



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE CIENCIAS FORESTALES

**PARÁMETROS GENÉTICOS E INTERACCIÓN
GENOTIPO X AMBIENTE DE UN ENSAYO DE
PROGENIES DE *Pinus greggii* var. *australis***

GINA ISABEL REYES ESTEVES

T E S I S

**PRESENTADO COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2020

La presente tesis titulada “**Parámetros genéticos e interacción genotipo x ambiente de un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *australis***” realizada por la alumna: Gina Isabel Reyes Esteves, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS
FORESTALES**

CONSEJO PARTICULAR



CONSEJERO

Dr. Javier López Upton



ASESOR

Dr. Mario Valerio Velasco García



ASESOR

Dr. Marcos Jiménez Casas

Montecillo, Texcoco, Estado de México, septiembre de 2020

PARÁMETROS GENÉTICOS E INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE DE UN ENSAYO DE PROGENIES DE *Pinus greggii* var. *australis*

Gina Isabel Reyes Esteves, M. C.
Colegio de Postgraduados, 2020

RESUMEN

El éxito de las reforestaciones en suelos erosionados con *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta Oaxaqueña para aumentar la productividad forestal en la región, impulsó el establecimiento de un ensayo de progenie de 90 familias de esta especie en San Miguel Achiutla, Tlaxiaco, en dos sitios con diferentes condiciones edáficas (S1= exposición Oeste con menor contenido de N, Fe, Cu, Zn y Arcilla; S2= exposición Este). A los cuatro años se evaluó la altura, número de verticilos y conformación del árbol; a los cinco años se consideraron las mismas variables además del diámetro, volumen, diámetro y ángulo de ramas y rectitud del fuste. La conformación se calificó por uno (C1) y dos evaluadores (C2). La rectitud se evaluó con una calificación general (rectitud 1) y otra por secciones (rectitud 2). Los promedios y heredabilidades en la mayoría de las variables fueron superiores en S2. La altura, verticilos, rectitud y volumen presentaron mayor control genético ($0.08 < h^2_i < 0.26$). La conformación C2 tuvo heredabilidades superiores que C1. La rectitud 1 mostró heredabilidad mayor que rectitud 2. Todos los caracteres presentaron variabilidad genética aditiva considerable ($CV_{GA} > 10\%$); el volumen se destacó con 46 y 27 % para el sitio 1 y 2, respectivamente. Las correlaciones genéticas y fenotípicas fueron de bajas a moderadas en la mayoría de las variables, pero fueron altas y positivas entre las características de crecimiento ($r_g > 0.78$). Algunas asociaciones genéticas fueron opuestas tanto en magnitud como en el sentido de la correlación dependiendo el sitio. En un análisis conjunto se estimó la heredabilidad (h^2_i) y la magnitud de la interacción genotipo x ambiente (IGA) por medio de la correlación genética Tipo B (r_B), y se evaluó el efecto de eliminar los genotipos interactivos. La h^2_i fue baja en todas las variables y se determinaron valores altos de varianza de sitio x familia (σ_{S*f}^2) para diámetro y volumen; el efecto de la IGA fue más importante en tales características ($r_B < 0.5$). La ecovalencia (W_i) fue el parámetro de estabilidad más adecuado para identificar el 10% de las familias más inestables y con valores promedios no sobresalientes en volumen. Al eliminar las nueve familias seleccionadas, disminuyó la relación $\sigma_{S*f}^2/\sigma_f^2$ y aumentó el valor de h^2_i y r_B en la mayoría de las características, a excepción de conformación, verticilos evaluada a los cinco años, y rectitud_1. La pérdida de ganancia potencial al incluir el total de familias en la selección masal y familiar fue mayor ($C_I < 1.04\%$ y $C_F < 13.00\%$) a las pérdidas al excluir del análisis a las familias inestables ($C_I < 0.56\%$ y $C_F < 4.76\%$) en la mayoría de las variables, a excepción de las características en las que disminuyó r_B al eliminar las familias inestables. Se destaca que la exclusión de las familias inestables y con valores promedios por debajo de la media general es una opción para aumentar los valores de los parámetros genéticos en la mayoría de las variables y reducir los impactos de la interacción genotipo x ambiente.

Palabras clave: heredabilidad, correlación genética, análisis de estabilidad, correlación genética Tipo B, IGA, Mixteca de Oaxaca, sitios degradados, pérdidas de ganancias genéticas.

GENETIC PARAMETERS AND GENOTYPE X ENVIRONMENT INTERACTION OF A PROGENIES TEST OF *Pinus greggii* var. *australis*

Gina Isabel Reyes Esteves, M. C.
Colegio de Postgraduados, 2020

ABSTRACT

The success of the reforestations in eroded soils with *Pinus greggii* var. *australis* in the Mixteca Alta Oaxaqueña to increase forest productivity in the region, prompted the establishment of a progeny trial of 90 families of this species in San Miguel Achiutla, Tlaxiaco, in two sites with different edaphic conditions (S1= West exposure with less content of N, Fe, Cu, Zn and Clay; S2= East exposure). At four years the height, number of whorls and tree conformation were evaluated; at five years the same variables were considered in addition to the diameter, volume, diameter and angle of branches and straightness of the stem. The conformation was rated by one (C1) and two evaluators (C2). The straightness was evaluated with a general score (straightness 1) and another by sections (straightness 2). The averages and heritability in most of the variables were higher in S2. The height, whorls, straightness and volume presented greater genetic control ($0.08 < h^2_i < 0.26$). The C2 conformation had higher heritability than C1. Straightness 1 showed greater heritability than straightness 2. All the characters presented considerable additive genetic variability ($CV_{GA} > 10\%$); the volume stood out with 46 and 27% for site 1 and 2, respectively. Genetic and phenotypic correlations were low to moderate in most of the variables, but were high and positive among the growth characteristics ($r_g > 0.78$). Some genetic associations were opposed both in magnitude and in the sense of correlation depending on the site. In a joint analysis, the heritability (h^2_i) and the magnitude of the genotype x environment interaction (IGA) were estimated by means of the *Type B* genetic correlation (r_B), and the effect of eliminating the interactive genotypes was evaluated. The h^2_i was low in all the variables and high values of variance of site x family (σ_{S*f}^2) were determined for diameter and volume; the effect of the IGA was more important in such characteristics ($r_B < 0.5$). Ecovalence (W_i) was the most suitable stability parameter to identify 10% of the most instable families and with non-outstanding average values in volume. By eliminating the nine selected families, the ratio $\sigma_{S*f}^2/\sigma_f^2$ decreased and the value of h^2_i and r_B increased in most of the characteristics, except for conformation, whorls evaluated at five years, and righteousness_1. The loss of potential gain when including the total families in the mass and family selection was greater (CI < 1.04% and CF < 13.00%) than the losses when excluding unstable families from the analysis (CI < 0.56% and CF < 4.76 %) in most of the variables, except for the characteristics in which r_B decreased when eliminating unstable families. It is highlighted that the exclusion of unstable families with mean values below the general mean is an option to increase the values of genetic parameters in most of the variables and reduce the impacts of genotype x environment interaction.

Key words: heritability, genetic correlation, stability analysis, Type B genetic correlation, IGA, Mixteca de Oaxaca, degraded sites, loss of genetic gains

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de Postgraduados, casa de estudios que me aceptó para aportar múltiples beneficios en mi formación profesional y personal. Al Posgrado de Ciencias Forestales, por la atención y amabilidad que otorga a los estudiantes.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgar el apoyo económico necesario para realizar los estudios de maestría personales y de miles de estudiantes, así como el permitir la gestión de recursos de la sociedad para el futuro de la ciencia.

Al Dr. Javier López Upton, por formar parte importante de mi formación académica, brindando el apoyo para realizar la presente investigación. Por su tiempo dedicado para las revisiones, comentarios y toma de decisiones indispensables.

Al Dr. Mario Valerio Velasco Martínez, por ser parte importante de mi desarrollo profesional por medio de sus indicaciones puntuales. Por el interés y apoyo brindado para mi formación académica. Por el esfuerzo dedicado a mi proyecto de investigación

Al Dr. Marcos Jiménez Casas, por su paciencia y tiempo dedicado para mi formación académica y desarrollo de esta tesis. Por las correcciones y sugerencias echas durante toda mi estadía en la maestría.

A la Línea Prioritaria de Investigación 1 (Manejo Sustentable de Recursos Naturales) del Colegio de Postgraduados y al proyecto Fondo Sectorial Para la Investigación, el Desarrollo y la Innovación Tecnológica Forestal CONAFOR-CONACYT 148425, “Establecimientos de huertos semilleros con material genéticamente superior de *Pinus patula* y *P. greggii*”, por ser aportadores de recursos económicos para el desarrollo de esta investigación.

A todos los profesores investigadores del Posgrado Forestal y personal administrativo de la institución en general, quienes de forma directa o indirecta fueron partícipes y contribuyentes durante mi preparación profesional, enseñanzas y por su grata amistad.

A los compañeros de generación, amigos y conocidos en general del Colegio, les agradezco por brindarme su amistad y su apoyo.

DEDICATORIAS

A Dios, que me da todo sin esperar mucho. **A mis padres Lupita y Edgar**, por el amor, comprensión, apoyo, consejos, consuelo que siempre me han dado y que necesité especialmente en esta etapa de mi instancia en la maestría.

A mis hermanas Mónica y Rocío, por ser mis cómplices, amigas y mi alegría, **a Braulio** por ser mi nueva inspiración para ser mejor ser humano, **a mis abuelos Imelda y Ricardo**, por su sabiduría y amor necesario para fortalecer mi carácter y su impulso para que realizara la maestría, **a mi familia en general** por ser mi fuente de amor y guía.

¡A todos mis amigos!, por compartir gratos momentos conmigo, por brindarme su confianza, cariño, comprensión, apoyo académico y moral. Por ayudarme a madurar, por ser parte de mi familia espiritual.

A Rigoberto Padilla Vásquez †, por su cariño, por las alegrías, su recuerdo, por toda su vida.

Lo logré por ti también!!!

A la familia Padilla Vásquez por todo su cariño y su ejemplo de vida, por su amistad, consejos, y por su sencillez.

A mi familia MSP, y todos los que me han apoyado, no son suficientes las palabras, los quiero y les agradezco.

CONTENIDO

RESUMEN.....	iii
ABSTRACT.....	iv
DEDICATORIAS	vii
LISTA DE CUADROS	x
LISTA DE FIGURAS	xii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Literatura citada	7
CAPÍTULO I. PARÁMETROS GENÉTICOS EN FAMILIAS DE <i>Pinus greggii</i> var. <i>australis</i> ESTABLECIDO EN LA MIXTECA ALTA, OAXACA	10
1.1. RESUMEN.....	10
1.2. SUMMARY	11
1.3. INTRODUCCIÓN.....	12
1.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
1.4.1 Establecimiento del ensayo y material biológico	14
1.4.2 Variables evaluadas.....	15
1.4.3. Análisis estadístico y estimación de parámetros genéticos	16
1.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	19
1.5.1 Diferencias entre sitios	19
1.5.2. Control genético de las características evaluadas.....	21
1.5.3. Correlaciones fenotípicas y genéticas entre variables	26
1.5.4. Implicaciones para el mejoramiento genético.....	30
1.6. CONCLUSIONES.....	33
1.7 LITERATURA CITADA	34
CAPÍTULO II. INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE EN UN ENSAYO DE PROGENIES DE <i>Pinus greggii</i> var. <i>australis</i> Y SUS IMPLICACIONES EN LA RESPUESTA A LA SELECCIÓN.....	38
2.1. RESUMEN.....	38
2.2. SUMMARY	39

2.3. INTRODUCCIÓN.....	40
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	42
2.4.1. Variables evaluadas, análisis de datos y estimación de parámetros genéticos	42
2.4.2. Estimación de la interacción genotipo x ambiente y estabilidad de las familias.....	43
2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	47
2.5.1 Control genético e interacción genotipo x ambiente	47
2.5.2 Parámetros de estabilidad y nivel de interacción de las familias	50
2.5.3 Impacto de la exclusión de las familias interactivas y selección de familias estables.....	55
2.5.4 Implicaciones para el programa de mejoramiento genético.....	60
2.6. CONCLUSIONES.....	62
2.7 LITERATURA CITADA	63
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES.....	67
Literatura citada	71

LISTA DE CUADROS

- Cuadro 1.1** Caracterización de los sitios de evaluación de las familias de *Pinus greggii* var. *australis* en San Miguel Achiutla, Oaxaca..... 15
- Cuadro 1.2** Valores promedios, mínimos y máximos de los caracteres a cuatro y cinco años, de familias de *Pinus greggii* var. *australis* en dos sitios de la Mixteca Alta, Oaxaca..... 19
- Cuadro 1.3.** Heredabilidad individual (h^2_i), de medias de familia (h^2_f) y coeficiente de variación genética aditiva (CV_{GA}) por sitio, para las características de crecimiento y de calidad de fuste, evaluadas a los 4 y 5 años en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta, Oaxaca. 22
- Cuadro 1.4.** Correlaciones genéticas (derecha de la diagonal, error estándar entre paréntesis) y fenotípicas (izquierda de la diagonal) entre las características de crecimiento y calidad de fuste en el sitio 1 a los 4 y 5 años en el ensayo de progenie *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta, Oaxaca. 27
- Cuadro 1.5.** Correlaciones genéticas (derecha de la diagonal, error estándar entre paréntesis) y fenotípicas (izquierda de la diagonal) entre las características de crecimiento y calidad de fuste del sitio 2 a los 4 y 5 años en el ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta, Oaxaca. 28
- Cuadro 2.1.** Varianza de familias (σ^2_f), interacción sitio x familia (σ^2_{sxf}), relación $\sigma^2_{sxf} / \sigma^2_f$ y heredabilidad individual (h^2_i) en el análisis conjunto para las variables evaluadas a los cuatro y cinco años en familias de *Pinus greggii* var. *australis*. . 48
- Cuadro 3.2.** Valores de $\sigma^2_{sxf} / \sigma^2_f$, h^2_i , r_B en análisis conjunto, y h^2_i en análisis por sitio, antes y después de excluir las 9 familias más interactivas para la característica de volumen a los cinco años en un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *australis* en dos ambientes contrastantes. 56

Cuadro 2.3. Estimación de pérdidas del potencial de ganancia genética (%) para la selección masal (C_I) y selección familiar (C_F) en las variables evaluadas a los cuatro años y en las características de crecimiento (altura, diámetro, volumen) a los cinco años, debidas a la IGA al incluir en el análisis 90 familias, y al excluir a las 4 y 9 familias más interactivas en volumen con base en los valores de ecovalencia (W_i). 58

Cuadro 2.4. Estimación de pérdidas del potencial de ganancia genética (%) para la selección masal (C_I) y selección familiar (C_F) en las variables diámetro y ángulo de ramas, verticilos, conformación, y rectitud evaluada a los cinco años, debidas a la GxA al incluir en el análisis 90 familias y al excluir a las cuatro y nueve familias más interactivas en volumen con base en los valores de ecovalencia (W_i). 59

LISTA DE FIGURAS

- Figura 2.1.** Modificación en la heredabilidad (h^2_i) al eliminar progresivamente las familias más interactivas con cada parámetro de estabilidad (b_i =coeficiente de regresión b_i ; S_{4i} = desviación media de la posición jerárquica S_{4i} ; W_i =ecoivalencia W_i), para el volumen del fuste a los cinco años, en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en dos sitios..... 51
- Figura 2.2.** Modificación en la correlación genética *Tipo B* (r_B) al eliminar progresivamente las familias más interactivas definidas de acuerdo con cada parámetro de estabilidad (b_i =coeficiente de regresión b_i ; S_{4i} = desviación media de la posición jerárquica S_{4i} ; W_i =ecoivalencia W_i), para el volumen del fuste a los cinco años, en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en dos sitios..... 52
- Figura 2.3.** Relación entre la contribución relativa a la varianza de GxA por ecoivalencia (W_i en %) y el valor promedio de la familia en las características altura, verticilos y conformación a los 4 años y altura, diámetro y volumen a los 5 años en dos sitios de evaluación de un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *australis*. Se identifican las familias con contribución relativa a la varianza de la IGA igual o mayor de 4 % en cada característica. 53
- Figura 2.4.** Relación entre la contribución relativa a la varianza de IGA por ecoivalencia (W_i en %) y el valor promedio de la familia en las características diámetro y ángulo de rama, verticilos, conformación, rectitud_1 y rectitud_2 a los cinco años, evaluadas en un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *australis* en dos sitios de evaluación. Se identifican las familias con contribución relativa a la varianza de la IGA igual o mayor de 4 %..... 54
- Figura 2.5.** Cambio en el valor de la correlación *Tipo B* (r_B) al eliminar progresivamente las familias más interactivas para el volumen del fuste a los cinco años en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis*, en dos sitios contrastantes..... 55

INTRODUCCIÓN GENERAL

El mejoramiento genético forestal se efectúa al desarrollar árboles superiores, con el fin ecológico y económico de aumentar la productividad del sitio específico (White *et al.*, 2007; Zobel y Talbert, 1988). Es posible obtener ganancias genéticas desde el primer ciclo de mejora, debido a la reducción del turno de cosecha y disminución de costos en transporte y procesamiento industrial (White *et al.*, 2007).

En la industria del siglo XXI, el mejoramiento genético forestal es pilar para desarrollar programas de manejo intensivo a nivel mundial (Ipinza, 1998). Un caso de éxito es el mejoramiento genético de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, como parte del programa del noroeste del pacífico desde 1966, cuyo sistema progresivo de mejora de árboles se ha aplicado en 18 millones de acres. La flexibilidad de este programa recae en el bajo costo, necesidades mínimas de personal calificado y en una gran base genética (Silen y Wheat, 1979). Por otro lado, desde 1980, CAMCORE (2007) conserva y mejora coníferas y latifoliadas. Bajo el modelo de conservación *ex situ* se han establecido bancos de conservación y estudios de procedencias/progenie en los países miembros del programa, siendo los pinos de México y Centro América las especies más importantes (CAMCORE, 2007).

En México los programas de mejoramiento genético son incipientes ya que, tanto los ensayos y huertos son de reciente establecimiento y se mantienen en su fase experimental; además, no se cuenta con un programa nacional específico para aprovechar los recursos genéticos forestales (FAO, 2011). No obstante, tanto el gobierno federal por conducto de la CONAFOR, como los gobiernos estatales, canalizan anualmente recursos a productores organizados para apoyar el establecimiento de Unidades Productoras de Germoplasma Forestal *in situ* y *ex situ*, centros de almacenamiento y bancos de germoplasma; durante los últimos años

destacan los proyectos de los estados de Chiapas, Durango, Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Oaxaca, Puebla y Veracruz (FAO, 2011).

