



VARIACIÓN MORFOLÓGICA Y PRODUCTIVA DE TRES ESPECIES DE *Lupinus* EN UN ENSAYO DE CAMPO

MORPHOLOGICAL AND PRODUCTIVE VARIATION OF THREE *Lupinus* SPECIES IN A FIELD TRIAL

Oscar G. Vázquez-Cuecuecha¹, Javier López-Upton^{1*}, Luz del Carmen Lagunes-Espinoza², Carlos Ramírez-Herrera¹, Pedro A. López³, José L. Martínez-y-Pérez⁴

¹Colegio de Postgraduados, Ciencias Forestales. Montecillo, Estado de México, México. ²Colegio de Postgraduados, Campus Tabasco, H. Cárdenas, Tabasco, México. ³Colegio de Postgraduados, Campus Puebla, Santiago Momoxpan, Puebla, México. ⁴Universidad Autónoma de Tlaxcala, Centro de Investigación en Genética y Ambiente, San Felipe Ixtacuixtla, Tlaxcala, México.

*Autor de correspondencia (jlopezupton@gmail.com)

RESUMEN

Lupinus montanus Kunth (*Lm*), *L. campestris* Schldl. & Cham. (*Lc*) y *L. exaltatus* Zucc. (*Le*) son especies mexicanas con alto contenido de proteína e importante función ecológica. El análisis de características agronómicas permite definir estrategias para su domesticación. Se estableció para las tres especies un ensayo de campo con plantas producidas a partir de semillas procedentes de diferentes localidades del estado de Puebla, a una densidad de 10,000 plantas ha⁻¹ con el objetivo de evaluar las diferencias entre especies y entre poblaciones en supervivencia y características agronómicas, tales como altura de planta, inflorescencias, vainas, semillas y rendimiento de biomasa. Los resultados mostraron una supervivencia de 29, 54 y 61 % para *Lm*, *Lc* y *Le*, respectivamente. La especie que presentó la mayor producción de vainas por planta (347) fue *Lc* y *Lm* la menor (170). El rendimiento en biomasa fue de 2.12 t ha⁻¹ para *Lc*, 2.08 t ha⁻¹ para *Le* y 2.05 t ha⁻¹ para *Lm*. Se concluye que *Lc* y *Le* son especies de mejor comportamiento en características agronómicas, lo que las hace promisorias para su aprovechamiento.

Palabras clave: *Lupinus*, biomasa, semillas, poblaciones, región centro-oriental de Puebla, supervivencia.

SUMMARY

Lupinus montanus Kunth (*Lm*), *L. campestris* Schldl. & Cham. (*Lc*) and *L. exaltatus* Zucc. (*Le*) are Mexican species with high protein content and important ecological function. The analysis of agronomic characteristics will allow to define strategies for their domestication. A field trial was established for the three species with plants produced from seeds from different locations of the state of Puebla at a density of 10,000 plants ha⁻¹ with the objective of assessing differences between species and populations in survival and agronomic characteristics such as plant height, inflorescences, pods, seeds and biomass yield. Results showed a survival of 29, 54 and 61 % for *Lm*, *Lc* and *Le*, respectively. The species that presented the highest production of pods per plant (347) was *Lc* and *Lm* the lowest one (170). The biomass yield was 2.12 t ha⁻¹ for *Lc*, 2.08 t ha⁻¹ for *Le*, and 2.05 t ha⁻¹ for *Lm*. It is concluded that *Lc* and *Le* are the species with the best agronomic characteristics, which makes them promising for their use.

Index words: *Lupinus*, biomass, seeds, populations, central-eastern Puebla, survival.

INTRODUCCIÓN

Se han reportado más de 200 especies de *Lupinus* en el mundo, de las que alrededor del 90 % se originaron en el norte y sur de América, se distribuyen desde Alaska hasta Argentina y Chile. El resto de ellas está en la región Mediterránea y en el norte de África (Walker y Luckett, 2011). La mayoría de las especies domesticadas y económicamente importantes se aprovechan en Europa como fuente de proteína y aceite (Annicchiarico *et al.*, 2010; Walker y Luckett, 2011). En las especies domesticadas se han seleccionado y mejorado características morfológicas de vaina y semilla, resistencia a enfermedades, así como adaptación a condiciones climáticas que limitan su producción y supervivencia (Chen *et al.*, 2011; Lagunes-Espinoza *et al.*, 2000; López-Bellido *et al.*, 1994).

En México existen especies no domesticadas de *Lupinus*, entre ellas *L. montanus* Kunth, *L. campestris* Cham. & Schldl. y *L. exaltatus* Zucc., que se caracterizan por tener altas concentraciones de proteína y minerales, potencialmente útiles para la industria alimenticia (Lagunes-Espinoza *et al.*, 2000; 2012; 2013; Pablo-Pérez *et al.*, 2013); sin embargo, los *Lupinus* presentan alcaloides quinolizidínicos generados por la planta para el combate de herbívoros y microorganismos (Wink, 1992), los que tendrían que eliminarse previo tratamiento antes del consumo y utilizarse como subproducto. En México, se han identificado alcaloides en *L. montanus*, *L. aschenbornii* Schauer y *L. stipulatus* J. Agardh, que han sido probados por su actividad insecticida (Bermúdez-Torres *et al.*, 2009).

