

# VARIACIÓN ALTITUDINAL ENTRE ESPECIES Y PROCEDENCIAS DE *Pinus pseudostrobus*, *P. devoniana* y *P. leiophylla*. ENSAYO DE VIVERO

## ALTITUDINAL VARIATION AMONG SPECIES AND PROVENANCE OF *Pinus pseudostrobus*, *P. devoniana* and *P. leiophylla*. NURSERY TEST

Dante Castellanos-Acuña<sup>1</sup>; Cuauhtémoc Sáenz-Romero<sup>1</sup>;  
Roberto A. Lindig-Cisneros<sup>2</sup>; Nahum M. Sánchez-Vargas<sup>1</sup>;  
Phillipe Lobbit<sup>1</sup>; Juan Carlos Montero-Castro<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales (IIAF), Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. km 9.5 carretera Morelia-Zinapécuaro. C. P. 58880. Tarímbaro, Michoacán, México. Correo-e: csaenzromero@gmail.com; tel.: (443) 334-0475, ext. 118, fax 200

(Autor para correspondencia).

<sup>2</sup>Laboratorio de Ecología de Restauración, Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 27, Admón. 3, Santa María. C. P. 58091. Morelia, Michoacán, México.

<sup>3</sup>Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Francisco J. Mújica s/n, col. Felicitas del Río. C. P. 58040. Morelia, Michoacán, México.

### RESUMEN

Los bosques de pino-encino de la comunidad de Nuevo San Juan, Michoacán, están dominados por *Pinus pseudostrobus*, *P. devoniana* y *P. leiophylla*. Los patrones de variación genética de estas especies no se conocen lo suficiente, particularmente los de *P. leiophylla*, lo cual limita la creación de lineamientos para el movimiento de semillas y plántulas para reforestación y su adaptación al cambio climático. Las especies se recolectaron en cuatro o cinco procedencias a lo largo de un transecto altitudinal (1,650 a 2,500 m) para el establecimiento de un ensayo en vivero, con el objetivo de cuantificar la variación genética entre y dentro de las especies. La altura de la planta (tres y cinco meses de edad) fue significativamente diferente ( $P < 0.0001$ ) entre especies. Entre procedencias hubo diferencias significativas para *P. devoniana* ( $P < 0.0001$ ) y *P. leiophylla* ( $P = 0.0352$ ). La especie *P. devoniana* mostró un pronunciado patrón de crecimiento asociado con la altitud de origen, donde las plantas con mayor crecimiento procedían de una menor altitud. Las poblaciones de *P. leiophylla* fueron diferentes sólo a los tres meses de edad, sin un patrón altitudinal estadísticamente significativo. No se encontraron diferencias significativas entre poblaciones de *P. pseudostrobus*.

PALABRAS CLAVE: Variación genética, migración asistida, Nuevo San Juan Parangaricutiro.

### ABSTRACT

Pine-oak forests of San Juan Nuevo, Michoacán are dominated by *Pinus pseudostrobus*, *P. devoniana* and *P. leiophylla*. The patterns of genetic variation of these species are poorly known, particularly those of *P. leiophylla*, limiting the creation of guidelines for the movement of seeds and seedlings for reforestation and climate change adaptation. Species were collected in four or five provenances along an altitudinal transect (1,650 to 2,500 m) for the establishment of a nursery trial, with the aim of quantifying the genetic variation among and within species. Plant height (three and five months) was significantly different ( $P < 0.0001$ ) among species. Significant differences among provenances for *P. devoniana* ( $P < 0.0001$ ) and *P. leiophylla* ( $P = 0.0352$ ) were observed. The species *P. devoniana* showed a pronounced growth pattern associated with altitude of origin, where the fastest growing plants came from a lower elevation. The populations of *P. leiophylla* were different only at three months of age, with no statistically significant altitudinal pattern. No significant differences were found among populations of *P. pseudostrobus*.

KEYWORDS: Genetic variation, assisted migration, Nuevo San Juan Parangaricutiro.



Recibido: 14 de enero, 2013

Aceptado: 25 de septiembre, 2013

doi: 10.5154/r.rchscfa.2013.01.002

<http://www.chapingo.mx/revistas>

## INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de especies forestales con distribución natural, a través de gradientes altitudinales, tienden a diferenciarse genéticamente en los distintos caracteres de crecimiento y adaptación, como respuesta a las diferentes presiones de selección impuestas por el ambiente (Rehfeldt, 1988).

La comprensión de dichos patrones de variación genética es necesaria para crear lineamientos para el movimiento de semillas y plántulas, buscando un acoplamiento adecuado entre genotipos y los ambientes para los que están adaptados (Rehfeldt, 1991).

La Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP), Michoacán, perteneciente al grupo étnico de los Purépechas, cuenta con una notable organización. La comunidad realiza manejo sustentable en aproximadamente 11,000 ha de bosque de pino y encino, bajo un régimen de propiedad comunitaria (Velázquez-Montes, Fregoso-Domínguez, Bocco-Verdinelli, & Cortez-Jaramillo, 2003). Gran parte de estos bosques están dominados por *Pinus pseudostrobus* Lindl., *P. devoniana* Lindl. (sinonimia *P. michoacana*) y *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. (Medina-García et al., 2000).

*P. pseudostrobus* es una especie de gran importancia económica en la región debido a la distribución relativamente amplia, crecimiento rápido en sitios de buena calidad, rectitud de fuste y buena calidad de la madera, de la cual se han estudiado los patrones de variación entre procedencias de la región de NSJP (Viveros-Viveros, Sáenz-Romero, López-Upton, & Vargas-Hernández, 2005; Viveros-Viveros, Sáenz-Romero, Vargas-Hernández, & López-Upton, 2006). En menor medida existen estudios de variación genética entre procedencias de *P. devoniana* (Aguilar-Aguilar, 2006; Sáenz-Romero & Tapia-Olivares, 2008). En el caso de *P. leiophylla*, son pocos los ensayos de procedencias en México cuyos resultados han sido publicados. Algunos de éstos son los de Martínez-Trinidad, Vargas-Hernández, López-Upton, y Muñoz-Orozco (2002) y el de Martínez-Trinidad, Vargas-Hernández, Muñoz-Orozco, y López-Upton (2002), aunque varias procedencias de México se han ensayado en Brasil y Sudáfrica (Dvorak, Hodge, & Kietzka, 2007).

El cambio climático representa un reto adicional para acoplar los genotipos a los ambientes. Se estima que en México, para el año 2030, habrá un aumento en la temperatura promedio anual (comparado con el promedio 1961-1990) de 1.5 °C y una disminución de precipitación de 7 % (Sáenz-Romero et al., 2010). Esto ocasionará desacoplamientos entre las poblaciones de especies forestales y el clima al cual están adaptadas, induciendo un decaimiento gradual de las poblaciones, particularmente en los límites inferiores de su distribución altitudinal natural, tal como ya está ocurriendo en otras partes del mundo (Allen et al., 2010; Breshears et al., 2005; Jump, Hunt, & Peñuelas, 2006; Pe-

## INTRODUCTION

Populations of forest species with natural distribution, through altitudinal gradients, tend to differ genetically in growth and adaptive characters, in response to different selection pressures imposed by the environment (Rehfeldt, 1988).

It is necessary to understand these patterns of genetic variation to create guidelines for the movement of seeds and seedlings looking for a suitable coupling among genotypes and environments for which they are adapted (Rehfeldt, 1991).

The indigenous community of Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP), Michoacán, belonging to the Purepecha ethnic group, has a remarkable organization. The community makes sustainable management in approximately 11,000 ha of pine and oak forest under a common property regime (Velázquez-Montes, Fregoso-Domínguez, Bocco-Verdinelli, & Cortez-Jaramillo, 2003). A large part of these forests is dominated by *Pinus pseudostrobus* Lindl., *P. devoniana* Lindl. (synonymy *P. michoacana*) and *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. (Medina-García et al., 2000).

