

ZONIFICACIÓN ALTITUDINAL PROVISIONAL DE *Abies religiosa* EN UN ÁREA CERCANA A LA RESERVA DE LA BIÓSFERA DE LA MARIPOSA MONARCA, MICHOACÁN

PROVISIONAL ALTITUDINAL ZONING OF *Abies religiosa* IN AN AREA NEAR THE MONARCH BUTTERFLY BIOSPHERE RESERVE, MICHOACÁN

Dante Castellanos-Acuña¹; Roberto A. Lindig-Cisneros²; Miguel Á. Silva-Farías³; Cuauhtémoc Sáenz-Romero^{1*}.

¹Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales (IIAF), Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH). Av. San Juanito Itzicuaru s/n, col. San Juanito Itzicuaru. C. P. 58330. Morelia Michoacán. MÉXICO. Correo-e: csaenzromero@gmail.com Tel.:+(443) 334-0475 ext. 118 o 117 (*Autor para correspondencia).

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

³Universidad Intercultural Indígena de Michoacán (UIIM). Finca "La Tsipekua", Carretera a Huecorio km 3 s/n. C. P. 61614. Huecorio, Pátzcuaro, Michoacán. MÉXICO.

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue determinar la existencia de diferenciación morfológica (como indicador de variación genética) entre poblaciones de *Abies religiosa*, con la finalidad de delimitar una zonificación altitudinal para decidir el movimiento de semillas en los programas de reforestación. Se recolectaron y analizaron morfológicamente ramas y conos de 11 individuos de 15 poblaciones de *A. religiosa* en el cerro de San Andrés, municipio de Hidalgo, Michoacán (cercano a la Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca), a lo largo de un transecto altitudinal (2,850-3,550 m, una población cada 50 m). La diferenciación morfológica significativa entre poblaciones se determinó a lo largo del gradiente altitudinal; las poblaciones de baja altitud tienen acículas más cortas y conos más largos que las poblaciones de elevada altitud. Se sugiere delimitar tres zonas altitudinales provisionales: 2,800 a 3,050; 3,050 a 3,300; y 3,300 a 3,550 m. Ignorando el cambio climático, se sugiere reforestar cada zona con planta originada de la semilla en la misma zona. Considerando el cambio climático, se sugiere realizar migración asistida altitudinalmente, plantando sitios en la zona inmediata superior a la zona donde la semilla se recolecte.

PALABRAS CLAVE: Variación morfológica, variación altitudinal, cambio climático, migración asistida, reforestación.

ABSTRACT

The aim of this study was to determine whether there is a morphological differentiation (as an indicator of genetic variation) among populations of *Abies religiosa*, in order to delineate an altitudinal zoning to decide seed movement in reforestation programs. Branches and cones of 11 individuals of 15 *A. religiosa* populations on San Andrés Mountain, Municipality of Hidalgo, Michoacán (near the Monarch Butterfly Biosphere Reserve), along an altitudinal transect (2,850-3,550 m, a population every 50 m of altitudinal difference) were collected and analyzed for morphological traits. The results indicate a significant morphological differentiation among populations along the altitudinal gradient: low-altitude populations have shorter needles and longer cones than high-altitude populations. It is suggested to delineate three provisional altitudinal zones with the following limits: 2,800 to 3,050 m, 3,050-3,300 m and 3,300-3,550 m. Ignoring climate change, it is suggested to reforest each altitudinal zone using seedlings originated from the same seed zone. Considering climate change, it is suggested to conduct an altitudinal assisted migration, by planting sites in the zone immediately above the zone from where seed were collected.

KEYWORDS: Morphological variation, altitudinal variation, climate change, assisted migration, reforestation.



Recibido: 20 de noviembre, 2013
Aceptado: 22 de mayo, 2014
doi: 10.5154/r.rchscfa.2013.11.041
<http://www.chapingo.mx/revistas>

INTRODUCCIÓN

La especie *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl & Cham, conocida comúnmente como oyamel, es una conífera de bosques de gran altitud (entre 2,400 y 3,600 m) que se distribuye a lo largo del Eje Volcánico Transversal (19°–20° LN) con poblaciones en la Sierra Madre Occidental (cerca del Nevado de Colima) y en la Sierra Madre Oriental (desde su intersección con el Eje Volcánico Transversal hasta la Sierra Norte de Oaxaca) (Jaramillo-Correa et al., 2008; Sánchez-Velásquez, Pineda-López, & Hernández-Martínez, 1991). Las poblaciones que se encuentran en los límites de los estados de Michoacán y México (entre 2,900 y 3,400 m de altitud) sirven como refugio para las poblaciones de la mariposa monarca (*Danaus plexippus* L.) que migran desde Canadá y Estados Unidos durante el invierno (Anderson & Brower, 1996; Oberhauser & Peterson, 2003).

Se ha demostrado que las poblaciones de especies forestales se diferencian genéticamente a lo largo de gradientes altitudinales, como una respuesta a la presión de selección de gradientes de temperatura y precipitación (Rehfeldt, 1991). Esto hace recomendable la delimitación de zonificaciones altitudinales para orientar el movimiento de semillas y plántulas en los programas de reforestación. Lo anterior con el fin de mantener un acoplamiento adaptativo entre genotipos y ambientes, que incremente la posibilidad de supervivencia de las plantas (Sáenz-Romero, 2004; Viveros-Viveros et al., 2009). La zonificación altitudinal consiste en dividir, en zonas o bandas altitudinales, el rango en el que una especie se distribuye de forma natural en una región. La zonificación se basa en comprender el patrón de diferenciación genética entre poblaciones considerando caracteres cuantitativos (altura de la planta, dinámica de elongación de la yema o resistencia a bajas temperaturas). Esto se logra encontrando, experimentalmente (en un ensayo de procedencias), la diferencia altitudinal mínima significativa que hace que dos o más poblaciones sean genéticamente diferentes para uno o varios caracteres cuantitativos (Sáenz-Romero, 2004).