Los estudios sobre las especies de *Lupinus* en México se han enfocado en la caracterización fenotípica con el objetivo de facilitar su manejo y domesticación con fines de reforestación, de restauración ecológica, para el manejo de germoplasma ante el cambio climático, por su

potencial uso alimenticio e industrial para composición química de algunas especies (Hernández *et al.*, 2008; Lara-Cabrera *et al.*, 2009; Pablo-Pérez *et al.*, 2015; Ruiz-López *et al.*, 2000; Soto-Correa *et al.*, 2012). No obstante, para su conservación y uso adecuados como cultivo es indispensable evaluarlos para determinar el potencial de crecimiento y adaptación de las especies y sus procedencias en diferentes sitios e incluso fuera de su hábitat. A través de ensayos en campo se puede estimar e identificar la supervivencia y rendimiento de variables de interés bajo condiciones ambientales diversas (López-Upton *et al.*, 2004; Soto-Correa *et al.*, 2012). Por lo tanto, el objetivo del estudio fue evaluar las diferencias en supervivencia, crecimiento y producción de biomasa y semilla entre especies y poblaciones de *L. montanus*, *L. campestris* y *L. exaltatus* a través de un ensayo en campo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolecta de germoplasma y tratamiento de la semilla

Las vainas de 30 plantas se cosecharon por población de cada especie (Cuadro 1), con las que se formó una muestra masal por población-especie. De cada población, 200 semillas se desinfectaron con hipoclorito de sodio 0.35 % por 5 min (Vega *et al.*, 1996) y se escarificaron manualmente con una lija de grano medio para madera.

Siembra y manejo de la planta

Las semillas se sembraron en tubetes de plástico negro con un sustrato de perlita, turba y corteza de pino en una proporción de 15:15:70 v/v/v. El riego fue aplicado con agua corriente a capacidad de campo cada tercer día, por un periodo de 60 d, hasta que las plantas alcanzaron en promedio 25 cm de altura.

La plantación se realizó en el municipio de Tlachichuca, Puebla (19° 05' 42.27" latitud N, 97° 25' 10.42" longitud O), a 2654 msnm, temperatura media de 13.1 °C, mínima 1 °C y máxima 19.8 °C, con una precipitación media anual de 564 mm. Las plantas se distribuyeron bajo un diseño de bloques completos al azar con seis repeticiones y seis individuos por unidad experimental.

Variables registradas

La supervivencia se registró cuando la planta presentó la inflorescencia. Las variables morfológicas evaluadas fueron altura y biomasa por planta, longitud de inflorescencia, además de las características de biomasa y dimensiones de vainas, número de semillas llenas (bien formadas), vanas, dañadas por plagas y óvulos abortados, y el peso de 100 semillas llenas. Los equipos empleados

fueron flexómetro Truper®, vernier digital, balanza analítica (SMÒ, Chyo Balance Corporation, Kyoto, Japón) y balanza electrónica con aproximación a 0.1 g (N081100, Ohaus Corporation, Parsippany, New Jersey, USA). Para determinar la materia seca (biomasa), las plantas se deshidrataron en un horno de secado (Riossa, México) a 65 °C por 48 h.

Análisis estadístico

Se realizaron análisis de varianza para determinar diferencias entre las especies y poblaciones, considerando a las especies y poblaciones como efectos fijos y a los bloques como efecto aleatorio. Se obtuvieron los valores ajustados debido al desbalance causado por la mortalidad (Littell *et al.*, 1996). Se utilizó el siguiente modelo anidado mixto:

$$Y_{ijkl} = \mu + B_i + E_j + BE_{ij} + P(E)_{jk} + BP(E)_{ijk} + \varepsilon_{ijkl}$$

donde: Y_{ijkl} es el valor observado en l -ésima planta de la k -ésima población de la j -ésima especie en el i -ésimo bloque, μ es la media general; B_i el efecto del i -ésimo bloque, E_j el efecto de la j -ésima especie, BE_{ij} es el efecto de interacción del i -ésimo bloque con la j -ésima especie, $P(E)_{jk}$ es el efecto de la k -ésima población anidada en la j -ésima especie; $BP(E)_{ijk}$ es el efecto de la interacción del i -ésimo bloque con la k -ésima población anidada en la j -ésima especie y ε_{ijkl} el error.

Para la variable supervivencia se consideraron porcentajes por parcela, los cuales se transformaron con la función arcoseno (valor)^{-0.5} (Quinn y Keough, 2002). Se utilizaron los procedimientos PROC MIXED con la opción LSMEANS (SAS Institute, 2004) para obtener los valores de las medias ajustadas debido al desbalance causado por la mortalidad.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Supervivencia

La supervivencia promedio fue de 43.3 %, con diferencias significativas entre las especies y entre poblaciones de *Lupinus*, con intervalos en *L. campestris* de 36.1 a 66.6 %, en *L. exaltatus* de 55.5 a 66.6 % y en *L. montanus* de 16.6 a 38.8 % (Cuadros 2 y 3). En experimentos con diferentes especies del género *Lupinus* se ha determinado que la supervivencia de las plantas depende tanto de su condición genética como de las condiciones ambientales del sitio de prueba (Walker y Lockett, 2011). La mayoría de las poblaciones probadas en este ensayo provinieron de una altitud mayor. Allen *et al.* (1998) mencionaron que al mover germoplasma hacia lugares de menor altitud las plantas

Cuadro 1. Poblaciones de *Lupinus campestris*, *L. exaltatus* y *L. montanus* de centro-oriente de Puebla, México probadas en ensayo en campo.

