



# Parámetros genéticos de caracteres de crecimiento en un ensayo de progenies de *Pinus oocarpa*

Growth trait genetic parameters in a progeny trial of *Pinus oocarpa*

Irenka Fabián-Plesníková<sup>1</sup>, Cuauhtémoc Sáenz-Romero<sup>2</sup>, José Cruz de León<sup>3</sup>,  
Miguel Martínez-Trujillo<sup>4</sup> y Nahum M. Sánchez-Vargas<sup>\*</sup>

<sup>1</sup> Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales. Morelia, Michoacán, México.

<sup>2</sup> Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Naturales. Morelia, Michoacán, México.

<sup>3</sup> Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Facultad de Ingeniería en Tecnología de la Madera. Morelia, Michoacán, México.

<sup>4</sup> Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Facultad de Biología. Morelia, Michoacán, México.

\* Autor de correspondencia. nsanchezv@yahoo.com

## RESUMEN

*Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. es una de las especies forestales en México de mayor importancia ecológica (por su amplia distribución geográfica) y económica (por la extracción de su resina en poblaciones naturales). Una resinación más intensiva requerirá de plantaciones comerciales, que podrían ser multipropósito: resina y madera. El objetivo del presente trabajo fue conocer el control genético (heredabilidad) de caracteres de crecimiento (altura total, ALT), diámetro a la base del tallo (DIAM) y diámetro a la altura del pecho (DAP), de progenies de medios hermanos de árboles originalmente seleccionados para producción de resina. Esto con la finalidad de valorar la factibilidad de un programa de mejoramiento genético multipropósito. Se estableció un ensayo de progenies en el año 2011 en Michoacán, México con 27 familias de medios hermanos en un diseño de 10 bloques completos al azar. A los cinco años después de la plantación, los promedios fueron ALT = 5.5 m, DIAM = 13.4 cm y DAP = 10.4 cm. Hubo diferencias significativas entre familias para todos los caracteres. La heredabilidad a nivel individual ( $b^2_i$ ) fue: ALT = 0.15, DIAM = 0.22 y DAP = 0.17; a nivel media de familias ( $b^2_f$ ) fue de 0.44, 0.54 y 0.47, respectivamente. A una intensidad de selección de mejores individuos de  $i=1.4$ , las ganancias genéticas para ALT, DIAM y DAP fueron de 3.9%, 5.2% y 5.0%, respectivamente. De demostrarse posteriormente asociación entre diámetro y producción de resina, sería factible incrementar ambos, mediante selección de individuos con mayores diámetros.

**PALABRAS CLAVE:** control genético, correlaciones fenotípicas, correlaciones genéticas, crecimiento, ganancia genética, heredabilidad, intensidad de selección.

## ABSTRACT

In Mexico, *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl is one of the forest tree species of major ecological (for its wide geographical distribution), and economic importance (for the resin extraction in natural stands). More intensive exploitation will require establishing commercial plantations, which could be multipurpose: for resin tapping and wood. The present study aimed to explore the genetic control (heritability) of the growth characteristics for total height (HGT), stem base diameter (DIAM), diameter at breast height (DBH) of half-sib progenies from trees originally selected for its resin yield. All these in order to assess the feasibility of a multipurpose breeding program. In 2011, it was established a progeny trial in Michoacán, Mexico, with 27 open-pollinated half-sib families in an experimental design of 10 randomized complete blocks. Five years after its establishment, the mean values were HGT = 5.5 m, in DIAM of 13.4 cm, and DBH = 10.4 cm. We found statistically significant differences among families for all the characteristics. Narrow-sense heritability at individual level ( $b^2_i$ ) was: HGT = 0.15, DIAM = 0.22, and DBH = 0.17; at family mean level ( $b^2_f$ ) it was 0.44, 0.54, and 0.47, respectively. At an intensity of selection of the best individuals of  $i = 1.4$ , the genetic gains for HGT, DIAM, and DBH were 3.9, 5.2, and 5.0%, respectively. If, in the future, it is demonstrated that there is an association between diameter and resin yield, it would be feasible to increase both traits through the selection of the best individuals with the greatest diameters.

**KEYWORDS:** genetic control, phenotypic correlations, genetic correlations, growth, genetic gain, heritability, selection intensity.

## INTRODUCCIÓN

*Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. tiene amplia variación genética por la diversidad de ambientes en los que se encuentra de manera natural (Dvorak, Gutiérrez, Osorio, Hodge y Brawner, 2000). Su distribución geográfica Norte-Sur comprende cerca de 3000 km, desde el noroeste y noreste de México hasta el centro de Nicaragua (Dvorak *et al.*, 2000). En México se encuentra en la Sierra Madre Oriental, en la Sierra Madre Occidental y en la zona de transición sur (hacia la selva seca caducifolia) del Eje Neovolcánico (Gutiérrez-Vázquez, Gómez-Cárdenas, Gutiérrez-Vázquez y Mallén-Rivera, 2013). Es una de las especies con mayor variación altitudinal en México (en parte debido a su gran distribución Norte-Sur), que va desde los 200 m s. n. m. en el noroeste de México hasta los 2500 m s. n. m. Sin embargo, su óptimo se localiza entre 1200 m s. n. m. y 1800 m s. n. m. (Dvorak *et al.*, 2000).

La madera de *P. oocarpa* proveniente de bosques naturales es de gran importancia como producto de exportación en varios países de América Central (especialmente en Honduras) (Dvorak *et al.*, 2000). Si bien se han establecido plantaciones forestales comerciales con fines maderables, lo han sido como especie exótica (fuera de América Central y México; Dvorak *et al.*, 2000), en zonas tropicales y subtropicales de Colombia, en la zona del Cerrado de Brasil y en varios países de África como Congo, Sudáfrica y Zambia (Gavidia, 1978; Viveros-Viveros, Guzmán-Reyna y Sáenz-Romero, 2005).

En México, la madera de *P. oocarpa* se destina a aserrío, triplay, chapa, celulosa, papel, cajas de empaque, construcciones, duelas y se usa en ebanistería (Zamora-Serrano, 1981; Olvera-Coronel, 1985; Quiroz-Carranza y Magaña-Alejandro, 2015). Particularmente en zonas marginadas, es amplio su uso como leña-combustible. Sin embargo, su relativamente mala conformación de fuste, y lento crecimiento respecto a otras especies como *Pinus pseudostrobus* o *P. patula*, hacen de *P. oocarpa* una especie menos competitiva para aserrío en México (Olvera-Coronel, 1985).

En contraste, la especie se destaca por su capacidad para la producción de resina en varios países de América Latina (Perry, 1991). En México, justamente su principal uso es la extracción de resina para obtener brea, aguarrás y sus derivados (Gonçalves-de Oliveira, 1987). En particular el Estado de Michoacán produce 94% de las aproximadamente 24 000 toneladas anuales de la producción nacional (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales [Semarnat], 2017).

A pesar de su gran importancia para la producción de resina y amplia distribución geográfica en México, el interés forestal por esta especie ha sido marginal (Viveros-Viveros *et al.*, 2005). Esto se refleja en la ausencia de plantaciones comerciales y programas de mejoramiento genético para esta especie en México (los ensayos de procedencias en general se encuentran fuera de México; Greaves 1979; Dvorak *et al.*, 2000). Si bien no es una especie amenazada o en peligro de extinción (Semarnat, 2010), el cambio de uso de suelo está reduciendo de manera importante su distribución natural. En el estado de Michoacán, por ejemplo, su intervalo natural de distribución coincide con el de las huertas de aguacate, las cuales se han expandido significativamente a costa de los rodales naturales de *P. oocarpa* (Sáenz-Romero y Tapia-Olivares, 2003; Sáenz-Romero, Guzmán-Reyna y Rehfeldt, 2006; Gutiérrez-Vázquez *et al.*, 2013). Esta paradójica situación subraya la importancia de las poblaciones naturales de *P. oocarpa* como un valioso recurso genético que es necesario conservar (Mendizábal-Hernández, Alba-Landa y Rebollo-Camacho, 1999; Gutiérrez-Vázquez *et al.*, 2013).