*P. pseudostrobus* is a species of great economic importance in the region due to the relatively wide distribution, rapid growth in sites of good quality, stem straightness and good quality wood, from which we have been studied the patterns of variation among provenances of the region NSJP (Viveros-Viveros, Sáenz-Romero, López-Upton, & Vargas-Hernández, 2005; Viveros-Viveros, Sáenz-Romero, Vargas-Hernández, & López-Upton, 2006). To a lesser extent, there are studies of genetic variation among provenances of *P. devoniana* (Aguilar-Aguilar, 2006; Sáenz-Romero & Tapia-Olivares, 2008). In the case of *P. leiophylla*, few results from provenance trials in Mexico have been published. Some of these are those of Martínez-Trinidad, Vargas-Hernández, López-Upton, and Muñoz-Orozco (2002) and those of Martínez-Trinidad, Vargas-Hernández, Muñoz-Orozco, and López-Upton (2002), although several provenances of Mexico have been tested in Brazil and South Africa (Dvorak, Hodge, & Kietzka, 2007).

Climate change represents an additional challenge to match genotypes to environments. It is estimated that by the year 2030, Mexico will have an increase in mean annual temperature (compared to the average of 1961-1990) of 1.5 °C and a decrease in precipitation of 7 % (Sáenz-Romero et al., 2010). This will cause mismatches among populations of forest species and climate to which they are adapted, inducing a gradual decay of populations, particularly in the lower limits of natural altitudinal distribution, as is already happening in other parts of the world (Allen et al., 2010; Breshears et al., 2005; Jump, Hunt, & Peñuelas, 2006; Peñuelas, Oyaga, Boada, & Jump, 2007; Rehfeldt, Ferguson, & Crookston, 2009). This phenomenon will cause a decrease in productivity (causing an impact on the income of the indigenous community) and then, a probable decline in forest cover. Therefore, assisted migration of forest popula-

ñuelas, Oyaga, Boada, & Jump, 2007; Rehfeldt, Ferguson, & Crookston, 2009). Este fenómeno causará una disminución de la productividad (impactando el ingreso económico de la comunidad indígena) y, posteriormente, un probable deterioro de la cubierta forestal. Por lo anterior, es necesario realizar migración asistida de poblaciones forestales, a fin de reajustarlas al clima que están adaptadas. Para ello se requiere comprender los patrones de diferenciación genética entre poblaciones a lo largo de gradientes ambientales, tales como los altitudinales (Rehfeldt, 1988,1991).

La Dirección Técnica Forestal (DTF) de la Comunidad Indígena de NSJP está considerando opciones de manejo para adaptarse al cambio climático. La DTF tiene el interés de conocer los patrones de diferenciación genética entre las especies y entre las poblaciones, para seleccionar las mejores fuentes de semilla para su uso en reforestaciones de restauración ecológica, conservación de los recursos genéticos y plantaciones comerciales. La mayor preocupación de esta comunidad es el posible decaimiento de los rodales de *P. pseudostrobus*, lo que muy probablemente ocurrirá en su límite altitudinal inferior (la especie crece entre los 2,200 y los 2,900 m en la región). El candidato natural para reemplazar las poblaciones de baja altitud de *P. pseudostrobus* (aquellas entre 2,200 y 2,400 m), serían las poblaciones de media a elevada altitud de *P. devoniana* (que en la región crece de 1,650 a 2,300 m). En tal contexto, el objetivo de este trabajo fue cuantificar los patrones de variación genética entre y dentro de las poblaciones de *P. pseudostrobus*, *P. devoniana* y *P. leiophylla* en el intervalo altitudinal en el cual podrían llevarse a cabo acciones de migración asistida en el corto plazo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material de estudio

Se recolectaron conos de cuatro poblaciones de *P. pseudostrobus* y *P. leiophylla* y cinco de *P. devoniana* en un transecto a intervalos de 100 m de diferencia altitudinal (excepto para una población de *P. devoniana*, para la cual el intervalo fue de 400 m), desde los 1,650 m (límite inferior de la distribución de *P. devoniana*) hasta los 2,520 m (cercano al límite superior de distribución de *P. leiophylla* en NSJP y parte media de la distribución de *P. pseudostrobus*) (Cuadro 1). El diseño del muestreo obedece a la intención de incluir la variación contenida en el rango de distribución altitudinal de *P. leiophylla* y *P. devoniana*, que en una eventual migración asistida, tendrían que reemplazar a las poblaciones del límite altitudinal inferior de *P. pseudostrobus*.

La recolecta de *P. devoniana* no fue posible entre los sitios de 1,650 y 2,034 m, ya que ha sido eliminada o seriamente fragmentada (con una densidad disminuida dramáticamente) para establecer huertas de aguacate (*Persea americana* Mill.). Todos los sitios tuvieron la misma exposición (sureste). En cada sitio, se obtuvieron cinco conos con semilla de polinización abierta de cada uno de 11 árboles de cada

estudios es necesario readjustar estas poblaciones al clima para el cual están adaptadas. Esto requiere comprender los patrones de diferenciación genética entre poblaciones a lo largo de gradientes ambientales, tales como la altitud (Rehfeldt, 1988, 1991).

El Oficio de Manejo Forestal (FMO) de la Comunidad Indígena de NSJP está considerando opciones de manejo para adaptarse al cambio climático. El FMO tiene el interés de conocer los patrones de diferenciación genética entre especies y entre poblaciones para seleccionar las mejores fuentes de semilla para su uso en reforestación de restauración ecológica, conservación de recursos y plantaciones comerciales. La principal preocupación de esta comunidad es el posible decaimiento de rodales de *P. pseudostrobus*, lo que muy probablemente ocurrirá en su límite altitudinal inferior (la especie crece entre 2,200 y 2,900 m en la región). El candidato natural para reemplazar poblaciones de baja altitud de *P. pseudostrobus* (entre 2,200 y 2,400 m), serían poblaciones de media a alta altitud de *P. devoniana* (que crece en la región entre 1,650 y 2,300 m). En este contexto, el objetivo de este estudio fue cuantificar los patrones de variación genética entre y dentro de poblaciones de *P. pseudostrobus*, *P. devoniana* y *P. leiophylla* en el intervalo altitudinal en el cual podrían llevarse a cabo acciones de migración asistida en el corto plazo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material de estudio

Conos de cuatro poblaciones de *P. pseudostrobus* y *P. leiophylla* y cinco de *P. devoniana* fueron recolectados en un transecto a intervalos de 100 m de diferencia altitudinal (excepto para una población de *P. devoniana*, para la cual el intervalo fue de 400 m), desde los 1,650 m (límite inferior de la distribución de *P. devoniana*) hasta los 2,520 m (cercano al límite superior de distribución de *P. leiophylla* en NSJP y parte media de la distribución de *P. pseudostrobus*) (Tabla 1). El diseño de muestreo refleja la intención de incluir la variación contenida en el rango de distribución altitudinal de *P. leiophylla* y *P. devoniana*, que en una eventual migración asistida, tendrían que reemplazar a las poblaciones del límite altitudinal inferior de *P. pseudostrobus*.

La recolección de *P. devoniana* no fue posible entre los sitios de 1,650 y 2,034 m de altitud, porque ha sido eliminada o seriamente fragmentada (con una densidad dramáticamente disminuida) para establecer huertas de aguacate (*Persea americana* Mill.). Todos los sitios tuvieron la misma exposición (sureste). En cada sitio, se obtuvieron cinco conos con semilla de polinización abierta de cada uno de 11 árboles de cada

especie. Los árboles fueron elegidos al azar entre aquellos que presentaban conos maduros, con una separación de 50 m entre ellos (buscando reducir la posibilidad de consanguinidad). En lo sucesivo nos referiremos a la población como el conjunto de individuos que representan las muestras, y la localidad de cada población será la procedencia.

### Experimental design

Seeds were removed from the cone and germinated in a growth chamber at constant temperature (25 °C), alternating light and dark in periods of 12 h. The germinated seeds were transplanted into rigid plastic containers of 350 cm<sup>3</sup>

CUADRO 1. Sitios de recolecta de conos de tres especies de pino en la región de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.  
TABLE 1. Collection sites of cones from three species of pine in the region of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.

