

Seed production, dispersal and seed bank in *Lupinus montanus* Kunth at the upper limit of its altitudinal distribution in the Nevado de Toluca

Producción, dispersión y banco de semillas en *Lupinus montanus* Kunth en el límite superior de su distribución altitudinal en el Nevado de Toluca

Diana Córdoba-Rodríguez¹; J. Jesús Vargas-Hernández^{1*};
Francisca O. Plascencia-Escalante¹; Javier López-Upton¹; Marlín Pérez-Suárez²;
Carlos Trejo-López³

¹Colegio de Postgraduados, Postgrado en Ciencias Forestales. Carretera México-Texcoco km 36.5, Montecillo. C. P. 56230. Texcoco, Estado de México, México.

²Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales. El Cerrillo, Piedras Blancas. C. P. 50200. Toluca, Estado de México, México.

³Colegio de Postgraduados, Postgrado en Botánica. Carretera México-Texcoco km 36.5, Montecillo. C. P. 56230. Texcoco, Estado de México, México.

*Corresponding author: vargashj@colpos.mx; tel.: +52 595 114 9020.

Abstract

Introduction: In response to climate change, plants can adapt, migrate or die; however, migration by natural dispersion of seed can be very slow.

Objective: To determine productive potential, dispersal distance and seed bank of *Lupinus montanus* Kunth (lupine) at the upper limit (4 200 m) of its natural distribution at the “Nevado de Toluca” mountain.

Materials and methods: The seed bank was estimated in an area of 1.88 m². Three sampling sites were established with plants in reproductive stage (15 plants) isolated from other adult plants. Seed production was determined in traps placed at the four orientations of each plant and spatial pattern of dispersal was also determined.

Results and discussion: Seedbank density was 4.26 seeds·m⁻² of soil. *Lupinus montanus* produced over 5500 seeds per plant in one reproductive cycle; its seed potential was associated with plant height and number of stems. The number of seeds collected varied significantly ($P < 0.0001$) with respect to distance from the mother plant. The dispersion curve was adjusted ($P < 0.01$) to a negative exponential model ($R^2 = 0.849$). Dispersal in the four orientations was symmetrical; 97 % of the seeds fell at a distance ≤ 2 m from the mother plant.

Conclusions: Only 3.2 % of the seeds of *L. montanus* reached a distance greater than 2 m from the mother plant; however, dispersal is uniform in all orientations, therefore soil slope does not represent a limiting factor for the altitudinal migration of species.

Resumen

Introducción: Ante el cambio climático, las plantas pueden adaptarse, emigrar o morir; sin embargo, la migración por dispersión natural puede ser muy lenta.

Objetivo: Determinar el potencial productivo, la distancia de dispersión y el banco de semillas de *Lupinus montanus* Kunth (lupino) en el límite superior (4 200 m) de su distribución natural en el Nevado de Toluca.

Materiales y métodos: El banco de semillas se estimó en una superficie de 1.88 m². Se establecieron tres sitios de muestreo con plantas en estado reproductivo (15 plantas) aisladas de otras plantas adultas. La producción de semillas se determinó en trampas colocadas en las cuatro orientaciones de cada planta y se determinó el patrón espacial de dispersión.

Resultados y discusión: La densidad fue 4.26 semillas·m² de terreno. *Lupinus montanus* produjo más de 5500 semillas por planta en un ciclo reproductivo; su potencial se asoció con la altura y número de tallos. El número de semillas capturadas varió significativamente ($P < 0.0001$) con respecto a la distancia de la planta madre. La curva de dispersión se ajustó ($P < 0.01$) a un modelo exponencial negativo ($R^2 = 0.849$). La dispersión en las cuatro orientaciones fue simétrica; 97 % de las semillas cae a una distancia ≤ 2 m de la planta madre.

Conclusiones: Solo 3.2 % de las semillas de *L. montanus* alcanzaron una distancia mayor de 2 m de la planta madre; no obstante, la dispersión es uniforme en todas las orientaciones, por lo que la pendiente no representa un factor limitante para el movimiento altitudinal de la especie.

Keywords: Fabaceae; lupine;
altitudinal migration;
alpine zone; soil slope.

Palabras clave: Fabaceae;
lupino; migración altitudinal;
zona alpina; pendiente.

Introduction

Dispersal is defined as migration of an organism from its site of origin to the site where it is set up (van Den et al., 2016). Unlike mobile organisms, plant dispersal occurs when a seed, spore, or vegetative propagule detaches from its parent plant (van Den, La Rue, & Emery, 2016). This process links the reproductive cycle of plants with the establishment of their progeny (Wang & Smith, 2002). The spatial displacement of seeds is intended to increase the probability of establishment and colonization of species (Tercero-Burcado & Rovere, 2010).

The particular attributes of the seed dispersal process have important consequences for the evolution of ecological niches that determine where a species can persist (van Den et al., 2016). Dispersal facilitates the escape of seeds from predators (Perea, 2012) and decreases competition in areas close to the mother plant (van Den et al., 2016). A species with short dispersal distance or few dispersing propagules may not colonize suitable habitats beyond its current distribution limits, whereas widespread dispersal may increase the chances of colonization of habitats that at first glance seem inadequate (van Den et al., 2016).

The distribution of plant species, especially in mountain environments, has been modified by climate change and this has caused many of them to lag behind or have no possibility of adapting due to their strong local attachments (Jump & Peñuelas, 2005). Facing climate change, plants have options of adapting, migrating or dying (Aitken, Yeaman, Holliday, Wang, & Curtis-McLane, 2008). Adaptation possibilities depend on the level of genetic variation and phenotypic plasticity of populations to adjust their processes to new conditions (Soto-Correa, Lindig-Cisneros, & Sáenz-Romero 2014; Tognetti, Mazia, & Ibañez, 2019). On the other hand, the natural ability of plants to migrate through dispersal and set up in new habitats can be extremely slow for most species (Pearson, 2006; Soto-Correa et al., 2014).

In high mountain ecosystems, the main option for plant migration is to higher elevation sites, where temperature conditions to which they are adapted are expected to occur (Byars, Papst, & Hoffmann, 2007); however, the rate of altitudinal migration must be relatively rapid, before phenological changes limiting their reproductive capacity might occur, or being invaded and displaced by species from lower elevations (Peñuelas, Filella, & Comas, 2002). Climate change represents important challenges for forest managers and ecologists in terms of practicing effective management activities, whether for commercial or conservation purposes (Sáenz-Romero et al., 2016).

Introducción

La dispersión se define como el movimiento de un organismo desde su sitio de origen hasta el lugar donde se establece (van Den et al., 2016). A diferencia de los organismos móviles, la dispersión en las plantas ocurre cuando una semilla, espora o propágulo vegetativo se desprende de su planta materna (van Den, La Rue, & Emery, 2016). Este proceso une el ciclo reproductivo de las plantas con el establecimiento de su progenie (Wang & Smith, 2002). El desplazamiento espacial de las semillas tiene la finalidad de incrementar la probabilidad de establecimiento y colonización de las especies (Tercero-Burcado & Rovere, 2010).