La presión de uso de los rodales naturales de *P. oocarpa* se podría reducir estableciendo plantaciones comerciales en México de uso múltiple: para producción de resina y de madera (Aguiar, Shimizu, Sousa, Resende, Menezes-Freitas, Teixeira-de Moraes y Sebbenn, 2012), tal como se ha desarrollado con éxito en Brasil (Neves, Martins, Miyasawa y Moura, 2001). Para hacer las plantaciones comerciales rentables e internacionalmente competitivas, sería necesario incrementar su productividad mediante programas de



mejoramiento genético que consideren simultáneamente el mejoramiento de los caracteres relacionados con la producción de resina y de madera. Ello requiere de ensayos de progenies que permitan cuantificar el control genético (heredabilidad) de tales caracteres (Kemp, 1973; Svensson, McKeand, Allen y Campbell, 1999; Romanelli y Sebbenn, 2004; Aguiar *et al.*, 2012; Gutiérrez, Ipinza y Barros, 2015). Los objetivos del presente trabajo se plantearon con la finalidad de valorar la viabilidad de impulsar un programa de mejoramiento genético que incluya el establecimiento de huertos semilleros sexuales, capaces de producir semilla genéticamente mejorada para la producción de madera y de resina. Es de esperar que árboles con una mayor tasa de crecimiento, expresado en mayor diámetro, también sean mejores productores de resina, asociación que se ha encontrado previamente en *Pinus oocarpa* (Reyes-Ramos, Cruz-de León, Martínez-Palacios, Lobit, Ambriz-Parra y Sánchez-Vargas, 2019) y en *P. elliotii* Engelmann (Squillace, 1965).

En un trabajo aparte se publicarán los caracteres relacionados con la producción de resina de las progenies ensayadas.

## OBJETIVOS

El objetivo del presente trabajo fue estimar el control genético (heredabilidad) de caracteres de crecimiento (diámetro y altura del árbol) y el potencial en ganancia genética mediante selección a temprana edad, en progenies de árboles que originalmente fueron seleccionados en rodales naturales por ser altos productores de resina.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Establecimiento y variables medidas del ensayo

Treinta árboles madre fueron seleccionados en rodales naturales con base en el volumen de producción de resina, que estuvieran sanos y que presentaran conos con semilla, tomando como referencia encuestas realizadas a los dueños de las parcelas en aprovechamiento en el Ejido San José de Cañas, Municipio de Ario en el estado de Michoacán, centro-oeste de México. Los árboles candidatos tuvieron un

distanciamiento entre ellos de al menos 100 m (Millar y Libby, 1991) para disminuir el grado de parentesco (Gutiérrez-Vázquez *et al.*, 2013). La ubicación y características de los árboles seleccionados se detallan en Reyes-Ramos *et al.* (2019) y en la figura 1.

Los conos se recolectaron en el mes de febrero de 2011. Posterior a la extracción de semilla, se aplicó un tratamiento pregerminativo, que consistió en remojo con solución de *Trichoderma sp.* a concentración de  $1 \times 10^{11}$  conidias por gramo. Se sembraron las semillas directamente en contenedores de plástico rígido de 170 cm<sup>3</sup> (una semilla por contenedor), manteniendo la identidad de los individuos por familia. Se usó como sustrato una mezcla de turba (50%), vermiculita (20%) y perlita (30%). Las plantas se ordenaron bajo un diseño completamente al azar, en un vivero en Morelia, Michoacán, a una altitud de 1915 m s. n. m., con una temperatura promedio anual de 17.2 °C, una precipitación media anual de 865 mm, y se mantuvieron en vivero por un periodo de 5 meses. Se les aplicó *Trichoderma* vía foliar, cada 22 días, con una solución de 20 litros de agua y 60 g de *Trichoderma* durante los primeros tres meses. Un mes después de la germinación se aplicó fertilizante “iniciador” (N-P-K: 12-61-00) por un periodo de 30 días, posteriormente se aplicó “desarrollo” (N-P-K: 20-07-19) durante tres meses y, por último, se aplicó “finalizador” (N-P-K: 4-25-35).

El ensayo de progenies se estableció en campo en julio (inicio de la temporada de lluvias) de 2011, en el municipio de Ario, Michoacán, a una altitud de 1343 m s. n. m. (Fig. 1). El diseño experimental se organizó en 10 bloques completos al azar, con tres individuos por parcela discontinua. Los árboles se plantaron a marco real a una distancia de 3 m × 3 m entre cada planta en un terreno previamente roturado con arado de disco y se fertilizaron al momento de la plantación. En los años uno, tres, cuatro y cinco del ensayo se midieron las variables: altura total (ALT) y diámetro a la base del tallo (DIAM). Mientras que en los años tres, cuatro y cinco se midió el diámetro a una altura de 1.30 m sobre el nivel del suelo (DAP). El DIAM y el DAP se midieron en los primeros años con un vernier, posteriormente, con forcípula y la ALT con una regla y una

extensión ajustable. En vivero se obtuvo suficiente planta de 27 familias, con las que se estableció el experimento en campo, sin embargo, durante los primeros años de establecido, dos familias tuvieron baja supervivencia, por lo que se eliminaron de los análisis.

### Estadísticas y parámetros genéticos

Se obtuvieron las estadísticas descriptivas con el procedimiento MEANS de SAS; el análisis de la varianza se realizó con el procedimiento GLM, obteniéndose los componentes de varianza con el procedimiento VARCOMP a través del método REML (Statistical Analysis System Institute Inc. [SAS Institute], 2016), para cada edad y variable por separado. Antes de realizar los análisis de varianza, los datos se estandarizaron con el

procedimiento STANDARD con media igual a cero y varianza igual a uno. El modelo lineal aplicado para el análisis del ensayo fue:

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + \varphi_j + \beta\varphi_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

donde:

$Y_{ijk}$  = valor observado de la  $k$ -ésima planta de la  $j$ -ésima familia en el  $i$ -ésimo bloque

$\mu$  = valor promedio de la población

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

$\varphi_j$  = efecto aleatorio de la  $j$ -ésima familia  $[E(\varphi_j) = 0; \text{Var}(\varphi_j) = \sigma^2_\varphi]$

$\beta\varphi_{ij}$  = efecto aleatorio de interacción entre el  $i$ -ésimo bloque y la  $j$ -ésima familia  $[E(\beta\varphi_{ij}) = 0; \text{Var}(\beta\varphi_{ij}) = \sigma^2_{\beta\varphi}]$

$\varepsilon_{ijk}$  = error aleatorio experimental  $[E(\varepsilon_{ijk}) = 0; \text{Var}(\varepsilon_{ijk}) = \sigma^2_\varepsilon]$

