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-Correa**[1], Cuauhtémoc **Sáenz-Romero**[1*], Roberto **Lindig-Cisneros**[2], Nahum **Sánchez-Vargas**[1], José **Cruz-de-León**[3]

[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. (jocasoco@hotmail.com) (csaenzromero@gmail.com) (nsanchesv@yahoo.com). [2]Centro 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). [3]Facultad 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. Felícitas 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 ($r^2=0.49$; $p\leq0.011$) y biomasa ($r^2=0.48$; $p\leq0.011$) 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 ($r^2=0.49$; $p\leq0.011$) and more biomass ($r^2=0.48$; $p\leq0.011$) 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 ❖ 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 repuesta 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 desfasamiento 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 el cambio climático es mayor que la capacidad de desplazamiento de

conservation, 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 desfasamiento 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 período 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 desfasamiento 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 Metódos

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; Saenz-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 (CO_2, 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 H_2SO_4 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 (CO_2, 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 % H_2SO_4 to soften the testa) in the forest genetics laboratory at the Instituto de Investigaciones Agropecuarios 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-Cisneros, 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:

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

donde Y_{ijk}=observación, μ=efecto de la media general, B_i=efecto del *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.

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:

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

where Y_{ijk}=observation, μ=effect of the general mean, B_i=effect of the ith block, P_j=effect of the ith population, $B_i{}^*P_j$=effect of the ijth interaction block*population, e_{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:

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

where Y_{ij}=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 ith provenance, e_{ij}=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:

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

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, e_{ij}=error.

Se realizó una zonificación altitudinal para decidir la recolección y reubicación de semillas de *L. elegans*, 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 (α=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. elegans* 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

Altitudinal zoning was done to decide where to collect and relocate *L. elegans* 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 (α=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. elegans* 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. elegans* 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 (Levitt, 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×Bloque	¶	4.5	0.33	0	0.98	2.1	0.29
Error	§	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.

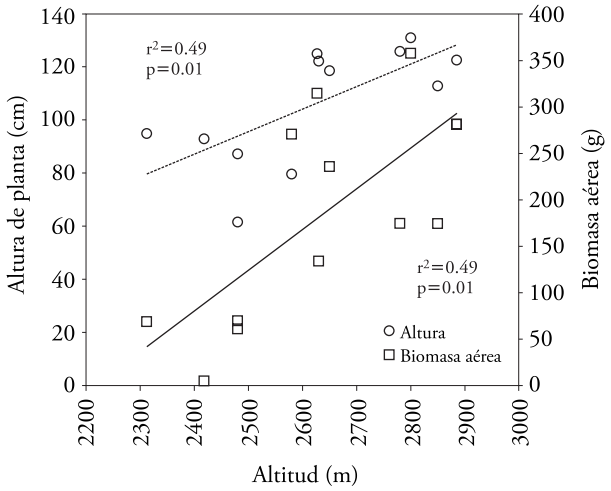

Figura 1. Relación entre promedio por población de altura de planta y biomasa aérea contra altitud del sitio de origen de 12 poblaciones de *Lupinus elegans* ensayadas en la región de Mil Cumbres, Michoacán.

Figure 1. Relationship between population average plant height and aerial biomass and altitude of original site of 12 populations of *Lupinus elegans* 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 sequia (Levitt, 1980; Sikuku *et al*., 2010) y que esté genéticamente condicionado, y 2) las poblaciones de *L. elegans* 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