Las características del proceso de dispersión de semillas tienen consecuencias importantes para la evolución de los nichos ecológicos que determinan dónde puede persistir una especie (van Den et al., 2016). La dispersión facilita el escape de las semillas a los depredadores (Perea, 2012) y disminuye la competencia en áreas cercanas a la planta madre (van Den et al., 2016). Una especie con distancia de dispersión corta o pocos propágulos dispersantes puede no colonizar hábitats adecuados más allá de sus límites de distribución actual, mientras que la dispersión generalizada puede aumentar las posibilidades de colonización de hábitats que en primera instancia parecen inadecuados (van Den et al., 2016).

La distribución de las especies vegetales, especialmente en ambientes de montaña, se ha ido modificando por el cambio climático y esto ha provocado que muchas de ellas se desfasen o no tengan posibilidad de adaptación por su marcado arraigo local (Jump & Peñuelas, 2005). Ante el cambio climático, las plantas tienen las opciones de adaptarse, emigrar o morir (Aitken, Yeaman, Holliday, Wang, & Curtis-McLane, 2008). Las posibilidades de adaptación dependen del nivel de variación genética y de la plasticidad fenotípica de las poblaciones para ajustar sus procesos a las nuevas condiciones (Soto-Correa, Lindig-Cisneros, & Sáenz-Romero 2014; Tognetti, Mazia, & Ibañez, 2019). Por otro lado, la capacidad natural de migración de las plantas a través de la dispersión y su establecimiento en nuevos hábitats puede ser extremadamente lenta para la mayoría de las especies (Pearson, 2006; Soto-Correa et al., 2014).

En los ecosistemas de alta montaña, la principal opción de movimiento de las plantas es hacia sitios de mayor elevación, donde se espera que ocurran las condiciones de temperatura a las que están adaptadas (Byars, Papst, & Hoffmann, 2007); sin embargo, la tasa de movimiento altitudinal debe ser relativamente rápida, antes de que ocurran cambios fenológicos que limiten su capacidad reproductiva o que sean invadidas y

Lupinus montanus Kunth is a species of the Fabaceae family with a wide natural distribution in the mountains of Mexico (Dunn, 2001). Most of the natural populations of this plant are found in the Transmexican Volcanic Belt, at altitudes ranging from 2500 to 4100 m, associated with pine (*Pinus hartwegii* Lindl.), oak (*Quercus* spp.) and fir (*Abies religiosa* [Kunt.] Schltdl. & Cham.) forests, and alpine and subalpine grassland (Acosta-Percástegui & Rodríguez-Trejo, 2005), so it represents an important biological model to evaluate the altitudinal migration capacity under these conditions. Like other species of the same genus, *L. montanus* has a special seed dispersal mechanism (Abraham de Noir, Bravo, & Abdala, 2002). Pod-shaped fruits explode and throw seeds into the air in different directions (Ruiz, Gómez, & Lindig, 2010); that is, they have a ballistic dispersal. Dispersed seeds can germinate immediately or remain in the soil forming an ecologically and evolutionarily important seed bank in the population dynamics of many species (Ooi, 2012). Small seeds (*i. e.*, <5 mm) as in the case of *L. montanus*, are easily buried and appear to be less at risk, although they may also be targets for earthworms, ants and other soil fauna (Thompson & Fenner, 1992). However, given the scenario of climate change, there is little information on the dispersal capacity of *Lupinus* and the presence of a natural seed bank that would allow us to visualize its long-term permanence or its possible migration to other areas within its alpine condition.

The objective of this study was to determine the seed bank of *L. montanus*, as a result of its dispersal in reproductive cycles of previous years; the relationship of plant size with seed production potential; and the distance of seed dispersal in the upper altitudinal limit of the natural distribution in the Nevado de Toluca. This information would help setting up the spatial pattern of dispersal and altitudinal migration potential of *L. montanus*.

Materials and methods

Study area

The study was conducted in the Natural Protected Area “Nevado de Toluca” (“Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca”; APFF “Nevado de Toluca”, in Spanish), which includes the volcano with the same name (Figure 1). El Nevado de Toluca ranks fourth among the highest peaks in Mexico, with an elevation of 4660 m and an area of 53590 ha; it is located in the south-central portion of Estado de México, 23 km southwest of the city of Toluca (SEMARNAT, 2016). The predominant type of soil is Andosol, which occupies 90 % of the Natural Protected Area (INEGI, 2000). The climate is cold E(T)H wig and semi-cold-subhumid C(E) wig according to the Köppen classification modified by García (1973). Rainfall is in summer, although there

desplazadas por especies de sitios más bajos (Peñuelas, Filella, & Comas, 2002). El cambio climático representa desafíos importantes para los manejadores forestales y ecólogos en cuanto a la práctica de actividades eficaces de manejo, ya sea para fines comerciales o de conservación (Sáenz-Romero et al., 2016).

Lupinus montanus Kunth es una especie de la familia Fabaceae con amplia distribución natural en las montañas de México (Dunn, 2001). La mayoría de las poblaciones naturales de esta planta se encuentran en el Cinturón Volcánico Transmexicano, en altitudes que van de 2500 a 4100 m, asociadas a bosques de pino (*Pinus hartwegii* Lindl.), encino (*Quercus* spp.), oyamel (*Abies religiosa* [Kunt.] Schltdl. & Cham.) y a las praderas alpinas y subalpinas (Acosta-Percástegui & Rodríguez-Trejo, 2005), por lo que representa un modelo biológico importante, para evaluar la capacidad de migración altitudinal en estas condiciones. Al igual que otras especies del mismo género, *L. montanus* presenta un mecanismo especial de dispersión de semillas (Abraham de Noir, Bravo, & Abdala, 2002). Los frutos en forma de vaina explotan y lanzan las semillas al aire en varias direcciones (Ruiz, Gómez, & Lindig, 2010); es decir, tienen una dispersión balística. Las semillas dispersadas pueden germinar inmediatamente o permanecer en el suelo formando un banco de semillas ecológico y evolutivamente importante en la dinámica poblacional de muchas especies (Ooi, 2012). Las semillas pequeñas (*i. e.*, <5 mm), como en el caso de *L. montanus*, se entierran con facilidad y parece que corren menos riesgos, aunque también pueden ser presas de lombrices, hormigas y otra fauna del suelo (Thompson & Fenner, 1992). No obstante, ante el escenario del cambio climático, no existe información suficiente sobre la capacidad de dispersión de *Lupinus* ni de la presencia de un banco natural de semillas que permita visualizar la permanencia a largo plazo o bien su posible movimiento hacia otros espacios dentro de su condición alpina.

Este trabajo tuvo como objetivo determinar el banco de semillas de *L. montanus*, como resultado de su dispersión en ciclos reproductivos de años anteriores; la relación del tamaño de las plantas con el potencial de producción de semillas; y la distancia de dispersión de las semillas en el límite altitudinal superior de la distribución natural en el Nevado de Toluca. Lo anterior con el propósito de establecer el patrón espacial de dispersión y potencial de migración altitudinal de *L. montanus*.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en el Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca (APFF Nevado de Toluca)

may be snowfall in winter. Mean monthly temperature ranges between 2 °C and 5 °C, while extreme maximum temperature is 21 °C in summer and extreme minimum temperature is -10 °C in winter (SEMARNAT, 2016).