La variación genética entre poblaciones de *A. religiosa* se ha investigado usando marcadores moleculares neutrales o casi neutrales a la selección (Aguirre-Planter, Furnier, & Eguiarte, 2000; Heredia-Bobadilla, Gutiérrez-González, Franco-Maass, & Arzate-Fernández, 2012; Jaramillo-Correa et al., 2008). Sin embargo, no se tiene conocimiento sobre ensayos de procedencias de *A. religiosa* en los que se haya cuantificado la variación genética de caracteres cuantitativos entre poblaciones ni de procedencias obtenidas a lo largo de un gradiente altitudinal. Una alternativa a la falta de resultados de ensayos de procedencia es realizar una zonificación provisional con base en la variación morfológica, asumiendo que ésta es indicativa de la variación genética entre poblaciones (Uribe-Salas, Sáenz-Romero, González-Rodríguez, Téllez-Valdéz, & Oyama, 2008). Existen casos en que una zonificación altitudinal con base en la variación morfológica entre poblaciones resulta

INTRODUCTION

The species *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl & Cham, commonly known as sacred fir, is a high-altitude forest conifer (between 2,400 and 3,600 m) distributed along the Trans-Mexican Volcanic Belt (19°–20° NL) with populations in the Sierra Madre Occidental (near the Nevado de Colima) and in the Sierra Madre Oriental (from its intersection with the Trans-Mexican Volcanic Belt to the Sierra Norte de Oaxaca) (Jaramillo-Correa et al., 2008; Sánchez-Velásquez, Pineda-López, & Hernández-Martínez, 1991). The populations that are at the limits of the states of Michoacán and Mexico (between 2,900 and 3,400 m altitude) serve as a refuge for monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.) populations that migrate from Canada and the United States during the winter (Anderson & Brower, 1996; Oberhauser & Peterson, 2003).

It has been shown that populations of forest species differ genetically along altitudinal gradients, as a response to the selection pressure of temperature and precipitation gradients (Rehfeldt, 1991). This makes it advisable to delineate altitudinal zonings to guide seed and seedling movement in reforestation programs. This is done in order to maintain an adaptational coupling between genotypes and environments, which increases the chances of plant survival (Sáenz-Romero, 2004; Viveros-Viveros et al., 2009). Altitudinal zoning consists of dividing, into altitudinal zones or bands, the range in which a species is distributed naturally in a region. Zoning is based on understanding the pattern of genetic differentiation among populations, considering quantitative traits (plant height, bud elongation dynamics or resistance to low temperatures). This is achieved by finding, experimentally (in a provenance test), the minimum significant altitudinal difference that makes two or more populations genetically different for one or more quantitative traits (Sáenz-Romero, 2004).

Genetic variation among *A. religiosa* populations has been investigated using neutral or nearly neutral molecular markers in relation to selection (Aguirre-Planter, Furnier, & Eguiarte, 2000; Heredia-Bobadilla, Gutiérrez-González, Franco-Maass, & Arzate-Fernández, 2012; Jaramillo-Correa et al., 2008). However, there is no knowledge about provenance tests of *A. religiosa* in which the genetic variation of quantitative traits among populations has been quantified, or of provenances obtained along an altitudinal gradient. An alternative to the lack of provenance test results is to conduct a provisional zoning based on morphological variation, assuming that this is indicative of the genetic variation among populations (Uribe-Salas, Sáenz-Romero, González-Rodríguez, Téllez-Valdéz, & Oyama, 2008). There are cases where an altitudinal zoning based on morphological variation among populations is similar to one based on quantitative traits evaluated in provenance tests (Viveros-Viveros, Camarillo-Luna, Sáenz-Romero, & Aparicio-Rentería, 2013).

Climate change in Mexico will mean an increase in temperature and a decrease in precipitation (Sáenz-Romero et al.,

similar a una basada en caracteres cuantitativos evaluados en ensayos de procedencias (Viveros-Viveros, Camarillo-Luna, Sáenz-Romero, & Aparicio-Rentería, 2013).

El cambio climático en México significará incremento de la temperatura y disminución de la precipitación (Sáenz-Romero et al., 2010), creando un clima más árido con severas consecuencias en el deterioro de la vegetación natural. Esto ocasionará un desfase adaptativo entre las poblaciones de coníferas y el clima para el cual están adaptadas. En términos generales, el clima que actualmente ocurre en un sitio montañoso determinado acontecerá a mayor altitud (Sáenz-Romero et al., 2010). Este patrón también sucederá en las montañas de Michoacán (Sáenz-Romero, Rehfeldt, Crookston, Duval, & Beaulieu, 2012b), lo que hace necesario que las zonificaciones incluyan una proyección del clima futuro (Loya-Rebollar et al., 2013). En el caso de *A. religiosa*, se espera una pérdida del hábitat climático propicio de 69.2 % en la década centrada en 2030, de 87.6 % en 2060 y 96.5 % en 2090 (Sáenz-Romero, Rehfeldt, Duval, & Lindig-Cisneros, 2012c).

Con el fin de conservar la cubierta forestal y los sitios de estancia invernal de la mariposa monarca al interior de la Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca (RBMM), se ha sugerido que las poblaciones de *A. religiosa* se muevan 275 m arriba, para reacoplarlas al clima proyectado para la década centrada en el año 2030 (Sáenz-Romero et al., 2012c). Por lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue determinar la existencia de diferenciación morfológica entre poblaciones de *A. religiosa* a lo largo de un gradiente altitudinal. Esto con la finalidad de delimitar una zonificación altitudinal provisional (mientras existen datos disponibles de ensayos de procedencia), que sirva como criterio para decidir el movimiento de semillas para los programas de reforestación, considerando los efectos del cambio climático.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolecta de semilla de *A. religiosa*

Se ubicaron 15 sitios de recolecta en rodales naturales de *A. religiosa* a lo largo de un transecto altitudinal (2,850 a 3,550 m de altitud) en los bosques del cerro San Andrés, municipio de Hidalgo, en la región este del estado de Michoacán (Cuadro 1, Figura 1). El transecto incluyó los extremos altitudinales inferior y superior de la distribución de *A. religiosa* en el área (Cuadro 1). Los sitios se encuentran aproximadamente a 50 m de diferencia altitudinal, en general con exposición norte (Figura 1). El cerro de San Andrés está ubicado en las cercanías de la RBMM (aproximadamente a 58 km) y forma parte del mismo continuo de bosque, por lo que consideramos que los presentes resultados podrían ser aplicados a la RBMM.

El sitio de recolecta se denominó procedencia y el conjunto de árboles muestreados y representados en el experimento

CUADRO 1. Localización geográfica y altitudinal de 15 poblaciones de *Abies religiosa* muestreadas en el cerro de San Andrés, municipio de Hidalgo, Michoacán.

TABLE 1. Geographic and altitudinal location of 15 sampled *Abies religiosa* populations on San Andrés Mountain, municipality of Hidalgo, Michoacán.

