

Control genético y selección temprana de *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* en la Mixteca oaxaqueña

Genetic control and early selection of *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* in Mixteca oaxaqueña

Mario Valerio Velasco-García^{1*} , Bertario Sánchez-Rosales² , Martín Gómez-Cardenas³ ,
Adán Hernández-Hernández² 

¹Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP)-Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (Cenid Comef). Av. Progreso número #5, Barrio de Santa Catarina, CP. 04010. Coyoacán, Ciudad de México, México.

²INIFAP-Campo Valles Centrales. Calle Melchor Ocampo #7, Santo Domingo Barrio Bajo, CP. 68200. Villa de Etla, Oaxaca, México.

³INIFAP-Campo Experimental Uruapan. Av. Latinoamericana #1101, Revolución, Uruapan del Progreso, CP. 60150. Michoacán de Ocampo, México.

*Autor de correspondencia: velasco.mario@inifap.gob.mx

Artículo científico

Recibido: 17 de septiembre 2025

Aceptado: 26 de enero 2026

RESUMEN. La Mixteca oaxaqueña presenta tasas altas de deforestación y erosión de suelos. Los pinos nativos tienen potencial para plantarse en esta región, pero la selección temprana de genotipos es necesaria para mayor éxito. El objetivo fue evaluar los parámetros genéticos de variables dendrométricas y determinar las mejores familias de *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* para reforestaciones y plantaciones maderables. En un ensayo de progenies de tres años de edad, conformado por 64 familias se evaluó la variación fenotípica y genética, heredabilidad, correlaciones genéticas y fenotípicas de variables de crecimiento, calidad de fuste y supervivencia. Mediante tres estrategias de selección (E1, E2, E3) se identificaron las mejores familias. La variación fenotípica fue de 22.2 a 42.9% y mucho mayor para supervivencia (115.8%). Las variaciones genéticas aditivas fueron moderadas (6.69 a 12.25%). La heredabilidad individual varió de 0.06 a 0.26 y de medias familias de 0.10 a 0.35. Las correlaciones genéticas y fenotípicas entre variables de crecimiento fueron positivas y significativas. La E1 identificó familias con mayor supervivencia, E3 las de mayor crecimiento y E2 equilibró la supervivencia y el crecimiento; dos familias (Chi04 y Jal14) resultaron selectas por las tres estrategias de selección. La variación y el control genético existente en *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* es adecuado para su mejoramiento. La elección de la estrategia de selección dependerá de si se prioriza la supervivencia en ambientes limitantes o la mejora en caracteres dendrométricos para producción maderable.

Palabras clave: Crecimiento, calidad de fuste, correlaciones genéticas, estrategias de selección, heredabilidad.

ABSTRACT. The Mixteca region of Oaxaca exhibits high rates of deforestation and soil erosion. Native pines have potential for establishment in this region, but early genotype selection is necessary for greater success. This study aimed to evaluate the genetic parameters of dendrometric traits and identify the best families of *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* for reforestation and timber plantations. In a three-year-old progeny trial comprising 64 families, phenotypic and genetic variation, heritability, and genetic and phenotypic correlations of growth, stem quality, and survival traits were evaluated. Three selection strategies (E1, E2, and E3) were used to identify the best-performing families. Phenotypic variation ranged from 22.2 to 42.9% and was much higher for survival (115.8%). Additive genetic variation was moderate (6.69–12.25%). Individual heritability ranged from 0.06 to 0.26, while family-mean heritability ranged from 0.10 to 0.35. Genetic and phenotypic correlations among growth traits were positive and significant. Strategy E1 identified families with higher survival, E3 selected families with greater growth, and E2 balanced survival and growth; two families (Chi04 and Jal14) were selected by all three strategies. The existing variation and genetic control in *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* are adequate for genetic improvement. The choice of selection strategy will depend on whether priority is given to survival under limiting environments or to the improvement of dendrometric traits for timber production.

Keywords: Growth, stem quality, genetic correlations, selection strategies, heritability.

Como citar: Velasco-García M.V, Sánchez-Rosales B, Gómez-Cárdenas M, Hernández-Hernández A, (2026) Control genético y selección temprana de *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* en la Mixteca oaxaqueña. Ecosistemas y Recursos Agropecuarios 13(1): e4790. DOI: 10.19136/era.a13n1.4790.

INTRODUCCIÓN

La deforestación es un problema grave en México, el 76% del territorio presenta distintos grados de afectación, principalmente ocasionados por la agricultura, extracción de recursos naturales y urbanización (Bonilla-Moheno *et al.* 2013, Bolaños *et al.* 2016). La Mixteca oaxaqueña no es la excepción, esta región presenta niveles altos de pérdida y degradación de suelo (Santiago-Mejía *et al.* 2018). La erosión hídrica es uno de los principales factores que contribuyen a la degradación y pérdida de suelo en esta región, debido a la escasa cobertura vegetal (Martínez *et al.* 2015).

A pesar de la información generada sobre la selección de genotipos para reforestar la Mixteca oaxaqueña (Valencia *et al.* 2006, Ortiz *et al.* 2021), esta es aún insuficiente debido a la variación de condiciones ambientales en la región (Kapeller *et al.* 2013, Plancarte 2019); así como por la existencia de interacción genotipo por ambiente (Reyes-Esteves *et al.* 2022). Por otra parte, en los sitios donde ya se tienen plantaciones exitosas para la recuperación de suelos, los dueños desean obtener madera de calidad, por lo que resulta importante seleccionar genotipos que, además de resistir las condiciones restrictivas de humedad y fertilidad de suelos, tengan buen crecimiento y produzcan madera de calidad (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Esto resalta la importancia de establecer ensayos de progenies para determinar parámetros genéticos que permitan conocer la variabilidad, el grado de control genético y la relación genética entre las características de interés (White *et al.* 2007, Hurel *et al.* 2021, Reyes-Esteves *et al.* 2022). Lo anterior, a través de estrategias que permitirán elegir las mejores familias para establecer plantaciones de restauración, maderables y mixtas (Zobel y Talbert 1988) en la región. Por lo anterior, es necesario probar especies nativas de la región, las cuales pueden estar mejor adaptadas y presentar mejores resultados (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). En este contexto, *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* (Lindl.) Shaw (sinonimia de *P. pseudostrobus* var. *oaxacana* Martínez; *P. oaxacana* Mirov) es promisorio para la región Mixteca oaxaqueña (Plancarte 2019); además, tiene la capacidad de fijar carbono (López *et al.* 2017), buen crecimiento (Guzmán-Santiago *et al.* 2024) y su madera es apreciada por su excelente calidad (Machuca-Velasco *et al.* 2012).

Por lo anterior, los objetivos fueron: 1) evaluar el grado de control genético de variables dendrométricas en un ensayo de progenies de *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* establecido en un sitio degradado de la Región Mixteca oaxaqueña, 2) determinar las mejores familias para plantaciones de restauración y maderables, mediante diferentes estrategias de selección. Las hipótesis fueron: 1) el control genético de todas las variables dendrométricas y sus correlaciones son bajas debido a la alta variación inducida por condiciones restrictivas del sitio de ensayo, 2) las estrategias de selección identificarán familias diferentes, debido a la influencia diferenciada de las variables consideradas en cada estrategia de selección.

MATERIALES Y MÉTODOS

Establecimiento del ensayo de progenies

En julio de 2017, 64 árboles de *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* se seleccionaron en tres estados: 42 en Oaxaca (Sierra Juárez), 19 en Chiapas (Sierra Madre de Chiapas) y tres en Veracruz (Sierra Madre Oriental); la base de datos de los árboles superiores se encuentra en la Tabla S1 de Sánchez-

Rosales *et al.* (2025). La recolecta de semillas de estos árboles se realizó entre noviembre de 2017 y febrero de 2018; mientras que, la producción de plantas se realizó de marzo a octubre de 2018, en el Vivero Forestal del Campo Experimental Valles Centrales de Oaxaca (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). En octubre de 2018, un ensayo de progenies con 64 familias se estableció en el paraje Ladera de Espina Blanca (17° 4.120' LN, 97° 3.520' LO, 1 872 m), de la comunidad San Juan Monte Flor, municipio de San Juan Tamazola, Oaxaca, perteneciente a la región Mixteca oaxaqueña (Figura 1).