Especie	Población	Latitud N	Longitud O	Altitud (msnm)	Temp. media anual (°C) [†]	Precip. media anual (mm) [†]
<i>Lupinus campestris</i>	Poxcoatzingo	19°57'13.0"	98°00'33.5"	2481	14.7	695
	Laguna de Atexca	19°57'06.1"	98°02'22.2"	2584	14.4	677
	Laguna Seca	18°53'3.05"	97°19'0.06"	2669	14.1	650
	San Isidro	18°54'33.6"	97°18'26.4"	2794	13.6	646
	Barranca Honda	19°01'46.0"	97°22'43.1"	2903	13.5	553
	Tlalmotolo I	19°34'27.4"	97°43'38.5"	2980	12.3	667
	Tlalmotolo II	19°34'27.4"	97°43'37.0"	2965	12.4	655
	Zoapan	19°04'39.2"	97°20'54.0"	3064	12.7	619
<i>Lupinus exaltatus</i>	Manuel Ávalos	19°03'50.4"	97°22'59.7"	2878	13.7	527
	Zoapan	19°04'38.3"	97°21'57.1"	2913	13.6	539
	San Martín	19°00'52.4"	97°22'07.7"	3010	12.9	595
<i>Lupinus montanus</i>	Texmalaquilla 3100	18°57'21.4"	97°17'20.3"	3100	12.2	693
	Texmalaquilla 3300	18°57'59.3"	97°17'17.4"	3300	11	840
	Texmalaquilla 3500	18°58'30.0"	97°17'25.0"	3500	9.8	1015
	Texmalaquilla 3700	18°58'56.9"	97°17'30.2"	3700	8.7	1169
	Texmalaquilla 3900	18°58'58.0"	97°17'56.0"	3900	7.6	1295
	Texmalaquilla 4100	18°59'49.95"	97°17'57.0"	4100	6.6	1403
	Tlanalapan	19°15'31.2"	97°16'09.7"	3045	12.9	662
	San Joaquín	19°07'09.8"	97°18'25.4"	3112	12.3	683
	Zoapan	19°04'18.1"	97°19'06.7"	3358	10.7	875

[†]Temperatura media anual y precipitación media anual con ANUSPLIN, software para modelar datos en superficies geográficas considerando la latitud (Sáenz-Romero *et al.* 2010).

son sometidas a un diferencial de estrés hídrico derivado de una tasa mayor de evapotranspiración en los lugares más calurosos (en sitios de menor altitud). Lo anterior pudiera ser un factor determinante para *L. montanus*, que crece a mayor altitud y mayor precipitación, dado que sus poblaciones presentaron valores menores de supervivencia, lo cual puede deberse a la falta de adaptación al nuevo ambiente (Devall, 2009). Las poblaciones de *L. campestris* y *L. exaltatus*, provenientes de mayor altitud, presentaron una supervivencia mayor que las de *L. montanus*, lo que puede atribuirse a que el traslado altitudinal fue menor en las primeras y están en niveles de humedad similar

al sitio de prueba. Igualmente, las primeras pueden tener plasticidad fenotípica (McDowell *et al.*, 2008; Mátyás *et al.*, 2010). Este comportamiento es similar a lo reportado para *L. elegans* Kunth (Soto-Correa *et al.*, 2015).

Características agronómicas

En la mayoría de las variables se detectaron diferencias significativas entre especies y poblaciones. En biomasa y longitud de vaina las diferencias fueron sólo entre poblaciones (Cuadro 2). El número de óvulos abortados y semillas dañadas totales no presentó diferencias entre

Cuadro 2. Análisis de varianza en supervivencia y variables morfológicas de varias poblaciones de *Lupinus campestris*, *L. exaltatus* y *L. montanus* establecidas en un ensayo de campo en Tlachichuca, Puebla.

Variable	Significancia (Valor de P)		Valores medios			
	Especies	Poblaciones	<i>L. campestris</i>	<i>L. exaltatus</i>	<i>L. montanus</i>	
Supervivencia (%)	0.0001	0.0001	54.0 a	61.0 a	29.0 b	
Altura (cm)	0.0001	0.0001	100.9 b	97.4 b	136.3 a	
Biomasa por planta (g)	0.2263	0.0031	212.1 a	208.0 a	205.2 a	
Longitud de inflorescencia (cm)	0.0001	0.0001	12.6 b	13.2 b	20.4 a	
Vainas	Longitud (cm)	0.0942	0.0001	3.9 a	3.96a	3.9 a
	Ancho (cm)	0.0001	0.0001	0.6 b	0.6 b	0.7 a
	No. de semillas	0.0001	0.0003	6.6 a	6.4 b	6.2 c
Número promedio por planta	Vainas	0.0001	0.0002	347.4 a	341.0 a	170.3 b
	Óvulos abortados	0.2635	0.0659	277.5 a	262.3 a	188.7 a
	Semillas llenas	0.0003	0.0005	1006.0 a	982.0 a	391.0 b
	Semillas vanas	0.0140	0.2219	461.0 a	546.0 a	241.0 b
	Semillas dañadas	0.2239	0.0791	40.0 a	41.0 a	19.0 a
Semillas	Semillas (g)	0.0006	0.0841	14.7 a	13.8 a	6.1 b
	Ancho (mm)	0.0001	0.0001	2.5 b	2.5 b	2.8 a
	Longitud (mm)	0.0001	0.0001	3.5 b	3.5 b	3.7 a
	Peso 100 semillas (g)	0.0001	0.0001	1.4 b	1.4 b	1.7 a

Letras diferentes en hileras indican diferencias entre las especies de *Lupinus* ($P \leq 0.05$).

