



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE
SAN NICOLÁS DE HIDALGO**



FACULTAD DE BIOLOGÍA

**PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA
EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Área Temática: Ecología y Conservación

“Éxito reproductivo y comportamiento de caracteres cuantitativos en dos especies de pino endémicas de México: *Pinus rzedowskii* Madrigal Et Caballero y *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* Shaw”

TESIS

**COMO REQUISITO PARA OBTENER EL TÍTULO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

QUE PRESENTA:

Biól. Paty Castilleja Sánchez

Directora: Doctora en Ciencias Biológicas Yvonne Herrerías Diego

Codirectora: Doctora en Ciencias Biológicas Patricia Delgado Valerio

Marzo, 2015



Biól. Paty Castilleja Sánchez

UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

Éxito reproductivo y comportamiento de caracteres cuantitativos en dos especies de pino endémicas de México: *Pinus rzedowskii* Madrigal Et Caballero y *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* Shaw

Tesis

Que será sometida a consideración del H. Jurado examinador como requisito para obtener grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

Biól. Paty Castilleja Sánchez

MIEMBROS DEL COMITÉ REVISOR

Dra. Yvonne Herrerías Diego
Directora

Dra. Patricia Delgado Valerio
Codirectora

Dr. Antonio González Rodríguez

Dra. María Luisa España Boquera

Dr. Cuauhtémoc Sáenz Romero

Dr. Javier Ponce Saavedra

*El éxito consiste en ir de fracaso en fracaso,
sin perder el entusiasmo*
Winston Churchill

DEDICATORIA

A mi madre

Por su apoyo incondicional, por sus consejos y valores, por la motivación constante para ser una persona de bien, y en primer lugar, por su amor.

A mi padre

Por ser ejemplo de perseverancia y tenacidad, y por inculcarme el valor para salir adelante.

A mis hermanas

Por escucharme, entenderme y no dejarme desfallecer en los momentos difíciles.

A mis hermanos y cuñad@s

Por brindarme su apoyo y darme la oportunidad de compartir tantos buenos momentos.

A mis sobrin@s

Porque sus alegrías e inocencia son la prueba de que la vida es bella y sencilla, y somos nosotros quienes la hacemos más difícil.

A la familia Manríquez López

Por ser mi familia adoptiva, apoyarme y enseñarme que la sangre nos hace parientes, pero el corazón nos hace familia.

A ti....

Por generar sorpresivos sentimientos e inspirarme a tomar valor para desprenderme de ellos.

A mis amigas

Gracias por brindarme soporte en lo académico y personal; por aceptarme con mis defectos sin sorpresas ni aspavientos.....por su valentía para permanecer a mi lado: Jesy, Olivia, Jaz, Fres, Elsa, Gaby, Liz, Lupita², Zaira, Marisol, Ana, Rosy y Chocho.

A mis hermanit@s académicos

Por el apoyo brindado en campo, vivero, análisis de datos y crítica hacia mí trabajo, gracias: Olivia, Fres, Jesy, Hesajim, Jacob, Marichuy, Jaz, Alicia, Alex, Ricardo, Chapis, Marcos, Estrella y Pepe.

A Jessica Gómez y Alba por estar en los momentos más difíciles y siempre tener el consejo y la sonrisa adecuada.

Ana Martin por escucharme, aconsejarme e impulsarme a ser mejor cada día, una gran mujer de la cual tengo mucho que aprender.

A la maestra Susy y Cayito por siempre estar pendiente de mí.

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto Conafor-176167. Aproximación molecular para la evaluación genética de áreas productoras de semillas y de conservación en especies del género *Pinus*, por el financiamiento para la realización de este trabajo.

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca brindada para realizar mis estudios.

A la Dra. Patricia Delgado, por brindarme la oportunidad de aportar a su proyecto, por confiar en mí, por su dedicación a este trabajo, por la formación recibida en la academia y en la vida cotidiana, por rebatirme y retarme a mejorar siempre.

A la Dra. Yvonne Herrerías, por tantos años de ilustración, por brindarme su confianza dentro y fuera de este trabajo.

Al Dr. Cuauhtémoc Sáenz-Romero, por todo el sostén brindado en el experimento de este trabajo, por los consejos, comentarios y aportes para este trabajo.

Al comité revisor Dr. Antonio Gonzales, Dra. María Luisa España y Javier Ponce, por su paciencia, asesoría y valiosos aportes al presente trabajo.

Al Dr. Javier Ponce el apoyo incondicional e impulsarme a ser mejor.

M.C Dante Castellanos por todo el soporte logístico en el diseño experimental y en los análisis estadísticos.

Dra. Vicki por la ayuda brindada para este trabajo.

A Luisa Olivia por su colaboración ilimitada en las mediciones del experimento, por su presencia en lo académico y en lo personal.

Al Ing. Agustín Campos por el apoyo en la elaboración de los mapas.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Genética de la Facultad de Agrobiología por la ayuda en campo.

A las secretarías por facilitarme la documentación y ayudarme en innumerables ocasiones Lili, Ana y Hozkua.

Espero no olvidar a ninguno de mis protagonistas, colaboradores, amigos, compañeros y educadores. Sin duda, su ayuda hizo posible este gran paso en mi vida, mi reconocimiento y aprecio esta con ustedes.

Mil gracias

Paty ☺

ÍNDICE

RESUMEN GENERAL.....	10
ABSTRACT.....	11
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	12
OBJETIVOS.....	17
HIPÓTESIS.....	18
Capítulo I: Éxito reproductivo en dos especies de pino endémicas de México; <i>Pinus rzedowskii</i> y <i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>	19
RESUMEN.....	20
ABSTRACT.....	21
INTRODUCCIÓN.....	22
MATERIALES Y MÉTODOS.....	24
Obtención de datos.....	26
Potencial de semillas.....	26
Porcentaje de Germinación.....	27
Análisis de datos.....	28
RESULTADOS.....	29
Indicadores reproductivos.....	29
Variación morfológica y reproductiva.....	31
DISCUSIÓN.....	33
Indicadores reproductivos.....	33
Variación morfológica y reproductiva.....	37
CONCLUSIONES.....	39
LITERATURA CITADA.....	40
Capítulo II: Comportamiento de caracteres cuantitativos de la progenie de <i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i> Shaw bajo condiciones de vivero.....	44
RESUMEN.....	45
ABSTRACT.....	47
INTRODUCCIÓN.....	48
MATERIALES Y MÉTODOS.....	52
Recolecta de semilla.....	52

Establecimiento del ensayo y obtención de datos.....	53
Análisis de los datos.....	55
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	57
Variación de caracteres de crecimiento.....	57
Análisis de varianza.....	58
Heredabilidad.....	63
CONCLUSIONES.....	65
LITERATURA CITADA.....	66
DISCUSION GENERAL.....	70
PERSPECTIVAS.....	75
Sobrevivencia en campo.....	77
RECOMENDACIONES.....	77
LITERATURA GENERAL.....	79
Anexos.....	84
<i>Pinus rzedowskii</i> Madrigal Et Caballero.....	85
<i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i> Shaw.....	87
Prueba de rayos x.....	90

ÍNDICE DE CUADROS

Capítulo I

Cuadro 1. Ubicación y descripción de las poblaciones de <i>P. rzedowskii</i> y <i>P. ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>	26
Cuadro 2. Indicadores claves para el análisis de conos y semillas (Bramlett et al., 1977).....	27
Cuadro 3. Estadística descriptiva de los indicadores reproductivos obtenidos en el análisis de conos.....	30
Cuadro 4. Análisis de varianza y prueba de Tukey, para las poblaciones de <i>P. rzedowskii</i> y <i>P. ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>	32

Capítulo II

Cuadro 1. Ubicación geográfica de los individuos de la población de <i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>	52
Cuadro 2. Estadística descriptiva de variables de crecimiento en <i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i> en distintas edades (meses).....	57
Cuadro3. Cuadrados medios de bloque, familia, bloque*familia y error, obtenidos en los análisis de varianza y contribución de la varianza de los caracteres de crecimiento evaluados en la progenie de <i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>	58
Cuadro 4. Resultados de los valores medios (μ) por subpoblación y los grupos obtenidos con la prueba de Tukey.....	59
Cuadro 5. Heredabilidad para las variables de crecimiento evaluadas en un ensayo de progenie de <i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>	64

DISCUSION GENERAL

Cuadro 1. Índice de endogamia obtenido en diferentes especies de coníferas.....	71
Cuadro 2. Selección temprana para caracteres de interés en especies de coníferas.....	76

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo I

Figura 1. Ubicación geográfica de las poblaciones de <i>P. rzedowskii</i> y <i>P. ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>	25
Figura 2. Porcentajes de germinación de semillas obtenidos entre subpoblaciones y zonas de las dos especies estudiadas.....	31
Figura 3. Estados de desarrollo de semillas y plántulas de <i>P. rzedowskii</i> después de 20 días de su siembra.....	37

Capítulo II

Figura 1. Distribución geográfica de <i>P. ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i> en La Palma, Mpio. de los reyes, Michoacán.....	53
Figura 2. Componentes principales (PCA) para todos los caracteres evaluados en <i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>	60
Figura 3. Tasa de crecimiento promedio por mensual para 16 familias establecidas en un diseño de bloques completamente al azar de la progenie de <i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i> , bajo condiciones de vivero.....	61
Figura 4. Tasa de crecimiento promedio por día para 16 familias establecidas en un diseño de bloques completamente al azar de la progenie de <i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i> , bajo condiciones de vivero.....	63

Anexo

Anexo 1. Características de <i>Pinus rzedowskii</i>	86
Anexo 2. Características de <i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>	89
Anexo 3. Análisis de rayos x.....	90

RESUMEN GENERAL

México es un país con abundante riqueza natural; sin embargo, la deforestación, el cambio de uso del suelo y los incendios forestales, entre otros factores, han contribuido en la pérdida de estos recursos nativos invaluable. Derivado de esta problemática, se hace necesaria la generación de conocimiento básico y aplicado que permita su conservación y manejo adecuado. Dos de los aspectos que son centrales para conocer el estado reproductivo de las especies son; el análisis de conos y semillas, que ayuda a conocer la capacidad y eficiencia reproductivo actual en que se encuentran las especies y los ensayos de progenie/procedencias, que sirven para determinar el valor genético de los árboles inicialmente seleccionados. En el trabajo se presentan dos estudios relacionados con estas temáticas en dos especies del género *Pinus* endémicas de México (*P. rzedowskii* y *P. ayacahuite* var. *veitchii*).

En el capítulo I, se aborda el análisis de la producción, eficiencia y germinación de semillas. Los resultados fueron contrastantes, para *P. rzedowskii*, se obtuvo una baja eficiencia de semillas (14.9%), germinación (3%) y un alto índice de endogamia (0.79). Para *P. ayacahuite* var. *veitchii* la eficiencia de semillas intermedia (50%), alto porcentaje de germinación (71%) y un índice de endogamia bajo (0.33). Los resultados sugieren que en *P. rzedowskii* existen niveles importantes de endogamia probablemente por efecto de la fragmentación de las poblaciones, lo que impide el flujo de polen entre ellas. Para *P. ayacahuite* var. *veitchii*, la fragmentación del hábitat probablemente sea más reciente, por lo que aún no hay un efecto de la endogamia significativo, lo que explica su mayor éxito reproductivo. En el capítulo II, se evalúan caracteres de crecimiento temprano y su heredabilidad en la progenie de *P. ayacahuite* var. *veitchii*. Los resultados indican diferencias altamente significativas entre familias para todos los caracteres evaluados ($P=0.01$). La heredabilidad fue alta ($h^2_i= 0.27-1.0$ y $h^2_f= 0.74-0.92$), lo que indica un fuerte efecto materno. Los resultados de este trabajo pueden ser de utilidad para el desarrollo de programas de conservación y manejo, y para el inicio de programas de mejoramiento genético.

Palabras claves: semillas, indicadores reproductivos, endogamia y heredabilidad.

GENERAL ABSTRACT

Mexico is a country with abundant natural patrimony; however, deforestation, land use change and forest fires, among other factors, have contributed to the loss of these valuable native resources. Derived from this problem, the generation of basic and applied knowledge is required in order to allow conservation and suitable management. Two central aspects to determine the reproductive status of a species are cone and seed analysis, which helps to recognize the capacity and reproductive efficiency that are present in a specie and progeny tests/provenances, which serve to determine the genetic value of the trees selected initially. This work presents two studies related to these topics in two endemic species of the *Pinus* genus in Mexico.

Chapter I, the analysis of production, efficiency and seed germination is discussed. The results were contrasting for *P. rzedowskii*, low seed efficiency (14.9%), germination (3%) and a high rate of inbreeding (0.79) was obtained. For *P. ayacahuite* var. *veitchii* seeds presented intermediate efficiency (50%), high germination percentage (71%) and a rate of inbreeding (0.33). The results suggest that significant levels of inbreeding in *P. rzedowskii* are probably due to the population fragmentation, which prevents pollen flow between them. For *P. ayacahuite* var. *veitchii*, habitat fragmentation is probably more recent, so there is still no significant effect of inbreeding, which explains their greater reproductive success.

In Chapter II, characters of early growth and heritability in the progeny of *P. ayacahuite* var *veitchii* are evaluated. The results indicate highly significant differences among families for all evaluated traits ($P = 0.01$). The heritability shows high values ($h^2_i = 0.27-1.0$ and $h^2_f = 0.74-0.92$), indicating a strong maternal effect. The results of this study may be useful for the development of conservation and management programs, and for starting breeding programs.

Keywords: seeds, reproductive indicators, inbreeding and heritability.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques templados tienen un papel sobresaliente por su extensión, alto grado de endemismo, diversidad biológica, estabilidad ecológica y gran potencial productivo; asimismo, se les reconoce en términos económicos, ambientales y sociales, así como por su capacidad de fijar cantidades importantes de carbono (Prado, 1997).

Los bosques de coníferas de México contienen grupos de entidades biológicas de gran relevancia evolutiva y con un alto potencial de uso. Estos bosques están representados mayormente por especies del género *Pinus*, con más del 50% de las especies existentes a nivel mundial (72 especies, formas y variedades; Perry 1991), por lo que México es considerado como un segundo centro de diversificación de especies de este género (Farjon y Styles 1997; Ledig, 1997). Las especies se distribuyen en condiciones ambientales contrastantes, desde el nivel del mar (*P. caribaea* var. *hondurensis* Barr. & Golf), hasta los 3800 msnm (*P. hartwegii* Lindl); la mayoría habitan en ambientes de clima templado (*P. montezumae* Lamb, *P. engelmannii* Carr, *P. arizonica* Engelm), otras en lugares semidesérticos (*P. cembroides* D.K. Bailey y *P. johannis* M. F Robert) y algunas otras en climas más tropicales (*P. patula* Schl. et Cham, *P. chiapensis* Martínez, *P. caribaea* var. *hondurensis*) (Piñero, 2005). La gran diversidad de especies de pinos, así como, el alto índice de endemismos existentes en México, constituye una importante riqueza, no sólo local sino global. Esto hace que los usos sean muy variables, siendo las especies de distribución amplia como *P. pseudostrobus* Lind., *P. montezumae*, *P. arizonica* y *P. patula* las más usadas como recurso maderable, así como para la producción de planta con fines de reforestación (Eguiluz 1978; CONAFOR, 2005).

Los pinos se encuentran entre los organismos genéticamente más diversos. Su sistema genético, que favorece la creación y recombinación de la variación genética, les ha permitido evolucionar en concierto con los cambios ambientales, tanto espaciales como temporales (Ledig, 1998). Sin embargo, esta diversidad se ha visto seriamente amenazada por la acelerada destrucción de los recursos naturales, cuyas causas son principalmente: los incendios forestales, el cambio de uso del suelo, el sobrepastoreo y la tala clandestina. Esto ha originado que, con el paso de los años, los recursos se vayan agotando y limitando la distribución de género *Pinus* (Masera *et al.*, 1992, Hernández, 1997). De acuerdo con la SEMARNAP/CONAFOR-2001, México sufre una de las tasas de deforestación más altas del mundo, estimada en más de un millón de hectáreas por año, por lo que en los últimos 30 años ha desaparecido más del 50% del bosque templado del país. Las especies endémicas o de distribución restringida, debido a que se encuentran en poblaciones aisladas y de tamaño censal reducido, son más susceptibles a la extinción (Lande 1988; Frankham 1998). Lo que repercute en la capacidad reproductiva o éxito reproductivo de sus poblaciones. Al existir tamaños poblacionales pequeños, se incrementa la probabilidad de autopolinización y se produce un fenómeno de endogamia, con poca producción de semillas, muchas de ellas vanas, con una capacidad germinativa reducida y plántulas de bajo vigor, con una baja tasa de crecimiento y sobrevivencia en campo (Mosseler, 1998).

Existe una creciente necesidad de contrarrestar la destrucción que sufren los bosques naturales, para lo cual es conveniente realizar estudios que nos acerquen al conocimiento del éxito reproductivo y la variación genética en caracteres de crecimiento entre poblaciones y especies de interés. Esta investigación tiene como objetivo determinar el estado reproductivo actual, así como el comportamiento de caracteres cuantitativos de

progenie de *P. rzedowskii* Madrigal Et Caballero y *P. ayacahuite* var. *veitchii* Shaw, bajo condiciones de vivero. Los métodos que más se han utilizado para estimar estos parámetros son: i) análisis de conos y semillas (*Picea mexicana*, Flores *et al.*, 2005; *P. ayacahuite* var. *veitchii*, Huerta, 2000; López, 2005; *P. johannis* Flores en revisión; *P. leiophylla*, Gómez *et al.*, 2010), y ensayos de progenie o procedencias (*A. religiosa*, Benavides *et al.*, 2011; *P. ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*, Farfán *et al.*, 2002; *Pinus hartwegii* Lindl., Benavidez *et al.*, 2011; Viveros *et al.*, 2014).

En México existen pocos estudios sobre indicadores reproductivos en especies de coníferas. Sobresalen los estudios del género *Pinus*, principalmente en especies de amplia distribución: *P. pseudostrobus* y *P. montezumae* (Delgado, 1994), *P. leiophylla* Schl & Cham (Delgado 1994, Morales *et al.*, 2010 y Gómez *et al.*, 2010) y *P. cembroides* Zucc (Sánchez *et al.*, 2005). Únicamente se han hecho dos estudios en especies de distribución restringida o catalogadas en peligro de extinción: *P. catarinae* M. F Robert (Lemus, 1999) y *P. johannis* M. F Robert (López, 2005). Los autores concluyen que la capacidad productiva de semillas depende de varios factores biológicos y ambientales, como son: procesos de hibridación, endogamia, tipos de polinización, la variación genética y la interacción con especies de insectos y patógenos. La capacidad productiva de semillas es muy variable a nivel de especies y poblaciones, e incluso de individuos.

En México existen algunos programas de plantaciones con fines comerciales o derivados de programas de mejoramiento genético, en los que se realizan ensayos de procedencias. En el caso de las coníferas mexicanas sobresalen las especies del género *Pinus* de importancia comercial, por la calidad de su madera y rápido crecimiento: *Pinus oaxacana* Mirov (Zitácuaro y Aparicio, 2004); *Pinus pseudostrobus*, *P. devoniana* y *P.*

leiophylla (Castellanos *et al.*, 2013); *Pinus patula* (Salaya *et al.*, 2012; Morales *et al.*, 2013); *Pinus teocote* Schl & Cham (Ramírez *et al.*, 2001; Alba, 2002); *Pinus oocarpa* Shiede (Viveros *et al.*, 2005); *Pinus hartwegii* Lindl (Benavidez *et al.*, 2011; Viveros *et al.*, 2014) y *Pinus greggii* Engelm (Cornejo *et al.*, 2009; Gutiérrez, 2011). En la mayoría de los trabajos se concluye que existe una amplia variación y diferencias en variables de crecimiento a nivel de especie, familia y procedencia. Estas mismas características presentan una heredabilidad que varía entre años y sitios. Esta variabilidad se atribuye a causas tanto genéticas como ambientales y permite realizar una selección de las mejores familias a edades tempranas, en función de la característica de interés.

