

# Patrones de variación genética altitudinal entre procedencias de *Abies religiosa* (Kunth) Schldl. & Cham. en etapa de vivero

Patricia Herrejón-Calderón<sup>1</sup>, Ana Laura Cruzado-Vargas<sup>1</sup>, Arnulfo Blanco-García<sup>2</sup>, Roberto Lindig-Cisneros<sup>3</sup>, Ángel Rolando Endara-Agramont<sup>4</sup>, Leonel López-Toledo<sup>5</sup>, Cuauhtémoc Sáenz-Romero<sup>5</sup> ✉

<sup>1</sup> Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), Morelia, Michoacán 58330, México. <sup>2</sup> Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), Morelia, Michoacán 58030, México. <sup>3</sup> Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Morelia, Michoacán 58190, México. <sup>4</sup> Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales (ICAR), campus "El Cerillo Piedras Blancas", Toluca de Lerdo, Edo de México, 50200, México. <sup>5</sup> Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), Av. San Juanito Itzicuaró s/n, Col. Nueva Esperanza, Morelia, Michoacán 58330 México. [csaenzromero@gmail.com](mailto:csaenzromero@gmail.com)

## Resumen

Los impactos actuales y proyectados del cambio climático en los bosques de oyamel [*Abies religiosa* (Kunth) Schldl. & Cham.] están haciendo y harán más difícil su restauración ecológica. La elección de procedencias adaptadas al clima futuro de los sitios de reforestación se convierte en una decisión importante. Para ello, es necesario comprender los patrones de variación genética entre procedencias a lo largo de gradientes ambientales. El objetivo del presente trabajo fue comparar la variación genética expresada como altura de plántula de *Abies religiosa*, entre plantas producidas en un vivero forestal a gran altitud (3000 msnm) a partir de semilla recolectada, comparada contra plántulas rescatadas de regeneración natural y transferidas al mismo vivero, de dos gradientes altitudinales similares (3000 a 3350 msnm, ocho procedencias, y 2960 a 3450 msnm, seis procedencias, respectivamente), dentro de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca (RBMM). Las plantas originadas de semilla presentaron diferencias significativas entre procedencias ( $p < 0.0001$ ); las procedencias de la parte intermedia del transecto altitudinal mostraron mayor crecimiento, en comparación con las plantas de los extremos altitudinales. El patrón altitudinal de plantas de semilla es contrastante y opuesto al de las procedencias rescatadas de regeneración natural ya que, en éstas últimas, las procedencias originadas de los extremos superior e inferior expresaron mayor crecimiento de planta, en comparación con las procedencias originadas de la parte central de la distribución altitudinal. Sin embargo, tal patrón no fue estadísticamente significativo. El patrón de variación genética entre procedencias de planta originada de semilla es acorde con lo esperado, mientras que los resultados atípicos de plantas de regeneración natural pudieran estar influenciados por el eventual efecto de una selección natural en campo, previo a su rescate y trasplante a bolsa de vivero, lo que probablemente diluyó la expresión del patrón altitudinal esperado.

**Palabras clave:** Gradiente altitudinal, altura de planta, planta de regeneración natural, planta de semilla colectada

Para citar utilice: Herrejón-Calderón P, Cruzado-Vargas AL, Blanco-García A, Lindig-Cisneros R, Endara-Agramont AR, López-Toledo L, Sáenz-Romero C (2022) Patrones de variación genética altitudinal entre procedencias de *Abies religiosa* (Kunth) Schldl. & Cham. en etapa de vivero. Rev. Biol. (1): 14-

## Abstract

The current and projected impacts of climate change on oyamel forests [*Abies religiosa* (Kunth) Schldl. & Cham.] are doing and will make their ecological restoration more difficult. The choice of provenances adapted to the future climate of reforestation sites becomes an important decision. This requires the understanding of genetic variation patterns among provenances along environmental gradients. The objective of this study was to compare the genetic variation expressed for *Abies religiosa* seedling height, among plants produced on a forest nursery at high altitude (3000 masl) from collected seed, compared against plants rescued from natural regeneration and transferred to the same forest nursery, from two similar altitudinal gradients (3000 to 3350 masl, eight provenances, and 2960 to 3450 masl, six provenances, respectively), within the Monarch Butterfly Biosphere Reserve (MBBR). The plants originating from seed presented significant differences between provenances ( $p < 0.0001$ ); the provenances of the intermediate altitudes showed greater growth, in comparison with the plants of the altitudinal extremes. The altitudinal pattern of seed plants is contrasting and opposite to that of the provenances of rescued natural regeneration since, in the latter, the provenances originating from the upper and lower extremes have greater plant growth, while the provenances originating from the central part of the altitudinal distribution had lower growth. However, such a pattern was not statistically significant. The pattern of genetic variation between provenances of plants originating from seed is in accordance with what was expected, while the atypical results of naturally regenerated plants could be influenced by the eventual effect of natural selection in the field, prior to their rescue and transplantation to the nursery, with the possible dilution of the expression of the expected altitudinal pattern.