Población/ Population	Altitud/ Altitude (m)	Latitud Norte/ North Latitude	Longitud Oeste/ West Longitude
1	3,550	19° 48' 01.0"	100° 36' 04.7"
2	3,500	19° 48' 03.6"	100° 36' 06.8"
3	3,450	19° 48' 06.3"	100° 36' 10.3"
4	3,400	19° 48' 19.0"	100° 36' 13.5"
5	3,350	19° 48' 20.2"	100° 36' 13.8"
6	3,300	19° 48' 23.8"	100° 36' 18.6"
7	3,250	19° 48' 36.1"	100° 36' 16.3"
8	3,200	19° 48' 38.0"	100° 36' 20.6"
9	3,150	19° 48' 40.9"	100° 36' 26.4"
10	3,100	19° 48' 49.0"	100° 36' 31.2"
11	3,050	19° 48' 58.7"	100° 36' 30.6"
12	3,000	19° 48' 10.1"	100° 36' 28.4"
13	2,950	19° 48' 15.0"	100° 36' 05.8"
14	2,900	19° 48' 23.0"	100° 36' 54.3"
15	2,850	19° 48' 38.6"	100° 36' 29.8"

2010), creating a more arid climate with severe consequences in terms of the deterioration of natural vegetation. This will cause an adaptational lag among conifer populations and the climate to which they are adapted. In general terms, the climate that currently occurs at a particular mountain site will occur at a higher altitude (Sáenz-Romero et al., 2010). This pattern will also happen in the mountains of Michoacán (Sáenz-Romero, Rehfeldt, Crookston, Duval, & Beaulieu, 2012b), which requires that zonings include a future climate projection (Loya-Rebollar et al., 2013). In the case of *A. religiosa*, a loss of suitable climate habitat of 69.2 % is expected in the decade centered on 2030, climbing to 87.6 % in 2060 and 96.5 % in 2090 (Sáenz-Romero, Rehfeldt, Duval, & Lindig-Cisneros, 2012c).

In order to maintain the forest cover and the monarch butterfly wintering sites within the Monarch Butterfly Biosphere Reserve (MBBR), it has been suggested that *A. religiosa* populations be moved 275 m upwards, to recouple them to the climate projected for the decade centered on 2030 (Sáenz-Romero et al., 2012c). Therefore, the objective of this study was to determine whether there is a morphological differentiation among populations of *A. religiosa* along an altitudinal gradient, in order to delineate a provisional altitudinal zoning (until there are provenance test data available), which serves as a criterion for guiding seed movement for reforestation programs, considering the effects of climate change.

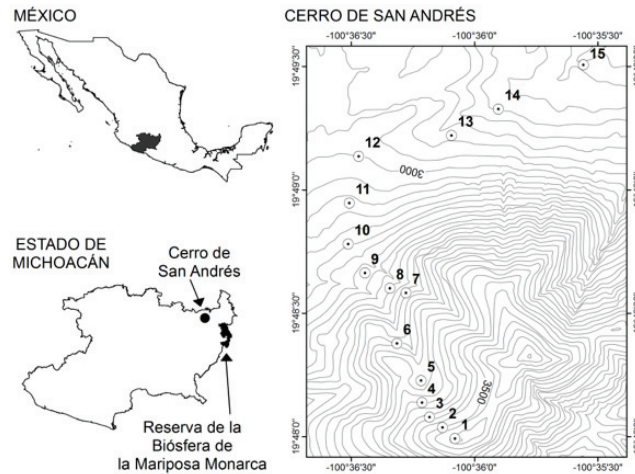


FIGURA 1. Localización de 15 poblaciones estudiadas de *Abies religiosa* en el cerro de San Andrés, municipio de Hidalgo, Michoacán.

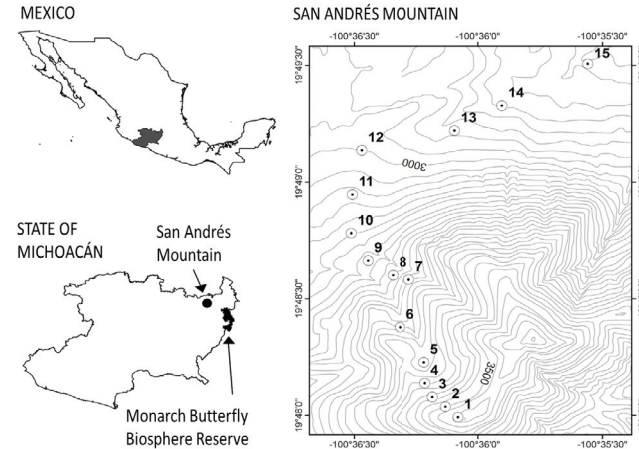


FIGURE 1. Location of 15 studied *Abies religiosa* populations on San Andrés Mountain, municipality of Hidalgo, Michoacán.

por las plántulas originadas de su semilla se denominó población. En cada población muestreada se seleccionaron 11 árboles al azar, separados entre sí a una distancia de 30 a 50 m (para disminuir las posibilidades de endogamia), libres de plagas y enfermedades, con conos maduros y cerrados. De cada individuo se recolectaron al menos cinco conos maduros y una muestra de ramas con acículas maduras pero sin decaimiento.

Cuantificación de la variación morfológica

Una muestra de cinco acículas maduras pero sin decaimiento se tomó de las ramas de cada individuo. La longitud (mm) de las acículas se midió con un vernier digital (Mitutoyo 500, Japón). Las acículas maduras plenamente elongadas se tomaron a una distancia de aproximadamente 5 cm a partir del inicio de las acículas nuevas en dirección al origen de la rama (las acículas nuevas se distinguen por ser más cortas y de un verde más claro). La longitud (mm) y el ancho (mm) de los conos aún cerrados se midieron con un vernier. La longitud se midió de la base del pedúnculo a la punta del cono y el ancho se midió en la parte media.

La variación significativa entre poblaciones se determinó con un análisis de varianza, mediante el procedimiento GLM del paquete estadístico SAS (Statistical Analysis System, 2004). El modelo utilizado considerando las características evaluadas fue:

$$Y_{ijk} = \mu + \text{Población}_i + \text{Árbol (Población)}_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} = Valor de la ijk -ésima observación

μ = Media general

Población_i = Efecto de la i -ésima población

$\text{Árbol (Población)}_{ij}$ = Efecto del j -ésimo árbol anidado en la i -ésima población.

MATERIALS AND METHODS

Collection of *A. religiosa* seed

Fifteen collection sites were located in natural *A. religiosa* stands along an altitudinal transect (2,850 to 3,550 m altitude) in the forests of San Andrés Mountain, municipality of Hidalgo, in the eastern region of the state of Michoacán (Table 1, Figure 1). The transect included the upper and lower altitudinal limits of *A. religiosa* distribution in the area (Table 1). The sites are found at approximately 50 m of altitudinal difference, generally with northern exposure (Figure 1). San Andrés Mountain is located on the outskirts of the MBBR (about 58 km away) and is part of the same forest continuum, so we believe that these results could be applied to the MBBR.

The collection site was called provenance and the set of trees sampled and represented in the experiment by seedlings originated from their seed was called population. In each sampled population 11 trees were selected at random, each separated by a distance of 30 to 50 m (to reduce the chances of inbreeding), free of pests and diseases, with mature, closed cones. From each individual at least five mature cones and a sample of branches with mature needles but without decay were collected.

