminución en crecimiento cuando las poblaciones son transferidas tanto a un sitio más cálido como a un sitio más frío que su origen, se debe a que las plantas fueron sometidas a condiciones que las alejaron de los óptimos fisiológicos (Levit, 1980). Al ser transferidas a mayor altitud, se generó un estrés por frío. Las que fueron transferidas a un sitio de menor elevación, se generó un estrés por temperaturas elevadas. Entre mayor sea la distancia de transferencia, menor será su crecimiento.

De lo anterior podemos concluir que si las poblaciones de *L. elegans* de elevadas altitudes permanecen en sus sitios de origen, su crecimiento disminuirá, a consecuencia del estrés provocado por el incremento de temperatura. En cuanto a las poblaciones de bajas altitudes, de ser migradas con asistencia humana a mayores altitudes, en un principio tendrán también una disminución en su crecimiento, por encontrarse (inmediatamente después de la migración) con un clima más frío. Sin embargo, no hacer nada deteriorará a todas las poblaciones. Por tanto, parece razonable realizar una migración asistida para reacomodar los genotipos a los ambientes a los que están adaptadas las poblaciones (Rice y Emery, 2003; McLachlan *et al.*, 2007). Dada la diferenciación genética entre poblaciones, y las diversas respuestas de éstas dependiendo del sitio en el que se planten, se sugiere realizar gradualmente la migración asistida, en movimientos de 150 m a mayor altitud a intervalos de seis años, como se propuso en Soto-Correa *et al.*, (2012).

4. Conclusiones

Para el año 2030 se estima en promedio un incremento de 1.4 °C para la temperatura media anual, de 518 grados día, una disminución de la precipitación de 90 mm (- 7.3 % de la precipitación contemporánea) y un incremento del índice de aridez de 0.0077.

Se encontraron grandes diferencias significativas en la interacción entre sitio y poblaciones para altura de planta, peso seco y para la supervivencia.

La diferenciación genética entre poblaciones se expresa con patrones muy distintos, dependiendo de la altitud del ensayo. En el sitio de elevada altitud (2800 m), altura de planta y biomasa están fuertemente asociadas a la distancia de transferencia (altitudinal o climática), entre su lugar de origen y el sitio experimental, en donde las plantas originadas de poblaciones de mayor altitud crecen más que las de menor altitud. En contraste, en el sitio de menor elevación (2600 m), si bien existieron diferencias significativas o casi significativas entre poblaciones, no hubo un patrón clinal.

En general, las poblaciones crecieron menos cuando se alejaron del clima en el que se originaron. Esto sugiere que el cambio climático inducirá un menor crecimiento en todas las poblaciones, y que la migración asistida deberá hacerse gradualmente.

5.Literatura citada

- Aitken S. N., S. Yeaman, A. J. Holliday, T Wang, y S. Curtis-McLane. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 1:95-111.
- Alvarado-Sosa, P., A. Blanco-García y R. Lindig-Cisneros. 2007. Test of alternative nursery propagation conditions for *Lupinus elegans* Kunth plants, and effects on field survival. *Revista Fitotecnia Mexicana* 30(2):201-204.
- Benowicz, A., S. L'Hirondelle y Y. A. El-Kassaby. 2001. Patterns of genetic variation in mountain hemlock (*Tsuga mertensiana* (Bong) Carr.) with respect to height growth and hardiness. *Forest Ecology and Management* 154(1-2):23-33.
- Blanco-García A, C. Sáenz-Romero, C. Martorell, P. Alvarado-Sosa y R. Lindig-Cisneros. 2011. Nurse plant and mulching effects on three conifer species in a Mexican temperate forest. *Ecological Engineering* 37:994-998.
- Clements, J. y A. Cowling. 1994. Patterns of morphological diversity in relation to geographical origins of wild *Lupinus angustifolius* from the Aegean region. *Genetic Resources Crop Evolution* 41: 109-122.
- Crookston, N.L. 2010. Research on Forest Climate Change: Potential Effects of Global Warming on Forests and Plant Climate Relationships in Western North America and Mexico. Available at <http://forest.moscowsl.wsu.edu/climate/> (accessed 24 April 2010).