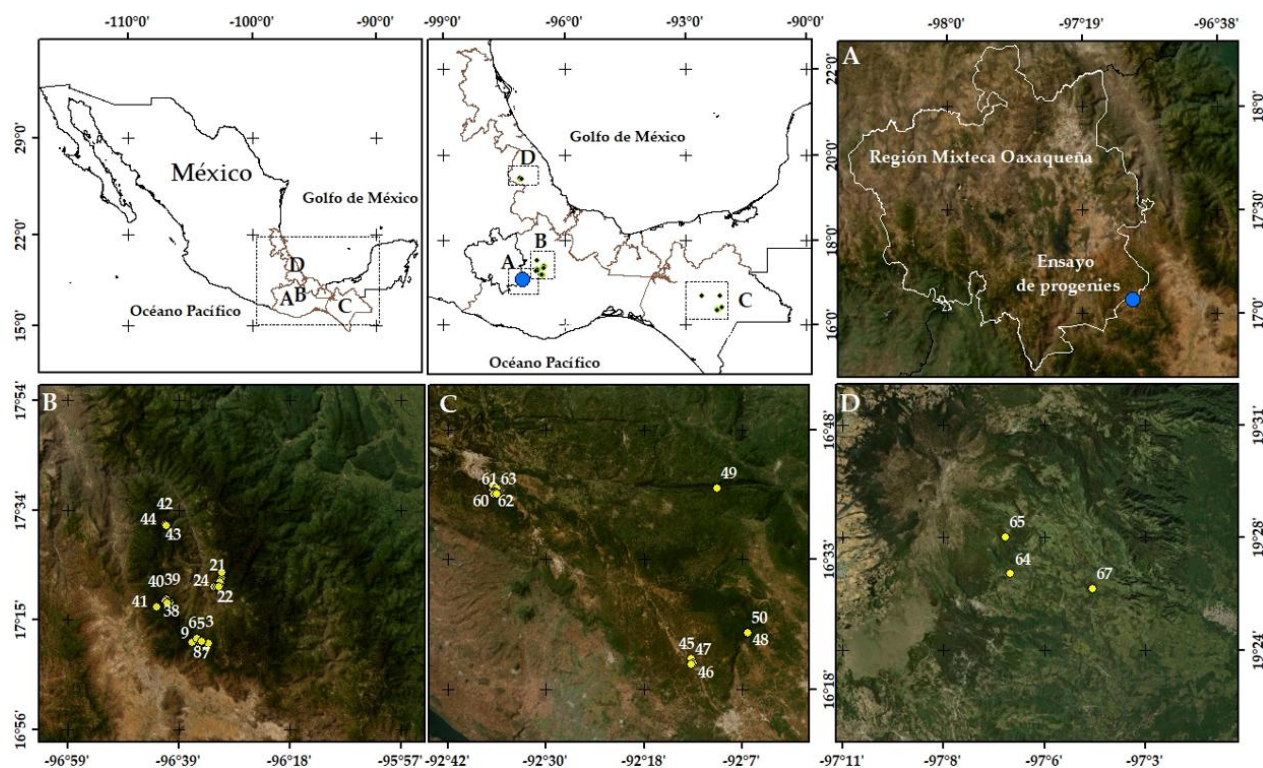


Figura 1. Ubicación del ensayo de progenies (A) en la región Mixteca oaxaqueña y ubicación de los árboles superiores de *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* en las regiones de Sierra Juárez (B), Sierra Madre de Chiapas (C) y Sierra Madre Oriental (D). Los números corresponden al número de árbol superior.

La temperatura y precipitación media anual en el sitio es de 18.4 °C y 723 mm, respectivamente; el suelo es franco arenoso (67, 18 y 15% de arena, limo y arcilla, respectivamente) y con baja fertilidad de suelo (N = 16.19 mg kg⁻¹, P = 2.13 mg kg⁻¹, K = 43.00 mg kg⁻¹, Ca = 1 939.42 mg kg⁻¹, materia orgánica = 0.84% y el pH = 7.04). El experimento se estableció bajo un diseño experimental de bloques completos al azar, con 20 repeticiones y una planta por unidad experimental; en total se plantaron 1 280 plantas sujetas a evaluación, además de una hilera de plantas alrededor para evitar el efecto de borde; el espaciamiento entre hileras y columnas de plantas fue de 3 x 3 m.

Registro de variables

En noviembre de 2018 a cada planta se le midió la altura (m) y diámetro basal (cm), los cuales se consideraron como datos iniciales. En enero de 2022 se registraron las mismas variables de crecimiento y el diámetro de copa (m), este último se midió en dos orientaciones y se obtuvo el promedio. Además, se evaluaron variables de calidad de fuste tales como rectitud de fuste, número

de verticilos, número de ramas, diámetro de ramas (mm) y ángulo de inserción de ramas (°) (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). La rectitud de fuste se evaluó cualitativamente: 1 = muy torcido, 2 = torcido, 3 = ligeramente torcido y 4 = recto (Reyes-Estevés *et al.* 2022); y el resto de las variables se midieron de acuerdo a Sánchez-Rosales *et al.* (2025). Con los datos de la primera (2018) y segunda (2022) medición se obtuvo el incremento periódico de altura (IPA) y de diámetro basal (IPDB) (Imaña y Encinas 2008).

Análisis estadístico

Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se comprobaron con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Todas las variables no cumplieron con ambos supuestos ($p \leq 0.0299$); por tanto, los análisis de varianzas se realizaron con modelos lineales mixtos generalizados ajustados por máxima verosimilitud mediante el procedimiento GLIMMIX de SAS versión 9.4 (SAS 2012). Para cada variable se probaron varias distribuciones y se escogió la de mejor ajuste de acuerdo con los criterios de información de Akaike (AIC) y Bayesiano (BIC). Las ecuaciones de la distribución y del predictor lineal que se usaron para el análisis de varianza de cada variable se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1. Distribuciones de ajuste, predictores lineales y enlaces de mejor ajuste para el análisis de cada variable.

Variables	Distribución	Predictor lineal	Enlace
Incremento periódico de diámetro basal, rectitud de fuste, número de verticilos, número de ramas, diámetro de ramas y ángulo de inserción de ramas	$Y_{ij} \sim \text{Lognormal}(\mu_{ij}, \sigma^2)$	$\mu_{ij} = \mu + B_i + F_j$	Identidad
Incremento periódico de altura	$Y_{ij} \sim \text{Gamma}(\mu_{ij}, \emptyset)$	$\mu_{ij} = \mu + B_i + F_j$	Identidad
Supervivencia	$Y_{ij} \sim \text{Beta}(\mu_{ij}, \emptyset)$	$\log(\mu_{ij}) = \mu + B_i + F_j$	logarítmico
Diámetro de copa	$Y_{ij} \sim \text{Gamma}(\mu_{ij}, \emptyset)$	$\log(\mu_{ij}) = \mu + B_i + F_j$	logarítmico

Y_{ij} es el valor observado para la j -ésima familia en el i -ésimo bloque, μ es la media general, B_i es el efecto fijo del i -ésimo bloque ($i = 1, 2, \dots, 20$), F_j es el efecto aleatorio de la j -ésima familia ($j = 1, 2, \dots, 64$), σ^2 es el parámetro de dispersión asociado a la distribución lognormal, $\emptyset$ es el parámetro de dispersión de la distribución gamma, y $\emptyset$ parámetro de dispersión gamma.