**Keywords:** Altitude gradient, plant height, natural regeneration plants, plants from seed collected.

## Introducción

Los bosques de *Abies religiosa* (Kunth) Schldt. & Cham. en la Reserva de la Biosfera de la Mariposa Monarca (RBMM) son de gran importancia ecológica, social y cultural. Esta importancia radica en la variedad de servicios de los que proveen a la comunidad en general. Por ejemplo, la captación de agua de lluvia, recarga de manto freático, captura de carbono y refugio para diversos animales, de los cuales uno de los principales es la mariposa monarca (*Danaus plexippus* L.) (Anderson y Brower, 1996).

Uno de los bosques de oyamel más importantes en México es la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca (RBMM), que se encuentra entre los límites entre Michoacán y el Estado de México, a 120 km al oeste de la Ciudad de México. Este hábitat está seriamente amenazado debido a actividades antropogénicas (Arriola et al., 2015), adicionalmente está el impacto de los efectos actuales y proyectados del cambio climático (Sáenz-Romero et al., 2012).

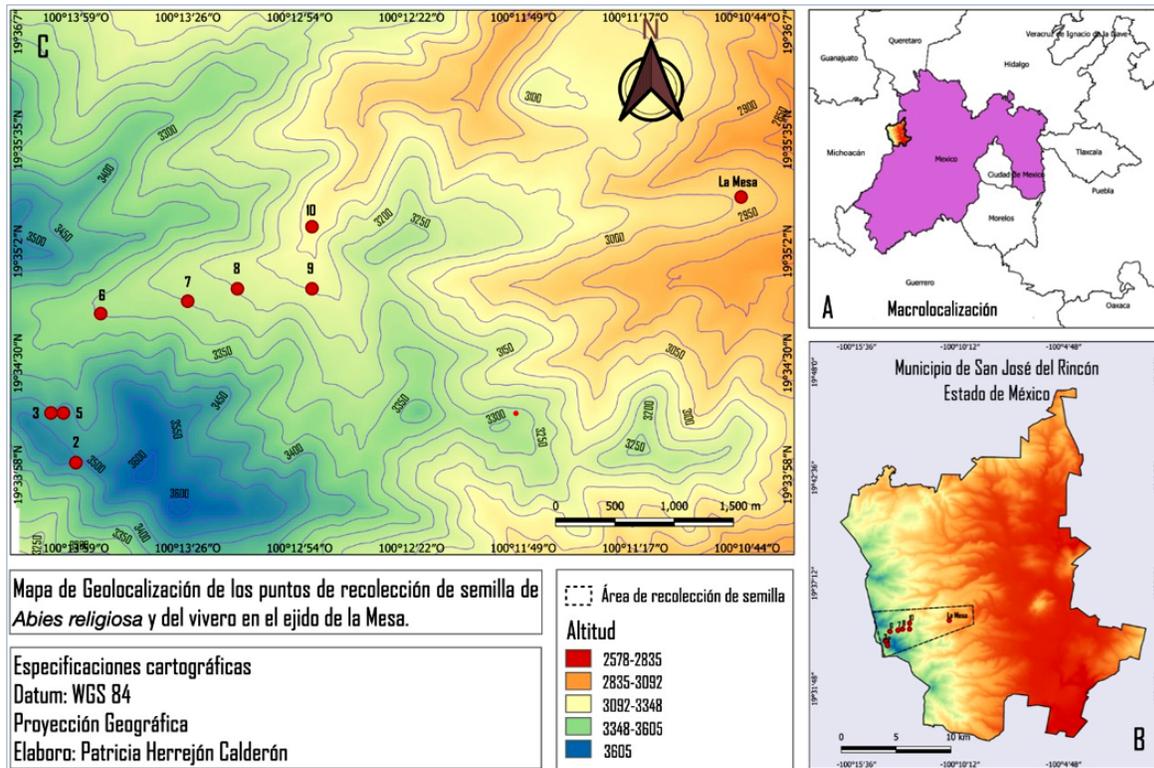
Se tiene la creciente percepción de que cada vez es más difícil el reclutamiento de plántulas jóvenes en los bosques de oyamel de la RBMM (Guzmán-Aguilar et al., 2020). Además de que la mayor parte de la producción de semillas viables se encuentra principalmente en la parte intermedia de la distribución altitudinal del oyamel (Ortiz-Bibian et al., 2019), lo cual podría ser un factor contribuyente que dificultaría lograr el reclutamiento en la parte baja de la RBMM (Guzmán-Aguilar et al., 2020). Una alternativa para restaurar los bosques de forma más rápida y eficaz es la colecta de semilla a lo largo de gradientes altitudinales y la producción de planta en vivero; las procedencias se eligen con un clima similar al que ocurriría en el futuro en el sitio de plantación (Sáenz-Romero et al., 2016; Carbajal-Navarro et al., 2019).

Con el fin de obtener información sobre el tipo de adaptación de las poblaciones a su lugar de origen, se han realizado ensayos de procedencias, encontrando que los patrones de variación dependen en parte, de la variación altitudinal (Rehfeldt, 1983a). La variación clinal dentro de la misma especie se debe a la selección natural influenciada por los gradientes geográficos y ambientales que se tienen a lo largo del área de distribución y que se ven reflejadas en sus características fisiológicas y morfológicas (Zobel y Talbert, 1984).