Quantification of morphological variation

A sample of five mature needles but without decay was taken from the branches of each individual. Needle length (mm) was measured with a digital vernier caliper (Mitutoyo 500, Japan). Mature, fully-elongated needles were taken at a distance of about 5 cm from the start of the new needles toward the origin of the branch (the new needles are distinguished by being shorter and a lighter green). The length (mm) and width (mm) of the still-closed cones were measured with a vernier caliper. Length was measured from the base of the

ϵ_{ijk} = Error, donde $i = 1 \dots p$, $j = 1 \dots a$, $k = 1 \dots n$; p , a y n son el número de poblaciones, individuos dentro de población y muestras (acículas o conos) dentro del árbol, respectivamente.

Para determinar si existía un patrón de variación altitudinal, expresado como la asociación entre los valores promedio de las características evaluadas por población con la altitud de cada procedencia, se ajustó un modelo de regresión (lineal o cuadrático) usando el procedimiento REG de SAS.

Zonificación altitudinal

La diferencia mínima significativa (DMS, $\alpha = 0.20$) entre poblaciones, a partir de las características morfológicas evaluadas, se estimó con el fin de realizar una zonificación altitudinal y obtener los intervalos altitudinales que hacen a dos poblaciones estadísticamente diferentes. La DMS entre poblaciones para cada carácter morfológico evaluado se tradujo en la diferencia altitudinal entre poblaciones (más detalles metodológicos en Sáenz-Romero [2004] y Viveros-Viveros et al. [2013]). Cabe mencionar que utilizar error alfa de 0.2 denota reglas de manejo conservadoras, debido a que los intervalos altitudinales resultantes son menores y, por tanto, habrá más restricciones en el movimiento de la semilla (Sáenz-Romero, Guzmán-Reyna, & Rehfeldt, 2006).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variación morfológica entre poblaciones de *A. religiosa*

Se encontraron diferencias significativas en la longitud de acícula ($P < 0.0001$), largo de cono ($P < 0.0001$) y ancho de cono ($P = 0.0049$) entre poblaciones (Cuadro 2). La variación entre árboles dentro de la población también fue significativa ($P < 0.0001$) para las tres variables. Entre poblaciones, la aportación de la variación de la longitud de acícula y largo de cono a la varianza total es sumamente elevada (44 y 22 %, respectivamente). En el caso de la longitud de acícula, la aportación a la varianza total de la variación entre poblaciones es seis veces mayor que la aportación de árboles dentro de la población (7 %). Usualmente, la

cone to the tip of the cone and the width was measured in the middle part.

The significant variation among populations was determined by analysis of variance, using the SAS statistical software package's GLM procedure (Statistical Analysis System, 2004). The model used, considering the evaluated traits, was:

$$Y_{ijk} = \mu + \text{Population}_i + \text{Tree (Population)}_{ij} + \epsilon_{ijk}$$

Where:

Y_{ijk} = Value of the ijk -th observation

μ = Overall mean

Population_i = Effect of the i -th population

$\text{Tree (Population)}_{ij}$ = Effect of the j -th tree nested in the i -th population.

ϵ_{ijk} = Error, where $i = 1 \dots p$, $j = 1 \dots a$, $k = 1 \dots n$; p , a and n are the number of populations, individuals within the population and samples (needles or cones) within the tree, respectively.

To determine whether there was a pattern of altitudinal variation, expressed as the association between the mean values of the evaluated traits per population with the altitude of each provenance, a regression model (linear or quadratic) was fitted using the SAS REG procedure.

Altitudinal zoning

The least significant difference (LSD, $\alpha = 0.20$) among populations, based on the morphological characteristics evaluated, was estimated in order to perform an altitudinal zoning and obtain altitudinal intervals that make two statistically different populations. The LSD among populations for each morphological character evaluated resulted in the altitudinal difference among populations (more methodological details in Sáenz-Romero [2004] and Viveros-Viveros et al. [2013]). It is noteworthy that use of 0.2 alpha error denotes conservative management rules, because the resulting altitudinal intervals are narrower and, therefore, there will

CUADRO 2. Contribución a la varianza total (%) y significancia (P) de las características morfológicas de 15 poblaciones de *Abies religiosa* en el cerro de San Andrés, Hidalgo, Michoacán.

TABLE 2. Contribution to total variance (%) and significance (P) of the morphological traits of 15 *Abies religiosa* populations on San Andrés Mountain, Hidalgo, Michoacán.

Fuente de variación/ Source of variation	Longitud de acícula/ Needle length		Largo de cono / Cone length		Ancho de cono/ Cone width	
	%	P	%	P	%	P
Población/ Population	44	< 0.0001	22	< 0.0001	8	0.0049
Árbol (Población)/ Tree (Population)	7	< 0.0001	49	< 0.0001	55	< 0.0001
Error	49		29		37	

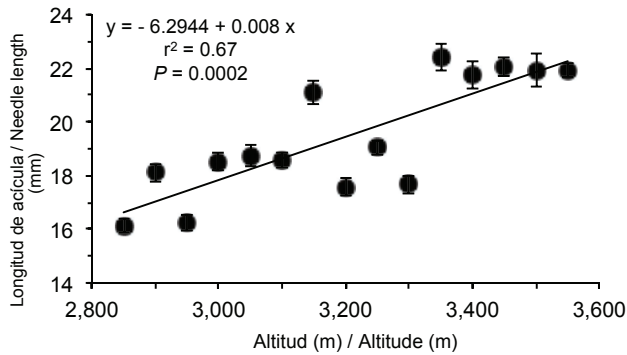


FIGURA 2. Relación entre la longitud de la acícula y la altitud de origen de 15 poblaciones de *Abies religiosa* del cerro de San Andrés, Hidalgo, Michoacán.

FIGURE 2. Relationship between needle length and altitude of origin of 15 *Abies religiosa* populations on San Andrés Mountain, Hidalgo, Michoacán.

variación entre árboles dentro de la población tiene una contribución mayor a la varianza total que la aportada por la variación entre poblaciones (Uribe-Salas et al., 2008; Viveros-Viveros et al., 2013). Los resultados de *A. religiosa* indican una diferenciación pronunciada entre poblaciones, lo que muy probablemente significa una importante diferenciación genética.