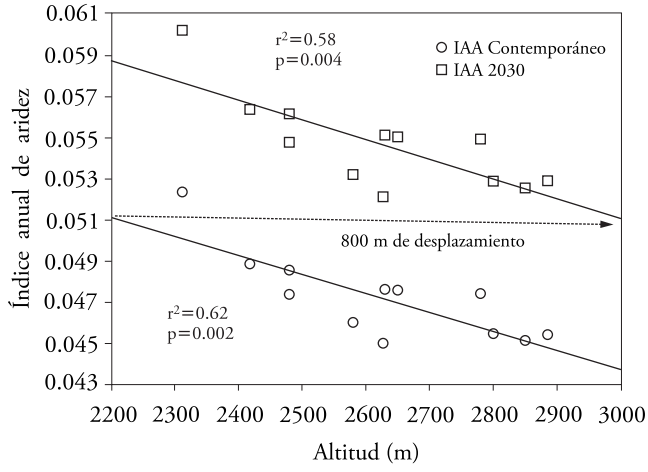

Figura 2. Relación entre índice anual de aridez (IAA) contemporáneo y futuro (año 2030), contra la altitud de los sitios de origen de 12 procedencias de *Lupinus elegans* de la región de Mil Cumbres, Michoacán. La flecha indica el movimiento altitudinal hacia arriba necesario para reacoplar en el año 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 elegans* in the Mil Cumbres region, Michoacán. The arrow indicates the upward altitudinal movement necessary for a population to realign in the year 2030 to a climate to which it is adapted now.

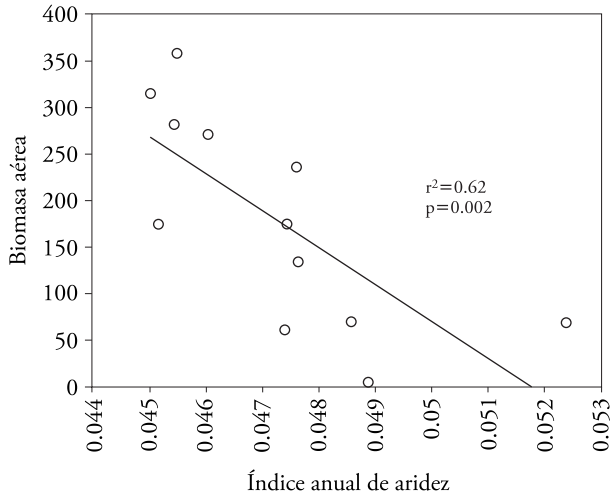

Figura 3. Relación entre biomasa aérea contra el índice de aridez de los sitios de procedencia de *Lupinus elegans* ensayadas en la región de Mil Cumbres, Michoacán.

Figure 3. Relationship between aerial biomass and aridity index of the provenance sites of *Lupinus elegans* tested in the Mil Cumbres, 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).

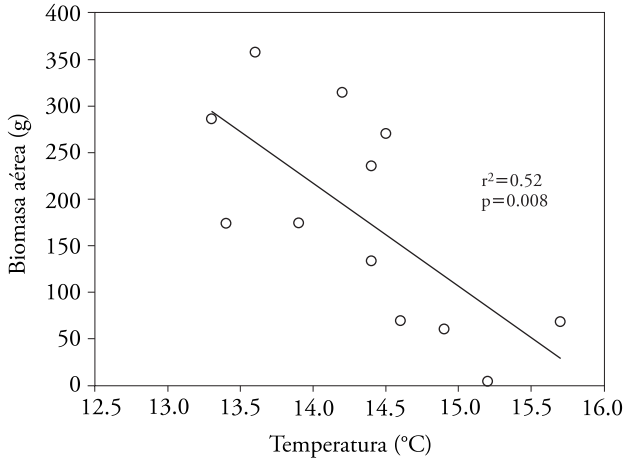

Figura 4. Relación entre el promedio por población de la biomasa aérea de las plantas, contra la temperatura media anual de los sitios de origen de 12 procedencias de *Lupinus elegans* ensayadas en la región de Mil Cumbres, Michoacán.