En este escrito, se presentan dos estudios relacionados con las temáticas del éxito reproductivo y de ensayos de progenie en dos especies de *Pinus* endémicas de México. *Pinus rzedowskii*, se distribuye en una área muy restringida del suroccidente del estado de Michoacán, es endémica y catalogada como rara (Perry, 1991) y en peligro de extinción (NOM-059-Semarnat-2010). Esta especie ha sido poco estudiada después de su descripción (Madrigal Et Caballero, 1969; Delgado 1997; 1999), sin embargo, es una especie muy interesante desde el punto de vista de su biología reproductiva y evolutiva; presenta caracteres morfológicos intermedios entre los dos subgéneros de pinos (*Strobis* y *Pinus*), por lo que es necesario generar información básica sobre su comportamiento reproductivo, la cual también puede servir como modelo para otras especies de pinos con un estatus biológico similar.

Pinus ayacahuite var. *veitchii*, es una de las especies que crecen en la región Central de México. Se encuentra en un rango altitudinal de los 2,000 a los 3,700 msnm, principalmente en cañadas; no es muy abundante, ni forma masas puras. A pesar de que

esta especie presenta una amplia distribución en México, todas sus poblaciones se encuentran fragmentadas, siendo la población de La Palma, Municipio de los Reyes, la única reportada formalmente para el estado de Michoacán (Perry, 1991). Se encuentra distribuida en cinco fragmentos aislados (por efecto de cambio de uso de suelo), que corresponden a espacios remanentes de bosque mesófilo. Esta población es explotada para la obtención de semillas, por los programas de reforestación y para plantaciones ornamentales a nivel regional y nacional (COFOM, 2003). Presenta madera de buena calidad, por lo que es muy usada para aserrío, y producción de derivados como chapa, pulpa, papel, postes, construcciones, es ampliamente usada en artesanías (Pérez y Olvera, 1981; Cevallos y Carmona 1981; Olvera, 1985).

La presente tesis está dividida en dos capítulos principales: en el primero se estudian indicadores reproductivos como la producción, eficiencia y germinación de semillas, y su asociación con variables morfológicas de conos y semillas, de las dos especies (*Pinus rzedowskii* y *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*). El segundo capítulo trata sobre la variación genética de caracteres cuantitativos de crecimiento: número y largo de cotiledón, altura y diámetro basal de las plántulas, así como su heredabilidad, en la progenie de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* de la procedencia de la Palma. En conjunto se pretende analizar el éxito reproductivo de las poblaciones, la viabilidad, germinación y establecimiento temprano de su progenie, con el fin de conocer las condiciones en que las especies de estudio se reproducen y establecen. Este trabajo puede ser el inicio de futuros programas de mejoramiento genético que permitan la reintroducción, la conservación y el manejo de estos recursos forestales.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el éxito reproductivo y el comportamiento de caracteres cuantitativos de la progenie de *P. rzedowskii* y *P. ayacahuite* var. *veitchii*.

Objetivos Particulares

1. Determinar el estado actual del potencial productivo, eficiencia de semillas y porcentaje de germinación de las poblaciones de *P. rzedowskii* y *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* en el estado de Michoacán.
2. Evaluar el comportamiento de caracteres cuantitativos de la progenie de *P. ayacahuite* var. *veitchii* establecidas en condiciones de vivero.

HIPÓTESIS

1. Se espera que las especies presenten poca variación entre sus poblaciones y altos niveles de autopolinización, con una baja producción de conos y semillas, muchas de estas semillas sean inviables, bajos porcentajes de germinación establecimiento temprano y sobrevivencia.
2. A pesar de que la población de *P. ayacahuite* var. *veitchii* de La Palma, se encuentra restringida y fragmentada, es de esperarse que exista variación genotípica entre las progenies de los diferentes fragmentos que la conforman.

Capítulo I: Éxito reproductivo en dos especies de pino endémicas de México; *Pinus rzedowskii* y *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*

RESUMEN

En este trabajo se evaluó la producción, eficiencia y germinación de semillas, y su asociación con variables morfológicas de conos y semillas de *Pinus rzedowskii* y *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, dos especies endémicas de México y de distribución restringida. Se colectaron 54 conos de 25 árboles de cinco fragmentos de la única población de *P. ayacahuite* var. *veitchii* distribuida en Los Reyes, Michoacán, y 35 conos de 20 árboles de *P. rzedowskii* agrupados en tres zonas (Norte, Centro y Sur) de la Sierra de Coalcomán Michoacán. Los resultados de los indicadores evaluados fueron contrastantes, para *P. rzedowskii*, se obtuvo un alto porcentaje de óvulos abortados (40.9%), una baja eficiencia de semillas (14.9%) y de germinación (3%) y con un alto índice de endogamia (0.79), la zona centro presentó la mayor producción y eficiencia de semillas. Para *P. ayacahuite* var. *veitchii* el porcentaje de abortos fue bajo (20.2%), la eficiencia de semillas intermedia (50%), y el porcentaje de germinación alto (71%), siendo el índice de endogamia (0.33) menor al que se obtuvo en *P. rzedowskii*, la subpoblación Ojo de Agua presentó la mayor producción y eficiencia de semillas. Los resultados sugieren que en *P. rzedowskii* existen niveles importantes de endogamia probablemente por efecto de la fragmentación de las poblaciones, lo que impide el flujo de polen entre ellas. En el caso de *P. ayacahuite* var. *veitchii*, la fragmentación del hábitat probablemente sea más reciente, por lo que aún no hay un efecto de la endogamia lo que explica el mayor éxito reproductivo.

Palabras clave: población, semillas, indicadores reproductivos, germinación.

ABSTRACT

In this work the production, efficiency and seed germination were evaluated and its association with morphological variables of cones and seeds of *Pinus rzedowskii* and *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, two endemic and restricted species to Mexico. 54 cones of 25 trees of five fragments of the single population of *P. ayacahuite* var. *veitchii* were collected, in the zone of The Reyes, Michoacán, and 35 cones of 20 trees of *P. rzedowskii* grouped into three zones (North, Central and South) of the Sierra de Coalcomán Michoacán. The results of reproductive indicators were contrasting; in *P. rzedowskii*, a high percentage of aborted ovule was obtained (40.9%), low efficiency of seeds (14.9%) and germination (3%) and a high rate of inbreeding (0.79), being the central zone which had the highest seed production and efficiency. For *P. ayacahuite* var. *veitchii* the abortions percentage was low (20.2%), intermediate seed efficiency (50%), and high germination percentage (71%). The rate of inbreeding (0.33) less than that obtained in *P. rzedowskii*, being the subpopulation Ojo de Agua that presented the highest seed production and efficiency. The results suggest that *P. rzedowskii* contains significant levels of inbreeding probably due to the effect of fragmentation of the populations, which causes remain isolated, and prevents pollen flow between them. For *P. ayacahuite* var. *veitchii*, the fragmentation of habitat is probably most recent, therefore not present a significant effect of inbreeding, which explains their mayor reproductive success.

Keywords: population, seeds, reproductive indicators, germination.

INTRODUCCIÓN

El análisis de conos y semillas es uno de los métodos más utilizados para conocer el estado reproductivo de especies del grupo de las coníferas (López & Donahue, 1995; Flores *et al.*, 2005; Owens *et al.*, 2008; Sivacioglu & Ayan, 2008). Este método fue propuesto por Bramlett (1977) y se basa en el análisis de conos individuales para estimar el potencial de semillas, definido como el límite biológico de semillas que es capaz de producir cualquier cono (Lyons, 1956; Delgado, 1994). Además, permite estimar los niveles de eficiencia de producción de semillas dentro de áreas o poblaciones determinadas (Bustamante *et al.*, 2012). El conocimiento de estas variables es indispensable para i) diagnosticar la viabilidad de poblaciones naturales, ii) la selección de áreas semilleras, iii) para la obtención de híbridos más resistentes a plagas y a patógenos y iv) para la conservación de los recursos genéticos. Resulta entonces de vital importancia realizar estudios básicos sobre las características reproductivas, como germinación y viabilidad de semillas, con el fin de conocer el comportamiento de su variación a nivel de especies y poblaciones, de manera que se tengan elementos que permitan su conservación y manejo.

En México, existen pocos estudios sobre este tema en especies de coníferas. Para los géneros *Pseudotsuga* y *Picea* sólo se han reportado dos estudios (Ponce y Bautista 2008 y Flores *et al.*, 2005), y para el género *Pinus*, siete estudios; *P. pseudostrobus* Lind y *P. montezumae* Lamb (Delgado, 1994), *P. leiophylla* Schl & Cham (Delgado 1994; Morales *et al.*, 2010 y Gómez *et al.*, 2010), *P. cembroides* D.K. Bailey (Sánchez *et al.*, 2005), *P. catarinae* M. F Robert (Lemus, 1999) y *P. johannis* M. F Robert (López, 2005). La mayoría de los trabajos concluyen que la capacidad productiva de semillas depende de varios factores biológicos y ambientales como son: procesos de hibridación, endogamia,

tipos de polinización, la variación genética y la interacción con especies de insectos y patógenos, pero que esta capacidad productiva de semillas es muy variable a nivel de especies y poblaciones, e incluso de individuos. La mayoría de los estudios mencionados para las especies del género *Pinus*, se han hecho con especies de distribución amplia, y únicamente dos estudios se han realizado en especies de distribución restringida o catalogadas en peligro de extinción (*P. catarinae* y *P. johannis*), por lo cual no se conocen de manera precisa los patrones reproductivos en especies con este tipo de estatus, para las que consideramos que es necesaria su evaluación.

Pinus rzedowskii Madrigal Et Caballero y *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* Shaw, son dos especies endémicas de México, de distribución restringida, la primera especie está catalogada en peligro de extinción (Nom-059-Semarnat-2010). Aunque *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* se distribuye en otros estados del país, para Michoacán sólo existe una población fragmentada en cinco subpoblaciones o parches, mientras que *Pinus rzedowskii* está conformada por un mayor número de poblaciones (14) pero sólo se distribuye en Michoacán. Ante esta situación, es posible que presenten problemas de endogamia, mismos que se verían reflejados en una baja producción de conos y semillas (muchas de ellas inviábiles) y bajos porcentajes de germinación. Para probar estos supuestos, en el presente trabajo se plantearon los siguientes objetivos: i) determinar el estado actual del potencial productivo y eficiencia de semillas de las poblaciones de *P. rzedowskii* y *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, y ii) evaluar el porcentaje de germinación entre las poblaciones y especies. Se analizan algunas hipótesis que puedan explicar las principales causas de las variaciones en su producción.

MATERIALES Y MÉTODOS

Pinus rzedowskii se distribuye en el Municipio de Coalcomán, Michoacán, entre las coordenadas geográficas $102^{\circ} 47' 21''$ y $102^{\circ} 55' 39''$ de longitud oeste y $18^{\circ} 44' 14$ y $18^{\circ} 48' 24''$ de latitud norte y altitud de 2,040 a 2,300 msnm (Fig. 1 y Anexo 1). Para esta especie se realizaron inspecciones entre los meses de diciembre de 2012 y enero a marzo de 2013, en las 12 poblaciones reportadas por Delgado et al. (1999), y cinco nuevos registros, con un total de 17 poblaciones. Debido a la escasez de la producción de conos, sólo se logró coleccionar en 12 sitios de 1 a 3 conos con un total de 35 conos de 20 árboles, por lo que el área de estudio se dividió en tres zonas; Norte, Centro y Sur (Cuadro 1). Por su parte, *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, se distribuye en la localidad de La Palma, Municipio de los Reyes, Michoacán, entre las coordenadas geográficas $102^{\circ} 20'$ de longitud oeste y $19^{\circ} 36'$ de latitud norte a una altitud de 2,000 a 2,400 msnm (Fig. 1, Cuadro 1 y Anexo2). Para esta especie se coleccionaron de 1 a 6 conos por árbol durante los meses de octubre a noviembre de 2013, con un total de 45 conos procedentes de 25 árboles de las cinco subpoblaciones o fragmentos que la representan. Para ambas especies se seleccionaron los árboles que presentaron fructificación y de apariencia sana (Patiño *et al.*, 1983).

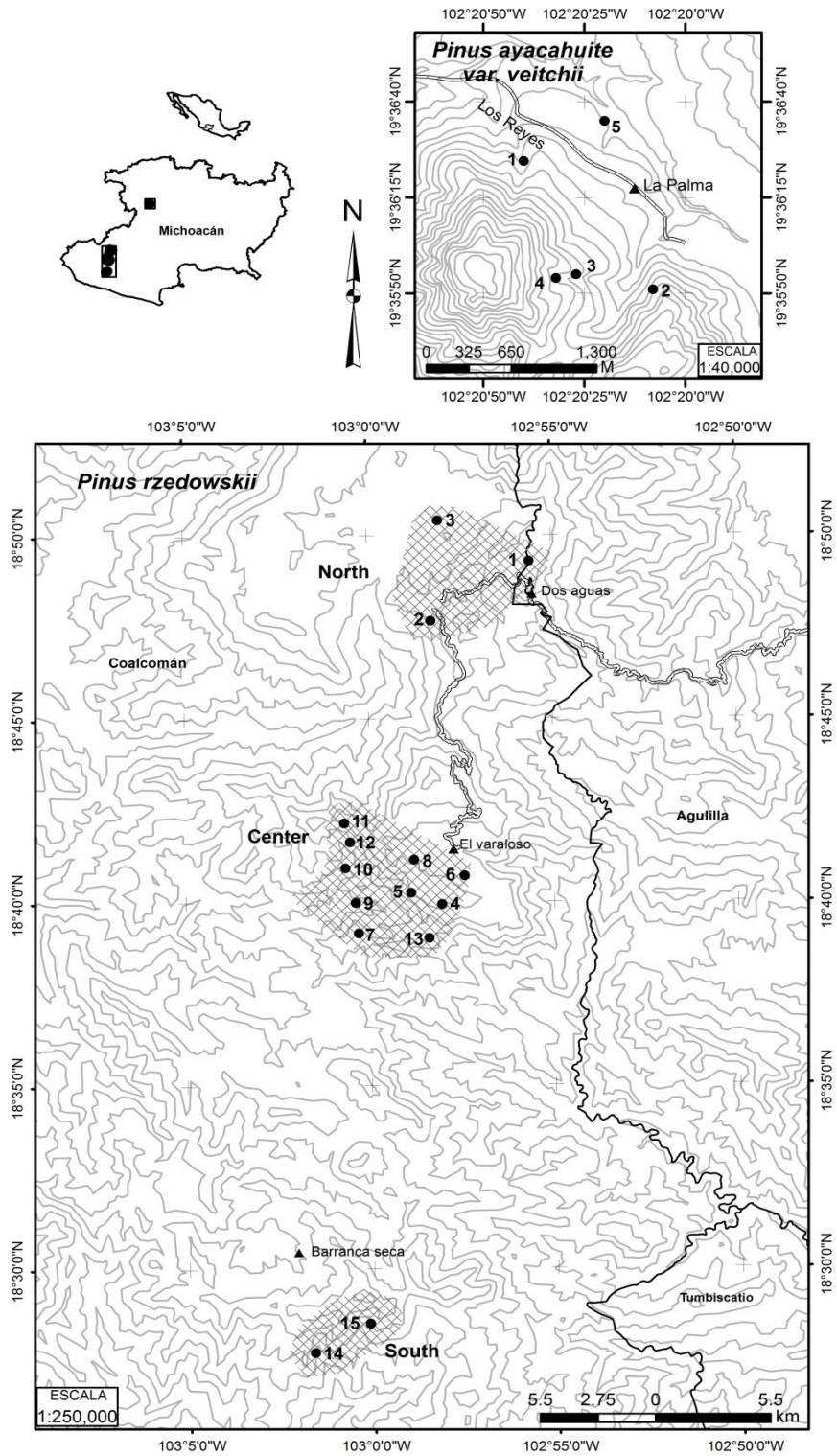


Figura 1. Ubicación geográfica de las poblaciones de *P. rzedowskii* y *P. ayacahuite var. veitchii*. Los nombres de las poblaciones y las coordenadas geográficas se describen en el cuadro 1.

Cuadro 1. Ubicación y descripción de las poblaciones de *P. rzedowskii* y *P. ayacahuite* var. *veitchii*.

Especie	Localidad	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud Msnm	Características
<i>Pinus rzedowskii</i> Madrigal Et Caballero	1. Chiqueritos	18°49'17"	102°59'36"	2380	Norte: Suelo pobres con rocas de gran tamaño, baja humedad, los individuos se establecen en manchones pequeños entre los espacios de rocas.
	2. El Durazno	18°50'24"	102°58'04.2"	2089	
	3. Soledad	18°47'40"	102°58'17"	2434	
	4. Vaca pinta	18°39'56"	102°58'03"	2149	Centro: Suelos profundos, mayor Humedad, los individuos se establecen en laderas muy pronunciadas de 30°- 90°.
	5. P. varaloso	18°40'15.3"	102°58'53.3"	2434	
	6. Fresno	18°40'04"	102°55'36"	2380	
	7. Alberca	18°39'09"	103°00'19"	2094	
	8. Varaloso	18°41'09"	102°58'48"	2392	
	9. Pinabete	18°39'59"	103°00'24"	2102	
	10. Aguacatera	18°40'56"	103°00'40"	1714	
	11. J. Ortiz	18°42'9.4"	103°00'41.4"	2395	
	12. Magueyera	18°41'38.2"	103°00'32.2"	2223	
	13. Carretilla	18°39'01"	102°58'24.4"	2119	
10. Huarache	18°27'42.9"	103°01'37.5"	1631	Sur: Suelos profundos (ferrosos), más susceptibles a incendios ya que se encuentran cerca del municipio de Coalcomán.	
11. Canoyita	18°28'30.0"	103°00'07.1"	2219		
<i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i> Shaw	1. Antena	19°36'28.6"	102°20'37.1"	2200	Bosque Mesófilo, con suelos tipo Andosol 68.94%, Vertisol 13.05%, Luvisol (9.46%) y Phaeozem 6.14%. Áreas aledañas con presencia de cultivo de aguacate.
	2. Ojo de A.	19°35'55.4"	102°20'6.9"	2300	
	3. Pedregalito	19°35'55.2"	102°20'27.8"	2350	
	4. Vigas	19°35'54.0"	102°20'32.2"	2200	
	5. Mesa	19°36'39.1"	102° 20'24"	2200	

Obtención de datos

Potencial de semillas

Para la obtención y cuantificación de las semillas, los conos fueron expuestos al sol durante 30 días hasta que las escamas abrieron completamente. Para determinar el potencial productivo se reconocieron y clasificaron las semillas conforme la metodología de Bramlett et al. (1977) (Cuadro 2). La separación de semillas llenas y vanas fue por flotación en agua,

que consiste en sumergirlas en un recipiente con agua destilada y Captan (3g/Lt) durante cuatro horas; las semillas vanas quedan en la superficie del recipiente y las semillas llenas en el fondo (Patiño *et al.*, 1983). Para determinar el índice de endogamia se consideró la proporción de semillas vanas con respecto al total de las semillas desarrolladas (Mosseler *et al.*, 2000).

Cuadro 2. Indicadores claves para el análisis de conos y semillas (Bramlett *et al.*, 1977).

Parámetro	Fórmulas
Potencial de semillas (P.S)	$P.S = 2 \times \text{Escamas Fértiles}$
Total de semillas desarrolladas (T.S)	$T.S = \text{Semillas llenas} + \text{semillas vacías} / \text{el potencial de semillas}$
% óvulos abortadas del primer año (O.A.1)	$O.A.1 = \text{Óvulos abortados del primer año} / \text{el potencial de semillas} \times 100$
% óvulos abortadas del segundo año (O.A.2)	$O.A.2 = \text{Óvulos abortados del segundo año} / \text{el potencial de semillas} \times 100$
% Eficiencia de la semillas (ES)	$ES = \text{Semillas llenas} / \text{potencial de la semillas} \times 100$

Porcentaje de Germinación

Se utilizó una muestra entre 16 y 20 árboles por especie y de 15 a 100 semillas por árbol. El proceso de germinación consistió en colocar las semillas sobre papel filtro en cajas de Petri, a las que se les asignó una clave de identidad. Las semillas se sometieron a un proceso de escarificación, durante ocho días a una temperatura de 5.0 °C, humedad constante (agua destilada con una solución de Captan®). Después de este proceso se expusieron a temperatura ambiente en condiciones de laboratorio. Una vez iniciada la germinación, se tomaron datos de los días transcurridos desde la siembra (en caja) y el

número de semillas germinadas en ese día. Los conteos se realizaron cada tercer día, durante 30 días para obtener el porcentaje de germinación.