Las poblaciones de mayor altitud presentaron, en promedio, acículas más largas que las poblaciones de menor altitud ($r^2 = 0.67$, $P = 0.0002$; Figura 2). Esto es un resultado inusual; comúnmente, las hojas son más cortas a mayor altitud debido probablemente a que las temperaturas bajas inducen crecimiento menor de las acículas (Sáenz-Romero et al., 2012a; Viveros-Viveros et al., 2013). El patrón opuesto de *A. religiosa* pudiera deberse a que la densidad elevada de los rodales en la parte media de la distribución altitudinal y la gran nubosidad en los sitios más altos causan mayor condición de sombra, lo cual induce la elongación de las acículas como mecanismo de respuesta a la falta de luz. Sin embargo, esto es una explicación hipotética que requeriría de estudios con enfoque ecofisiológico.

Por otra parte, las poblaciones de mayor altitud mostraron conos más cortos que las poblaciones de menor altitud ($r^2 = 0.27$, $P = 0.0471$; Figura 3). Este último patrón es lo esperado, ya que usualmente los conos son más grandes a menor altitud (Sáenz-Romero et al., 2012a). El ancho de cono no presentó ningún patrón significativo de variación en relación con el gradiente altitudinal.

Zonificación altitudinal y lineamientos de manejo

Delimitación de zonas altitudinales. La zonificación altitudinal se realizó con base en las dos variables que mostraron diferencias significativas entre poblaciones y además un patrón altitudinal significativo: longitud de

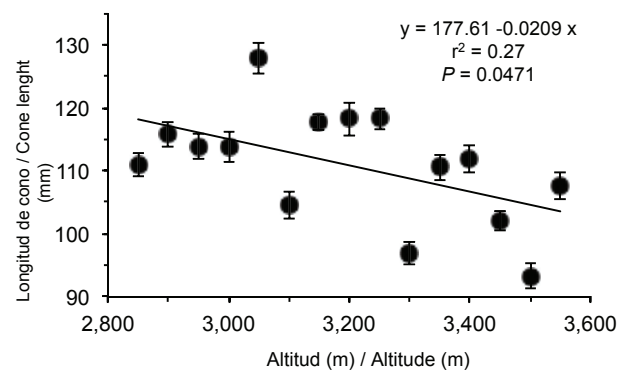


FIGURA 3. Relación entre la longitud del cono y la altitud de origen de 15 poblaciones de *Abies religiosa* del cerro de San Andrés, Hidalgo, Michoacán.

FIGURE 3. Relationship between cone length and altitude of origin of 15 *Abies religiosa* populations on San Andrés Mountain, Hidalgo, Michoacán.

be more restrictions on seed movement (Sáenz-Romero, Guzmán-Reyna, & Rehfeldt, 2006).

RESULTS AND DISCUSSION

Morphological variation among *A. religiosa* populations

Significant differences in needle length ($P < 0.0001$), cone length ($P < 0.0001$) and cone width ($P = 0.0049$) were found among populations (Table 2). The variation among trees within the population was also significant ($P < 0.0001$) for all three variables. Among populations, the contribution of the variation in needle length and cone length to total variance is extremely high (44 and 22 %, respectively). For needle length, the contribution to total variance of the variation among populations is six times greater than the contribution of trees within the population (7 %). Usually, the variation among trees within the population has a greater contribution to total variance than that contributed by the variation among populations (Uribe-Salas et al., 2008; Viveros-Viveros et al., 2013.). The *A. religiosa* results indicate a pronounced differentiation among populations, which most likely means a significant genetic differentiation.

Higher-altitude populations had, on average, longer needles than lower-altitude populations ($r^2 = 0.67$, $P = 0.0002$; Figure 2). This is an unusual result; usually, leaves are shorter at higher altitudes probably because the low temperatures induce lesser needle growth (Sáenz-Romero et al., 2012a; Viveros-Viveros et al., 2013). The opposite pattern of *A. religiosa* could be because the high density of the stands in the middle part of the altitudinal distribution and the great cloudiness at the highest sites cause more shading, which induces the elongation of the needles as a response mechanism to the lack of light. However, this is a hypothetical explanation requiring studies with an ecophysiological approach to test it.

CUADRO 3. Zonificación altitudinal provisional para el movimiento de semillas y plantas de *Abies religiosa* en programas de reforestación, con base en el patrón de variación altitudinal promedio de la longitud de acícula y de cono entre 15 poblaciones del cerro de San Andrés, Hidalgo, Michoacán.

TABLE 3. Provisional altitudinal zoning for the movement of *Abies religiosa* seeds and seedlings in reforestation programs, based on the pattern of average altitudinal variation in needle and cone length among 15 populations on San Andrés Mountain, Hidalgo, Michoacán.

Zona semillera/ Seed zone	Límite altitudinal / Altitudinal limit (m)		Intervalo de zona/ Zone range (m)	Movimiento a partir del sitio de colecta / Movement from the collection site
	Inferior / Lower	Superior / Upper		
I	2,800	3,050	250	±125 m
II	3,050	3,300	250	±125 m
III	3,300	3,550	250	±125 m

acícula y largo de cono. La diferencia altitudinal entre zonas resultó de 100 m cuando se estimó con base en el largo de acícula, debido a lo pronunciado del clin altitudinal y a que la DMS entre poblaciones fue mínima (0.9 mm de diferencia en la longitud de acículas hacen a dos poblaciones significativamente diferentes con $\alpha = 0.2$). En contraste, la zonificación obtenida a partir del largo de cono resulta en zonas de 350 m de diferencia altitudinal. Esto se debe a un clin menos pronunciado y un valor mayor de DMS entre poblaciones (7.2 mm de diferencia en la longitud del cono hacen a dos poblaciones significativamente diferentes con $\alpha = 0.2$). Por lo anterior, se decidió delinear las zonas altitudinales obteniendo un promedio de los dos valores de intervalo altitudinal estimados; es decir, 225 m de diferencia altitudinal que se redondeó a 250 m para fines prácticos. Tal intervalo de altitud para cada zona es similar al que se ha estimado con base en ensayos de procedencia para diversas especies de pinos del Eje Neovolcánico: 200 m de intervalo altitudinal para *Pinus oocarpa* Schiede (Sáenz-Romero et al., 2006), 200 m para *Pinus hartwegii* Lindl. (Loya-Rebollar et al., 2013) y 300 m para *Pinus pseudostrobus* Lindl. (Sáenz-Romero et al., 2012d).

En el caso de *A. religiosa*, se sugiere delimitar las zonas iniciando en la altitud de 2,800 m, que es el límite inferior aproximado de la presencia de la especie en la zona. Esto aún cuando a dicha altitud, la especie no se encuentra en rodales puros sino mezclados con *P. pseudostrobus* y en pequeños fragmentos de rodal, principalmente en las cañadas. Los límites altitudinales quedarían de la siguiente manera: zona I, de 2,800 a 3,050 m; zona II, de 3,050 a 3,300 m; y zona III, de 3,300 a 3,550 m (Cuadro 3).