Identification of seed bank

The identification was carried out in August 2017, prior to the dispersal cycle of that year, with the purpose of counting seeds and considering them as a seed bank or reservoir of the species. Three sampling sites were selected and in each site four polygons of 25 m² (5 m x 5 m) or subpopulations (patches with a minimum of 10 adult plants) located at the upper altitudinal limit of distribution of the species (4 200 m), separated by at least 100 m (Figure 1) were delimited. Polygons were divided into 25 squares of 1 m² and five of them were randomly selected. In the center of each unit a soil sample was taken with a PVC cylinder of 20 cm diameter (314.16 cm²) and 5 cm depth. A total of 60 soil samples (1.88 m²) were collected and placed in plastic bags. Samples were dried at room temperature in a greenhouse and sieved with a 1 mm² pore size mesh for separation and counting the number of *L. montanus* seeds.

que incluye el volcán del mismo nombre (Figura 1). El Nevado de Toluca ocupa el cuarto lugar entre las cumbres más altas de México, con una elevación de 4 660 m y una superficie de 53 590 ha; se localiza en la porción centro-sur del Estado de México, 23 km al suroeste de la ciudad de Toluca (SEMARNAT, 2016). El tipo de suelo predominante es el Andosol, que ocupa 90 % del Área Natural Protegida (INEGI, 2000). El clima es frío E(T)H wig y semifrío-subhúmedo C(E)wig según la clasificación de Köppen modificada por García (1973). El régimen de lluvias es de verano, aunque puede haber nevadas en invierno. La temperatura media mensual fluctúa entre 2 °C y 5 °C, mientras que la temperatura máxima extrema se eleva a 21 °C en el verano y la mínima extrema corresponde a -10 °C en invierno (SEMARNAT, 2016).

Determinación del banco de semillas

La determinación se realizó en el mes de agosto del 2017, previo al ciclo de dispersión de ese año, con el propósito de hacer un conteo de semillas y considerarlas como un banco o reservorio de la especie. Se seleccionaron tres sitios de muestreo y en cada sitio se delimitaron cuatro polígonos de 25 m² (5 m x 5 m) o subpoblaciones (manchones con



Figure 1. Geographical location of the study sites (site 1: 19° 06.33' N - 99° 44.64' W; site 2: 19° 06.60' N - 99° 44.44' W; site 3: 19° 06.83' N - 99° 44.47' W) at the upper altitudinal limit of *Lupinus montanus* (4 200 m) in the Natural Protected Area “Nevado de Toluca”, Estado de México, Mexico.

Figura 1. Localización geográfica de los sitios de estudio (sitio 1: 19° 06.33' N - 99° 44.64' O; sitio 2: 19° 06.60' N - 99° 44.44' O; sitio 3: 19° 06.83' N - 99° 44.47' O) en el límite altitudinal superior de *Lupinus montanus* (4 200 m) en el Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca, Estado de México, México.

Seed dispersal assessment

In October 2017, three subpopulations (patches of *L. montanus*) were selected at the upper altitudinal limit of natural distribution, near 4200 m. Five plants in reproductive stage (15 plants in total) were located in each subpopulation, isolated from other adult plants. This number of plants was sampled because it was not possible to find a larger number of plants isolated from the population. Traps (plastic strainers) of 12 cm in diameter (113.09 cm²) and 5 cm high, having a plastic mesh inside to prevent seed bouncing when they fell inside, were placed at each individual plant. Traps were placed in the form of a cross with the plant in the center; from this point, 2 m-length lines were drawn in a parallel and perpendicular direction to soil slope. In the perpendicular direction, traps were placed every 50 cm from the center, and in the case of the parallel direction, they were placed every 25 cm; the main interest was to detect, with greater precision, the dispersion potential for and against soil slope. A total of 24 seed traps were placed around each plant.

The number of stems and pods was counted on each lupine, and height of the three tallest central stems was measured. Subsequently, to estimate production potential, the number of full seeds (with embryo) per pod was determined in a sample of 50 pods taken at random from 10 nearby plants. During the period from October 2017 to January 2018, the number of seeds collected in the traps was counted each week and the total number of seeds collected in each trap was obtained.

Statistical analysis

The number of seeds per m² of soil was estimated with data from the seed bank. Seed production potential per plant was estimated with the average number of pods and seeds per pod. The relationship between seed production potential and plant size (height and number of stems) was established using Pearson's correlation. A one-way analysis of variance ($P = 0.05$) was also performed to evaluate differences in these plant characteristics among subpopulations.

The Kruskal-Wallis test was used to determine possible differences in the number of seeds collected between distances, for each of the orientations in which the traps were placed and in the average of all of them. Prior to comparisons between distances, the data on the number of seeds were transformed with the square root function.

Furthermore, with the number of seeds collected per trap, the dispersion curve was adjusted with respect

un mínimo de 10 plantas adultas) localizadas en el límite altitudinal superior de distribución de la especie (4200 m), separadas entre sí por al menos 100 m (Figura 1). Los polígonos se dividieron en 25 cuadros de 1 m² y de ellos se seleccionaron cinco al azar. En el centro de cada unidad se tomó una muestra de suelo con un cilindro de PVC de 20 cm de diámetro (314.16 cm²) y 5 cm de profundidad. Se recolectaron 60 muestras de suelo en total (1.88 m²) y se colocaron en bolsas de plástico. Las muestras se secaron a temperatura ambiente en un invernadero y se tamizaron con una malla de tamaño de poro de 1 mm² para la separación y conteo del número de semillas de *L. montanus*.

Evaluación de la dispersión de la semilla

En el mes de octubre de 2017 se seleccionaron tres subpoblaciones (manchones de *L. montanus*) en el límite altitudinal superior de su distribución, cercano a los 4200 m. En cada subpoblación se localizaron cinco plantas en estado reproductivo (15 plantas en total), aisladas de otras plantas adultas. Se muestreó este número de plantas debido a que no fue posible encontrar un número mayor de ellas aisladas de la población. En cada uno de los individuos se colocaron trampas (coladeras de plástico) de 12 cm de diámetro (113.09 cm²) y 5 cm de alto, las cuales tuvieron una malla de plástico en el interior, para evitar el rebote de las semillas al momento de caer. Las trampas se colocaron en forma de cruz con la planta en el centro; a partir de esta, se trazaron líneas que tuvieron una distancia de 2 m en dirección paralela y perpendicular a la pendiente del terreno. En la dirección perpendicular, las trampas se colocaron cada 50 cm a partir del centro, y en la dirección paralela, se colocaron cada 25 cm; el interés principal fue detectar, con mayor precisión, la capacidad de dispersión a favor y en contra de la pendiente del terreno. En total se colocaron 24 trampas de captura de semillas alrededor de cada planta.

En cada lupino se contó el número de vainas y tallos, y se midió la altura de los tres tallos centrales más altos. Posteriormente, para estimar el potencial de producción, el número de semillas llenas (con embrión) por vaina se determinó en una muestra de 50 vainas tomadas al azar de 10 plantas cercanas. Durante el periodo de octubre 2017 a enero 2018, el número de semillas capturadas en las trampas se contó cada semana y se obtuvo el total de semillas capturadas en cada una de ellas.