especies y entre poblaciones (Cuadro 2). Las plantas de *L. montanus* presentaron el mayor valor en altura (136 cm promedio) y *L. exaltatus* el menor (98 cm) (Cuadro 3), datos que son similares a los reportados por Lagunes-Espinoza *et al.* (2012) en poblaciones naturales de *L. campestris* con amplitudes entre 30 y 120 cm, en *L. exaltatus* entre 30 y 110 cm y en *L. montanus* entre 70 y 240 cm, así como por Zamora-Natera y Terrazas (2012), quienes refieren valores menores a 150 cm en *L. montanus* y de 190 cm en *L. exaltatus*, respectivamente. El rendimiento de biomasa ha^{-1} con densidad de 1 semilla m^{-2} fue de 2.12 t ha^{-1} para *L. campestris*, de 2.08 t ha^{-1} para *L. exaltatus* y de 2.05 t ha^{-1} para *L. montanus*. Estos valores podrían aumentar si se cultivaran en densidades mayores y posiblemente alcanzarían rendimientos similares a lo reportado para *L. albus* L. (11.2 t ha^{-1}) y *L. mutabilis* Sweet (9.8 t ha^{-1}) en una densidad de 100 y 120 semillas m^{-2} , respectivamente (Mikić *et al.*, 2013). Otro factor que origina las diferencias en altura y peso en diferentes especies vegetales es la diferenciación genética y su interacción con el ambiente (López-Baez *et al.*; 2018; Rehfeldt, 2004; Viveros-Viveros *et al.*, 2009).

Lupinus montanus presentó la mayor longitud de las inflorescencias y *L. campestris* la menor (Cuadro 4). La longitud de la inflorescencia totalmente desarrollada de las tres especies analizadas fue de 4 a 18.5 cm, de 1.5 a 9.5 cm y de 11.6 a 45 cm para *L. campestris*, *L. exaltatus* y *L. montanus* respectivamente, similar a la reportada para las mismas especies en poblaciones naturales por Lagunes-Espinoza *et al.* (2012). Las flores de *Lupinus* forman racimos al final de la rama, y de acuerdo con Walker (2011), su formación tarda de 4 a 8 semanas aproximadamente. Para las especies analizadas tal duración fue de 4 a 5 semanas en promedio.

Walker y Luckett (2011) mencionaron que la formación de flores inicia una vez que se detiene el crecimiento del tallo y de las hojas, y el tamaño final de la inflorescencia depende de la especie, fase vegetativa de la planta y del tamaño de la planta en particular; además, la floración depende del número de horas frío acumuladas por la planta y la respuesta de la planta varía con la especie de *Lupinus* e inclusive con la variedad. La falta de horas frío permite crecimiento continuo de hojas, sin floración, o genera flores anormales, con pétalos estrechos. Así, la

Cuadro 3. Supervivencia y variables morfológicas de varias poblaciones de *L. campestris*, *L. exaltatus* y *L. montanus* establecidas en un ensayo de campo en Tlachichuca, Puebla.

Especie/Población	Supervivencia (%)	Promedio por planta			Número promedio por planta				
		Altura (cm)	Biomasa (g)	Semilla (g)	Vainas	Óvulos abortados	Semillas llenas	Semillas vanas	Semillas dañadas
<i>L. campestris</i>									
Barranca Honda	50.0 ab	122.0 c	267.3 a	16.1 ab	269 bc	158 a	1038 bc	424 a	41 a
Laguna de Atexca	52.7 ab	95.0 de	196.5 b	15.8 ab	401 b	381 a	1073 bc	534 a	16 a
Laguna Seca	47.2 ab	109.7 cd	257.5 a	16.0 ab	371 bc	341 a	1037 bc	467 a	125 a
Poxcoatzingo	36.1 b	72.5 e	195.3 b	5.1 ab	222 cd	281 a	361 c	272 a	10 a
San Isidro	47.2 ab	100.6 de	183.0 bc	12.4 ab	283 bc	214 a	875 bc	250 a	8 a
Tlalmotolo I	63.8 a	96.6 de	236.0 ab	27.6 a	604 a	207 a	2050 a	635 a	33 a
Tlalmotolo II	66.6 a	102.1 de	158.0 bc	16.2 ab	358 bc	263 a	1050 bc	508 a	73 a
Zoapan	61.1 a	105.0 d	207.7 ab	7.9 ab	271 bc	375 a	565 c	603 a	17 a
<i>L. exaltatus</i>									
Manuel Ávalos	66.6 a	92.4 de	162.5 bc	12.2 ab	329 bc	194 a	871 bc	558 a	19 a
San Martín	58.3 a	93.9 de	232.9 ab	17.5 ab	345 bc	235 a	1210 b	455 a	27 a
Zoapan	55.5 a	107.4 cd	231.0 ab	12.3 ab	349 bc	358 a	866 bc	626 a	78 a
<i>L. montanus</i>									
Texmalaquilla 3100	36.1 b	145.1 b	213.8 ab	0.3 b	19 d	32 a	21 d	28 a	9 a
Texmalaquilla 3300	19.4 c	149.6 ab	245.0 ab	5.4 ab	111 cd	106 a	315 c	141 a	32 a
Texmalaquilla 3500	16.6 c	137.3 bc	183.1 abc	6.1 ab	119 cd	89 a	413 c	22 a	2 a
Texmalaquilla 3700	25.0 bc	125.4 bcd	164.0 bc	12.7 ab	288 bcd	224 a	779 bc	272 a	4 a
Texmalaquilla 3900	19.4 bc	174.6 a	267.6 a	5.8 ab	149 cd	64 a	345 c	209 a	58 a
Texmalaquilla 4100	33.3 bc	126.8 bc	262.8 ab	4.9 ab	300 bc	653 a	303 c	706 a	8 a
San Joaquín	36.1 b	105.5 cd	150.4 bc	8.7 ab	255 c	328 a	609 c	469 a	45 a
Tlanalapan	38.8 bc	122.7 bcd	237.6 ab	6.4 ab	195 cd	62 a	492 c	171 a	13 a
Zoapan	36.1 b	139.8 bc	122.6 c	3.5 b	97 cd	139 a	245 c	151 a	7 a

Letras diferentes en columnas indican diferencias entre las poblaciones de *Lupinus* ($P \leq 0.05$).

temperatura puede llegar a retrasar la fenología de las especies y originar daño en fechas posteriores por heladas repentinas (Reader *et al.*, 1995; Walker y Luckett, 2011).