Lineamientos para el uso de la zonificación sin considerar cambio climático. Se sugiere que la semilla recolectada en cada zona se utilice en reforestaciones dentro del intervalo altitudinal o bien se pueda mover ± 125 m altitudinales a partir del lugar de recolecta. Lo anterior debe considerarse provisional, a reserva de que tal zonificación sea confirmada posteriormente por estimaciones de la variación genética

On the other hand, higher-altitude populations showed shorter cones than the lower-altitude populations ($r^2 = 0.27$, $P = 0.0471$, Figure 3). The latter pattern is expected, since the cones are usually larger at lower altitudes (Sáenz-Romero et al., 2012a). Cone width showed no significant pattern of variation in relation to the altitudinal gradient.

Altitudinal zoning and management guidelines

Delimitation of altitudinal zones. Altitudinal zoning was carried out based on the two variables that showed significant differences among populations and also a significant altitudinal pattern: needle length and cone length. The altitudinal difference among zones was 100 m when estimated based on needle length, due to the pronounced altitudinal cline and the fact that the LSD among populations was minimal (0.9 mm difference in needle length makes two significantly different populations with $\alpha = 0.2$). By contrast, zoning obtained from cone length results in zones of 350 m of altitudinal difference. This is due to a less pronounced cline and a greater LSD value among populations (7.2 mm difference in cone length makes two significantly different populations with $\alpha = 0.2$). Therefore, it was decided to delineate the altitudinal zones, obtaining an average of the two estimated altitudinal interval values; i.e. 225 m of altitudinal difference, which is rounded to 250 m for practical purposes. This altitudinal range for each zone is similar to that which has been estimated based on provenance tests for several species of pines of the Neovolcanic Axis: 200 m of altitudinal interval for *Pinus oocarpa* Schiede (Sáenz-Romero et al., 2006), 200 m for *Pinus hartwegii* Lindl. (Loya-Rebollar et al., 2013) and 300 m for *Pinus pseudostrobus* Lindl. (Sáenz-Romero et al., 2012d).

For *A. religiosa*, it is suggested to delineate the zones starting at 2,800 m of altitude, which is the approximate lower limit of the presence of the species in the zone. This is true even though at this altitude the species is not in pure stands but mixed with *P. pseudostrobus* and in small stand fragments, mainly in the glens. The altitudinal limits would be as fol-

entre poblaciones de caracteres cuantitativos, evaluados en ensayos de procedencia. Estos lineamientos serían válidos bajo la premisa de que, para restauración ecológica y conservación biológica, lo mejor es mantener la adaptabilidad genética original a las condiciones ambientales locales. Sin embargo, tal premisa supone que el clima es estático en el largo plazo, lo cual ignora el desfase adaptativo que el cambio climático causará.

Lineamientos para uso de la zonificación considerando el cambio climático. En los planes de manejo forestal de las zonas de distribución natural de *A. religiosa* y, en particular, de la zona de la RBMM, es necesario incorporar medidas de manejo tendientes a buscar una adaptación al cambio climático. Esto implicaría modificar el uso de la zonificación altitudinal descrito anteriormente. Se ha propuesto realizar migración asistida moviendo las poblaciones naturales de *A. religiosa* 275 m hacia arriba, para reacoplarlas al sitio en el que ocurrirá el clima para el cual están adaptadas y que se proyecta ocurrirá en la década centrada en el año 2030 (Sáenz-Romero et al., 2012c). Considerando que los 275 m de movimiento altitudinal es un valor similar al ancho de zona altitudinal propuesto en el presente trabajo (250 m), se sugiere manejar las zonas de la siguiente manera: obtener semilla de cada zona altitudinal, producir planta en vivero y reforestar sitios ubicados en la zona inmediata superior. Es decir, recolectar semilla en la zona I, producir planta y reforestar con ella la zona II, y así sucesivamente.

Lineamientos de manejo similares a lo anterior se han propuesto para *P. hartwegii* en el Parque Nacional Pico de Tancitaro, Michoacán (Loya-Rebollar et al., 2013). La planta de esta especie se origina de semilla recolectada en la zona I (intervalo altitudinal de 3,150 a 3,350 m; zonificación para clima contemporáneo) y se sugiere plantarla en la zona que tendrá clima equivalente a la zona contemporánea pero en la década centrada en el año 2030; es decir, a un intervalo de 3,550 a 3,750 m, implicando un movimiento altitudinal promedio de 400 m hacia arriba.

En el caso de *A. religiosa*, aplicar la propuesta de recolectar en la zona I y plantar en la II implica reemplazar, gradualmente, las poblaciones de *A. religiosa* de la zona I. El reemplazo podría ser con planta originada de semilla de la misma especie que eventualmente pudiera obtenerse a altitudes menores de 2,800 m (improbable por la escasez de *A. religiosa* a dicha altitud) o bien reforestar con otra especie (más probable) como *P. pseudostrobus*.

Se ha propuesto una zonificación altitudinal para *P. pseudostrobus* con base en resultados de ensayos de procedencia de poblaciones de dicha especie recolectada en un gradiente altitudinal, en los bosques de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP) (Sáenz-Romero et al., 2012d). Esa zonificación propone también tres zonas, aunque a menor altitud: zona I, de 2,100 a 2,400 m; zona II, de 2,400 a 2,700 m; y zona III, de 2,700 a 3,000 m.

low: zone I, from 2,800 to 3,050 m; zone II, from 3,050 to 3,300 m; and zone III, from 3,300 to 3,550 m (Table 3).

Guidelines for zoning use without considering climate change. It is suggested that seed collected in each zone be used in reforestation within the altitudinal interval or it can be moved ± 125 m altitudinally from the seed location place. This should be considered provisional, subject to such zoning being subsequently confirmed by estimates of the genetic variation among populations of quantitative traits, evaluated in provenance tests. These guidelines would be valid under the premise that, for ecological restoration and biological conservation, it is best to maintain the original genetic adaptation to local environmental conditions. However, this premise assumes that the climate is static in the long term, which ignores the adaptational lag that climate change will cause.

Guidelines for zoning use considering climate change. In forest management plans for areas whether there is a natural distribution of *A. religiosa* and, in particular, in the MBBR area, management measures aimed at finding an adaptation to climate change need to be incorporated. This would mean changing the use of the altitudinal zoning described above. It has been proposed to carry out assisted migration, by moving natural populations of *A. religiosa* 275 m upwards to relocate them to the site where the climate to which they are adapted is projected to occur in the decade centered on 2030 (Sáenz-Romero et al. 2012c). Whereas the 275 m altitudinal movement is a value similar to the altitudinal zone width proposed in this work (250 m), it is suggested to manage the zones as follows: obtain seed from each altitudinal zone, produce nursery plants and reforest sites located in the immediate upper area. That is, collect seed in zone I, produce seedlings and reforest zone II with them, and so on.