- Devall, M. S. 2009. Efectos del cambio climático mundial en los árboles y arbustos raros
Unasylva 60: 231-232.
- Dunn, D. B. 2001. *Lupinus*. En: G. R. Calderón de R. y J. Rzedowski. Flora fanerogámica del Valle de México. Ed. Instituto de Ecología, A. C., CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán México. 290-300 p.
- Lara-Cabrera, S., N. Alejandre-Melena, E. Medina-Sánchez y R. Lindig-Cisneros. 2009. Genetic diversity in populations of *Lupinus elegans* Kunth, implications for ecological restoration. Revista Fitotecnia Mexicana 32: 79-86.
- Leites L. P., A. P. Robinson, G. E. Rehfeldt, J. D. Marshall, y N. L. Crookston. 2012. Height-growth response to climatic changes differs among populations of Douglas-fir: a novel analysis of historic data. Ecological Applications 22(1):154–165.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.
- Lindig-Cisneros, R., A. Blanco-García, C. Sáenz-Romero, P. Alvarado-Sosa y N. Alejandre-Melena. 2007. Restauración adaptable en la meseta Purépecha, Michoacán, México: hacia un modelo de estados de transiciones. Sociedad Botánica de México 80: 25-31.
- McDowell N., W.T. Pockman, C. D. Allen, D. D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D. G. Williams, y E. A. Yezpez. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? New Phytologist 178: 719–739.
- McLachlan, S. J., J. S. Clark y P. S. Manos. 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. Ecology 86:2088-2098.

- McLachlan, J., J. J. Hellmann y M. W. Schwartz. 2007. A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation Biology* 21:297-302.
- Medina-Sánchez, E. I. y R. Lindig-Cisneros. 2005. Effect of scarification and growing media on seed germination of *Lupinus elegans*. *H. B. K. Seed Science and Technology* 33:237-241.
- Oleskyn, J., P. B. Reich, M. G. Tjoelker y W. Chalupka. 2001. Biogeographic differences in shoot elongation pattern among European Scots pine populations. *Forest Ecology and Management* 148(1-3):207-220.
- Pearson R. G. 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution* 21(3):111-113.
- Rehfeldt, G. E. 1988. Ecological genetics of *Pinus contorta* from the Rocky Mountains (USA): a synthesis. *Silvae Genetica* 37(3-4):131-135.
- Rehfeldt, G. E. 1989. Ecological adaptations in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziessii* var. *Glauca*): a synthesis. *Forest Ecology and Management* 28:203-215.
- Rehfeldt, G. E. 2006. A spline model of climate for the western United States. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-165. Fort Collins, Colorado, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 21 p.
- Rehfeldt G. E., N. L. Crookston, M. V. Warwell y J S Evans. 2006. Empirical analyses of plant-climate relationships for the western United States. *Journal of Plant Sciences* 167: 1123–1150.
- Rehfeldt G. E., N. L. Crookston, C. Sáenz-Romero y E Campbell. 2012 North American vegetation model for land-use planning in a changing climate: a solution to large classification problems. *Ecological Applications* 22: 119–141.

- Rice, K. J. y N. C. Emery. 2003. Managing microevolution: restoration in the face of global change. *Frontiers Ecology Environmental* 1:469-478.
- Sáenz-Romero, C., E. V. Nordheim, R. P. Guries y P. M. Crump. 2001. A case study of a provenance/progeny test using trend analysis with correlated errors and SAS PROC MIXED. *Silvae Genetica* 50(3-4):127-135.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu y B. A. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102:595–623.
- Sáenz-Romero C, Rehfeldt GE, Duval P, y R Lindig-Cisneros. 2012a. *Abies religiosa* habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in Mexico. *Forest Ecology and Management* 275:98-106.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, J. C Soto-Correa., S. Aguilar-Aguilar, V. Zamarripa-Morales y J. López-Upton. 2012b. Altitudinal genetic variation among *Pinus pseudostrobus* populations from Michoacán, México; two location shadehouse test results. *Revista. Fitotecnia. Mexicana* 35 (2): 111 –120.
- Sánchez, O. 1980. La flora del Valle de México. Herrero. D. F., México. 519 p.
- SAS Institute Inc. 2004. SAS/ STAT 9.1 User's Guide. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina. 5136 p.
- Soto-Correa, J. C., C. Sáenz-Romero, R. Lindig-Cisneros, N. Sánchez–Vargas, y J. Cruz-de-León. 2012a. Variación genética entre procedencia de *Lupinus elegans* Kunth, y estimaciones de clima contemporáneo y futuro. *Agrociencia* 46(6):593-608.

- Soto-Correa, J. C., C. Sáenz-Romero, R. Lindig-Cisneros y E. de la Barrera. 2012b. The neotropical shrub *Lupinus elegans*, from temperate forests, may not acclimate to climate (Aceptado en Plant Biology).
- Tchebakova N. M., G. E. Rehfeldt y I. E. Parfenova. 2005. Impacts of climate change on the distribution of *Larix* spp. and *Pinus sylvestris* and their climatypes in Siberia. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. 11:861–882.
- Thomas S. C. 2011. Genetic vs phenotypic responses of trees to altitude. *Tree Physiology*. 31:1161-1163.
- Vitasse, Y., S. Delzon, E. Dufrêne, J. Y. Pontailier, J. M. Louvet, A. Kremer y R. Michalet. 2009a. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar response?. *Agricultural and Forest Meteorology*. 149:735-744.
- Vitasse, Y., S. Delzon, C. C. Bresson, R. Michalet y A. Kremer. 2009b. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal Forest Research*. 39:1259-2009.
- Viveros-Viveros H., C. Sáenz-Romero, J. J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, G., Ramírez-Valverde y A. Santacruz-Valera. 2009. Altitudinal Genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: Height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology Management*. 257(3): 836-842.