Los componentes de varianzas y covarianzas se obtuvieron con el procedimiento GLIMMIX y el método máxima verosimilitud restringida (REML), el cual es más adecuado cuando no existe un balance adecuado en los datos (Meyer 2007). La heredabilidad individual (h_i^2) y de medias de familias (h_f^2) se obtuvieron con las ecuaciones siguientes (Falconer y Mackay 1996):

$$h_i^2 = \frac{3\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_e^2}$$

$$h_f^2 = \frac{\frac{3}{4}\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \frac{\sigma_e^2}{b}}$$

Donde: σ_f^2 es la varianza de familias, σ_e^2 la varianza del error y b la media armónica del número de planta por familia.

Para no sobrestimar la heredabilidad, la varianza aditiva ($\sigma_A = 3\sigma_f^2$) se calculó con el coeficiente de determinación genética 3, debido a que las familias provienen de polinización libre y están

compuestas por la mezcla de medios hermanos y hermanos completos (Escobar-Sandoval *et al.* 2018, Reyes-Esteves *et al.* 2022). El error estándar de la heredabilidad individual [$EE(h_i^2)$] y coeficiente de variación genética (CV_g) se calcularon con las ecuaciones siguientes (Falconer y Mackay 1996):

$$EE(h_i^2) = \left[\frac{(2(1 + (nf - 1)h_i^2)(1 - h_i^2)^2)}{(na(na - 1)(nf - 1))} \right]^{0.5}$$

$$CV_g = \left(\frac{\sigma_A}{\bar{X}} \right) (100)$$

Donde: nf es el número de familias, na el número de árboles por familia, σ_A la raíz cuadrada de la varianza aditiva y $\bar{X}$ la media general.

Debido a que las variables no cumplieron con los supuestos estadísticos, el coeficiente de correlación fenotípica entre pares de variables se obtuvo con el coeficiente de correlación de Spearman. Mientras que, el coeficiente de correlación genética entre pares de variables se estimó con la ecuación siguiente (Falconer y Mackay 1996, Xu 2022):

$$r_{g(XY)} = \frac{COV_{f(X,Y)}}{\sqrt{(\sigma_{f(X)}^2 * \sigma_{f(Y)}^2)}}$$

Donde: $\sigma_{f(X)}^2$ y $\sigma_{f(Y)}^2$ son las varianzas de familias de las variables X y Y , respectivamente; $COV_{f(X,Y)}$ es la covarianza de familias de las variables X e Y , la cual se obtuvo mediante la ecuación siguiente (White y Hodge 1989):

$$COV_{X,Y} = \frac{\sigma_{f(X+Y)}^2 - (\sigma_{f(X)}^2 + \sigma_{f(Y)}^2)}{2}$$

Donde: $\sigma_{f(X+Y)}^2$ es la varianza de familias de la variable $X + Y$. El error estándar de la correlación genética se obtuvo con la ecuación siguiente (Falconer y Mackay 1996):

$$EE(r_g) = (1 - r_g^2) \sqrt{\frac{EE(h_{iX}^2)EE(h_{iY}^2)}{2h_{iX}^2 h_{iY}^2}}$$

La selección de familias se realizó mediante el método denominado evaluación integral multivariable con las ecuaciones siguientes (Mu *et al.* 2024, Sánchez-Rosales *et al.* 2025):

$$a_{ij} = \frac{X_{ij}}{X_{jmax}}$$

$$Q_i = \left[\sum_{j=1}^n a_{ij} \right]^{0.5}$$

Donde: a_{ij} es el valor de la evaluación de la familia i para la variable j ; X_{ij} es el valor medio de la familia i para la variable j ; X_{jmax} es el valor medio máximo de todas las familias para el rasgo j ; Q_i es el valor compresivo de la evaluación integral multivariable de la familia i ; n es el número de variables.

Con intensidad de selección de 25% se seleccionaron 16 familias mediante tres estrategias: Estrategia 1. Selección basada únicamente en la supervivencia (familias con valores mayores de Q_i para supervivencia). Estrategia 2. Selección considerando la supervivencia y todas las variables dendrométricas (familias con mayores valores de Q_i de supervivencia y variables dendrométricas). Estrategia 3. Selección con base únicamente en variables dendrométricas (familias con mayores valores de Q_i solamente de variables dendrométricas). Posteriormente, para cada estrategia de selección se calculó la ganancia genética y la ganancia real de las variables dendrométricas, con las ecuaciones siguientes (Li *et al.* 2024, Mu *et al.* 2024, Sánchez-Rosales *et al.* 2025):

$$GG = \frac{S}{\bar{X}} * h_f^2 * 100$$

$$GR = \frac{S}{\bar{X}} * 100$$

Donde: GG y GR son la ganancia genética y real, respectivamente, S es el diferencial de selección, $\bar{X}$ la media fenotípica y h_f^2 la heredabilidad de medias de familias. Para la supervivencia solamente se calculó la GR . Los componentes de varianza se obtuvieron con el programa estadístico SAS versión 9.4 (SAS 2012), con los cuales se calcularon los parámetros genéticos y las ganancias genéticas y reales mediante una hoja de cálculo del programa Excel®.

RESULTADOS

Diferencias entre familias

Todas las variables dendrométricas (crecimiento y calidad de fuste) y la supervivencia presentaron diferencias estadísticas ($p \leq 0.0384$) entre familias. Los valores promedios, mínimos y máximos por familia, así como variación se presentan en la Tabla 2. El nivel de variación de las características dendrométricas fue de 22.2 a 42.9%; mientras que, para la supervivencia fue 115.8% (Tabla 2).

Tabla 2. Significancia (p), promedios y variación de variables dendrométricas en familias de *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* en la Mixteca oaxaqueña.

Variable	p	Promedio general	EE	CV (%)	Promedio por familia	
					Mínimo	Máximo
Incremento periódico en altura (m)	0.0009	1.24	0.02	42.8	0.76	1.75
Incremento periódico de diámetro basal (cm)	0.0010	4.03	0.60	34.9	1.99	5.14
Diámetro de copa (m)	<0.0001	1.08	0.01	32.6	0.61	1.47
Rectitud de fuste	0.0007	2.68	0.03	29.4	1.67	3.71
Número de verticilos	0.0015	4.75	0.05	28.9	2.60	6.43
Número de ramas	0.0384	14.56	0.20	33.9	10.00	19.00
Diámetro de ramas (mm)	0.0017	15.80	0.27	34.6	8.10	22.90
Ángulo de inserción de ramas (°)	0.0020	51.72	0.56	22.2	29.25	77.50
Supervivencia (%)	0.0031	42.73	13.80	115.8	10.00	75.00

EE: error estándar, CV: coeficiente de variación.

Variación y control genético

Los coeficientes de variación genética aditiva de las variables dendrométricas fueron moderados (6.69 a 12.25%). El número de verticilos y el diámetro de copa presentaron el valor más bajo y más alto, respectivamente (Tabla 3). La heredabilidad individual y heredabilidad de medias de familias variaron de 0.06 a 0.26 y de 0.10 a 0.35, respectivamente; el incremento periódico de altura y el diámetro de copa tuvieron el menor y el mayor control genético, respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Coeficiente de variación genética (CV_g), heredabilidad individual (h^2_i) con error estándar (EEh^2_i) y heredabilidad de medias de familias (h^2_f) de progenies de *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* evaluados en la Mixteca oaxaqueña.