Los programas de mejoramiento genético forestal comienzan al identificar y seleccionar árboles superiores con base en el fenotipo (White *et al.*, 2007). Sin embargo, aun cuando se seleccione el material adecuado, poco se avanzará en el mejoramiento si no existe alta variabilidad genética para los caracteres de interés (Zobel y Talbert, 1988). Los rendimientos de la progenie de los individuos superiores se deben comparar, a través de ensayos de progenies, con el fin de identificar la calidad genética en una población (White *et al.*, 2007). Mientras que la progenie es la descendencia de un árbol en particular, las pruebas de progenie son plantaciones con cierto diseño experimental y genético que estiman la calidad genética de los individuos mediante la evaluación de características de su descendencia (Zobel y Talbert, 1988; White *et al.*, 2007). El interés radica en separar las diferencias genéticas de las ambientales, sometiendo a todas las familias a un entorno similar (Zobel y Talbert, 1988), y a partir de dichas evaluaciones, obtener información para definir, reevaluar o modificar la estrategia a seguir en las etapas posteriores del programa de mejoramiento, identificando los individuos más productivos que sostendrán un proyecto operativo (Fowler, 1978).

Un objetivo particular de las pruebas de progenie es el cálculo de los parámetros genéticos, los cuales determinan el grado en que la superioridad del fenotipo es debida a la influencia del genotipo y que proporcionan información sobre las respuestas diferenciales relativas de las familias en relación con la heterogeneidad del hábitat, es decir, permite estimar el nivel de interacción genotipo ambiente (IGA) (Zobel y Talbert, 1988). Las heredabilidades, correlaciones genéticas, y los valores para interpretar IGA entre las características de interés permiten identificar las variables que se incorporarán a los métodos de selección, y optimizar las ganancias genéticas a corto y a largo plazo (White *et al.*, 2007).

Pinus greggii Engelm. ex Parl. var. *australis* Donahue & López es una de las especies preferentemente plantadas en México con fines comerciales y de restauración, sin embargo, no hay programas operativos de producción de semilla de calidad genética superior para los viveros (CONAFOR, 2014). Debido al gran potencial de la especie en plantaciones comerciales de Sudáfrica, Brasil y Argentina, CAMCORE recolecta semillas en bosques naturales de los estados de Querétaro e Hidalgo, México, para establecer ensayos genéticos y plantaciones de conservación en los países miembros de CAMCORE (CAMCORE, 2010).

Pinus greggii Engelm. ex Parl. se distribuye de manera restringida en dos regiones de la Sierra Madre Oriental de México entre los 20°13' y los 25°29' de latitud Norte y 97° 40' a 101° 20' de longitud Oeste, con una discontinuidad de 360 km en la parte central (Martínez, 1992; Eguiluz, 1988; Ramírez *et al.*, 2005). *P. greggii* consta de dos variedades (Donahue y López, 1999), la var. *australis* incluye poblaciones de la región sur en los estados de Puebla, Hidalgo, Veracruz, Querétaro y San Luis Potosí, mientras que, la var. *greggii* incluye poblaciones de la región norte en los estados de Nuevo León y Coahuila (Martínez, 1992; Eguiluz, 1988; Dvorak y Donahue, 1992; Perry, 1991). Debido a su distribución amplia, pero discontinua, crece en diferentes condiciones ambientales. El intervalo altitudinal de la especie es de 1,400 a 2,613 m.s.n.m. La variedad del sur (*P. greggii* var. *australis* Donahue & López) en promedio se encuentran a menor elevación, a mayor temperatura media y mayor precipitación anual (1,720 m, 7.5°C y 1,370 mm) que las poblaciones de la región norte (2,450 m, 13°C y 640 mm), y en suelos más profundos y drenados, con resistencia al frío similar que *P. patula* Schiede ex Schldl. *et* Cham. (Dvorak *et al.*, 2000; Ramírez *et al.*, 2005). La variedad del sur muestra altas tasas de crecimiento en altura y diámetro, además de un gran potencial para adaptarse a condiciones limitantes de humedad, lo que favorece su uso en programas de reforestación para la recuperación de suelos degradados, y en programas de plantaciones comerciales en sitios

marginales donde la aclimatación de otras especies de *Pinus* es deficiente (Salazar, 1999; López *et al.*, 1999). Ensayos de procedencias y progenies de *P. greggii* se han establecido en varias partes del mundo, como Brasil, Chile, Argentina, Sudáfrica y Zimbabwe, siendo prometedora a ambientes secos y fríos (CAMCORE, 2010; Darrow y Coetzee, 1983; Dvorak *et al.*, 1996; López y Valencia, 2001).

La variedad *australis* posee mayor potencial en plantaciones comerciales que la variedad *greggii*, sin embargo, presenta forma de tallo y ramificación de menor calidad que *P. patula* (Dvorak *et al.*, 1996). Este rasgo puede ser una característica importante para mejorar en un programa de reproducción. Con base en la densidad de madera de *P. greggii* (0.47 g/cm³), los usos recomendados son leña, postes para cercas, pilotes para minas, mangos de herramientas, artículos deportivos, construcción (estructuras secundarias), ebanistería, decoración de interiores, lambrines, duelas, chapas durmientes y vigas (Pérez y Olvera, 1981). También se utiliza como especie ornamental y en algunas localidades se emplea como árbol navideño (Ruiz *et al.*, 1995). Las poblaciones del sur poseen excelente calidad estructural para madera aserrada (López *et al.*, 1993; Plancarte, 1988; Pérez y Olvera, 1981). En contra parte a la potencialidad de la especie, las poblaciones naturales de *P. greggii* en diversas entidades se están reduciendo, muchos rodales son pequeños, deteriorados y dispersos (Díaz *et al.*, 2012).

Lamentablemente los ecosistemas forestales del país se han deteriorado de manera notable en los últimos años (Arriola *et al.*, 2014; Masera *et al.*, 1992; Orozco *et al.*, 2009). La conversión de los bosques en tierras para otros usos, el aprovechamiento no sustentable del bosque, y los efectos del clima son los principales agentes de perturbación y pérdida de los recursos genéticos (FAO, 2010; FAO, 2014). Como resultado de las presiones sobre los terrenos forestales, el potencial de los recursos genéticos forestales se encuentra en riesgo. La conservación genética

de las especies arbóreas es una necesidad mundial urgente, ya que la conversión y fragmentación de los bosques continúa alterando la productividad forestal (FAO, 2010; FAO, 2014).

En la región Mixteca Alta Oaxaqueña se presenta uno de los ejemplos más drásticos de los efectos del cambio del uso del suelo en México. Este paisaje es el resultado del intenso disturbio antrópico crónico al que fue, y es sometida su vegetación, lo que ha originado sitios con diferentes grados de degradación (Ramírez *et al.*, 2011). Entre las alternativas más promisorias para solucionar el problema de erosión en la región de la Mixteca Alta Oaxaqueña se incluye la recuperación de la cobertura vegetal mediante la plantación de especies exóticas. Es necesario seleccionar especies, procedencias y familias de rápido crecimiento, tolerantes a factores adversos y con mayor adaptabilidad a las condiciones edáficas y climáticas regionales (Ruiz *et al.*, 1998; Gómez *et al.*, 2012; Zobel y Talbert, 1988). El establecimiento de ensayos de progenie con *Pinus greggii* var. *australis* en sitios exóticos de la especie, refleja ventajas sobre las plantaciones con especies nativas, ya que presentan mayor productividad a corto plazo (Vázquez *et al.*, 2018; Domínguez *et al.*, 2001).

Dada las cualidades ecológicas y económicas de *P. greggii* y la situación ecológica de la región Mixteca Alta Oaxaqueña, surgió la iniciativa de establecer una plantación en la comunidad San Miguel Achiutla Oax., con la siguiente finalidad: a) mejorar las condiciones económicas y ecológicas de la comunidad; b) obtener madera de cortas dimensiones; y c) aprovechar leña de forma sustentable. La comunidad, junto con el apoyo de CONAFOR, solicitó al Colegio de Posgraduados el establecimiento de un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* con el propósito de contar con un sistema de producción de semilla de alta calidad genética a corto plazo, identificar los individuos con mayor adaptación y crecimiento, y asegurar la producción a largo plazo. El presente trabajo tuvo como objetivos: a) evaluar las diferencias del crecimiento, conformación del árbol, calidad de ramas y rectitud de fuste entre la progenie

de las familias establecidas; b) calcular y evaluar los parámetros genéticos a dos edades juveniles para identificar el grado del control genético y las relaciones genéticas entre las variables de interés; c) estimar la interacción Genotipo x Ambiente (GxA) con base en las correlaciones tipo B (r_B) para identificar el comportamiento de las familias de acuerdo al sitio de crecimiento; d) identificar las familias que contribuyen en mayor medida a la interacción G x A mediante métodos de estabilidad; y e) evaluar el efecto en los parámetros genéticos de la población después de la remoción de dichas familias.

Los resultados de la presente investigación se desglosan en dos capítulos. En el primero se analiza el comportamiento de los caracteres evaluados a los cuatro y cinco años en dos sitios, analizando los parámetros genéticos para cada variable: heredabilidad individual (h^2_i) y de las medias de familia (h^2_f), así como correlaciones genéticas y fenotípicas. En el capítulo siguiente se analiza la estabilidad de las familias en los dos sitios de evaluación, calculando las correlaciones tipo B para todas las variables, y con base en los parámetros de estabilidad calculados, se identificaron las familias que contribuyen en mayor medida al efecto G x A, evaluando el efecto de la remoción de dichos genotipos en el cálculo de los parámetros genéticos. Finalmente, en un capítulo final se realiza la integración de las discusiones consideradas en los dos capítulos de resultados para la adecuada interpretación de datos.

Literatura citada

- Alba L., J., E. O. Ramírez G. y J. A. Santos S. 2005. Variación de la densidad de la madera de *Pinus greggii* Engelm. de un ensayo genético establecido en Coatepec, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 7: 37-40.
- Arriola P., V. J., Estrada M., E., Ortega R., A., Pérez M., R. y Gijón H., A. R. 2014. Deterioro en áreas naturales protegidas del centro de México y del Eje Neovolcánico Transversal. *Investigación y Ciencia*, 22: 37-49.
- CAMCORE (Programa Internacional para el Mejoramiento Genético y Conservación de Especies Forestales). 2007. Boletín de noticias CAMCORE para México y Centroamérica. Vol. 1. No. 1. Raleigh. 6 p.
- CAMCORE (Programa Internacional para el Mejoramiento Genético y Conservación de Especies Forestales). 2010. Boletín de noticias CAMCORE para México y Centroamérica. Vol. 1. No. 3. Raleigh. 6 p.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal). 2014. Manual técnico para el establecimiento de ensayos de procedencias/progenies. Zapopan, Jalisco. México. 154 p.
- Darrow, W. K. and H. Coetzee. 1983. Potentially valuable Mexican pines for the summer rainfall region of southern Africa. *South African Forestry Journal* 124: 23-35.
- Díaz L., C., E. Ramírez G. y H. Cruz J. 2012. Estrategia de conservación de *Pinus greggii* Engelm. en el estado de Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 14: 43-50.
- Donahue Y. K. and J. López U. 1999. A new variety of *Pinus greggii* (Pinaceae) in México. *Sida* 18: 1083-1093.
- Dvorak, W. S. and J. K. Donahue. 1992. CAMCORE Cooperative Research Review 1980-1992. Department of Forestry, College of Forestry Resources. North Carolina State University. Raleigh. N.C. USA. 93 p.
- Dvorak, W. S., J. E. Kietzka and J. K. Donahue. 1996. Three-year survival y growth of provenances of *Pinus greggii* in the tropics. *Forest Ecology and Management* 83: 123-131.
- Dvorak, W. S., J. E. Kietzka, J. K. Donahue, G. R. Hodge and T. K. Stanger. 2000. *Pinus greggii*. In: Conservation and Testing of Tropical and Subtropical Forest Tree Species. CAMCORE Cooperative. College of Natural Resources. North Caroline State University. Raleigh. N.C. pp: 52-73.
- Domínguez C., P. A., J. J. Návar C. y J. A. Loera O. 2001. Comparación del rendimiento de pinos en la reforestación de sitios marginales en Nuevo León. *Madera y Bosques* 7: 27-35.
- Eguiluz P., T. 1988. Distribución natural de los pinos en México. Nota Técnica No. 1. Centro de Genética Forestal, A. C. Chapingo, México. 6 p.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2010. Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2010: Informe Nacional México. Departamento Forestal, FAO. Roma, Italia. 99 p.

- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2011. Situación de los Recursos Genéticos Forestales en México. Informe Final del Proyecto TCP/MEX/3301/MEX (4). 87 p.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2014. El estado de los recursos genéticos forestales en el mundo. Síntesis informativa. Comisión de Recursos Genéticos para la Alimentación y la Agricultura. 16 p.
- Fowler, D. P. 1978. Mejoramiento e hibridación de poblaciones. *Unasyuva* 30: 21-26.
- Gómez R., M., J. C. Soto C., J. A. Blanco G., C. Sáenz R., J. Villegas y R. Lindig C. 2012. Estudio de especies de pino para restauración de sitios degradados. *Agrociencia* 46: 795-807.
- Heaman, J. C. 1984. Provenance testing a western Canadian perspective. *In*: XIV reunión del grupo de Mejoramiento Genético Forestal. Comisión Forestal de América del Norte. FAO. Durango, México. pp: 42-57.
- Ipinza C., R. H. 1998. Mejoramiento Genético Forestal. Serie Técnica No. 42. CONIF. Santa Fe de Bogotá, Colombia. 162 p.
- Keller, L. F. and D. M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 230-241.
- López L., M. y S. Valencia M. 2001. Variación de la densidad relativa de la madera de *Pinus greggii* Engelm. del norte de México. *Madera y Bosques* 7: 37-46.
- López U., J., J. Jasso M., J. J. Vargas H. y J. C. Ayala S. 1993. Variación de características morfológicas en conos y semillas de *Pinus greggii*. *Agrociencia Serie Recursos Naturales Renovables* 3: 81-95.
- López A., J. L., J. J. Vargas H., C. Ramírez H. y J. López U. 1999. Variación intraespecífica en el patrón de crecimiento del brote terminal en *Pinus greggii* Engelm. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 5: 133-140.
- Martínez, M. 1992. Los Pinos Mexicanos. Editorial Botas. 3a ed., México, D. F. 368 p.
- Masera, O., M. J. Ordóñez y R. Dirzo. 1992. Emisiones de carbono a partir de la deforestación en México. *Ciencia* 43: 151-153.
- Orozco H., M. E., Gutiérrez M., G. y Delgado C. J. 2009. Desarrollo rural y deterioro del bosque. Región interestatal del Alto Lerma. *Economía, sociedad y territorio* 9: 435-472.
- Pérez O., C. P. y P. Olvera C. 1981. Anatomía de la madera de 16 especies de coníferas. Boletín Técnico No. 69. INIF, México D. F. 111 p.
- Perry, J. P. 1991. *The Pines of Mexico and Central America*. Timber Press. Portland, Oregon, USA. 231 p.
- Plancarte B., A. 1988. Rendimiento de semilla de dos procedencias de rodales naturales de *Pinus greggii* Engelm. Nota Técnica No. 2. Centro de Genética Forestal A. C., Chapingo, México. 4 p.

- Potter, K. M., R. M. Jetton, A. D. Bower, D. F. Jacobs, G. Man, V. D. Hipkins and M. Westwood. 2017. Banking on the future: progress, challenges and opportunities for the genetic conservation of forest trees. *New Forests* 48: 153-180.
- Ramírez H., C., J. J. Vargas H. y J. López U. 2005. Distribución y conservación de las poblaciones naturales de *Pinus greggii*. *Acta Botánica Mexicana* 72: 1-16.
- Ramírez L., A., H. Navarro G., A. Pérez O. y V. M. Cetina A. 2011. Experiencia organizativa para la reforestación con *Pinus oaxacana* Mirov. en suelos degradados de la Mixteca oaxaqueña. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 2: 57-70.
- Ruiz M., M., M. Gómez C., J. F. Castellanos B. y A. M. Fierros G. 1998. Selección de procedencias de *Pinus oaxacana* y *P. greggii* para la protección y restauración de suelos en la Mixteca Alta Oaxaqueña. Informe Final. INIFAP. Oaxaca, México. 92 p.
- Ruíz M., M., R. Hernández, R.; J. F. Castellanos B., C. Rodríguez F., A. M. Fierros G. 1995. Proyectos forestales productivos para la Mixteca Alta de Oaxaca. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Campo Experimental Valles Centrales de Oaxaca. Folleto Técnico No. 9. 39 p.
- Salazar G., J. G., J. J. Vargas H., J. Jasso-Mata, J. D. Molina-Galán, C. Ramírez-Herrera y J. López-Upton. 1999. Variación en el patrón de crecimientos en altura de cuatro especies de en edades tempranas. *Madera y Bosques* 5: 19-34.
- Savolainen, O. and T. Pyhajarvi. 2007. Genomic diversity in forest trees. *Current Opinion in Plant Biology* 10: 162-167.
- Silen, R. R. and G. J. Wheat. 1979. Progressive tree improvement program in Coastal Douglas-fir. *Journal of Forestry* 77: 78-83.
- Vázquez C., I., J. A. Prieto R., M. A. López L., C. Wehenkel, P. A. Domínguez C. y F. E. Muñoz S. 2018. Growth and survival of a plantation of *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. var. *greggii* under different fertilization treatments. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 24: 251-264.
- White, T. L., W. T. Adams and D. B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CABI Publishing. Cambridge, MA, USA. 682 p.
- Zobel, B. J. y T. J. Talbert. 1988. *Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales*. Editorial Limusa. México. 545 p.

CAPÍTULO I. PARÁMETROS GENÉTICOS EN FAMILIAS DE *Pinus greggii* var. *australis* ESTABLECIDO EN LA MIXTECA ALTA, OAXACA

1.1. RESUMEN

La erosión en terrenos forestales reduce la variabilidad genética de las poblaciones arbóreas. Ante la necesidad de obtener genotipos superiores para incrementar la productividad forestal y disminuir el deterioro ambiental en la Mixteca Alta de Oaxaca, se evaluó un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *australis*, en San Miguel Achiutla, Oaxaca. Se incluyeron dos sitios (S1= exposición Oeste con menor contenido de N, Fe, Cu, Zn y Arcilla; S2= exposición Este), cada uno con 90 familias de polinización libre. A los cuatro años se evaluó la altura, número de verticilos y conformación del árbol, y a los cinco años se evaluaron las mismas variables además del diámetro, volumen, diámetro y ángulo de ramas y rectitud del fuste. La conformación se calificó por uno (C1) y dos evaluadores (C2). La rectitud se evaluó una calificación general (rectitud_1) y otra por secciones (rectitud_2). Los promedios y heredabilidades en la mayoría de las variables fueron superiores en S2. La altura, verticilos, rectitud y volumen presentaron mayor control genético ($0.08 < h^2_i < 0.26$). La conformación C2 tuvo heredabilidades superiores que C1. La rectitud_1 mostró heredabilidad superior que rectitud_2. Las correlaciones genéticas y fenotípicas fueron de bajas a moderadas en la mayoría de las variables, pero fueron altas y positivas entre las características de crecimiento ($r_g > 0.78$). Algunas asociaciones genéticas fueron opuestas tanto en magnitud como en el sentido de la correlación dependiendo el sitio, por lo que la selección de genotipos se debe realizar conforme a las condiciones del sitio.