Las poblaciones de especies forestales con extensa distribución en gradientes altitudinales tienden a diferenciarse en el crecimiento en altura de planta, como respuesta a la presión de selección impuesta por el ambiente. En general, las plantas originadas de semillas recolectadas a menor altitud tienden a tener un mayor crecimiento que las procedentes de mayor altitud, cuando crecen bajo condiciones favorables (Rehfeldt, 1983b).

Antes de realizar producción de planta en vivero de forma masiva, es importante saber si existe variación genética entre poblaciones, ya que se ha demostrado que las especies que tienen una extensa distribución en gradientes altitudinales tienden a diferenciarse, como adaptación a las condiciones ecológicas de los sitios en donde crecen (Viveros-Viveros, et al., 2005), como respuesta a la presión de selección impuesta por el ambiente (Rehfeldt, 1983b). Una de las formas de determinar si existen estas diferencias, es mediante ensayos de procedencias, ya que permiten la expresión de caracteres cuantitativos bajo un mismo ambiente (Sáenz-Romero et al., 2006).

El objetivo del presente trabajo fue comparar la expresión de los patrones de variación genética altitudinal entre planta originada de semilla colectada y planta rescatada de regeneración natural de *Abies religiosa*, provenientes de dos gradientes altitudinales similares de la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca (RBMM). Las plantas fueron establecidas en un vivero a 3000 mnsn, muy cercano a la zona de amortiguamiento de la RBMM, en el Ejido La Mesa, Edo. de México, con la intención de poder detectar tales patrones de variación a temprana edad. La información obtenida es importante para conocer o seleccionar la fuente de semilla a usar en los programas de reforestación, considerando los efectos del cambio climático sobre las plantas. La hipótesis de este trabajo es que las plantas originadas de semilla y las de regeneración natural, obtenidas ambas a lo largo de gradientes altitudinales, si crecen en un vivero a la misma altitud, expresarán los patrones de variación genética altitudinal (de haberlos) entre procedencias de manera similar, toda vez que es de suponer que la presión de selección ambiental operaría de manera similar a lo largo de los diferentes transectos altitudinales, induciendo la diferenciación genética entre poblaciones con patrones similares (Yeaman et al., 2016).



**Figura 1.** (A). Localización del sitio de ensayo de vivero de plántula originada de semilla colectada. (B). Municipio de San José del Rincón, Estado de México, sitio del ensayo de vivero. (C). Geolocalización de los sitios de recolección de semillas de *Abies religiosa* dentro de la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca (RBMM) y de la ubicación del vivero (poblado del Ejido La Mesa).

## Materiales y métodos

### Planta de semilla

#### Recolección de semillas

En diciembre de 2017, se recolectaron conos de árboles de ocho procedencias de *Abies religiosa* (Kunth Schltld. & Cham.) a lo largo de un gradiente altitudinal, de 3000 a 3550 msnm, con una diferencia altitudinal entre sitios de 50 m, dentro de la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca (RBMM) (Cuadro 1). Se recolectaron conos al azar de diez árboles por sitio, con una distancia entre árboles de al menos 30 m, con el fin de reducir la posibilidad de endogamia (Cruzado-Vargas et al., 2021).

#### Sitio de ensayo de vivero

El sitio de ensayo de vivero fue en el ejido de La Mesa, Municipio de San José del Rincón, Estado de México (Figura 1, Cuadro 1).

#### Producción de plántula y diseño experimental

Las semillas extraídas de los conos se estratificaron a 4°C durante 14 días. Cada lote de semillas sometido a estratificación comprendía una cantidad similar de semillas provenientes de cada árbol madre, por lo que las progenies estaban representadas por igual en las procedencias.

La producción de planta se llevó a cabo de mayo de 2018 a junio de 2019 en una casa de sombra (malla de 35% de sombra), en el Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA; 19°41'23.02"N, 101°15'0.87"O, 1899 msnm), Morelia, Michoacán, México.

Las plantas fueron germinadas en un almácigo y posteriormente en mayo del mismo año se trasplantaron a tubetes rígidos de 380 cm<sup>3</sup>, con un sustrato mixto compuesto por polvilla, agrolita, vermiculita y peat moss (volumen 60: 15: 15: 10, respectivamente). Las plántulas trasplantadas se colocaron en rejillas de 54 tubetes, cada charola con

una procedencia. Las procedencias se etiquetaron con cucharas de colores (Figura 2).

Las plántulas permanecieron durante dos años en la casa sombra. Posteriormente, en marzo del 2020, se trasladaron a un vivero ubicado en el ejido La Mesa, Edo. de México a 3000 msnm dentro de la zona de amortiguamiento de la RBMM. Para evitar la restricción de crecimiento en el envase de 380 cm<sup>3</sup>, las plantas se trasplantaron a envases de 1 litro. Las plántulas se acomodaron en bloques al azar, en parcelas de diez plantas, de las cuales dos se usaron como faja de protección (Figura 2).

Se midió la altura final de la planta desde la base hasta la punta de la yema principal (mm) en mayo del 2021.