Sitio / Site	Latitud / Latitude	Longitud / Length	Altitud / Altitude (m)	Especie recolectada / Specie collected
1	19° 27' 34.4"	102° 11' 43.6"	2,520	Pseu
2	19° 26' 50.1"	102° 11' 00.5"	2,422	Pseu, Leio
3	19° 26' 24.6"	102° 10' 29.6"	2,310	Pseu, Leio, Devo
4	19° 26' 05.1"	102° 10' 08.3"	2,217	Pseu, Leio, Devo
5	19° 25' 42.1"	102° 09' 34.6"	2,110	Leio, Devo
6	19° 25' 28.9"	102° 08' 57.8"	2,034	Devo
7	19° 23' 03.9"	102° 04' 47.4"	1,650	Devo

Pseu = *Pinus pseudostrobus*, Leio = *Pinus leiophylla*, Devo = *Pinus devoniana*.

### Diseño experimental

Las semillas se extrajeron de los conos y germinaron en una cámara de crecimiento a temperatura constante (25 °C), con una alternancia de luz y oscuridad en periodos de 12 h. Las semillas germinadas se trasplantaron a envases de plástico rígido de 350 cm<sup>3</sup> de capacidad (20 cm de largo, Beaver Plastics de México), que contenían una mezcla de turba de musgo, agrolita y vermiculita en proporciones 2:1:1, y un litro de fertilizante (Osmocote, Scotts, USA) de lenta liberación por cada m<sup>3</sup> de sustrato mezclado.

En febrero de 2011, se estableció un ensayo de especies-procedencias en vivero. El ensayo se instaló con un diseño experimental de bloques completos al azar con las tres especies como parcelas grandes, cuatro procedencias (cinco en el caso de *P. devoniana*) como parcelas chicas; 12 bloques y nueve plantas por parcela chica en hilera. Cada una de las nueve plantas de las parcelas chicas procedía de un árbol madre diferente, tomado al azar de entre la progenie de medios hermanos de los 11 árboles muestreados por procedencia, para asegurar la representatividad de la variabilidad. El ensayo se estableció en una casa sombra (35 %) en las instalaciones del Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la Universidad Nacional Autónoma de México, campus Morelia (CIEco-UNAM). La altura de las plantas se evaluó a los tres y cinco meses de edad (mayo y julio de 2011).

(20 cm long, Beaver Plastics from Mexico), containing a mixture of peat moss, perlite and vermiculite in proportions 2:1:1, and a liter of fertilizer (Osmocote, Scotts, USA) of slow release per m<sup>3</sup> of mixed substrate.

In February 2011, a species-provenances trial in nursery was established. The trial was set up with an experimental design of randomized complete blocks with the three species as main plots, four provenances (five in the case of *P. devoniana*) as small plots; 12 blocks and nine plants per small plot in row. Each of the nine plants of the small plots came from a different mother tree, taken at random from among the half-sib progeny of the 11 trees sampled by provenance to ensure the representativeness of the variability. The trial was established in a shade house (35 %) at the facilities of the Ecosystems Research Center of the National Autonomous University of México, campus Morelia (CIEco-UNAM). The height of the plants was assessed at three and five months (May and July 2011).

### Statistical analysis

In order to determine differences among species and among provenances, we performed an analysis of variance (ANOVA) using the GLM procedure of the SAS statistical program (Statistical Analysis System [SAS], 2004) using the following statistical model:



## Análisis estadístico

Con el objetivo de determinar diferencias entre especies y procedencias, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) mediante el procedimiento GLM del programa estadístico SAS (Statistical Analysis System [SAS], 2004) con el modelo estadístico siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + P_j(S_i) + B_k + S_i * B_k + B_k * P_j(S_i) + E_{ijkl}$$

Donde:

$Y_{ijkl}$  = Observación del  $l$ -ésimo individuo de la  $j$ -ésima procedencia de la  $i$ -ésima especie en el  $k$ -ésimo bloque

$\mu$  = Media general de la población

$S_i$  = Efecto de la  $i$ -ésima especie

$P_j(S_i)$  = Efecto de la  $j$ -ésima procedencia anidada en la  $i$ -ésima especie

$B_k$  = Efecto del  $k$ -ésimo bloque

$S_i * B_k$  = Efecto de la interacción de la  $i$ -ésima especie con el  $k$ -ésimo bloque

$B_k * P_j(S_i)$  = Efecto de la interacción de la  $j$ -ésima procedencia anidada en la  $i$ -ésima especie con el  $k$ -ésimo bloque

$E_{ijkl}$  = Error experimental

Se consideró a la especie como efecto fijo, y a la población dentro de especie y bloque como efectos aleatorios. Con la finalidad de examinar, con mayor detalle, la variación dentro de la especie entre procedencias, se realizó un ANOVA para cada una de éstas, utilizando una reducción del modelo anterior donde se elimina el efecto de la especie ( $S_i$ ) así como sus interacciones. También se hizo un análisis de regresión (SAS, 2004) entre el crecimiento promedio de cada población y su altitud de origen, para determinar algún patrón de variación altitudinal.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Diferencias entre especies

La altura de las plantas fue estadísticamente diferente entre especies ( $P < 0.001$ ) y entre procedencias de cada especie ( $P < 0.001$ ), a los tres y cinco meses de edad (Cuadro 2). A los tres meses de edad, la variación entre especies fue de 25 % de la varianza total y de 52 % a los cinco meses de edad, siendo éste un porcentaje sumamente elevado si se compara con el 18 % que Salazar-García et al. (1999) reportan para cuatro especies de pinos.

A los tres meses de edad, *P. pseudostrobus* mostró el mayor crecimiento (8.8 cm en promedio) seguido de *P. leiophylla* (6.4 cm) y *P. devoniana* (5.6 cm) (Figura 1). Sin embargo, *P. leiophylla* superó a *P. pseudostrobus* (26.1 y 24.3 cm, respectivamente) a los cinco meses de edad (Figura 1). Este resultado es sorprendente, considerando que existe una idea extendida de que *P. pseudostrobus* tiene uno de los mejores crecimientos en comparación con las especies de pino con

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + P_j(S_i) + B_k + S_i * B_k + B_k * P_j(S_i) + E_{ijkl}$$

Where:

$Y_{ijkl}$  = Observation of the  $l$ -th tree of the  $j$ -th provenance of the  $i$ -th species in the  $k$ -th block

$\mu$  = Overall average of the population

$S_i$  = Effect of the  $i$ -th species

$P_j(S_i)$  = Effect of the  $j$ -th provenance nested in the  $i$ -th species

$B_k$  = Effect of the  $k$ -th block

$S_i * B_k$  = Effect of the interaction of the  $i$ -th species with the  $k$ -th block

$B_k * P_j(S_i)$  = Effect of the interaction of the  $j$ -th provenance nested in the  $i$ -th species with the  $k$ -th block

$E_{ijkl}$  = Experimental error

The species was considered as a fixed effect, and the population within species and the block was considered as random effects. In order to examine, in detail, the variation within the species among provenances, an ANOVA was performed for each species, using a reduction of the previous model, where the effect of the species is removed ( $S_i$ ) and their interactions. Also a regression analysis (SAS, 2004) was performed between the average growth of each population and its altitude of origin to determine any patterns of altitudinal variation.

## RESULTS AND DISCUSSION

### Differences among species

Plant height was significantly different among species ( $P < 0.001$ ) and among provenances of each species ( $P < 0.001$ ), at three and five months (Table 2). At three months, the variation among species was 25 % of the total variance and 52 % at five months, this is a very high percentage compared to the 18 % reported by Salazar-García et al. (1999) for four pine species.