Palabras clave: control genético, crecimiento, conformación fuste, suelos pobres, correlaciones genéticas.

**GENETIC PARAMETERS IN FAMILIES OF *Pinus greggii* var. *australis*
ESTABLISHED IN MIXTECA ALTA, OAXACA**

1.2. SUMMARY

Erosion in forest lands reduces the genetic variability of tree populations. Given the need to obtain superior genotypes to increase forest productivity and decrease environmental risk in the Mixteca Alta de Oaxaca, a trial of progenies of *Pinus greggii* var. *australis*, in San Miguel Achiutla, Oaxaca. Two sites were included (S1= West exposure with lower content of N, Fe, Cu, Zn and Clay; S2= East exposure), each with 90 families of free pollination. At four years the height, number of vertices and conformation of the tree were evaluated, and at five years the same variables were evaluated in addition to the diameter, volume, diameter and angle of branches and straightness of the stem. The conformation was rated by one (C1) and two evaluators (C2). The straightness was evaluated a general grade (straightness_1) and another by sections (straightness_2). The averages and heritability in most of the variables were higher in S2. The height, whorls, straightness and volume dimensions increased genetic control ($0.08 < h^2_i < 0.26$). The C2 conformation had higher heritability than C1. Straightness_1 showed superior heritability than straightness_2. Genetic and phenotypic correlations were low to moderate in most of the variables, but were high and positive among the growth characteristics ($r_g > 0.78$). Some genetic associations were opposed both in magnitude and in the sense of the correlation related to the site, so the selection of genotypes should be made according to the conditions of the site.

Key words: genetic control, growth, stem conformation, poor soils, genetic correlations.

1.3. INTRODUCCIÓN

Pinus greggii Engelm. var. *australis* Donahue & López es endémico de México y valorado tanto ecológica como económicamente. Ha demostrado desempeño aceptable en programas de reforestación, con potencial para ser empleado en plantaciones forestales con fines de recuperación de áreas degradadas y comerciales debido a su velocidad de crecimiento y adaptación en terrenos pobres (Dvorak *et al.*, 2000; Ramírez *et al.*, 2005). En Sudáfrica, las plantaciones de *P. greggii* tuvieron mayor éxito que *P. patula* Schiede ex Schltdl. et Cham, *P. taeda* L. y *P. elliottii* Engelm. en localidades con niveles bajos de precipitación (Dvorak *et al.*, 1996), lo que generó el interés de incluirla en programas de mejoramiento genético, tanto en México como en otros países (Dvorak *et al.*, 2000; Hodge y Dvorak, 2012). La variedad *australis* posee mayor crecimiento en plantaciones comerciales que la variedad *greggii*. Aunque el estado de conservación de *P. greggii* var. *australis* es vulnerable, ya que existen rodales en peligro de extinción, lo cual limita su variabilidad genética y reduce la cuantía de genotipos superiores (Dvorak *et al.*, 2000; Hernández *et al.*, 2001).

La silvicultura se encaminará hacia terrenos marginales debido al cambio de uso del suelo (Gómez *et al.*, 2012; Zobel y Talbert, 1984). La región Mixteca Alta de Oaxaca es uno de los ejemplos más drásticos de daño forestal, con problemas de degradación y escasez de agua (García *et al.*, 1994; Guerrero *et al.*, 2010). Una alternativa para recuperar la cobertura vegetal y evitar la erosión en esa zona es el establecimiento de plantaciones de especies con mayor adaptabilidad, tolerantes a las condiciones edáficas y climáticas. Una fuente de germoplasma adecuada promoverá el desarrollo de poblaciones con desempeño óptimo (Ruiz *et al.*, 1998; Valencia *et al.*, 2006).

El establecimiento de plantaciones forestales requiere un abasto suficiente de germoplasma con calidad genética superior (Zobel y Talbert, 1988). Los programas de mejora

genética permiten obtener dicho germoplasma con base en la selección de árboles superiores, cuyo fenotipo sea atribuible mayormente a su constitución genética, la cual es determinada con los ensayos de progenie al calcular heredabilidades y correlaciones genéticas entre variables de interés (White *et al.*, 2007). Un obstáculo es la edad de cosecha de las especies forestales. Para reducir el ciclo de mejoramiento se practica la selección temprana, al identificar genotipos con base en una característica a edad precoz que está correlacionada con variable a edades posteriores (Vargas y Adams, 1992; Wu, 1999).

Dada la importancia comercial y ecológica de *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta Oaxaqueña para aumentar la productividad forestal en la región, el presente estudio tuvo la finalidad de analizar el comportamiento de 90 familias de medios hermanos a los cuatro y cinco años de establecidas, en un ensayo de progenies en San Miguel Achiutla, Oaxaca. Los objetivos de la investigación fueron: a) evaluar las diferencias del crecimiento, conformación del árbol y calidad de fuste entre la progenie de las familias establecidas en dos sitios; y b) estimar parámetros genéticos a dos años de crecimiento para tener conocimiento de las heredabilidades y las relaciones genéticas entre las variables a edades tempranas.

1.4. MATERIALES Y MÉTODOS

1.4.1 Establecimiento del ensayo y material biológico

En otoño del 2014 se estableció un ensayo de progenies con 90 familias de *Pinus greggii* var. *australis*. Se utilizó semilla de polinización libre (familias de medios hermanos maternos) recolectada de árboles fenotípicamente superiores en características de crecimiento y calidad de fuste de procedencias de Hidalgo y Querétaro, y de árboles procedentes de un huerto semillero depurado genéticamente a partir de un ensayo de progenies, localizado en Metepec, Estado de México. La planta se produjo en el vivero del Colegio de Posgraduados. Se incorporaron más familias (68% del total de familias) de las procedencias del Madroño y Valle Verde, Querétaro, debido que muestran excelentes crecimientos en ensayos nacionales e internacionales (Dvorak *et al.*, 2000; Ramírez *et al.*, 2005).

Los ensayos se establecieron en terrenos de la comunidad San Miguel Achiutla, Oaxaca, distrito de Tlaxiaco, de la Mixteca Alta Oaxaqueña. El clima es semicálido templado subhúmedo (A)C(w1), con precipitación media anual de 700 mm, temperatura media anual de 18.1 °C, mínima de 7.7 °C y máxima de 28.2°C, sin presencia de heladas, y topografía de lomeríos con pendiente media del 25 % (INEGI, 2005). El suelo es somero, profundidad menor de 15 cm, de tipo Leptosol, de roca sedimentaria caliza, pobre en contenido de materia orgánica, nitrógeno y fósforo, con pH alcalino de 8.4. (INEGI, 2005). El ensayo fue conformado por dos sitios separados un kilómetro, los cuales difieren en las condiciones edáficas y exposición de terreno, ambos con signos de erosión (Cuadro 2.1). Se realizaron cepas de 40 cm, acomodo de piedras para retener humedad y actividades de deshierbes periódicos cada año.

Cuadro 1.1 Caracterización de los sitios de evaluación de las familias de *Pinus greggii* var. *australis* en San Miguel Achiutla, Oaxaca.

S	Lat. (N)	Long. (O)	Alt. (m)	Exp.	N	P	Na	Fe	Cu	Zn	pH	Arena	Arcilla	Limo	Textura
					(mg kg ⁻¹)					%					
1	17.29°	97.48°	1924	Oeste	0.3	1.1	20.7	2.2	0.2	0.2	8.4	37.3	29.3	33.3	Franco Arcilloso
2	17.29°	97.47°	1915	Este	0.6	1.1	15.8	2.7	0.5	0.3	8.4	28.3	42.3	29.3	Arcilloso

S= Sitio, Exp= Exposición; N=Nitrógeno; P= Potasio; Na= Sodio; Fe= Hierro; Cu= Cobre; Zn= Zinc.

El diseño experimental en cada sitio fue de bloques completos al azar. En cada sitio se incluyeron 20 repeticiones por cada una de las 90 familias, las cuales fueron asignadas al azar, en parcelas de un árbol, acomodadas a un espaciamiento de 3 x 3 m, en total 1800 árboles por sitio. Se plantaron dos hileras de árboles como franja de protección en todo el perímetro del ensayo para asegurar la competencia completa entre plantas.

1.4.2 Variables evaluadas

A los cuatro y cinco años de edad a partir de la siembra en vivero, en invierno de 2018 se midió en cada árbol la altura total desde la base del fuste hasta la yema apical con un estadal graduado; el número de verticilos con dos o más ramas, realizando un conteo desde la base del árbol hasta la yema apical, y la conformación del árbol en escala del 1 al 5 (1= árbol con mayor rectitud, verticilos bien distribuidos, ángulos de ramas llanos, 5= árbol con fuste sinuoso, distribución de ramas irregular, ángulos de ramas agudos). La conformación del árbol a los cuatro años de edad fue con solo un evaluador y a los cinco años se realizó por dos observadores independientes para evitar sesgo en la apreciación (Sierra *et al.*, 1999), obteniendo un promedio de los valores determinados por cada evaluador.

En 2019 se evaluó el ángulo de inserción de ramas con un transportador graduado, considerando el promedio de dos ramas para su evaluación (la más gruesa y la rama opuesta) del verticilo más cercano a la altura de 1 m (Bustillos *et al.*, 2018; Escobar *et al.*, 2018). También se midió el diámetro de ramas con un vernier digital en las mismas ramas donde se evaluó el ángulo, obteniendo de igual manera un promedio de los dos valores.

Asimismo, en 2019 se evaluó la rectitud de fuste con base en dos criterios. En el primero se calificó el fuste completo (rectitud_1) con escala del 1 al 5 (1= árbol con fuste recto, 5= fuste con torceduras pronunciadas) de acuerdo con la variación detectada en los individuos del ensayo (Gutiérrez *et al.*, 2010). En el segundo criterio, la altura total del fuste se dividió en tres secciones iguales y cada una se calificó del 1 al 3 (1= sección de fuste recto; 2= sección de fuste con una curva simple; 3= sección de fuste con dos curvaturas), promediando dichos valores para obtener una calificación del fuste (rectitud_2) (Sierra *et al.*, 1999).

En el año 2018 no se midió el diámetro debido al reducido crecimiento de los árboles. A los 5 años se evaluó este a la altura de 1 m del suelo con un vernier digital. Se calculó el volumen del tronco (dm³) como (Dvorak *et al.*, 2000):

$$\text{Volumen} = (0.0003) * (\text{Diámetro})^2 * (\text{Altura}) \quad \text{Ecuación (1.1)}$$

1.4.3. Análisis estadístico y estimación de parámetros genéticos

El análisis de la varianza para los dos sitios en conjunto y para cada sitio por separado se realizó con el procedimiento MIXED de SAS (SAS Institute, 2002), obteniéndose los componentes de varianza a través del método de máxima verosimilitud restringida. El modelo lineal utilizado para el análisis de los ensayos en conjunto fue:

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + B_{j(i)} + F_k + SF_{ik} + e_{ijk} \quad \text{Ecuación (1.2)}$$

donde Y_{ijk} es el valor observado del individuo de la k -ésima familia, dentro del j -ésimo bloque (repetición) anidado en el i -ésimo sitio, μ es la media poblacional; S_i es el efecto fijo del i -ésimo

sitio; $B_{j(i)}$ es el efecto fijo de bloque anidado en sitio; F_k es el efecto aleatorio de la k-ésima familia $\sim NID(0, \sigma^2_f)$; SF_{ik} es el efecto aleatorio de la interacción sitio por familia $\sim NID(0, \sigma^2_{sf})$; e_{ijk} es el error asociado a dichos efectos $\sim NID(0, \sigma^2_e)$; i = sitio 1 y sitio 2 en San Miguel Achiutla; $j= 1, 2, \dots, 20$ bloques; $k= 1, 2, \dots, 90$ familias.

En el análisis por sitio se utilizó un modelo similar al análisis en conjunto, eliminando los efectos de los sitios y de la interacción familia por sitio:

$$Y_{jk} = \mu + B_j + F_k + e_{jk} \quad \text{Ecuación (1.3)}$$

En especies forestales la correlación intraclase obtenidos por polinización libre es mayor de ¼ ya que algunos padres están emparentados (Squillace, 1974), por lo que se sobreestimaría la varianza aditiva (σ^2_A), la heredabilidad y las ganancias genéticas esperadas (Namkoong, 1996). Así, con los componentes de varianza se calculó la heredabilidad en sentido estricto a nivel individual (h^2_i) y de medias de familias (h^2_f) para todas las variables de crecimiento y de conformación, en un análisis conjunto con las siguientes ecuaciones (Falconer y Mackay, 1996):

$$h^2_i = 3 \sigma^2_f / (\sigma^2_f + \sigma^2_{sf} + \sigma^2_e) \quad \text{Ecuación (1.4)}$$

donde $\sigma^2_f =$ varianza de familias ($\sigma^2_A = 3\sigma^2_f$); $\sigma^2_e =$ varianza del error; $b =$ media armónica del número de plantas por familia en el ensayo para cada sitio; $s =$ el número de sitios.

La heredabilidad en sentido estricto a nivel individual (h^2_i) y de medias de familias (h^2_f) en cada sitio se calculó de la siguiente forma (Falconer y Mackay, 1996):

$$h^2_i = 3 \sigma^2_f / \sigma^2_f + \sigma^2_e \quad \text{Ecuación (1.5)}$$

$$h^2_f = (3/4 \sigma^2_f) / (\sigma^2_f + \frac{\sigma^2_e}{b}) \quad \text{Ecuación (1.6)}$$

El error estándar de la heredabilidad individual ($EE(h^2_i)$) se estimó con la ecuación de Falconer y Mackay (1996) que representa el límite superior de la varianza y proporciona una estimación conservadora del error (Dieters *et al.*, 1995), calculada como:

$$EE(h^2) = [(2(1 + (nf - 1)h_i^2)^2(1 - h_i^2)^2)/(na(na - 1)(nf - 1))]^{0.5} \quad \text{Ecuación (1.7)}$$

donde nf es el número de familias, y na es el número de árboles por familia.

Se calcularon las correlaciones genéticas ($r_g(XY)$) entre pares de variables sobre un mismo individuo, a la misma edad y entre las dos edades, por cada sitio, con la ecuación descrita por Falconer y Mackay (1996):

$$r_{g(XY)} = COV_{f(X,Y)} / (\sigma_{f(X)}^2 * \sigma_{f(Y)}^2)^{0.5} \quad \text{Ecuación (1.8)}$$

donde $COV_{f(X,Y)}$ es la covarianza de familias entre los caracteres X e Y, y $\sigma_{f(X)}^2$ y $\sigma_{f(Y)}^2$ son las varianzas de familias para esas mismas características. $COV_{f(X,Y)}$ se calculó a partir de la suma de los caracteres X e Y, utilizando la siguiente ecuación (Rice, 1988)

$$COV_{f(X,Y)} = [\sigma_{f(X+Y)}^2 - (\sigma_{f(X)}^2 * \sigma_{f(Y)}^2)] / 2 \quad \text{Ecuación (1.9)}$$

donde $\sigma_{f(X+Y)}^2$ es la varianza de familias de la variable X+Y. También se calcularon las correlaciones fenotípicas entre los valores promedio de las familias ($r_p(XY)$) para cada par de características en cada sitio con base en el coeficiente de correlación de Pearson.

De igual forma, se calculó el error estándar de las correlaciones genéticas ($EE(r_g)$) estimado de acuerdo al procedimiento descrito por Falconer y Mackay (1996).

$$EE(r_g) = 1 - r_g^2 \left(\frac{EE(h_x^2) EE(h_y^2)}{2 h_x^2 h_y^2} \right)^{0.5} \quad \text{Ecuación (1.10)}$$

El análisis de correlaciones genéticas requirió que ambas variables tengan el mismo número de observaciones; por ello, se utilizó una base de datos depurada para mantener información solamente de los árboles que tienen datos para ambos años y para todas las variables, considerando que no se pudo medir el diámetro en todos los individuos.

1.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1.5.1 Diferencias entre sitios

La supervivencia del ensayo de progenie en la primera y segunda medición (4 y 5 años) fue de 90 y 89 % respectivamente para el sitio 1, y de 85 y 84 % para el sitio 2. Considerando las condiciones ambientales limitantes en la región, el material seleccionado de *Pinus greggii* var. *australis* presenta buena aclimatación a los sitios deficientes del presente estudio (López *et al.*, 2004; Valencia *et al.*, 2006). En todas las variables se obtuvieron diferencias significativas entre familias en los dos años y en ambos sitios, salvo la conformación medida con un solo observador ($p= 0.065$) (Cuadro 2.2).

Cuadro 1.2 Valores promedios, mínimos y máximos de los caracteres a cuatro y cinco años, de familias de *Pinus greggii* var. *australis* en dos sitios de la Mixteca Alta, Oaxaca.

Variable / sitio	Sitio 1				Sitio 2			
	Prob	Media	Promedio por familia		Prob	Media	Promedio por familia	
			Mínimo	Máximo			Mínimo	Máximo
4 años								
Altura total (cm)	0.0001	188	144	247	0.0001	221	171	261
Número de verticilos	0.0001	5.8	4.0	8.3	0.0001	7.3	5.1	9.6
Conformación 1	0.065	3.02	3.33	2.71	0.0001	2.86	3.35	2.33
5 años								
Altura total (cm)	0.0001	218	159	297	0.0009	281	229	328
Diámetro (cm)	0.0034	2.47	1.65	3.83	0.0096	3.40	2.48	4.52
Volumen (dm ³)	0.0013	0.80	0.27	2.32	0.0017	1.46	0.75	2.82
Diámetro rama (mm)	0.0119	10.8	7.6	14.2	0.0017	12.5	9.9	16.1
Angulo Rama (°)	0.0001	57.9	49.5	65.3	0.0095	58.1	51.0	65.0
Número de verticilos	0.0001	7.4	5.6	10.3	0.0001	11.5	8.0	15.6
Conformación 2	0.0010	2.28	2.88	1.81	0.0001	1.77	2.34	1.39
Rectitud_1	0.0001	2.54	2.94	2.16	0.0001	1.57	2.00	1.14
Rectitud_2	0.0236	1.51	1.73	1.31	0.0158	1.51	1.76	1.38

Prob= Probabilidad; Diámetro= diámetro de fuste a 1 m; Conformación 1= conformación evaluada por un observador; Confor 2= conformación evaluada por dos observadores; Rectitud_1= rectitud con el primer criterio de evaluación; Rectitud_2= de rectitud con el segundo criterio de evaluación.