El factor temperatura puede ser crucial para *L. montanus*, especie en la cual no se desarrolló la inflorescencia de forma adecuada. Las nueve poblaciones evaluadas de esta especie fueron trasladadas de sus lugares de origen a un sitio de menor elevación, mayor temperatura promedio y menor precipitación (Cuadro 1); por lo tanto, estuvo sujeta a un menor número de horas frío y humedad insuficiente para la iniciación floral y formación de estructuras reproductivas.

Lupinus campestris fue la especie que presentó la mayor producción de vainas (347 vainas/planta) y *L. montanus* la menor (170 vainas/planta); así mismo, entre las poblaciones se presentó variabilidad (Cuadro 4), lo que sugiere diferencias entre genotipos moldeados por la

interacción ambiental, donde la temperatura y humedad juegan un papel crucial (Dracup y Kirby, 1996; Pospíšil y Pospíšil, 2015). En el caso de *L. campestris*, Águila *et al.* (2018) reportaron para la población de Tlalmotolo valores menores (290 vainas), mientras que en el presente estudio los valores fueron de 358 a 604 vainas para Tlalmotolo II y Tlalmotolo I, respectivamente, en un ambiente donde la temperatura promedio es menor.

Se menciona que la producción de vainas depende de una polinización adecuada (Parker y Edwards, 2011). De cualquier forma, estas especies silvestres presentan una productividad mayor en comparación con especies cultivadas o domesticadas; por ejemplo, las variedades Fedora y Energy de *L. albus*, así como la variedad Arabella de *L. angustifolius* presentaron de 4 a 9 vainas/planta (Pospíšil y Pospíšil, 2015), aunque en trabajos con *L. albus* que crecieron en diferentes ambientes se han reportado valores desde 9 hasta 45 vainas/plantas (Annicchiarico *et*

al., 2010; González-Andrés et al., 2007; Teferi et al., 2015).

Las tres especies presentaron una longitud de vaina similar, de 3.90 cm en promedio. *L. montanus* presentó 10 % más anchura de vainas que las otras dos especies (Cuadro 4), valor semejante a lo reportado por Lagunes-Espinoza et al. (2012) en poblaciones naturales.

El número de semillas por vaina fue similar para *L. campestris* y *L. exaltatus* (seis semillas); mientras que *L. montanus* presentó valores de cinco y seis semillas. La variación entre poblaciones puede ser efecto de las condiciones ambientales en el momento de la formación de la estructura floral y la polinización (Walker, 2011).

El número de óvulos abortados fue mayor para *L. campestris*, con un promedio de 277, valor mayor al de poblaciones naturales de los mismos sitios (Águila et al., 2018). En *L. montanus* esta variable mostró el menor valor, con 188. En semillas llenas por planta *L. campestris* tuvo el valor mayor con 1006 mientras que *L. montanus* fue la especie con menos semillas por planta. Los mayores valores promedio en semillas vanas fueron para *L. exaltatus*, en tanto que *L. montanus* presentó los valores más bajos (Cuadro 3). *L. montanus* exhibió el promedio menor de semillas dañadas por insectos por planta y *L. campestris* el valor mayor (Cuadro 3).

Cuadro 4. Características de inflorescencia y semillas de *Lupinus campestris*, *L. exaltatus* y *L. montanus* establecidos en un ensayo de campo en Tlachichuca, Puebla.