**Cuadro 1.** Ubicación de los sitios de recolección de semillas de *Abies religiosa* dentro de la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca (RBMM) y el sitio del ensayo de vivero

Procedencia	Altitud (m)	Latitud N	Longitud O
2	3491	19° 34' 04.1"	100° 13' 59.5"
3	3457	19° 34' 17.1"	100° 14' 08.2"
5	3364	19° 34' 31.7"	100° 14' 03.8"
6	3300	19° 34' 46.2"	100° 13' 53.6"
7	3233	19° 34' 50.9"	100° 13' 26.6"
8	3210	19° 34' 52.6"	100° 13' 15.5"
9	3143	19° 34' 53.0"	100° 12' 53.1"
10	3099	19° 35' 12.0"	100° 12' 52.9"
<b>Sitio del ensayo de vivero</b>			
Ejido La Mesa	3000	19° 35' 18.2"	100° 10' 46.1"

### Análisis estadístico

Se realizó un análisis de varianza de la altura de planta originada de semilla colectada de 8 procedencias de *A. religiosa*, mediante el paquete estadístico Rstudio versión 4.2. (R Core Team, 2021), utilizando un nivel de confianza del 95%, con la función *aov*, usando el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + \rho_j + \beta_i * \rho_j + \varepsilon_{ijk}$$

donde:

$Y_{ijk}$  = observación del *k*-ésimo individuo en la *j*-ésima procedencia del *i*-ésimo bloque

$\mu$  = media general

$\beta_i$  = efecto del *i*-ésimo bloque

$\rho_j$  = efecto de la *j*-ésima procedencia

$\beta_i * \rho_j$  = interacción entre bloque y procedencia (fuente de variación usado como término de error para determinar la significancia de bloque y procedencia)

$\varepsilon_{ijk}$  = error.

La procedencia y el bloque se consideraron efectos aleatorios. Posterior a la prueba ANOVA se evaluaron las diferencias entre categorías con una prueba de comparación múltiple de medias (HSD Tukey: R Core Team, 2022).

**Cuadro 2.** Ubicación de los sitios de recolección de plántula de regeneración natural de *Abies religiosa* dentro de la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca (RBMM) y el sitio del ensayo de vivero. Fuente: Cruzado-Vargas et al. (2020)

Procedencia	Altitud (m)	Latitud N	Longitud O
1	3450	19° 34' 05.4"	100° 13' 53.0"
2	3350	19° 34' 28.0"	100° 13' 05.5"
3	3239	19° 34' 44.2"	100° 12' 51.6"
4	3157	19° 35' 24.0"	100° 12' 31.2"
5	3052	19° 35' 44.5"	100° 12' 06.9"
6	2960	19° 36' 56.0"	100° 11' 13.3"
<b>Sitio del ensayo de vivero</b>			
Ejido La Mesa	3000	19° 35' 18.2"	100° 10' 46.1"

Para determinar la asociación entre la altura de planta y el gradiente altitudinal, se realizó una regresión de medias de la altura de planta por procedencia contra la altitud de origen, con la función *lm* de Rstudio (R Core Team, 2022).

### Planta rescatada de regeneración natural

A fin de comparar el patrón altitudinal encontrado en el experimento con planta originada de semilla, y plántula rescatada de regeneración natural se revisaron los datos del ensayo de procedencias en vivero de Cruzado-Vargas et al. (2020) de planta rescatada de regeneración natural. Una breve

descripción de la metodología utilizada se describe a continuación.



**Figura 2. (Arriba)** Acomodo de las plántulas originadas de semilla en una rejilla por procedencia, con un diseño de bloques completos al azar en el Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales. Cucharas de diferente color se usaron para etiquetar a las diferentes procedencias. **(Abajo)** Acomodo posterior (dos años de edad) de la plántula en bloques al azar en el vivero ubicado en el ejido La Mesa (3,000 m de altitud), Municipio de San José del Rincón, Estado de México

### **Recolección de plántulas**

Las plántulas se recolectaron *in situ* en noviembre de 2015 a lo largo de un gradiente altitudinal dentro de la RBMM, con seis sitios de recolecta (Cuadro 2). Las plántulas recolectadas fueron de reciente germinación, tomando como criterio que la plántula colectada aún mantuviera la testa de la semilla de la cual emergieron (indicación indudable de que eran de muy reciente germinación), que no tuvieran una altura mayor a 5 cm y que su tallo fuera rosado, delgado y vigoroso.

### **Ensayo de vivero y diseño experimental**

El vivero para realizar el ensayo de procedencias de plantas de regeneración natural se estableció en el mismo sitio que el ensayo de plantas originadas de semilla, en el Ejido La Mesa, a 3000 msnm, bajo una malla sombra, también del 35 % (Cuadro 1).

Las plántulas obtenidas de regeneración natural se trasplantaron a bolsas de vivero con tierra de monte como sustrato. El diseño experimental fue de seis bloques completos al azar con parcelas continuas de 36 plántulas (tres hileras de 12 individuos). Se agregó una hilera de plántulas de procedencias mezcladas a los extremos de las platabandas, para evitar el efecto de borde.

A finales del mes de mayo de 2017 se tomaron las mediciones finales de altura de planta para realizar el análisis estadístico.