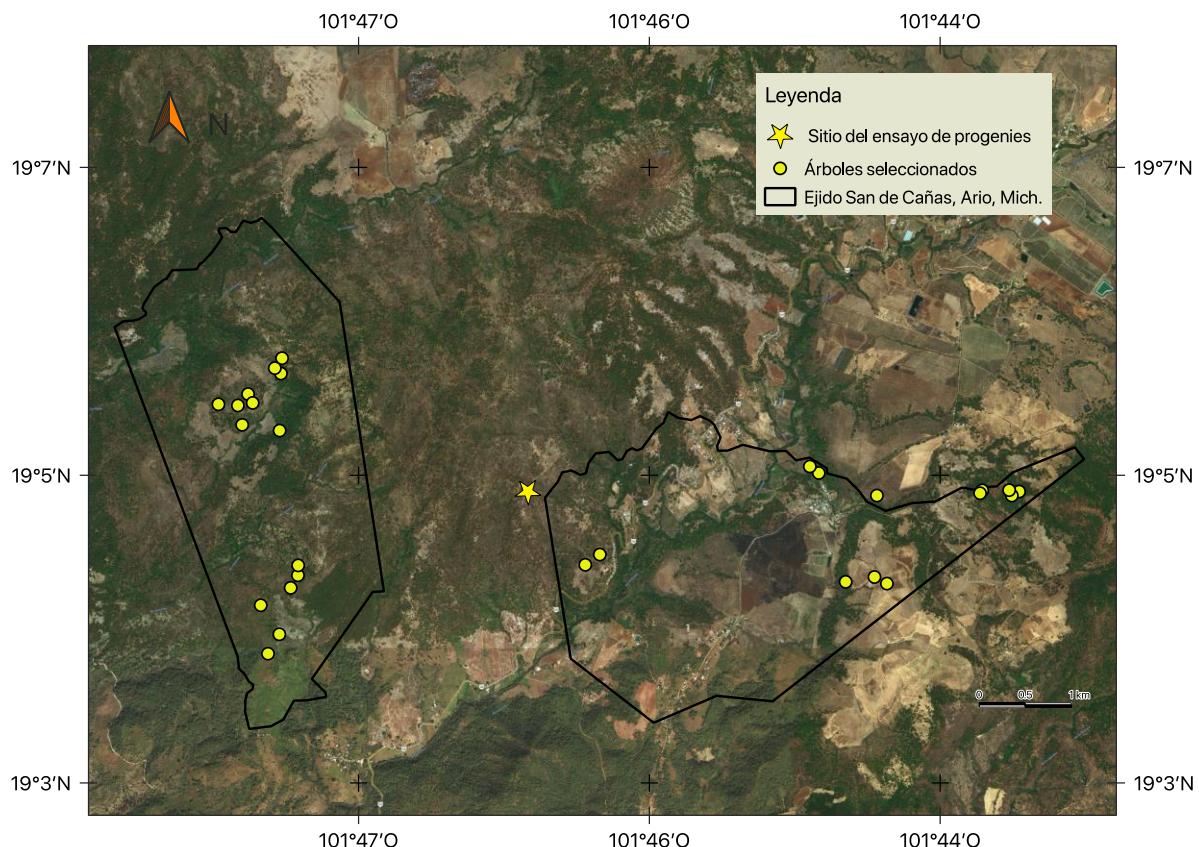


FIGURA 1. Ubicación de árboles seleccionados y del ensayo de progenies en el Ejido San José de Cañas, Municipio de Ario, estado de Michoacán.



El coeficiente de variación genética ( $CV_g$ ) se calculó mediante la siguiente ecuación (Salaya-Domínguez, López-Upton y Vargas-Hernández, 2012):

$$CV_g = [(\sigma_f^2)^{0.5} / \bar{x}] (100)$$

donde:

$\sigma_f^2$  = varianza de familia

$\bar{x}$  = media general

La heredabilidad a nivel de media de familias se estimó para cada una de las variables mediante las fórmulas propuestas por Zobel y Talbert (1984). Las heredabilidades a nivel individual se estimaron con un coeficiente de determinación genética de tres (Griffin y Cotterill, 1988; Hardner y Potts, 1995; Farfán-Vázquez, Jasso-Mata, López-Upton, Vargas-Hernández, Ramírez-Herrera, 2002; White, Adams y Neale, 2007) para evitar sobreestimar los parámetros genéticos (Namkoong, 1966). Se considera que entre las familias de polinización abierta existe una mayor variación debido a que hay una mayor probabilidad de polinización por árboles cercanos (Squillace, 1974) y por ello, existe cierta probabilidad de autofecundación (Sorensen y Miles, 1974). Por lo anterior, se consideró que la correlación genética entre medios hermanos obtenidos por polinización libre es de 0.33 (Farfán-Vázquez *et al.*, 2002). Las ecuaciones utilizadas en el presente trabajo fueron las siguientes:

$$b^2_i = 3\sigma_f^2 / (\sigma_f^2 + \sigma_{bf}^2 + \sigma_e^2)$$

$$b^2_f = \sigma_f^2 / [\sigma_f^2 + (\sigma_{bf}^2/b) + (\sigma_e^2/nb)]$$

donde:

$\sigma_f^2$  = varianza de familia

$\sigma_{bf}^2$  = varianza de la interacción de bloque por familia

$\sigma_e^2$  = varianza del residual

$b$  = número de bloques

$n$  = media armónica del número de individuos en cada unidad experimental

La ecuación utilizada para determinar la media armónica fue:

$$MH = \frac{n}{\sum(f_i/y_i)}$$

donde:

$MH$  = media armónica

$n$  = número de datos

$f_i$  = valor de cada frecuencia

$y_i$  = cada valor observado correspondiente a la variable de interés

En este caso,  $b$  fue igual a 10 hasta el año cuatro y a 9 en el año cinco, y  $MH$  varió de 2.29 en el año uno a 1.64 en el año cinco. La heredabilidad de medias de familias se consideró baja si los valores fueron menores a 0.20, media entre 0.20 y 0.50, y alta cuando fue mayor a 0.50 (Stanfield, 1971; Pistorale, Abbott y Andrés, 2008).

El error estándar de la heredabilidad  $EE(b^2)$  se estimó mediante la fórmula modificada de Jayaraman (1999):

$$EE(b^2) = (1 - b^2/3)[1 + nb - 1](b^2/3)/[(nb/2)(nb - 1)(f - 1)]^{0.5}$$

$$EE(b^2) = (1 - t)(1 + nbt)/[(nb(f - 1))/2]^{0.5}$$

donde:

$t$  = correlación intraclasa (1/3 de la heredabilidad individual)

$n$  = media armónica de individuos

$b$  = número de bloques del ensayo

$f$  = número de familias en el ensayo

Las correlaciones fenotípicas y genéticas entre ALT, DIAM y DAP se calcularon para cada una de las edades y se estimaron con base en el coeficiente de correlación de Pearson. Las correlaciones genéticas se calcularon con la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1996):

$$r_{gxy} = \sigma_{fxg} / \sigma_{fx} \sigma_g$$

donde:

$r_{gxy}$  = correlación genética entre  $x$  e  $y$  evaluada sobre los mismos individuos

$\sigma_{f_{xy}}$  = covarianza de familia entre  $x$  e  $y$

$\sigma_{fx}$  y  $\sigma_{fy}$  = desviaciones estándar de familia de las variables  $x$  e  $y$

La covarianza  $\sigma_{f_{xy}}$  se estimó con la siguiente ecuación (White y Hodge, 1989):

$$\sigma_{f_{xy}} = [ \sigma_{f(x+y)} - (\sigma_{fx} + \sigma_{fy}) ] / 2$$

La ganancia genética se estimó mediante la siguiente fórmula (Diao, Hou, Xie y Sun, 2016):

$$\Delta G (\%) = \frac{i h_i^2 \sqrt{\sigma_P^2}}{\bar{X}} \times 100$$

donde:

$i$  = intensidad de selección

$h_i^2$  = heredabilidad a nivel individual

$\sigma_P^2$  = varianza fenotípica total

$\bar{X}$  = media de la población

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La supervivencia promedio del ensayo en el año cinco (2016) fue 59%. El porcentaje de supervivencia de las

familias osciló entre 27% y 84%. El número promedio de individuos por familia al final de las evaluaciones fue de 13.8 individuos. Las familias con mayor número de individuos representados en el ensayo fueron dos con 26 y 28 individuos, respectivamente.