At three months, *P. pseudostrobus* showed the highest growth (8.8 cm average) followed by *P. leiophylla* (6.4 cm) and *P. devoniana* (5.6 cm) (Figure 1). However, *P. leiophylla* overcame *P. pseudostrobus* (26.1 and 24.3 cm, respectively) at five months (Figure 1). This result is surprising, considering that there is a widespread idea that *P. pseudostrobus* has one of the better growth compared to the pine species cohabiting (López-Upton, 2002). Therefore, *P. leiophylla* could be a good alternative in reforestation programs of the Purepecha Meseta of Michoacán, also due to the ability to grow in poor soils (Musalem & Martínez-García, 2003) and resist limited moisture conditions (Martínez-Trinidad et al., 2002).

In contrast, *P. devoniana* had a lower height (12.7 cm), probably due to its grass stage, during this stage the primary growth slows down or is suspended, promoting instead root development and secondary growth (Perry, 1991; Schmidting & White, 1989).

CUADRO 2. Contribución a la varianza total y significancia del análisis de varianza en conjunto de la variable altura de planta (cm) de *Pinus pseudostrobus*, *Pinus leiophylla* y *Pinus devoniana* a diferentes edades.

TABLE 2. Contribution to total variance and significance of combined analysis of variance for plant height (cm) of *Pinus pseudostrobus*, *Pinus leiophylla* and *Pinus devoniana* at different ages.

Fuente de variación / Source of variation	3 meses / 3 months		5 meses / 5 months	
	%	P	%	P
Especie / Specie	25	< 0.0001	55	< 0.0001
Procedencia (Especie) / Provenance (Specie)	6	< 0.0001	4	< 0.0001
Bloque / Block	5	0.0009	2	0.0035
Bloque*Especie / Block*Specie	2	0.0499	2	0.198
Bloque*Procedencia (Especie) / Block*Provenance (Specie)	1	0.3718	2	0.0305
Error	61		34	

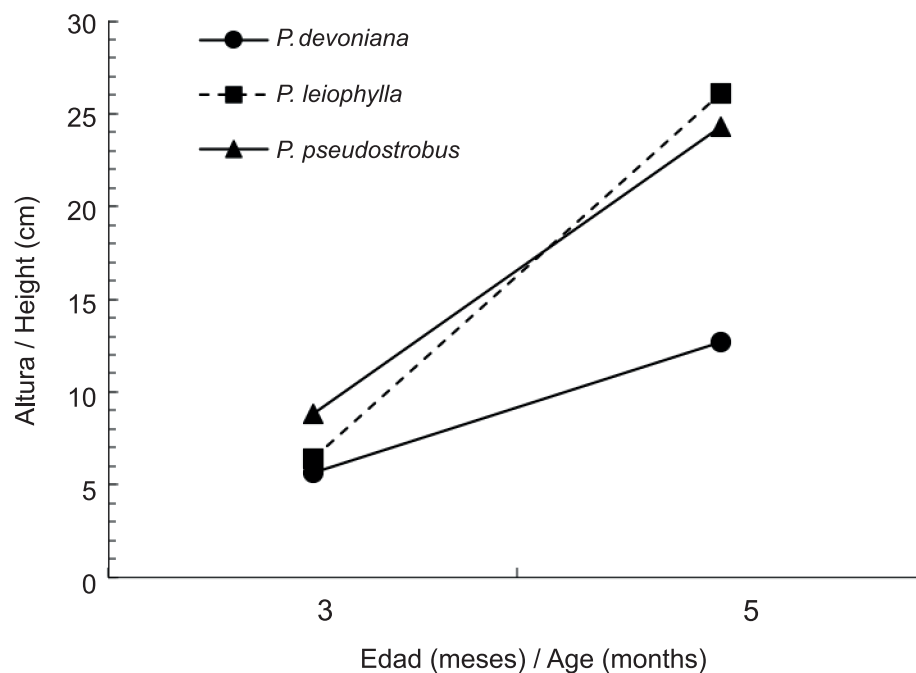


FIGURA 1. Comportamiento del crecimiento de las especies evaluadas a los tres y cinco meses de edad en vivero. Las especies fueron recolectadas en el bosques de pino-encino de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán

FIGURE 1. Growth performance of species assessed at three and five months in a nursery. Species originated from the pine-oak forests of Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán.

las que cohabita (López-Upton, 2002). Por tanto, *P. leiophylla* podría ser una buena alternativa en los programas de reforestación de la meseta purépecha de Michoacán, debido también a su capacidad para crecer en suelos pobres (Musalem & Martínez-García, 2003) y resistir condiciones de humedad restringida (Martínez-Trinidad et al., 2002).

En contraste, *P. devoniana* tuvo una altura menor (12.7 cm), debido seguramente a su condición de estado cespitoso, durante el cual se desacelera o suspende el crecimiento primario,

#### Differences between provenances and altitudinal pattern

In the ANOVA performed for each of the species, differences within species among provenances were significant for *P. devoniana* (at three and five months;  $P < 0.0001$ ) and for *P. leiophylla* (only at three months;  $P = 0.0352$ ), but not for *P. pseudostrobus* (Table 3). The contribution to the total variance of the variation among provenances of *P. devoniana* was 29 and 39 % at three and five months, respectively. These contributions are very

promoviéndose en su lugar el desarrollo de la raíz y el crecimiento secundario (Perry, 1991; Schmidting & White, 1989).

### Diferencias entre procedencias y patrón altitudinal

En el ANOVA realizado para cada una de las especies, las diferencias entre procedencias fueron significativas para *P. devoniana* (a los tres y cinco meses de edad;  $P < 0.0001$ ) y para *P. leiophylla* (sólo a los tres meses de edad;  $P = 0.0352$ ), pero no para *P. pseudostrobus* (Cuadro 3). La contribución a la varianza total de la variación entre procedencias de *P. devoniana* fue de 29 y 39 %, a los tres y cinco meses de edad, respectivamente. Estas contribuciones son muy elevadas, considerando que, en ensayos de vivero, la variación entre procedencias es común por debajo de 15 %; por ejemplo, para *Picea glauca* (Moench) Boss. es de 3 % (Li, Beaulieu, Corriveau, & Bousquet, 1993), para *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham. es de 5 % (Sáenz-Romero, Beaulieu, & Rehfeldt, 2011; Sáenz-Romero, Ruíz-Talonia, Beaulieu, Sánchez-Vargas, & Rehfeldt, 2011), y para *P. pseudostrobus* (Viveros-Viveros et al., 2005) y *Abies alba* Mill. es de 15 % (Vitasse, Delzon, Bresson, Michalet, & Kremer, 2009).

El crecimiento de cada especie a una determinada edad tiene un patrón altitudinal diferente, según las procedencias. La población de *P. devoniana* presentó (a las dos edades evaluadas) mayor crecimiento a una menor altitud (1,630 m), en comparación con las cuatro poblaciones de mayor altitud. El patrón de variación entre poblaciones es clinal a los tres meses ( $r^2 = 0.89$ ,  $P = 0.0169$ ) (Figura 2) y discontinuo a los cinco meses con una marcada diferenciación entre la procedencia de menor altitud (1,650 m) y las de la parte media y alta (2,000 a 2,300 m;  $r^2 = 0.79$ ,  $P = 0.0426$ ) (Figura 3). El patrón altitudinal de variación entre procedencias de *P.*

high, considering that in nursery trials, variation among provenances is common below 15 %, for example, for *Picea glauca* (Moench) Boss. is 3 % (Li, Beaulieu, Corriveau, & Bousquet, 1993), for *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. & Cham. is 5 % (Sáenz-Romero, Beaulieu, & Rehfeldt, 2011; Sáenz-Romero, Ruíz-Talonia, Beaulieu, Sánchez-Vargas, & Rehfeldt, 2011), and for *P. pseudostrobus* (Viveros-Viveros et al., 2005) and *Abies alba* Mill. is 15 % (Vitasse, Delzon, Bresson, Michalet, & Kremer, 2009).