Especie/Población	Inflorescencia				Semilla		
	Longitud (cm)	Longitud de vaina (cm)	Ancho de vaina (cm)	Semillas por vaina	Ancho (mm)	Longitud (mm)	Peso 100 semillas (g)
<i>L. campestris</i>							
Barranca Honda	10.6 f	4.0 ab	0.6 e	6 bc	2.7 bc	3.6 cd	1.5 a
Laguna de Atexca	13.5 e	3.8 c	0.6 de	6 b	2.4 d	3.4 de	1.4 cd
Laguna Seca	12.9 e	3.9 bc	0.6 de	6 bc	2.6 cd	3.5 cd	1.3 cd
Manuel Ávalos	12.8 e	3.9 bc	0.6 e	6 bc	2.6 cd	3.6 cd	1.4 cd
Tlalmotolo I	13.5 e	3.7 d	0.6 de	6 bc	2.4 d	3.4 e	1.3 cd
Tlalmotolo II	13.8 e	4.0 b	0.6 c	6 b	2.6 c	3.6 cd	1.6 b
Poxcoatzingo	12.0 ef	3.7 cd	0.6 cd	6 bc	2.5 cd	3.6 cd	1.4 cd
Zoapan	12.1 ef	3.9 bc	0.6 cd	7 a	2.6 c	3.7 c	1.4 c
<i>L. exaltatus</i>							
San Isidro	13.6 e	3.9 bc	0.6 de	6 bc	2.5 cd	3.5 d	1.4 cd
San Martín	12.6 e	3.9 bc	0.6 de	6 b	2.4 d	3.4 de	1.1 d
Zoapan	13.5 e	3.9 bc	0.6 d	6 a	2.6 c	3.6 cd	1.4 c
<i>L. montanus</i>							
San Joaquín	12.8 e	3.8 cd	0.6 cd	6 bc	2.5 cd	3.7 c	1.6 b
Texmalaquilla 3100	20.5 c	4.2 a	0.7 a	6 bc	3.1 a	4.2 a	1.7 ab
Texmalaquilla 3300	28.6 a	3.8 bcd	0.7 ab	6 bc	3.0 ab	3.7 cd	1.7 ab
Texmalaquilla 3500	16.5 cd	3.7 cd	0.6 cde	6 abc	3.0 ab	3.7 c	1.1 ab
Texmalaquilla 3700	20.8 bc	3.8 bcd	0.6 cd	5 c	2.5 cd	3.7 c	1.6 bc
Texmalaquilla 3900	18.9 cd	4.0 ab	0.7 ab	7 a	2.5 cd	3.6 cd	1.6 bc
Texmalaquilla 4100	24.0 b	3.8 bcd	0.7 ab	6 c	2.8 b	3.7 c	1.8 ab
Tlanalapan	22.4 bc	3.7 cd	0.7 bc	6 bc	2.6 bcd	3.5 cd	1.6 abc
Zoapan	18.9 cd	3.9 bc	0.7 b	6 bc	2.9 ab	4.0 b	1.8 a

Letras diferentes en columnas indican diferencias entre las poblaciones de *Lupinus* ($P \leq 0.05$).

Los valores observados en óvulos abortados pueden deberse a la falta de polen derivado por la asincronía de las estructuras reproductivas, falta de polen y baja disponibilidad de insectos polinizadores, todo ello indispensable para la polinización cruzada (Dracup *et al.*, 1998; Farrington y Pate, 1981). En estudios con *L. angustifolius* y *L. albus* se ha determinado que el ambiente es más importante en la sincronización floral que el componente genético (Walker y Luckett, 2011). Ma *et al.* (1998) señalaron que el porcentaje de semillas dañadas y vanas es producto de efectos ambientales, principalmente por temperatura y aspectos nutrimentales o por el ataque de insectos, hongos o áfidos (Hertel *et al.*, 2013).

Con respecto a los caracteres de la semilla, *L. montanus* presentó, en promedio, el mayor ancho y *L. exaltatus* el menor (Cuadro 4). El mayor largo de la semilla fue para *L. montanus*, con un promedio de 3.79 mm. Pablo-Pérez *et al.* (2013) reportó valores menores para la misma especie. El intervalo para el peso de 100 semillas en las poblaciones de las tres especies fue entre 1.36 y 1.84 g. Las semillas más pesadas las produjo *L. montanus* con un valor promedio de 1.70 g, mientras que las más ligeras fueron las de *L. exaltatus* con 1.41 g por 100 semillas. En general estas semillas resultaron menos pesadas en comparación con las producidas *in situ*, de acuerdo con Lagunes-Espinoza *et al.* (2012), en las mismas poblaciones muestreadas que para este experimento. Lo anterior sugiere que el mover estas especies de *Lupinus* a sitios con diferentes condiciones ambientales influye sobre la productividad de la semilla. Para la producción de semilla por hectárea con densidad de 1 semilla m⁻², y considerando el promedio por planta (Cuadro 2), se estima que podría ser de 146.4, 138.6 y 61.3 kg ha⁻¹ en *L. campestris*, *L. exaltatus* y *L. montanus*, respectivamente.

En cada especie se detectó diversidad significativa entre las poblaciones probadas; sin embargo, para este tipo de evaluaciones es importante considerar la procedencia de las poblaciones, pues la temperatura y humedad son importantes para cada una de las especies, en particular para obtener alto porcentaje de supervivencia y de producción en campo. Es necesario establecer ensayos que permitan delimitar el movimiento para las tres especies, las cuales, al parecer muestran escasa plasticidad fenotípica, lo que tendría implicaciones agronómicas y ecológicas.

CONCLUSIONES

La variación en la supervivencia, altura de planta, número de semillas y peso de semillas fue significativa entre especies y entre poblaciones de *Lupinus*. En los caracteres de semillas, biomasa y número de vaina *L. campestris* y *L. exaltatus* presentaron mejor desempeño que *L.*

montanus, características que las hacen promisorias para su domesticación bajo las condiciones ambientales evaluadas. La supervivencia y bajo rendimiento de semillas de *L. montanus*, en comparación con las otras especies evaluadas, es resultado del establecimiento del ensayo a una altitud menor a su distribución natural y refleja falta de plasticidad fenotípica al ambiente.

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de Postgraduados por el apoyo en el financiamiento del proyecto.