Carácter	CV_g (%)	h^2_i	EEh^2_i	h^2_f
Incremento periódico en altura	7.29	0.06	0.04	0.10
Incremento periódico de diámetro basal	9.93	0.13	0.07	0.20
Diámetro de copa	12.25	0.26	0.12	0.35
Rectitud de fuste	10.11	0.23	0.11	0.32
Número de verticilos	6.69	0.10	0.06	0.17
Número de ramas	9.72	0.14	0.09	0.23
Diámetro de ramas	9.64	0.16	0.09	0.17
Ángulo de inserción de ramas	7.61	0.26	0.12	0.23

Correlaciones genéticas y fenotípicas

Solo el 39% de las correlaciones genéticas fueron significativas, y de estas todas resultaron positivas ($r = 0.543$ a 0.932) (Tabla 4); estas incluyeron la correlación entre todas las variables de crecimiento y entre variables de crecimiento con algunas variables de calidad de fuste. Mientras que, entre las variables de calidad de fuste, únicamente el número de verticilos y número de ramas se correlacionaron significativamente (Tabla 4). Por su parte, el 75% de las correlaciones fenotípicas fueron significativas ($p \leq 0.009$), todas positivas (0.128 a 0.875); excepto la correlación entre el ángulo de inserción y diámetro de ramas que fue negativa (Tabla 4).

Selección y ganancias genéticas

Con intensidad de selección de 25%, 16 familias (de un total de 64) se seleccionaron con cada estrategia de selección (Tabla 5). Las familias Chi-04 y Jal-14 resultaron seleccionadas en las tres estrategias; las familias Jal-13, Ixt-05, Chi-22 y Jol-45 en las estrategias 1 y 2; mientras que, las familias Chi-13, Yol-47, Teo-44, Hal-20, Chi-05, Jal-21, Ixt-06 e Ixt-01 fueron seleccionadas en la estrategia 2 y 3; el resto de las familias solo fueron seleccionadas en una estrategia (Tabla 5).

En la estrategia 1, donde la selección se orientó hacia familias con mayor supervivencia, la ganancia genética (GG) y ganancia real (GR) de los caracteres dendrométricos fueron bajas e incluso negativas ($GG = -0.28$ a 1.08% , $GR = -1.24$ a 2.60%), pero la ganancia real de la supervivencia fue alta (Tabla 5). Con la estrategia 2, donde la selección consideró la supervivencia y los caracteres dendrométricos, las ganancias genéticas y reales de los caracteres dendrométricos también fueron bajas y ligeramente mayores ($GG = 0.31$ a 3.49% , $GR = 0.80$ a 14.49%) que la estrategia 1, pero con menor ganancia real para la supervivencia (Tabla 5). La estrategia 3, la cual consideró solo a caracteres dendrométricos, los incrementos periódicos de altura y diámetro basal, diámetro de

copa, rectitud de fuste y ángulo de inserción de ramas tuvieron mayores ganancias genéticas y reales (GG = 1.49 a 3.72%, GR = 1.69 a 16.19%) comparado con la estrategia 2, pero con menores ganancias (GG = -0.01 a 0.26%, GR = 0.05 a 1.50%) para el número de verticilos, número de ramas y diámetro de ramas; mientras que ganancia real de la supervivencia fue negativa (Tabla 5).

Tabla 4. Correlaciones genéticas (con error estándar) por arriba de la diagonal y correlaciones fenotípicas (con significancia) por debajo de la diagonal, entre variables dendrométricas de progenies de *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* en la Mixteca oaxaqueña.

	IPA	IPDB	DC	RF	NV	NR	DR	AIR
IPA		0.781* (0.172)	0.950* (0.039)	-0.152 ^{ns} (0.396)	0.160 ^{ns} (0.445)	0.598* (0.280)	0.004 ^{ns} (0.427)	-0.409 ^{ns} (0.328)
IPDB	0.838 (<0.0001)		0.898* (0.069)	0.26 ^{ns} (0.262)	0.543* (0.290)	0.674* (0.214)	-0.544 ^{ns} (0.271)	0.875* (0.083)
DC	0.836 (<0.0001)	0.875 (<0.0001)		-0.686 ^{ns} (0.174)	0.753* (0.160)	0.345 ^{ns} (0.311)	0.932* (0.046)	0.586* (0.209)
RF	0.459 (<0.0001)	0.337 (<0.0001)	0.330 (<0.0001)		-0.286 ^{ns} (0.348)	-0.013 ^{ns} (0.362)	-0.797 ^{ns} (0.129)	-0.596 ^{ns} (0.211)
NV	0.371 (<0.0001)	0.405 (<0.0001)	0.380 (<0.0001)	0.170 (<0.0001)		0.830* (0.127)	0.223 ^{ns} (0.380)	0.689 ^{ns} (0.194)
NR	0.497 (<0.0001)	0.539 (<0.0001)	0.535 (<0.0001)	0.291 (<0.0001)	0.638 (<0.0001)		0.427 ^{ns} (0.312)	0.430 ^{ns} (0.287)
DR	0.447 (<0.0001)	0.592 (<0.0001)	0.519 (<0.0001)	-0.013 (0.798)	-0.043 (0.379)	0.007 (0.882)		0.437 ^{ns} (0.279)
AIR	0.046 (0.387)	0.101 (0.057)	0.066 (0.181)	-0.050 (0.310)	0.149 (0.002)	0.128 (0.009)	-0.157 (0.001)	

IPA: Incremento periódico de altura, IPDB: Incremento periódico de diámetro basal, DC: diámetro de copa, RF: rectitud de fuste, NV: número de verticilos, NR: número de ramas, DR: diámetro de ramas, AIR: ángulo de inserción de ramas.

* $p \leq 0.0328$, $ns \ p \geq 0.06805$.

Tabla 5. Ganancia genética (GG), ganancia real (GR) y familias selectas de *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis*, resultantes de tres estrategias de selección en la Mixteca oaxaqueña.

Variable	Estrategia 1			Estrategia 2			Estrategia 3		
	GG	GR	Familias selectas	GG	GR	Familias selectas	GG	GR	Familias selectas
IPA	-0.14	-1.47		1.43	14.49		1.60	16.19	
IPDB	0.15	0.76	Jal-13, Ixt05,	1.10	10.74	Chi-04, Jal-	2.37	12.12	Jal-21, Yol-47,
DC	0.90	2.60	Chi-22, Chi-	3.49	10.13	14, Jal-13,	3.72	10.78	Chi-13, Jal-
RF	-0.11	-0.33	04, Chi-21,	0.88	2.76	Chi-13, Ixt-	1.64	1.69	20, Jal-25, Jal-
NV	0.09	0.54	Teo-35, Teo-	0.31	1.76	05, Yol-47,	0.26	1.50	14, Ixt-12,
NR	0.13	0.76	38, Jal-14,	0.18	0.80	Chi-22, Teo-	-0.01	-0.05	Chi-04, Chi-
DR	1.08	4.75	Yol-45, Chi-	0.60	3.84	44, Jal-20,	0.10	0.66	05, Chi-02,
AIR	-0.28	-1.24	12, Chi-17,	1.45	6.36	Chi-05, Jal-	1.49	6.53	Ixt-01, Ixt-11,
SUP	.	37.48	Teo-33, Teo-	.	18.46	21, Ixt-06, Ixt-	.	-8.59	Teo-44, Ixt-
			37, Ixt-02, Jal-			01, Ixt-09,			07, Ixt-06,
			16, Teo-29			Chi-21, Yol-			Chi-15
						45			

IPA: Incremento periódico de altura, IPDB: Incremento periódico de diámetro basal, DC: diámetro de copa, RF: rectitud de fuste, NV: número de verticilos, NR: número de ramas, DR: diámetro de ramas, AIR: ángulo de inserción de ramas, SUP: Supervivencia. Procedencias de las familias: Sierra Juárez (Jal, Teo, Yol, Ixt) y Sierra Madre de Chiapas (Chi).