The growth of each species at a given age has a different altitudinal pattern, according to the provenances. The population of *P. devoniana* showed (at the two ages tested) greater growth at a lower altitude (1,630 m), compared with the four highest-altitude populations. The pattern of variation among populations is clinal at three months ( $r^2 = 0.89$ ,  $P = 0.0169$ ) (Figure 2) and discontinuous at five months with a marked distinction between the provenance of lower altitude (1,650 m) and that of the medium and high part (2,000 to 2,300 m;  $r^2 = 0.79$ ,  $P = 0.0426$ ) (Figure 3). The altitudinal pattern of variation among provenances of *P. devoniana* is similar to that reported in a provenance trial using the same species in the north-central of Michoacán, also along an altitudinal gradient (Tumbisca [1,650 m] to San Miguel del Monte [2,400 m], in the vicinity of Morelia). In this study, significant differences ( $P < 0.05$ ) among provenances were shown, where lower altitude populations show higher growth and less pronounced expression of grass stage (Aguilar-Aguilar, 2006). Also, it was found that populations of *P. devoniana* of low altitude have less resistance to frost damage, compared those of high altitude (Sáenz-Romero & Tapia-Olivares, 2008). The negative relationship between growth and resistance to frost damage is considered a strategy to adapt to higher altitude sites (Vitasse et al., 2009).

CUADRO 3. Contribución a la varianza total y significancia del análisis de varianza para la variable altura de planta (cm) de cada una de las tres especies, a diferentes edades.

TABLE 3. Contribution to the total variance and significance analysis of variance for variable plant height (cm) of each of the three species at different ages.

Fuente de variación / Source of variation	<i>Pinus devoniana</i>				<i>Pinus leiophylla</i>				<i>Pinus pseudostrobus</i>			
	3 meses / months		5 meses / months		3 meses / months		5 meses / months		3 meses / months		5 meses / months	
	%	P	%	P	%	P	%	P	%	P	%	P
Procedencia / Provenance	29	< 0.0001	39	< 0.0001	3	0.0352	0	0.6656	0	0.8758	0	0.3937
Bloque / Block	5	0.0127	4	0.0069	13	0.0004	10	0.0757	8	0.0011	9	0.0006
Bloque*Procedencia / Block*Provenance	8	0.0095	2	0.2372	2	0.2567	9	0.0053	0	0.6936	0	0.7529
Error	58	-	55	-	81	-	81	-	92	-	91	-

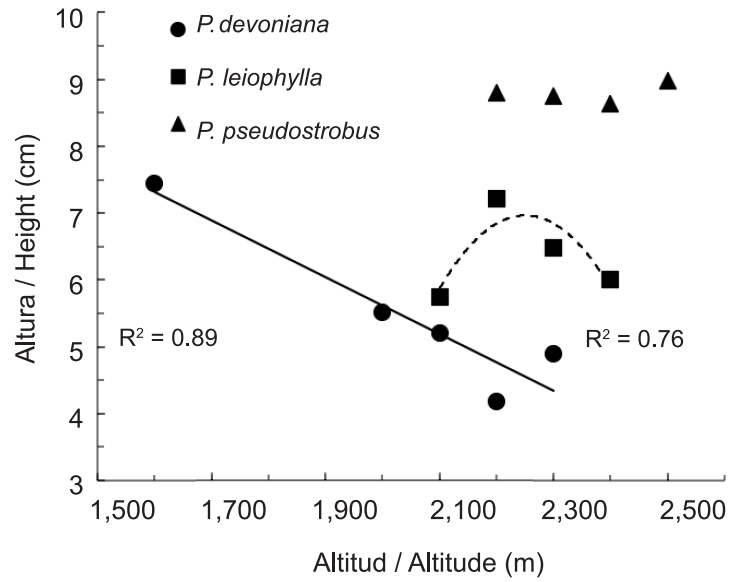


FIGURA 2. Relación entre altura promedio de planta por especie y por procedencia, contra altitud de origen. Tres meses de edad en vivero.  
 FIGURE 2. Relationship between average plant height by species and provenance, against altitude of origin. Three months old in nursery.

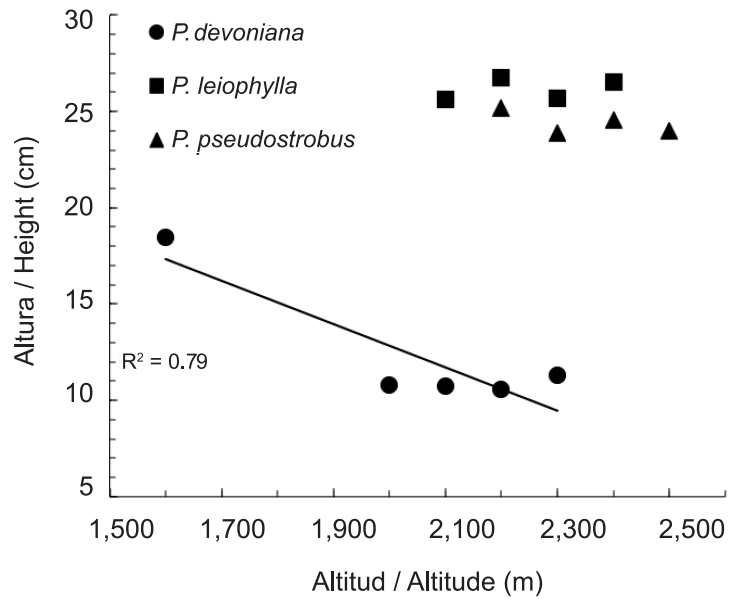


FIGURA 3. Relación entre altura promedio de planta por especie y por procedencia, contra altitud de origen. Cinco meses de edad en vivero.  
 FIGURE 3. Relationship between average plant height by species and origin, against altitude of origin. Five months old in nursery.



*devoniana* es similar al reportado en un ensayo de procedencias con la misma especie en el centro-norte de Michoacán, también a lo largo de un gradiente altitudinal (Tumbisca [1,650 m] a San Miguel del Monte [2,400 m], en las cercanías de Morelia). En ese estudio se observaron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre procedencias, donde las poblaciones de menor altitud muestran mayor crecimiento y una expresión menos pronunciada del estado cespitoso (Aguilar-Aguilar, 2006). También se ha encontrado que las poblaciones de *P. devoniana* de baja altitud tienen menor resistencia al daño por heladas, respecto a las de elevada altitud (Sáenz-Romero & Tapia-Olivares, 2008). La asociación negativa entre crecimiento y resistencia al daño por heladas se considera una estrategia de adaptación a los sitios de mayor altitud (Vitasse et al., 2009). Algunas estrategias similares de adaptación se han observado en otras especies como *Pinus hartwegii* Lindl. (Viveros-Viveros et al., 2009), *P. pseudostrobus* y *Pinus montezumae* Lamb. (Jasso, Martínez, & Jiménez, 1997; Viveros-Viveros, Sáenz-Romero, López-Upton, & Vargas-Hernández, 2007). En estos estudios, se encontraron especies (*P. pseudostrobus*) o poblaciones con mayor crecimiento en las partes bajas de distribución, y especies (*P. montezumae*) o poblaciones con menor crecimiento y expresión más pronunciada del estado cespitoso en las partes altas de distribución altitudinal.