A los cuatro años, en el sitio 1 se obtuvieron valores menores a las del sitio 2, tanto en altura, número de verticilos y conformación, valores menores para la conformación del árbol significa mayor superioridad fenotípica (Cuadro 2.2). Los valores promedios de altura total, diámetro, volumen, diámetro de ramas y ángulo de rama y número de verticilos, conformación de árbol y rectitud del fuste evaluado con el primer criterio fueron mayores en el sitio dos. El promedio de la rectitud de fuste evaluado con el segundo criterio fue igual en ambos sitios (Cuadro 2.2). La altura, diámetro de fuste y número de verticilos fueron similares a los valores promedios anuales obtenidos en *P. greggii* plantados en comunidades de la Mixteca Oaxaqueña, en sitios con pH de 7.6 y 8.1 (Valencia *et al.*, 2006; Velasco *et al.*, 2012).

Valores promedios inferiores a los encontrados en este estudio se han reportado para *Pinus greggii* en edades similares y en condiciones ambientales deficientes (Domínguez *et al.*, 2017; Dvorak *et al.*, 1996; Ramírez *et al.*, 2015). Las familias evaluadas en esta investigación corresponden a procedencias con crecimiento sobresaliente en la Mixteca Oaxaqueña (Valencia *et al.*, 2006, Vázquez *et al.*, 2018, Velasco *et al.*, 2012). El crecimiento se relaciona con la estrategia de adaptación al déficit hídrico, las familias que evaden la sequía expresan menor altura, por lo que se debe seleccionar con base en la tolerancia y árboles de mayor talla (López y Muñoz, 1991). El pH fue 8.4 (suelos alcalinos) en ambos sitios; *P. greggii* var. *australis* puede crecer en estos valores de pH (López *et al.*, 2000), aunque naturalmente crece en sitios de pH de 4 hasta 8 (Hernández *et al.*, 2007).

El mayor crecimiento de los árboles en el sitio 2 se debe a niveles de fertilidad mayores que en sitio 1 (Cuadro 2.2). Procedencias de ambas variedades de *P. greggii* presentaron mayor crecimiento en sitios de mayor fertilidad en la Mixteca Alta de Oaxaca (Valencia *et al.*, 2006; Velasco *et al.*, 2012).

1.5.2. Control genético de las características evaluadas

En el análisis conjunto, el control genético de la mayoría de las características fueron menores a la del análisis por sitio (Cuadro 2.3), lo cual se asocia un efecto de la varianza de interacción Genotipo x Ambiente entre los dos sitios, esto es mayor variación ambiental (White *et al.*, 2007).

En el sitio 1 las heredabilidades individuales (h^2_i) fluctuaron entre 0.04 para conformación de fuste y 0.20 para el número de verticilos, mientras que las heredabilidades de familias (h^2_f) oscilaron entre 0.15 y 0.40, respectivamente; valores que se clasifican como heredabilidades bajas a moderadas (Molina, 1992). En el sitio 2, en las dos edades de evaluación, las heredabilidades individuales fluctuaron entre 0.06 para rectitud de fuste y 0.26 para el número de verticilos, mientras que las de familias fluctuaron de 0.19 y 0.46 para las mismas variables. En ambos sitios de evaluación, la altura, volumen, número de verticilos y rectitud_1 tuvieron mayores heredabilidades individuales y de medias de familia; en el sitio 1 además lo obtuvo el ángulo de ramas, y en el sitio 2 la conformación del fuste, quizás influenciadas por la diferencia ambiental.

No se observó alguna otra tendencia de los valores de heredabilidad individual y de medias de familia en relación con el sitio de evaluación. Estudios realizados en pinos mexicanos mostraron grandes diferencias en h^2_i entre sitios, con valores que doblan la cifra de un ensayo a otro (Salaya *et al.*, 2012; Morales *et al.*, 2013).

Cuadro 1.2. Heredabilidad individual (h^2_i), de medias de familia (h^2_f) y coeficiente de variación genética aditiva (CV_{GA}) por sitio, para las características de crecimiento y de calidad de fuste, evaluadas a los 4 y 5 años en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta, Oaxaca.

Característica	Sitio 1			Sitio 2		
	h^2_i	h^2_f	CV_{GA} (%)†	h^2_i	h^2_f	CV_{GA} (%)
4 años						
Altura	0.11(0.021) †	0.31	10.22	0.14 (0.024)	0.33	9.64
Número de Verticilos	0.20(0.029)	0.42	16.21	0.26 (0.034)	0.46	16.58
Conformación 1	0.04(0.013)	0.15	3.53	0.13 (0.023)	0.33	7.20
5 años						
Altura	0.11 (0.021)	0.30	11.18	0.10(0.020)	0.27	7.76
Diámetro	0.08(0.018)	0.25	16.11	0.07(0.017)	0.21	10.11
Volumen	0.09(0.019)	0.26	46.01	0.09(0.019)	0.25	27.61
Diámetro rama	0.06 (0.016)	0.21	11.69	0.09(0.019)	0.26	10.76
Angulo rama	0.14(0.024)	0.35	6.69	0.07(0.017)	0.21	3.86
Número de Verticilos	0.15(0.026)	0.37	13.59	0.18(0.028)	0.39	15.43
Conformación 2	0.09(0.019)	0.26	9.91	0.17(0.027)	0.37	13.45
Rectitud_1	0.11(0.022)	0.31	7.79	0.14(0.025)	0.34	13.45
Rectitud_2	0.05 (0.015)	0.19	4.94	0.06(0.016)	0.19	4.18

† $CV_{GA} = (\sigma^2_A)^{1/2} / \bar{X} * 100$; Error estándar de h^2_i entre paréntesis; Conformación 1= conformación evaluada con un observador; Conformación 2= conformación evaluada con dos observadores; Rectitud_1= rectitud con el primer criterio de evaluación; Rectitud_2= de rectitud con el segundo criterio de evaluación.

Las heredabilidades aumentan con la edad de las progenies y con la calidad de los sitios de prueba, ya que ayudan a generar diferencias entre las familias (White *et al.*, 2007). En este estudio, las heredabilidades de la conformación incrementaron de la primera a la segunda evaluación; en cambio, para la altura y número de verticilos los valores disminuyeron (Cuadro 2.3) posiblemente porque los factores edáficos limitantes en ambos sitios que provocan un reducido crecimiento de los árboles (Domínguez *et al.*, 2017; Velasco *et al.*, 2012). En general, las heredabilidades de rectitud del fuste, altura, diámetro normal y volumen de árboles forestales están en el rango de 0.1 a 0.3 (Cornelius, 1994). Por tanto, los valores obtenidos en este ensayo (Cuadro 2.2) se encuentran dentro del rango de valores realistas y son conservadoras para dichas variables.

Al comparar el control genético entre variables y su impacto en las ganancias genéticas, se observó que la h^2_i y h^2_f de diámetro fue ligeramente menor al mostrado en altura y volumen. La tendencia anterior también se ha observado en otros estudios; en *P. patula* los valores fueron menores en diámetro ($0.10 < h^2_i < 0.30$) a comparación con la altura y volumen ($0.10 < h^2_i < 0.35$) (Bustillos *et al.*, 2018; Valencia *et al.*, 2006; Escobar *et al.*, 2018; Salaya *et al.*, 2012). Por el contrario, en *P. greggii* los valores de h^2_i y h^2_f (0.283 y 0.442) de diámetro fueron mayores a los de altura (0.249 y 0.396), pero menores al volumen (0.324 y 0.465) (Azamar *et al.*, 2000). La altura y el diámetro son variables sensibles a los efectos microambientales y a la competencia entre árboles (Vargas *et al.*, 2003). La heredabilidad para la altura fue ligeramente mayor que para diámetro de fuste, como lo reportado por Zas *et al.* (2004).

La evaluación de la conformación del árbol, calidad de fuste y características de ramas en los de ensayos de progenie es importante (Sierra *et al.*, 1999; Zobel y Van Buijtenen, 1989). La conformación del árbol (que abarca características de la copa y de la ramificación de los árboles) está asociada a la respuesta del crecimiento de los árboles, ya que la cantidad de luz que

intercepta la copa determina en gran medida el crecimiento del árbol y la producción primaria (Haapanen *et al.*, 1997). En este estudio, las variables cualitativas de calidad de fuste (conformación 1 y 2, y rectitud_1) tuvieron heredabilidad ligeramente mayor que los rasgos medidos de forma más precisa (diámetro, ángulo de ramas y rectitud_2) como lo reportado por Haapanen *et al.* (1997).

En cuanto al control genético de las características de ramificación, Bustillos *et al.* (2018) reportó en *P. patula* valores bajos a moderados ($0.00 < h^2_i < 0.23$; $0.00 < h^2_f < 0.42$). En esta investigación, el control genético del ángulo y el diámetro de las ramas fue menor que el del número de verticilos. Las bajas heredabilidades en diámetro de las ramas coincide con otros estudios en *P. radiata* y *P. patula*, donde el tamaño de ramas fue débilmente heredable e influenciada en mayor medida por factores ambientales (Bannister, 1980, Bustillos *et al.*, 2018). Las características de ramaje tiene efecto importante en la calidad de la madera (Velling y Tigerstedt, 1984), y su evaluación deben incorporarse como criterio de selección a largo plazo. Por practicidad, en este estudio se evaluaron dos ramas en el verticilo más cercano a la altura donde se midió el diámetro de fuste. Sin embargo, en campo se observó alta variabilidad dentro y entre verticilos, y la metodología de medir el diámetro y ángulo de la rama más gruesa y su opuesta puede no ser la mejor evaluación en general. Es mejor tomar en cuenta el número de verticilos para la selección, debido a que posee mayor heredabilidad y es de mejor practicidad su medición en campo (Zas *et al.* 2004). El diámetro y ángulo de rama debe investigarse más a fondo para futuras evaluaciones y las bajas heredabilidades de estas características debe confirmarse con otros protocolos de evaluación, como utilizar puntuaciones de rango más amplio de valores, entre otros.

El número de verticilos está relacionado con el patrón de crecimiento anual del brote terminal y con la velocidad de crecimiento en altura, así que es común que su control genético

sea moderado a alto y susceptible de mejora genética (Jayawickrama *et al.*, 1997). El número de verticilos tiene relación negativa con la longitud de interverticilos, de modo que es deseable interverticilos más largos ya que aumenta la calidad y valor comercial de la madera al estar libre de nudos, aunque pudiera presentar resistencia baja a la tensión (Jayawickrama *et al.*, 1997), defectos en el tronco, ramas más gruesas y ángulos de ramificación menores que los árboles con interverticilos cortos (Bannister, 1980).

Mejorar la rectitud de fuste es uno de los objetivos principales de los programas de mejoramiento (Sierra *et al.*, 1999). De acuerdo con los valores obtenidos en el presente estudio, poca ganancia genética se obtiene al seleccionar con este rasgo. La baja heredabilidad limita la obtención de ganancias genéticas para esta característica (Zas *et al.*, 2004). Las heredabilidades de rectitud de fuste muestran una gran variabilidad (Sierra *et al.*, 1999). Diferencias de edades, material utilizado y ambientes de evaluación pueden estar influyendo en dichas discrepancias; el método utilizado para evaluar la rectitud del tallo es probablemente el factor más relevante para las estimaciones (Zas *et al.*, 2004; Raymond y Cotterill, 1990; Sierra *et al.* 1999).

Los valores de CV_{GA} obtenidos en el presente estudio indican que existe considerable variabilidad genética aditiva en la mayoría de las variables. Valores de coeficientes de variación genética cercanos al 10 % indican ganancias sustanciales por selección (Houle, 1992). Es preferible comparar valores de CV_{GA} cuando se desean hacer comparaciones de diferentes caracteres (Molina, 1992). En el sitio 1 se obtuvieron los menores valores de CV_{GA} para conformación (4 y 5 años), ángulo de rama y rectitud ($CV_{GA} < 7.8 \%$); mientras que, en el sitio 2, fueron altura, conformación (4 y 5 años), ángulo de rama, y rectitud_2 ($CV_{GA} < 7.2 \%$). El volumen obtuvo los mayores valores de CV_{GA} en comparación de todas las variables en los dos sitios (46 y 27.6% para sitio 1 y 2, respectivamente), esto significa alta variabilidad genética aditiva para volumen y gran oportunidad para seleccionar. Los valores obtenidos en la presente

investigación fueron menores a los reportados en *P. patula* por Salaya *et al.* (2012), donde el diámetro, altura y volumen alcanzaron rangos de 24 a 39%, 19 a 30%, y 55% a 80%, respectivamente. En general, el coeficiente de variación genética aditiva (CV_{GA}) para variables de crecimiento tienen valores entre 5 y 15% (Cornelius, 1994).

1.5.3. Correlaciones fenotípicas y genéticas entre variables

En general, las correlaciones genéticas y fenotípicas fueron de bajas a moderadas. El comportamiento de r_g y r_p fue similar en ambos sitios para ciertos pares de caracteres. Las correlaciones genéticas fueron altas y positivas entre las características de crecimiento a la misma edad y entre años ($r_g > 0.78$, Cuadro 2.4 y Cuadro 2.5). Lo anterior indica que al seleccionar un carácter de crecimiento a los cuatro años también se selecciona alta y positivamente a los cinco años. El uso del diámetro como criterio de clasificación sería apropiado debido a la facilidad y precisión de medición. Los valores altos de r_g se atribuyen a la presencia de genes comunes que influyen sobre ambas características y del efecto de ligamiento entre genes cercanos (Falconer y Mackay, 1996).

Las correlaciones genéticas entre el diámetro de ramas y las características de crecimiento reportadas en esta investigación para ambos sitios ($r_g > 0.75$) son semejantes a los de *P. patula* (Bustillos *et al.*, 2018; Salaya *et al.*, 2012; Escobar *et al.*, 2018; Valencia y Vargas, 2001); por tanto, al seleccionar árboles altos con diámetro y volumen mayores, su progenie tendrá ramas de diámetros mayores.

En ambos sitios se presentaron correlaciones genéticas positivas entre conformación y rectitud (usando el promedio de las tres secciones del fuste), esto significa que los árboles con valores óptimos de conformación tendrán también los mejores valores de rectitud.

Cuadro 1. 3. Correlaciones genéticas (derecha de la diagonal, error estándar entre paréntesis) y fenotípicas (izquierda de la diagonal) entre las características de crecimiento y calidad de fuste en el sitio 1 a los 4 y 5 años en el ensayo de progenie *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta, Oaxaca.

	4 años			5 años									
	Var	Alt	Vert	Confor 1	Alt	Diam	Vol	DR	AR	Vert	Confor 2	Rec 1	Rec 2
4 años	Alt [†]		0.11 (0.12)	-0.55 (0.11)	1.00 (0.00)	0.88 (0.03)	0.79 (0.05)	0.75 (0.07)	0.30 (0.12)	0.09 (0.13)	0.07 (0.14)	-0.02 (0.13)	-0.09 (0.16)
	Vert	0.28		-0.40 (0.12)	0.17 (0.12)	0.19 (0.12)	0.52 (1.51)	-0.24 (0.13)	0.25 (0.10)	1.00 (0.00)	-0.62 (0.08)	-0.12 (0.12)	-0.66 (0.08)
	Confor 1	-0.17	-0.49		-0.49 (0.13)	-0.50 (0.13)	-0.59 (0.11)	0.02 (0.19)	-0.92 (0.02)	-0.53 (0.11)	1.00 (0.01)	0.16 (0.16)	0.59 (0.12)
5 años	Alt	0.93	0.3	-0.18		0.93 (0.02)	0.81 (0.05)	0.85 (0.04)	0.28 (0.12)	0.12 (0.13)	0.06 (0.15)	-0.02 (0.14)	-0.18 (0.16)
	Diam	0.9	0.31	-0.19	0.94		0.99 (0.00)	0.97 (0.01)	0.40 (0.12)	0.12 (0.14)	0.22 (0.15)	0.35 (0.13)	-0.17 (0.17)
	Vol	0.8	0.24	-0.16	0.86	0.89		0.85 (0.05)	0.44 (0.11)	0.43 (0.11)	-0.07 (0.15)	0.25 (0.13)	-0.33 (0.15)
	DR	0.74	0.1	-0.08	0.77	0.8	0.65		0.29 (0.14)	-0.33 (0.13)	0.61 (0.11)	0.69 (0.08)	0.50 (0.14)
	AR	0.23	0.15	-0.12	0.24	0.28	0.2	0.19		0.26 (0.11)	-0.37 (0.12)	0.45 (0.10)	0.14 (0.14)
	Vert	0.35	0.74	-0.39	0.4	0.42	0.35	0.65	0.2		-0.60 (0.09)	-0.03 (0.13)	-0.55 (0.10)
	Confor 2	-0.3	-0.49	0.44	-0.37	-0.4	-0.29	-0.25	-0.23	-0.56		0.39 (0.12)	0.97 (0.01)
	Rec 1	-0.12	-0.18	0.09	-0.12	-0.1	-0.11	-0.02	0.07	-0.19	0.22		0.99 (0.00)
	Rec 2	-0.07	-0.19	0.19	-0.1	-0.08	-0.09	-0.01	0.04	-0.19	0.29	0.36	

[†] Alt= Altura; Vert = Número de verticilos; Confor 1= Conformación evaluada con un observador; Confor 2= evaluada con dos observadores; Diam= Diámetro; Vol= Volumen; DR= Diámetro de rama; AR= Ángulo de rama; Rec 1= Rectitud bajo el criterio 1; Rec 2= Rectitud bajo el criterio 2.

En ambos sitios las correlaciones entre el diámetro de ramas con la conformación y rectitud_1 fueron positivos y de nivel medio, siendo que al seleccionar árboles con diámetros menores se estaría mejorando moderadamente la conformación y rectitud de fuste (considerando la escala en la que se evaluó la rectitud y la conformación).

Cuadro 1.4. Correlaciones genéticas (derecha de la diagonal, error estándar entre paréntesis) y fenotípicas (izquierda de la diagonal) entre las características de crecimiento y calidad de fuste del sitio 2 a los 4 y 5 años en el ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta, Oaxaca.