DISCUSIÓN

Diferencias entre familias

El nivel de variación de todos los caracteres dendrométricos fue alto y superior al reporte para las mismas familias en otro sitio en la misma región (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Por el contrario, los valores promedios de todas las variables, excepto número de verticilos, fueron menores a lo reportado por Sánchez-Rosales *et al.* (2025). La mayor variación y el menor crecimiento que se obtuvo posiblemente se debe a las condiciones ambientales más restrictivas del sitio en comparación con el sitio donde se realizó el estudio previo. En la misma región, las diferencias entre sitios, en cuanto a crecimiento y de otras variables dendrométricas de ambas variedades de *P. greggii*, se atribuyeron a la desigualdad de fertilidad del suelo (Velasco-Velasco *et al.* 2012, Reyes-Esteves *et al.* 2022). Por lo anterior, la alta variación, el menor crecimiento y la baja supervivencia que se obtuvieron en este estudio se debieron al bajo contenido de N, P, K, Ca y materia orgánica y humedad del suelo; esto último debido a la poca precipitación y a la textura franco arenoso del suelo.

El crecimiento promedio de altura, diámetro basal y diámetro de copa que se obtuvo fue mayor al que se determinó para *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* y *P. pseudostrobus* Lindl. var. *pseudostrobus* en Michoacán (Viveros-Viveros *et al.* 2005, Viveros-Viveros *et al.* 2006); así como al crecimiento de altura y diámetro basal de *P. pseudostrobus* var. *pseudostrobus* en suelos erosionados en Puebla (Gómez-Romero *et al.* 2012). Asimismo, los crecimientos de *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* también fueron superiores a los de *P. greggii* var. *greggii* y similares a los de *P. greggii* var. *australis* en otros sitios de la región Mixteca de Oaxaca (Reyes-Esteves *et al.* 2022), enfatizando que esta última variedad de pino es la de mayor éxito en reforestaciones de la región.

La supervivencia promedio fue menor al reporte de ambas variedades de *P. greggii* en otros sitios de la misma región (Valencia *et al.* 2006). El número de verticilos fue igual al reporte (4.76) para las mismas familias en otra localidad de la Mixteca oaxaqueña para las mismas familias (Sánchez-Rosales *et al.* 2025); mientras que, el resto de las variables de calidad de fuste, tuvieron menores promedios en comparación con Sánchez-Rosales *et al.* (2025). El número de verticilos promedio por año obtenido fue menor que los reportes para la variedad típica de *P. pseudostrobus* en Michoacán y para ambas variedades de *P. greggii* en la región Mixteca, pero los valores promedios anuales de diámetro de copa y diámetro de ramas fueron mayores a los reportes en esas variedades de pino (Valencia *et al.* 2006, Viveros-Viveros *et al.* 2006, Reyes-Esteves *et al.* 2022).

Variación y control genético

Los coeficientes de variación genética obtenidos tanto para variables de crecimiento como para las relacionadas a la calidad del fuste se clasifican como bajas, excepto para el diámetro de copa y rectitud de fuste que se clasifican como moderadas (Cornelius 1994). La variación genética de la mayoría de las variables fue menor a la que se obtuvo para las mismas familias en otro sitio de la misma región (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Para ambas variedades de *P. pseudostrobus* no hay más estudios sobre variación genética entre familias; sin embargo, en la región Mixteca oaxaqueña *P. greggii* var. *australis* presentó mayores niveles de variación genética para variables de crecimiento,

diámetro de ramas y número de verticilos, pero similares y menores para rectitud de tallo y ángulo de ramas, respectivamente (Reyes-Esteves *et al.* 2022).

La heredabilidad individual (h_i^2) y heredabilidad de medias de familias (h_f^2) obtenidas para la mayoría de las variables se clasificaron como bajas, excepto para el diámetro de copa, rectitud de fuste y ángulo de inserción de ramas, donde los valores de heredabilidad se clasificaron como moderadas (Cornelius 1994, Escobar-Sandoval *et al.* 2018). Las heredabilidades de todas las variables, excepto rectitud de fuste, fueron menores al reporte previo para las mismas familias en otro sitio de la región Mixteca oaxaqueña (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Mayores valores de heredabilidad también se reportaron para el crecimiento juvenil en vivero y en campo de la variedad típica de *P. pseudostrobus* (Cambrón-Sandoval *et al.* 2013, Cambrón-Sandoval *et al.* 2014, Escobar-Alonso *et al.* 2024).

En la región Mixteca oaxaqueña, para *P. greggii* var. *australis* se reportan valores similares de heredabilidad en las variables de crecimiento, menores para rectitud de fuste y diámetro de ramas, y mayores para número de verticilos (Reyes-Esteves *et al.* 2022). En general, los valores de heredabilidad de especies del género *Pinus* son muy variables, tanto para variables de crecimiento (altura: $h_i^2 = 0.0014$ a 0.73 , $h_f^2 = 0.12$ a 0.84 ; diámetro: $h_i^2 = 0.00$ a 0.30 , $h_f^2 = 0.07$ a 0.70) como variables de calidad de fuste ($h_i^2 = 0.00$ a 0.83 , $h_f^2 = 0.00$ a 0.61) (Fabián-Plesníková *et al.* 2020, Lauer *et al.* 2021, Lee *et al.* 2021) sin embargo, la mayor proporción de estas heredabilidades se encuentra en el intervalo de 0.10 a 0.30 (Cornelius 1994, Escobar-Sandoval *et al.* 2018).

Correlaciones genéticas y fenotípicas

Las correlaciones genéticas positivas, altas y significativas entre variables de crecimiento determinadas en el presente estudio son comunes para esta variedad de pino (Sánchez-Rosales *et al.* 2025), así como en otras especies (Escobar-Sandoval *et al.* 2018, Reyes-Esteves *et al.* 2022). Lo anterior, en parte debido a la interrelación de estas variables con la velocidad de crecimiento del árbol (Escobar-Sandoval *et al.* 2018, Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Sin embargo, estas correlaciones, así como las que fueron significativas entre variables de crecimiento con variables de calidad de fuste, también se pueden deber al efecto de ligamento genético y pleiotropía (Falconer y Mackay 1996, Neale y Savolainen 2004).

Correlaciones positivas altas entre las variables de crecimiento y entre variable de crecimiento con variables de calidad de fuste también se obtuvieron en un estudio previo con las mismas familias (Sánchez-Rosales *et al.* 2025); sin embargo, la significancia de las correlaciones no siempre coincidió para los mismos pares de variables. Lo anterior, indicó que, para esta variedad de pino, las diferencias ambientales (suelo y clima) influyen sobre las correlaciones genéticas a través de mecanismos fisiológicos diferentes (Reyes-Esteves *et al.* 2022). En algunos casos el sentido de la correlación fenotípica fue contraria y significativa en comparación con las correlaciones genéticas. Esto posiblemente porque otros factores como la selección y factores fisiológicos compartidos pueden influir sobre las correlaciones fenotípicas (Falconer y Mackay 1996, Wu y Matheson 2005).

Selección y ganancias genéticas

Aunque la intensidad de selección fue la misma, distintas familias resultaron selectas, con diferentes niveles de ganancia genética y ganancia real, de acuerdo a las estrategias de selección.

Esto es lógico debido al enfoque de cada estrategia de selección; las cuales se justifican por los objetivos diferentes que pueden tener las plantaciones en la región Mixteca (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Lo anterior, evidencia que, las respuestas genéticas individuales de cada variable pueden ser favorables o desfavorables como resultado de las estrategias de selección (Gapare *et al.* 2009). Las ganancias genéticas de diámetro, altura, diámetro de copa, rectitud de fuste, número de verticilos y ángulo de inserción de ramas fueron menores al estudio previo (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Por otra parte, de las 64 familias probadas con el mismo método, estrategia e intensidad de selección solo 30.25% fueron seleccionadas en este estudio y en el reporte previo (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Lo anterior, posiblemente por las diferencias ambientales de los sitios e indicó la existencia de interacción genotipo x ambiente, lo que resalta la importancia de seleccionar genotipos para sitios específicos en la misma región.