Discusión general

La evidencia del presente trabajo indica que la variación genética altitudinal entre poblaciones de *Lupinus elegans*, es en gran medida una adaptación a variables ambientales relacionadas principalmente con la temperatura. *L. elegans* presentó un patrón significativo de variación genética entre poblaciones que se encuentran a lo largo de un gradiente altitudinal, en donde plantas originadas de semillas de poblaciones de mayor altitud expresaron altura y mayor biomasa aérea, mientras que plantas de poblaciones originadas a menor altitud presentan plantas con menor estatura y menor biomasa, lo cual aparentemente está asociado a la temperatura de su lugar de origen, y se relaciona significativamente también con el índice anual de aridez (IAA)(Soto-Correa *et al.*, 2012a). La anterior relación se debe muy posiblemente a que del gradiente de temperatura y aridez actúa como una importante presión de selección para diferenciar genéticamente a las poblaciones (Rehfeldt, 1989).

En los experimentos realizados en la presente tesis, se observó que existe una asociación significativa de la temperatura media anual con la biomasa aérea. Esto indica que la temperatura, u otras variables ambientales relacionadas con ella, tienen más influencia para moldear la diferenciación genética entre poblaciones que otras variables ambientales, como son las relacionadas con la precipitación. Existen indicaciones de que las diferencias ambientales entre poblaciones a lo largo del gradiente altitudinal, en realidad están dominadas por la temperatura. Los resultados de estudios entre poblaciones de especies forestales a través de gradientes ambientales en zonas templadas, han demostrado que la temperatura es el principal limitante en el crecimiento en plantas (Rehfeldt *et al.*, 2009), y la variable climática tiene el mayor efecto en la fenología del desarrollo (Vitasse *et al.*, 2009).