En el caso de *P. leiophylla*, a los tres meses de edad, las poblaciones de la parte central de la distribución altitudinal crecieron más que las de los extremos superior e inferior, aunque se ajusta a un modelo de regresión cuadrática, no es estadísticamente significativo ( $r^2 = 0.77$ ,  $P = 0.4835$ ) (Figura 2). Este patrón desaparece a los cinco meses de edad (Figura 3). El patrón altitudinal de *P. leiophylla* a los tres meses de edad es similar al mostrado por poblaciones de *Pinus oocarpa* Schiede ex Schldtl. de la región de Uruapan, Michoacán (Sáenz-Romero, Guzmán-Reyna, & Rehfeldt, 2006), y plantas a temprana edad de *P. patula* de la región de Ixtlán de Juárez, Oaxaca (Sáenz-Romero et al., 2011). Este patrón de variación genética es común cuando el clima óptimo de las poblaciones se encuentra en altitudes intermedias de su rango natural de distribución, donde se encuentran las mejores condiciones para expresar su potencial de crecimiento (Rehfeldt et al., 2002). Conforme las poblaciones ocupan sitios alejados de su óptimo en el gradiente altitudinal, las condiciones ambientales se vuelven más severas y la presión de selección se intensifica. Debido a esto, la estructura genética se modifica para aumentar la adaptación a condiciones más adversas, muchas veces sacrificando crecimiento para dar lugar a características de mayor valor adaptativo (Mátyás et al., 2010), tales como resistencia a heladas (en la parte alta de la distribución altitudinal) o a la sequía (en la parte baja). El hecho de que a los tres meses de edad existieran diferencias significativas ( $P = 0.0352$ ) en la altura de *P. leiophylla* según las procedencias, pero que el patrón altitudinal (si bien con una tendencia cuadrática) no fuera estadísticamente significativo, y que a los cinco meses las diferencias de crecimiento entre procedencias dejaran de ser significativas,

Some similar adaptation strategies have been observed in other species such as *Pinus hartwegii* Lindl. (Viveros-Viveros et al., 2009), *P. pseudostrobus* and *Pinus montezumae* Lamb. (Jasso, Martínez, & Jiménez, 1997; Viveros-Viveros, Sáenz-Romero, López-Upton, & Vargas-Hernández, 2007). In these studies, it was found species (*P. pseudostrobus*) or fastest growing populations in the low parts of distribution, and species (*P. montezumae*) or populations with lower growth and more pronounced expression of grass stage in the upper parts of altitudinal distribution.

In the case of *P. leiophylla*, at three months, the population of the central part of the altitudinal distribution grew more than those of the upper and lower parts, although this fits to a quadratic regression model, it is not statistically significant ( $r^2 = 0.77$ ,  $P = 0.4835$ ) (Figure 2). This pattern disappears at five months (Figure 3). The altitudinal pattern of *P. leiophylla* at three months is similar to that shown by populations of *Pinus oocarpa* Schiede ex Schldtl from the region of Uruapan, Michoacán (Sáenz-Romero, Guzmán-Reyna, & Rehfeldt, 2006), and plants at an early age of *P. patula* in the region of Ixtlán de Juárez, Oaxaca (Sáenz-Romero et al., 2011). This pattern of genetic variation is common when the optimal climate of populations is located at intermediate altitudes of the natural range of altitudinal distribution, where we found the best conditions to express their growth potential (Rehfeldt et al., 2002). As populations use places far from optimal in the altitudinal gradient, environmental conditions become more severe and the selection pressure intensifies. Because of this, the genetic structure is modified to increase adaptation to adverse conditions, often sacrificing growth to result in greater adaptive value characteristics (Mátyás et al., 2010), such as resistance to frost (in the upper part of the altitudinal distribution) or drought (in the low part). The fact that at three months there were significant differences ( $P = 0.0352$ ) in height of *P. leiophylla* according to provenances, but the altitudinal pattern (with a quadratic trend) was not statistically significant, and at five months growth differences among provenances were no longer significant, it should be taken with caution. Cases, where populations originated along an altitudinal gradient show no significant differences in the nursery, have been documented (Sáenz-Romero, Viveros-Viveros, & Guzmán-Reyna, 2004), but at later ages in field, the same provenances show significant differences ( $P < 0.05$ ) (Sáenz-Romero et al., 2006).

The absence of significant differences in plant height of populations of *P. pseudostrobus* coincides with a study of common environment among provenances obtained in an altitudinal gradient for the same species and region (NSJP, Michoacán) at two years (Sáenz-Romero et al., 2012). In those same provenances, also at two years but in field trials, they showed a pattern of very moderate altitudinal variation (Viveros-Viveros et al., 2005). However, other variables may show patterns of well-defined altitudinal genetic differentiation; in the common environment test, we found a pronounced clinal pattern for dry weight at two years, where

debe tomarse con cautela. Se han documentado casos en los que las poblaciones originadas a lo largo de un gradiente altitudinal no muestran diferencias significativas en vivero (Sáenz-Romero, Viveros-Viveros, & Guzmán-Reyna, 2004), pero a edades posteriores en campo las mismas procedencias si muestran diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) (Sáenz-Romero et al., 2006).

La ausencia de diferencias significativas en la altura de planta de las poblaciones de *P. pseudostrubus*, coincide con un estudio de ambiente común entre procedencias obtenidas en un gradiente altitudinal para la misma especie y región (NSJP, Michoacán) a los dos años de edad (Sáenz-Romero et al., 2012). En esas mismas procedencias, también a los dos años de edad pero en ensayos de campo, mostraron un patrón de variación altitudinal sumamente moderado (Viveros-Viveros et al., 2005). Sin embargo, otras variables pueden mostrar patrones de diferenciación genética altitudinal bien definidos; en el ensayo de ambiente común se encontró un pronunciado patrón clinal para peso seco a los dos años, en donde las plantas originadas de poblaciones a menor altitud producen más biomasa que las originadas a mayor altitud (Sáenz-Romero et al., 2012).

#### Implicaciones de manejo y ante escenarios de cambio climático

Las diferencias significativas en altura de planta entre las poblaciones de *P. devoniana* confirma la necesidad de utilizar una zonificación altitudinal para decidir el movimiento de semillas y plantas en programas de reforestación con esta especie. Se sugiere confirmar esta tendencia a edades posteriores y, previamente, confirmar o redelinear las zonas altitudinales para la especie, con base en la resistencia a heladas (Sáenz-Romero & Tapia-Olivares, 2008). Por tanto, el posible movimiento altitudinal que se haga en un manejo que incluya la migración asistida, debe considerar las diferencias genéticas entre poblaciones de *P. devoniana*. En el caso de *P. leiophylla*, de confirmarse a edades posteriores en ensayos de campo que no existe diferenciación entre poblaciones a lo largo de gradientes altitudinales, las decisiones sobre el movimiento de semillas y plantas de programas de reforestación se simplificarían. Es decir, las semillas y plantas podrían moverse libremente dentro de los límites de distribución de la especie en la región, sin poner en riesgo la adaptación de los individuos en el clima contemporáneo. De realizarse la migración asistida, podría emplearse cualquier población (se insiste, de confirmarse la tendencia expresada a los cinco meses). Dependiendo de cuál sea el comportamiento de *P. pseudostrubus* en evaluaciones futuras y en otras variables, será la estrategia a seguir. Si en el futuro se manifestara una diferenciación entre poblaciones, será necesario redelinear las zonas previamente establecidas (ver Sáenz-Romero et al., 2012) para decidir el movimiento de semillas y plantas. Por el contrario, si se confirma la no existencia de diferenciación, las semillas y plantas podrían moverse libremente dentro de la zona, al

the plants originated from populations at lower altitudes produce more biomass than those originated at higher altitudes (Sáenz-Romero et al., 2012).