### **Análisis estadístico para plántulas rescatadas de regeneración natural**

Con las mediciones de altura final de plántula se realizó un análisis de varianza con el mismo modelo estadístico descrito anteriormente. Con los resultados se generó un análisis de regresión cuadrática para determinar su patrón altitudinal (Cruzado-Vargas et al., 2020).

Finalmente, se realizó una comparación entre el patrón altitudinal encontrado en el experimento de planta originada de semilla y el de plántula rescatada de regeneración natural.

### **Resultados**

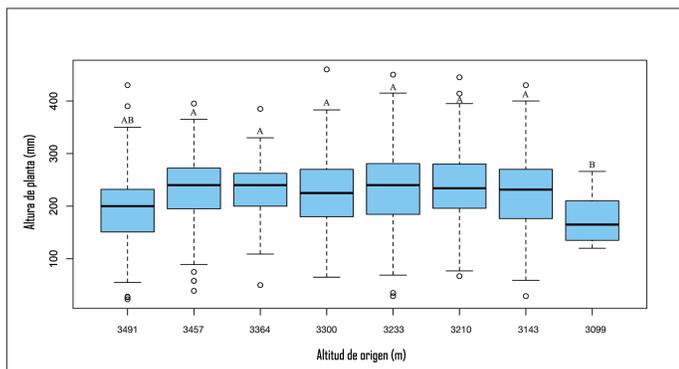
El análisis de varianza de altura para las plántulas originadas de semilla de *A. religiosa* muestra que el valor de  $p$  para procedencias y bloques fue altamente significativo a tres años del establecimiento en vivero ( $p < 0.0001$ ), y que la interacción procedencias\* bloques también fue significativa ( $p = 0.0423$ ), pero en menor grado (ver Cuadro 3).

De acuerdo con la Figura 3 y Cuadro 4, las plantas de mayor crecimiento en altura de planta fueron de las procedencias originadas de la parte central de la distribución altitudinal (3143 – 3457 msnm); mientras que las procedencias originadas de los extremos altitudinales superior e inferior (3099 y 3491 msnm) presentaron un menor crecimiento.

La tendencia clinal se describe mediante una regresión cuadrática de la altura promedio de las plantas en la elevación de la procedencia, obteniéndose valores de  $R^2 = 0.6771$  y un valor de

significancia muy cercano al umbral usualmente aceptado de 0.05 ( $p = 0.0592$ ; Figura 4).

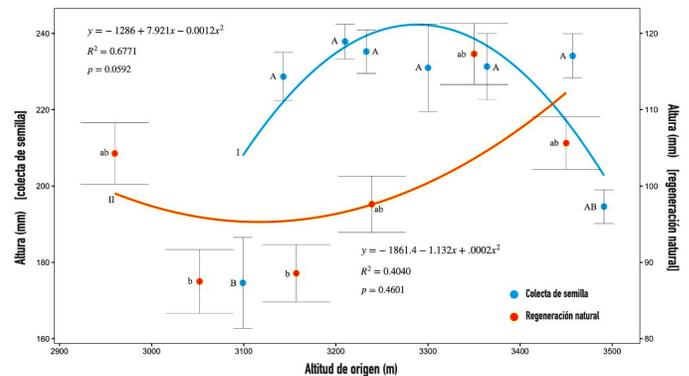
Este patrón altitudinal es contrastante y opuesto al de las procedencias rescatadas de regeneración natural del estudio de Cruzado-Vargas et al. (2020), donde las plantas que tienen un mayor crecimiento en altura son de las procedencias de los extremos altitudinales superior e inferior (3450 y 2960 msnm) (Figura 4). Sin embargo, el modelo de regresión cuadrática no obtiene un patrón altitudinal estadísticamente significativo ( $R^2 = 0.4040$ ,  $p = 0.4601$ ).



**Figura 3.** Altura promedio de planta originada de semilla colectada de ocho procedencias de *Abies religiosa* a tres años de su establecimiento en el vivero del Ejido La Mesa, San José del Rincón, Estado de México

**Cuadro 3.** Análisis de varianza del crecimiento en altura de planta de ocho procedencias de *Abies religiosa* producidas a partir de semilla a tres años de establecimiento en vivero.

FV	g.l	Sum Cuadrados	CM	F	P
Bloques	143	1172640	8200.3	2.4019	<0.0001
Procedencias	7	21797	31139.2	9.1208	<0.0001
Procedencias *Bloques	624	2749710	4406.6	1.2907	0.0423
Residuales	120	409690	3414.1		



**Figura 4.** Regresión cuadrática de altura final de ocho procedencias de planta originada de semilla colectada y seis procedencias de planta originada de rescate de regeneración natural de *Abies religiosa*, contra altitud de origen. Letras distintas indican diferencia significativa entre procedencias, de acuerdo con la prueba de Tukey ( $p \leq 0.05$ ). Las barras verticales indican el error estándar de cada media por procedencia. Línea azul: regresión cuadrática de planta de semilla colectada. Línea anaranjada: regresión cuadrática de plántulas rescatada de regeneración natural. Símbolos azules: procedencias de planta de semilla colectada. Símbolos anaranjados: procedencias de plantas rescatadas de regeneración natural.

**Cuadro 4.** Comparación de medias de altura de ocho procedencias de *Abies religiosa* originadas de semilla colectada a tres años de establecimiento en vivero.