Análisis estadístico

Con los datos del banco de semillas se estimó la cantidad de semillas por m² de terreno. El potencial de producción de semillas por planta se estimó con el promedio de vainas y de semillas por vaina. La

to distance from the mother plant, using the Model procedure of SAS version 9.3 (Statistical Analysis System, 2013) to fit a negative exponential model (Bustamante, 1996) as follows:

$$Y_j = a * \exp^{(bX_j)}$$

where,

Y_j = number of seeds collected in the j-th trap

X_j = distance (cm) from the j-th trap to the mother plant

a and b = coefficients of the regression model to be estimated.

The possible effect of orientation (for vs. against soil slope or parallel vs. perpendicular to soil slope) on the seed dispersal curve was determined based on the above model, from which the following equation was derived $Y_{ij} = (a + a_{oi}) * \exp^{[(b + boi)X_{ij}]}$, where “oi” is the indicator variable for the i-th seed dispersal orientation.

Results and discussion

Seed bank in soil

A total of eight seeds of *L. montanus* were found in the sampled area (1.88 m²), which represents a density of 4.26 seeds·m⁻² of soil. All seeds were viable, because 100 % germination was obtained. Apparently, a significant amount of seeds remain stored in the soil for some time to form a persistent seed bank that can be short or long term, depending on climatic conditions of site and adaptive mechanisms of seeds (Marañón, 2001). Lupine seeds have physical dormancy and germination starts until favorable conditions appear, through some mechanism or stimulus (Pablo-Pérez, Lagunes-Espinoza, López-Upton, Ramos-Juárez, & Aranda-Ibáñez, 2013).

The main factors affecting seed persistence in the soil are predation and pathogen attack (De Souza-Maia, Maia, & Pérez, 2006); however, in arctic and alpine zones, incidence of these factors is low, which favors the maintenance of viable seeds in the soil (McGraw & Vavrek, 1989). Although *L. montanus* seeds can be consumed by insects, birds and rodents, the latter two groups of animals can also assist in dispersal, as has been shown for other species, including Fabaceae (Amico & Aizen, 2005; Pérez-Cadavid, Rojas-Soto, & Bonilla-Moheno, 2018); this process can amplify their altitudinal migration potential. The study of seed dynamics in soil is useful for understanding ecological processes involved in population migration (Pérez & Santiago, 2001).

Seed production capacity

A plant of *L. montanus* has the potential to produce over 5 500 seeds per reproductive cycle, with an average

relación entre el potencial de producción de semillas y el tamaño de la planta (altura y número de tallos) se estableció mediante la correlación de Pearson. También se realizó un análisis de varianza de una vía ($P = 0.05$) para evaluar las diferencias en estas características de las plantas, entre las subpoblaciones.

La prueba de Kruskal-Wallis se utilizó para determinar las posibles diferencias en el número de semillas capturadas entre distancias, para cada una de las orientaciones en que se colocaron las trampas y en el promedio de todas ellas. Previo a las comparaciones entre distancias, los datos del número de semillas se transformaron con la función de raíz cuadrada.

Adicionalmente, con los datos del número de semillas capturadas por trampa se ajustó la curva de dispersión con respecto a la distancia de la planta madre, mediante el procedimiento Model de SAS versión 9.3 (Statistical Analysis System, 2013), utilizando un modelo exponencial negativo (Bustamante, 1996) de la forma:

$$Y_j = a * \exp^{(bX_j)}$$

donde,

Y_j = número de semillas capturadas en la j-ésima trampa

X_j = distancia (cm) de la j-ésima trampa a la planta madre

a y b = coeficientes del modelo de regresión a estimar.

El posible efecto de la orientación (a favor vs. en contra de la pendiente o en dirección paralela vs. perpendicular a la pendiente) sobre la curva de dispersión de las semillas se determinó con base en el modelo anterior, del cual se derivó la ecuación $Y_{ij} = (a + a_{oi}) * \exp^{[(b + boi)X_{ij}]}$, donde oi es la variable indicadora de la i-ésima orientación de dispersión de la semilla.

Resultados y discusión

Banco de semillas en el suelo

En la superficie muestreada (1.88 m²) se encontró un total de ocho semillas de *L. montanus*, lo que representa una densidad de 4.26 semillas·m⁻² de terreno. Todas las semillas fueron viables, pues se obtuvo 100 % de germinación. Al parecer, una cantidad importante queda almacenada en el suelo por algún tiempo para formar un banco de semillas persistente que puede ser a corto o largo plazo, en función de las condiciones climáticas del sitio y los mecanismos adaptativos de las semillas (Marañón, 2001). Las semillas de los lupinos poseen latencia física y la germinación inicia hasta que se presentan condiciones favorables, a través de algún mecanismo o estímulo (Pablo-Pérez, Lagunes-Espinoza, López-Upton, Ramos-Juárez, & Aranda-Ibáñez, 2013).

of 637 pods per plant (Table 1) and nine full seeds per pod. No significant differences ($P = 0.43$) were found among the sampled subpopulations in their productive capacity. Instead, significant differences were found with respect to the number of stems ($P = 0.045$) and plant height ($P = 0.0004$); moreover, the number of pods was positively correlated with the number ($r = 0.8602$, $P < 0.0001$) and height ($r = 0.9539$, $P < 0.0001$) of stems. In other words, seed production potential is strongly related to plant size, measured in terms of height or number of stems. Apparently, the reproductive strategy of the species is to produce as many stems as possible with the greatest possible length so that inflorescences are produced on each stem to maximize seed production. This is a general attribute of Fabaceae, where the production of resprouts or stems generating reproductive structures favors the permanence of adult individuals (Barchuk, Campos, Oviedo, & Díaz, 2006).

The data show that this species has high seed production potential per plant and that they are maintained at shallow soil depths as is typical for Fabaceae (O'Connor & Pickett, 1992); however, in addition to seed consumption by fauna and pathogen attack, seedling establishment is a difficult and even uncommon process in high mountain environments (Cabrera, 2002). Therefore, high seed production can compensate for high seedling mortality due to adverse environmental factors such as freezing temperatures, soil instability, and nutrient shortages (Escudero et al., 2012).

Seed dispersal ability

The number of seeds collected varied significantly ($P < 0.0001$) in the traps among all distances from 25 cm to 100 cm. Figure 2 shows that the average seed dispersal curve with respect to distance was

Los factores principales que afectan la persistencia de semillas en el suelo son la depredación y el ataque de patógenos (De Souza-Maia, Maia, & Pérez, 2006); sin embargo, en las zonas árticas y alpinas, la incidencia de estos factores es menor, lo cual favorece el mantenimiento de semillas viables en el suelo (McGraw & Vavrek, 1989). A pesar de que las semillas de *L. montanus* pueden ser consumidas por insectos, aves y roedores, los dos últimos grupos de animales también pueden ayudar en la dispersión, como se ha demostrado en otras especies, incluidas las fabáceas (Amico & Aizen, 2005; Pérez-Cadavid, Rojas-Soto, & Bonilla-Moheno, 2018); este proceso puede ampliar su movimiento altitudinal. El estudio de la dinámica de las semillas en el suelo es útil para comprender los procesos ecológicos involucrados en el movimiento de las poblaciones (Pérez & Santiago, 2001).