Management guidelines similar to the above have been proposed for *P. hartwegii* in Tancitaro Peak National Park, Michoacán (Loya-Rebollar et al., 2013). Seedlings of this species originate from seed collected in zone I (altitudinal interval from 3,150 to 3,350 m; zoning for current climate) and it is suggested to plant them in the zone that will have a climate equivalent to that of the current zone but in the decade centered on 2030; that is, to an interval of 3,550 to 3,750 m, implying an average altitudinal movement of 400 m upwards.

For *A. religiosa*, applying the proposal to collect in zone I and plant in II involves gradually replacing the *A. religiosa* populations of zone I. The replacement could be with plant originated from seed of the same species that could eventually be obtained at a lower altitude of 2,800 m (unlikely due to the scarcity of *A. religiosa* at this altitude) or reforest with another species (more likely) such as *P. pseudostrobus*.

Altitudinal zoning has been proposed for *P. pseudostrobus* based on results of provenance tests of populations of this

Por tanto, para reforestar la zona I de *A. religiosa* se podría usar la planta originada de semilla de las zonas II y III de *P. pseudostrobus*. Lo anterior, asumiendo que el clima que ocurre a un intervalo de altitud determinado en la región de NSJP es equivalente al del mismo intervalo altitudinal en la región de la RBMM. Tal equivalencia podría verificarse realizando estimaciones climáticas de sitios puntuales de ambas regiones, usando un modelo climático “spline” (Sáenz-Romero et al., 2010), disponible en la web (<http://forest.moscowsl.wsu.edu/climate/customData/>).

Respecto al destino de la planta originada de la zona III de *A. religiosa*, y que tendría que plantarse en sitios a altitudes mayores de 3,550 m, existe el problema de que hay muy pocos sitios con esta altitud en el interior de la RBMM. Por tanto, sería necesario plantar en montañas y volcanes de mayor altitud en el Eje Neovolcánico, como es el Nevado de Toluca, La Marquesa, La Malinche, el Popocatepetl, el Iztaccihuatl y el Pico de Orizaba (Saenz-Romero et al., 2012c). Esto también tiene un aspecto positivo ya que establecer poblaciones de *A. religiosa* en sitios por arriba de su distribución altitudinal máxima actual, pudiera significar la oportunidad de nuevos sitios de estancia invernal para la mariposa monarca en el futuro. Sin embargo, ello requeriría que la mariposa tuviera la adaptabilidad suficiente como para cambiar la ubicación de sus sitios habituales de estancia invernal en la RBMM.

CONCLUSIONES

Existe una diferenciación morfológica significativa entre poblaciones de *A. religiosa* a lo largo del gradiente altitudinal en el cerro de San Andrés, Hidalgo, Michoacán; las poblaciones de baja altitud tienen acículas más cortas y conos más largos que las de elevada altitud. Con base en la variación morfológica, se sugiere una zonificación provisional en tres zonas con intervalo altitudinal de 250 m: zona I, de 2,800 a 3,050 m; zona II, de 3,050 a 3,300 m; y zona III, de 3,300 a 3,550 m. Ignorando el cambio climático, se sugiere reforestar cada zona con planta originada de la semilla de la misma zona o bien originada a ± 125 m del sitio que se pretende reforestar. Considerando el desfase adaptativo por el cambio climático, se propone realizar migración asistida a mayores altitudes. Esto se podría hacer recolectando semilla de cada zona altitudinal, produciendo planta en vivero y reforestando sitios ubicados en la zona inmediata superior; es decir, obtener semilla en la zona I, producir planta en vivero y reforestar con ella la zona II, y así sucesivamente.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento del Monarch Butterfly Fund, del Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, del Grupo de Trabajo sobre Recursos Genéticos Forestales de la Comisión Forestal de América del Norte, del Fondo Mixto CONACYT-Michoacán (FOMIX-2009-127128),

species collected along an altitudinal gradient in the forests of the indigenous community of Nuevo San Juan Parangaricutiro (NSJP) (Sáenz-Romero et al., 2012d). That zoning also proposes three zones, although at lower altitude: zone I, from 2,100 to 2,400 m; zone II, from 2,400 to 2,700 m; and zone III, from 2,700 to 3,000 m. Therefore, to reforest zone I of *A. religiosa*, plant originated from seed from zones II and III of *P. pseudostrobus* could be used. This assumes that the climate that occurs at a certain altitudinal range in the NSJP region is equivalent to that of the same altitudinal range in the MBBR region. This equivalence could be verified by performing climatic estimates of specific sites in both regions, using a spline climate model (Sáenz-Romero et al., 2010), available on the web (<http://forest.moscowsl.wsu.edu/climate/customData/>).

Regarding the fate of plant originated from zone III of *A. religiosa*, and that would have to be planted in sites at altitudes above 3,550 m, the problem is that there are very few sites with that altitude within the MBBR. It would therefore be necessary to plant on higher-altitude mountains and volcanoes in the Neovolcanic Axis, such as the Nevado de Toluca, La Marquesa, La Malinche, Popocatepetl, Iztaccihuatl and Pico de Orizaba (Sáenz-Romero et al., 2012c). This also has a positive aspect since establishing *A. religiosa* populations at sites above its current maximum altitudinal distribution could mean the opportunity for new wintering sites for the monarch butterfly in the future. However, this would require that the butterfly had enough adaptability to change the location of its usual wintering sites in the MBBR.

CONCLUSIONS

There is a significant morphological differentiation among *A. religiosa* populations along the altitudinal gradient on San Andrés Mountain, Hidalgo, Michoacán; low-altitude populations have shorter needles and longer cones than high-altitude populations. Based on morphological variation, provisional zoning made up of three zones with an altitudinal range of 250 m each is suggested: zone I, from 2,800 to 3,050 m; zone II, from 3,050 to 3,300 m; and zone III, from 3,300 to 3,550 m. Ignoring climate change, it is suggested to reforest each zone with plant originated from seed of the same area or originated at ± 125 m from the intended reforestation site. Considering the adaptational lag due to climate change, it is proposed to carry out assisted migration to higher altitudes. This could be done by collecting seed from each altitudinal zone, producing nursery plants and reforesting sites located in the zone immediately above; that is, obtaining seed in zone I, producing nursery plants and reforesting zone II with them, and so on.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful for the funding provided by the Monarch Butterfly Fund, the Mexican Fund for Nature Conservation, the Forest Genetic Resources Working Group

de la Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH y del Programa PAPIIT (IN202112) de la UNAM. Se agradece al Sr. Gabriel Muñoz Montoya (Queréndaro, Michoacán) por las facilidades otorgadas para la recolecta, a Consuelo Marín-Togo por la preparación del mapa, a Arnulfo Blanco-García (Facultad de Biología, UMSNH), Eligio García-Serrano (Fondo Monarca, Zitácuaro) y Guillermo Ibarra-Manrique (CIECO-UNAM, Morelia) por los valiosos comentarios sobre la ecología y distribución de *A. religiosa*. Los comentarios de dos revisores anónimos y un editor contribuyeron a mejorar significativamente el manuscrito.