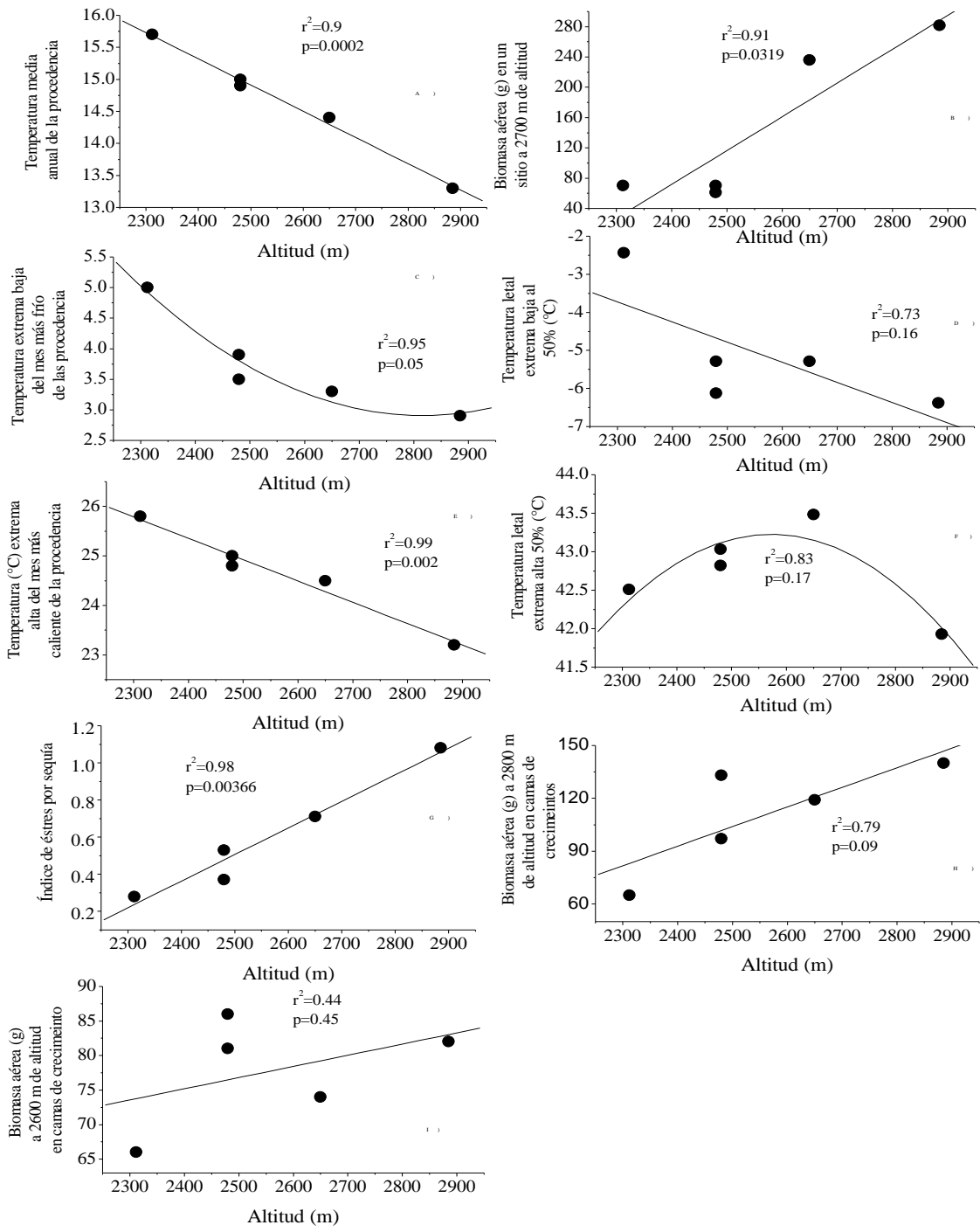


Figura 1. Relaciones del comportamiento de las poblaciones de *Lupinus elegans* y las variables climáticas que determinan la diferenciación genética y el patrón altitudinal entre poblaciones.

Las temperaturas extremas altas y bajas que ocurren en los sitios donde viven las poblaciones de plantas, pueden llegar a ser más restrictivos para la distribución de especies que la temperatura promedio (Drennan, 2009; Rehfeldt *et al.*, 2009).

En las leguminosas de climas templados, la temperatura es determinante en la distribución de las poblaciones y especies, y en algunos casos, las altas temperaturas afectan adversamente el crecimiento y la producción de biomasa medida como materia seca (Bascur, 1996). Por ejemplo, en plántulas de *Lupinus albus* en Sudáfrica, se requieren temperaturas inferiores a 5 °C en el momento de su establecimiento natural en un sitio donde la temperatura mínima del aire anual está precisamente cerca de 5 °C (Keeve, *et al.*, 2000). Sin embargo, los efectos de bajas temperaturas en *L. elegans* aún no han sido suficientemente determinadas.

Para *L. elegans* se encontró una adaptación a las bajas temperaturas del aire, donde las poblaciones de sitios más fríos fueron capaces de soportar temperaturas más bajas que sus homólogos de lugares más cálidos (figura 1, C y D), lo cual puede deberse a la diferenciación genética que se ha confirmado en las poblaciones de *L. elegans* (Lara-Cabrera *et al.*, 2009; Soto-Correa *et al.*, 2012a). En contraste, en las pruebas de laboratorio (Soto-Correa *et al.*, 2012b), mientras que las poblaciones mostraron un patrón altitudinal de respuesta a las bajas temperaturas, no se presentó un patrón altitudinal para las altas temperaturas. Posiblemente, las altas temperaturas son relativamente suaves y prevalentes a lo largo de la zona de distribución, y no ejercen una presión selectiva a favor de genotipos tolerantes de *L. elegans* a alta temperaturas (Figura 1, E y F). En cambio, las bajas temperaturas sí infringen una presión de selección significativa, que promueve la diferenciación genética entre poblaciones. Así, la ocurrencia de las temperaturas extremas aparentemente juega un papel muy importante en la tolerancia de las temperaturas extremas por las especies de plantas. Un ejemplo contrastante que puede ser ilustrativo, es el de algunas especies de cactáceas, para las cuales las altas temperaturas, expresadas como Dosis Letal al 50 % (LT₅₀) aumenta en 0.53 °C por cada aumento de 1 °C en la temperatura del aire, mientras que las bajas temperaturas LT₅₀ disminuye solamente 0.07 °C por cada disminución de 1 °C en la temperatura del aire (Drennan, 2009).

Otro aspecto importante que se tomó en cuenta es la importancia de la resistencia a la sequía. La sequía es de las manifestaciones más evidentes del cambio climático (Peterson *et al.*, 2002). También se creó que serán más severas y las especies forestales estarán cada vez más estresadas (Aitken *et al.*, 2008; Rehfeldt *et al.*, 2012).

La respuesta de las poblaciones de *L. elegans* expuestas experimentalmente a estrés por sequía, independientemente de su origen, consistió en una disminución de su crecimiento en altura y de su producción de hojas y aumentó el porcentaje de hojas perdidas, una respuesta característica al estrés hídrico (Levitt, 1980; Martínez-Vilalta *et al.*, 2002; Thie y Manninen, 2003). Lo mismo ocurre con el crecimiento en altura en otras especies silvestres como *Pinus leiophylla* (Martínez-Trinidad *et al.*, 2002) y con plantas cultivadas como el algodón, donde la cantidad de hojas y su crecimiento en altura se ve afectado considerablemente por la insuficiencia de agua (Méndez-Nateras *et al.*, 2007).