Procedencia	Altitud de origen (m)	Altura (mm)
8	3210	237.8 A
7	3233	235.2 A
3	3457	234.0 A
5	3364	231.3 A
6	3300	230.9 A
9	3143	228.6 A
2	3491	194.6 AB

Valores medios con letras iguales entre procedencias indican diferencias no significativas (Tukey,  $p \leq 0.05$ ).

## Discusión

El patrón de variación genético altitudinal a temprana edad encontrado en las procedencias de *A. religiosa* originadas de semilla es coincidente con un patrón encontrado en otras coníferas mexicanas, como *Pinus patula* Schl. et Cham, (Sáenz-Romero et al., 2011; Ruiz-Talonia et al., 2014), y *Pinus oocarpa* Schiede ex Schldtl. (Sáenz-Romero et al., 2006). El patrón consiste en que las poblaciones presentan mayor crecimiento genéticamente determinado cuando se originan de sitios con las mejores condiciones ambientales, es decir, tienen un óptimo ecológico y este suele encontrarse en altitudes intermedias de su rango natural de distribución (Rehfeldt et al., 2002). Mientras que, en los extremos de su óptimo altitudinal, las poblaciones experimentan condiciones ambientales menos favorables, por lo que dan prioridad a características de mayor valor adaptativo bajo condiciones estresantes, tales como mayor resistencia a las heladas o a la sequía (Mátyás et al., 2010).

El patrón altitudinal encontrado también es coincidente con la mayor calidad de planta expresada en vivero de familias de medios hermanos de *Pinus pseudostrobus* Lindl., originadas de un gradiente altitudinal (desde 2264 msnm hasta 2671 msnm en la Meseta Purépecha de Michoacán), en donde el mayor número de familias con los mejores promedios de índices de calidad de planta (en términos de la relación entre altura, diámetro, grado de lignificación e índice de calidad de planta de Dickson), son aquellas originadas del intervalo altitudinal entre 2400 y 2550 msnm, que es aproximadamente el centro de la distribución altitudinal de la especie en esa región (Chávez-García et al., 2022).

Para las plantas de *A. religiosa* obtenidas de regeneración natural, el patrón altitudinal encontrado fue atípico. Es decir, una procedencia de altitud elevada (3350 msnm) tuvo el mayor crecimiento en altura de planta en comparación con las procedencias de partes más bajas del gradiente altitudinal. Esta respuesta es similar a la encontrada en etapas juveniles (11 meses) de procedencias de *Pinus hartwegii* Lindl. colectadas en un gradiente altitudinal, en donde se encontró que la procedencia de mayor elevación fue la que tuvo un mayor crecimiento en altura de planta (Viveros-Viveros et al., 2018). Esta tendencia de crecimiento en altura de plantas de regeneración natural durante las etapas juveniles de *A. religiosa* podría atribuirse a la presencia de mayor número de días soleados en el vivero (grados día > 5°C), lo que probablemente les

permitió a las plantas de mayor elevación aprovechar estas condiciones óptimas de temperatura para desarrollarse de una forma que en su sitio de origen no sería posible debido a las bajas temperaturas. Por ejemplo, Cruzado-Vargas et al. (2021) encontraron un crecimiento mucho mejor de *A. religiosa* en un ensayo de jardín común de trasplantes recíprocos de procedencias creciendo a 3000 msnm, en comparación con el sitio de ensayo a 3400 msnm.

Cabe la posibilidad de considerar otras interpretaciones del patrón atípico de variación altitudinal encontrado en las plantas originadas de regeneración natural: (a) Tal patrón simplemente debe desestimarse, toda vez que no es estadísticamente significativo. (b) Existen otros efectos confundidos que pudieron haber promovido tal resultado; por ejemplo, al ser plántulas rescatadas de regeneración natural, no se conoce la fecha exacta de germinación (aunque sí que ocurrió al inicio de la temporada de lluvias del año de colecta; Cruzado-Vargas et al., 2020), y cabría la posibilidad de que las plantas de mayor altitud hubieran germinado primero. (c) La medición de altura de planta originada de regeneración natural se realizó en el mes de mayo de 2017 (debido a que, la planta se plantó en un ensayo de campo al inicio de las lluvias de ese año), antes de que las yemas apicales cesaran su crecimiento y se encontraran en reposo; eso podría haber jugado un papel si las yemas elongaran en campo con una periodicidad distinta según su origen. (d) Las plantas de regeneración natural pudieron haber sufrido un proceso de selección natural en el micrositio donde germinaron, aumentando así las posibilidades de un desacoplamiento entre las condiciones de origen de la semilla, las del micrositio en donde sobrevivieron en una etapa muy temprana posterior a su germinación y las del sitio experimental (Alfaro et al., 2014).

Este proceso de selección pudo haber diluido la expresión medible de su potencial de crecimiento genéticamente determinado, que, en condiciones óptimas, habrían expresado que las plántulas originadas de poblaciones de altitudes bajas pueden crecer más, mientras que las de poblaciones de mayores altitudes crecen menos (Ortiz-Bibian et al., 2017).