### Características fenotípicas de las progenies

Las progenies evaluadas en el ensayo alcanzaron en el quinto año, en promedio, una ALT de 5.5 m, un DIAM de 13.4 cm y un DAP de 10.4 cm (Tabla 1). Los incrementos medios anuales fueron de 1.1 m para ALT, 2.7 cm para DIAM y 2.1 cm para DAP. El coeficiente de variación disminuyó conforme avanzó la edad, de entre 41.0% y 40.7% en la edad uno, en las tres variables, hasta entre 16.6% y 20.5% en la edad cinco (Tabla 1); esto sugiere que, con el paso del tiempo, el ambiente tuvo cada vez menor influencia sobre el desarrollo del ensayo (Franklin, 1979; Costa y Durel, 1996; Farfán-Vásquez et al., 2002) (Tabla 1). Las diferencias entre las familias fueron de 0.12 m para ALT el primer año a 1.67 para ALT en el año cinco, de 0.27 cm a 2.85 cm para DIAM y de 1.47 cm a 3.57 cm para DAP (Tabla 1).

TABLA 1. Estadísticas descriptivas para cada variable y año de crecimiento (expresado como subíndice) en campo en un ensayo de progenies de *Pinus oocarpa* en el Municipio de Ario, Michoacán.

Variable año	$\bar{X} \pm \text{ErrEst}$	Mínimo	Máximo	DesEst	CV	AmpFam
ALT <sub>1</sub>	0.22±0.00	0.04	0.56	0.09	40.97	0.12
ALT <sub>3</sub>	2.22±0.03	0.70	4.30	0.57	25.46	0.63
ALT <sub>4</sub>	3.53±0.03	1.40	5.60	0.68	19.19	0.95
ALT <sub>5</sub>	5.51±0.05	2.30	7.95	1.00	18.07	1.67
DIAM <sub>1</sub>	0.54±0.01	0.19	1.51	0.22	40.67	0.27
DIAM <sub>3</sub>	6.37±0.07	0.94	9.52	1.46	22.99	1.92
DIAM <sub>4</sub>	9.93±0.08	3.41	14.92	1.72	17.35	2.32
DIAM <sub>5</sub>	13.44±0.12	5.00	19.20	2.23	16.59	2.85
DAP <sub>3</sub>	2.69±0.05	0.63	6.31	1.08	40.03	1.47
DAP <sub>4</sub>	6.15±0.08	1.42	10.36	1.68	27.25	2.41
DAP <sub>5</sub>	10.38±0.11	4.00	16.40	2.13	20.48	3.57

$\bar{X} \pm \text{ErrEst}$  = valor promedio±error estándar; DesEst = desviación estándar; CV = coeficiente de variación; AmpFam = amplitud de familias (el mayor valor promedio de familia menos el menor valor promedio de familia) ALT<sub>1</sub>-ALT<sub>5</sub>, DIAM<sub>1</sub>-DIAM<sub>5</sub>, DAP<sub>3</sub>-DAP<sub>5</sub> = altura total (m), diámetro a la base del tallo (cm) y diámetro normal (cm, a la altura de 1.30 m del nivel del suelo) en los diferentes años después de la plantación en campo (1, 3, 4, 5).



Las dos mejores familias a partir del tercer año para ALT fueron las familias 45 y 61; en DIAM y DAP se observó lo mismo que en ALT; a partir de la edad de cuatro años, la mejor familia para DIAM y DAP fue la familia 45 (Tabla 2).

La comparación del crecimiento promedio entre familias con otros ensayos previos resulta difícil, en el sentido de que no siempre se registran edades comparables y la influencia del clima y suelo del sitio de ensayo son determinantes. Dicho lo anterior, se podría decir que los promedios entre familias del presente ensayo a los cinco años de edad a la plantación, fueron similares en ALT a los obtenidos en el año seis en procedencias de *P. oocarpa* originadas de Guatemala, Honduras, Nicaragua y Belice evaluadas en Tanzania (5.7 m (Mugasha, Chamshamaa, Iddi y Nshubemuki, 1996), aunque inferiores en ALT y DAP (en 35% y 30%, respectivamente) en comparación con un ensayo de procedencias de *P. oocarpa* de Honduras y Guatemala a la misma edad (cinco años), ensayadas en Brasil (Moura, Dvorak y Hodge, 1998).

### Componentes de la varianza

Se detectaron diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ) entre las familias, en todas las variables estudiadas, a partir de los tres años, con excepción de la variable DIAM a los tres años de edad. Esto indica que existe variabilidad genética significativa entre las familias evaluadas (Tabla 3) y, por tanto, que es factible obtener ganancias genéticas a partir de la selección de los mejores genotipos no antes de los tres años de edad a la plantación (Resende, Souza, Higa y Stein, 1991).

La varianza de familia ( $\sigma^2_f$ ) para DIAM y DAP incrementa su contribución a la varianza total conforme se incrementa la edad, hasta llegar a 6.8% y 5.2%, respectivamente (Tabla 3). Si el diámetro del árbol es un carácter asociado positivamente al potencial de producción de resina (Squillace 1965), estos resultados sugieren que es recomendable realizar selección de los individuos o familias con base en el diámetro (basal o a la altura del pecho) a la edad de cinco años.

**TABLA 2.** Valores de las características promedio de crecimiento de las tres mejores familias de un ensayo de progenies de *Pinus oocarpa* en el municipio de Ario, Michoacán.

Edad (años)	ALT (m)				DIAM (cm)				DAP (cm)	
	Fam	Prom±err	CV%	Fam	Prom±err	CV%	Fam	Prom±err	CV%	
1	65	0.31±0.04	38.57	60	0.68±0.19	61.74	-	-	-	
1	14	0.30±0.08	43.23	65	0.63±0.05	21.52	-	-	-	
1	15	0.26±0.02	33.95	09	0.62±0.06	48.90	-	-	-	
3	61	2.60±0.16	27.40	45	7.42±0.17	3.17	45	3.56±1.28	50.85	
3	09	2.58±0.16	28.03	14	7.23±0.92	12.74	09	3.37±0.27	36.18	
3	45	2.57±0.77	42.37	61	6.90±0.33	21.38	40	3.31±0.59	50.67	
4	45	4.05±0.95	33.17	45	11.26±1.36	17.13	45	7.73±1.77	32.38	
4	09	4.00±0.19	21.91	55	10.69±0.25	11.05	09	6.93±0.40	26.51	
4	61	3.91±0.15	17.15	12	10.68±0.38	17.08	14	6.83±0.65	16.38	
5	45	6.58±1.08	23.12	45	14.60±1.40	13.56	45	12.45±1.55	17.61	
5	61	6.06±1.93	14.23	19	14.53±0.42	11.27	19	11.43±0.40	13.43	
5	19	5.95±1.50	9.75	67	14.29±0.32	10.47	64	11.26±0.50	14.04	

Se indica el error estándar (±err).

Prom = promedio por familia. Err = error estándar; CV % = coeficiente de variación en porcentaje

TABLA 3 Coeficiente de variación genética y componentes de varianza de un ensayo de progenies de *Pinus oocarpa* en el municipio de Ario, Michoacán.