Las poblaciones de *L. elegans* presentaron un patrón en la supervivencia donde las poblaciones de mayor elevación resistieron más el estrés por sequía (Soto-Correa *et al.*, 2012c). Esta respuesta es contraria a la que se esperaba, debido que las poblaciones de menor altitud están expuestas a mayor temperaturas, y en muchas ocasiones las altas temperaturas provocan estrés por sequía (Figura 1, G). Sin embargo, el estrés por sequía tiene mecanismos fisiológicos relacionados con los de respuesta a temperaturas bajas cercanas al punto de congelación del agua (Améglío *et al.*, 2001; Mayr *et al.*, 2006; Beikircher y Mayr, 2009, Charra-Vaskou *et al.*, 2011). Considerando que *L. elegans* es perenne, necesariamente tiene que tolerar temperaturas bajo cero a mayores altitudes en invierno, y esto pudo haber favorecido la evolución de un mecanismo de tolerancia a la sequía. Lo anterior lleva a suponer que la causa de que poblaciones de mayor altitud de *L. elegans* resistan más la sequía, está relacionado con su capacidad de resistir a las bajas temperaturas. De hecho, hay evidencias de que la resistencia fisiológica a la sequía y a temperaturas bajas están relacionadas, pues ambas ocasionan la acumulación de solutos en las hojas que las hace más resistentes (Medeiros y William 2011; Charra-Vaskou *et al.*, 2011).

En el otro experimento donde se migró poblaciones de menor elevación a un sitio de mayor elevación, exponiendo a las poblaciones a bajas temperaturas, se observó que el desempeño de las poblaciones originadas en los sitios de menor elevación fue menor cuando crecieron a mayor elevación (Soto-Correa *et al.*, 2012d). Este patrón es seguramente consecuencia de la falta de adaptación a temperaturas bajas de las plantas procedentes de sitios de poca elevación (Figura 1, I). Por otra parte, cuando poblaciones de mayor elevación fueron migradas a una elevación menor (200 m hacia abajo, con lo que se simula una exposición a un posible clima futuro más cálido y seco muy parecido a la que ocurrirá en el año 2030), las poblaciones de elevada altitud presentaron un menor crecimiento (Soto-Correa *et al.*, 2012d) (Figura 1, H), posiblemente las altas temperaturas ocasionen estrés similar al de sequía, lo que limita a las poblaciones de mayor elevación. En contraste, las bajas temperaturas probablemente limitan a las poblaciones de baja elevación. Lo anterior es una evidencia de adaptación local. Una respuesta similar se observó entre poblaciones de *Lupinus angustifolius*, en donde la variación de varios de los caracteres examinados está relacionada con diferencias climáticas entre los sitios estudiados (Clements y Cowling, 1994).

Conocer la variación genética cuantitativa en caracteres de importancia adaptativa es útil para establecer medidas que incrementen la productividad de las plantaciones, al mejorar el acoplamiento entre las condiciones ecológicas del sitio de plantación y las características genéticas de las plántulas (Ignacio-Sánchez *et al.*, 2005). Si la diferenciación genética entre poblaciones tiene un patrón altitudinal significativo, las semillas y plantas pueden ser mejor utilizadas en programas de conservación y restauración ecológica; no deben moverse libremente dentro de la región estudiada, ya que se pone en riesgo la adaptación de los individuos plantados en los sitios de reforestación.

Las poblaciones de *L. elegans*, se diferenciaron genéticamente en respuesta al gradiente de variables ambientales como la temperatura y la sequía. Por otra parte, con el calentamiento global, en México se predicen que las temperaturas medias anuales se aumentarían en promedio 1.5 °C en el año 2030 (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). Lo anterior pondrá a prueba la capacidad de adaptación de las especies y poblaciones a las nuevas condiciones ambientales (Vitasse *et al.*, 2009), u optar por migrar latitudinalmente hacia los

polos o en altitud a mayor elevación (Lenoir *et al.*, 2008). Por esta razón, el enfoque parcialmente fisiológico utilizado en el presente trabajo es muy importante, debido a que puede mejorar la capacidad para estimar las respuestas de especies de plantas al cambio climático, además de ayudar a evitar un desfase adaptativo ocasionado por el cambio climático. La utilización de un programa de migración asistida podría mitigar el efecto del cambio climático (Rice y Emery, 2003; McLachlan *et al.*, 2007).