Se recomienda seguir con las evaluaciones en etapas posteriores para comprobar si se mantienen las mismas tendencias. En particular sería importante enfocarse en el desempeño de plántulas de regeneración natural crecidas en vivero, por lo atípico del patrón expresado, y porque podría ser una alternativa menos costosa en comparación a la

producción de planta originada de recolecta de semillas, sobre todo considerando el gran tamaño de los árboles de oyamel dentro de la Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca.

## Conclusión

Los resultados contrastantes del presente trabajo indican que aun cuando las plantas de *A. religiosa* se desarrollen en el mismo sitio, estas pueden comportarse de forma diferente dependiendo de si se originaron de semilla colectada o de rescate de plántulas de regeneración natural, en ambos casos a lo largo de gradientes altitudinales. Por esta razón y debido a que son evaluaciones realizadas a temprana edad, los resultados deben tomarse con reserva. El patrón de variación genético altitudinal de plantas originadas de semilla es coincidente con patrones encontrados en otras coníferas mexicanas (en donde las procedencias de la parte central de la distribución altitudinal tienen el mejor crecimiento), mientras que los resultados atípicos de plantas de regeneración natural pudieran estar influenciados por el efecto de una selección natural en campo, con la dilución de la expresión del patrón altitudinal esperado.

## Agradecimientos

Agradecemos el financiamiento a C. S.-R. del Monarch Butterfly Fund (Madison, Wisconsin, USA), de American Forest y de la North American Forest Commission a través del US Forest Service (Washington, D.C., USA), y la Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH; a R. L.-C. del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM clave IG200221). Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca para estudios de posgrado a P. H.-C. (1106671) y a A.L.C.-V. (699285).

## Referencias

**Alfaro RI, Fady B, Vendramin GG, Dawson IK, Fleming RA, Sáenz-Romero C, Lindig-Cisneros RA, Murdock T, Vinceti B, Navarro CM, Skroppa T, Baldinelli G, El-Kassaby YA, Loo J** (2014) The role of forest genetic resources in responding to biotic and abiotic factors in the context of anthropogenic climate change. *Forest Ecology and Management*, 333 (1), 76-87. doi: 10.1016/j.foreco.2014.04.006

- Arriola P, Flores G, Gijón H, Pineda O, Jacob C, Nieto de Pascual P** (2015) Producción de Planta de *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. & Cham. en Vivero; *Folleto Técnico Núm 19*; CENID-COMEF, INIFAP: Ciudad de México, México, 2015. Obtenido de [https://www.researchgate.net/publication/325578817\\_PRODUCION\\_DE\\_PLANTA\\_DE\\_Abies\\_religiosa\\_Kunth\\_Schltld\\_Cham\\_EN\\_VIVERO](https://www.researchgate.net/publication/325578817_PRODUCION_DE_PLANTA_DE_Abies_religiosa_Kunth_Schltld_Cham_EN_VIVERO)
- Carbajal-Navarro A, Navarro-Miranda E, Blanco-García A, Cruzado-Vargas AL, Gómez-Pineda E, Zamora-Sánchez C, Pineda-García F, O'Neill G, Gómez-Romero M, Lindig-Cisneros R, Johnsen KH, Lobit P, López-Toledo L, Herrerías-Diego, Sáenz-Romero C** (2019) Ecological restoration of *Abies religiosa* forests using nurse plants and assisted migration in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, México. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7(Article 421):1-16. doi: <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00421>
- Chávez-García A, Hernández-Ramos J, Muñoz-Flores H, García-Magaña J, Cárdenas M, Gutiérrez-Contreras M** (2022) Phenotypic plasticity of tree progenies of *Pinus pseudostrobus* Lindl. superiors in resin production in nursery. *Madera y Bosques*. 28. 1-14. doi: 10.21829/myb.2022.2812381
- Cruzado-Vargas AL, Zamudio-Sánchez FJ, Rodríguez-Yam GA, Carbajal-Navarro AL, Blanco-García, JA, Sáenz-Romero C** (2020) Growth of naturally regenerated *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. & Cham. seedlings in a nursery and genetic variation among provenances. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 26(1), 85-96. doi: 0.5154/r.rchscfa.2019.01.013
- Cruzado-Vargas AL, Blanco-García A, Lindig-Cisneros R, Gómez-Romero M, López-Toledo L, de la Barrera E, Sáenz-Romero C** (2021) Reciprocal common garden altitudinal transplants reveal potential negative impacts of climate change on *Abies religiosa* populations in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve overwintering sites. *Forests*,12(1), 69. doi: 10.3390/f12010069
- Guzmán-Aguilar G, Carbajal-Navarro A, Sáenz-Romero C, Herrerías-Diego, López-Toledo L, Blanco-García A** (2020) *Abies religiosa* seedling limitations for passive restoration practices at the Monarch Butterfly Biosphere Reserve in Mexico. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 115. doi: 10.3389/fevo.2020.00115
- Mátyás C, Berki I, Czúcz B, Gálos B, Móricz N, Rasztovíts 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://publicatio.uni-sopron.hu/110/1/08\\_matyas\\_et\\_al\\_p.pdf](http://publicatio.uni-sopron.hu/110/1/08_matyas_et_al_p.pdf)
- Ortiz-Bibian M. A, Blanco-García A, Lindig-Cisneros R. A, Gómez-Romero M, Castellanos-Acuña D, Herrerías-Diego Y, Sánchez-Vargas N. M, Sáenz-Romero C** (2017) Genetic variation in *Abies religiosa* for quantitative traits and delineation of elevational and