Capacidad de producción de semillas

Una planta de *L. montanus* tiene el potencial de producir más de 5 500 semillas por ciclo reproductivo, con un promedio de 637 vainas por planta (Cuadro 1) y nueve semillas llenas por vaina. No se encontraron diferencias significativas ($P = 0.43$) entre las subpoblaciones muestreadas en su capacidad productiva. En cambio, se encontraron diferencias significativas con respecto al número de tallos ($P = 0.045$) y su altura ($P = 0.0004$); además, el número de vainas se correlacionó positivamente con el número ($r = 0.8602$, $P < 0.0001$) y altura ($r = 0.9539$, $P < 0.0001$) de los tallos. En otras palabras, el potencial de producción de semillas está fuertemente relacionado con el tamaño de las plantas, medido en términos de la altura o el número de tallos. Al parecer, la estrategia reproductiva de la especie es producir la mayor cantidad posible de tallos con la mayor longitud posible para que en cada uno se produzca una inflorescencia que maximice la producción de semillas.

Table 1. Number of pods and seed production potential (\pm standard error) per plant (15 plants in total) in three subpopulations of *Lupinus montanus* in “Nevado de Toluca” mountain.

Cuadro 1. Cantidad de vainas y potencial de producción de semillas (\pm error estándar) por planta (15 plantas en total) en tres subpoblaciones de *Lupinus montanus* en el Nevado de Toluca.

Subpopulation/ Subpoblación	Pods per plant/Vainas por planta		Seed potential/Potencial de semillas	
	Mean/Media	Extreme values/ Valores extremos	Mean/Media	Extreme values/ Valores extremos
1	694.0 \pm 50.8	433-1 016	6 246 \pm 56.8	3 897-9 144
2	595.2 \pm 34.4	345-794	5 357 \pm 309.5	3 105-7 176
3	623.2 \pm 12.9	521-699	5 608 \pm 116.4	4 689-6 291

The analysis of variance indicated no significant differences ($P = 0.43$) among sampled subpopulations.

El análisis de varianza no indicó diferencias significativas ($P = 0.43$) entre las subpoblaciones muestreadas.

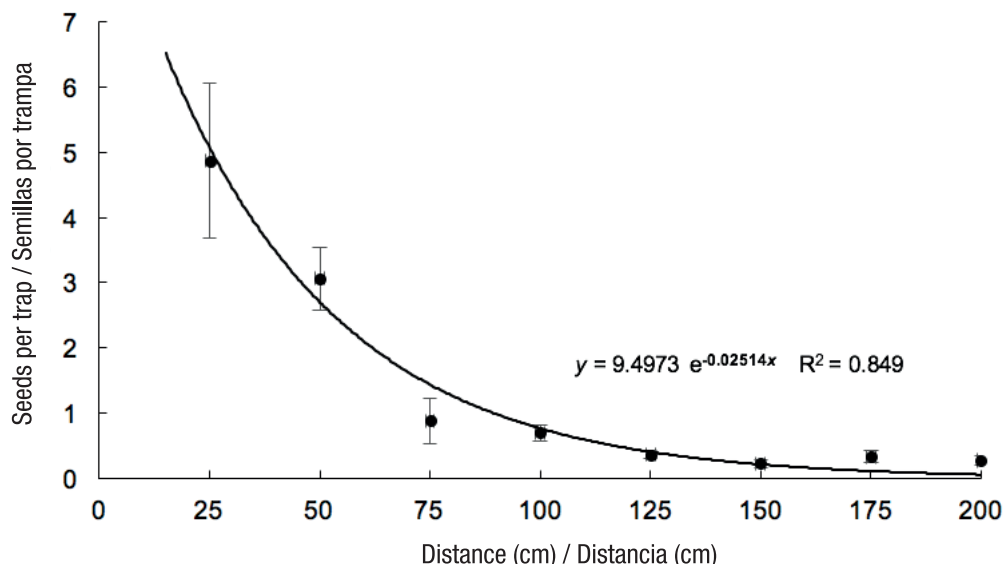


Figure 2. Spatial pattern of *Lupinus montanus* (15 plants total) seed dispersal averaged over the four trap orientations. The line indicates the distribution to which the data were fitted. Differences were significant (Kruskal-Wallis; $P < 0.0001$) among all distances from 25 cm to 100 cm.

Figura 2. Patrón espacial de dispersión de semillas de *Lupinus montanus* (15 plantas en total) en promedio de las cuatro orientaciones de las trampas. La línea indica la distribución a la que se ajustaron los datos. Las diferencias fueron significativas (Kruskal-Wallis; $P < 0.0001$) entre todas las distancias de 25 cm a 100 cm.

significantly ($P < 0.01$) fitted to a negative exponential model with $R^2 = 0.849$. According to this model, 90 % of seeds dispersed by a plant fall within the first meter of distance and less than 3.2 % disperse naturally 2 m or more from the mother plant.

These dispersal results agree with data presented by Ruiz et al. (2010) for *Lupinus elegans* Kunth, as they also found that the greatest number of seeds was concentrated near the mother plant, with a limited dispersal distance (*i. e.*, < 1 m). That study showed that more seeds were collected in traps placed downslope of plants, so that ascent to higher elevations was limited. However, geographic movement of seeds depends not only on dispersal from the mother plant; factors such as wind speed and direction, ingestion and transport by wildlife or rainfall events can cause seeds to move further away from the mother plant (Garcia, 1991), which may favor species migration to higher elevations. This study showed no significant effect ($P > 0.05$) of orientation (parallel or perpendicular) when fitting the exponential model with indicator variables (“oi”). According to Table 2, estimated parameters for indicator variable when comparing orientation for vs. against soil slope or direction parallel vs. perpendicular to soil slope were not significant. Figure 2 shows that fitted seed dispersal curves are similar in both cases.

L. montanus seeds dispersed symmetrically in the four orientations. Soil slope (about 30 %) did not favor any

Esta es una característica general de las Fabaceae, donde la producción de rebrotes o tallos que generen estructuras reproductivas favorece la permanencia de los individuos adultos (Barchuk, Campos, Oviedo, & Díaz, 2006).

Los datos muestran que esta especie tiene potencial elevado de producción de semillas por planta y que se mantienen a escasa profundidad del suelo como es característico de las fabáceas (O’Connor & Pickett, 1992); sin embargo, además del consumo de semillas por la fauna y el ataque de patógenos, el establecimiento de plántulas es un proceso difícil y hasta poco común en ambientes de alta montaña (Cabrera, 2002). Por lo anterior, la producción alta de semillas puede compensar la mortandad elevada de las plántulas, producto de factores ambientales adversos como temperaturas congelantes, inestabilidad del suelo y escasez de nutrientes (Escudero et al., 2012).

Capacidad de dispersión de la semilla

El número de semillas capturadas varió significativamente ($P < 0.0001$) en las trampas entre todas las distancias de 25 cm a 100 cm. La Figura 2 muestra que la curva promedio de dispersión de las semillas con respecto a la distancia se ajustó de manera significativa ($P < 0.01$) a un modelo exponencial negativo con $R^2 = 0.849$. De acuerdo con este modelo, 90 % de las semillas dispersadas por una planta cae

specific orientation, for or against soil slope. Most *Lupinus* species have a ballistic (autochory) dispersal mechanism: pods dry and burst open, dropping seeds at most a few meters away from the mother plants (Nevado, Contreras-Ortiz, Hughes, & Filatov, 2018). *Lupinus texensis* Hook drops its seeds from 0 to 4 m (Turner, Huang, Cronk, & Rieseberg, 2017).