La selección temprana se justifica por la existencia de correlación genética edad-edad en variables dendrométricas en *P. pseudostrobus* (Sánchez *et al.* 2014), así como por la necesidad urgente de tener genotipos superiores para plantaciones maderables, mixtas y reforestaciones en la región Mixteca oaxaqueña (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Sin embargo, es importante evaluar estas familias a mayor edad para reafirmar la superioridad de familias tanto para la supervivencia, crecimiento y calidad de fuste (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Asimismo, en el futuro se recomienda combinar las estrategias de selección con estudios de diversidad genética molecular (Vallejo-Reyna *et al.* 2024).

Implicaciones y aplicaciones prácticas

La evaluación de los niveles de variación de la supervivencia, crecimiento y las variables de calidad del fuste son importantes para la selección de genotipos para reforestar áreas específicas de la Mixteca oaxaqueña, ya que los propietarios de los terrenos, además de reforestar en los sitios erosionados, también requieren árboles con mayores tasas de crecimiento (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Esta selección adquiere mayor relevancia si se considera que los árboles de mayor crecimiento contribuyen en mayor medida a la incorporación de hojarasca y materia orgánica al suelo, favoreciendo la mejora de sus propiedades (López *et al.* 2017).

Las variables como rectitud de fuste, número de verticilos, así como número, diámetro y ángulo de inserción de ramas son variables importantes que definen la calidad del fuste (Coubet *et al.* 2012, Ruano *et al.* 2023). Ya que fustes más rectos, con menor número de verticilos y ramas, y estas últimas más delgadas y con ángulos de inserción cercano a 90° representan mejor calidad para la madera de aserrío (Barszcz *et al.* 2010, Budeanu *et al.* 2012). Aunado a lo anterior, el diámetro de copa, el número de verticilos, número de ramas y diámetro de ramas también son variables de importancia desde el punto de vista de la protección del suelo (Rodríguez *et al.* 2008) porque mayores valores representan mayor acumulación de biomasa que puede integrarse al suelo.

La alta variación de la supervivencia en el presente estudio se debe posiblemente a las condiciones restrictivas (baja calidad de suelo y poca precipitación) del sitio de plantación, lo que resalta la importancia de esta variable en el proceso de selección de genotipos en la región (Martínez *et al.* 2025). Por su parte, los altos crecimientos de diámetro basal y altura, así como altos los valores de diámetro de copa y ramas que se obtuvieron demuestran la mayor aptitud de *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* para proteger suelos erosionados, ya que además tiene mayor capacidad para integrar hojarasca, materia orgánica y carbono en el suelo, en comparación con ambas variedades de *P.*

greggii (López *et al.* 2017). Los resultados del presente estudio, en comparación con el estudio de Sánchez-Rosales *et al.* (2025) indican que, las condiciones ambientales del sitio de plantación, influyen sobre la supervivencia, crecimiento y variables de calidad de fuste de *P. pseudostrobus* var. *apulcensis*, como también se demostró para *P. greggii* en la región Mixteca (Valencia *et al.* 2006). Por el contrario, el número de verticilos de *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* parece no ser afectado por el ambiente del sitio, por lo que posiblemente está mayormente definido por el control genético; ya que su heredabilidad fue mayor ($h_i^2 = 0.31$) (Sánchez-Rosales *et al.* 2025) en comparación con *P. greggii* var. *australis* ($h_i^2 = 0.15$ y 0.18) en la región Mixteca oaxaqueña (Reyes-Esteves *et al.* 2022).

Aunque la variación genética y la heredabilidad de la mayoría de las variables en este estudio fueron menores a los que se obtuvieron para las mismas familias en otro sitio de la misma región (Sánchez-Rosales *et al.* 2025), fueron realistas e indicaron ganancias genéticas sustanciales por selección (Cornelius 1994). Lo anterior, demuestra que la variación genética también es influenciada por el ambiente del sitio, como se demostró en un ensayo de *P. greggii* var. *australis* en dos localidades de la Mixteca oaxaqueña (Reyes-Esteves *et al.* 2022).

Las correlaciones genéticas obtenidas entre las variables de crecimiento representan ventajas desde el punto de vista del mejoramiento genético, ya que al mejorar por una característica se obtendrá respuesta correlacionada favorable para las otras (Escobar-Sandoval *et al.* 2018); asimismo, será apropiado usar el diámetro como criterio de clasificación debido a su facilidad de medición. Las correlaciones genéticas entre variables de crecimiento con variables de calidad de fuste tienen implicaciones positivas o negativas, de acuerdo a los objetivos de mejoramiento genético. Si el objetivo es la producción de madera en rollo de calidad, las correlaciones positivas y significativas entre el crecimiento de altura con el número de ramas, así como entre el crecimiento de diámetro con el número de verticilos y número de ramas tienen implicaciones negativas, ya que los genotipos de mayor crecimiento son propensos a tener mayor número de verticilos y ramas (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Por el contrario, la alta correlación entre el crecimiento de diámetro con el ángulo de inserción de ramas, tiene implicaciones positivas, debido a que los árboles con mayor crecimiento de diámetro tendrían ramas más horizontales, es decir, de mejor calidad (Escobar-Sandoval *et al.* 2018).

Por otra parte, si el objetivo es la selección de fenotipos para reforestación, las correlaciones positivas y significativas entre el crecimiento de diámetro, altura y diámetro de copa con las variables de calidad de fuste tendría implicaciones positivas, ya que, al seleccionar genotipos con crecimientos mayores, se obtendría mayor número de ramas, verticilos y diámetro de ramas, lo que aumenta la probabilidad de incorporar mayor materia orgánica al suelo (López *et al.* 2017). Entre las correlaciones genéticas de variables de calidad de fuste, la única correlación significativa indicó que a mayor número de verticilos los genotipos tendrán mayor número de ramas, lo cual sería negativo y positivo para fines de producción maderable y de reforestación, respectivamente.

Las familias seleccionadas con estrategia 1 podrían usarse para reforestación o protección de suelo, las seleccionadas con la estrategia 3 son más adecuadas para plantaciones maderables y las seleccionadas con la estrategia 2 se recomiendan para plantaciones mixtas (reforestación y maderable). Las familias Chi-04 (procedencia Sierra Madre de Chiapas) y Jal-14 (procedencia Sierra Juárez) se pueden catalogar como élites, ya que fueron seleccionadas por las tres estrategias de

selección, lo que indica que, estas se pueden usar por comunidades y programas gubernamentales, indistintamente del objetivo de la plantación. Estas familias, además de Jal-20, Ixt-12 e Ixt-01 (procedencia Sierra Juárez) también fueron seleccionadas (misma estrategia y mismo método de selección) en otro sitio en la región Mixteca oaxaqueña, con intensidades de selección de 12.5 y 25% (Sánchez-Rosales *et al.* 2025), lo que reafirma su buen desempeño y superioridad en cuanto a crecimiento y calidad de fuste en esta región.