El porcentaje de germinación se determinó con la siguiente fórmula (Sánchez-Vargas y Martínez-Palacios, 2007):

Porcentaje de germinación por familia

$$= \frac{\text{Número de semillas germinadas}}{\text{Total de semillas por familia}} \times 100$$

Análisis de datos

La evaluación de los indicadores reproductivos se realizó a través de la estadística descriptiva y para determinar si existían diferencias entre longitud de conos, producción de semillas, peso de semillas entre zonas o subpoblaciones se realizó un análisis de varianza con el procedimiento GLM. Se utilizó un modelo lineal de efectos fijos:

$$Y_{ij} = \mu + z_i \text{ o } s_i + e_{ij}$$

Dónde:

Y_{ij} = Variable respuesta.

μ = Media de la población.

z_i o s_i = Efecto de la i -ésima zona o subpoblación.

e_{ij} = Efecto del error experimental.

Para precisar la dirección de la diferencia se realizó la prueba de comparación de medias de Tukey. Para todos los cálculos se utilizó el paquete estadístico SAS ver.9.3 (2013).

RESULTADOS

Indicadores reproductivos

El valor promedio de la longitud y diámetro de los conos de *P. rzedowskii* fue de 10.7 y 4.1 cm, respectivamente, y para *P. ayacahuite* de 29.74 y 7.9 cm respectivamente. Para *P. rzedowskii* el potencial de semillas (o capacidad reproductiva) promedio fue de 50.4 semillas/cono, con un promedio de 36.0 semillas desarrolladas por cono (Cuadro 3). Para *P. ayacahuite* var. *veitchii* el potencial de semillas fue de 87.6 semillas/cono, con un promedio 65.5 de semillas desarrolladas por cono. Sin embargo, para *P. rzedowskii* se obtuvo una eficiencia de semillas (diferencia entre el número de semillas llenas y la capacidad reproductiva) en promedio de 14.9% con un 85.1% semillas vacías (Cuadro 3). En contraste, para *P. ayacahuite* var. *veitchii* se obtuvo una eficiencia del 50% y 49.9% de semillas vacías. Estos últimos valores explican que el índice de endogamia para *P. rzedowskii* (0.79) sea mayor que para *P. ayacahuite* var. *veitchii* (0.33) (valores cercanos a 1 indican elevada endogamia, cercanos a 0 ausencia de endogamia).

La germinación de las semillas inició a partir del día 2 para *P. ayacahuite* var. *veitchii* y el día 4 para *P. rzedowskii*. La mayor cantidad de germinación se presentó entre los 6 y 10 días para la primera especie, mientras que para *P. rzedowskii* fue entre los 11 a 15 días. El porcentaje de germinación en promedio para *P. rzedowskii* fue muy bajo (3%). La zona Centro mostró un mayor porcentaje (5%). Para *P. ayacahuite* el promedio de porcentaje de germinación fue de 71.5% y la subpoblación Ojo de Agua presentó el mayor porcentaje (93%) (Fig. 2).

Cuadro 3. Estadística descriptiva de los indicadores reproductivos obtenidos en el análisis de conos y comparación de características de conos y semillas entre poblaciones y especies presentes en Michoacán.

Especie	Zona / Subpoblación	N° escamas fértiles	Potencial	N° de semillas	% O.A.1	% O.A.2	E.S	% Semillas llenas	Peso de semillas (gr)
<i>Pinus rzedowskii</i>	Norte	36.7	45.5	51.53	12.9	31.2	8.2	15	0.028
	Centro	22.7	61.9	27.50	7.4	25.7	19.4	20	0.030
	Sur	19.8	39.8	34.81	10.2	35.8	16	23	0.035
Media ± E.E		25.1 ± 1.31	50.5 ± 2.6	36.0 ± 3.12	10.6 ± 2.00	30.4 ± 3.71	14.9 ± 2.5	21	0.031
<i>Pinus ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>	Antena	31.7	64.4	48.10	13.7	23.4	43.8	39	-
	Mesa	29.7	61.3	31.33	4.4	11.7	34.65	70	0.5373
	Ojo de Agua	54.08	120.2	84.64	4.2	3.5	69.81	50	-
	Pedregalito	49.7	99.4	89.38	6.1	16.4	67.8	76	0.6072
	Vigas	32.00	69	46.87	3.6	20.6	66.8	55	-
Media ± E.E		43.8 ± 2.4	87.6 ± 4.8	65.5 ± 6.2	5.7 ± 0.9	14.6 ± 1.3	50 ± 4.1	60	0.5722

* O.A.1, óvulos abortados del primer año de desarrollo, O.A.2, óvulos abortados del segundo año de desarrollo, E.S, Eficiencia de semillas.

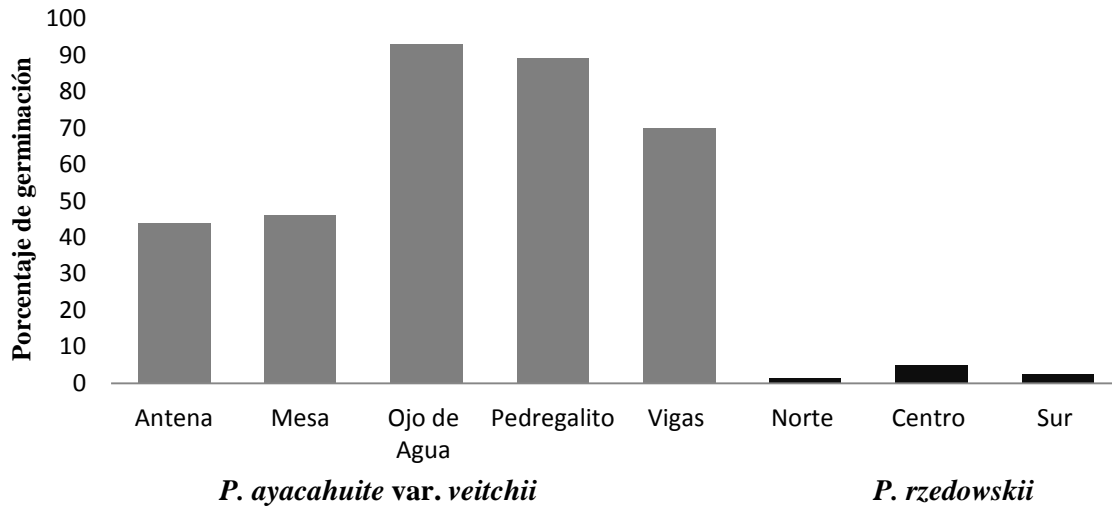


Figura 2. Porcentajes de germinación de semillas obtenidos entre subpoblaciones y zonas de las dos especies estudiadas.

Variación morfológica y reproductiva

Los análisis de varianza para las tres variables evaluadas longitud de conos, producción de semillas y peso de semillas, muestran diferencias altamente significativas, entre zonas para *P. rzedowskii* y subpoblaciones para *P. ayacahuite var. veitchii* (Cuadro 4). La zona Norte fue la más diferente para *P. rzedowskii*, por presentar conos más grandes (11.5 cm) y mayor producción de semillas (51.5) respecto a las zonas del centro y sur, no obstante, esta última zona presentó las semillas con el mayor peso (0.35 g).

Para *P. ayacahuite var. veitchii* la subpoblación de Ojo de Agua fue diferente del resto de las subpoblaciones, por tener los conos más grandes (35.7 cm) y la mayor producción de semillas (87.38). El peso de las semillas sólo se contabilizó en dos subpoblaciones, por ser las que presentaban una abundante producción de semillas; se obtuvieron valores muy similares en ambos casos (Pedregalito, 0.607g y Ojo de Agua, 0.537g).

Cuadro 4. Análisis de varianza y prueba de Tukey, para las poblaciones de *P. rzedowskii* y *P. ayacahuite* var. *veitchii*.

Variable	Zona/Subpoblación	Media	Grupo	Valor de P
<i>P. rzedowskii</i>				
Longitud (cm)	Norte	11.55	A	0.0269
	Centro	10.00	B	
	Sur	10.81	C	
Producción de semillas	Norte	51.53	A	0.0032
	Centro	27.50	B	
	Sur	34.80	AB	
Peso de semillas (g)	Norte	0.028	A	0.0001
	Centro	0.030	A	
	Sur	0.035	B	
<i>P. ayacahuite</i> var. <i>veitchii</i>				
Longitud (cm)	Mesa	26.5	A	0.0015
	Ojo de Agua	35.7	B	
	Vigas	25.8	A	
	Pedregalito	29.9	A	
	Antena	20.3	A	
Producción de semillas	Mesa	41.87	A	0.0113
	Ojo de Agua	87.38	B	
	Vigas	43.10	A	
	Pedregalito	72.64	B	
	Antena	27.33	A	
Peso de semillas (g)	Pedregalito	0.6072	A	0.0400
	Ojo de Agua	0.5373	B	

DISCUSIÓN

Indicadores reproductivos

Los resultados obtenidos indican que las características reproductivas de las dos especies estudiadas son contrastantes. En el caso de las poblaciones de *Pinus rzedowskii* su estado reproductivo es crítico: sólo 12 de las 17 poblaciones presentaban producción de conos; la eficiencia de semillas fue muy baja (14.9%; 7.5 semillas llenas por cono). Estos resultados concuerdan con los obtenidos para otras especies de pino, que son también de distribución muy restringida, con poblaciones severamente aisladas y fragmentadas. Por ejemplo, en *Pinus catarinae* se obtuvo una eficiencia de 20.93%, con un promedio de únicamente dos semillas viables por cono (Lemus, 1999). En *P. johannis*, una especie que sólo está distribuida en el Norte del estado de Coahuila, se reportan una eficiencia de semillas del 11% para tres de las seis poblaciones que conforman su distribución (Flores *et al.*, en revisión). En otras coníferas de distribución restringida, se ha observado el mismo patrón reproductivo, como en *Picea mexicana* Martínez, está representada por tres poblaciones (Chihuahua, Nuevo León y Coahuila), para la que se determinó una eficiencia de semillas del 24%. (Flores *et al.*, 2005). Para una población de *Pseudotsuga menziesii* (antes *macrolepis*) del Estado de México, se encontró una eficiencia de semillas del 7% (Ponce y Bautista, 2008).

En contraste, para las subpoblaciones de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* estudiadas, la eficiencia de semillas fue superior (50%) a la obtenida en *P. rzedowskii* y en las especies mencionadas. Estos resultados son similares a los encontrados en algunas especies de distribución amplia, pero con poblaciones fragmentadas. En un estudio realizado por Huerta (2000), con la misma variedad, pero en otras localidades de la Sierra Nevada de

México, se obtuvo una eficiencia de semillas/cono de 87.1%. Así mismo, en una población de *Pinus patula* Schl. Et Cham del estado de Puebla, se obtuvo una eficiencia del 75.5% (Ramírez *et al.*, 2013) y en una población de *P. montezumae* distribuida en Michoacán se obtuvo un 68% de eficiencia (Delgado, 1994). Todos estos resultados sugieren que el tipo de distribución de las especies tiene efectos importantes en la capacidad reproductiva y eficiencia de semillas.

De manera similar, el promedio de óvulos abortados obtenido en *P. rzedowskii* (40.9%) fue alto, lo cual también soporta la hipótesis de que la presencia de óvulos abortivos en las poblaciones de distribución restringida o fragmentadas es más alto que en las especies de amplia distribución. El valor obtenido en esta especie fue muy similar a los obtenidos en *P. johannis* (34.2%), durante cuatro periodos de evaluación (Flores 2014, en revisión), y para una localidad de *P. culminicola* Ardensen y Beaman (74.8%, Delgado *et al.*, 2014). En el caso de *P. ayacahuite* var. *veitchii* la presencia de óvulos abortados fue baja (20.2%), la mitad con respecto a la obtenida para *P. rzedowskii*, pero similar al promedio obtenido en otras especies de pino de distribución amplia y fragmentada, como *P. engelmannii* Carr, con valores variables para cuatro poblaciones de Durango (13.5 a 55%; Prieto y Trujillo 2006; Bustamante *et al.*, 2012), en *P. catariane* (18.19%; Lemus, 1999), para diferentes localidades de *P. leiophylla* (54.7%, Delgado, 1994; 72.9% Morales *et al.*, 2010; 67.7% Gómez *et al.*, 2010), *P. montezumae* con el 21.1% de abortos (Delgado, 1994), y *P. cembroides* con 16% (Sánchez *et al.*, 2005; 11.7%, Huerta, 2000). También, en especies del género *Pseudotsuga* se han reportado altos porcentajes para este indicador (34 y 41% Mápula *et al.*, 2007; Mápula, 2004, respectivamente).

Por tanto, se confirma la hipótesis, de que las especies de distribución restringida y fragmentadas pueden ser más susceptibles al efecto de la endogamia, ya que las

probabilidades de entrecruzamiento entre parientes cercanos son mayores. En coníferas, la presencia de óvulos abortados y semillas vanas son resultado de la degeneración de los embriones ocasionada por la presencia de genes recesivos letales, cuya frecuencia aumenta por la autofecundación o cruza con parientes cercanos (Sorensen y Miles, 1974; Yazdani y Lindgren, 1991; Ledig *et al.*, 1997; Ledig *et al.*, 2000). Por otra parte, la escasa producción de polen incrementa la probabilidad de autopolinización del mismo árbol (Ledig *et al.*, 1997). Los óvulos se presentan después de la polinización (primer año de desarrollo de los conillos), pero muchos de ellos no son fecundados o no se desarrollan completamente (Bramlett *et al.*, 1977; Mosseler *et al.*, 2000). En el caso de las poblaciones *P. rzedowskii* estudiadas, si bien, existe la posibilidad de que el movimiento de polen sí se esté presentando entre poblaciones muy cercanas, el alto índice de óvulos abortados sugiere que no ha sido efectivo (Anexo 3).

En este sentido el alto índice de endogamia obtenido para *P. rzedowskii* (0.79), sustenta estos argumentos, al igual que en otros estudios realizados con especies de coníferas en peligro de extinción, como *P. johannis* (0.72; Flores *et al.*, 2005), *P. culminicola* (0.60; Delgado *et al.*, 2014), *Picea mexicana* y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (0.84 y 0.80 Mapula *et al.*, 2007). Comparativamente, el índice de endogamia fue bajo para *P. ayacahuite* (0.33) y semejante a los reportados en *P. rigida* Mill. (0.35, Mosseler *et al.*, 2004) y *P. leiophylla* (0.50, Gómez *et al.*, 2010) dos especies de distribución amplia y fragmentada.

Algunos otros factores extrínsecos que podrían estar influyendo en la eficiencia reproductiva y en el alto índice de endogamia obtenido en *P. rzedowskii* podrían ser las barreras físicas, los tamaños poblacionales pequeños y la presencia de pocos individuos reproductivos. La zona en donde se distribuye esta especie está asociada a suelos de tipo

calizo, por lo que forma fragmentos o manchones aislados; además los sitios presentan pendientes muy accidentadas, lo cual hace que las poblaciones permanezcan aisladas unas de otras, imposibilitando el flujo de polen entre ellas. La mayoría de las poblaciones tienen tamaños menores a 500 individuos lo cual favorece el entrecruzamiento entre parientes cercanos (Delgado, 1997). Como se mencionó anteriormente, en este trabajo sólo se ubicaron 20 árboles reproductivos (con 1 a 3 conos), con un total de 35 conos. Delgado (1997), en un estudio demográfico con esta misma especie encontró 37 árboles reproductivos con un total de 145 conos. Ambas cantidades son muy bajas si se comparan con las obtenidas para otras especies de este género, el promedio en general es superior a 400 conos/árbol (Patiño *et al.*, 1983; Delgado, 1994). El alto índice de endogamia también fue un factor determinante para la baja germinación (3%) y el casi nulo establecimiento de plántulas (1%) de esta especie. El 60% de las semillas que germinaron presentaron plántulas anormales (ej., inactivación de la germinación radicular, sin desarrollo de acículas primarias o crecimiento del tallo en forma de cerillo), características que son indicativas de niveles de endogamia importantes (Fig. 3).

En contraste, para *P. ayacahuite* var. *veitchii* se obtuvo un porcentaje de germinación relativamente alto (71.5%), con un mínimo de semillas mal formadas (0.05). Los diferentes indicadores analizados muestran que para esta especie no existe un efecto considerable de endogamia, lo que le permite tener un mayor éxito reproductivo, así como germinación y establecimiento de plántulas.

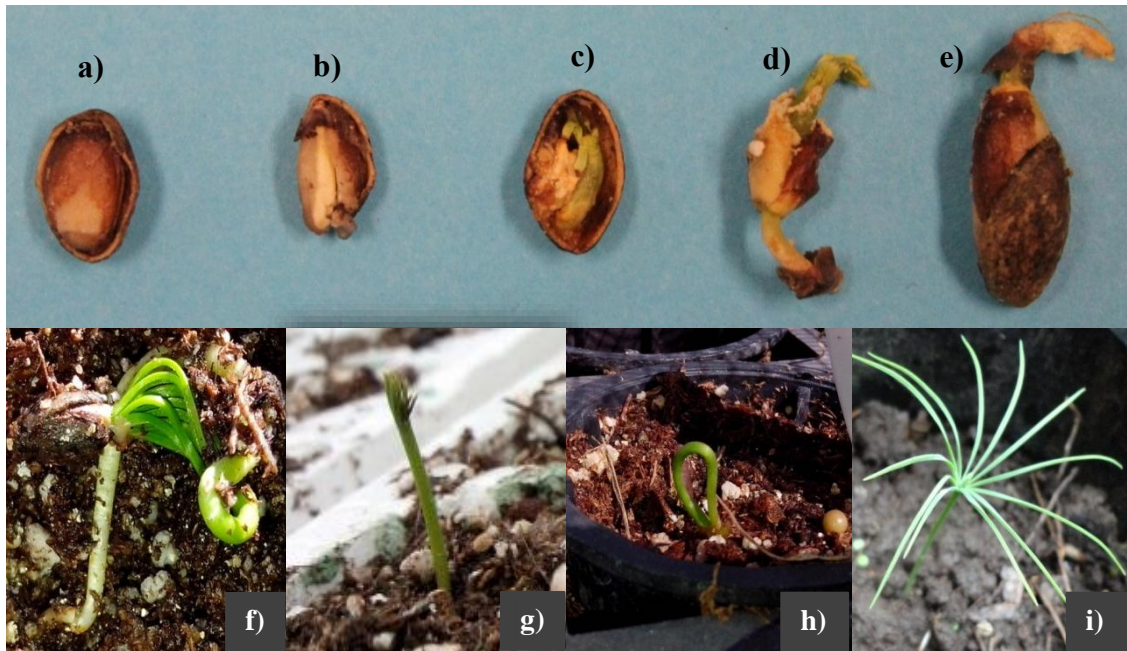


Figura 3. Estado de desarrollo semillas y plántulas de *P. rzedowskii* después de 20 días de su siembra; a) semilla sin germinar b y c) embriones malformado, d y e inactivación de la germinación, f) germinación invertida, g) plántula sin formación de cotiledones primarios, h e i) plántula normal.

Variación morfológica y reproductiva

Los resultados de los análisis de varianza para las características de tamaño, producción y peso de semillas, muestran diferencias entre zonas (*P. rzedowskii*) y subpoblaciones (*P. ayacahuite* var. *veitchii*). Resultados similares obtenidos en otras poblaciones de esta misma variedad (Munive *et al.*, 2008) y con otras especies de pino (*P. leipohylla*, Morales *et al.*, 2010; *P. engelmannii*, Bustamante *et al.*, 2012; *P. patula*, Ramírez *et al.*, 2013); han sido atribuidos fundamentalmente a aspectos particulares de los sitios (mejor calidad de sitio), como son las características físicas, químicas y biológicas del suelo, humedad y nutrientes.