Seed dispersal is the most important demographic phase for plant migration across the land; seedling establishment and survival depend on adaptation, resistance and seed establishment mechanisms (Ooi, 2012). This study shows that, *L. montanus* releases a large number of seeds, which don't reach a far distance from the mother plant, in each reproductive cycle. This proximity to the mother plant also has genetic consequences, because local establishment of propagules results in a clustering of genetically related individuals (Rovere & Premoli, 2005). However, if these patches persist, they reproduce and release seeds, which could represent an opportunity for the species to migrate to other locations and modify population and community dynamics of plants (Wang & Smith, 2002). With the increase in temperature associated with climate change, the process of species migration can cause displacements and a new distribution of

dentro del primer metro de distancia y menos de 3.2 % se dispersa de manera natural a 2 m o más de la planta madre.

Estos resultados de dispersión concuerdan con los datos presentados por Ruiz et al. (2010) para *Lupinus elegans* Kunth, pues también encontraron que la mayor cantidad de semillas se concentró cerca de la planta madre, con una distancia de dispersión limitada (*i. e.*, <1 m). En ese estudio se capturaron más semillas en las trampas colocadas pendiente abajo de las plantas, por lo que el ascenso hacia partes más elevadas fue limitado. No obstante, el movimiento geográfico de las semillas depende no solo de la dispersión de la planta madre; factores como la velocidad y dirección del viento, ingestión y transporte por fauna o eventos de lluvia pueden ocasionar el desplazamiento de semillas a mayor distancia, en sitios alejados de la planta madre (García, 1991), lo cual puede favorecer el movimiento de la especie hacia sitios de mayor elevación.

En el presente estudio no se encontró un efecto significativo ($P > 0.05$) de la orientación (paralelo o perpendicular) al ajustar el modelo exponencial con variables indicadoras (*oi*). De acuerdo con el Cuadro 2, los parámetros estimados para la variable indicadora al comparar la orientación a favor vs. en contra de la

Table 2. Significance value (*P*) of parameters estimated in the negative exponential model fitted to the dispersal curve of *Lupinus montanus* (15 plants in total) seeds in different directions with respect to soil slope in the Nevado de Toluca mountain.

Cuadro 2. Valor de significancia (*P*) de los parámetros estimados en el modelo exponencial negativo ajustado a la curva de dispersión de las semillas de *Lupinus montanus* (15 plantas en total) en varias direcciones con respecto a la pendiente del terreno en el Nevado de Toluca.

Parameter/ Parámetro	Significance/Significado	Estimated value/ Valor estimado	Standard error/ Error estándar	<i>P</i>
For vs. against soil slope / A favor vs. en contra de la pendiente				
a	Base model (against soil slope)/ Modelo base (contra la pendiente)	17.3063	6.4033	0.0130
b	Base model (against soil slope)/ Modelo base (contra la pendiente)	-0.0487	0.0129	0.0011
a _{oi}	Effect in favor of soil slope/ Efecto a favor de la pendiente	-8.8809	7.3411	0.2328
b _{oi}	Effect in favor of soil slope/ Efecto a favor de la pendiente	0.0249	0.0154	0.1117
Parallel vs. perpendicular to soil slope / Paralelo vs. perpendicular a la pendiente				
a	Base model (parallel to soil slope)/ Modelo base (paralelo a la pendiente)	10.8482	2.0550	<0.0001
b	Base model (parallel to soil slope)/ Modelo base (paralelo a la pendiente)	-0.0332	0.0055	<0.0001
a _{oi}	Effect perpendicular to soil slope/ Efecto perpendicular a la pendiente	5.9361	7.6688	0.4416
b _{oi}	Effect perpendicular to soil slope/ Efecto perpendicular a la pendiente	0.0035	0.0098	0.7205

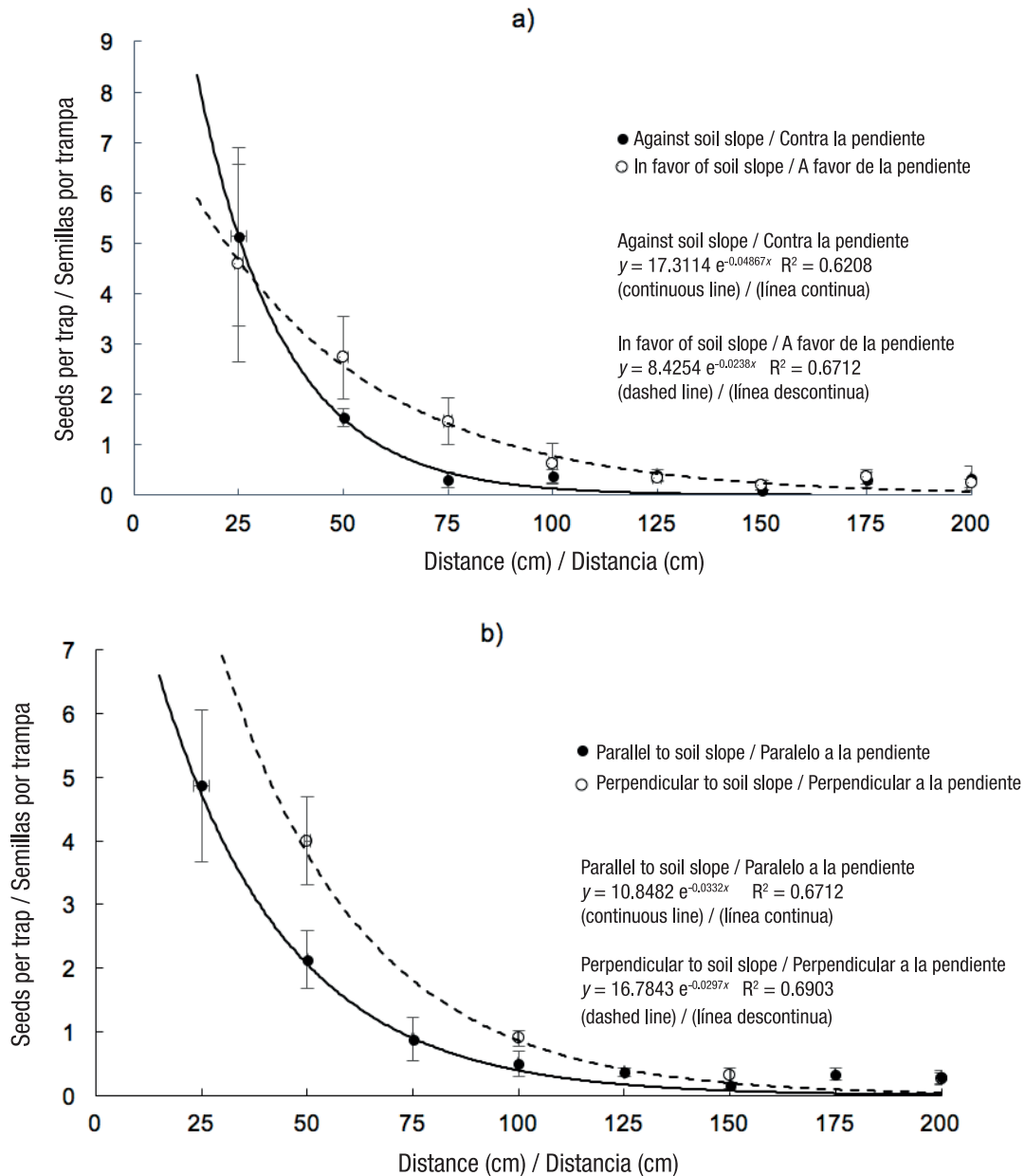


Figure 3. Spatial pattern of *Lupinus montanus* seed dispersal in “Nevado de Toluca” mountain: a) for and against soil slope; b) parallel and perpendicular to soil slope (15 plants in total). The lines show the curves fitted to each data series. No significant effect ($P > 0.05$) of orientation was found according to the regression model fitted for parameter estimation.