Considerando el gradiente de temperaturas a lo largo del gradiente altitudinal en el área de estudio, sería necesario un movimiento de 550 m de altitud para reacoplar los genotipos al clima predicho para el año 2030. Un movimiento de 550 m de altitud hacia arriba, es un promedio de lo predicho con base en la temperatura media anual (300 m) y en base al Índice Anual de Aridez (800 m) (Soto-Correa *et al.*, 2012a). Si se realizara un movimiento altitudinal de 550 m, se limitaría el crecimiento, debido a este movimiento altitudinal afectará el crecimiento por el efecto de las bajas temperatura que ahora ocurren en esos sitios de mayor elevación. Por tanto, para lograr un movimiento altitudinal de 550 m minimizando los riesgos, se sugiere desplazarse hacia arriba el máximo 150 m en altitud, en al menos tres ocasiones sucesivas (a intervalos de seis años) entre el presente y el año 2030, a fin de aproximarse al movimiento altitudinal requerido de 550 m. Tal movimiento es viable porque el tiempo generacional es relativamente corto, de 4 a 5 años (Dunn, 2001).

Literatura citada

- Aitken, N. S., S. Yeaman, J. A. Holliday, T. Wang y S. Curtis-McLane. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* 95-111.
- Améglio, T., H. Cochard y H. Ewers. 2001. Stem variation and cold hardiness in walnut trees. *Journal Experimental Botany* 52: 2135-2142.
- Bascur, G. 1996. Caracterización del crecimiento y comportamiento agronómico del Lupino (*Lupinus angustifolius*) en el Secano centro norte. In: Avances de Investigación en *Lupino*. Serie Carillanca 51: 68-76.
- Beikircher B. y S. Mayr. 2009. Intraspecific differences in drought tolerance and acclimation in hydraulics of *Ligustrum vulgare* and *Viburnum lantana*. *Tree Physiol* 29:765-775.
- Charra-Vaskou, K., G. Charrier, R. Wortemam, B. Beikircher, H. Cochard, T. Améglio y S. Mayr. 2011. Drought and frost resistance of trees: a comparison of four species at different sites and altitudes. *Annals of Forest Science*. DOI 10.1001/s13595-01100160-5.
- Clements, J. y A. Cowling. 1994. Patterns of morphological diversity in relation to geographical origins of wild *Lupinus angustifolius* from the Aegean region. *Genetic Resources Crop Evolution* 41: 109-122.
- Crookston, N.L. 2010. Research on Forest Climate Change: Potential Effects of Global Warming on Forests and Plant Climate Relationships in Western North America and Mexico. Available at <http://forest.moscowfs.wsu.edu/climate/> (accessed 24 April 2010).

- Drennan, P. M. 2009. Temperature influences on plant species of arid and semi-arid regions with emphasis on CAM succulents. In: de la Barrera E., Smith W.K. (Eds), Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A Tribute to Park S. Nobel, UNAM, Mexico, City, pp. 57-94.
- Dunn, D. B. 2001. *Lupinus*. En: G. R. Calderón de R. y J. Rzedowski. Flora fanerogámica del Valle de México. Ed. Instituto de Ecología, A. C., CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán, México. 290-300 p.
- Ignacio-Sánchez E., J. J. Vargas-Hernández., J. López-Upton, y A. Borja-De La Rosa. 2005. Parametros genéticos del crecimiento y densidad de la madera en edades juveniles de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake. *Agrociencia* 39: 469-479.
- Keeve R., L. Loubser y J. H. G.Krûger. 2000. Effects of temperature and photoperiod on days to flowering, yield and yield components of *Lupinus albus* (L.) under field conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science* 184: 187–196.
- Lara-Cabrera, S., N. Alejandre-Melena, E. Medina-Sánchez y R. Lindig-Cisneros. 2009. Genetic diversity in populations of *Lupinus elegans* Kunth, implications for ecological restoration. *Revista Fitotecnia Mexicana* 32: 79-86.
- Lenoir, J., J. C. Gégout, P. A. Marquet, P. de Ruffray y H. Brisse. 2008. A significant upward shift in plant optimum elevation during the 20th Century. *Science* 320:1768-1770.
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol II. Water, radiation, salt and others. N.Y., Academic Press. 606 p.
- Martínez-Trinidad. T., J. J. Vargas-Hernández, A. Muños-Orozco y J. López-Upton. 2002. Respuesta al déficit hídrico de *Pinus leiophylla*: consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. *Agrociencia* 36:365-376.

- Martínez-Vilalta, J. y T. W. Pockman. 2002. The vulnerability to freezing-induced xylem cavitation of *Larrea tridentata* in the Chihuahuan desert. *American Journal of Botany* 89(12): 1916-1924.
- Mayr, S., U. Hacke, P. Schmid, F. Schwienbacher y A. Gruber. 2006. Frost drought in conifers at the alpine timberline: xylem dysfunction and adaptation. *Ecology* 87: 3175-3185.
- McLachlan, J., J. J. Hellmann y M. W. Schwartz. 2007. A framework for debate of assisted migration in an era of climate change. *Conservation Biology* 21:297-302.
- Mendez-Natera, J. R.; L. Lara y J. A. Gil-Marin. 2007. Efecto del riego por goteo en el crecimiento inicial de tres cultivares de algodón (*Gossypium hirsutum* L.) IDESIA 25 (2):7-15.
- Medeiros S. J. y P. T. William. 2011. Drought increases freezing tolerance of both leaves and xylem of *Larrea tridentate*. *Plant, Cell and Environment* 34: 43-51.
- Peterson, A. T., A. M. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, H. R. Beddemeier y B. R. D. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416:626-629.
- Rehfeldt, G. E. 1989. Ecological adaptations in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziessii* var. *Glauca*): a synthesis. *Forest Ecology and Management* 28:203-215.
- Rehfeldt, G. E., D. E. Ferguson y N. L. Crookston. 2009. Aspen, climate and sudden decline in western USA. *Forest Ecology and Management* 258:2353-2364.