En el caso de *P. rzedowskii*, los conos más grandes se colectaron en la zona norte, sin embargo la mayor producción de semillas llenas y mayor porcentaje de germinación se

presentaron en la zona centro. Esto demuestra que el tamaño de los conos no es indicador de una mayor eficiencia reproductiva para esta especie. En contraste, para *P. ayachuite* var. *veitchii* los conos más grandes se obtuvieron de la subpoblación Ojo de Agua, presentando una relación positiva con la producción de semillas llenas y germinación. En general, para las dos especies ambos sitios son los más grandes y densos (> 3000 individuos), los árboles se encuentran en laderas en suelos profundos, bien formados y con una mayor humedad. Además la subpoblación o fragmento Ojo de Agua de *P. ayachuite* var. *veitchii* es uno de los remanentes de bosque mesófilo más conservados (Negrete 2012. Com. Pers), y la zona centro en donde se distribuye *P. rzedowskii*, contiene el mayor número de árboles reproductivos (> 30 años).

De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo se hacen dos recomendaciones puntuales para el manejo y conservación de las especies estudiadas: i) la protección y declaración de las poblaciones de ambas especies como reservas naturales, con la finalidad de permitir que las poblaciones de *P. rzedowskii* logren incrementar sus tamaños censales de manera natural y de impedir que disminuyan los tamaños de los fragmentos que aún existen de *P. ayacahuite* var. *veitchii*, y ii) incrementar la variabilidad genética de las poblaciones de ambas especies, pero en particular las poblaciones *P. rzedowskii* a través de la reforestación de sitios con planta proveniente de semilla colectada de diferentes fragmentos o poblaciones, para incrementar a mediano plazo el número de individuos reproductivos y las tasas de entrecruzamiento dentro y entre las poblaciones de cada especie, y con ello disminuir los efectos de la depresión por endogamia.

CONCLUSIONES

Este estudio analiza indicadores reproductivos como el potencial, eficiencia y germinación de semillas para evaluar el éxito reproductivo de dos especies de pino. Se encontró que los indicadores reproductivos son mucho más bajos en *P. rzedowskii* que en *P. ayacahuite* var. *veitchii*, a pesar de que ambas especies son de distribución restringida y con tamaños poblacionales pequeños. La zona centro en donde se distribuye *P. rzedowski* y la subpoblación Ojo de Agua de *P. ayacahuite* var. *veitchii*, presentan los valores más altos. Las diferencias del estimado del índice de endogamia son remarcables, en *P. rzedowskii* fue muy alto, dos veces mayor que el valor obtenido en *P. ayacahuite* var. *veitchii*. Probablemente, la fragmentación y aislamiento de las población de *P. ayacahuite* var. *veitchii* sea de origen reciente, por lo que aún no se presentan los efectos de la endogamia tan marcados como en *P. rzedowskii*, contribuyendo así al mayor éxito reproductivo de esta variedad. No obstante, es recomendable hacer evaluaciones complementarias durante varios periodos de tiempo para obtener estimaciones más robustas de los diferentes indicadores reproductivos. Asimismo, hacer estudios moleculares para verificar los niveles de endogamia tanto en árboles padre como en la progenie, estimar los tamaños efectivos y las tasas de entrecruzamiento. Consideramos que con esta información se logrará ampliar nuestro conocimiento sobre los patrones reproductivos de estas especies de pino tan importantes.

LITERATURA CITADA

- Bramlett, D. L., E. W. Belcher Jr., G. L. De Barr, J. L. Hertel, R. P. Karrfalt, C. W. Lantz, T. Miller, K. D. Ware, and H. O. III Yates. 1977. Cone analysis of southern pines: a guidebook. Gen. Tech. Rep. SE-13. USDA For. Serv., Southeastern For. Exp. Stn. Asheville, N. C. 28 pp.
- Bustamante, G. V., J.A. Prieto-Ruíz, E. Merlín-Bermudes, R. Álvarez-Zagoya, A. Carrillo-Parra y J.C. Hernández-Díaz. 2012. Potencial y eficiencia de producción de semilla de *Pinus engelmannii* Carr., en tres rodales semilleros del estado de Durango, México. Madera y Bosques 18(3):7-21.
- Delgado V. P. 1994. Evaluación de la capacidad productiva y eficiencia de semillas para tres especies del género *Pinus* (*P. montezumae* Lamb., *P. pseudostrobus* Lind. y *P. leiophylla* Schl. & Cham.), en la zona boscosa de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. Bol. Soc. Bot. Méx. 54:267-274.
- Delgado V. P. 1997. Estructura genética y demográfica de una especie del género *Pinus* (*Pinus rzedowskii* Madrigal Et Caballero) endémica de Michoacán, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Delgado P. D. Piñero, A. Chaos, N. Perez-Nasser, and E. R. Alvarez-Buylla. 1999. High population differentiation and genetic variation in the endangered Mexican pine *Pinus rzedowskii* (Pinaceae). American Journal of Botany 86(5):669-676.
- Delgado V. P., Rebolledo V., García J., Flores C., Piñero D., y Vázquez A. 2012. Aproximación molecular para la evaluación genética de áreas productoras de semillas y de conservación en especies del género *Pinus*. CONAFOR-CO1-176167.
- Flores L. C. J. López U. y J. J. Vargas H. 2005. Indicadores reproductivos en poblaciones naturales de *Picea mexicana* Martínez. Agrociencia 39: 117-126.
- Flores L. C., J. A. Jacobo P y P. Delgado V. 2014. Producción de semillas de *Pinus johannis* M. F-Robert de tres poblaciones del Noreste de México. En revisión
- Gómez J. D. M., C. Ramírez H., J. Jasso M y J. López U. 2010. Variación en características reproductivas y germinación de semillas de *Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. Revista Fitotecnia Mexicana 33 (4): 297-304.
- Huerta V. J.L. 2000. Estudio de conos y semillas de *Pinus ayacahuite* variedad *veitchii* Shaw en dos localidades de la sierra nevada de México. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo.

- Ledig, F. T., V. Jacob C., P. D. Hodgskiss, and T. Eguiluz P. 1997. Recent evolution and divergence among populations of a rare Mexican endemic, Chihuahua spruce, following Holocene climatic warming. *Evolution* 51 (6): 1815-1827.
- Ledig, F. T., B. Bermejo V., P. D. Hodgskiss, D. R. Johnson, C. Flores L., and V. Jacob C. 2000. The mating system and genetic diversity in Martinez spruce, an extremely rare endemic of México's Sierra Madre Oriental: an example of facultative selfing and survival in interglacial refugia. *Can. J. For. Res.* 30: 1-9.
- Lemus S. J. L. 1999. Maduración de conos, producción y viabilidad de la semilla de *Pinus catarinae* M. F. Robert-Passini. Tesis profesional. UAAAN Buenavista Saltillo, Coahuila, México. 125 pp.
- López Calderón, Y. 2005. Producción y viabilidad de semillas de *Pinus johannis* M.-F. Robert en dos poblaciones naturales de México. Tesis profesional. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coahuila, México.
- López U. J. and J. K. Donahue. 1995. Seed production of *Pinus greggii* Engelm. in natural stands in Mexico. *Tree Planters' Notes* 46(3):86-92.
- Lyons, L. A. 1956. The seed production capacity and efficiency of red pine cones (*Pinus resinosa*). *Can. J. Bot.* 34: 27-36. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación FAO. 2005. Global Forest Resources Assessment. Roma Italia. <http://www.fao.org/forestry/fra> 2005.
- Mápula, L. M. 2004. Indicadores reproductivos para poblaciones naturales de *Pseudotsuga* Carr. México. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de postgraduados. Montecillo, Texcoco, México.
- Mápula-Larreta M, J López-Upton, J.J Vargas-Hernández, A Hernández-Livera 2007. Reproductive indicators in natural populations of Douglas-fir in Mexico. *Biodiv. Conserv.* 16:727-742.
- Morales V. M.G., C. A. Ramírez M., P. Delgado V. y J. López U. 2010. Indicadores reproductivos de *Pinus leiophylla* Schlttdl. et Cham. en la cuenca del río Angulo, Michoacán.
- Mosseler A, J E Major, J D Simpson, B Daigle, K. Lange, Y S Park, K H Johnsen, O P Rajora 2000. Indicators of population viability in red spruce, *Picea rubens*. I. Reproductive traits and fecundity. *Can. J. Bot.* 78:928-940.
- Mosseler A, O P Rajora, J E Major, K H Kim. 2004. Reproductive and genetic characteristics of rare, disjunct pitch pine populations at the northern limits of its range in Canada. *Conserv. Genet.* 5:571-583.

- Munive M., E.; O. Vázquez C.; E.M. Zamora C.; E. Fernández P. Y E. García G. 2008. Variación de conos y semillas de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* Shaw de dos procedencias del estado de Tlaxcala. *Foresta Veracruzana* 10(1): 39-46.
- Owens, J. N, T. Kittirat and M. F. Mahalovich. 2008. Whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) seed production in natural stands. *Forest Ecology and Management* 255 (3-4): 803-809.
- Patiño, V. F., P. Garza., A. Y. Villagómez., A. L. Talavera y M. F. Camacho. 1983. Guía para la recolección y manejo de semillas de especies forestales. I.N.I. F. SF-SARH. 7-81 pp.
- Ponce M. A y C. Bautista, H. 2008. Análisis de la producción de semillas de *Pseudotsuga macrolepis* Flous., en una plantación establecida en el municipio de Amecameca, estado de México. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo.
- Prieto R. J. A. y R. Trujillo. 2006. Análisis de conos y semillas de *Pinus engelmannii* Carr., en el municipio de Súchil, Dgo. Memoria de resúmenes. INIFAP. Publicación especial No. 1. 49-50 pp.
- Ramírez-García, E. O., Reyes, J. C. S., Ramírez, J. M., & Cruz-Jiménez, H. 2013. Características de estructuras reproductivas en progenitores seleccionados de *Pinus patula* Schl. et Cham. *Foresta Veracruzana* 15(1), 37-44.
- Sánchez, T. V. Nieto, M. P. D. L., & Mendizábal, L. D. C. 2005. Producción de semillas de *pinus cembroides* subsp. *orizabensis* dk Bailey de Alzayanca, Tlaxcala, México. *Foresta Veracruzana* 7(1), 15-20.
- Sánchez-Vargas, N. M. y A. Martínez-Palacios. 2007. Manual del Curso-Taller Manejo y Propagación de Germoplasma Forestal. Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales-UMSHN. Morelia, Michoacán, México. 27 pp.
- SAS Institute. 2014. SAS/STAT Guide for personal computers. Version 9.3. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, U.S.A. 1028 pp.
- 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. D. O. F. 30 de diciembre de 2010. México. 77 p. [En línea]. 25 de abril de 2011. Disponible en: <http://www.semarnat.gob.mx/leyesyformas/SEMARNAT%20DOF/Norma%20Oficial%20Mexicana%20NOM-059-SEMARNAT-2010>.
- Sivacioglu, A. y S. Ayan. 2008. Evaluation of seed production of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) clonal seed orchard with cone analysis method. *African Journal of Biotechnology* 7 (24): 4393-4399 pp.

- Sorensen, F.C. and R.S. Miles. 1974|. Self-pollination on Douglasfir and ponderosa pine seeds and seedlings. *Silvae Genet* 23(5):135-165.
- Strauss, S. H. and F. T. Ledig. 1985. Seedling architecture and life history evolution in pines. *Amer. Naturalist*. 125: 702-715.
- Yazdani, R. and D. Lindgren. 1991. The impact of self-pollination on production of sound selfed seeds. In: *Biochemical markers in the population genetics of forest trees*. S. Fineschi, M.E. Malvolti, F. Cannata and H.H. Hattemer (Eds.). SPB Academic Publishing. The Hague, The Netherlands. 143-147 pp.

**Capítulo II: Comportamiento de caracteres cuantitativos de la progenie
de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* Shaw bajo condiciones de vivero**

RESUMEN

La fragmentación del hábitat tiene fuertes repercusiones en la regeneración de los bosques naturales, aislando y alterando los procesos biológicos, reproductivos y adaptativos de las especies, lo que las hace más susceptibles a la extinción. El presente estudio se realizó con la única población de *P. aycahuite* var. *veitchii*, reportada para Michoacán, con la finalidad de evaluar caracteres de crecimiento temprano y su heredabilidad en progenies provenientes de cinco fragmentos o subpoblaciones. Se hizo una selección de uno a seis individuos de cada subpoblación, con base en la producción de estróbilos femeninos y características fenotípicas deseables. Una vez obtenidas las semillas, se germinaron en condiciones de laboratorio y posteriormente se estableció el ensayo de progenies, conformado por 16 familias bajo un diseño de bloques completamente al azar en condiciones de vivero. Las variables que se midieron fueron: número y expansión de cotiledones, altura y diámetro de las plántulas. Se hicieron análisis de varianza (GML; entre subpoblaciones, bloques y familias), de Componentes Principales (PCA) y una prueba de comparación de medias (Tukey) entre subpoblaciones y familias. Los resultados indican diferencias altamente significativas entre familias ($P < 0.05$) para todos los caracteres evaluados. Se formaron dos grupos bien diferenciados, el primero agrupa a las subpoblaciones que presentan los mayores promedios de los caracteres de crecimiento (Ojo de Agua, Pedregalito y Vigas) y el segundo a las subpoblaciones que presentan los menores promedios (Mesa y Antena). La heredabilidad individual y de familia presentaron los valores más altos para el carácter altura ($h^2_i = 0.27-1.0$ y $h^2_f = 0.74-0.92$, respectivamente). En general la información indica que existe un control genético para todos los caracteres estudiados. Sin embargo, lo elevado de la heredabilidad estimada indica un significativo efecto materno, por lo que se recomienda hacer evaluaciones a edades posteriores, cuando el efecto materno haya desaparecido. Las familias 1, 2, 4 (Pedregalito), 6, 7, 9 y 10 (Ojo de Agua) y 8 (Vigas), fueron las que presentaron las mejores características de crecimiento temprano. Se recomienda la obtención de semilla de estas familias para la producción de planta para actividades de restauración y reforestación, así como para el inicio de programas de mejoramiento genético con esta variedad de pino.

Palabras clave: *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, fragmentación del hábitat, ensayo de progenie, variabilidad, heredabilidad.

ABSTRACT

Habitat fragmentation has strong implications for the regeneration of natural forests, isolating and altering the biological, reproductive and adaptive processes of species, making them more susceptible to extinction. The present study was developed with the only population of *P. aycahuite* var. *veitchii* formally reported in Michoacán, in order to evaluate progenies, comparing early growth characters and heritability from five fragments or subpopulations. Between one and six individuals were selected in each subpopulation, based on the production of female cones and desirable phenotypic characteristics. The seeds were germinated in laboratory and then the progeny test was established with 16 families in nursery, under a complete block randomized design. The measured variables were: number and cotyledon expansion, height and diameter of the seedlings. Different analyses were made: ANOVA analysis (GML; between subpopulations, blocks and families), Principal Components (PCA) and Tukey tests between subpopulations and families. The results indicate highly significant differences among families ($P < 0.05$), for all the evaluated characters, two distinct groups are formed, the subpopulations that have the highest average growth were Ojo de Agua, Pedregalito and Vigas and the subpopulations with the lowest averages were Mesa and Antena. Individual and family heritability showed the highest values for tree height ($h^2_i = 0.27-1.0$ y $h^2_f = 0.74-0.92$, respectively). In general, the information indicates a genetic control for all the studied characters. However, the high estimated heritability indicates a significant maternal effect, so subsequent evaluations are recommended in older ages, when the maternal effect has disappeared. The families 1, 2, 4 (Pedregalito), 6, 7, 9, 10 (Ojo de Agua) and 8 (Vigas), presented the best features of early growth. Obtaining seed of these families for the plant production for restoration and reforestation activities is recommended, as well as the development of breeding programs with this variety of pine.

Keywords: *Pinus aycahuite* var. *veitchii*, habitat fragmentation, progeny test, variability, heritability.

INTRODUCCIÓN

En la región central de México crecen en forma natural un gran número de especies de coníferas, entre las que se encuentran *Pinus hartwegii* Lindl, *P. leiophylla* Schl et Cham, *P. ayacahuite* var. *veitchii* Shaw, *P. montezumae* Lamb, *P. michoacana* Martínez, *P. patula* Schl et Cham, etc., así como algunas especies del género *Quercus* y *Alnus* (Musálem, 1984). La acelerada destrucción de los recursos naturales cuyos agentes directos son principalmente los incendios forestales, desmontes para cambio de uso del suelo, el pastoreo y los aprovechamientos clandestinos, ha originado que, con el paso de los años, se vaya limitando la distribución de estas especies.

Una manera de contrarrestar los efectos destructivos que se presentan en los bosques naturales es a través de programas de reforestación con fines de restauración ecológica, incluyen la producción de plantas de especies que se adapten a las regiones afectadas (Sáenz y Lindig, 2004). Para lograr el establecimiento exitoso de las plantaciones es de vital importancia considerar algunos aspectos como: i) correcta elección de la especie ii) origen geográfico (procedencia) de la semilla para producción de planta en vivero, iii) probar la diversidad genética contenida en cada especie, población o familia, en determinados sitios. Una forma de evaluar los aspectos anteriores es a través del establecimiento de pruebas de procedencia/progenie, así como la evaluación del crecimiento de las plántulas en campo (Zobel y Talbert, 1992).

Un ensayo de progenies es una evaluación de los progenitores con base en el comportamiento de su descendencia, y sirve para determinar el valor genético de los árboles inicialmente seleccionados (Wright, 1964); así como para evaluar la respuesta de

distintos genotipos de una especie. Estos ensayos se pueden llevar a cabo desde vivero, con el fin de contar con plantas forestales de calidad genética adecuada (Climent *et al.*, 2008).

Para el caso particular de las especies mexicanas del género *Pinus*, Bermejo (1980) menciona que su potencialidad para establecerse en diferentes condiciones ambientales es grande, ya que están adaptadas a zonas templadas, semiáridas y tropicales, y a un amplio rango altitudinal, desde el nivel del mar, hasta los 3500 m. Sin embargo, en México no existen plantaciones extensas con fines comerciales en los que las plantas hayan sido derivadas de programas de mejoramiento genético (Vargas, 1994). Por ello se requiere determinar el rendimiento del crecimiento y adaptación de las especies, tanto en condiciones de vivero, así como en plantaciones a nivel de sitio, mediante ensayos de procedencias/progenie de las especies.

Recientemente se han realizado varios trabajos sobre esta temática para especies de género *Pinus*, con experimentos bajo condiciones de vivero y campo, como en *Pinus oaxacana* Mirov, (Zitácuaro y Aparicio, 2004); *Pinus pseudostrobus* Lindl (Cambrón *et al.*, 2012; Soto, 2014), *P. devoniana* Lindl y *P. leiophylla* (Castellanos *et al.*, 2013), *Pinus patula* (Salaya *et al.*, 2012; Morales *et al.*, 2013), *Pinus teocote* Schl & Cham (Ramírez *et al.*, 2001; Alba, 2002); *Pinus oocarpa* Schiede (Viveros *et al.*, 2005); *Pinus hartwegii* Lindl (Benavidez *et al.*, 2011; Viveros *et al.*, 2014); *Pinus greggii* Engelm. var. *greggii* (Cornejo *et al.*, 2009; Gutiérrez, 2011), *Pinus ayacahuite* Ehren var. *ayacahuite* (Farfán *et al.*, 2002) y una especie de *Abies* (*A. religiosa* (H.B.K.) Schlecht et Cham; Benavidez *et al.*, 2011). En la mayoría de estos trabajos se concluye que existe una amplia variación en caracteres de crecimiento (principalmente altura y diámetro) a nivel de especie, familia y procedencia.

Estas mismas características presentan una heredabilidad que varía entre años y sitios, lo que se atribuye a causas genéticas y ambientales.

En este estudio se presenta un análisis de progenies de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, de la única población reportada para Michoacán. Esta variedad se distribuye de manera discontinua o fragmentada en la parte central de México, Distrito Federal, Estados de México, Morelos, Hidalgo, Puebla, Tlaxcala, Jalisco, Veracruz, Michoacán y Guerrero (Musálem, 2003). Se caracteriza por formar poblaciones aisladas de tamaño variado sin llegar a formar masas de gran magnitud (Pérez y Olvera, 1981). En particular, la localidad de La Palma, Michoacán, está formada por cinco fragmentos distribuidos en remanentes de bosque mesófilo, y sujetos a una inminente extinción local por el cambio de uso de suelo para el cultivo de aguacate. No obstante, las semillas de estas subpoblaciones son utilizadas para la producción de planta para el abastecimiento de plantaciones de árboles navideños y para los programas de reforestación a nivel regional y nacional. Es una especie muy apreciada por sus características maderables, útil en la construcción, aserrío, triplay, pulpa para papel, postes, elaboración de muebles y artesanías (Pérez y Olvera, 1981; Cevallos y Carmona, 1981; Olvera, 1985).