Variable	año	$Pr > F$	$n_{fam}$	$n_{bloq}$	$CV_g \%$	$CV_p \%$	$\sigma^2_{FAM} \%$	$\sigma^2_{ERR} \%$
ALT <sub>1</sub> (m)		0.46	2.29	10	0.0	41.0	0.1	92.5
DIAM <sub>1</sub> (cm)		0.57	2.29	10	0.0	40.6	0.0	90.2
ALT <sub>3</sub> (m)		0.00	1.76	10	5.9	25.6	6.3	74.5
DIAM <sub>3</sub> (cm)		0.20	1.74	10	2.7	23.6	1.5	81.8
DAP <sub>3</sub> (cm)		0.00	1.64	10	6.3	39.7	2.4	78.6
ALT <sub>4</sub> (m)		0.00	1.74	10	5.1	19.3	7.0	76.8
DIAM <sub>4</sub> (cm)		0.04	1.74	10	3.8	17.7	4.0	86.7
DAP <sub>4</sub> (cm)		0.00	1.75	10	5.6	28.0	4.6	82.5
ALT <sub>5</sub> (m)		0.05	1.69	9	3.6	18.2	4.2	75.1
DIAM <sub>5</sub> (cm)		0.00	1.68	9	3.9	16.7	6.8	80.1
DAP <sub>5</sub> (cm)		0.02	1.68	9	4.4	20.5	5.2	81.7

ALT = altura total; DIAM = diámetro basal; DAP = diámetro a la altura del pecho (1.30 m);  $Pr > F$  = significancia de la prueba de hipótesis para la diferencia entre familias;  $n_{fam}$  = media armónica del número de individuos por familia por bloque;  $n_{bloq}$  = número de bloques;  $CV_g$  = coeficiente de variación genética en porcentaje;  $CV_p\%$  = coeficiente de variación fenotípica en porcentaje;  $\sigma^2_{FAM} \%$  = varianza de familia en porcentaje de contribución a la varianza total;  $\sigma^2_{ERR} \%$  = varianza del error en porcentaje de contribución a la varianza total.

Como es común en ensayos de progenie de medios hermanos, en los que existe una gran variación entre individuos de la misma familia, la varianza del error ( $\sigma^2_e$ ) fue el componente que tuvo mayor contribución a la varianza total para las tres variables en todas las edades (Tabla 3). Esto, eventualmente, permitiría hacer una selección de mejores individuos dentro de familias (Farfán-Vázquez et al., 2002).

#### Heredabilidad individual y de media de familias

Las heredabilidades, tanto a nivel individual ( $b^2_i$ ) como de media de familias ( $b^2_f$ ), en general aumentaron con la edad (Tabla 4). Por ejemplo, DIAM a la edad de cinco años tuvo valores muy promisorios para realizar selección con base en ese carácter y edad:  $b^2_i = 0.22$  y  $b^2_f = 0.54$ . Por ello, se confirma la tendencia de los datos que sugieren que es recomendable realizar la selección a la edad de cinco años con base en el diámetro.

En concordancia con la falta de significancia de la variación entre familias a la edad de un año (Tabla 3), la heredabilidad a esa edad tuvo un valor de cero en DIAM y en ALT presentó valores muy bajos ( $b^2_i=0.003$ ;  $b^2_f=0.03$ ). Esto puede deberse a que a temprana edad aún no se expresa plenamente el potencial de crecimiento de cada familia y al proceso de adaptación después de la plantación en campo (Cotterill y Dean, 1988). El mismo patrón de variación ha sido observado en *P. ponderosa* (Namkoong y Conkle, 1976), *Pseudostuga menziesii* (Franklin, 1979) y *P. radiata* (Cotteril y Dean, 1988).

Los resultados de  $b^2_i$  obtenidos en este estudio fueron similares a los obtenidos en ensayos de progenies de otras especies forestales, para los que en general se han registrado valores de  $b^2_i$  entre 0.10 y 0.30 (Cornelius, 1994; White et al., 2007). Por ejemplo, los valores encontrados para ALT a los cinco años de edad ( $b^2_i = 0.15$  y  $b^2_f = 0.44$ ) son similares a los obtenidos para *P. radiata* ensayado en Orozko, España,



a los seis años de edad ( $b^2_{i,ALT} = 0.15$ ) (Arregui, Espinel, Aragonés y Grado, 1999); *P. caribaea* Morelet de cinco años de edad establecido en Chaguamaras, Venezuela (Vásquez y Dvorak, 1996) y otro de cinco años establecido en El Amparo, Colombia ( $b^2_{i,ALT,5} = 0.24$ ); *P. chiapensis* (Mart.) Andresen en Los Guadales, Colombia ( $b^2_{i,ALT,5} = 0.28$ ); *P. tecunumanii* (Schw.) Eguiluz et Perry en San José, Colombia y Wilgeboom, Sudáfrica ( $b^2_{i,ALT,5} = 0.32$ ;  $b^2_{i,ALT,5} = 0.41$ ) (Vásquez y Dvorak, 1996); *P. patula* Sitio 2 en Acochotlán, Puebla ( $b^2_{i,ALT,5} = 0.33$ ) (Salaya-Domínguez *et al.*, 2012) y en Sitio 1 Aquixtla, Puebla ( $b^2_{i,ALT,5} = 0.09$ ) (Salaya-Domínguez *et al.*, 2012).

Los valores de  $b^2_f$  presentaron un patrón similar al observado en la  $b^2_i$  (Tabla 4), con valores más altos que esta última, y con una tendencia a incrementarse con la edad. Algunos estudios han demostrado que la  $b^2_f$  se incrementa con la edad, debido a la acumulación del crecimiento derivado de la expresión de un potencial de crecimiento diferencial entre familias, medible hasta antes de que la competencia impida una cuantificación robusta de tal diferenciación (Namkoong y Conkle, 1976; Franklin, 1979; Costa y Durel, 1996; Ignacio-Sánchez, Vargas-Hernández,

López-Upton y Borja-de la Rosa, 2005). Los valores de  $b^2_f$  de *P. oocarpa* en este estudio fueron mayores comparados con los valores estimados para *P. patula* en dos sitios ( $b^2_{f,ALT,5} = 0.17, 0.27$ ;  $b^2_{f,DAP} = 0.19, 0.25$ ) (Salaya-Domínguez *et al.*, 2012). Los valores de  $b^2_f$  sugieren que hay un importante potencial de selección entre las familias (Sebbenn, Arantes, Boas y Freitas, 2008). En promedio, los valores de heredabilidad más altos se observaron para las características del diámetro a la edad cinco, lo cual indica que este será un rasgo importante en la selección temprana.

### Correlaciones fenotípicas y genéticas entre caracteres

Las correlaciones fenotípicas entre cada par de variables en el caso de *P. oocarpa* fueron de medias a altas y en todos los casos positivas. Los valores de correlación más altos se observaron entre DIAM y DAP a la edad de cinco años ( $r_{f,5(DIAM-DAP)} = 0.86$ ) y entre ALT con DAP a la edad de tres y cuatro años ( $r_{f,3(ALT-DAP)} = 0.82$ ,  $r_{f,4(ALT-DAP)} = 0.81$ ), lo que demuestra una cercanía entre los pares de variables (Tabla 5).

TABLA 4. Heredabilidades en diferentes edades (1, 3, 4 y 5 años) en un ensayo de progenies de *Pinus oocarpa* en el municipio de Ario, Michoacán.