- Rehfeldt, G. E., N. L. Crookston, C. Sáenz-Romero y E. Campbell. 2012. North American vegetation analysis for land use planning in a changing climate: A statistical solution to large classification problems. *Ecological Application* 22(1): 119-141.
- Rice, K. J., y N.C. Emery. 2003. Managing microevolution: restoration in the face of global change. *Frontiers in Ecological Environment* 1: 469-478.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu y B. A. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102:595–623.
- Soto-Correa, J. C., C. Sáenz-Romero, R. Lindig-Cisneros, N. Sánchez–Vargas y J. Cruz-de-León. 2012a. Variación genética entre procedencia de *Lupinus elegans* Kunth, zonificación altitudinal y migración asistida. *Agrociencia* 46(6):593-608. (Capítulo I)
- Soto-Correa, J. C., C. Sáenz-Romero, R. Lindig-Cisneros y E. de la Barrera. 2012b The neotropical shrub *Lupinus elegans*, from temperate forests, may not adapt to climate change (Aceptado en *Plant Biology*: Capítulo II).
- Soto-Correa, J. C., R. Lindig-Cisneros, H. Paz-Hernández y C. Sáenz-Romero. 2012c. Efecto de la sequía sobre poblaciones de *Lupinus elegans* Kunth originadas a distintas altitudes (Capítulo III).
- Soto-Correa, J. C., C. Sáenz-Romero y R. Lindig-Cisneros. 2012d. Ensayo de migración asistida de poblaciones de *Lupinus elegans* a dos altitudes, en camas de crecimiento en campo (Capítulo IV).
- Thied, D. L. y S. Manninen S. 2003. Ozone and water deficit reduced growth of Aleppo pine seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry* 41:55-63.

Vitasse, Y., AJ. Porté, A. Kremer, R. Michalet y S. Delzon., 2009. Responses of canopy duration to temperature changes in four temperate tree species: relative contributions of spring and autumn leaf phenology. *Oecologia* 161:187-198.

Perspectivas y/o recomendaciones

A partir de la realización de este trabajo, surgen nuevas ideas y preguntas de investigación. A continuación se enlistan algunas.

En el capítulo III, se analizó a la resistencia al estrés ocasionado por la sequía en poblaciones de *L. elegans*, realizando el experimento en una sola localidad. Se observó que las poblaciones que provienen de mayor elevación son más resistentes al estrés por la sequía. El estrés tiene efectos aún con bajas intensidades de tratamientos de sequía, pero los efectos en el crecimiento son diferentes para las poblaciones (Tabla 1, Capítulo III). Sin embargo, queda por investigar si se obtendría el mismo resultado si se realizara el mismo experimento de sequía en varias localidades, y por lo tanto a diferentes elevaciones. Es decir, ¿Se tendrá el mismo resultado si las localidades de una serie de nuevos experimentos, desde el inicio de los mismos, infringen un distinto nivel de estrés derivado del valor de transferencia altitudinal (diferencia de altitud entre el lugar de origen y el lugar del ensayo) y por lo tanto se tienen diferentes valores del valor de transferencia expresado como índice de aridez para todas la poblaciones? (Capítulo III)

En el Capítulo II, se observó que existe una relación entre la resistencia a temperaturas extremadamente bajas y la altitud de origen de cada población, donde las poblaciones de mayor elevación son las que resisten más las bajas temperaturas. En el Capítulo III, se observó una relación entre la resistencia al estrés por sequía y el origen de las poblaciones; se ha observado que las especies de plantas han desarrollado el mismo proceso fisiológico tanto para la resistencia a la sequía como para soportar las bajas temperaturas. En base a lo anterior, surge una nueva pregunta ¿El proceso de adaptación local que han desarrollando las poblaciones de *L. elegans* para la resistencia a las bajas temperaturas, efectivamente tiene la misma base de procesos fisiológicos que la adaptación a la sequía?