#### Management implications and to climate change scenarios

Significant differences in plant height among populations of *P. devoniana* confirms the need to use a altitudinal zoning to decide the movement of seeds and plants in reforestation programs with this species. It is suggested to confirm this trend at later ages and, previously, confirm or redraw altitudinal areas for the species, based on frost resistance (Sáenz-Romero & Tapia-Olivares, 2008). Therefore, the potential altitudinal movement made in management including assisted migration should consider genetic differences among populations of *P. devoniana*. In the case of *P. leiophylla*, if confirmed later ages in field trials that there is no differentiation among populations along altitudinal gradients, decisions on the movement of seeds and plants for reforestation programs will be simplified. That is, seeds and plants could move freely within the limits of the distribution of the species in the region, without risking the adaptation of trees in the contemporary climate. If assisted migration is conducted, any population (we insist, in case of confirming the trend expressed by five months) could be used. Depending on the behavior of *P. pseudostrubus* in future evaluations and other variables will be the strategy to follow. If in the future, a differentiation among populations would appear, it will be necessary to redraw the previously established areas (ver Sáenz-Romero et al., 2012) to determine the movement of seeds and plants. On the contrary, if absence of differentiation is confirmed, seeds and plants could move freely within the area, like *P. leiophylla*. For now, there is evidence that populations are genetically differentiated for dry weight basis expressed at two years (Sáenz-Romero et al., 2012)

Regarding impending effects of climate change (Sáenz-Romero et al., 2010); it is important to start implementing management practices that help realign forest populations to the climate for which they are adapted. The establishment of field trials of assisted migration with altitudinal movement of populations and species would be very important as a strategy to assess adaptation or maladjustment of plants. This will allow a more objective assessment of the risks or benefits of assisted migration. For the specific case of the Indigenous Community of NSJP, field experiments should consider replacing lower altitude populations of *P. pseudostrubus* with species and populations more tolerant to drought, such as *P. devoniana* and *P. leiophylla*. Ideally, and for purposes of maintaining the productivity of forests of NSJP, a portion of plants of *P. devoniana* and *P. leiophylla* from superior genotypes, could be include. That is, it would be advisable to have coupled a breeding program, where the planting areas using seed orchards, considered in the delimitation, the recoupling necessary to lessen the effects of climate change.

igual que *P. leiophylla*. Por ahora, existe evidencia de que las poblaciones si están genéticamente diferenciadas para el carácter de peso seco expresado a los dos años de edad (Sáenz-Romero et al., 2012).

Considerando los efectos inminentes del cambio climático (Sáenz-Romero et al., 2010), es importante empezar a implementar prácticas de manejo que ayuden a realinear las poblaciones forestales al clima para el cual están adaptadas. El establecimiento de ensayos de campo de migración asistida con movimiento altitudinal de poblaciones y especies, sería de suma importancia como estrategia para evaluar la adaptación o desadaptación de las plantas. Esto permitiría tener una valoración más objetiva de los riesgos o beneficios de la migración asistida. Para el caso concreto de la Comunidad Indígena de NSJP, los experimentos de campo deben contemplar el reemplazo de las poblaciones de menor altitud de *P. pseudostrobus* por especies y poblaciones más tolerantes a la sequía, como podrían ser *P. devoniana* y *P. leiophylla*. Idealmente, y para efectos de mantener la productividad de los bosques de NSJP, se podría incluir una porción de plantas de *P. devoniana* y *P. leiophylla* originadas de genotipos superiores; es decir, sería recomendable tener acoplado un programa de mejoramiento genético, en donde las zonas para plantación usando semilla de huertos semilleros contemplen en su delimitación el reacoplamiento necesario para aminorar los efectos del cambio climático.

## CONCLUSIONES

Se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.0001$ ) en la altura de planta de *P. devoniana*, *P. leiophylla*, y *P. pseudostrobus*, evaluadas a los tres y cinco meses de edad en vivero. El crecimiento de *P. devoniana* fue diferente ( $P < 0.0001$ ) entre poblaciones, con un patrón de crecimiento asociado a la altitud de origen, donde la procedencia de menor altitud mostró mayor crecimiento. La especie *P. leiophylla* mostró diferencias significativas ( $P = 0.0352$ ) entre poblaciones a los tres meses de edad, pero no un patrón altitudinal estadísticamente significativo. A los cinco meses no mostró patrón alguno de diferenciación entre poblaciones. En el caso de *P. pseudostrobus* tampoco se encontraron diferencias significativas entre poblaciones. El posible movimiento altitudinal que se haga en un manejo que incluya la migración asistida, debe considerar las diferencias genéticas entre poblaciones de *P. devoniana*.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento del Fondo Mixto CONACYT-Michoacán (2009-127128) de la Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH y el programa PAPIT (IN202112) de la UNAM. Se agradecen las facilidades brindadas por la Dirección Técnica Forestal de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro para la recolecta de semillas, a través de Felipe Aguilar, Manuel Echevarría, Antonio Echevarría, Felipe López y Reyes Aguilar, así

## CONCLUSIONS

We found significant differences ( $P < 0.0001$ ) in plant height of *P. devoniana*, *P. leiophylla*, and *P. pseudostrobus* evaluated at three and five months in a nursery. The growth of *P. devoniana* was different ( $P < 0.0001$ ) among populations, with a growth pattern associated with the altitude of origin, where the provenance of lower altitude showed higher growth. The species *P. leiophylla* showed significant differences ( $P = 0.0352$ ) among populations at three months, but did not show a statistically significant altitudinal pattern. At five months did not show any pattern of differentiation among populations. In the case of *P. pseudostrobus*, we also did not find significant differences among populations. The possible altitudinal movement done in a management including assisted migration should consider the genetic differences among populations of *P. devoniana*.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the funding granted by the Fondo Mixto CONACYT-Michoacán (2009-127128) Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH and the program PAPIT (IN202112) of UNAM. We thank for the facilities provided by the Forest Management Office of the Indigenous Community of Nuevo San Juan Parangaricutiro for seed collection, through Felipe Aguilar, Manuel Echevarría, Antonio Echevarría, Felipe López and Reyes Aguilar, and for helping in the maintenance of nursery trial of Mariela Gómez, CIEco-UNAM.

como ayuda en el mantenimiento del ensayo de vivero de Mariela Gómez, CIEco-UNAM.