Var	4 años			5 años									
	Altura	Vert	Confor 1	Altura	Diam	Vol	DR	AR	Vert	Confor 2	Rec 1	Rec 2	
4 años	Alt †	-0.03 (0.11)	0.04 (0.13)	0.97 (0.01)	0.87 (0.03)	0.94 (0.02)	0.21 (0.13)	0.19 (0.14)	-0.06 (0.12)	-0.26 (0.11)	-0.30 (0.11)	-0.12 (0.15)	
	Vert	0.32	-0.66 (0.06)	-0.03 (0.12)	0.10 (0.12)	0.22 (0.11)	-0.66 (0.07)	0.22 (0.12)	0.95 (0.01)	-0.61 (0.06)	-0.39 (0.09)	-0.39 (0.11)	
	Confor 1	-0.2	-0.46	-0.08 (0.14)	0.00 (0.15)	-0.20 (0.13)	0.85 (0.04)	0.00 (0.14)	-0.80 (0.04)	0.78 (0.05)	0.79 (0.05)	0.72 (0.07)	
5 años	Alt	0.93	0.35	-0.22		0.77 (0.06)	0.84 (0.04)	0.09 (0.15)	0.03 (0.16)	0.02 (0.13)	-0.42 (0.11)	-0.34 (0.12)	-0.52 (0.12)
	Diam	0.89	0.34	-0.19	0.94		0.96 (0.01)	0.37 (0.14)	0.03 (0.17)	0.03 (0.13)	-0.30 (0.13)	-0.18 (0.14)	-0.29 (0.16)
	Vol	0.83	0.28	-0.13	0.87	0.91		0.29 (0.14)	0.12 (0.15)	0.11 (0.12)	-0.36 (0.11)	-0.14 (0.13)	-0.30 (0.15)
	Diam_rama	0.69	0.007	0.04	0.69	0.72	0.62		-0.33 (0.14)	-0.67 (0.07)	0.50 (0.10)	0.39 (0.11)	0.14 (0.16)
	Ang_rama	0.05	0.03	-0.02	0.08	0.13	0.1	0.004		-0.05 (0.13)	0.32 (0.12)	0.21 (0.13)	0.38 (0.15)
	Vert	0.36	0.68	-0.4	0.45	0.43	0.34	0.11	0.05		-0.66 (0.06)	-0.45 (0.09)	-0.54 (0.10)
	Confor 2	-0.36	-0.53	0.47	-0.41	-0.4	-0.29	-0.14	-0.08	-0.5		0.62 (0.07)	0.98 (0.01)
	Rec_1	-0.16	-0.27	0.28	-0.17	-0.15	-0.1	-0.01	0.03	-0.22	0.34		0.71 (0.07)
Rec_2	-0.1	-0.24	0.24	-0.15	-0.12	-0.09	0.0002	0.06	-0.23	0.29	0.27		

† Alt= Altura; Vert = Número de verticilos; Confor 1= Conformación evaluada con un observador; Confor 2= evaluada con dos observadores; Diam= Diámetro; Vol= Volumen; DR= Diámetro de rama; AR= Ángulo de rama; Rec 1= Rectitud bajo el criterio 1; Rec 2= Rectitud bajo el criterio 2.

En el sitio 1, el ángulo de rama tuvo correlación positiva, aunque moderada ($0.39 < r_g < 0.46$) con las características de crecimiento y rectitud de fuste, lo que implica que los genotipos con ramas más horizontales serán los de mayor productividad (Escobar *et al.*, 2018), pero serán

propensos a generar fustes poco sinuosos (valores más altos en rectitud). Las ramas con ángulo horizontal se desprenden más fácilmente y tienen menos volumen de nudos (Ehrenberg, 1970). Asimismo, en el sitio 1 el número de verticilos se correlacionó negativamente con conformación y la rectitud_2 ($-0.67 < r_g < -0.54$), indicando que, a mayor número de verticilos, habrá mejor conformación y fustes rectos (tomando en cuenta la escala de medición para conformación y rectitud).

En el sitio 2 las correlaciones genéticas negativas entre conformación con las variables de crecimiento y número de verticilos ($-0.66 < r_g < -0.30$), por lo que árboles que tengan mejor conformación serán los que generen progenies con mayor crecimiento y un número mayor de verticilos (Bustillos *et al.*, 2018; Velling y Tigerstedt, 1984).

Las correlaciones genéticas de diámetro a cinco años *vs.* conformación a esa edad, ángulo *vs.* diámetro de las ramas, y ángulo de la rama *vs.* conformación fueron contrastantes entre sitios; es decir, positivos en el sitio 1, pero negativos en el sitio 2, o viceversa. las correlaciones entre diámetro de ramas *vs.* diámetro de fuste y altura a los 5 años, así como conformación (4 años) *vs.* diámetro de ramas fueron positivos en ambos sitios, pero con magnitudes diferentes (r_g altos en un sitio y bajos en otro). Por el contrario, ángulo de la rama *vs.* conformación obtuvo una correlación genética negativa (alta) en el sitio 1 y correlación positiva (moderada o nula) en el sitio 2. Lo anterior puede deberse a que el ambiente influyó en las correlaciones entre las variables estudiadas, a través de mecanismos fisiológicos diferentes (Falconer y Mackay, 1996). Las correlaciones genéticas dependen de las frecuencias génicas, de forma que podrían variar en diferentes poblaciones (Valencia y Vargas, 2001), en este caso, por los diferentes medios hermanos de la misma familia entre los sitios.

En cuanto a los coeficientes de correlación fenotípicas, en ambos sitios se obtuvieron valores altos y positivos entre las características de crecimiento en las mismas edades, y entre

años ($r_p > 0.78$). Correlaciones fenotípicas altas son debidas a efectos genéticos y ambientales comunes (White *et al.*, 2007). Se encontró correlación fenotípica positiva entre diámetro de ramas y las características de crecimiento ($r_p > 0.65$). Sin embargo, los árboles de mayor productividad y calidad de madera, regularmente son aquellos con menor cantidad y tamaño de ramas, y entrenudos más largos (Vargas *et al.*, 2003). Las correlaciones fenotípicas entre número de verticilos con altura, diámetro y volumen resultaron moderadas ($0.24 < r_p < 0.45$). Los valores fenotípicos reflejan que las causas genéticas y ambientales influyen para que los individuos mejor conformados también tengan mayor crecimiento, más verticilos, ramas más gruesas y ángulos horizontales.

Para llevar a cabo la selección de genotipos se deben tomar en cuenta las correlaciones genéticas, por el contrario, resultaría en un deterioro severo de la calidad de fuste y crecimiento, y la consiguiente pérdida económica (Haapanen *et al.*, 1997). Las correlaciones genéticas entre los caracteres de crecimiento y de fuste muestran una gran variabilidad (Zas *et al.*, 2004). Los resultados del presente estudio sugieren que probablemente no se pueden lograr mejoras notable simultáneas para el crecimiento y de calidad de fuste en la próxima generación de mejora.

1.5.4. Implicaciones para el mejoramiento genético

Los valores moderados y bajos de heredabilidad que se obtuvieron pueden deberse a la edad joven de los árboles. Pero también a la heterogeneidad del terreno erosionado donde se estableció el ensayo, situación muy común en la zona de la Mixteca Oaxaqueña. En este caso se evaluaron 90 familias, y si bien se utilizaron bloques con una sola panta por familia, aun así, cada bloque es grande (810 m² de terreno), lo cual no es conveniente ya que la heterogeneidad edáfica dentro del bloque aumenta, incrementa el componente de varianza ambiental, y se reduce el valor de la heredabilidad. Si se desea evaluar esta cantidad de materiales, puede

utilizarse bloques incompletos al azar, donde se incluya una porción menor del número de familias a probar en cada bloque, pero estableciendo igual número de plantas por familia en la evaluación. A pesar de estas dificultades se pudo obtener valores de heredabilidad y correlaciones genéticas que dan idea del control genético que existe, y que debiera aumentar en evaluaciones posteriores.

Con el fin de avanzar adecuadamente en el programa de mejoramiento, en cada evaluación se deben determinar los caracteres con alta heredabilidad y que sus correlaciones reflejen asociaciones favorables entre ellas (Farfán *et al.*, 2002). De igual forma, se desea seleccionar individuos superiores genéticamente para una serie de caracteres que no se han expresado de forma óptima a edades tempranas, y poder maximizar la respuesta genética a la selección por unidad de tiempo (Lambeth, 1980).

Resulta complejo interpretar de forma general los resultados obtenidos en las correlaciones, sobre todo con caracteres cualitativos como la rectitud del fuste, que por lo general se observan claramente hasta los 5 ó 6 años para especies de zonas tropicales, y que presentan mucha variabilidad en cuanto a la magnitud y el sentido de la asociación con características de crecimiento (Vallejos *et al.*, 2010). Además, la dificultad incrementa cuando los valores de heredabilidad y correlaciones genéticas no siguen el mismo patrón entre los sitios de evaluación. Se ha detectado que la selección antes de los 5 o 6 años implica alto riesgo de seleccionar individuos que no son genéticamente superiores para los caracteres de interés (Vallejos *et al.*, 2010). Vargas *et al.* (2003) reportaron coeficientes de correlación negativos de rectitud de fuste a edades de 2 y 24, pero positivos entre edades de 2 y 12 años en *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Mirb.) Franco. Por esto, es indispensable evaluar los ensayos de *P. greggii* en años posteriores para rectificar la eficiencia de la selección temprana y la consistencia de las relaciones favorables entre las variables.

De igual forma, los métodos basados en estimaciones subjetivas sobre una escala definida presentan ventajas específicas en cuanto a la simplicidad, rapidez de medición y economía, permitiendo evaluar un gran número de árboles. Sin embargo, la experiencia del observador influye en las puntuaciones, siendo inevitable obtener calificaciones relativas a la población en que se está trabajando y al criterio del evaluador, presentando dificultades al comparar los resultados entre estudios (Sierra *et al.*, 1999). En la presente investigación se planteó una metodología para inferir, en cierto grado, la superioridad de las familias de forma eficiente, tomando en cuenta los limitantes de la investigación. Se reconoce que, aunque la baja conformación del ramaje y los defectos del tronco se puedan mitigar con prácticas silvícolas (aclareo selectivo y podas), su análisis en las futuras evaluaciones para definir los criterios de selección en el programa de mejoramiento genético de *P. greggii* var. *australis* en San Miguel Achiutla, Oax., proporcionará una solución más eficaz a largo plazo (Vargas *et al.*, 2003).

1.6. CONCLUSIONES

A cuatro y cinco años de establecido el ensayo de progenies, las familias de polinización libre de *Pinus greggii* var. *australis* tuvieron diferente respuesta para las variables evaluadas. La exposición Este, así como el mayor contenido de N, Cu, Zn, y mayor porcentaje de arcilla en los suelos definen mayores crecimientos y heredabilidades. La altura, número de verticilos, rectitud_1 y volumen son variables con mayor control genético independientemente del sitio. Todos los caracteres presentaron variabilidad genética aditiva considerable ($CV_{GA} > 10\%$) volumen se destaca con 46 y 27 % para el sitio 1 y 2 respectivamente, lo que garantiza un avance substancial en la selección. La evaluación con base en el promedio de las calificaciones de dos evaluadores para la conformación del árbol y el análisis de la rectitud de fuste con base en la asignación de un puntaje general representan ventajas sobre los otros métodos de evaluación. Debido a las correlaciones genéticas y fenotípicas altas y positivas entre las características de crecimiento a la misma edad, y entre años de evaluación ($r_g > 0.78$) es posible seleccionar a edad temprana y mediante una o pocas variables. La selección con base en diámetro de ramas representaría la obtención de individuos con crecimientos óptimos; así como árboles con buena conformación del fuste reflejaría individuos de fustes rectos. El sitio de crecimiento define valores opuestos tanto en magnitud como en el sentido de correlaciones genéticas de algunas variables.

1.7 LITERATURA CITADA

- Azamar O., M, J. López U., J. J. Vargas H. y A. Plancarte B. 2000. Evaluación de un ensayo de procedencias-progenie de *Pinus greggii* y su conversión a huerto semillero. In: Memorias del Primer Congreso Nacional de Reforestación. México, México. SEMARNAP-Colegio de Postgraduados Montecillo. 9 p.
- Bannister, M. H. 1980. An early progeny trial in *Pinus radiata*. Characters affecting log quality. *New Zealand Journal of Forestry Science* 10: 325-342.
- Bustillos A., C. V., J. J. Vargas H., J. López U. y G. Ramírez V. 2018. Repetibilidad de parámetros genéticos de las características de ramificación en progenies de *Pinus patula*. *Madera y Bosques* 24: e2411131
- Cornelius, J. P 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 372-379.
- Dieters, M. J., T. L. White, R. C. Littell and G. R. Hodge. 1995. Application of approximate variances of components and their ratios in genetic tests. *Theoretical and Applied Genetics* 91: 15-24.
- Domínguez C., P. A., R. Rodríguez L., J. Capulín G., R. Razo Z. y M. A. Díaz V. 2017. Influencia de factores edáficos en el crecimiento de una plantación de *Pinus greggii* Engelm. en Santiago de Anaya, Hidalgo, México. *Madera y Bosques* 23: 145-154.
- Dvorak, W. S., J. E. Kietzka and J. K. Donahue. 1996. Three-year survival y growth of provenances of *Pinus greggii* in the tropics. *Forest Ecology and Management* 83: 123-131.
- Dvorak, W. S., J. E. Kietzka, J. K. Donahue, G. R. Hodge and T. K. Stanger. 2000. *Pinus greggii*. In: Conservation and Testing of Tropical and Subtropical Forest Tree Species. CAMCORE Cooperative. College of Natural Resources, North Caroline State University. Raleigh. N.C. pp: 52-73.
- Ehrenberg, C. 1970. Breeding for stem quality. *Unasylva* 24: 23-31.
- Escobar S., M. C., J. J. Vargas H., J. López U., S. Espinosa Z. y A. Borja de la R. 2018. Parámetros genéticos de calidad de madera, crecimiento y ramificación en *Pinus patula*. *Madera y Bosques* 24: e2421595.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction Quantitative Genetics*. Addison Wesley Longman Limited, Edinburgh. 484 p.
- Farfán V. E. G., J. Jasso M., J. López U., J. J. Vargas H. y C. Ramírez H. 2002. Parámetros genéticos y eficiencia a la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. ayacahuite. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25: 239-246.
- García M., A., P. Tenorio L. y J. Reyes. S. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la Mixteca Alta, Oaxaca-Puebla, México. *Acta Botánica Mexicana* 27: 53-73.
- Gómez R., M., J. C. Soto C., J. A. Blanco G., C. Sáenz R., J. Villegas y R. Lindig C. 2012. Estudio de especies de pino para restauración de sitios degradados. *Agrociencia* 46: 795-807.

- Grace, J. C. and M. J. Carson. 1993. Prediction of internode length in *Pinus radiata* stands. *New Zealand Journal of Forestry Science* 23: 10-26.
- Guerrero A., R., E. Jiménez H. y H. Santiago R. 2010. La transformación de los ecosistemas de la Mixteca Alta Oaxaqueña desde el Pleistoceno Tardío hasta el Holoceno. *Ciencia y Mar* 40: 61-68.
- Gutiérrez V., B. N., E. H. Cornejo O., A. Zermeño G., S. Valencia M. y R. Mendoza V. 2010. Conversión de un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *greggii* a huerto semillero mediante eigen-análisis. *Bosque (Valdivia)* 31: 45-52.
- Haapanen, M., P. Veiling and M. L. Annala. 1997. Progeny trial estimates of genetic parameters for growth and quality traits in Scots pine. *Silva Fennica* 31: 3-12.
- Hernández M., J., J. López Upton, J. J. Vargas H. y J. Jasso Mata. 2007. Zonas semilleras de *Pinus greggii* var. *australis* en Hidalgo, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 30 (3): 241-249.
- Hernández P., C., J. J. Vargas H., C. Ramírez H. y A. Muñoz O. 2001. Variación geográfica en la respuesta a la sequía en plántulas de *Pinus greggii* Engelm. *Ciencia Forestal en México* 26: 61-76.
- Hodge, G. R. and W. S. Dvorak. 2012. Growth potential and genetic parameters of four Mesoamerican pines planted in the Southern Hemisphere. *Southern Forests* 74: 27-49.
- Houle, D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative Traits. *Genetics* 130: 195-204.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2005. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, San Miguel Achiutla, Oaxaca. Clave geoestadística 20258. 9p
- Jayawickrama, K. J. S., C. J. A., Shelbourne and M. J. Carson 1997. New Zealand's long internode breed of *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry Science* 27: 126-141.
- Lambeth, C. C. 1980. Juvenile-mature correlations in Pinaceae and implications for early selection. *Forest Science* 26: 571-580.
- López U., J. y A. Muñoz O. 1991. Selección familiar por tolerancia a sequía en *Pinus greggii* Engelm. I. Evaluación en plántula. *Agrociencia* 2:111-123.
- López U., J., A. J. Mendoza H., J. Jasso M., J. J. Vargas H. y A. Gómez G. 2000. Variación morfológica de plántulas e influencia del pH del agua de riego en doce poblaciones de *Pinus greggii* Engelm. *Madera y Bosques* 6: 81-94.
- López U., J., C. Ramírez H., F. O. Plascencia E. y J. Jasso M. 2004. Variación en crecimiento de diferentes poblaciones de las dos variedades de *Pinus greggii*. *Agrociencia* 38: 457-464.
- Molina G., J. D. 1992. Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (Algunas Implicaciones en Genotecnia). AGT Editor. México, D. F. 349 p.

- Morales G., E., J. López U. J.J Vargas H., C. Ramírez H. y A. Gil M. 2013. Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36: 155-162.
- Namkoong, G. 1996. Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. *Forest Science* 12: 8-13.
- Ramírez H., C., J. J. Vargas H. y J. López U. 2005. Distribución y conservación de las poblaciones naturales de *Pinus greggii*. *Acta Botánica Mexicana* 72: 1-16.
- Ramírez G., E. O. J. Márquez R., H. Cruz J., E. Vázquez G. y A. M. Carmona V. 2015. Variación en volumen de una plantación de *Pinus greggii* Engelm. *Recursos Genéticos Forestales* 7: 43-46.
- Raymond, C. A. and P. P. Cotterill. 1990. Methods of Assessing Crown Form of *Pinus radiata*. *Silvae Genética* 39: 67-71.
- Rice, J. A. 1988. *Mathematical Statistics and Data Analysis*. Wadsworth and Brooks/Cole Statistics/Probability Series. Pennsylvania, U.S.A. 595 p.
- Ruiz M., M., M. Gómez C., J. F. Castellanos B. y A. M. Fierros G. 1998. Selección de procedencias de *P. oaxacana* y *P. greggii* para la protección y restauración de suelos en la Mixteca Alta Oaxaqueña. Informe final. INIFAP. Oaxaca, México. 92 p.
- Salaya D., J. M., J. López U. y J. J. Vargas H. 2012. Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia* 46: 519-534.
- SAS (Statistical Analysis System) Institute. 2002. SAS/STAT Computer Software. Release 9.00. SAS Institute Inc. Cary.
- Sierra de G., R., R. Diez B. y R. Alía M. 1999. Evaluación de la rectitud del fuste en seis procedencias de *Pinus pinaster* Ait. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 8: 264-278.
- Squillace, A. E. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genetica* 23: 149-156.
- Valencia M., S., M. V. Velasco G., M. Gómez C., M. Ruiz M. y M. A. Capó A. 2006. Ensayo de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. en dos localidades de la Mixteca Alta de Oaxaca, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29: 27-32.
- Valencia M., S. y J. J. Vargas H. 2001. Correlaciones genéticas y selección simultánea del crecimiento y densidad de la madera en *Pinus patula*. *Agrociencia* 35: 109-120.
- Vallejos, J., Y. Badilla, F. Picado y O. Murillo. 2010. Metodología para la selección e incorporación de árboles plus en programas de mejoramiento genético forestal. *Agronomía Costarricense* 34:105-119.
- Vargas H., J. J. and W. T. Adams. 1992. Age-age correlation and early selection for wood density in young costal Douglas-fir. *Forest Science* 38: 467-478.
- Vargas H., J. J., W. T. Adams and D. G. Joyce. 2003. Quantitative genetic structure of stem form and branching traits in Douglas-fir seedlings and implications for early selection. *Silvae Genetica* 52: 36-44.