BIBLIOGRAFÍA

- Águila S. I., O. Vázquez C., J. López U., A. López L., E. Martínez R., E. García G. y E. M. Zamora C. (2018) Variación morfológica y reproductiva de nueve poblaciones naturales de *Lupinus campestris* Cham. & Schldtl. de la región centro oriente de Puebla, México. *Revista Biológico Agropecuaria Tuxpan* 6(Núm Esp.):2137-2142.
- Allen R. G., L. S. Pereira, D. Raes and M. Smith (1998) Crop Evapotranspiration (Guidelines for Computing Crop Water Requirements). FAO Irrigation and Drainage Paper No.56. FAO, Water Resources, Development and Management Service. Rome, Italy. 300 p.
- Annicchiarico P., N. Harzic and A. M. Carroni (2010) Adaptation, diversity, and exploitation of global white lupin (*Lupinus albus* L.) landrace genetic resources. *Field Crops Research* 119:114-124, <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.06.022>
- Bermúdez-Torres K., J. Martínez H., R. Figueroa B., M. Wink and L. Legal (2009) Activity of quinolizidine alkaloids from three Mexican *Lupinus* against the lepidopteran crop pest *Spodoptera frugiperda*. *BioControl* 54:459-466, <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9180-y>
- Chen Y. L., V. M. Dunbabin, J. A. Postma, A. J. Diggle, J. A. Palta, J. P. Lynch, K. H. M. Siddique and Z. Rengel (2011) Phenotypic variability and modelling of root structure of wild *Lupinus angustifolius* genotypes. *Plant and Soil* 348:345, <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0939-z>
- Devall M. S. (2009) Efectos del cambio climático mundial en los árboles y arbustos raros. *Unasylva* 60:231-232.
- Dracup M. and E. J. M. Kirby (1996) Pod and seed growth and development of narrow-leaved lupin in water limited Mediterranean-type environment. *Field Crops Research* 48:200-222, [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)00040-8](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)00040-8)
- Dracup M., B. Thomson, M. Reader, E. J. M. Kirby, I. Shield and J. Leach (1998) Daylength responses, flowering time and seed filling in lupins. *Australian Journal of Agricultural Research* 49:1047-1056, <https://doi.org/10.1071/A98033>
- Farrington P. and J. S. Pate (1981) Fruit set in *Lupinus angustifolius* cv. Unicrop. I. Phenology and growth during flowering and early fruiting. *Australian Journal of Plant Physiology* 8:293-305, <https://doi.org/10.1071/PP9810293>
- González-Andrés F., P. A. Casquero, C. San-Pedro and E. Hernández-Sánchez (2007) Diversity in white lupin (*Lupinus albus* L.) landraces of Northwest Iberian plateau. *Genetic Resources and Crop Evolution* 54:27-44, <https://doi.org/10.1007/s10722-005-1407-5>
- Hernández F. E., R. K. Rivera M., O. J. Ramos H., F. C. Salinas P., M. Rodríguez M. and K. Bermúdez T. (2008) Effect of scarification treatments on germination of *Lupinus montanus* HBK seeds. In: *Lupins for Health and Wealth*. J. A. Palta and J. B. Berger (eds.). Lupins for Health and Wealth, Proceedings of the 12th International Lupin Conference. Fremantle, Western Australia. International Lupin Association. Canterbury, New Zealand. pp:405-409.
- Hertel K., K. Roberts and P. Bowden (2013) Insect and Mite Control in Field Crops. NSW Department of Primary Industry. Orange, Australia. 103 p.
- Lagunes-Espinoza L. C., C. Huyghe and J. Papineau (2000) Genetic variation