Figura 3. Patrón espacial de dispersión de semillas de *Lupinus montanus* en el Nevado de Toluca: a) a favor y en contra de la pendiente; b) en dirección paralela y perpendicular a la pendiente (15 plantas en total). Las líneas muestran las curvas ajustadas a cada serie de datos. No se encontró un efecto significativo ($P > 0.05$) de la orientación de acuerdo al modelo de regresión ajustado para la estimación de los parámetros.

species (Aitken et al., 2008). The evaluation of seed dispersal dynamics and demographic effects in species such as lupines contributes to the understanding of the possible impacts of climate change in high-mountain areas.

The study on seed dispersal contributes to the knowledge of colonization of new areas. It is important to continue with the long-term observation of seed dispersal of *L. montanus* because oscillation in time also marks a particular dynamic with respect to the elevational ascent or retreat of this species in the alpine zone. Sampling was carried out to a distance of 2 m from the mother plant, so that further studies could determine the maximum dispersal range by extending the distance of traps. According to the dispersal distance, there is a possibility for lupine to increase the colonization of sites at higher elevations; however, climate change occurring in a short period of time could be a determining factor in the establishment of lupine populations in those sites.

Conclusions

Lupinus montanus produces and disperses a large number of seeds, but most of these seeds remain close to the mother plant (≤ 2 m), which limits the speed of expansion to other areas. Nevertheless, the uniform distribution in all orientations could be a continuous advantage as the soil slope does not represent a limiting factor for the altitudinal migration of the species. The high reproductive potential of the species, positively associated with plant size, allows these seeds becoming incorporated into the soil seedbank, if they are not depredated, waiting for conditions that might allow their germination, or to take advantage of ingestion by animals to move to other areas and become established.

Acknowledgments

The authors thank to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for the scholarship granted to Diana Córdoba-Rodríguez during her PhD program at the Colegio de Postgraduados. The authors also thank to CEPANAF and CONANP for allowing access to the APFF “Nevado de Toluca” for carrying out this study.

End of English version

References / Referencias

Abraham de Noir, F., Bravo, S., & Abdala, R. (2002). Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho*, 9, 140–150. Retrieved from https://www.researchgate.net/publication/237035441_

pendiente o la dirección paralela vs. perpendicular a la pendiente, no fueron significativos. La Figura 2 muestra que las curvas ajustadas de dispersión de las semillas son similares en ambos casos.

La semilla de *L. montanus* se dispersó de manera simétrica en las cuatro orientaciones. La pendiente del terreno (alrededor de 30 %) no favoreció alguna orientación en particular, a favor o en contra de la pendiente. La mayoría de las especies de *Lupinus* tienen un mecanismo de dispersión balística (autocoria); las vainas se secan y se abren de forma explosiva, expulsando las semillas como máximo a unos pocos metros de separación de las plantas madre (Nevado, Contreras-Ortiz, Hughes, & Filatov, 2018). *Lupinus texensis* Hook lanza sus semillas de 0 a 4 m (Turner, Huang, Cronk, & Rieseberg, 2017).

La dispersión de semillas es la fase demográfica más importante para el movimiento de las plantas en el espacio; el establecimiento o supervivencia dependerá de los mecanismos de adaptación, resistencia y establecimiento (Ooi, 2012). En este estudio se muestra que, en cada ciclo reproductivo, *L. montanus* libera una gran cantidad de semillas que no alcanza una distancia lejana. Esta cercanía a la planta madre también tiene consecuencias genéticas, ya que el establecimiento local de propágulos resulta en un agrupamiento de individuos genéticamente emparentados (Rovere & Premoli, 2005); sin embargo, si estos manchones persisten, se reproducen y liberan semillas, lo cual podría representar una oportunidad de avance para la especie hacia otros lugares y modificar la dinámica poblacional y comunitaria de las plantas (Wang & Smith, 2002). Con el incremento en temperatura asociado al cambio climático, el proceso de migración de especies puede provocar desplazamientos y una nueva distribución de ellas (Aitken et al., 2008). La evaluación de la dinámica de dispersión de las semillas y sus efectos demográficos en especies como los lupinos contribuye al entendimiento de los posibles impactos derivados del cambio climático en zonas de alta montaña.

El estudio de la dispersión de semillas contribuye al conocimiento de la colonización de nuevas áreas. Es importante continuar con la observación a largo plazo de la dispersión de semillas de *L. montanus* pues la oscilación en el tiempo también marca una dinámica particular con respecto al ascenso o retroceso de esta especie en la zona alpina. El muestreo se hizo hasta 2 m de distancia, por lo que en estudios posteriores podría determinarse el alcance de dispersión ampliando la distancia de las trampas. De acuerdo con su distancia de dispersión, existe la posibilidad de aumentar la colonización de sitios a mayor elevación; sin embargo, el cambio climático que ocurre en un lapso corto podría ser un factor determinante en el establecimiento de las poblaciones en esos sitios.

- Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano
- Acosta-Percástegui, J., & Rodríguez-Trejo, D. (2005). Factors affecting germination and pregerminative treatments of *Lupinus montanus* seeds. *Interciencia*, 30(9), 576–579. Retrieved from <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=339/33910811>
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., & Curtis-McLane, S. (2008). Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95–111. doi: 10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x
- Amico, G. C., & Aizen, M. A. (2005). Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿Quién dispersa a quién? *Ecología Austral*, 15, 89–100. Retrieved from https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/ecologiaaustral/ecologiaaustral_v015_n01_p089.pdf
- Barchuk, A. H., Campos, E. B., Oviedo, C., & Díaz M. P. (2006). Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecología Austral*, 16(1), 47–61. Retrieved from https://www.researchgate.net/publication/262465213_Supervivencia_y_crecimiento_de_plantulas_de_especies_leñosas_del_Chaco_Arido_sometidas_a_remocion_de_la_biomasa_aerea
- Bustamante, R. O. (1996). Depredación de semillas en bosques templados de Chile. En J. J. Armesto, C. Villagrán, & M. T. Arroyo (Eds.), *Ecología de los bosques nativos de Chile* (pp. 265–278). Santiago de Chile, Chile: Editorial Universitaria.
- Byars, S. G., Papst, W., & Hoffmann, A. A. (2007). Local adaptations and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution*, 61(12), 2925–2941. doi: 10.1111/j.1558-5646.2007.00248.x
- Cabrera, H. M. (2002). Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de alta montaña. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(3), 625–637. doi: 10.4067/S0716-078X2002000300013
- De Souza-Maia, M., Maia, F. C., & Pérez, M. A. (2006). Soil seed banks. *Agriscientia*, 23(1), 33–44. doi: 10.31047/1668.298x.v23.n1.2689
- Dunn, D. B. (2001). *Lupinus*. En G. Calderón, & J. Rzedowski (Eds.), *Flora fanerogámica del Valle de México* (2.^a ed., pp. 326–333). Pátzcuaro, México: Instituto de Ecología.
- Escudero, A., García-Camacho, R., García-Fernández, A., Gavilán R. G., Giménez-Benavides L., Iriondo, J., ... Pescador, D. S. (2012). Vulnerabilidad al cambio global en la alta montaña mediterránea. *Ecosistemas*, 21(3), 1–10 doi: 10.7818/ECOS.2012.21-3.08
- García, A. (1991). La dispersión de las semillas. *Ciencias*, 24, 3–6. Retrieved from <https://www.revistacienciasunam.com/es/172-revistas/revista-ciencias-24/1569-la-dispersi%C3%B3n-de-las-semillas.html>