Variable año	$h^2_i$	$EE h^2_i$	$h^2_f$	$EE h^2_f$
ALT <sub>1</sub>	0.003	0.013	0.03	0.062
DIAM <sub>1</sub>	0.00	0.013	0.00	0.060
ALT <sub>3</sub>	0.21	0.034	0.54	0.124
DIAM <sub>3</sub>	0.05	0.022	0.23	0.088
DAP <sub>3</sub>	0.08	0.025	0.29	0.099
ALT <sub>4</sub>	0.23	0.036	0.58	0.150
DIAM <sub>4</sub>	0.13	0.028	0.42	0.115
DAP <sub>4</sub>	0.13	0.028	0.47	0.117
ALT <sub>5</sub>	0.15	0.032	0.44	0.124
DIAM <sub>5</sub>	0.22	0.038	0.54	0.146
DAP <sub>5</sub>	0.17	0.034	0.47	0.130

Edad = Fecha de medición de variables de crecimiento,  $h^2_i$  = heredabilidad individual;  $EE(h^2_i)$  = error estándar,  $h^2_f$  = heredabilidad de media de familias.

TABLA 5. Correlaciones fenotípicas ( $r_{fxy}$ ) y genotípicas ( $r_{gxy}$ ) entre variables de crecimiento en un ensayo de progenies de *Pinus oocarpa* en el municipio de Ario, Michoacán.

Correlaciones	Edad	ALT-DIAM	DIAM-DAP	ALT-DAP
$r_{fxy}$	1	0.31	.	.
	3	0.60	0.53	0.82
	4	0.68	0.75	0.81
	5	0.68	0.86	0.77
$r_{gxy}$	1	0	.	.
	3	0.91	0.72	0.95
	4	0.72	0.86	0.92
	5	0.74	0.96	0.95

$r_{f(XY)}$  = correlación fenotípica;  $r_{g(XY)}$  = correlación genotípica; ALT = altura total; DIAM = diámetro basal; DAP = diámetro normal (1.30 m).

Las correlaciones genéticas en *P. oocarpa* en este estudio fueron altas y positivas, lo cual confirma que existe una fuerte asociación entre los caracteres de crecimiento evaluados y que la selección para una de las características tendrá un impacto positivo en mejorar otra (Resende *et al.*, 1991; White *et al.*, 2007; Macedo, Menezes-Freitas, Teixeira-de Moraes, Zanata, Sebbenn, 2013). El grado de correlación fenotípica ( $r_f = 0.86$ ) y genotípica ( $r_g = 0.96$ ) más alto a la misma edad se encontró para la asociación DIAM y DAP en el quinto año del ensayo; esto probablemente debido al alto grado de relación que naturalmente presentan entre sí ambos caracteres, derivado del factor de forma del fuste. Sin embargo, en promedio, el grado de correlación genética fue más alto para la asociación entre ALT y DAP ( $r_g | 3, 4, 5 \text{ (ALT-DAP)} = 0.92 \text{ a } 0.95$ ; Tabla 4). Esta correlación sugiere que entre las dos características la interacción genotípico por ambiente fue menor (Paludziszyn-Filho, Cunha-Fernandes y Resende, 2002). Los valores observados coinciden con la mayoría de los estudios de especies forestales que han demostrado una fuerte correlación genética entre este par de variables (Arregui *et al.*, 1999; Farfán-Vázquez *et al.*, 2002; Morales-González, López-Upton, Vargas-Hernández, Ramírez-Herrera y Gil-Muñoz, 2013).

En general, las correlaciones genéticas fueron superiores a las respectivas correlaciones fenotípicas, lo que indica que la contribución de los factores genéticos en la expresión de los caracteres fue mayor en comparación con los factores ambientales (Fernando-Amabile, Gelape-Faleiro, Capettini, Peixoto y Sayd, 2015).

Por otro lado, dado que la alta capacidad de producción de resina y las características de crecimiento también parecen ser variables genéticamente correlacionadas (Rodrigues, Azevedo, Sobreiro, Pelissari y Fett-Neto, 2008; Zeng, Zhang, He, Lian, Cai, Wang y Luo, 2013; Lai, Dong, Yi, Sun, Zhang, Fu, Xu, Lei y Zhang, 2017), se puede suponer que no solamente se logrará una mejora en la producción de resina sino que se puede realizar una selección para lograr ganancias en la productividad de madera. La selección de DAP en este caso es más deseable que la selección con base en DIAM o ALT, ya que es el carácter de crecimiento que está más probablemente relacionado con el volumen de producción de resina (Squillace, 1965; Rodrigues *et al.*, 2008; Zeng *et al.*, 2013). Esto coincide con lo encontrado por Squillace (1965), en árboles de *P. elliottii* de 19 años de edad, que la correlación genética entre ambas variables permitía aumentar el rendimiento de resina al doble y al mismo tiempo lograr una ganancia de 6% en el crecimiento del DAP.



## Respuesta a la selección

En el presente estudio se determinó seleccionar 20% de los árboles con base en las características de crecimiento evaluadas con un índice de selección de  $i = 1.4$ . Los resultados sugieren que la edad óptima para la selección de la característica de DAP es el año cinco y que tomando en cuenta la alta heredabilidad obtenida y la variación fenotípica, se podría esperar un aumento de 4.95% en esta característica en la misma edad en la próxima generación (Tabla 6). Para el DIAM se esperaría un aumento similar de 5.19%. En el caso de la ALT los resultados indican que se obtendría 4% de ganancia en la siguiente generación. En coníferas, estimar los valores de la respuesta a la selección a la edad de cinco años puede parecer prematuro, dada la longevidad de las especies (White, Hodge y Powell, 1993; Wu, 1999). Sin embargo, diversos estudios con otras especies demuestran la existencia de correlación alta entre las ganancias genéticas estimadas a edades tempranas y ganancias obtenidas al final del turno (White *et al.*, 1993; Wu, 1999).

**TABLA 6.** Ganancia genética (%) esperada, con una intensidad de selección de  $i = 1.4$ , para variables de crecimiento en un ensayo de progenies de medios hermanos de *Pinus oocarpa* en el municipio de Ario, Michoacán.

Edad	ALT	DIAM	DAP
1	0.12	0.00	.
3	7.61	1.63	4.48
4	6.26	3.17	5.88
5	3.85	5.19	4.95

ALT = altura total; DIAM = diámetro basal; DAP = diámetro a la altura del pecho (1.30 m).

## CONCLUSIONES

El presente ensayo de progenies permitió detectar una variabilidad genética significativa entre familias de medios hermanos en los caracteres de altura (ALT), diámetro a la base del fuste (DIAM) y diámetro a la altura del pecho (DAP). La existencia de una variación genética aditiva significativa entre familias, indica que es viable obtener ganancias genéticas para esos caracteres mediante selección

de mejores individuos y/o de mejores familias. La edad óptima de selección podría ser el cuarto año de edad (posterior a la plantación en campo) para ALT y el quinto año para DAP y DIAM. Considerando que trabajos previos han demostrado una asociación positiva entre DAP y producción de resina, DAP sería la característica en la que se enfocaría la selección para incrementar la producción de madera. Al tener ganancias genéticas en DAP (del orden de 4%), sería de esperar tener un incremento en la producción de resina. Una limitación de este estudio es que el ensayo se realizó en un solo sitio; futuros ensayos requerirán de varios sitios de campo, para cuantificar la magnitud del efecto del medio ambiente y de la interacción genotipo por medio ambiente, idealmente con un mayor número de familias ensayadas.