## REFERENCIAS

- Aguilar-Aguilar, S. (2006). *Variación genética altitudinal entre procedencias de Pinus devoniana Lindl., evaluadas en un ensayo de corta duración*. Tesis de Maestría, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., ...Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660–684. doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.001.
- Breshears, D. D., Cobb, N. S., Rich, P. M., Price, K. P., Allen, C. D., Balice, R. G., ...Meyer, C. W. (2005). Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 102, 15144–15148. doi: 10.1073/pnas.0505734102
- Dvorak, W. S., Hodge, G. R., & Kietzka, J. E. (2007). Genetic variation in survival, growth, and stem form of *Pinus leiophylla* in Brazil and South Africa and provenance resistance to pitch canker. *Southern Hemisphere Forestry Journal*, 69(3), 125–135. doi: 10.2989/SHFJ.2007.69.3.1.351
- Jasso, M. J., Martínez, I., & Jiménez, M. (1997). Evaluación del crecimiento de dos especies del género *Pinus* en una plantación. Linares, Nuevo León, México: III Congreso Mexicano sobre Recursos Forestales. Sociedad Mexicana de Recursos Forestales, A. C.
- Jump, A. S., Hunt, J. M., & Peñuelas, J. (2006). Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, 12, 2163–2174. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01250.x
- Li, P., Beaulieu, J., Corriveau, A., & Bousquet, J. (1993). Genetic variation in juvenile growth and phenology in a White Spruce provenance-progeny test. *Silvae Genetica*, 42(1), 52–60. Obtenido de [http://www.allgemeineforstundjagdzeitung.de/fileadmin/content/dokument/archiv/silvaegenetica/42\\_1993/42-1-52.pdf](http://www.allgemeineforstundjagdzeitung.de/fileadmin/content/dokument/archiv/silvaegenetica/42_1993/42-1-52.pdf)
- López-Upton, J. (2002). *Pinus pseudostrobus*. In Vozzo, J. A. (Ed.), *Tropical tree seed manual* (pp. 636–638). USA: USDA Forest Service.
- Martínez-Trinidad, T., Vargas-Hernández, J., López-Upton, J., & Muñoz-Orozco, A. (2002). Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: Acumulación de biomasa, desarrollo de hojas secundarias y mortalidad de plántulas. *Terra*, 20(3), 291. Obtenido de <http://www.chapingo.mx/terra/contenido/20/3/art291-301.pdf>
- Martínez-Trinidad, T., Vargas-Hernández, J., Muñoz-Orozco, A., & López-Upton, J. (2002). Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: Consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. *Agrociencia*, 36, 365–376. Obtenido de <http://redalyc.uaemex.mx/redalyc/src/inicio/ArtPdfRed.jsp?iCve=30236310>
- Mátyás, C., Berki, I., Czúcz, B., Gálos, B., Móricz, N., & Rasztovits, E. (2010). Future of beech in Southern Europe from the perspective of evolutionary ecology. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*, 6, 91–110. Obtenido de [http://www.nyme.hu/fileadmin/dokumentumok/fmk/acta\\_silvatica/cikk/Vol06-2010/08\\_matyas\\_et\\_al\\_p.pdf](http://www.nyme.hu/fileadmin/dokumentumok/fmk/acta_silvatica/cikk/Vol06-2010/08_matyas_et_al_p.pdf)
- Medina-García, C., Guevara-Féfer, F., Martínez-Rodríguez, M. A., Silva-Sáenz, P., Chávez-Carbajal, M. A., & García-Ruiz, I. (2000). Estudio florístico en el área de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. *Acta Botánica Mexicana*, 52, 5–41. Obtenido de <http://redalyc.uaemex.mx/pdf/574/57405202.pdf>
- Musalem, M. A., & Martínez-García, S. (2003). *Monografía de Pinus leiophylla Schl. et Cham.* (1a ed.). México, D. F.: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.
- Peñuelas, J., Oyaga, R., Boada, M., & Jump, A. S. (2007). Migration, invasion and decline: Changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography*, 30, 830–838. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05247.x
- Perry, P. J. (1991). *The pines of México and Central America*. Portland, Oregon, USA: Timber Press
- Rehfeldt, G. E. (1988). Ecological genetics of *Pinus contorta* from the Rocky Mountains (USA): A synthesis. *Silvae Genetica*, 37(3-4), 131–135. Obtenido de [http://www.bfafh.de/inst2/sg-pdf/37\\_3-4\\_131.pdf](http://www.bfafh.de/inst2/sg-pdf/37_3-4_131.pdf)
- Rehfeldt, G. E. (1991). Gene resource management: Using models of genetic variation in silviculture. In USDA Forest Service (Ed.), *Genetics/Silviculture workshop proceedings* (pp. 31–44). Wenatchee, Washington, USA: USDA Forest Service. Obtenido de [http://www.fs.fed.us/rm/pubs\\_other/wo\\_1990\\_miller\\_r001.pdf](http://www.fs.fed.us/rm/pubs_other/wo_1990_miller_r001.pdf)
- Rehfeldt, G. E., Ferguson, D. E., & Crookston, N. L. (2009). Aspen, climate and sudden decline in western USA. *Forest Ecology and Management*, 258, 2353–2364. doi: 10.1016/j.foreco.2009.06.005.
- Rehfeldt, G. E., Tchebakova, N. M., Parfenova, Y. I., Wykoff, W. R., Kuzmina, N. A., & Milyutin, L. I. (2002). Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology*, 8, 912–929. Obtenido de [http://forest.akadem.ru/PDF/060322/tchebakova\\_9.pdf](http://forest.akadem.ru/PDF/060322/tchebakova_9.pdf)
- Sáenz-Romero, C., Beaulieu, J., & Rehfeldt, G. E. (2011). Altitudinal genetic variation among *Pinus patula* populations from Oaxaca, Mexico, in growth chambers simulating global warming temperatures. *Agrociencia*, 45, 399–411. Obtenido de <http://redalyc.uaemex.mx/src/inicio/ArtPdfRed.jsp?iCve=30219764012>
- Sáenz-Romero, C., Guzmán-Reyna, R., & Rehfeldt, G. E. (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. doi: 10.1016/j.foreco.2006.04.014.
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Crookston, N. L., Pierre, D., St-Amant, R., Bealieu, J., & Richardson, B. (2010). Contemporary and projected spline climate surfaces for Mexico and their use in understanding climate-plant relationships. *Climatic Change*, 102, 595–623. doi: 10.1007/s10584-009-9753-5



- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Soto-Correa, J. C., Aguilar-Aguilar, A., Zamarripa-Morales, V., & López-Upton, J. (2012). Altitudinal genetic variation among *Pinus pseudostrobus* populations from Michoacán, México. Two location shadehouse test results. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 32(2), 111–120. Obtenido de <http://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/35-2/2a.pdf>
- Sáenz-Romero, C., Ruíz-Talonia, L. F., Beaulieu, J., Sánchez-Vargas, N. M., & Rehfeldt, G. E. (2011). Genetic variation among *Pinus patula* populations along an altitudinal gradient. Two environment nursery tests. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 34(1), 19–25. Obtenido de <http://redalyc.uaemex.mx/src/inicio/ArtPdfRed.jsp?iCve=61017038003>
- Sáenz-Romero, C., & Tapia-Olivares, B. L. (2008). Genetic variation in frost damage and seed zone delineation within an altitudinal transect of *Pinus devoniana* (*P. michoacana*) in México. *Silvae Genetica*, 57(3), 165–170. Obtenido de [http://www.bfafh.de/inst2/sg-pdf/57\\_3\\_165.pdf](http://www.bfafh.de/inst2/sg-pdf/57_3_165.pdf)
- Sáenz-Romero, C., Viveros-Viveros, H., & Guzmán-Reyna, R. (2004). Altitudinal genetic variation among *P. oocarpa* populations in Michoacán, western México. Preliminary results from a nursery test. *Forest Genetics*, 11(3-4), 341–349. Obtenido de [http://www.tuzvo.sk/files/fg/volumes/2004/FG11-34\\_343-349.pdf](http://www.tuzvo.sk/files/fg/volumes/2004/FG11-34_343-349.pdf)
- Salazar-García, J., Vargas-Hernández, J., Jasso-Mata, J., Molina-Galán, J., Ramírez-Herrera, C., & López-Upton, J. (1999). Variación en el patrón de crecimiento en altura de cuatro especies de *Pinus* en edades tempranas. *Madera y Bosques*, 5(2), 19–34. Obtenido de <http://redalyc.uaemex.mx/pdf/617/61750203.pdf>
- Statistical Analysis System (SAS Institute). (2004). *SAS/STAT Guide for personal computers. Version 9.1*. Cary, N. C. USA: Author.
- Schmidting, R. C., & White, T. L. (1989). Genetics and tree improvement of longleaf pine. In R. M. Farrar (Ed.), *Proceedings of the symposium on the management of longleaf pine* (pp. 114–127). New Orleans, LA, USA: USDA Forest Service, Southern Forest Experiment Station (now Asheville, NC, USDA Forest Service, Southern Research Station).
- Velázquez-Montes, A., Fregoso-Domínguez, A., Bocco-Verdinelli, G., & Cortez-Jaramillo, G. (2003). The use of a landscape approach in Mexican forest indigenous communities to strengthen long-term forest management. *Interciencia*, 28(11), 632–638. Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33908602>
- Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C. C., Michalet, R., & Kremer, A. (2009). Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 1259–2009. Obtenido de <http://sylvain-delzon.com/wordpress/www/wp-content/uploads/Vitasse-et-al.-2009-CJFR.pdf>
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., López-Upton, J., & Vargas-Hernández, J. (2005). Variación genética altitudinal en el crecimiento de plantas de *Pinus pseudostrobus* Lindl en campo. *Agrociencia*, 39(5), 575–587. Obtenido de <http://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2005/sep-oct/art-11.pdf>
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., López-Upton, J., & Vargas-Hernández, J. (2007). Growth and frost damage variation among *Pinus pseudostrobus*, *P. montezumae* and *P. hartwegii* tested in Michoacán, México. *Forest Ecology and Management*, 253, 81–88. doi: 10.1016/j.foreco.2007.07.005.
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., & López-Upton, J. (2006). Variación entre procedencias de *Pinus pseudostrobus* establecidas en dos sitios en Michoacán, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 29(2), 121–126. Obtenido de <http://redalyc.uaemex.mx/pdf/610/61029204.pdf>
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J., López-Upton, J., Ramírez-Valverde, G., & Santacruz-Varela, A. (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. doi: 10.1016/j.foreco.2008.10.021.