Con base en lo anterior y a la casi nula información existente sobre la capacidad regenerativa y adaptativa de *P. ayacahuite* var. *veitchii*, en este trabajo se evaluó el comportamiento de caracteres cuantitativos de la progenie establecida en condiciones de vivero. Los objetivos específicos fueron: i) evaluar caracteres de crecimiento temprano y su asociación a nivel de familia y ii) determinar el grado de control genético (heredabilidad) de caracteres de expresión temprana. Finalmente, se plantea una propuesta general para la selección de las familias con caracteres de crecimiento sobresalientes (i.e. altura,

cotiledones, diámetro y establecimiento), para utilizarlas en actividades de restauración, y que sean el inicio de futuros programas de mejoramiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

La población de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* Shaw de La Palma, municipio de los Reyes, Mich. (19° 40' N, 102° 25' W, 2,240 msnm), es la única reportada formalmente para el estado de Michoacán (Fig.1 y Anexo 2). Se encuentra representada por cinco fragmentos o subpoblaciones que presentan tamaños censales reducidos por el cambio de uso de suelo a huertas de aguacate (*Persea americana*) (Cuadro 1).

Recolecta de semilla

Se seleccionaron de uno a seis árboles en cada uno de los cinco fragmentos que representan a la variedad, con base en la producción de conos femeninos y a las características fenotípicas deseables, como altura y diámetro (DAP), con un total de 20 individuos (Cuadro 1). De cada individuo se recolectaron de 1 a 6 conos.

Cuadro 1. Ubicación de los individuos de la población de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, procedentes de La Palma, Municipio de los Reyes, Mich.

Localidad	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud Msnm	Tamaño ha y N° por ha	Características
1. Antena	19°36'28.6''	102°20'37.1''	2200	13.18 y 412	1. Rodeado por huertos, suelos degradados.
2. Ojo de Agua	19°35'55.4''	102°20'6.9''	2300	12.36 y 628	2. Remanente de bosque mesófilo.
3. Pedregalito	19°35'55.2''	102°20'27.8''	2350	3.32 y 517	3 y 4. Suelos formados, con condiciones favorables de humedad.
4. Vigas	19°35'54.0''	102°20'32.2''	2200	5.02 y 416	Suelos con poca formación y pocos individuos reproductivos.
5. Mesa	19°36'39.1''	102° 20'24''	2200	2.34 y 72	

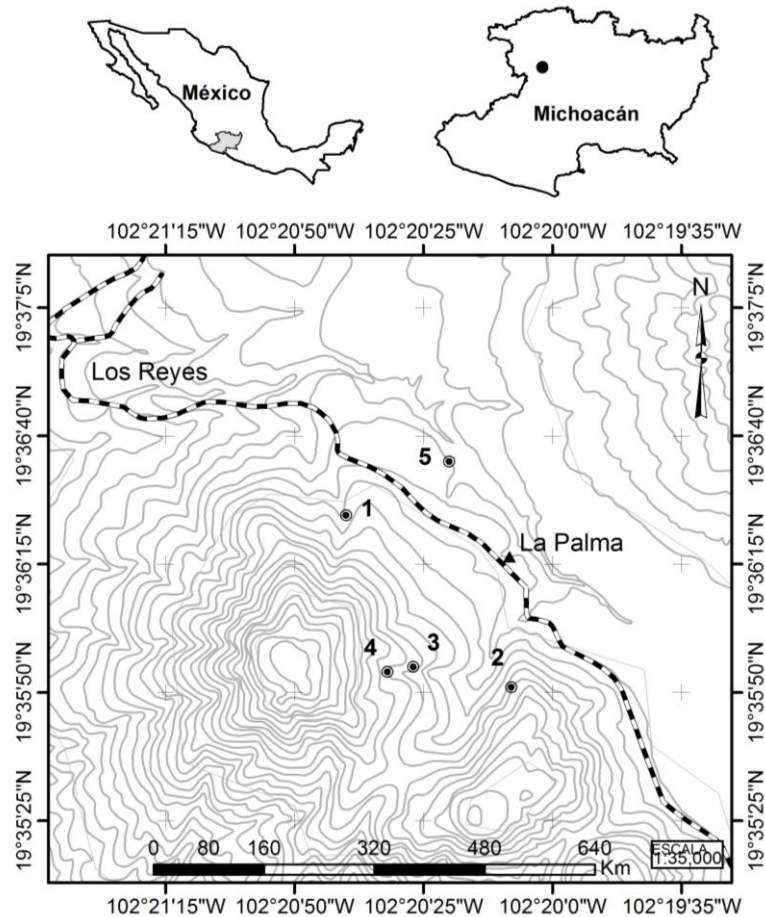


Figura 1. Distribución geográfica de *P. ayacahuite* var. *veitchii*, de la Palma Municipio de Los Reyes, Michoacán, representada por cinco subpoblaciones; (1) Antena, (2) Ojo de Agua, (3) Pedregalito, (4) Vigas y (5) Mesa.

Establecimiento del ensayo y obtención de datos

Los conos recolectados se expusieron al sol durante 30 días para provocar la liberación de la semilla (ver capítulo I). Las semillas se separaron mediante el método de flotación en agua, el cual consiste en sumergirlas en un recipiente con agua destilada y fungicida Captan (3g/L) durante cuatro horas; las semillas vanas quedan en la superficie del recipiente y las semillas llenas en el fondo (Patiño *et al.*, 1983). Se tomó una muestra al azar entre 20 y 100 semillas llenas por familia, las cuales se colocaron en cajas de Petri y se les asignó una clave que se mantuvo hasta el final del ensayo. Las semillas se sometieron a

un proceso de estratificación, el cual consistió en poner las semillas sobre papel filtro, con humedad constante, y mantenerlas durante ocho días a una temperatura de 5.0 °C.

Después de este proceso se germinaron a temperatura ambiente en condiciones de laboratorio. Se tomaron datos de los días transcurridos desde la siembra (en caja) hasta la germinación (testa abierta y radícula expuesta, como resultado de la absorción de humedad y el inicio del proceso metabólico correspondiente; Booner, 2008). Se cuantificó el número de semillas germinadas cada tercer día, durante 30 días para obtener el porcentaje de germinación. Las plántulas emergidas se colocaron en envases de plástico rígido de 380 cm³, llenos de un sustrato compuesto por peatmoss®, agrolita® y vermiculita® en proporciones de 50:25:25, respectivamente, enriquecido con osmocote® (fertilizante de liberación prolongada a base de N-P-K), en proporción de 108 g/m³ de suelo. Todas las semillas germinadas de un mismo árbol fueron consideradas como una familia, y debido a que fueron producto de la polinización libre, los miembros de una familia se consideraron medios hermanos (Falconer, 1996).

En el mes de febrero del año 2014, se establecieron 16 familias de medios hermanos en un diseño de bloques completos al azar con cinco repeticiones y de 3 a 9 plántulas por bloque, en el vivero del IIAF-UMSNH en Morelia Michoacán. Las plántulas se regaron cada tercer día y se tomaron datos mensuales a partir de su establecimiento en el vivero. Se registraron cuatro variables: el número de cotiledones, la longitud del cotiledón (se evaluaron en el primer mes de edad, debido que es cuando las plántulas presentan los cotiledones primarios), la altura (cm) de la base al ápice (del primero al quinto mes) y el diámetro basal (mm) del tallo (del tercero al quinto mes).

Análisis de los datos

La estadística descriptiva para las variables de crecimiento se obtuvo con el procedimiento Proc means. Para determinar si había variación significativa entre familias, se realizó un análisis de varianza con el procedimiento GLM del paquete estadístico SAS ver.9.3 (2013). Para estimar los componentes de varianza asociados a cada fuente de variación y su contribución a la varianza total, se utilizó el procedimiento VARCOMP, con el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + F_j + B_i * F_j + E_{ijk}$$

Donde Y_{ijk} es el valor observado, μ es el promedio de la población; B_i es el efecto de bloque, F_j es el efecto de familia; $B_i * F_j$ es el efecto de la interacción del bloque con la familia y E_{ijk} es el error experimental. La determinación de las subpoblaciones que presentaban un desarrollo diferencial, se realizó con la prueba de comparación de medias (Tukey) con el paquete estadístico SAS ver. 9.3 (2013).

Para determinar cuáles de las familias contribuyen a la mayor variación observada se usaron dos aproximaciones. La primera consistió en un análisis de varianza entre las familias para cada variable de estudio mediante un modelo lineal de efectos aleatorios:

$$Y_{jk} = \mu + F_j + E_{jk}$$

Donde Y_{jk} = variable μ = efecto de la media general F_j = efecto de j-ésima familia; E_{jk} = efecto del error). La determinación de las familias que presentaban un desarrollo diferencial, se realizó con la prueba de comparación de medias (Tukey) con el paquete estadístico SAS ver. 9.3 (2013).

Para la segunda aproximación se usó un análisis de componentes principales (PCA) con el valor medio de las variables que presentaron la mayor variación, con la finalidad de determinar a las familias que aportan la mayor variación de este carácter. Para el análisis se usó el programa estadístico Past ver. 3.04 (Hammer, 2014).

Finalmente, se calculó la heredabilidad en sentido estricto a nivel individual (h^2_i) y de familia (h^2_f) con las siguientes fórmulas ajustadas (Zobel y Talbert, 1992):

$$h_{ind} = 3\sigma^2_{fam}/\sigma^2_{fam} + \sigma^2_{bloq} * fam + \sigma^2_{error}$$

$$h_{fam} = \sigma^2_{fam}/\sigma^2_{fam} + \sigma^2_{bloq} * fam/b + \sigma^2_{error}/b * n$$

Generalmente se supone que las familias de polinización libre representan familias de medios hermanos y que el componente de varianza de familias (σ^2_f) representa $1/4$ de la varianza genética aditiva (σ^2_A) (Falconer y Mackay, 1996). Esto sólo se cumple cuando los padres no están emparentados y la endogamia es cero; sin embargo en la mayoría de los casos la correlación intra-clase de hermanos obtenidos por polinización libre es mayor de $1/4$ (Squillace, 1974). Un coeficiente de $1/4$ en esta situación ocasiona una sobrestimación de la σ^2_A , y por tanto de la heredabilidad y de las ganancias genéticas esperadas (Namkoong, 1966). Por lo anterior, para el cálculo de la varianza genética aditiva en este trabajo se empleó un coeficiente de determinación genética de 3, bajo el supuesto de que la correlación genética entre hermanos obtenidos por polinización libre es de $1/3$ (Campbell, 1986; Sorensen y White, 1988).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variación de caracteres de crecimiento

El análisis descriptivo de todas las variables evaluadas mostró que los menores valores del coeficiente de variación se observan en las primeras edades (uno y dos meses; CV= 0.16), y los valores más altos de coeficiente de variación y error estándar de todas las variables se observan en el cuarto y quinto mes, siendo este patrón más acentuado para la altura (CV= 24 y 0.4, respectivamente) (Cuadro 2). La variación de las características evaluadas presenta un patrón diferencial que se incrementa conforme crecen las plantas. Los resultados son similares a los reportados en *P. pseudostrobus* para el carácter altura por Castellanos (2010) (CV= 21.7-31.91, ES= 0.66-4.39) y Sánchez (2011) (CV=48.58-87.38, ES=0.10-0.88).

Cuadro 2. Estadística descriptiva de variables de crecimiento en *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* en distintas edades (meses).

Variables	Edad	Unidad	μ	Máx	Mín	CV	ES
Nº cotiledón	1	núm.	11.66	16	8	2.56	0.08
Long. Cotiledón	1	cm	4.08	6.10	1.30	0.68	0.04
Altura	1	cm	2.6	6.7	0.20	0.6	0.04
	2		4.6	8.0	1.0	1.48	0.06
	3		7.2	12.4	1.0	4.0	0.10
	4		13.4	23.9	1.2	11.6	0.16
	5		20.8	35.0	4.3	24.0	0.41
Diámetro	3	mm	2.4	4.4	1.6	0.16	0.04
	4		3.32	13.5	1.67	0.71	0.24
	5		3.94	6.4	1.8	0.80	0.31

Unidad: número (núm), centímetros (cm), milímetros (mm), media general (μ), valor máximo (Máx), valor mínimo (Mín), coeficiente de variación (CV) y error estándar (ES).

Análisis de varianza

Para determinar si existían diferencias significativas entre bloques, familias y la interacción bloque*familia, se realizó un análisis de varianza global, el cual indica diferencias altamente significativas ($P < 0.01$) entre familias, seguidas de las subpoblaciones ($P = 0.05$), para todas las variables evaluadas, con una contribución del 32 y 73 % de la varianza total respectivamente (Cuadro 3). Esto concuerda con los resultados reportados para *P. chiapensis* y *P. oaxacana*, por Salazar, (1994), Alba et al. (2003) y Zitacuaro y Aparicio (2004), quienes encuentran diferencias en el crecimiento de plántulas a nivel de procedencias y familias.

Cuadro 3. Cuadrados medios de bloque, familia, bloque*familia y error, obtenidos en los análisis de varianza y contribución de la varianza de los caracteres de crecimiento evaluados en la progenie de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, bajo condiciones de vivero.

Carácter	Bloque		Familia		Bloq*fam		ES	ES
	P	$\sigma\%$	P	$\sigma\%$	P	$\sigma\%$		
NC	0.9659 ^{ns}	0.12	0.0332*	0.60	<.0001**	0.14	0.85	0.12
LC	0.4453 ^{ns}	0.09	0.0031*	0.63	0.0029*	0.15	1.92	0.14
Alt1	0.4270 ^{ns}	0.11	<.0001**	0.70	0.0028*	0.17	0.42	0.07
Alt2	0.7225 ^{ns}	0.06	<.0001**	0.72	0.0078*	0.12	1.04	0.10
Alt3	0.7814 ^{ns}	0.05	<.0001**	0.73	0.0124*	0.14	2.97	0.09
Alt4	0.1238 ^{ns}	0.23	<.0001**	0.54	0.0417*	0.13	9.293	0.10
Alt5	0.0034*	0.45	0.0099*	0.32	0.1459 ^{ns}	0.13	20.73	0.11
D1	0.1911 ^{ns}	0.21	<.0001**	0.55	0.0091*	0.09	0.12	0.09
D2	0.2734 ^{ns}	0.29	0.0015*	0.45	0.8494 ^{ns}	0.12	0.68	0.19
D3	0.8261 ^{ns}	0.29	0.6462 ^{ns}	0.46	0.0988 ^{ns}	0.11	389	0.12

Número de cotiledones (NC), Longitud de cotiledón (LC), Altura (Alt), Diámetro (D), aportación de la varianza ($\sigma\%$) Significancia (P): no significativo (ns), significativo a 0.05 (*) y significativo a 0.01 (**).

La interacción bloque*familia fue significativa para todos los caracteres, excepto para la altura del quinto mes y el diámetro del segundo y tercer mes. Sin embargo, para la

mayoría de las variables el efecto del bloque no fue significativo ($P = \geq 0.05$), con una contribución entre 9 y 15 % de la varianza total. Esto puede deberse a la poca variación ambiental (temperatura, luz, humedad y misma composición de sustrato) que existe en condiciones de vivero, lo que permite que se presente una mayor expresión del genotipo (Castellanos, 2010). Para precisar las diferencias a nivel de subpoblación, se realizó la prueba de comparación de medias de Tukey. En el cuadro 4, se muestran los valores promedio para cada variable y fecha de medición.

Cuadro 4. Resultados de los valores medios (μ) por subpoblación y los grupos obtenidos con la prueba de Tukey, en las variables de crecimiento evaluadas en plántulas de *P. ayacahuite* var. *veitchii*, bajo condiciones de vivero.

Variable	Subp.	μ	Grupo	Variable	Subp.	μ	Grupo
N° de cotiledones	Antena	11.71	A	Altura 1	Antena	2.10	B
	Ojo de Agua	11.60	A		Ojo de Agua	2.72	A
	Mesa	10.76	A		Mesa	2.04	B
	Pedregal	11.82	A		Pedregal	2.63	A
	Vigas	11.77	A		Vigas	2.55	AB
Longitud de cotiledón	Antena	3.31	B	Altura 2	Antena	3.15	B
	Ojo de Agua	4.10	A		Ojo de Agua	4.71	A
	Mesa	3.08	B		Mesa	3.00	B
	Pedregal	4.15	A		Pedregal	4.83	A
	Vigas	4.37	A		Vigas	4.85	A
Diámetro 1	Antena	2.16	B	Altura 3	Antena	4.84	B
	Ojo de Agua	2.49	A		Ojo de Agua	7.30	A
	Mesa	2.07	B		Mesa	4.84	B
	Pedregal	2.54	A		Pedregal	7.51	A
	Vigas	2.64	A		Vigas	7.52	A
Diámetro 2	Antena	3.08	AB	Altura 4	Antena	10.91	B
	Ojo de Agua	3.29	A		Ojo de Agua	13.54	A
	Mesa	2.68	B		Mesa	10.41	B
	Pedregal	3.43	A		Pedregal	13.81	A
	Vigas	3.37	A		Vigas	13.53	A
Diámetro 3	Antena	3.87	A	Altura 5	Antena	19.21	AB
	Ojo de Agua	3.86	A		Ojo de Agua	20.81	AB
	Mesa	3.48	B		Mesa	17.61	B
	Pedregal	4.08	A		Pedregal	21.38	A
	Vigas	3.94	A		Vigas	20.47	AB

Letras diferentes indican diferencias significativas α 0.05.

El análisis de componentes principales (PCA) a nivel de familias para cuatro de los caracteres (altura, diámetro, número y longitud de cotiledones), indica que la variable que aporta la mayor variación es la altura de la planta, que explica el 98.8% de la varianza total (Fig. 2).

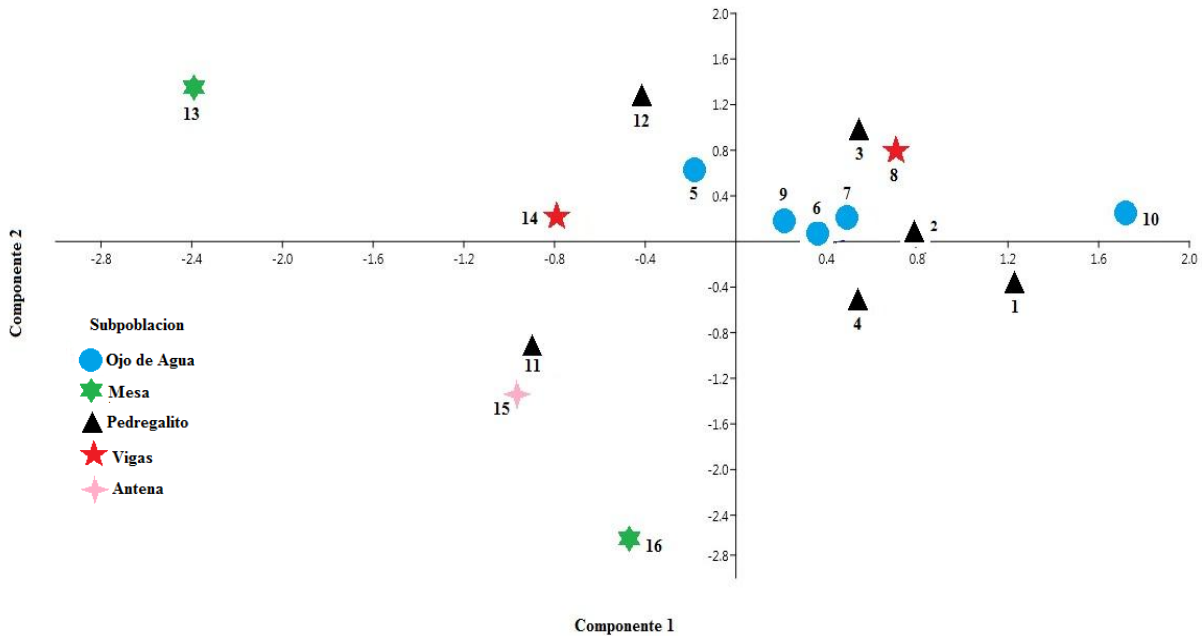


Figura 2. Componentes principales para todos los caracteres evaluados de *Pinus ayacahite* var. *veitchii*. Los colores y formas representan a familias pertenecientes a subpoblaciones diferentes.