- Vázquez C., I., J. A. Prieto R., M. A. López L., C. Wehenkel, P. A. Domínguez C. and F. E. Muñoz S. 2018. Growth and survival of a plantation of *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. var. *greggii* under different fertilization treatments. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 24: 251-264.
- Velasco V., V. A., J. R. Enríquez del V., G. Rodríguez O., G. V. Campos Á., M. Gómez C. y M. L. García G. 2012. Evaluación de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. en dos plantaciones en la Mixteca Oaxaqueña. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 3: 41-50.
- Velling, P., and P. M. Tigerstedt. 1984. Harvest index in a progeny test of scots pine with reference to the model of selection. *Silva Fennica* 18: 21-32.
- White, T. L., W. T. Adams and D. B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CABI Publishing, Cambridge, MA, USA. 682 p.
- Wu, H. X. 1999. Study of early selection in tree breeding. II. Advantage of early selection through shortening the breeding cycle. *Silvae Genetica* 48: 78-83.
- Zas R., E. Merlo and J. Fernández López. 2004. Genetic parameter estimates for maritime pine in the Atlantic coast of north-west Spain. *Forest Genetics* 11: 45-53.
- Zobel, B. J. y T. J. Talbert. 1988. *Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales*. Editorial Limusa. México. 545 p.
- Zobel, B. H. and J. P. Van Buijtenen. 1989. Variation among and within trees. *Wood Variation: Its Causes and Control*. Springer-Verlag, New York, 363p.

CAPÍTULO II. INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE EN UN ENSAYO DE PROGENIES DE *Pinus greggii* var. *australis* Y SUS IMPLICACIONES EN LA RESPUESTA A LA SELECCIÓN

2.1. RESUMEN

La mejora genética forestal se orienta a identificar individuos superiores y con desempeño estable en diferentes sitios para su propagación masiva. En la región Mixteca Alta de Oaxaca se evaluó un ensayo de progenie de 90 familias de *Pinus greggii* var. *australis* en dos sitios con diferentes condiciones edáficas (S1= exposición Oeste con menor contenido de N, Fe, Cu, Zn y Arcilla; S2= exposición Este). La altura, verticilos y conformación se evaluaron a los cuatro y cinco años; el diámetro, volumen, ángulo y diámetro de rama, y rectitud de fuste a los cinco años con análisis. La heredabilidad (h^2_i) y la magnitud de la interacción Genotipo x Ambiente (IGA) se analizaron por medio de la correlación genética *Tipo B* (r_B), y se evaluó el efecto de eliminar los genotipos interactivos. La h^2_i fue baja en todas las variables y varianza de sitio x familia (σ_{S*f}^2) fue alto para diámetro y volumen; el efecto de la IGA fue más importante en tales características ($r_B < 0.5$). La ecovalencia (W_i) fue el parámetro de estabilidad más adecuado para identificar las nueve familias (10 % del total) más inestables y con valores promedios no sobresalientes en volumen; al eliminarlas de los análisis de varianza, la relación $\sigma_{S*f}^2/\sigma_f^2$ disminuyó y aumentó el valor de h^2_i y r_B en la mayoría de las características, a excepción de conformación, verticilos evaluada a los cinco años, y rectitud_1. La pérdida de ganancia potencial al incluir el total de familias en la selección masal y familiar es mayor ($C_I < 1.04$ % y $C_F < 13.00$ %) a las pérdidas al excluir del análisis a las familias inestables ($C_I < 0.56$ % y $C_F < 4.76$ %) en la mayoría de las variables, a excepción de las características en las que disminuyó r_B al eliminar las familias inestables.

Palabras clave: estabilidad genética, ecovalencia, pérdida de ganancia, correlación genética *Tipo B*, IGA.

GENOTYPE X ENVIRONMENT INTERACTION IN A PROGENIES TEST OF *Pinus greggii* var. *australis* AND ITS IMPLICATIONS IN THE RESPONSE TO SELECTION

2.2. SUMMARY

Forest genetic improvement is aimed at identifying superior individuals with stable performance at different sites for their massive propagation. In the Mixteca Alta region of Oaxaca, a progeny trial of 90 families of *Pinus greggii* var. *australis* at two sites with different edaphic conditions (S1 = West exposure with lower content of N, Fe, Cu, Zn and Clay; S2 = East exposure). The height, whorls and conformation were evaluated at four and five years; the diameter, volume, angle and diameter of the branch, and stem straightness at five years with analysis. Heritability (h^2_i) and magnitude of Genotype x Environment (IGA) interaction were analyzed using the *Type B* (r_B) genetic correlation, and the effect of eliminating interactive genotypes was evaluated. The h^2_i was low in all the variables and variance of site x family (σ_{S*f}^2) was high for diameter and volume; the effect of the IGA was more important in such characteristics ($r_B < 0.5$). Ecovalence (W_i) was the most suitable stability parameter to identify the nine most instable families (10% of the total) and with non-outstanding average values in volume; by eliminating them from the analysis of variance, the relationship $\sigma_{S*f}^2/\sigma_f^2$ decreased and increased the value of h^2_i and r_B in most of the characteristics, except for conformation, whorls evaluated at five years, and righteousness_1. The loss of potential gain when including the total families in the mass and family selection is greater ($C_I < 1.04\%$ and $C_F < 13.00\%$) than the losses when excluding unstable families from the analysis ($C_I < 0.56\%$ and $C_F < 4.76\%$) in most of the variables, except for the characteristics in which r_B decreased when eliminating unstable families.

Key words: genetic stability, ecovalence, loss of gain, *Type B* genetic correlation, IGA.

2.3. INTRODUCCIÓN

Pinus greggii Engelm. ex Parlatore var. *australis* Donahue & López posee alto valor ecológico y económico; ha demostrado tasas altas de crecimiento para altura y diámetro en ensayos (Dvorak *et al.*, 2000; Ramírez *et al.*, 2005), y gran potencial para adaptarse a sequía y a condiciones limitantes de suelo (Hodge y Dvorak, 2012; Vargas y Muñoz, 1988). Este pino se emplea en programas de plantaciones con fines de protección y recuperación de áreas degradadas (Gómez *et al.*, 2012; Guerrero *et al.*, 2010; Vázquez *et al.*, 2018). En Sudáfrica se ha plantado en localidades de escasa precipitación, donde prospera mejor que *P. patula* Schiede ex Schltdl. et Cham, *P. taeda* L. y *P. elliottii* Engelm. (Dvorak y Donahue, 1992; Dvorak *et al.*, 1996); lo que aumentó el interés de mejorar esta especie tanto en México como en otros países (Dvorak *et al.*, 2000; Hodge y Dvorak, 2012).

Los programas de mejoramiento logran producir germoplasma para plantaciones de calidad genética superior por medio de la evaluación de parámetros genéticos en los ensayos de progenies con material de árboles seleccionados en campo (Zobel y Talbert, 1988). Entre estos parámetros se incluye la estimación de la interacción genotipo x ambiente y su efecto sobre las ganancias genéticas esperadas (Zobel y Talbert, 1988). Los ensayos establecidos en ambientes distintos pueden causar comportamiento diferencial entre las progenies de los árboles, esto es interacción genotipo ambiente (IGA) (White *et al.*, 2007; Zobel y Talbert, 1988). Existen diferentes métodos para analizar la IGA, entre ellos está el cálculo de la correlación genética (*Tipo B*) y los métodos de estabilidad (Burdon, 1977), lo que permite determinar qué tan similar es la jerarquización de genotipos en cada sitio de evaluación (Yamada, 1962).

La aplicación del mejoramiento genético es una alternativa sustancial para la restauración de ecosistemas forestales en zonas con alta degradación. Tal es el caso de la Mixteca Oaxaqueña, ya que la erosión hídrica y la tasa de pérdida de suelo son de las más elevadas a nivel mundial

(Guerrero *et al.*, 2010; Valencia *et al.*, 2006), resultado del intenso disturbio antrópico crónico de los recursos bióticos y abióticos por causa de la deforestación y sobrepastoreo (García *et al.*, 1994). De modo que, utilizar individuos tolerantes a las condiciones edáficas y climáticas a dichas condiciones, con desempeño estable en diferentes sitios, formaría parte de la estrategia para restaurar los sitios y mejorar genéticamente las poblaciones (Jiménez y Collada, 2000; White *et al.*, 2007; Zobel y Talbert, 1988).

El objetivo del presente estudio fue determinar la magnitud de la IGA en características de crecimiento juvenil de los árboles evaluados a cuatro y cinco años, en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* establecido en dos sitios mediante las correlaciones genéticas tipo B (r_B). Además, con base en tres métodos de estabilidad, identificar las familias que causan la interacción genotipo x ambiente, así como los efectos de su inclusión o exclusión en la estimación de los parámetros genéticos y en las pérdidas de ganancia genética potencial.

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo incluyó 90 familias de *Pinus greggii* var. *australis* de semilla de polinización libre de árboles provenientes de rodales naturales de Hidalgo, Querétaro y del huerto semillero ubicado en Metepec, Estado de México. Los sitios se localizan en San Miguel Achiutla, Oaxaca, en la provincia de la Mixteca Alta Oaxaqueña, con temperatura media anual de 18.1 °C, mínima de 7.7 °C y máxima de 28.2 °C, sin presencia de heladas. Los dos sitios de evaluación se encuentran a un kilómetro de distancia, con pH alcalino de 8.4 y suelo de profundidad menor de 15 cm, de tipo Leptosol con roca sedimentaria caliza, con uso de suelo agrícola (INEGI, 2005). Los sitios difieren en las condiciones edáficas y exposición de terreno (sitio 1: exposición Oeste, nitrógeno= 0.3, hierro= 2.2, cobre= 0.2, zinc= 0.2 en mg kg⁻¹ vs. Sitio 2: exposición Este, nitrógeno= 0.6, hierro= 2.7, cobre=0.5, zinc=0.3 en mg kg⁻¹). El diseño experimental fue bloques completos al azar; en cada sitio se incluyeron 20 repeticiones por cada una de las 90 familias, con unidades experimentales de una planta a un espaciamiento de 3 x 3 m, es decir, 1800 árboles por sitio. Dos hileras de árboles se plantaron como franja de protección en todo el perímetro del ensayo para uniformizar la competencia entre plantas.

2.4.1. Variables evaluadas, análisis de datos y estimación de parámetros genéticos

A los cuatro y cinco años de edad (en 2018 y 2019) se evaluó la altura total, el número de verticilos y la conformación de cada árbol. La conformación a los cuatro años se evaluó con un observador y la de cinco se utilizó el promedio de dos observadores. En 2019 se consideraron las variables mencionadas, además del ángulo de verticilos, el diámetro de ramas y rectitud de fuste con base en dos criterios. En el primer criterio, se calificó el fuste completo (rectitud 1). En el segundo criterio, el fuste se dividió en tres secciones y a cada una se le asignó una calificación del 1 al 3; la calificación del fuste en general fue el promedio de estos valores

(rectitud 2). Por el crecimiento reducido de los árboles a los cuatro años, se midió el diámetro y se calculó el volumen del tronco (dm^3) hasta el 2019 (cinco años de edad). El volumen se obtuvo con la Ecuación 2.1 presentada en el capítulo II. El análisis de la varianza de forma conjunta (ambos sitios) se realizó con el procedimiento MIXED de SAS a través del método REML (SAS Institute, 2002), con el modelo lineal indicado en la Ecuación 2.2 en el capítulo II. Para evitar la sobreestimación de la varianza aditiva de cada característica se utilizó el coeficiente de 3 en el cálculo de la heredabilidad nivel individual (h^2_i , Ecuación 2.4), debido a que el componente de varianza de familias (σ_f^2) representa más de $\frac{1}{4}$ de la varianza genética aditiva (Falconer y Mackay, 1996).

2.4.2. Estimación de la interacción genotipo x ambiente y estabilidad de las familias

La interacción genotipo x ambiente (GxA) de las familias en cada variable se evaluó con la correlación genética *Tipo B* (r_B) entre sitios, con los componentes de varianza obtenidos con el procedimiento MIXED de SAS (SAS Institute, 2002; Yang, 2010), mediante la ecuación siguiente (Burdon, 1977):

$$r_B = \sigma_f^2 / \sigma_f^2 + \sigma_{S*f}^2 \quad (\text{Ecuación 2.1})$$

donde σ_f^2 es la varianza de familias y σ_{S*f}^2 es la varianza de la interacción sitio x familias. Los valores más cercanos a la unidad indican interacción genotipo x ambiente reducida. La importancia de la interacción se evaluó examinando la relación $\sigma_{S*f}^2 / \sigma_f^2$. Esta relación permitió verificar si el componente de varianza de la interacción no fue 50 % mayor que el componente de varianza de familias (Codesido y Fernández, 2008).

Las correlaciones genéticas *Tipo B* (r_B) determinan la similitud de la jerarquización de los genotipos en cada sitio de evaluación (Burdon, 1977; White *et al.*, 2007; Yamada, 1962).

Aunque este método no permite conocer a detalle la respuesta de cada genotipo, da una medida cuantitativa de la interacción y de la estabilidad de los genotipos (Pswarayi *et al.*, 1997).

Los valores de las características se estandarizaron para eliminar los efectos de escala y que los sitios se comparen de manera justa, debido a las diferencias de las variables entre sitios (diferencias de magnitud de la varianza fenotípica) (Belaber *et al.*, 2018; Kanzler, 2002), con media 0 y desviación estándar 1, con el procedimiento STANDARD en SAS.

Para estimar la contribución relativa de cada familia a la GxA y determinar las progenies más inestables se consideraron tres parámetros de estabilidad: a) el coeficiente de regresión b_i de la media de cada familia con respecto a la media general de cada sitio (Finlay y Wilkinson, 1963), b) la desviación media de la posición jerárquica S_{di} de cada familia entre sitios (Matheson y Raymond, 1984), y c) la ecovalencia W_i (Wricke, 1962), que estima la aportación relativa de cada familia a la varianza de interacción.

La interacción GxA es significativa para el conjunto de genotipos, y no para uno solo, en cambio, la estabilidad es la capacidad de un genotipo (individual, familia, población) para mantener su fenotipo en la misma jerarquía relativa a los otros genotipos, a pesar de los cambios en las condiciones ambientales, por tanto, la estabilidad es una característica de un solo genotipo (Isik y Kleinschmit, 2003).

Finlay y Wilkinson (1963) indican que valores de $b_i < 1.0$ refleja genotipos adaptados a ambientes desfavorables y por encima del promedio en estabilidad (muy estables), $b_i > 1.0$ son genotipos adaptados a ambientes favorables y por debajo del promedio en estabilidad (baja estabilidad), y $b_i = 1$ genotipos mal o bien adaptados a todos los ambientes, dependiendo de su rendimiento medio en relación con el de las otras familias en esa prueba (estabilidad media). El coeficiente de regresión (b_i) se estimó como (Finlay y Wilkinson, 1963):

$$b_i = \frac{\sum_j (y_{ij} - \bar{y}_i) \cdot (\bar{y}_j - \bar{y}_{..})}{\sum_j (Y_{.j} - \bar{Y}_{..})^2} \quad (\text{Ecuación 2.2})$$

donde $Y_{..}$ es la media general de la característica, Y_i y Y_j son la media general de la familia i y del sitio j respectivamente, y Y_{ij} es la media general de la familia i en el sitio j .

Por otro lado, S_{4i} indica que los genotipos son estables si mantienen su posición en el ranking de orden en una determinada variable entre sitios (con relación al cambio promedio del rango entre sitios) (Codesido y Fernández, 2008). La clasificación similar de un genotipo en diferentes ambientes se considera estable con bajo valor para S_{4i} (Pswarayi *et al.*, 1997). La desviación media de la posición jerárquica de cada familia (S_{4i}) se calculó con la ecuación descrita por Matheson y Raymond (1984):

$$S_{4i} = \left(\frac{1}{n} \sum_j (r_{ij} - \frac{1}{n} \sum_j r_{ij})^2 \right)^{\frac{1}{2}} \quad (\text{Ecuación 2.3})$$

donde r_{ij} es la posición jerárquica de la familia i en el sitio j , y n es el número de sitios.

W_i es la ecovalencia o contribución de cada genotipo a la interacción total sitio x familia; valores bajos positivos indican la capacidad del genotipo de desempeñarse de manera consistente en relación a los demás genotipos (familias) entre ambientes (Wricke, 1962), por lo que $W_i = 0$ refleja estabilidad de las familias creciendo entre ambientes. La ecovalencia (W_i) se calculó como:

$$W_i = \sum_j (Y_{ij} - Y_{i.} - Y_{.j} + Y_{..})^2 \quad (\text{Ecuación 2.4})$$

donde W_i es la ecovalencia de la familia i , los demás términos se describen en la ecuación 3.2.

Las familias se ordenaron de mayor a menor de acuerdo con el nivel de interacción obtenido por cada parámetro, de cada variable por separado y se asignó la posición jerárquica a cada familia. Con los valores jerárquicos para volumen en cada parámetro de estabilidad, se identificaron las familias más iterativas, y se excluyeron de forma progresiva en los cálculos de heredabilidad y correlación genética *Tipo B*. El método de estabilidad que mostró valores superiores en heredabilidad y correlación *Tipo B*, con referencia al volumen del fuste a los cinco

años (por ser la característica de mayor importancia económica), se utilizó para identificar a las familias más interactivas.

Los resultados de los componentes de varianza σ_f^2 , σ_{sf}^2 y la relación σ_{sf}^2/σ_f^2 , así como h^2_i y r_B se compararon entre los análisis donde se incluyen todas las familias y eliminando progresivamente las 9 familias más interactivas (10 % de las familias en prueba). Se calculó la pérdida de la ganancia potencial por selección masal (C_I), y por selección familiar (C_F), correspondiente a los efectos de la interacción GxA, para analizar la fluctuación de la ganancia potencial con relación a la presencia o ausencia de familias iterativas, con las siguientes ecuaciones (Matheson y Raymond, 1984):

$$C_I = 1 - [(\sigma_f^2 + \sigma_e^2)^{0.5} / (\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2 + \sigma_e^2)^{0.5}] \times 100 \quad (\text{Ecuación 2.5})$$

$$C_F = 1 - [(\sigma_f^2 + \sigma_e^2/b_s)^{0.5} / (\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2/s + \sigma_e^2/b_s)^{0.5}] \times 100 \quad (\text{Ecuación 2.6})$$

donde σ_f^2 es la varianza de familias, σ_{s*f}^2 es la varianza de la interacción sitio x familia, σ_e^2 es el componente de varianza residual, s es el número de sitios evaluados y b es el número de bloques por sitio. Para visualizar el cambio de la pérdida potencial en ganancia al eliminar las familias iterativas, se calcularon C_I y C_F con el conjunto de datos de las 90 familias y excluyendo gradualmente las 9 familias más interactivas para la característica de volumen del fuste a los cinco años.