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 Cumbres 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 aumentado 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 debieran migrar a una velocidad de 8 a 14 km al año, lo cual biológicamente es imposible (Tchebakova *et al.*, 2005). Para evitar un desfasamiento 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 cuál 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. martinezii*

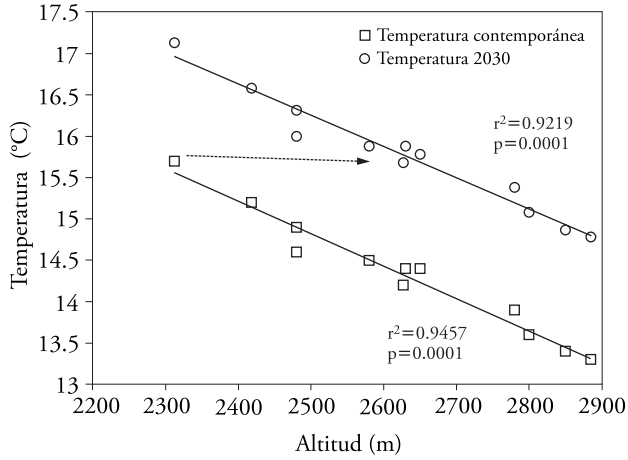

Figura 5. Relación entre la temperatura contemporánea y futura (2030) contra la altitud de origen de 12 poblaciones de *Lupinus elegans* ensayadas en la región de Mil Cumbres, Michoacán. La flecha indica el movimiento altitudinal hacia arriba necesario para reacoplar en el año 2030 una población al clima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

Figure 5. Relationship between contemporary and future (2030) temperature and altitude of origin of 12 *Lupinus elegans* populations tested in the Mil Cumbres region, Michoacán. The arrow indicates the upward altitudinal movement necessary to realign 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).

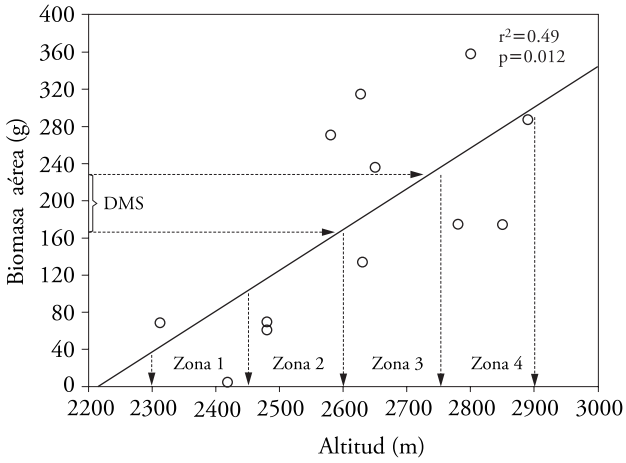

Figura 6. Límites de cuatro zonas altitudinales para la recolección y movimiento de semilla de *Lupinus elegans* en la región de Mil Cumbres, Michoacán, trazadas al encontrar la equivalencia de la diferencia mínima significativa (DMS) entre poblaciones para biomasa, en diferencia altitudinal entre poblaciones.

Figure 6. Limits of four altitudinal zones for collection and movement of *Lupinus 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. martinezii* 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 (α=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 (α=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. elegans* en la región se definieron cuatro zonas altitudinales para *L. elegans* 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 AAI (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 semilla de *Lupinus elegans* en la región de Mil Cumbres, Michoacán.
Table 3. Widths and limits of four altitudinal zones for collection and movement of *Lupinus elegans* seed in the Mil Cumbres region, Michoacán.

Zona de semilla	Limite altitudinal (m)		Amplitud	Intervalo (±)
	Inferior	Superior	(m)	
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 CONACyT-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 Ruiz, 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 Philipe 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 elegans* 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.moscowfsl.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 elegans* Kunth y *Crotalaria pumila* Ort (Fabaceae) de semillas sembradas a diferentes profundidades. Biológicas 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 elegans* 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 elegans*. 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 menzienssii* var. *Glauca*): a synthesis. For. Ecol. Manage. 28: 203-215.

Rehfeldt, G. E. 2004. Interspecific and intraspecific variation in *Picea englemanii* and its congeneric cohorts: biosystematics, genecology 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, Clorado, 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: Heigh growth, shoot phenology, and frost demange 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. Pontailler, 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. L, 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.