En general, para todos los caracteres evaluados en el componente I, se aprecian las familias que presentan los mayores caracteres de crecimiento, y la variable que está aportando la mayor variación es la altura 5, y en el componente II, las familias que presentan los menores caracteres crecimiento la variable mayor variación para este componente es la altura 3.

La Figura 3 muestra las tasas de crecimiento mensual para la variable altura, que fue el carácter que presentó la mayor variación. Se observan tres grupos de familias: el primer

grupo lo integran las familias con las menores alturas en todas las mediciones (familias 13 y 11 pertenecientes a la subpoblación de Mesa y Pedregalito respectivamente). El segundo grupo reúne a las familias que presentan las mayores alturas (familias 1, 2, 4, 7, 9, 10 y 16 pertenecientes a las subpoblaciones de Pedregalito, Ojo de Agua y Mesa), el tercer grupo lo conforman el resto de las familias, con un crecimiento intermedio (familias 3, 5, 8, 12 y 14 de las subpoblaciones Pedregalito, Ojo de Agua, Antena y Vigas). Estos resultados confirman las conclusiones de Zobel y Talbert, (1988), quienes afirman que el crecimiento en altura y diámetro de los pinos se ve influenciado mayormente por las características físicas y climáticas de los sitios en donde se desarrollan, por lo que en condiciones homogéneas de un vivero es posible atribuir las variaciones entre familias y procedencias a las características genéticas.

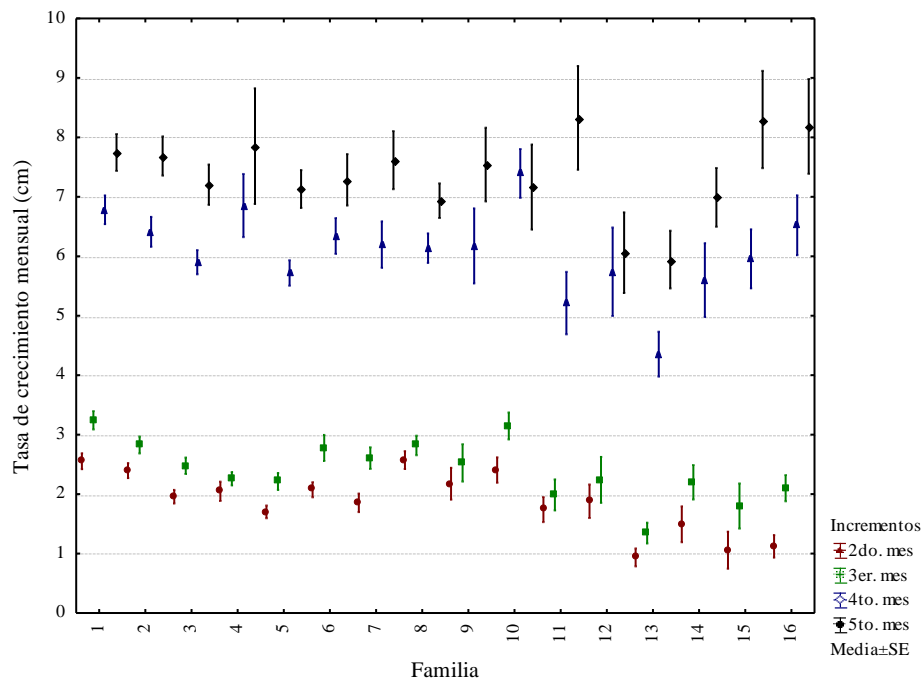


Figura 3. Tasa de crecimiento promedio por mensual para 16 familias establecidas en un diseño de bloques completamente al azar de la progenie de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, bajo condiciones de vivero. Las barras representan el error estándar.

En la Figura 4, se muestran las tasas de crecimiento promedio por día para las 16 familias. Se puede considerar la separación en tres niveles de crecimiento: el primero reúne a las familias 1, 2, 4, 6, 7, 8, 9 y 10 de las subpoblaciones Pedregalito, Ojo de Agua y Vigas con las mayores tasas de crecimiento. El segundo lo integran las familias 3, 5, 11, 12, 15 y 16, de las subpoblaciones Antena, Pedregalito, Ojo de Agua y Vigas, que tienen un crecimiento intermedio y el tercero sólo lo representa la familia 13, con la menor tasa de crecimiento. Es posible que la mayor tasa de crecimiento esté asociada a una mayor densidad de los fragmentos y/o tamaño de la población (ver cuadro 1), que permite tener una mayor probabilidad de entrecruzamiento y producir semillas de mejor calidad y composición genética (Frankham ,1998). Mientras que en los fragmentos más pequeños y menos densos se disminuye la capacidad de los individuos para reproducirse y desarrollarse al aumentar los niveles de endogamia, repercutiendo en la calidad de las plántulas (Lande 1988, Mitton 1992; Mosseler 1998). Estas diferencias indican que existe un control genético, y por tanto sería factible realizar selección de las familia con mayor rendimiento para obtener ganancias genéticas en edades tempranas (Viveros *et al.*, 2005; Farfán *et al.*, 2002).

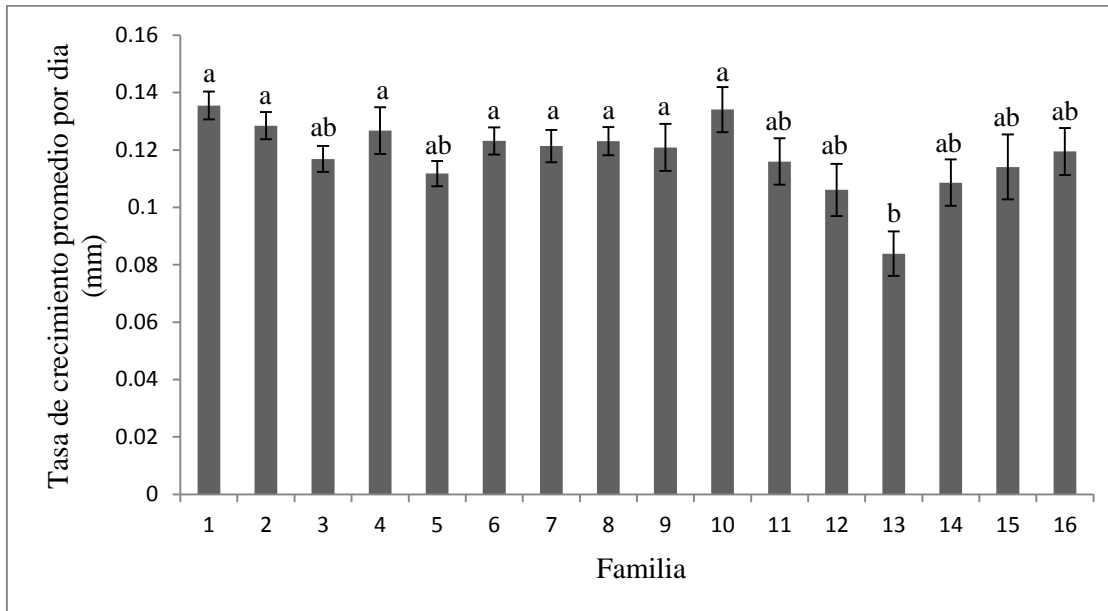


Figura 4. Tasa de crecimiento promedio por día para 16 familias establecidas en un diseño de bloques completamente al azar de la progenie de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, bajo condiciones de vivero. Las barras representan el error estándar. Letras diferentes representan diferencias significativas ($P=0.05$).

Heredabilidad

Los caracteres presentaron valores de heredabilidad individual (h^2_i) que oscilaron entre 0.10 (diámetro a los cinco meses de edad) y 1.0 (altura a los dos meses de edad), con un promedio de 0.52 (Cuadro 5). La heredabilidad de familia (h^2_f), presentó valores mayores que la heredabilidad a nivel individual, entre 0.30 (diámetro a los cinco meses de edad) y 0.92 (altura a los dos meses de edad) con un promedio de 0.75. Los valores estimados se asemejan a los encontrados por Viveros et al. (2005) en *Pinus oocarpa* para las mismas variables ($h^2_i= 0.46$, y $h^2_f= 0.75$), Farfán et al. (2002) en *Pinus ayacahuite* var. *ayacahuite*, para altura y diámetro ($h^2_i= 0.31$ y $h^2_f= 0.75$), y Cambrón et al. (2012) en *Pinus pseudotrobus* para altura ($h^2_i= 0.33$ y $h^2_f= 0.85$). Sin embargo otros trabajos reportan valores más bajos de heredabilidad a nivel individual, como en plantas de *Pinus radiata* D.

Don, de 8 años de edad, evaluadas por Burdon et al. (1992) (h^2_i DIAM = 0.1, y h^2_i ALT = 0.1-0.2), y en progenies de *Pinus patula*, evaluadas a los 4 y 5 años por Morales et al. (2013) (h^2_i = 0.08-0.18 y h^2_f = 0.15-0.28 respectivamente). Estos resultados de heredabilidad muestran una tendencia a disminuir conforme aumenta la edad de las plántulas lo que podría explicarse por fuerte efecto materno (Cuadro 5). En las coníferas las reservas de nutrientes en la primera etapa de vida de las plántulas es un aporte del árbol madre, ya sea en el megametofito de las semillas, en los cotiledones o en los tejidos del tallo de las plántulas (Higgins 1984; Charles *et al.*, 2009). Por ejemplo, en plántulas de *P. pseudostrobus*, se ha observado que el efecto materno disminuye o se pierde entre los seis y ocho meses de edad (Castellanos, 2010). Por lo tanto, los resultados obtenidos en el presente trabajo deben tomarse con reserva, debido a la temprana edad de las plántulas evaluadas (entre uno y seis meses), cuando presentan un fuerte efecto materno reflejado en los altos valores de heredabilidad, sería necesario dar seguimiento a las evaluaciones a edades posteriores, cuando el efecto materno haya desaparecido para determinar si el desempeño observado en condiciones de vivero se mantiene o pierde en campo.

Cuadro 5. Heredabilidad para las variables de crecimiento evaluadas en un ensayo de progenie de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*.

FV	NC	LC	Alt1	Alt2	Alt3	Alt4	Alt5	D1	D2	D3
h^2_i	0.55	0.42	0.75	1.00	0.86	0.58	0.27	0.55	0.20	0.10
h^2_f	0.75	0.74	0.84	0.92	0.90	0.85	0.74	0.75	0.67	0.30

Fuente de variación (FV), Número de cotiledones (NC), Longitud de cotiledón (LC), Altura (Alt), Diámetro heredabilidad individual (h^2_i) y heredabilidad de familia (h^2_f).

CONCLUSIONES

En el presente trabajo se encontraron diferencias significativas para todos los caracteres evaluados en las diferentes edades, donde la familia fue la fuente principal de variación. Se determinaron dos grupos por presentar valores contrastantes en los caracteres altura y diámetro. Los mejores desempeños de crecimiento fueron dados por las familias de las subpoblaciones Vigas, Pedregalito y Ojo de Agua, y menores para las subpoblaciones Antena y Mesa. Los caracteres evaluados para la heredabilidad individual mostraron niveles moderados de control genético, lo que puede explicarse por un alto efecto materno, en edades tempranas. En general, existen diferencias en las características de crecimiento temprano entre familias, por lo que es recomendable producir planta de dichas familias (1, 2, 4 Pedregalito; 6, 7, 9 y 10 Ojo de Agua y 8, Vigas). Finalmente, sería importante dar seguimiento a las mediciones en campo (por lo menos dos años), para determinar si el desempeño observado en condiciones de vivero se mantiene o disminuye, al disminuir el efecto materno a través del tiempo.

LITERATURA CITADA

- Alba, L. J., Hernández, L. M., & Camacho, V. R. 2003. Potencialidad de siete especies forestales para la restauración desde el nivel del mar hasta 3.000 m. en Veracruz, México. Cuadernos de biodiversidad: publicación cuatrimestral del Centro Iberoamericano de la Biodiversidad (12): 4-10.
- Alba, L.J.; Mendizábal, H.L. y Aparicio, R.A. 2003. Estudio de Germinación y Plántulas de tres poblaciones de *Pinus oaxacana* Mirov de México. Foresta Veracruzana 5(1) 33-38.
- Benavides-Meza, H. M., Guzmán, M. O. G., López, S. F. L., Morfín, F. C., de Lara, L., & Martínez, F. N. 2011. Variabilidad en el crecimiento de plántulas de ocho procedencias de *Abies religiosa* (HBK) Schlecht. et Cham., en condiciones de vivero. Madera y Bosques, 17(3), 83-102.
- Bermejo, V.B. 1980. Estudio de Variación de Características Morfológicas de *Pinus pseudostrobus* Lindl. Y *Pinus pseudostrobus* var. *oaxacana* Mtz. en Chiapas. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Chapingo.
- Booner, F. T. 2008. Seed Biology. En: United States Department of Agriculture Forest Service (USDA Forest Service) The Woody Plant Seed Manual Agriculture Handbook 727. National Seed Laboratory. EUA. 1223 p.
- Burdon, R.D.; Bannister, M.H. y LOW, C.B. 1992. Variance structures and narrow-sense heritabilities for growth variables and morphological traits in seedlings. New Zealand Journal of forestry Science 22: 160-181.
- Cambrón-Sandoval, V. C., Sánchez-Vargas N. M., Sáenz-Romero C., Vargas-Hernández J. J., España-Boquera M. L., & Herrerías-Diego Y. 2012. Genetic parameters for seedling growth in *Pinus pseudostrobus* families under different competitive environments. New Forest. 44:219-232.
- Campbell R. K. 1986. Mapped genetic variation of Douglas-fir to guide seed transfer in southwest Oregon. *Silvae Genet* 35:85-96 pp.
- Castellanos. A. D. 2010. Relación entre caracteres cuantitativos de semillas y plantas procedentes de árboles fenotípicamente superiores de *Pinus pseudostrobus* Lind. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 38 pp.
- Carles, S., M. S. Lamhamedi, J. Beaulieu, D. C. Stowe, F. Colas y H. A. Margolis. 2009. Genetic variation in seed size and germination patterns and their effect on White Spruce Seedling Characteristics. *Silvae Genet* 58(4):152 –161.

- Cevallos Ferríz, S. y Carmona Valdovinos, T. 1981. Banco de información de estudios tecnológicos de maderas que vegetan en México (Banco xilotecnológico) Catálogo No. 2. Julio. Tomo I. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D.F.
- Climent, J. M., Gil, L., Pérez, E., & Pardos, J. A. (2008). Efecto de la procedencia en la supervivencia de plántulas de *Pinus canariensis* Sm. en medio árido. *Forest Systems* 11(1), 171-180.
- Contreras, F. H. Z., & Rentería, A. A. 2004. Variación de altura y diámetro de plántulas de *Pinus oaxacana* Mirov de tres poblaciones de México. *Foresta veracruzana* 6(1): 21-26.
- Cornejo O. E.H., Zamudio, E. B., Vázquez, B. G., Manzo, S. V., & López, C. F. 2009. Selección de árboles y conversión de un ensayo de procedencias a un rodal semillero. *Revista Fitotecnia Mexicana* 32(2), 87-92.
- Falconer. D S, T F C Mackay 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th ed. Longman. Exxex, UK. 464 pp.
- Farfán Vázquez, E. de G., Jasso Mata J., López Upton J., Vargas Hernández J. J. y Ramírez Herrera C. 2002. Parámetros genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*. México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25: 239-246.
- Gutiérrez Valencia, M. 2011. Evaluación de una prueba de procedencia/progenie *Pinus greggii* Engelm. establecida en el ejido Cerro de León municipio de Villa Aldama, Veracruz, México.
- Hammer O. 2014. PAST: Paleontological Statistics. Natural History Museum University of oslo. <http://folk.uio.no/ohammer/past/past3manual.pdf>.
- Higgins, T.J.V., 1984. Synthesis and regulation of mayor proteins in seeds. *Annu. Rev. Plant Physiol* 35:191-221.
- Meza, H. M. B., Guzmán, M. O. G., López, S. F. L., Morfín, F. C., Grandizo, D. Y. F., de la Garza, M. D. P., & Martínez, F. N. 2011. Variabilidad en el crecimiento de plántulas de ocho procedencias de *Abies religiosa* (HBK) Schlecht. et Cham., en condiciones de vivero. *Madera y bosques* 17(3), 83-102.
- 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.
- Musálem. M.A. 1984. Effect of environmental factors on regeneration of *Pinus montezumae* Lamb. in a temperate forest of Mexico. Ph. D. Dissertation. Faculty of the Graduate School Yale University, New Haven, Coon. U.S.A. 244 pp.

- Musálem, M.A. 2003. Monografía de *Pinus ayacahuite*. CONACYT- INIFAP. México. 364 pp.
- Namkoong, G. 1966. Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. For. Sci 12:8-13.
- Olvera C. L. P. 1985. Descripción anatómica de la madera de siete especies del género *Pinus*.
- Pérez O. C. de la Paz; Olvera Coronel, P. 1981. Anatomía de la madera de 16 especies de coníferas. Boletín Técnico No. 69. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México, D.F. 111 pp.
- Ramírez, G. E. O., J. Alba Landa y L. del C. Mendizábal Hernández. 2001. Evaluación en vivero de un ensayo de procedencias/progenie de *Pinus teocote* Schl. & Cham. Foresta Veracruzana 3(1): 27-35.
- Sáenz, R. C. y R. Lindig. 2004. Evaluación y propuestas para el programa de reforestación en Michoacán, México. Ciencia Nicolaita (37):107-122.
- Salazar, G.J.G. 1994. Variación genética en el crecimiento inicial de plántulas de *Pinus chiapensis* (Mtz.) Andresen, bajo condiciones de invernadero. Tesis División de Ciencias Forestales, UACH. Chapingo, México. 97 pp.
- Sánchez-Suárez, F. 2011. Variación y parámetros genéticos de familias de medios hermanos procedentes de árboles fenotípicamente superiores de *Pinus pseudostrabus* Lindl. de Michoacán. Tesis de Maestría. UMSNH, Morelia, Michoacán, México 59 pp.
- SAS Institute. 2014. SAS/STAT Guide for personal computers. Version 9.3. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, U.S.A. 1028 pp.
- Sorensen F C, T L White 1988. Effect of natural inbreeding on variance structure in tests of wind-pollination Douglas-fir progenies. For. Sci 34:102-118.
- Squillace A. E. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. Silvae Genet. 23:149-156.
- Patiño Valera, F., De la Garza, P., Villagómez A. Talavera A., I. Y Camacho M., F. 1983. Guía para la recolección y manejo de semillas forestales. Bol. Div. 63. INIFAP. México, D. F. 181 pp.
- Vargas H. J.J.; J. Jasso Mata y Basilio Bermejo V. 1994. El Mejoramiento Genético Forestal como Base para el Establecimiento de Plantaciones Forestales. SARH. INIFAP. México.
- Viveros-Viveros, H., C. Sáenz-Romero y R. R. Guzmán-Reyna. 2005. Control genético de características de crecimiento en vivero de plántulas de *Pinus oocarpa*. Revista Fitotecnia Mexicana 28: 333-338.
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J. J., Tapia-Olivares, B. L., López-Upton, J., & Beaulieu, J. 2014. Comparación de QST vs. FST en poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* Lindl. Revista Fitotecnia Mexicana 37 (2): 117-127.

Wright W. J. 1964. Mejoramiento genético forestal de los árboles forestales. FAO. Roma. 113 p.

Zobel, B. J. y J. T. Talbert. 1992. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Limusa. México. 545 pp.