Para asegurar la adaptabilidad y resiliencia a las condiciones cambiantes, en los programas de mejoramiento genético es vital mantener alta diversidad genética (Zobel y Talbert 1984, Vallejo-Reyna *et al.* 2024), lo cual es más relevante si se trata de seleccionar genotipos para los programas de reforestación (Lindgren 2016, Sánchez-Rosales *et al.* 2025). En este sentido, las diferentes familias seleccionadas por cada estrategia para la región Mixteca oaxaqueña tienen implicaciones positivas para la diversidad genética de las plantaciones, ya que a mayor número de familias la diversidad genética aumenta, aunque las ganancias genéticas pueden disminuir (White *et al.* 2007). La selección de familias de diferentes regiones y procedencias puede aumentar la diversidad genética (Vallejo-Reyna *et al.* 2024); por tanto, la diversidad genética de cada grupo de familias seleccionadas por cada estrategia de selección, puede ser alta debido a que están integradas por familias de la mayoría de las procedencias ensayadas en este estudio (Sánchez-Rosales *et al.* 2025). Además, por el bajo nivel de mejoramiento de estas familias, su diversidad genética puede ser alta (Vallejo-Reyna *et al.* 2024). Aunado a lo anterior, el número de familias (16) seleccionadas por estrategia de selección puede ser suficiente para conservar amplia diversidad genética; por ejemplo, en otras especies la selección de 2 a 15 familias no redujo la diversidad genética (Vallejo-Reyna *et al.* 2024). En la región Mixteca oaxaqueña, para aumentar la diversidad genética tanto de plantaciones maderables como de reforestación, estas pueden complementarse con familias seleccionadas con la estrategia 2, aunque se reduciría la ganancia en supervivencia y crecimiento, respectivamente, se compensará con mayor diversidad.

CONCLUSIONES

La variación entre familias para todas las variables dendrométricas y la supervivencia confirma el potencial para realizar programas de selección y mejoramiento genético en *P. pseudostrobus* var. *apulcensis*. En general, los resultados confirman la hipótesis de control genético bajo en caracteres evaluados debido a alta variación inducida por condiciones restrictivas del sitio de plantación. El diámetro de copa y la rectitud de fuste, presentan, mayor potencial de respuesta a la selección que el resto de las variables. En general, las correlaciones genéticas y fenotípicas implican que la selección en una variable puede favorecer indirectamente a otras. Las estrategias de selección mostraron contrastes importantes: la estrategia orientada a supervivencia (E1) aseguró mayores porcentajes de sobrevivencia, pero con bajas o negativas ganancias en características de crecimiento. La influencia diferenciada de las variables consideradas permitió identificar diferentes familias en cada estrategia de selección. En conjunto, los resultados evidencian que es posible identificar familias superiores de *P. pseudostrobus* var. *apulcensis* en ambientes de la Mixteca oaxaqueña; no obstante, la elección de la estrategia de selección dependerá de los objetivos:

maximizar supervivencia en ambientes adversos, mejorar características de fuste y copa para producción maderable, o buscar un balance entre ambos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte del proyecto de investigación: “Establecimiento de huertos semilleros asexuales regionales y ensayos de progenie de *Pinus pseudostrobus* para la evaluación genética de los progenitores”, financiado por el fondo sectorial CONAFOR-CONACYT, con el número de proyecto: 277784. A Zeferino Hernández López por aportar el terreno donde se estableció el ensayo; también a las comunidades y ejidos de Oaxaca (Teococuilco de Marcos Pérez, San Pedro Yólox, Santa María Jaltianguis y Santa Catarina Ixtepeji), Chiapas (Juznacab y Albarrada) y Veracruz (El Xico) donde se seleccionaron los árboles y se recolectó la semilla para el ensayo.

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran que no tienen intereses en competencia.

INFORMACIÓN COMPLEMENTARIA

La base de datos de los árboles superiores se encuentra en <https://www.mdpi.com/article/10.3390/f16060959/s1> (Sánchez-Rosales *et al.* 2025).

LITERATURA CITADA

- Barszcz A, Sandak A, Sandak J (2010) Knottiness of spruce stems from the Dolomites as the basis for distinguishing quality zones in roundwood. *Folia Forestalia Polonica, Series A* 52(2): 89-97.
- Bolaños GMA, Paz PF, Cruz GCO, Argumedo EJA, Romero BVM, De la Cruz CJC (2016) Mapa de erosión de suelos de México y posibles implicaciones en el almacenamiento de carbono orgánico del suelo. *Terra Latinoamericana* 34(3): 271-288.
- Bonilla-Moheno M, Redoa DJ, Aide TM, Clark ML, Grau HR (2013) Vegetation change and land tenure in Mexico: A country-wide analysis. *Land Use Policy* 30(1): 355-64. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2012.04.002>
- Budeanu M, Șofletea N, Pârnuță G. (2012) Qualitative traits of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] depending on first-order branches: evaluation in comparative trials. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 40(2): 295-301.
- Cambrón-Sandoval VH, Sánchez-Vargas NM, Sáenz-Romero C, Vargas-Hernández JJ, España-Boquera ML, Herrerías-Diego Y (2013) Genetic parameters for seedling growth in *Pinus pseudostrobus* families under different competitive environments. *New Forests* 44(2): 219-232. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9312-1>

- Cambrón-Sandoval VH, Suzan-Azpiri H, Sáenz-Romero C, Sánchez-Vargas NM (2014) Desarrollo de *Pinus pseudostrobus* en diferentes ambientes de crecimiento en un jardín común. *Madera y Bosques* 20(1): 47-57.
- Cornelius JP (1994) Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24(2): 372-379. <https://doi.org/10.1139/x94-050>
- Courbet F, Hervé JC, Klein EK, Colin F (2012) Diameter and death of whorl and interwhorl branches in Atlas cedar (*Cedrus atlantica* Manetti): a model accounting for acrotony. *Annals of Forest Science* 69(2): 125-138. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0156-1>
- Escobar-Alonso S, Vargas-Hernández JJ, López-Upton J, García-Campusano F, Jiménez-Casas M, Cruz-Huerta N (2024) Genetic variation and phenotypic plasticity in the seasonal shoot growth pattern of *Pinus pseudostrobus*. *New Forests* 55(5): 1379-1398. <https://doi.org/10.1007/s11056-024-10040-2>
- Escobar-Sandoval MC, Vargas-Hernández JJ, López-Upton J, Espinosa-Zaragoza S, Borja-de la Rosa A (2018) Parámetros genéticos de calidad de madera, crecimiento y ramificación en *Pinus patula*. *Madera y Bosques* 24(2): e2421595. <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2421595>
- Fabián-Plesníková I, Sáenz-Romero C, Cruz DLJC, Martínez-Trujillo M, Sánchez-Vargas N (2020) Growth trait genetic parameters in a progeny trial of *Pinus oocarpa*. *Madera y Bosques* 26(3): 1-14. <https://doi.org/10.21829/myb.2020.2632014>
- Falconer DS, Mackay TFC (1996) Introduction to quantitative genetics. Longman Group Ltd. London, England. 464p.
- Gapare WJ, Baltunis BS, Ivković M, Wu HX (2009). Genetic correlations among juvenile wood quality and growth traits and implications for selection strategy in *Pinus radiata* D. Don. *Annals of Forest Science* 66(6): 606. <https://doi.org/10.1051/forest/2009044>
- Gómez-Romero M, Soto-Correa JC, Blanco-García JA, Sáenz-Romero C, Villegas J, Lindig-Cisneros R (2012) Estudio de especies de pino para restauración de sitios degradados. *Agrociencia* 46(8): 795-807.
- Guzmán-Santiago JC, Vargas-Larreta B, Nájera-Luna JA, Cruz-Cobos F, Gómez-Cárdenas M, González-Cubas R, Hernández-Aguilar JA (2024) Relación no lineal generalizada de altura total-diámetro normal para *Pinus greggii* y *Pinus pseudostrobus* en Oaxaca, México. *Madera y Bosques* 30(1): e3012552. <https://doi.org/10.21829/myb.2024.3012552>
- Hurel A, De Miguel M, Dutech C, Desprez ML, Plomion C, Rodríguez I, Cyrille A, Guzman T, Alía R, González SC, Budde KB (2021) Genetic basis of growth, spring phenology, and susceptibility to biotic stressors in maritime pine. *Evolutionary Applications* 14(12): 2750-2772. <https://doi.org/10.1111/eva.13309>
- Imaña EJ, Encinas BO (2008) Epidometría Forestal. Universidad de Brasilia. Brasilia, Brasil. 70p.
- Kapeller S, Schüler S, Huber G, Božić G, Wohlgemuth T, Klumpp R (2013) Provenance trials in alpine range – review and perspectives for applications in climate change. In: Cerbu G (ed) Management strategies to adapt alpine space forests to climate change risks. IntechOpen. London, UK. pp. 233-256.
- Lauer E, Sims A, McKeand S, Isik F (2021) Genetic parameters and genotype-by-environment interactions in regional progeny tests of *Pinus taeda* L. in the southern USA. *Forest Science* 67(1): 60-71. <https://doi.org/10.1093/forsci/fxaa035>
- Lee K, Kim IS, Lee SW (2021) Estimation of genetic parameters on growth characteristics of a 35-year-old *Pinus koraiensis* progeny trial in South Korea. *Journal of Forestry Research* 32(5): 2227-2236. <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01257-w>
- Li Z, Gao C; Che F, Li J, Wang L, Cui K (2024) Trunk distortion weakens the tree productivity revealed by half-sib progeny determination of *Pinus yunnanensis*. *BMC Plant Biology* 24: 629. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05350-8>
- Lindgren D (2016) The role of tree breeding in reforestation. *Reforesta* 1: 221-237. <https://doi.org/10.21750/REFOR.1.11.11>