REFERENCIAS

- Aguirre-Planter, E., Furnier, G. R., & Eguiarte, L. E. (2000). Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from Southern Mexico and Guatemala. *American Journal of Botany*, 87(3), 362–371. Obtenido de <http://www.amjbot.org/content/87/3/362.full.pdf>
- Anderson, J. B., & Brower, L. P. (1996). Freeze-protection of overwintering monarch butterflies in Mexico: Critical role of the forest as a blanket and an umbrella. *Ecological Entomology*, 21, 107–116. doi: 10.1111/j.1365-2311.1996.tb01177.x
- Heredia-Bobadilla, R. L., Gutiérrez-González, G., Franco-Maass, S., & Arzate-Fernández, A. M. (2012). Genetic variability of sacred fir (*Abies religiosa*) in the Nevado de Toluca National Park. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 4(3), 130–136. Obtenido de <http://www.academicjournals.org/ijbc/pdf/pdf%202012/March/Heredia-Bobadilla%20et%20al.pdf>
- Jaramillo-Correa, J. P., Aguirre-Planter, E., Khasa, D. P., Eguiarte, L. E., Piñero, D., Furnier, G. R., & Bousquet, J. (2008). Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: Molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. *Molecular Ecology*, 17, 2476–2490. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03762.x
- Loya-Rebollar, E., Sáenz-Romero, C., Lindig-Cisneros, R. A., Lobit, P., Villegas-Moreno, J., & Sánchez-Vargas, N. M. (2013). Clinal variation in *Pinus hartwegii* populations and its application for adaptation to climate change. *Silvae Genetica*, 62(3), 86–95.
- Oberhauser, K., & Perterson, T. (2003). Modeling current and future potential wintering distributions of eastern North American monarch butterflies. *Proceeding of the National Academy of Science*, 100(24), 14063–14068. doi:10.1073/pnas.2331584100
- Rehfeldt, G. E. (1991). A model of genetic variation for *Pinus ponderosa* in the Inland Northwest (USA): Applications in gene resource management. *Canadian Journal of Forest Research*, 21, 1491–1500. doi:10.1139/x91-209
- Sáenz-Romero, C. (2004). Zonificación estatal y altitudinal para la colecta y movimiento de semillas de coníferas en México. In J. J. Vargas-Hernández, B. Bermejo-Velázquez, & F. T. Ledig (Eds.), *Manejo de recursos genéticos forestales* (pp. 72–86). México: CONAFOR-Comisión Forestal de América

of the North American Forestry Commission, the Joint CONACYT-Michoacán Fund (FOMIX-2009-127128), the UMSNH Scientific Research Office and UNAM's PAPIIT program (IN202112). We also thank Mr. Gabriel Muñoz Montoya (Queréndaro, Michoacán) for the facilities provided for the collection, Consuelo Marín-Togo for preparing the map, Arnulfo Blanco-García (Faculty of Biology, UMSNH), Eligio García-Serrano (Monarch Fund, Zitácuaro) and Guillermo Ibarra-Manrique (CIECO-UNAM, Morelia) for helpful comments on the ecology and distribution of *A. religiosa*. Comments from two anonymous reviewers and an editor helped to significantly improve the manuscript.

End of English Version

- del Norte. Obtenido de http://www.fs.fed.us/global/naef/genetics/2005/manejo%20forestal_CON_3.pdf
- Sáenz-Romero, C., Gúzman-Reyna, R. R., & Rehfeldt, G. E. (2006). Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, México. Implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management*, 229, 340–350. doi: 10.1016/j.foreco.2006.04.014.
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Crookston, N. L., Duval, P., St-Amant, R., Beaulieu, J., & Richardson, B. A. (2010). Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates of Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change*, 102, 595–623. doi: 10.1007/s10584-009-9753-5
- Sáenz-Romero, C., Aguilar-Aguilar, S., Silva-Farías, M. A., Madrigal-Sánchez, X., Lara-Cabrera, S., & López-Upton, J. (2012a). Altitudinal morphological variation among *Pinus devoniana* Lindl. (= *P. michoacana* Martínez) populations and putative variety *cornuta* in central-west México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(13), 17–28. Obtenido de <http://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/35-2/2a.pdf>
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Crookston, N. L., Duval, P., & Beaulieu, J. (2012b). Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Michoacán state, México; impacts on the vegetation. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 35(4), 333–345. Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61025121008>
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G. E., Duval, P., & Lindig-Cisneros, R. A. (2012c). *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., Rehfeldt, G. E., Soto-Correa, J. C., Aguilar-Aguilar, S., Zamarripa-Morales, V., & López-Upton, J. (2012d). Altitudinal genetic variation among *Pinus pseudostrobus* populations from Michoacán, México; two location shadehouse test results. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 35(2), 111–120. Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61023300003>
- Sánchez-Velásquez, L. R., Pineda-López, M. R., & Hernández-Martínez, A. (1991). Distribución y estructura de la

- población de *Abies religiosa* (H. B. K.) Schl. et Cham., en el Cofre de Perote, estado de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana*, 16, 45–55. Obtenido de <http://www.redalyc.org/pdf/574/57401604.pdf>
- Statistical Analysis System (SAS Institute Inc). (2004). SAS/STAT 9.1 User's Guide. Cary, N.C., USA: Autor.
- Uribe-Salas, D., Sáenz-Romero, C., González-Rodríguez, A., Téllez-Valdéz, O., & Oyama, K. (2008). Foliar morphological variation in the white oak *Quercus rugosa* Née (Fagaceae) along a latitudinal gradient in Mexico: Potential implications for management and conservation. *Forest Ecology and Management*, 256, 2121–2126. doi:10.1016/j.foreco.2008.08.002
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., Ramírez-Valverde, G., & Santacruz-Varela, A. (2009). Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: Height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology and Management*, 257, 836–842. doi: 10.1016/j.foreco.2008.10.021.
- Viveros-Viveros, H., Camarillo-Luna, A. R., Sáenz-Romero, C., & Aparicio-Rentería, A. (2013). Variación altitudinal en caracteres morfológicos de *Pinus patula* en el estado de Oaxaca (México) y su uso en la zonificación. *Bosques*, 34(2), 173–179. doi: 10.4067/S0717-92002013000200006