DISCUSION GENERAL

Los procesos reproductivos de las especies no son constantes, son dinámicos y están influenciados por factores genéticos y ambientales (Mitton, 1992). La permanencia de las especies de distribución restringida o amenazada de extinción está determinada fundamentalmente por la densidad de individuos o tamaño de sus poblaciones y por el estado reproductivo de los individuos (Flowler 1965; Mitton 1992). La fragmentación del hábitat, ocasionada tanto por factores naturales como antrópicos disminuyen los tamaños de las poblaciones, ocasionando efectos directos en los procesos reproductivos y adaptativos de las especies (Young *et al.*, 1996; Mosseler, 1998). Tales como, el aumento de los niveles de endogamia, una disminución en el establecimiento y sobrevivencia de los individuos en las etapas iniciales del desarrollo germinación, y tasas de crecimiento menores al promedio (Mosseler *et al.*, 2000; Remington y O'Malley, 2000). En este trabajo se generó información relevante sobre los patrones reproductivos de dos especies endémicas de México y de distribución restringida: *Pinus rzedowskii* y *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*.

Los indicadores reproductivos fueron mucho más bajos en *P. rzedowskii*, desde la producción de conos promedio por población (≤ 50), hasta el número de semillas viables (7.5 semillas llenas por cono). En contraste, para *P. ayacahuite* var. *veitchii*, se obtuvo una mayor producción de conos por individuo (≥ 50) y un promedio de semillas llenas por cono (43.8) seis veces mayor a *P. rzedowskii*. El bajo número de semillas llenas en *P. rzedowskii* dio lugar a un pobre porcentaje de germinación (3%).

El índice de endogamia fue el indicador que mejor resaltó las diferencias en el comportamiento reproductivo de las especies estudiadas, fue muy alto (0.79) en *P.*

rzedowskii, y bajo en *P. ayacahuite* var. *veitchii* (0.33). Estos valores son equiparables a los observados en otras especies de coníferas tanto de distribución restringida (ej., *P. culimicola*, *P. johannis* y *Picea mexicana*) como de distribución amplia y fragmentada (ej., *P. patula*, *P. leiophylla* y *P. rigeda*) (ver Cuadro 1). Por tanto, los resultados obtenidos en este estudio corroboran los dos patrones reproductivos reportados por otros autores (Lande 1998, Mitton 1992, Frankham 1989): Las especies de amplia distribución y con poblaciones grandes, producen una mayor cantidad de polen, lo que aumenta la producción de semillas llenas y reduce la posibilidad de autofecundación, y por lo tanto se disminuye la tasa de endogamia. Mientras que en las especies de distribución restringida con poblaciones pequeñas y aisladas, se disminuye la capacidad de los individuos para reproducirse y desarrollarse, al aumentar la endogamia producto de la autofecundación.

Cuadro 1. Índice de endogamia obtenido en diferentes especies de coníferas.

Espece	Índice de endogamia	Autor
Distribución restringida		
<i>Picea mexicana</i>	0.84	Flores et al. 2005
<i>P. menziesii</i>	0.80	Mapula et al. 2007
<i>P. rzedowski</i>	0.79	Castilleja, 2015
<i>P. johannis</i>	0.72	Flores et al, en revisión
<i>P. culminicola</i>	0.60	Delgado et al. 2014
Distribución amplia		
<i>P. leiophylla</i>	0.50	Gómez et al. 2010
<i>P. ayacahuite</i>	0.33	Castilleja, 2015
<i>P. rigida</i> Mill	0.35	Mosseler et al. 2004
<i>P. patula</i>	0.29	Delgado et al. 2014

El índice de endogamia de *P. patula* y *P. culminicola* se calculó a partir de los valores reportados por los autores (Delgado *et al.*, 2014).

La mayoría de las coníferas son sexualmente monoicas, es decir, un árbol produce estróbilos masculinos y femeninos, por lo que la probabilidad de autofecundación es alta (Williams, 2008). El polen de las coníferas se puede mover más de 600 km en la superficie

terrestre (DiGiovanni *et al.*, 1996), mientras que el movimiento de las semillas alcanza menores distancias (entre 12 y 90 metros Savolainen *et al.*, 2007), dependiendo del tamaño, la forma ala, la dirección del viento, etc. Esto da lugar a que se establezcan grupos de árboles emparentados y se promueva el cruzamiento entre ellos, lo que tiene como consecuencia que las especies de distribución restringida y con tamaños poblacionales pequeños sean más propensas a presentar niveles altos de endogamia (Vander, 1992; Burczyk *et al.*, 2004).

En general, los resultados obtenidos en *P. rzedowskii* pueden estar relacionados de manera muy significativa con los siguientes aspectos: i) el tamaño reducido de algunas de las poblaciones (ej., Durazno y Chiqueritos, <100 individuos), que aumenta la probabilidad de que los árboles sean fecundados por parientes cercanos (Hart y Clark, 2007), ii) la edad de los árboles, dado que los individuos maduros o viejos tienden a perder fertilidad y producir una mayor cantidad de semillas vanas (Tíscar, 2002), iii) los suelos pobres en nutrientes y con poca humedad, condiciones que provocan estrés en los individuos, que no alcanzan desarrollo óptimo y dedican la poca energía que reciben del medio a su subsistencia, más que para la producción de estructuras reproductivas (Delgado, 1997), y iv) las barreras geográficas, han impedido de manera importante el flujo de polen entre las poblaciones, probablemente durante un tiempo muy largo, dado que la fragmentación de las poblaciones de esta especie puede ser muy antigua.

En el caso de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*, si bien presenta características similares a las de *P. rzedowskii*, el índice de endogamia es mucho menor, lo que se puede deber a tres aspectos: i) la edad de los árboles en edades general son menores a 50 años, por lo que se encuentran en edad reproductiva, ii) los suelos profundos, bien formados y ricos en nutrientes, permiten a los árboles hacer un gasto de energía proporcional, tanto para su

desarrollo y sobrevivencia, como para la formación de estructuras reproductivas, y iii) un probable aislamiento reciente de las subpoblaciones, dado que el cambio de uso del suelo a cultivo de aguacate no es una barrera que impida el flujo de polen entre los fragmentos.

El comportamiento diferencial del estado reproductivo de las dos especies tiene que ver tanto con las características propias de la biología de cada una de las especies, como con los factores ambientales, principalmente, la disponibilidad de nutrientes en el suelo y humedad. Estas características permiten incluir o catalogar a las especies estudiadas dentro de dos patrones reproductivos y de historia de vida que comúnmente se han observado en especies de coníferas (Strauss y Ledig 1985, Platt *et al.*, 1988). *P. rzedoweskii* puede ser considerada una especie longeva, al presentar una gran cantidad de árboles mayores a 100 años y poca producción de conos, lo cual origina desajustes en la fenología reproductiva (asincronía), presentando fases de reproducción y regeneración muy espaciadas (Delgado, 1997). Por su parte, *P. ayacahuite* var. *veitchii* presenta las características de una especie pionera, de crecimiento rápido, de madurez temprana y mayor presencia de árboles jóvenes (<50 años) en etapa reproductiva y presencia de gran cantidad de conos.

Para dar seguimiento al estudio de la capacidad reproductiva de las especies, se hizo un ensayo de progenie en etapa temprana (seis meses) de establecimiento de las plántulas bajo condiciones de vivero, estos ensayos son de vital importancia, no sólo para conocer la capacidad de sobrevivencia de las especies, sino también para evaluar a los progenitores con base en el comportamiento de su descendencia y determinar el grado en que la variación genética de las características económicamente importantes puede ser heredable, con la finalidad de propagarlas para obtener una mayor y mejor producción en el menor tiempo posible (Lantz, 2008). Además, son importantes para el diseño de estrategias de manejo, conservación y restauración de los ecosistemas (Nienstedt, 1996). Este segundo

estudio se realizó únicamente con pero únicamente con *P. ayacahuite* var. *veitchii*, debido a que *P. rzedowskii* no presentó una germinación suficiente (≥ 50 plántulas) para continuar con la evaluación de su progenie.

Los resultados del ensayo demostraron la existencia de diferencias altamente significativas ($P < 0.01$) entre familias en todas las variables evaluadas. La interacción entre familia*bloque fue también significativa para casi todas las variables, excepto la altura de la medición 5 y el diámetro de las mediciones 2 y 3, lo que indica que la fuente principal de variación de las características evaluadas es la familia de la que provienen las plántulas. Estos resultados concuerdan con los reportados en otras especies del género como: *P. chiapensis*, *P. oaxacana*, *P. pseudostrobus*, *P. oocarpa* y *P. ayacahuite* var. *ayacahuite* (Salazar, 1994; Alba *et al.*, 2003; Cambrón *et al.*, 2012; Viveros *et al.*, 2005; Farfán *et al.*, 2002), que sugieren la existencia de diferencial crecimiento de las plántulas a nivel de especies, procedencias y familias.

La poca variación ambiental que existe en condiciones de vivero (temperatura, luz, humedad y misma composición de sustrato), permite que se presente una mayor expresión del genotipo (Castellanos, 2010). Esto explica, que existe un control genético para todos los caracteres estudiados, y por lo tanto es factible realizar selección entre y dentro de familia, para obtener ganancias genéticas en edades tempranas (Viveros *et al.*, 2005; Farfán *et al.*, 2002). En las etapas tempranas (un año de edad), cuando el desempeño de una planta depende de algunas características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas, son pocos los genes que controlan el crecimiento. Después de seis o siete meses de la germinación, el desempeño de la planta empieza a depender de más atributos, como características de los verticilos, grado de desarrollo del sistema radicular, etc., y muchos más genes se ven involucrados (Barnes y Schweppenhauser, 1978). Las diferencias que se obtienen entre

familias son un indicador de la variación genética del material colectado, lo cual brinda la oportunidad de establecer un programa de mejoramiento genético para obtener productos con características mejoradas y de mayor valor comercial. En cambio en condiciones naturales el crecimiento en altura y diámetro de los pinos se ve influenciado mayormente por las características físicas y climáticas de los sitios en donde se desarrollan (Zobel y Talbert, 1998).

También se evaluó la heredabilidad de los caracteres de crecimiento, observándose un control moderado (h^2_i 0.52 y h^2_f 0.75). Algunos estudios donde se han reportados valores semejantes son: Viveros et al. (2005) en *P. oocarpa*; Farfán et al. (2002) en *Pinus ayacahuite* var. *ayacahuite*; Cambrón et al. (2012) en *Pinus pseudotrobus*; Burdon et al. (1992) en *Pinus radiata* y Morales et al. (2013) en *Pinus patula*. En estos estudios se ha observado un patrón marcado de la heredabilidad, la cual disminuye en condiciones ambientales o de manejo variables y aumenta cuando éstas son más uniformes (Falconer y Mackay, 1996). También Zobel y Talbert (1988) mencionan que la heredabilidad cambia con la edad, en el sentido de que el control genético de la característica cambia a medida que los árboles maduran.

PERSPECTIVAS

A pesar de que son importantes las estimaciones que se pueden obtener en condiciones de vivero, es indispensable establecer este tipo de ensayos en condiciones naturales donde los rendimientos sean probados en diferentes ambientes. Sólo así se podría identificar cuáles son los genotipos deseables de acuerdo al carácter de interés. Algunos estudios realizados en los últimos años son principalmente, sobre especies de rápido

crecimiento (como *P. ayacahuite* var. *ayacahuite*, *P. pinaster*, *P. radiata*), que pretenden hacer una selección de las mejores familias en el menor número de años, pero con las mejores ganancias en rendimiento, principalmente en altura, diámetro y volumen (Cuadro 2).

Cuadro 2. Selección temprana para caracteres de interés en especies de coníferas.

Especie	Selección (años)	Variable	Autor
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	10	Altura	Johnson et al.
	13	Diámetro	1996
<i>P. ayacahuite</i>	3-5	Altura	Farfán et al. 2002
var. <i>ayacahuite</i>	13	Diámetro	
<i>P. pinaster</i>	5	Altura	Alía et al. 2001
<i>P. elliotii</i>	5	Altura	López, 2006
	15	Volumen	
<i>P. contorta</i>	7	Altura	Xie & ying, 1995
	14	Diámetro	
	24	Volumen	
<i>P. radiata</i>	7	Altura	Morales et al.
		Diámetro	

Con esta intención, se llevaron las plántulas de *Pinus ayacahuite* var. *veichii* a campo, el ensayo se estableció en dos lotes en el Municipio de Paracho; bajo un diseño experimental de bloques completos al azar. La unidad experimental consistió en cinco bloques conformados por parcelas lineales de 3-9 plántulas y 16 familias, con un distanciamiento de 3 x 3 m, las cuales fueron aleatorizadas dentro de cada bloque. Además, se incluyó una línea externa de borde de los ensayos. Se mantuvo la identidad de cada individuo con una etiqueta que incluyó número de bloque, familia y número de individuo.

Porcentaje de sobrevivencia se determinó con:

$$\text{N}^\circ \text{ plantas establecidas} \times 100 / \text{N}^\circ \text{ de plantas sembradas}$$

Sobrevivencia en campo

El porcentaje de sobrevivencia de las plantas a los 100 días de haber sido establecido el ensayo en campo fue del 94% para el primer lote, mientras que para el segundo lote más bajo, de 65%. Se observó que la elevada mortalidad de plántulas del segundo sitio se debió a un ataque por roedores, al encontrarse plántulas sin raíz y/o al no encontrarse la planta en donde se sembraron.

RECOMENDACIONES

Con base en los resultados obtenidos en el presente trabajo, se considera de la mayor importancia establecer a corto plazo programas de conservación “*ex situ*” de las especies estudiadas. Para *P. rzedouskii* es indispensable, establecer ensayos de progenie, permitan evaluar la capacidad de sobrevivencia que tiene esta especie y lograr seleccionar las familias y procedencias con genotipos deseables. Para *P. ayacahuite* var. *veitchii*, se recomienda continuar con las mediciones de los ensayos de progenie establecidos en campo durante cinco años, para reforzar los resultados obtenidos en este estudio y lograr hacer una selección de familias más precisa.

A partir de ello, será necesario diseñar algunos modelos de conservación “*in situ*”, que permitan a largo plazo mantener e incrementar el tamaño y el número de individuos por población. Por ejemplo, es indispensable lograr reintroducir la planta seleccionada o de mejor calidad genética a los sitios o poblaciones que lo requieran (reforestación asistida).

No obstante, que estos estudios son importantes para generar conocimiento básico y aplicado de utilidad para el mejoramiento genético y conservación de las especies, es muy

recomendable hacer además evaluaciones complementarias de otros aspectos ecológicos, biológicos y evolutivos, como son los estudios a nivel molecular de la variabilidad genética de las especies y de la progenie, la estimación de los tamaños efectivos y las tasas de entrecruzamiento. Asimismo, se deberá continuar con estudios demográficos y fenológicos para ampliar nuestro conocimiento sobre los patrones reproductivos de estas especies de pino tan importantes.

LITERATURA GENERAL

- Alía, R., J. Moro Serrano, and J. B. Denis. 2001. Ensayos de procedencias de *Pinus pinaster* Ait. en el centro de España: resultados a la edad de 32 años. *Forest Systems* 10.2 (2008): 333-354.
- Alba, L.J.; Mendizábal, H.L. y Aparicio, R.A. 2003. Estudio de Germinación y Plántulas de tres poblaciones de *Pinus oaxacana* Mirov de México. *Foresta Veracruzana* 5(1) 33-38.
- Alba, L. J. L.C. Mendizábal H.; E.O. Ramírez G. Y M.P. Méndez G. 2002. Establecimiento de tres ensayos de procedencia/progenie de *Pinus teocote* Schl. et Cham., en el estado de Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 4(2): 17-22.
- Barnes, R. D. y Schweppenhauser, M.A. 1978. *Pinus patula* and Deppe progeny tests in Rhodesia. Genetic control of nursery traits. *Silvae genetica* 27(5):200-204.
- Benavides-Meza, H. M., Guzmán, M. O. G., López, S. F. L., Morfín, F. C., de Lara, L., & Martínez, F. N. 2011. Variabilidad en el crecimiento de plántulas de ocho procedencias de *Abies religiosa* (HBK) Schlecht. et Cham., en condiciones de vivero. *Madera y Bosques*, 17(3), 83-102.
- Burdon, R.D.; Bannister, M.H. y LOW, C.B. 1992. Variance structures and narrow-sense heritabilities for growth variables and morphological traits in seedlings. *New Zealand Journal of forestry Science*. 22: 160-181.
- Delgado V. P. 1994. Evaluación de la capacidad productiva y eficiencia de semillas para tres especies del género *Pinus* (*P. montezumae* Lamb., *P. pseudostrobus* Lind. y *P. leiophylla* Schl. & Cham.), en la zona boscosa de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 54:267-274.
- Delgado, V. P. D. Piñero, A. Chaos, N. Perez-Nasser, and E. R. Alvarez-Buylla. 1999. High population differentiation and genetic variation in the endangered Mexican pine *Pinus rzedowskii* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 86(5):669-676.
- Cambrón-Sandoval, V. C., Sánchez-Vargas N. M., Sáenz-Romero C., Vargas-Hernández J. J., España-Boquera M. L., & Herrerías-Diego Y. 2012. Genetic parameters for seedling growth in *Pinus pseudostrobus* families under different competitive environments. *New Forest*. 44:219-232.
- Comisión Nacional Forestal. 2005. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales: Programa Nacional de reforestación. www.Conafor.gob.mx/programas_nacionales_forestales/pronare.
- Cornejo, O. E.H.; E. Bucio Z.; B. Gutiérrez V.; S. Valencia M. y C. Flores L. 2009. Selección de árboles y conversión de un ensayo de procedencias a un rodal semillero. *Revista Fitotecnia Mexicana* 32(2): 87-92.

- Castellanos, A. D. 2010. Relación entre caracteres cuantitativos de semillas y plantas procedentes de árboles fenotípicamente superiores de *Pinus pseudostrobus* Lind. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 38 pp.
- Cevallos, F. S. Carmona V. T. 1981. Banco de información de estudios tecnológicos de maderas que vegetan en México (Banco xilotecnológico) Catálogo No. 2. Julio. Tomo I. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D.F.
- Contreras, F. H. Z., & Rentería, A. A. 2004. Variación de altura y diámetro de plántulas de *Pinus oaxacana* Mirov de tres poblaciones de México. *Foresta veracruzana* 6(1), 21-26.
- Delgado, V. P. 1997. Estructura genética y demográfica de una especie del género *Pinus* (*Pinus rzedowskii* Madrigal Et Caballero) endémica de Michoacán, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Delgado V. P., Rebolledo V., García J., Flores C., Piñero D., y Vázquez A. 2012. Aproximación molecular para la evaluación genética de áreas productoras de semillas y de conservación en especies del género *Pinus*. CONAFOR-CO1-176167.
- Di-Giovanni, F., Kevan, P. G., & Arnold, J. 1996. Lower planetary boundary layer profiles of atmospheric conifer pollen above a seed orchard in northern Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 83(1), 87-97.
- Eguiluz Piedra T. 1978. Ensayo de integración de los conocimientos sobre el género *Pinus* en México. MS. Tesis. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 623pp.
- Gómez J. D. M., C. Ramírez H., J. Jasso M y J. López U. 2010. Variación en características reproductivas y germinación de semillas de *Pinus leiophylla* Schiede ex Schltdl. & Cham. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33 (4): 297-304.
- Gutiérrez Valencia, M. 2011. Evaluación de una prueba de procedencia/progenie *Pinus greggii* Engelm. establecida en el ejido Cerro de León municipio de Villa Aldama, Veracruz, México.
- Falconer, D S, T F C Mackay 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th ed. Longman. Exxex, UK. 464 pp.
- Farjon, A., & Styles, B. T. 1997. *Flora Neotropica. Pinus* (Pinaceae). New York Botanical Garden.
- Farfán Vázquez, E. de G., Jasso Mata J., López Upton J., Vargas Hernández J. J. y Ramírez Herrera C. 2002. Parámetros genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*. México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25: 239-246.