## RECONOCIMIENTOS

Se agradece el financiamiento a IFB del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por la beca otorgada a través del Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas (no. becario 285084), y a la Dirección de Planeación Institucional de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) por el Recurso otorgado a través del Programa de Fortalecimiento Institucional PFCE 2017; a la Coordinación de la Investigación Científica de la UMSNH por el financiamiento a NSV.

## REFERENCIAS

- Aguiar, A. V., Shimizu, J. Y., Sousa, V. A., Resende, M. D. V., Menezes-Freitas, M. L.,
- Arregui, A., Espinel, S., Aragónés, A., & de Grado, R. S. (1999). Estimación de parámetros genéticos en un ensayo de progenie de *Pinus radiata* D. Don en el País Vasco. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, 8(1), 119–128.
- Cornelius, J. (1994). Herabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 372-379. doi: 10.1139/x94-050
- Costa, P., & Durel, C. E. (1996). Time trends in genetic control over height and diameter in maritime pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(7), 1209–1217. doi: 10.1139/x26-135

- Cotterill, P. P., & Dean, C. A. (1988). Changes in the genetic control of growth of radiata pine to 16 years and efficiencies of early selection. *Silvae Genetica*, 37(3-4), 138-146.
- Diao, S., Hou, Y., Xie, Y., & Sun, X. (2016). Age trends of genetic parameters, early selection and family by site interactions for growth traits in *Larix kaempferi* open-pollinated families. *BioMedCentral Genetics*, 17(1), 104. doi: 10.1186/s12863-016-0400-7
- Dvorak, W. S., Gutiérrez, E. A., Osorio, L. F., Hodge, H. R., & Brawner, J. T. (2000). *Pinus oocarpa*. En *Conservation and testing of tropical and subtropical forest tree species by the CAMCORE Cooperative*. Raleigh, NC, USA: College of Natural Resources, North California State University.
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. (1996). *Introduction to Quantitative Genetics* (4<sup>a</sup> ed.). Harlow, Essex, England: Longman Group Ltd.
- Farfán-Vázquez, E., Jasso-Mata, J., López-Upton, J., Vargas-Hernández, J. J., & Ramírez-Herrera, C. (2002). Parámetros genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. ayacahuite. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 25(3), 239 - 246.
- Fernando-Amabile, R., Gelape-Faleiro, F., Capettini, F., & Sayd, R. (2015). Estimation of genetic parameters, phenotypic, genotypic and environmental correlations on Barley (*Hordeum Vulgare* L.) grown under irrigation conditions in the Brazilian Savannah. *Interciencia*, 40(4), 255-262.
- Franklin, E. C. (1979). Model relating levels of genetic variance to stand development of four North American conifers. *Silvae Genetica*, 28(5-6), 207-212.
- Garcia, C. H. (1989). Tabelas para classificação do coeficiente de variação. *Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais*, 171.
- Gavidia, A. T. (1978). Produção mundial de sementes em *Pinus* tropicais e sub-tropicais. *Floresta*, 9(2), 9-17.
- Gonçalves-de Oliveira, J. (1987). *Avaliação da produção de resina en progénies de Pinus elliottii em idade juvenil*. Tesis de maestría, Universidade Federal de Paraná, Brasil. Recuperado de <https://www.acervodigital.ufpr.br/handle/1884/25218>
- Greaves, A. (1979). Descriptions of seed sources and collections for provenances of *Pinus oocarpa*. *Tropical Forestry Papers*, 13 Oxford, Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford. 1-156.
- Griffin, A. R., & Cotterill, P. P. (1988). Genetic variation in growth of outcrossed, selfed and open-pollinated progenies of *Eucalyptus regnans* and some implications for breeding strategy. *Silvae Genetica*, 37(3-4), 124-131.
- Gutiérrez-Vázquez, B. N., Gómez-Cárdenas, M., Gutiérrez-Vázquez, M. H., & Mallén Rivera, C. (2013). Variación fenotípica de poblaciones naturales de *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl.: en Chiapas. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 4(19), 46-61. doi: 10.29298/rmcf.v4i19.378
- Gutiérrez B., Ipinza R., & Barros, S. (Eds.). (2015). *Conservación de recursos genéticos forestales - Principios y Prácticas*, 1-322.
- Hardner, C. M., & Potts, B. M. (1995). Inbreeding depression and changes in variation after selfing in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus*. *Silvae Genetica*, 44(1), 46-54.
- Ignacio-Sánchez, E., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., & Borja-de la Rosa, A. (2005). Parámetros genéticos del crecimiento y densidad de madera en edades juveniles de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake. *Agrociencia*, 39(4), 469-479.
- Jayaraman, K. (1999). *A statistical manual for forestry research*. Forestry research support programme for Asia and the Pacific. Food and agriculture organization of the United Nations Regional Office for Asia and the Pacific [FAO]. Recuperado de <http://www.fao.org/3/x6831e/x6831e13.htm>
- Kemp, R. H. (1973). International provenance research on Central American pines. *Commonwealth Forestry Review*, 52(1), 55-66.
- Lai, M., Dong, L., Yi, M., Sun, S., Zhang, Y., Fu, L., Xu, Z., Lei, L. & Zhang, L. (2017). Genetic variation, heritability and genotype×environment interactions of resin yield, growth traits and morphologic traits for *Pinus elliottii* at three progeny trials. *Forests*, 8(11), 409.
- Macedo, H. R., Menezes-Freitas, M. L., Teixeira-de Moraes, M. L., Zanata, M., Sebbenn, A. M. (2013). Variação, herdabilidade e ganhos genéticos em progêniens de *Eucalyptus tereticornis* aos 25 anos de idade em Batatais-SP. *Scientia Forestalis*, 41(100), 533-540.
- Mendizábal-Hernández, L., Alba-Landa, J., & Rebolledo-Camacho, V. (1999). Prueba de procedencia/progenie de *Pinus oocarpa* Schiede en el mpio. de E. Zapata, Veracruz México. *Forest Veracruzana*, 1(2), 9-12.
- Millar, C. I., & Libby, W. J. (1991). Strategies for conserving clinal, ecotypic, and disjunct population diversity in widespread species. En Falk, D. A., Holsinger, K. E., & Holsinger, K. E. (Eds.), *Genetics and conservation of rare plants* (pp. 149 - 170). New York: Oxford University Press.
- Moura, V. P. G., Dvorak, W. S., & Hodge, G. R. (1998). Provenance and family variation of *Pinus oocarpa* grown in the Brazilian cerrado. *Forest Ecology and Management*, 109(1-3), 315-322. doi: 10.1016/s0378-1127(98)00265-5
- Morales-González, E., López-Upton, J., Vargas-Hernández, J. J., Ramírez-Herrera, C., & Gil-Muñoz, A. (2013). Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 36(2), 155-162.



Mugasha, A. G., Chamshama, S. A. O., Iddi, S., & Nshubemuki, L. (1996). Survival, growth and wood density of *Pinus kesiya* and *Pinus oocarpa* provenances at Kihanga Arboretum, Sao Hill, Tanzania. *Forest Ecology and Management*, 87(1-3), 1-11.

Namkoong, G. (1966). Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. *Forest Science*, 12(1), 8-13. doi: 10.1093/forestscience/12.1.8

Namkoong, G., & Conkle, M. T. (1976). Time trends in genetic control of height growth in ponderosa pine. *Forest Science*, 22(1), 2-12.

Neves, G.A., Martins, C.A., Miyasawa, J., & Moura, A. F. (2001) *Análise económico-financeira da exploração de Pinus resinifero em pequenos módulos rurais*. Monografia (Especialização em Agribusiness) Universidade de São Paulo, Sorocaba, Brasil.