2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.5.1 Control genético e interacción genotipo x ambiente

Las heredabilidades del análisis conjunto son menores al del análisis por sitios, por lo que se les denomina heredabilidades insesgadas (White *et al.*, 2007). El control genético (h^2_i) en el análisis conjunto fue bajo para todas las características con valores de 0.024 a 0.188 (Cuadro 3.1). La heredabilidad disminuyó al aumentar el valor de la proporción $\sigma^2_{sxf} / \sigma^2_f$, lo que refleja el efecto de la magnitud de la IGA en la estimación de los parámetros genéticos y la respuesta potencial a la selección.

Se detectó interacción GxA en casi todos los casos; las correlaciones genéticas *Tipo B* (r_B) fueron moderados a altas, variando de 0.407 a 1 en la mayoría de variables, como lo reportado por Vargas *et al.* (2003) para rectitud del tallo y características de ramificación (número, longitud y ángulo de ramas) con un rango de $0.49 < r_B < 0.81$. Los valores máximos de GxA se encontraron en las características de diámetro normal y volumen del tronco, lo cual indica impactos negativos en la ganancia genética esperada para esas variables (White *et al.*, 2007). Morales *et al.* (2013) reporta en *P. patula* mayor estabilidad para características de crecimiento en dos sitios, con valores de 0.52 a 0.67 para diámetro, 0.76 a 1.00 para altura, 0.46 para volumen y de 0.75 a 0.82 para número de verticilos en ambientes con diferencia de 350 m de altitud. Sin embargo, se han reportado valores altos para r_B en diámetro de fuste de 0.82 en Nueva Zelanda en *Pinus radiata* D. Don (Baltunis *et al.*, 2010).

Cuadro 2.1. Varianza de familias (σ^2_f), interacción sitio x familia (σ^2_{sxf}), relación $\sigma^2_{sxf} / \sigma^2_f$ y heredabilidad individual (h^2_i) en el análisis conjunto para las variables evaluadas a los cuatro y cinco años en familias de *Pinus greggii* var. *australis*.

Variable	σ^2_f	σ^2_{sxf}	$\sigma^2_{sxf} / \sigma^2_f$	h^2_i	r_B
4 años					
Altura †	0.026	0.012	0.471	0.078	0.680
Verticilos	0.063	0.004	0.060	0.188	0.944
Conformación 1	0.014	0.011	0.784	0.042	0.561
5 años					
Altura	0.025	0.009	0.357	0.074	0.737
Diámetro	0.010	0.015	1.454	0.030	0.407
Verticilos	0.041	0.006	0.149	0.124	0.870
Conformación 2	0.033	0.001	0.027	0.100	0.974
Diámetro de ramas	0.028	0.000	0.000	0.084	1.000
Ángulo de ramas	0.032	0.001	0.032	0.094	0.969
Rectitud 1	0.021	0.016	0.765	0.063	0.567
Rectitud 2	0.017	0.000	0.000	0.051	1.000
Volumen	0.008	0.021	2.600	0.024	0.278

† Conformación 1= Conformación evaluada con un observador; Conformación 2= evaluada con dos observadores; Rectitud 1= Rectitud bajo el criterio 1; Rectitud 2= Rectitud bajo el criterio 2.

Los valores de r_B indicaron un comportamiento estable de la rectitud del fuste 2 y diámetro de ramas ($r_B= 1$). Salaya *et al.* (2012) reportó la presencia de IGA elevada ($0.07 < r_B < 0.42$) en las características de crecimiento (altura, diámetro y volumen) a los cinco y seis años en *Pinus patula*, establecida en dos sitios con diferente elevación (670 m de diferencia de altitud). En el género *Pinus*, generalmente se reportan niveles altos de $G \times A$ para rasgos de crecimiento, y

niveles bajos para rectitud, ángulo, tamaño de rama y propiedades de la madera (Alia *et al.*, 1995; Gapare *et al.*, 2012; Li *et al.*, 2017). Valores de $r_B \geq 0.67$ son indicadores de estabilidad genética aceptable, ya que la varianza de familias es al menos el doble de la varianza de IGA (Shelbourne, 1972).

Las estimaciones de las correlaciones genéticas *Tipo B* entre los ensayos aumentaron con la edad en altura y conformación, pero no para el número de verticilos. En *P. patula* se reportan valores de r_B que aumentaron conforme a la edad para todas las variables de crecimiento (Morales *et al.*, 2013). Lo que indica que la G×A parece disminuir con la edad y los datos de crecimiento temprano pueden ser poco fiables para evaluar esta interacción en la madurez (Roth *et al.* 2007). El mismo patrón de comportamiento mostró un estudio realizado en *Pinus pinaster*, con valores de r_B que variaron y aumentaron conforme a la edad para altura, diámetro normal y volumen (Zas *et al.*, 2004).

Las interacciones genotipo-ambiente son bajas en sitios con clima de la misma zona; sin embargo, en escala amplia la temperatura y la precipitación son los factores más significativos de G×A, y a escala regional o local, los suelos y las condiciones topográficas son los factores significativos (Li *et al.*, 2017). Li *et al.* (2015) informaron que G×A en rasgos de crecimiento se asocian significativamente con las diferencias en los niveles de nitrógeno, fósforo, magnesio, potasio, y la temperatura media anual total del suelo; por tanto, los valores reportados para el diámetro y volumen en el presente estudio se pueden atribuir a las diferencias edáficas. Es importante identificar qué factores ambientales son causantes de G×A tanto para fines de despliegue y rendimientos esperados de genotipos superiores en otros entornos (Li *et al.*, 2017).

La presencia de interacción G×A indica que el efecto del sitio de evaluación influye en la precisión de los parámetros genéticos, sobreestimándolos, debido a que los efectos de la varianza genética aditiva y la IGA se confunden (White *et al.*, 2007) y la eficiencia de la

selección disminuye ya que el desempeño de las familias varía de un sitio a otro (Zobel y Talbert, 1988). Para analizar correctamente GxA son necesarios estudios complejos para determinar qué factores ambientales son responsables de la interacción y cómo reaccionan los genotipos, por lo que se opta por eliminar los genotipos que causan principalmente las interacciones, generando así genotipos estables (Falkenhagen, 1985; White *et al.*, 2007).

2.5.2 Parámetros de estabilidad y nivel de interacción de las familias

La mayoría de los coeficientes de regresión (b_i) en todas las características oscilaron desde 0.0 hasta cerca de 2.0, aunque en el caso del ángulo de rama y rectitud_2 alcanzaron valores mayores de 2.0. Si el valor medio de una familia está cercano a la media de ambos sitios, el coeficiente de regresión es 1.0, y son considerados genotipos estables (Finlay y Wilkinson, 1963). El valor b_i considerado como "estable" es subjetivo, ya que depende de los objetivos de mejoramiento, las especies en consideración y la homogeneidad del suelo bajo gestión. De acuerdo con la definición de los coeficientes de regresión b_i , se interpreta que genotipos estables presentan respuesta a los entornos paralela a la respuesta media de todos los genotipos en el ensayo. Por tanto, mientras más cerca esté el valor medio de una familia a la media del sitio, el coeficiente de regresión se aproximará a la unidad. Los coeficientes de regresión más altos ($b_i > 1$) son alcanzados por familias cuyos valores genéticos aditivos son relativamente altos en sitios buenos y relativamente bajos en sitios pobres. Los coeficientes de regresión más bajos ($b_i < 1$) son alcanzados por familias cuyas medias son relativamente altas en sitios pobres y relativamente bajos en sitios buenos (Finlay y Wilkinson 1963). Debido al interés de producir árboles que soporten fluctuaciones de diversos factores ambientales tanto en el espacio como en el tiempo, lo ideal son genotipos promedio con valores de $b_i = 1$, y en sitios de bajo rendimiento,

se pueden preferir genotipos con b_i bajos ($b_i < 1.0$), sin embargo, ningún mejorador estaría interesado en tales ambientes (Isik y Kleinschmit, 2003).

En cuanto a la desviación media de la posición de jerarquización S_{4i} , en cada característica se determinaron valores de $S_{4i} < 15$ en la mayoría de las familias, del 10 al 20 % de las 90 familias presentaron valores iguales o mayores a 20, lo cual implica que el número de progenies que contribuyen de manera importante a la IGA es relativamente bajo para todas las variables. Los valores de ecovalencia oscilaron desde 0 hasta 12 % para la mayoría de las variables de crecimiento.

La jerarquización del grado de interacción de las familias con base en W_i mostró mejores resultados, ya que, al eliminar progresivamente las familias más interactivas y con promedios inferiores para este método, las heredabilidades y la correlación *Tipo B* mejoraron en mayor medida en ecovalencia que en b_i y S_{4i} (Figura 3.1 y Figura 3.2). Codesido y Fernández (2008) mencionan que los criterios de b_i y W_i proporcionan el mismo resultado al momento de jerarquizar las familias más interactivas. El método W_i y S_{4i} mostró ligera semejanza en este estudio, lo cual se puede explicar por las relaciones matemáticas existentes entre si (Skröppa, 1984).

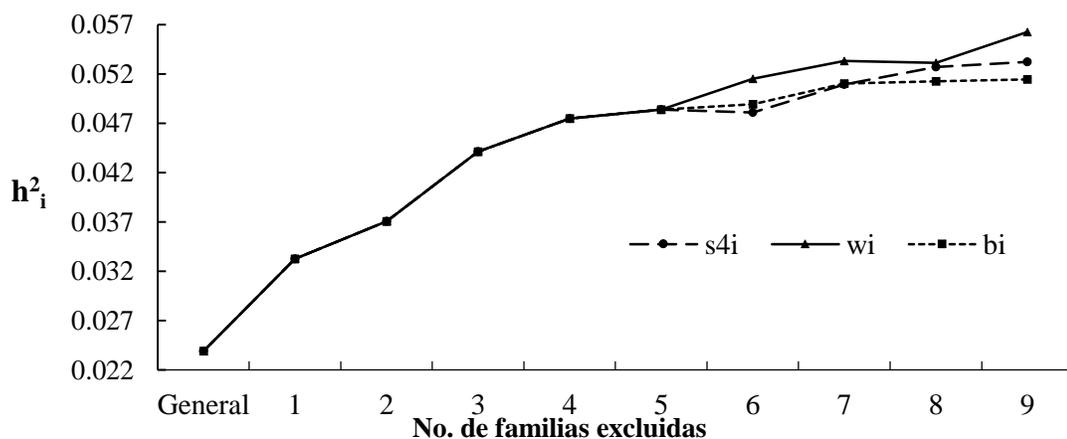


Figura 2.1. Modificación en la heredabilidad (h^2_i) al eliminar progresivamente las familias más interactivas con cada parámetro de estabilidad (b_i =coeficiente de regresión b_i ; S_{4i} =

desviación media de la posición jerárquica S_{4i} ; W_i =ecovalencia W_i), para el volumen del fuste a los cinco años, en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en dos sitios.

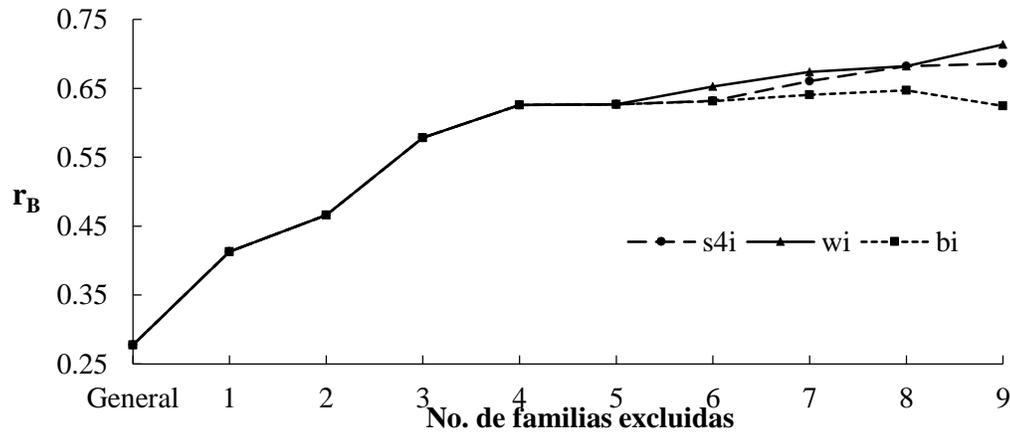


Figura 2.2. Modificación en la correlación genética Tipo B (r_B) al eliminar progresivamente las familias más interactivas definidas de acuerdo con cada parámetro de estabilidad (b_i =coeficiente de regresión b_i ; S_{4i} = desviación media de la posición jerárquica S_{4i} ; W_i =ecovalencia W_i), para el volumen del fuste a los cinco años, en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en dos sitios.

La ausencia de semejanza entre el coeficiente de regresión (b_i), y los otros dos parámetros de estabilidad puede deberse a que b_i refleja la porción de estabilidad genotípica asociada a la capacidad de un genotipo a expresarse mejor en un ambiente favorable que en uno desfavorable (Hanson, 1970), por tanto, es un parámetro de adaptación y se recomienda calcularlo con al menos cinco sitios (Finlay y Wilkinson, 1963; Hill *et al.*, 1998; Skróppa, 1984).

Al trazar los valores del porcentaje que cada familia aporta a la interacción relacionados con la estabilidad (eje Y) contra los valores promedios de los genotipos (eje X) en cada variable evaluada, se muestra que el número de familias que contribuyen en mayor medida a la interacción (W_i alta), y que por lo tanto son inestables, son reducidas en todas las características.

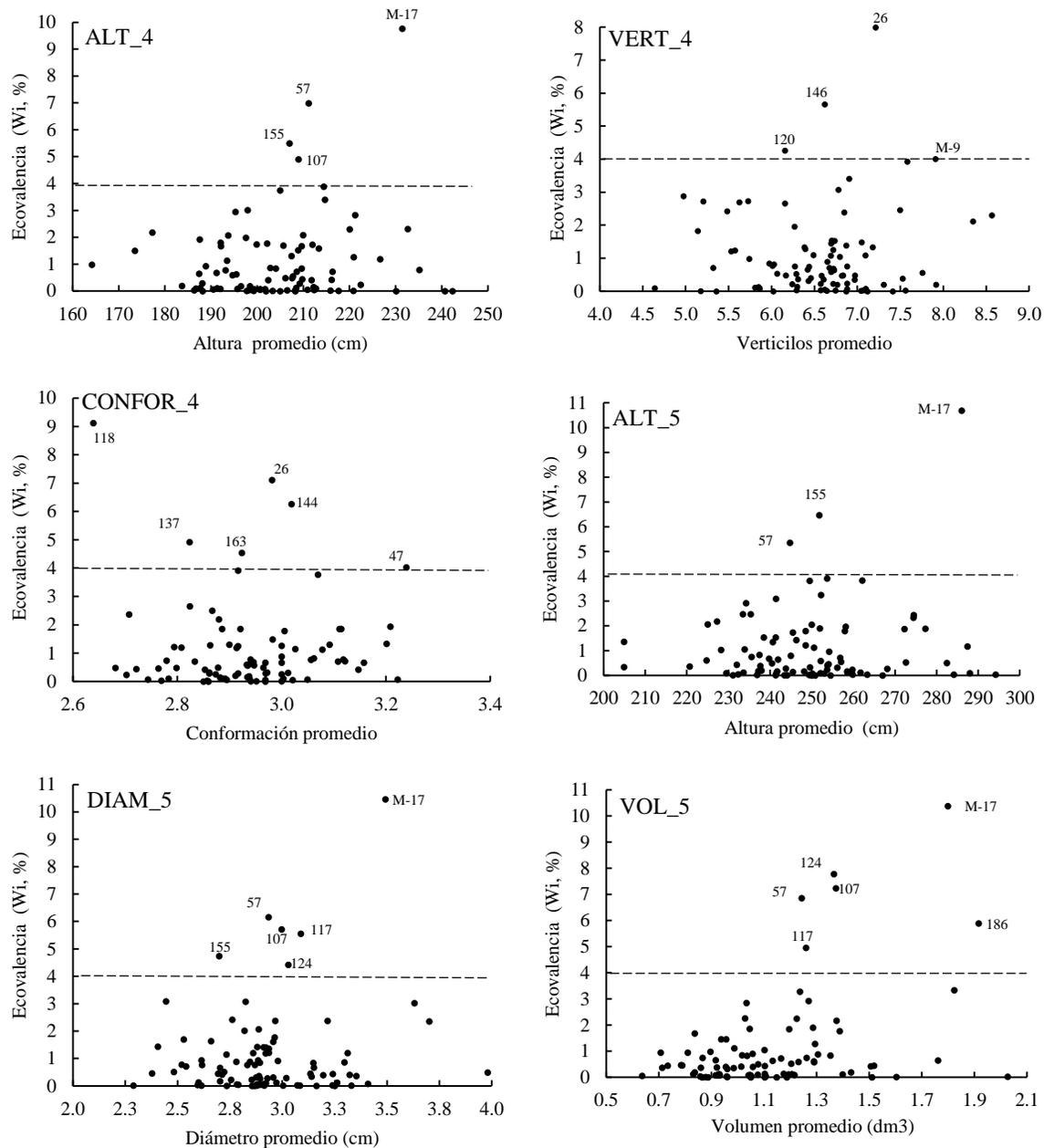


Figura 2.3. Relación entre la contribución relativa a la varianza de GxA por ecovalencia (W_i en %) y el valor promedio de la familia en las características altura, verticilos y conformación a los 4 años y altura, diámetro y volumen a los 5 años en dos sitios de evaluación de un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *australis*. Se identifican las familias con contribución relativa a la varianza de la IGA igual o mayor de 4 % en cada característica.