El Capítulo IV, se migró poblaciones de *L. elegans* a menor altitud, exponiendo a éstas poblaciones a un clima futuro un poco menos cálido o similar a un clima futuro predicho para el 2030, observándose que las poblaciones tenían el mayor crecimiento a elevadas altitudes, y reducen su crecimiento cuando crecen a menores altitudes. De este capítulo

surge la pregunta ¿Cuál sería el comportamiento de las poblaciones *L. elegans* si se hacen migrar a un clima futuro más cálido que el que se predice para el año 2030? Es decir, ¿Cuál sería su desempeño si se plantan a altitudes aún menores que las ensayadas?

Una de las perspectivas para la utilización de la información generada en este trabajo de investigación es la siguiente: Es necesario considerar a *Lupinus elegans* como una especie clave que puede ayudar a afrontar y/o facilitar la adaptación o migración asistida de otra especies de coníferas a los cambios ambientales ocasionados por el calentamiento global. Esto debido a que ésta especie se distribuye de manera natural en bosques de pino-encino (Dunn, 2001), es característica de sitios perturbados (Sánchez, 1980), es tolerante a condiciones de estrés y fija nitrógeno (Alvarado-Sosa *et al.*, 2007). Se ha demostrado en ensayos de restauración ecológica, que además posee una capacidad notable de mejorar las condiciones del suelo y facilitar el establecimiento de especies nativas, tanto arbóreas como del sotobosque (Lindig-Cisneros *et al.*, 2007), mediante la creación de un micro-ambiente apropiado para el establecimiento de especies de coníferas (Blanco-García y Lindig-Cisneros 2005).

Por ejemplo, existen especies de coníferas como lo es *Abies religiosa*, que presenta una distribución en montañas en altitudes elevadas, que van de los 2400 m a los 3600 m de altitud (Sánchez-Velasquez *et al.*, 2008); en rodales de esta especie la mariposa Monarca (*Danaus plexippus Linnaeus*) se refugia durante el invierno (Andreson y Brower, 1996; Oberhauser y Peterson, 2003). Se predice que el hábitat climático de *A. religiosa* se verá reducido 69% para la década del 2030, 87% para los 2060, y el 96% para 2090 (Sáenz-Romero *et al.*, 2012). Por lo anterior, una recomendación para reducir los efectos del desacoplamiento entre las poblaciones de coníferas y el clima para el cual están adaptadas y así evitar la reducción del bosque de *A. religiosa*, sería realizar reforestaciones con migración asistida. En tal caso, se propone que la migración de especies de coníferas se realice de manera ensamblada a la migración asistida de las poblaciones apropiadas de *L. elegans*, para que ésta última sirva como nodriza. Esta especie formará un dosel protector, creando una sombra que facilitará el establecimiento de *A. religiosa* durante los primeros años de vida, ya que el ciclo de vida de *L. elegans* es de tres a cuatro años y después muere de manera natural (Blanco-García *et al.*, 2011).

Literatura citada

- Alvarado-Sosa, P., A. Blanco-García y R. Lindig-Cisneros. 2007. Test of alternative nursery propagation conditions for *Lupinus elegans* Kunth plants, and effects on field survival. *Revista Fitotecnia Mexicana* 30(2):201-204.
- Anderson, J. B. y P. L. Brower. 1996. Freeze-protection of overwintering monarch butterflies in Mexico: critical role of the forest as a blanket and an umbrella. *Ecological Entomology* 21: 107-116
- Blanco- García A. y R. Lindig-Cisneros. 2005 Incorporating restoration in sustainable forestry management: Using pine bark mulch to improve native-species establishment on tephra deposits. *Research Ecology* 13: 703-709.
- Blanco-García, A., C. Sáenz-Romero, C. Martorell, P. Alvarado-Sosa y R., Lindig-Cisneros. 2011. Nurse-plant and mulching effects on three conifer species in a Mexican temperate forest. *Ecological Engineering* 37:994-998.
- Dunn, D. B. 2001. *Lupinus*. En: G. R. Calderón de R., y J. Rzedowski (eds.). *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología, A. C., CONABIO. Pátzcuaro, Michoacán México. pp 290-300.
- Oberhauser, K. y T. A. Peterson. 2003. Modeling current and future potential wintering distributions of eastern North American monarch butterflies. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 100:14063-14068.
- Lindig-Cisneros, R., A. Blanco-García, C. Sáenz-Romero, P. Alvarado-Sosa y N. Alejandre-Melena. 2007. Restauración adaptable en la meseta Purépecha, Michoacán, México: hacia un modelo de estados de transiciones. *Sociedad Botánica de México* 80: 25-31.

Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, P. Duval y R. Lindig-Cisneros. 2012. *Abies religiosas* habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in Mexico. *Forest Ecology and Management* 275:98-106.

Sánchez, O. 1980. La flora del Valle de México. Herrero. D. F., México. 519 p.

Sánchez-Velásquez, I. R., M. R. Pineda-López y A. Hernández-Martínez. 1991. Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl. Et Cham, en Cofre de Perote, estado de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 16:45-55.