- for pod wall proportion in *Lupinus albus*. *Plant Breeding* 119:421-425, <https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2000.00525.x>
- Lagunes-Espinoza L. C., J. López-Upton, E. García-López, J. Jasso-Mata, A. Delgado-Alvarado y G. García S. (2012) Diversidad morfológica y concentración de proteína de *Lupinus* spp. en la región centro-oriental del estado de Puebla, México. *Acta Botánica Mexicana* 99:73-90.
- Lagunes-Espinoza L. C., M. Pablo-Pérez, E. M. Aranda-Ibáñez, J. López-Upton y J. Ramos-Juárez (2013) Potencial nutritivo para alimentación animal de leguminosas silvestres del género *Lupinus* del estado de Puebla. In: XII Simposio Internacional y VII Congreso Nacional de Agricultura Sostenible. F. Álvares G., F. Bahena J., I. Carranza C., R. Díaz R., I. Ocampo. F. E. Ortíz T., A. Pérez M., E. Pérez R., J. A. Villanueva J. y L. A. Villareal M. (eds.). Sociedad Mexicana de Agricultura Sostenible. Puebla, México. pp:2979-2988.
- Lara-Cabrera S. I., N. Alejandre-Melena, E. I. Medina-Sánchez and R. Lindig-Cisneros (2009) Genetic diversity in populations of *Lupinus elegans* Kunth, implications for ecological restoration. *Revista Fitotecnia Mexicana* 32:79-86.
- Littell R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup, R. D. Wolfinger and O. Schabenberger (1996) SAS System for Mixed Models. Second edition. Statistical Analysis System Institute. Cary, NC. 633 p.
- López-Baez L. I., O. R. Taboada-Gaytán, A. Gil-Muñoz, P. A. López, E. Ortiz-Torres, M. L. P. Vargas-Vázquez y R. Díaz-Cervantes (2018) Diversidad morfoagronómica del frijol ayocote en el Altiplano Centro-Oriente de Puebla. *Revista Fitotecnia Mexicana* 47:487-497.
- López-Bellido L., M. Fuentes, J. C. B. Lhamby and J. E. Castillo (1994) Grow and yield of white lupin (*Lupinus albus*) under Mediterranean conditions: effect of sowing date. *Field Crops Research* 36:87-94, [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)90057-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)90057-4)
- López-Upton J., C. Ramírez-Herrera, O. Plascencia-Escalante y J. Jasso-Mata (2004) Variación en crecimiento de diferentes poblaciones de las dos variedades de *Pinus greggii*. *Agrociencia* 38:457-464.
- Ma Q., N. Longnecker, N. Emery and C. Atkins (1998) Growth and yield in *Lupinus angustifolius* are depressed by early transient nitrogen deficiency. *Australian Journal of Agricultural Research* 49:811-820, <https://doi.org/10.1071/A97153>
- Mátyás C., I. Berki, B. Czúcz, B. Gálos, N. Móricz and E. Rasztovits (2010) Future of beech in Southeast Europe from the perspective of evolutionary ecology. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 6:91-110.
- McDowell N., W. T. Pockman, C. D. Allen, D. D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D. G. Williams and E. A. Yezzer (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178:719-739, <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- Mikić A., B. Čupina, V. Mihailović, Đ. Krstić, S. Antanasović, L. Zorić, V. Đorđević, V. Perić and M. Srebrić (2013) Intercropping white (*Lupinus albus*) and Andean (*Lupinus mutabilis*) lupins with other annual cool season legumes for forage production. *South African Journal of Botany* 89:296-300, <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.06.015>
- Pablo-Pérez M., L. C. Lagunes-Espinoza, J. López-Upton, J. Ramos-Juárez y E. M. Aranda-Ibáñez (2013) Morfometría, germinación, y composición mineral de semillas de *Lupinus* silvestres. *Bioagro* 25:101-108.
- Pablo-Pérez M., L. C. Lagunes-Espinoza, J. López-Upton, E. M. Aranda-Ibáñez y J. Ramos-Juárez (2015) Composición química de especies silvestres del género *Lupinus* del estado de Puebla, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 38:49-55.
- Parker P. and J. Edwards (2011) Pod and seed development In: *Lupinus Growth and Development*. J. Edwards, J. Walker and G. McIntosh (eds.). NSW Department of Industry and Investment. Sidney, Australia. pp:63-79.
- Pospíšil A. and M. Pospíšil (2015) Influence of sowing density on agronomic traits of lupins (*Lupinus* spp.). *Plant, Soil and Environment* 9:422-425, <https://doi.org/10.17221/436/2015-PSE>
- Quinn G. P. and M. J. Keough (2002) *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press. New York. 537 p.
- Reader M. A., M. Dracup and E. J. M. Kirby (1995) Time to flowering in narrow-leaved lupin. *Australian Journal of Agricultural Research* 46:1063-1077, <https://doi.org/10.1071/AR9951063>
- Rehfeldt G. E. (2004) Interspecific and intraspecific variation in *Picea engelmannii* and its congeneric cohorts: biosystematics, geneecology and climate change. General Technical Report RMRS-GTR-134. USDA Forest Service. Fort Collins, Colorado. 18 p, <https://doi.org/10.2737/RMRS-GTR-134>
- Ruiz-López M. A., P. M. García-López, H. Castañeda-Vázquez, N. J. F. Zamora, P. Garzón-De la Mora, J. Bañuelos P., C. Burbano, M. M. Pedrosa, C. Cuadrado and M. Muzquiz (2000) Chemical composition and antinutrient content of three *Lupinus* species from Jalisco, México. *Journal of Food Composition and Analysis* 13:193-199, <https://doi.org/10.1006/jfca.1999.0887>
- Sáenz-Romero C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu and B. A. Richardson (2010) Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102:595-623, <https://doi.org/10.1007/s10584-009-9753-5>
- SAS Institute (2004) SAS/STAT® 9.1 User's Guide. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA. 4420 p.
- Soto-Correa J. C., C. Sáenz-Romero, R. Lindig-Cisneros, N. Sánchez-Vargas y J. Cruz-de-León (2012) Variación genética entre procedencias de *Lupinus elegans* Kunth, zonificación altitudinal y migración asistida. *Agrociencia* 46:593-608.
- Soto-Correa J. C., C. Sáenz-Romero, H. Paz and R. Lindig-Cisneros (2015) Drought stress in provenances of *Lupinus elegans* from different altitudes. *Madera y Bosques* 21:35-43.
- Teferi T. A., M. Legesse and T. Birhane (2015) Searching and testing of white lupine (*Lupinus albus* L.) for adaptation and resistant to crenate broomrape in Tigray, Ethiopia. *World Journal of Agriculture Sciences* 11:341-345.
- Vega-Villasante F., H. Nolasco, C. Montaña, H. Romero-Schmidt y E. Vega-Villasante (1996) Efecto de la temperatura, acidez, iluminación, salinidad, irradiación solar y humedad sobre la germinación de semillas de *Pachycereus pecten-aboriginum* "cardón barbón" (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 41:51-61.
- Viveros-Viveros H., C. Sáenz-Romero, J. J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, G. Ramírez-Valverde and A. Santacruz-Varela (2009) Altitudinal genetic variation in *Pinus hartwegii* Lindl. I: height growth, shoot phenology, and frost damage in seedlings. *Forest Ecology and Management* 257:836-842. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.021>
- Walker J. (2011) Introduction. In: *Lupin Growth y Development*. J. Edwards, J. Walker and G. McIntosh (eds.). NSW Department of Industry and Investment. Sidney, Australia. pp:1-10.
- Walker J. and D. Luckett (2011) Reproductive development. In: *Lupin Growth and Development*. J. Edwards, J. Walker and G. McIntosh (eds.). NSW Department of Industry and Investment. Sidney, Australia. pp:47-62.
- Wink M. (1992) The role of quinolizidine alkaloids in plant-insect interactions. In: *Insect-Plants Interactions*. vol. IV. E. A. Bernays. (ed.). CRC Press. Boca Raton, FL, USA. pp:131-166.
- Zamora-Natera J. F. y T. Terrazas (2012) Anatomía foliar y del peciolo de cuatro especies de *Lupinus* (Fabaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:687-697.