Olvera-Coronel, L. P. (1985). Descripción anatómica de la madera de siete especies del género *Pinus*. *Boletín Técnico Instituto Nacional de Investigaciones Forestales*, México. pp. 1-73.

Paludzyszyn-Filho, E., Cunha-Fernandes, J. S., & Resende, M. D. V. (2002). Avaliação e seleção precoce para crescimento de *Pinus taeda*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 37(12), 1719-1726.

Perry, J. P. Jr. (1991). *The Pines of Mexico and Central America*. Portland, Oregon, USA: Timber Press Inc.

Pistorale, S. M., Abbott, L. A., & Andrés, A. (2008). Diversidad genética y heredabilidad en sentido amplio en agropíro alargado, *Thinopyrum ponticum*. *Ciencia e Investigación Agraria*, 35(3), 259-264. doi: 10.4067/s0718-16202008000300003

Quiroz-Carranza, J. A., & Magaña-Alejandro, M. A. (2015). Resinas naturales de especies vegetales mexicanas: usos actuales y potenciales. *Madera y Bosques*, 21(3), 171-183. doi: 10.21829/myb.2015.213466

Resende, M. D. V., Souza, S. M., Higa, A. R., Stein, P. P. (1991) Estudo da variação genética e métodos de seleção em teste de progêneres de *Acacia mearnsii* no Rio Grande do Sul. *Boletim de Pesquisa Florestal*, 22/23, 45-59. Recuperado de <http://www.alice.cnptia.embrapa.br/alice/handle/doc/282121>

Reyes-Ramos, A., Cruz-de León, J., Martínez-Palacios, A., Lobit, P. Ch. M., Ambriz-Parra, J. E., Sánchez-Vargas, N. M. 2019. Caracteres ecológicos y dendrométricos que influyen en la producción de resina en *Pinus oocarpa* de Michoacán, México. *Madera y Bosques*, 25(1):1-13. doi.org/10.21829/myb.2019.2511414

Rodrigues, K. C. S., Azevedo, P. C. N., Sobreiro, L. E., Pelissari, P., & Fett-Neto, A. G. (2008). Oleoresin yield of *Pinus elliottii* plantations in a subtropical climate: Effect of tree diameter, wound shape and concentration of active adjuvants in resin stimulating paste. *Industrial Crops and Products*, 27(3), 322-327. doi: 10.1016/j.indcrop.2007.11.010

Romanelli, R. C., & Sebbenn, A. M. (2004). Parâmetros genéticos e ganhos na seleção para produção de resina em *Pinus elliottii* var. *elliottii*, no sul do Estado de São Paulo. *Revista do Instituto Florestal*, 16(1), 11-23. doi: 10.11606/d.11.2019.tde-20191108-115300

Sáenz-Romero, C., & Tapia-Olivares, B. L. (2003). *Pinus oocarpa* isoenzymatic variation along an altitudinal gradient in Michoacán, México. *Silvae Genetica*, 52(5-6), 237-240. doi: 10.1515/sg-2008-0025

Sáenz-Romero, C., Guzmán-Reyna, R. R., & Rehfeldt, G. E. (2006). Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacán, Mexico: implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *Forest Ecology and Management*, 229(1-3), 340-350. doi: 10.1016/j.foreco.2006.04.014

Salaya-Domínguez, J. M., López-Upton, J., & Vargas-Hernández, J. J. (2012). Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia*, 46(5), 519-534.

Sebbenn, A. M., Arantes, F. C., Boas, O. V., & Freitas, M. L. M. (2008). Genetic variation in an international provenance-progeny test of *Pinus caribaea* Mor. var. bahamensis Bar. et Gol., in São Paulo, Brazil. *Silvae Genetica*, 57(1-6), 181-187.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales [Semarnat] (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo*. Diario Oficial de la Federación. México: Semarnat. Recuperado de <http://www.dof.gob.mx/normasOficiales/4254/semarnat/semarnat.htm>

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales [Semarnat] (2017). *Anuario Estadístico de la Producción Forestal*. México, D. F.: Semarnat.

Sorensen, F. C., & Miles, R. S. (1974). Self-pollination effects on Douglas-fir and ponderosa pine seeds and seedlings. *Silvae Genetica*, 23(5), 135-138.

Squillace, A. E. (1965). Combining superior growth and timber quality with high gum yield in slash pine. En 8th South Conference Forest Tree Improvement Proceedings (pp. 73-76).

Squillace, A. E. (1974). Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae genetica*, 23(5), 149-156.

Stanfield, W. D. (1971). *Genética. Teoría y 400 Problemas Resueltos* (2a. ed.) México: McGraw Hill.

Statistical Analysis System Institute Inc. [SAS Institute] (2016). SAS/STAT software para computadora. Version 9.1. Cary, NC, USA.

- Svensson J., McKeand S., Allen H., Campbell, R. 1999. Genetic variation in height and volume of loblolly pine open-pollinated families during canopy closure. *Silvae Genetica*, 48, 204–208.
- Teixeira-de Moraes, M. L., & Sebbenn, A. M. (2012). Genetics of oleoresin production with focus on Brazilian planted forests. En A. G. Fett-Neto, & K.C.S. Rodrigues-Corrêa (Eds.). *Pine resin: biology, chemistry and applications* (pp. 87-106) India: Research Signpost.
- Vásquez, J., & Dvorak, W. S. (1996). Trends in variances and heritabilities with stand development of tropical pines. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(8), 1473-1480. doi: 10.1139/x26-164
- Viveros-Viveros, H., Guzmán-Reyna, R. R. y Sáenz-Romero, C. (2005). Control genético de características de crecimiento en vivero de plántulas de *Pinus oocarpa*. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 28(4), 333–338.
- White, T. L. & Hodge, G. R. (1989). *Predicting breeding values with applications in forest tree improvement*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. doi: 10.1007/978-94-015-7833-2
- White, T. L., Hodge, G. R., & Powell, G. L. (1993). An advanced-generation tree improvement plan for slash pine in the southeastern United States. *Silvae Genetica*, 48(2), 78-83.
- White, T. L., Adams, W. T., & Neale, D. B. (Eds.). (2007). *Forest genetics*. Washington, USA Oxford, UK: CAB International. doi: 10.1079/9781845932855.0000
- Wu, H. X. (1999). Study of early selection in tree breeding. 2. Advantage through shortening the breeding cycle. *Silvae Genetica*, 42(2), 359-371.
- Zamora-Serrano, C. (1981). Algunos aspectos sobre *Pinus oocarpa* Schiede en el estado de Chiapas. *Ciencia Forestal*, 6(32), 3-5.
- Zeng, L. H., Zhang, Q., He, B. X., Lian, H. M., Cai, Y. L., Wang, Y. S., & Luo, M. (2013) Age Trends in genetic parameters for growth and resin-yielding capacity in masson pine. *Silvae Genetica* 62(1-6), 7–17. doi: 10.1515/sg-2013-0002
- Zobel, B., & Talbert, J. (1984). *Applied forest tree improvement*. New York, USA: John Wiley & Sons.

Manuscrito recibido el 8 de agosto de 2019

Aceptado el 28 de marzo de 2020

Publicado el 16 de diciembre de 2020

Este documento se debe citar como:

Fabián-Plesníková, I., Sáenz-Romero, C., Cruz-de-León, J., Martínez-Trujillo, M., Sánchez-Vargas, N. M. (2020). Parámetros genéticos de caracteres de crecimiento en un ensayo de progenies de *Pinus oocarpa*. *Madera y Bosques*, 26(3), e2632014. doi: 10.21829/myb.2020.2632014



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercialCompartirIgual 4.0 Internacional.