- López OM, Sánchez GRB, Contreras HJR, Armenta BAD, Félix HJA (2017) Captación de carbono en suelos asociados a *Pinus greggii* Engelm. y *Pinus oaxacana* Mirov. en la Mixteca Alta, Oaxaca. *Ecología Aplicada* 16(2): 127-133. <http://dx.doi.org/10.21704/rea.v16i2.1016>
- Machuca-Velasco R, Borja-de la Rosa A, Morales-Villalba E, Flores-Velásquez R (2012) Trabajabilidad de la madera de *Pinus oaxacana* Mirov. proveniente de una plantación en el Estado de México. *Revista Chapingo Serie Ciencia Forestal y del Ambiente* 18(2): 193-205. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2012.01.001>
- Martínez SJ, Licona VAL, González SMV, Becerra MA, Pérez GEA, Patlán ME (2015) Diagnóstico de la degradación de la tierra en la Microcuenca del Yute Ndaa, Ñuu Ndeku, Ñuu Savi, Oaxaca. *Revista de Geografía Agrícola* 55: 7-25. <https://doi.org/10.5154/r.rga.2015.55.002>
- Martínez CG., Velasco GMV, Aguilar MMA (2025) Crecimiento y calidad de fuste de procedencias del pino prieto austral en Metepec, Estado de México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 16(92): 4-27. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v16i92.1582>
- Meyer K (2007) WOMBAT – A tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML). *Journal of Zhejiang University Science B* 8(11): 815-821. <https://doi.org/10.1631/jzus.2007.B0815>
- Mu H, Liu Y, Wang F, Zhang Z, Wang J, Yang Y (2024) Genetic parameters and selection of clones and families of *Pinus koraiensis* using principal components and multitrait method. *Forests* 15: 2259. <https://doi.org/10.3390/f15122259>
- Neale DB, Savolainen O (2004) Association genetics of complex traits in conifers. *Trends in Plant Science* 9(7): 325-330. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.05.006>
- Ortiz MR, Aguirre COA.; Gómez CM, Treviño GEJ, González TMA (2021) Crecimiento de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. en suelos degradados de la Mixteca Alta, Oaxaca. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 12(64): 4-22. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v12i64.710>
- Plancarte BA (2019) Reforestación con Especies Nativas en la Mixteca Oaxaqueña. Proyecto Mixteca Sustentable A. C. Oaxaca, México. 80p.
- Reyes-Esteves GI, López-Upton J, Velasco-García MV, Jiménez-Casas M (2022) Parámetros genéticos de un ensayo de progenie de *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. var. *australis* Donahue & López en la Mixteca Alta de Oaxaca, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 28(1): 75-88. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2020.10.067>
- Ruano A, Alberdi I, Adame P, Moreno-Fernández D, Amiano AC, Fernández-Golfín J, Hermoso E, Hernández L, Merlo E, Sandoval V, Cañellas I (2023) Improving stem quality assessment based on national forest inventory data: An approach applied to Spanish forests. *Annals of Forest Science* 80(1): 20. <https://doi.org/10.1186/s13595-023-01187-7>
- Sánchez VNM, Cambrón SVH, Sáenz RC, Vargas HJJ (2014) Parámetros genéticos del crecimiento temprano de familias de medios hermanos de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en Michoacán, México. *Revista Forestal Venezolana* 58: 65-76.
- Sánchez-Rosales B, Velasco-García MV, Hernandez-Hernandez A, Gómez-Cárdenas M, López-Teloxa LC (2025) Genetic parameters and family selection of *Pinus pseudostrobus* var. *apulcensis* through growth and stem quality in Mixteca Oaxaqueña Region, Mexico. *Forests* 16: 959. <https://doi.org/10.3390/f16060959>
- SAS (2012) The SAS System for Windows User's guide release 9.4. SAS Institute. Cary North Carolina, USA. 35p.
- Santiago-Mejía BE, Martínez-Menez MR, Rubio-Granados E, Vaquera-Huerta H, Sánchez-Escudero J (2018) Variabilidad espacial de propiedades físicas y químicas del suelo en un sistema lama-bordo en la Mixteca Alta de Oaxaca, México. *Agricultura Sociedad y Desarrollo* 15(2): 275-288.

- Valencia MS, Velasco GMV, Gómez CM, Ruíz MM, Capo AMÁ (2006) Ensayo de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. en dos localidades de la Mixteca Alta de Oaxaca, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29(1): 27-32. <https://doi.org/10.35196/rfm.2006.1.27>
- Vallejo-Reyna MÁ, Velasco-García MV, Aguilera-Martínez V, Méndez-Sánchez H, Muñoz-Gutiérrez L, Gómez-Cárdenas M, Hernández-Hernández A (2024) Genetic diversity and structure of higher-resin trees of *Pinus oocarpa* Schiede in Mexico: implications for genetic improvement. *Forests* 15(12): 2250. <https://doi.org/10.3390/f15122250>
- Velasco-Velasco VA, Enríquez-del Valle JR, Rodríguez-Ortiz G, Campos-Ángeles GV, Gómez-Cárdenas M, García-García ML (2012) Evaluación de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. ex Parl en plantaciones de la Mixteca Oaxaqueña. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 3(9): 41-50. <https://doi.org/10.29298/rmcf.v3i9.534>
- Viveros-Viveros H, Sáenz-Romero C, López-Upton J, Vargas-Hernández JJ (2005) Variación genética altitudinal en el crecimiento de plantas de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en campo. *Agrociencia* 39(5): 575-587.
- Viveros-Viveros H, Sáenz-Romero C, Vargas-Hernández JJ, López-Upton J (2006) Variación entre procedencias de *Pinus pseudostrobus* establecidas en dos sitios en Michoacán, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29(2): 121-126.
- White TL, Hodge GR (1989) Predicting breeding values with applications in forest tree improvement. Springer: Berlin, Germany. 367p.
- White TL, Adams WT, Neale DB (2007) *Forest Genetics*. CABI Publishing. Cambridge, MA, USA. 659p.
- Wu HX, Matheson AC (2005) Genotype by environment interaction in an Australia-wide radiata pine diallel mating experiment: implications for regionalized breeding. *Forest Science* 51(1): 29-40. <https://doi.org/10.1093/forestscience/51.1.29>
- Xu S (2022) *Quantitative genetics*. Springer Nature. Cham, Switzerland. 414p.
- Zobel BJ, Talbert JT (1988) *Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales*. Limusa. México. 545p.