- Frankham, R. 1998. Inbreeding and extinction: island populations. *Conservation Biology* 12 (3): 665-675.
- Flores L. C. J. López U. y J. J. Vargas H. 2005. Indicadores reproductivos en poblaciones naturales de *Picea mexicana* Martínez. *Agrociencia* 39: 117-126.
- Flores L. C., J. A. Jacobo P y P. Delgado V. 2014. Producción de semillas de *Pinus johannis* M. F. Robert de tres poblaciones del Noreste de México. En revisión
- Fowler, D. P. 1965. Effects of inbreeding in red pine, *Pinus resinosa* Ait. *Silvae Genetica*, 14: 36-46.
- Hart, D. L y Clark A. G. 2007. *Principles of Population Genetics*. 4th ed. Sinauer Associates, Inc, Publishers. Sunderland, Massachusetts, USA. 652 pp.
- Johnson, G. R., Sniezko, R. A., & Mandel, N. L. 1998. Age trends in Douglas-fir genetic parameters and implications for optimum selection age. *Silvae Genetica*, 46, 349-357 pp.
- Ledig, F. T., V. Jacob C., P. D. Hodgskiss, and T. Eguluz P. 1997. Recent evolution and divergence among populations of a rare Mexican endemic, Chihuahua spruce, following Holocene climatic warming. *Evolution* 51 (6): 1815-1827.
- Ledig, F. T. 1998. Genetic variation in *Pinus*. *Ecology and biogeography of Pinus*, 251, 280.
- Lemus S., J. L. 1999. Maduración de conos, producción y viabilidad de la semilla de *Pinus catarinae* M. F. Robert-Passini. Tesis profesional. UAAAN Buenavista Saltillo, Coahuila, México. 125 pp.
- López Calderón, Y. Producción y viabilidad de semillas de *Pinus johannis* M.-F. Robert en dos poblaciones naturales de México. Tesis profesional. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Saltillo, Coahuila, México.
- Madrigal S. X. D. M. Caballero. 1969. Una nueva especie mexicana de *Pinus*. *Bol. Téc. Ins. Nac. Invest. For. México*. 26 pp.
- Mápula-Larreta M, J López-Upton, JJ Vargas-Hernández, A Hernández-Livera 2007. Reproductive indicators in natural populations of Douglas-fir in Mexico. *Biodiv. Conserv.* 16:727-742.
- Mitton, J. B. 1992. The dynamic mating systems of conifers. *New Forests* 6: 197-216.
- Morales V. M.G., C. A. Ramírez M., P. Delgado V. y J. López U. 2010. Indicadores reproductivos de *Pinus leiophylla* Schlttdl. et Cham. en la cuenca del río Angulo, Michoacán.
- 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.

- Mosseler, A. 1998. Minimum viable population size and the conservation of forest genetic resources. Chapter 13. In: S. Puri (Ed.). *Tree Improvement: Applied Research and Technology Transfer*. Science Publishers, Inc. U.S.A. 191-205 pp.
- Mosseler A, J E Major, J D Simpson, B Daigle, K. Lange, Y S Park, K H Johnsen, O P Rajora 2000. Indicators of population viability in red spruce, *Picea rubens*. I. Reproductive traits and fecundity. *Can. J. Bot.* 78:928-940.
- Mosseler A, O P Rajora, J E Major, K H Kim 2004. Reproductive and genetic characteristics of rare, disjunct pitch pine populations at the northern limits of its range in Canada. *Conserv. Genet.* 5:571-583.
- Platt, W. J., Evans, G. W., & Rathbun, S. L. 1988. The population dynamics of a long-lived conifer (*Pinus palustris*). *American Naturalist*. 131: 491-525.
- Prado-Donoso, J. 1997. Perspectivas en el manejo de los bosques templados. Memorias del XI Congreso Forestal Mundial. Gobierno de Turquía, a través de su Ministerio de Asuntos Forestales. Antalya Turquía. Vol. 6. Tema 38.2 p. 156-167.
- Pérez Olvera, C. de la Paz; Olvera Coronel, P. 1981. Anatomía de la madera de 16 especies de coníferas. Boletín Técnico No. 69. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. México, D.F. 111 pp.
- Perry J. L. 1991. *The Pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Piñero D. 2005. Estructura genética y conservación. El caso de los pinos de México. *CONABIO. Biodiversitas*, 61: 8-11.
- 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.
- Sánchez, T. V. Nieto, M. P. D. L., & Mendizábal, L. D. C. 2005. Producción de semillas de *pinus cembroides* subsp. *orizabensis* dk Bailey de Altzayanca, Tlaxcala, México. *Foresta Veracruzana* 7(1), 15-20.
- Schemske, D. W. and R. Lande, 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution* 39: 41-52.
- Savolainen, O. P. Tanja and T. Knurr 2007. Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38:595-619.
- 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. D. O. F. 30 de diciembre de 2010. México. 77 pp. [En línea]. 25 de abril de 2011. Disponible en:

- <http://www.semarnat.gob.mx/leyesynormas/SEMARNAT%20DOF/Norma%20Oficial%20Mexicana%20NOM-059-SEMARNAT-2010>.
- Strauss, S. H., & Ledig, F. T. 1985. Seedling architecture and life history evolution in pines. *American Naturalist* 125: 702-715.
- Tíscar, P.A. O. 2002. Capacidad reproductiva de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en relación con la edad de la planta madre. *Forest Systems* 11(2), 357-371.
- Ramírez, G. E. O., J. Alba Landa y L. del C. Mendizábal Hernández. 2001. Evaluación en vivero de un ensayo de procedencias/progenie de *Pinus teocote* Schl. & Cham. *Foresta Veracruzana* 3(1): 27-35.
- Remington, D. L y O'Malley D. M. 2000. Evaluation of major genetic loci contributing to inbreeding depression for survival and early growth in a selfed family of *Pinus taeda*. *Evolution* 54:1580-1589.
- Viveros-Viveros, H., C. Sáenz-Romero y R. R. Guzmán-Reyna. 2005. Control genético de características de crecimiento en vivero de plántulas de *Pinus oocarpa*. *Revista Fitotecnia Mexicana* 28: 333-338.
- Viveros, H. V., Romero, C. S., Upton, J. L., & Hernández, J. J. V. 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, J. J., Tapia-Olivares, B. L., López-Upton, J., & Beaulieu, J. Comparación de Q_{st} vs. F_{st} en poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Fitotecnia Mexicana* 37 (2): 117-127.
- Williams, C. G. 2008. Selfed embryo death in *Pinus taeda*: a phenotypic profile. *New Phytol.* 178:210-222.
- Xie, Y. y Ying, C. C. 1995. Heritabilities, Age-Age Correlations, and Early Selection in Lodgepole Pine (*Pinus contorta* ssp. *latifolia*). *Silvae genética*. 45:2-3.
- Young, A. G.; Boyle, T. y Brown, A. H. D. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in ecology and evolution*. 11:413-418.
- Zobel, B. J. y J. T. Talbert. 1992. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Limusa. México. 545 pp.

Anexos

ANEXO I**Descripción de *Pinus rzedowskii* Madrigal Et Caballero (Perry 1991)**

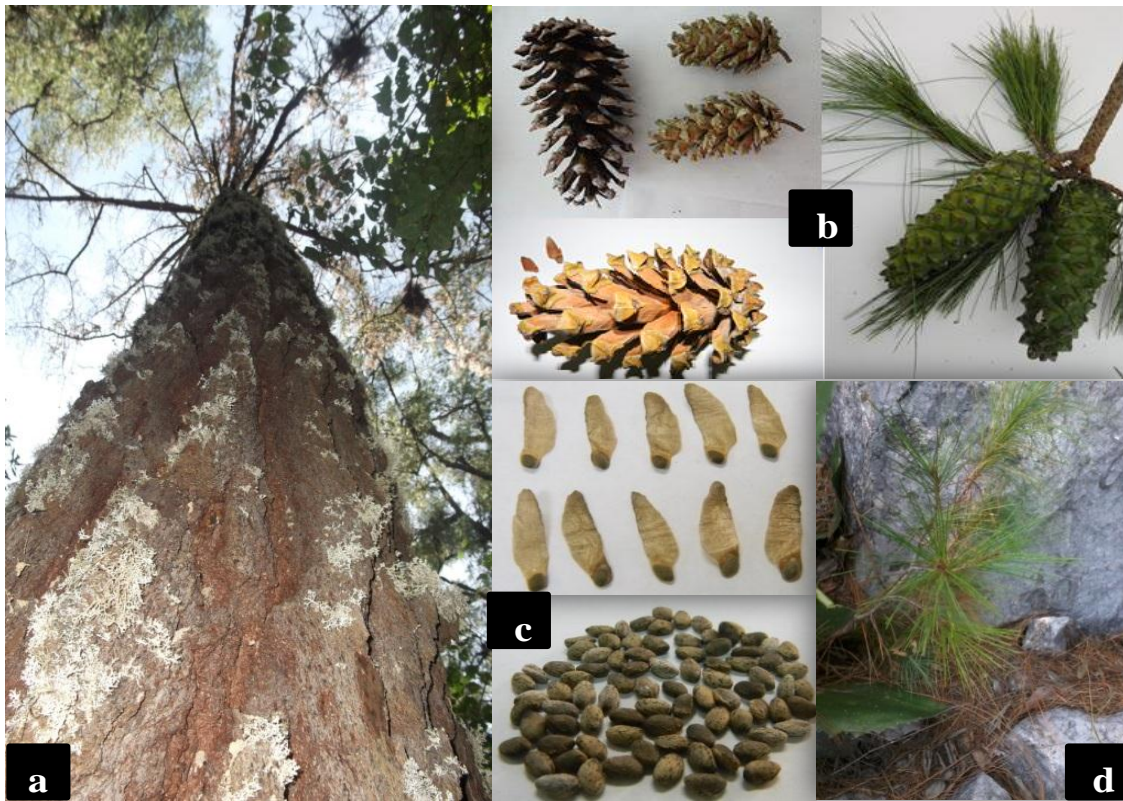
Pinus rzedowskii fue descubierta en 1966 y descrita en 1969 por X. Madrigal y M. Caballero. Esta especie está clasificada taxonómicamente dentro del subgénero o sección Haploxyton (pinos blandos) que agrupa a todas las especies que contienen un haz vascular en las hojas; cuatro especies conforman este grupo: *P. maximartinezii*, *P. rzedowskii*, *P. pinceana* y *P. nelsonii*.

Los árboles de *P. rzedowskii* tienen una altura de 20 a 30 m, copa irregular y poco compacta, tronco 60 cm de diámetro y corteza oscura de 3 a 6 cm de espesor, ramillas de color gris ceniciento, con la inserción de los fascículos foliares claramente marcada cuando éstos se desprenden; hojas cortas en fascículos 3 y 4, de 6 a 10 cm de longitud.

Los estróbilos femeninos maduran en otoño en el segundo año después de su fecundación, son caedizos, oblongos, ligeramente colgantes, simétricos, con pedúnculos largos y delgados que se desprenden del cono; su longitud es de 10-15 cm y el diámetro de 6-8.5 cm. Las semillas son de color marrón oscuro a moteado, de testa delgada, de 8-10 cm de longitud y 4-5 cm de ancho; con una ala de 20 a 32 mm de largo la cubierta seminal interna es de color café claro. Los cotiledones 9-14, en su mayoría 10, 11 y 12.

Esta especie se encuentra sólo en la Sierra Madre del Sur, municipio de Coalcomán, Estado de Michoacán, representada por 12 poblaciones. Las poblaciones se encuentran en pendientes pronunciadas y suelos calizos muy rocosos.

Los árboles maduros presentaron cicatrices de fuego, adicionalmente se observó muy poca reproducción y fue difícil encontrar árboles jóvenes menores de 12 años.



Anexo1. Características de *Pinus rzedowskii*; a) individuo adulto, b) estróbilos femeninos, c) semillas desarrolladas y d) plántula.

ANEXO II**Descripción de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii* Shaw (Perry 1991)**

Es conocido comúnmente como: ayacahuite, acalote, en los estados de Puebla y Michoacán; acalocote, acalocahuite en el estado de Veracruz; o como sacalacahuite y pino blanco en algunas otras partes del país (Eguiluz, 1978).

Martínez (1948), lo describe como un árbol de 20 a 30 metros de alto, a veces mayor, por 60 a 70 centímetros de diámetro; fustes limpios de 15 metros; con ramas extendidas, frecuentemente verticiladas, ligeramente ascendentes u horizontales; ramillas moreno grisáceas, delgadas y flexibles, con las hojas como penacho en la punta; copa subcilíndrica; corteza dividida en placas irregulares, lisa en los árboles jóvenes, áspera y grisácea o moreno rojizo en los viejos.

Sus hojas se encuentran agrupadas en 5 por fascículo, de 11 a 13 centímetros de largo y rara vez hasta 20; delgadas, de color verde oscuro, glaucas en sus caras internas, algo caídas; bordes aserrados, con los dienteclillos cortos y espaciados. La vaina que envuelve la base de los fascículos miden de 12 a 17 milímetros, son amarillentas, pajizas, escamosas y pronto caedizas.

Los conos son subcilíndricos, atenuados, de 22 a 37 centímetros de largo, y excepcionalmente hasta de 52 (en una muestra de Puebla); un poco encorvados, colgantes; comúnmente por pares, de color amarillento, con tinte ocre, muy resinosos; sostenidos por pedúnculos de 15 a 20 milímetros de largo. Escamas anchas, gruesas y fuertes, casi aplanadas por dentro, de 5 a 6 centímetros de largo por 2.8 a 3 centímetros de ancho. Los conos empiezan a abrir a fines de octubre o principios de noviembre.

Las semillas miden unos 12 milímetros de largo y son de color moreno oscuro, con ala de 15 a 20 milímetros de largo por 6 a 10 de ancho, adnada, es decir, enteramente adherida a la semilla, de la cual no se puede desprender sin ser destruida.

La distribución natural se ubica en el eje neovolcánico, aunque su frecuencia no es muy abundante. Martínez (1948) lo reportan para los estados de Puebla, Morelos, Veracruz, Hidalgo, Michoacán, Guerrero, estado de México y Distrito Federal. Geográficamente se extiende desde el paralelo 18° 20' al 21° 00' de latitud Norte y del meridiano 96° 50' al 102° 35' de longitud Oeste.

Esta especie prospera en sitios relativamente húmedos, con precipitaciones que van desde los 700 hasta los 1,800 milímetros anuales, sobre todo, en el Eje Neovolcánico y en el estado de Hidalgo. El periodo de lluvias se inicia en abril y se puede prolongar hasta octubre, siendo el invierno el periodo más seco con menos de 60 milímetros de precipitación. La temperatura media anual oscila entre los 10 y los 18 °C, con extremas de -5 y 35 °C. Son frecuentes las heladas y los días nublados se presentan en más de la mitad del año (Eguiluz, 1978).

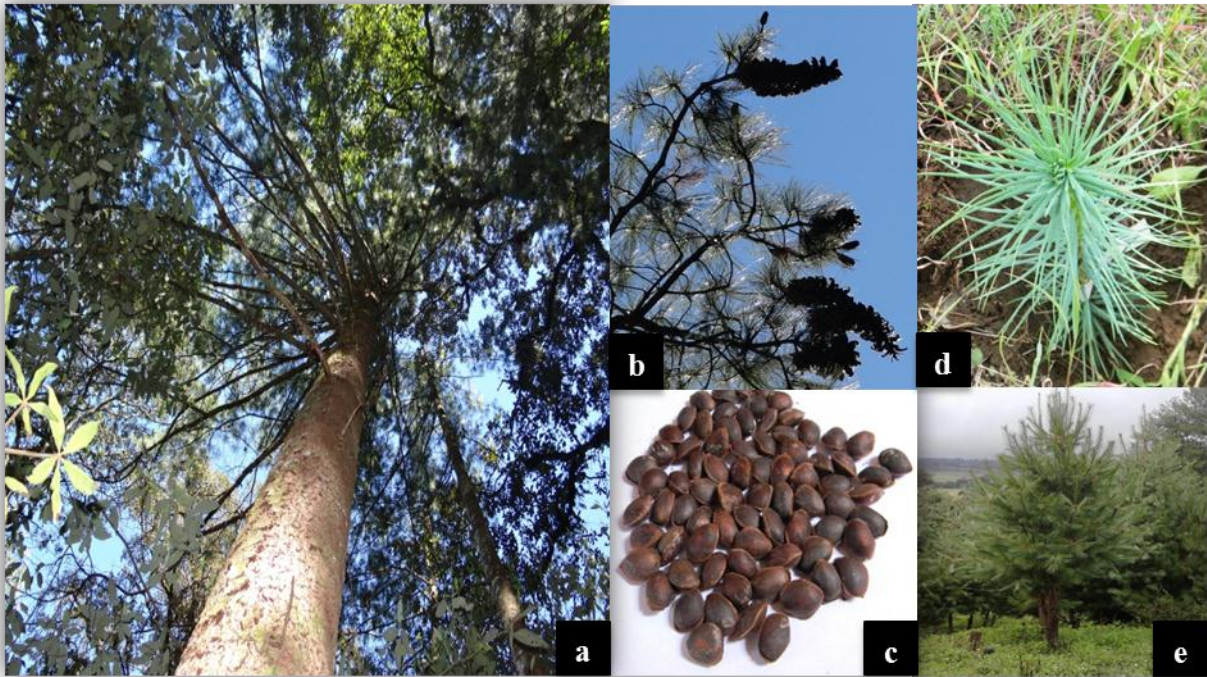
Su rango altitudinal va de los 2,000 a los 3,700 msnm; pero su mayor frecuencia ocurre a los 2,900 msnm, principalmente, en cañadas o áreas protegidas de buena calidad de sitio (Eguiluz, 1978).

Prefiere terrenos fértiles, húmedos y profundos. Prospera en suelos de textura arcillosa, migajón-limoso o migajón arcillo-arenoso, de color café, gris o rojizo. Con pH entre 5 y 8; requiere suelos ricos en materia orgánica y buen drenaje (Eguiluz, 1978).

Esta especie puede formar masas puras en áreas pequeñas, pero son más frecuentes sus asociaciones, donde pocas veces es dominante. En términos generales las especies arbóreas a las que se encuentra asociado son: *Pinus montezumae* Lamb., *P. teocote* Schl et Cham., *P.*

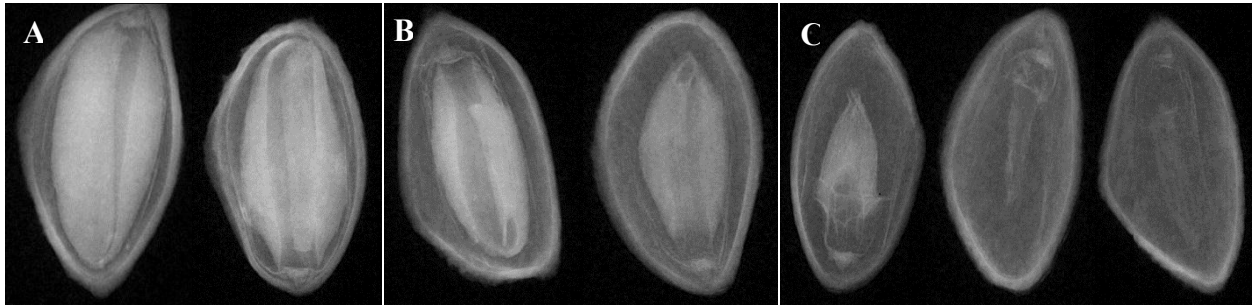
pseudostrobus var. *oaxacana* Mtz., *P. oocarpa* var. *ochoterena* Mtz., *P. rudis* Endl., *P. hartwegii* Lindl., *P. tenuifolia* Benth., *P. strobus* var. *chiapensis* Mtz., así como los géneros *Abies*, *Quercus* y *Alnus*, entre otros; en el estrato herbáceo predominan las gramíneas y en el rasante los musgos, líquenes y hongos (Eguiluz, 1978).

La temporada de maduración de los conos de *P. ayacahuite* var. *veitchii* es de septiembre a octubre para los estados de Distrito Federal, Puebla y Michoacán; mientras que la época de dispersión va de octubre a noviembre (Patiño, 1973).



Anexo 2. Características de *Pinus ayacahuite* var. *veitchii*; a) individuo adulto, b) estróbilos femeninos, c) semillas desarrolladas, d) plántula y e) individuo juvenil.

ANEXO III Prueba de rayos x



Análisis de Rayos X de los diferentes tipos de semillas obtenidas en *P. rzedowskii*. (A) semilla llena desarrollo de embrión y megagametofito, (B) semilla sin embrión y megagametofito incompleto y (C) semillas vacías.