Conclusiones

Lupinus montanus produce y dispersa gran cantidad de semillas, pero la mayoría se queda cerca de la planta madre (≤ 2 m), lo cual limita la velocidad de expansión hacia otras áreas. No obstante, la distribución uniforme en todas las orientaciones podría ser una ventaja constante pues la pendiente del terreno no representa un factor limitante para el movimiento altitudinal de la especie. La alta capacidad reproductiva de la especie, asociada en forma positiva a la altura y el número de tallos, permite que, de no ser depredadas, las semillas se incorporen al banco en el suelo en espera de condiciones que permitan su germinación o que aprovechen la ingesta por animales para moverse hacia otras zonas y establecerse.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de apoyo económico otorgada a Diana Córdoba-Rodríguez durante su programa de Doctorado en Ciencias en el Colegio de Postgraduados. A CEPANAF y a CONANP por permitir el acceso al APFF Nevado de Toluca para la realización del estudio.

Fin de la versión en español

- García, E. (1973). *Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen*. México: Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2000). *Cartografía edafológica temática*, escala 1:250,000. México: Autor.
- Jump, S. A., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the responses of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010–1020. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x
- Marañón, T. (2001). Ecología de banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. En R. R. Zamora, & F. I. Pugnaire de Iraola (Eds.), *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional* (pp. 153–181). España: CSIC/AEET.
- McGraw, J. B., & Vavrek, M. C. (1989). The role of buried viable seeds in arctic and alpine plant communities. In M. A. Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson (Eds.), *Ecology of soils seed banks* (pp. 91–105). San Diego, USA: Academic Press.
- Nevado, B., Contreras-Ortiz, N., Hughes, C., & Filatov, A. D. (2018). Pleistocene glacial cycles drive isolation, gene flow and speciation in the high-elevation Andes. *New Phytologist*, 219(2), 779–793. doi: 10.1111/nph.15243
- O'Connor, T. G. O., & Pickett, G. A. (1992). The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 29(1), 247–260. doi: 10.2307/2404367

- Ooi, M. K. J. (2012). Seed bank persistence and climate change. *Seed Science Research*, 22(S1), S53–S60. doi: 10.1017/S0960258511000407
- Pablo-Pérez, M., Lagunes-Espinoza, L. C., López-Upton, J., Ramos-Juárez, J., & Aranda-Ibáñez, E. M. (2013). Morfometría, germinación y composición mineral de semillas de *Lupinus silvestres*. *Bioagro*, 25(2), 101–108. Retrieved from <http://ve.scielo.org/pdf/ba/v25n2/art03.pdf>
- Pearson, R. G. (2006). Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 111–113. doi: 10.1016/j.tree.2005.11.022
- Peñuelas, J., Filella, I., & Comas, P. (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 8(6), 531–544. doi: 10.1046/j.1365-2486.2002.00489.x
- Perea, R. (2012). Dispersión y predación de semillas por la fauna: Implicaciones en la regeneración forestal de bosques templados. *Ecosistemas*, 21(1-2), 224–229. Retrieved from <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/368>
- Pérez-Cadavid, A., Rojas-Soto, O. R., & Bonilla-Moheno, M. (2018). Effect of seed ingestion by birds on the germination of understory species in cloud forest. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(4), 1167–1175. doi: 10.22201/ib.20078706e.2018.4.2612
- Pérez, M. E., & Santiago, T. E. (2001). Dinámica estacional del banco de semilla en una sabana en los Llanos Centro-Orientales de Venezuela. *Biotropica*, 33(3), 435–446. doi: 10.1111/j.1744-7429.2001.tb00197.x
- Rovere, E. A., & Premoli, C. A. (2005). Dispersión asimétrica de semillas de *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado de Chiloé, Chile. *Ecología Austral*, 15, 1–7. Retrieved from https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/ecologiaaustral/ecologiaaustral_v015_n01_p001.pdf
- Ruiz, R. S., Gómez, R. M., & Lindig, C. R. (2010). Lluvia de semillas de *Lupinus elegans* Kunth. en un proyecto de restauración ecológica. *Biológicas*, 12(2), 72–74. Retrieved from <https://www.biologicas.umich.mx/index.php?journal=biologicas&page=article&op=view&path%5B%5D=80>
- Sáenz-Romero, C., Lindig-Cisneros, R. A., Joyce, D. G., Beaulieu, St. Clair, J. B., & Jaquish, B. C. (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
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2016). Programa de Manejo Área de Protección de Flora y Fauna Nevado de Toluca. Retrieved from https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/104_libro_pm.pdf
- Soto-Correa, J. C., Lindig-Cisneros, R., & Sáenz-Romero, C. (2014). Migración asistida de *Lupinus elegans* Kunth en ensayos de jardín común en campo. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 37(2), 107–116. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/rfm/v37n2/v37n2a2.pdf>
- Statistical Analysis System (SAS). (2013). The SAS system for windows, release V. 9.3. Cary, NC, USA: Author.
- Tercero-Burcado, N., & Rovere, A. E. (2010). Patrones de dispersión de semillas y colonización de *Misodendrum punctulatum* (Misodendraceae) en un matorral postfuego de *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae) del noroeste de la Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83(3), 375–386. doi: 10.4067/S0716-078X2010000300005
- Thompson, K. & Fenner, M. (1992). The functional ecology of seed banks. In M. Fenner (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (pp. 231–258). Wallingford, UK: CAB International.
- Tognetti, M. P., Mazia, N., & Ibáñez, G. (2019). Seed local adaptation and seedling plasticity account for *Gleditsia triacanthos* tree invasion across biomes. *Annals of Botany* 124(2), 307–318. doi: 10.1093/aob/mcz077
- Turner, K. G., Huang, D. I., Cronk, Q. C. B., & Rieseberg, L. H. (2017). Homogenization of populations in the wildflower, Texas bluebonnet (*Lupinus texensis*). *Journal of Heredity* 109(2), 152–161. doi: 10.1093/jhered/esx094
- van Den, E. C. L., La Rue, E. A., & Emery, N. C. (2016). Oh, the places you'll go! Understanding the evolutionary interplay between dispersal and habitat adaptation as a driver of plant distributions. *American Journal of Botany*, 103(12), 1–4. doi: 10.3732/ajb.1600312
- Wang, B. C., & Smith, T. B. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 379–385. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02541-7