- climatic zoning for maintaining Monarch Butterfly overwintering sites in Mexico, considering climatic change. *Silvae Genetica* 66(1):14-23. doi: 10.1515/sg-2017-0003
- Ortiz-Bibian M. A, Castellanos-Acuña D, Gómez-Romero M, Lindig-Cisneros, R, Silva-Farías M. Á, Sáenz-Romero C** (2019) Variación entre poblaciones de *Abies religiosa* (HBK) Schl. et Cham a lo largo de un gradiente altitudinal. I. Capacidad germinativa de la semilla. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 42(3), 301-308. Obtenido de <http://www.scielo.org.mx/pdf/rfm/v42n3/0187-7380-rfm-42-03-00301.pdf>
- R Core Team** (2021) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Rehfeldt GE** (1983 a) Seed transfer guidelines for Douglas-fir in Western Montana. *Research Note INT-329. United States Department of Agriculture. Forest Service*. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, UT 84401. 4 pp.
- Rehfeldt GE** (1983 b) Seed transfer guideline for Douglas-fir in central Idaho. *United States Department of Agriculture. Forest Service*. Intermountain Forest and Range Experiment Station. Ogden, UT 84401. 3 pp.
- Rehfeldt GE, Tchebakova NM, Parfenova YI, Wykoff WR, Kuzmina NA, Milyutin LI** (2002). Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology*, 8, 912–929. doi: 10.1046/j.1365-2486.2002.00516.x
- Ruiz-Talonia LF, Sánchez-Vargas NM, Bayuelo-Jiménez JS, Lara-Cabrera SI, Sáenz-Romero C** (2014) Altitudinal genetic variation among native *Pinus patula* provenances: performance in two locations, seed zone delineation and adaptation to climate change. *Silvae Genetica*, 63(4), 139-149. doi: 10.1515/sg-2014-0019
- Sáenz-Romero C, Guzmán-Reyna RR, Rehfeldt GE** (2006) Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico: Implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management*, 229(1-3), 340-350. doi: 10.1016/j.foreco.2006.04.014
- Sáenz-Romero C, Ruiz-Talonia LF, Beaulieu J, Sánchez-Vargas NM, Rehfeldt GE** (2011) Genetic variation among *Pinus patula* populations along an altitudinal gradient. Two environment nursery tests. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 34(1), 19-25. Obtenido de: <https://www.scielo.org.mx/pdf/rfm/v34n1/v34n1a5.pdf>
- Sáenz-Romero C, Rehfeldt GE, Duval P, Lindig-Cisneros R** (2012) *Abies religiosa* habitat prediction in climatic change scenarios and implications for monarch butterfly conservation in Mexico. *Forest Ecology and Management* 275:98-106. doi: 10.1016/j.foreco.2012.03.004
- Sáenz-Romero C, Lindig-Cisneros RA, Joyce DG, Beaulieu J, St-Clair JB, Jaquish BC** (2016) Assisted migration of forest populations for adapting trees to climate change. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 22(3): 303 - 323. doi: 10.5154/r.rchscfa.2014.10.052
- Viveros-Viveros H, Sáenz-Romero C, López-Upton J, Vargas- Hernández JJ** (2005) Variación genética altitudinal en el crecimiento de plantas de *Pinus pseudostrabus* Lindl. en campo. *Agrociencia*, 39(5), 575–587. Obtenido de <https://www.redalyc.org/html/302/30239511/>
- Viveros-Viveros H, Sáenz-Romero C, Vargas-Hernández JJ, Tapia-Olivares BL, López-Upton J, Santacruz-Varela A, Beaulieu J** (2014) Comparación de  $Q_{ST}$  vs.  $F_{ST}$  en poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 37(2), 117-127. Obtenido de <https://www.scielo.org.mx/pdf/rfm/v37n2/v37n2a3.pdf>
- Viveros-Viveros H, Marín-Hernández J, Aparicio-Rentería A, Sáenz-Romero C** (2018) Variación en el crecimiento inicial de la altura de plántulas de *Pinus hartwegii* Lindl. del Cofre de Perote, Veracruz. *Acta Fitogenética*, 5(1), 273. Obtenido de [https://www.somfi.mx/wp-content/uploads/2018/10/ACTA-5-2018\\_Texcoco\\_Colpos.pdf](https://www.somfi.mx/wp-content/uploads/2018/10/ACTA-5-2018_Texcoco_Colpos.pdf)
- Yeaman S, Hodgins KA, Lotterhos KE, Suren H, Nadeau S, Degner JC, Nurkowski KA, Smets P, Wang T, Gray LK, Liepe KJ, Hamann A, Holliday JA, Whitlock MC, Rieseberg LH, Aitken SN** (2016) Convergent local adaptation to climate in distantly related conifers. *Science*. 353. 1431-1433. doi: 10.1126/science.aaf7812
- Zobel B, Talbert J** (1984). *Applied Forest Tree Improvement*. John Wiley & Sons. New York, USA. 510p.