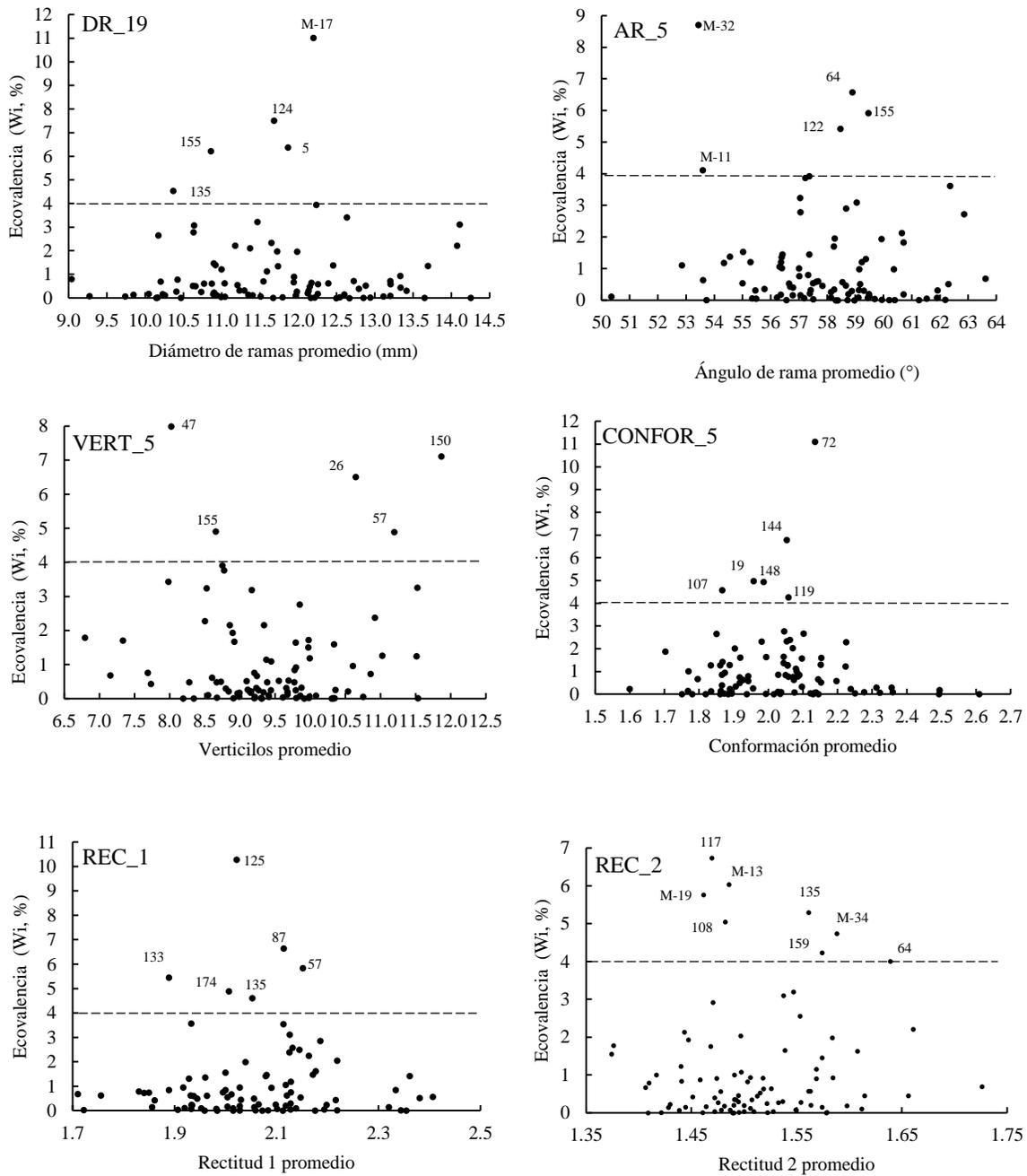


Figura 2.3. Relación entre la contribución relativa a la varianza de IGA por ecovalencia (W_i en %) y el valor promedio de la familia en las características diámetro y ángulo de rama, verticilos, conformación, rectitud_1 y rectitud_2 a los cinco años, evaluadas en un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *australis* en dos sitios de

evaluación. Se identifican las familias con contribución relativa a la varianza de la IGA igual o mayor de 4 %.

Sin embargo, no hay completa homogeneidad en los valores de W_i entre todas las variables, ya que las familias más interactivas difieren dependiendo la característica evaluada. (Figura 3.3 y Figura 3.4).

2.5.3 Impacto de la exclusión de las familias interactivas y selección de familias estables

La magnitud de la GxA en volumen se redujo sustancialmente (r_B aumentó de 0.28 a 0.71) al excluir de los análisis de varianza las nueve familias inestables y que no exhibieron superioridad en cuanto al promedio en volumen (Figura 3.5) de acuerdo con los valores de ecovalencia (W_i), considerando valores de r_B aceptables con base en lo mencionado por Shelbourne (1972) (Figura 3.5).

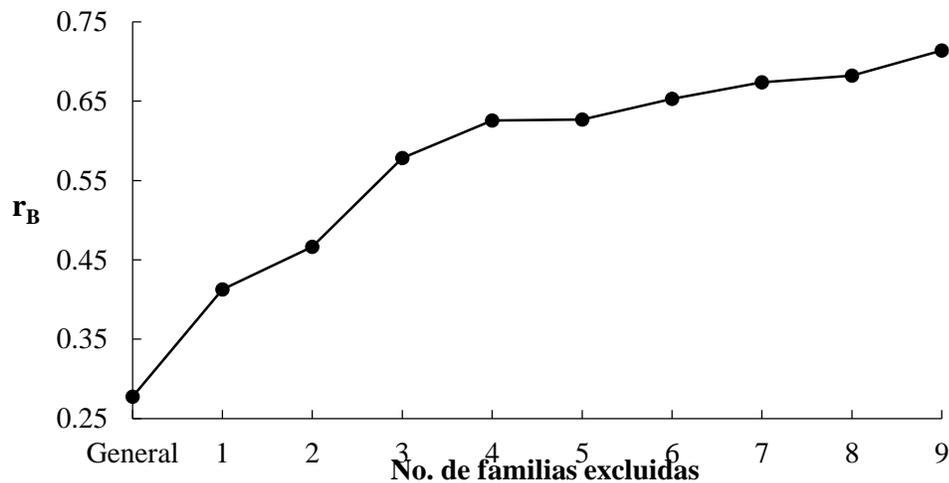


Figura 2.4. Cambio en el valor de la correlación Tipo B (r_B) al eliminar progresivamente las familias más interactivas para el volumen del fuste a los cinco años en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis*, en dos sitios contrastantes.

La eliminación de los genotipos interactivos para volumen (de acuerdo con los valores de W_i), influyó positivamente sobre la mayoría de los parámetros genéticos; sin embargo, en algunas características impactó negativamente (Cuadro 3.2).

Cuadro 2.2. Valores de $\sigma^2_{\text{sxf}}/\sigma^2_f$, h^2_i , r_B en análisis conjunto, y h^2_i en análisis por sitio, antes y después de excluir las 9 familias más interactivas para la característica de volumen a los cinco años en un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *australis* en dos ambientes contrastantes.

Var	Análisis con base en datos originales					Análisis eliminando 9 familias				
	Análisis conjunto			sitio 1	sitio 2	Análisis conjunto			sitio 1	sitio 2
	$\sigma^2_{\text{sxf}}/\sigma^2_f$	h^2_i	r_B	h^2_i	h^2_i	$\sigma^2_{\text{sxf}}/\sigma^2_f$	h^2_i	r_B	h^2_i	h^2_i
4 años										
Altura	0.47	0.08	0.68	0.11	0.14	0.37	0.09	0.73	0.14	0.11
Vert	0.06	0.19	0.94	0.20	0.26	0.01	0.17	0.99	0.15	0.19
Confor	0.78	0.04	0.56	0.04	0.13	1.18	0.04	0.46	0.04	0.12
5 años										
Altura	0.36	0.07	0.74	0.11	0.10	0.17	0.09	0.86	0.14	0.07
Diam	1.45	0.03	0.41	0.08	0.07	0.41	0.05	0.71	0.09	0.06
Vol	2.60	0.02	0.28	0.09	0.09	0.40	0.06	0.71	0.11	0.05
DRama	0.00	0.08	1.00	0.06	0.09	0.00	0.09	1.00	0.07	0.08
ARama	0.03	0.09	0.97	0.14	0.07	0.02	0.10	0.98	0.17	0.04
Vert	0.15	0.12	0.87	0.15	0.18	0.24	0.10	0.81	0.12	0.14
Confor	0.03	0.10	0.97	0.09	0.17	0.10	0.09	0.91	0.05	0.13
Rect_1	0.76	0.06	0.57	0.11	0.14	0.81	0.06	0.55	0.10	0.11
Rect_2	0.00	0.05	1.00	0.05	0.06	0.00	0.05	1.00	0.05	0.04

Vert= verticilos; Confor= conformación; Diam= diámetro; Vol= volumen; DRama= diámetro de rama; ARama= ángulo de rama; Rect_1= rectitud bajo el primer método de evaluación; Rect_2= rectitud bajo el segundo método de evaluación.

En tres casos, el valor de σ^2_{ssf} aumentó ligeramente (conformación a los 4 y 5 años, verticilos y rectitud_1 evaluada a los cinco años) y se redujeron los valores de los parámetros genéticos. Sin embargo, en la mayoría de las variables el valor de σ^2_{ssf} disminuyó, causando un efecto favorable al incrementar los valores de heredabilidad y correlación genética *Tipo B* (r_B).

La disminución de h^2_i y r_B para conformación en las tres variables mencionadas conforme la exclusión del 10 % de familias, refleja la ausencia de la correlación positiva entre los valores de jerarquización de las familias entre dichas características y el volumen. Sin embargo, excluyendo pocas familias interactivas para volumen, se logra reducir los valores de la relación $\sigma^2_{\text{fxs}}/\sigma^2_{\text{f}}$, y elevar la heredabilidad individual y los valores de la correlación genética *Tipo B* en las características de crecimiento, ángulo y diámetro de rama, y rectitud_2 para conseguir ganancias genéticas a mediano y largo plazo en el programa de mejora genética para *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta Oaxaqueña.

Se ha utilizado una medida de la pérdida de ganancia potencial (C_I y C_F) como criterio para evaluar el impacto de $G \times A$ (Matheson y Raymond, 1984). Se redujeron los valores de C_I y C_F en la mayoría de las variables al eliminar las nueve familias inestables y que no hayan exhibido promedios superiores, con excepción de la conformación a 4 y 5 años, verticilos evaluado, y rectitud_1 a los cinco años, debido a la disminución de h^2_i y r_B , reportados en el Cuadro 3.2.

Cuadro 2.3. Estimación de pérdidas del potencial de ganancia genética (%) para la selección masal (C_I) y selección familiar (C_F) en las variables evaluadas a los cuatro años y en las características de crecimiento (altura, diámetro, volumen) a los cinco años, debidas a la IGA al incluir en el análisis 90 familias, y al excluir a las 4 y 9 familias más interactivas en volumen con base en los valores de ecovalencia (W_i).

Familias incluidas	Altura_4		Vert_4		Confor_4		Altura_5		Diam_5		Volumen_5	
	CI	CF	CI	CF	CI	CF	CI	CF	CI	CF	CI	CF
90	0.62	5.62	0.19	1.07	0.55	6.46	0.44	4.24	0.73	9.18	1.04	13.00
86	0.45	3.90	0.17	1.02	0.67	7.93	0.27	2.40	0.38	4.43	0.47	5.41
81	0.56	4.76	0.03	0.18	0.73	8.63	0.26	2.27	0.35	3.97	0.38	4.10

Vert= verticilos; Confor= conformación; Diam= diámetro.

En las variables donde hubo una reducción de las pérdidas en la ganancia genética potencial, los valores disminuyeron de 0.00 a 0.56 % en la selección masal y de 0.00 a 4.76 % en la selección familiar, al incluir 81 familias en los análisis (Cuadro 3.3 y Cuadro 3.4).

Las pérdidas en la ganancia genética potencial son mayores al incluir el total de familias en los análisis de varianza debido a la presencia de familias inestables; para la selección masal oscilan entre 0.00 a 1.04 %, y para la selección familiar varían de 0.00 a 13 %. Pérdidas mayores a 5 % están por arriba del nivel de aceptación de acuerdo con Matheson y Raymond (1984). En las variables de crecimiento, las cuales son de mayor importancia económica, las ganancias genéticas potenciales aumentaron conforme se elimina familias interactivas. La pérdida de ganancia potencial para dichas variables se reduce; especialmente en volumen de 1.04 a 0.38 % en la selección masal, y del 13 al 4 % en la selección familiar (Cuadro 3.3). Por efectos del GxA se reduce la heredabilidad estimada, la correlación genética *Tipo B* y la respuesta a la selección

en el desempeño de las familias entre ambientes (White *et al.*, 2007), por lo que la interacción GxA se reconocen como un problema potencialmente serio en la selección de genotipos (Kundul *et al.* 1998).

Cuadro 2.4. Estimación de pérdidas del potencial de ganancia genética (%) para la selección masal (C_I) y selección familiar (C_F) en las variables diámetro y ángulo de ramas, verticilos, conformación, y rectitud evaluada a los cinco años, debidas a la GxA al incluir en el análisis 90 familias y al excluir a las cuatro y nueve familias más interactivas en volumen con base en los valores de ecovalencia (W_i).

Familias incluidas	DRama		ARama		Vert		Confor		Rect_1		Rect_2	
	CI	CF	CI	CF	CI	CF	CI	CF	CI	CF	CI	CF
90	0.00	0.00	0.05	0.45	0.31	2.29	0.04	0.39	0.80	7.85	0.00	0.00
86	0.00	0.00	0.16	1.45	0.30	2.41	0.05	0.42	0.68	6.64	0.00	0.00
81	0.00	0.00	0.03	0.26	0.41	3.32	0.14	1.31	0.80	8.00	0.00	0.00

DRama= diámetro de rama; ARama= ángulo de rama; Vert= verticilos; Confor= conformación; Rect_1= rectitud bajo el primer método de evaluación; Retc_2= rectitud bajo el segundo método de evaluación.

Al identificar el 20 % del número total de familias más productivas en volumen (por ser la variable base para identificar genotipos superiores) como parte de una selección teórica para la población de mejoramiento del ensayo de progenie analizado, se obtuvo una media de 1.547 dm^3 . El promedio en volumen para la población original fue de 1.130 dm^3 , lo cual representa un diferencial de selección de 0.417 dm^3 y demuestra el beneficio significativo a partir del primer ciclo de mejoramiento, y que, con base en los parámetros genéticos obtenidos en la presente investigación, se logra aumentar la ganancia en los promedios en la mayoría de las variables evaluadas. Frecuentemente las ganancias genéticas en edades jóvenes están altamente

correlacionadas con las ganancias obtenidas a la edad de rotación (Wu, 1999); aun así, se recomienda continuar las evaluaciones a edades posteriores.

2.5.4 Implicaciones para el programa de mejoramiento genético

Un denominador común en el inicio de los programas de mejoramiento genético es el comportamiento inestable de los genotipos en distintos ambientes, lo cual dificulta el identificar un criterio de selección adecuado (Molina, 1992). Sin embargo, se pueden hacer coincidir las poblaciones con las condiciones ambientales específicas para optimizar el crecimiento, la calidad de la madera y del fuste de los árboles (Li *et al.*, 2017).

A pesar de las diferencias ambientales del suelo y exposición del terreno, la interacción genotipo x ambiente y la pérdida de ganancia genética resultaron bajos en el presente estudio y la eliminación de un número reducido de familias inestables provocan el aumento de la correlación genética *Tipo B* y la reducción en las pérdidas de ganancia genética potencial (White *et al.*, 2007). De modo que no es óptimo llevar a cabo la regionalización de mejoramiento considerando los costos y las ganancias genéticas pronosticadas para las variables; el manejo de una zona de mejoramiento resultaría la opción más redituable.

A pesar de que los genotipos eliminados del análisis fueron seleccionados con base en los valores de estabilidad de W_i y al promedio familiar para la variable volumen, se resalta que el volumen de fuste como criterio único de selección provoca impactos positivos y algunos negativos en las variables. Esto se debe a la estructura de las heredabilidades y correlaciones genéticas, así como a las diferencias de los efectos de la interacción genotipo x ambiente con relación a los rasgos en cuestión (Li *et al.*, 2017; Valencia y Vargas, 2001; Vallejos *et al.*, 2010). Las familias interactivas en volumen no coinciden de forma exacta con los genotipos a excluir en base a los valores de W_i y del promedio familiar para el resto de las variables (Codesido y Fernández, 2008).

Dado que el aumento en volumen es de alto valor económico, es conveniente utilizarlo como base para identificar genotipos inestables, y aunque haya consecuencias negativas en otras variables, el impacto económico de los efectos negativos no se considera grave, pues el incremento en volumen compensará la disminución en calidad de fuste y de ramaje (Valencia y Vargas, 2001), que en este estudio no fue de gran cuantía. Es importante reconocer que, con base en los resultados, no se logran identificar familias estables para todas las variables (Baltunis *et al.*, 2010), por lo que se incluyen familias con nivel moderado o alto de interacción para ciertas características, pero con rendimiento promedio superior para volumen en ambos sitios.

De igual forma, se destaca que la eficacia de la selección de un rasgo para obtener ganancias genéticas en más de un entorno es proporcional a la correlación genética y la heredabilidad general del rasgo entre los ambientes (Falconer y Mackay 1996), de modo que la ganancia genética esperada para el volumen (rasgo de uso para seleccionar genotipos), aumentará conforme las heredabilidades y las correlaciones genéticas *Tipo B* aumenten en cada ciclo de mejoramiento (Molina, 1992; Pswarayi *et al.*, 1997).

La importancia de interacción GxA también varía con relación a los genotipos, en este caso, con las familias de medios hermanos (Morgenstern, 1978), y los resultados permiten aseverar que los genotipos identificadas como estables lo son con relación a los demás comprendidos en el ensayo, sin seguridad de que resulten estables si se evalúan dentro de otro conjunto de genotipos. En caso de evaluarse procedencias, familias de hermanos completos o clones pueden diferir los valores de GxA (Alia *et al.*, 1995; Dvorak *et al.*, 1996). La determinación de genotipos superiores depende así mismo del ambiente de establecimiento (Codesido y Fernández, 2008; Pswarayi *et al.*, 1997; Salaya *et al.*, 2012), por lo que el cambio en las condiciones edáficas u otro factor ambiental provocaría cambios en las estimaciones de la interacción genotipo x ambiente.

2.6. CONCLUSIONES

A pesar de la homogeneidad en las condiciones climáticas se encontraron valores bajos en h^2_i para todas las variables y valores de interacción genotipo ambiente altos en diámetro y volumen a los cinco años.

De los parámetros de estabilidad empleados para detectar a las familias inestables, el método W_i fue más adecuado ya que mostró valores de h^2_i y r_B mayores en análisis conjunto, a comparación de los valores obtenidos con los b_i y S_{4i} . Los valores de jerarquización de la interacción de cada familia establecida por W_i , y la productividad familiar en volumen para los dos sitios, resultaron útiles para identificar las familias a excluir en un programa de mejoramiento genético de *Pinus greggii* var. *australis* en San Miguel Achiutla, Oaxaca.

La eliminación de las nueve familias con base en volumen del fuste a los cinco años, influyó positivamente en la mayoría de las variables, ya que aumentó el valor de h^2_i y de r_B , aunque no para conformación a los 4 y 5 años, número de verticilos y rectitud_1 a los cinco años. La selección masal y familiar con las 90 familias evaluadas ocasionaría una pérdida de la ganancia genética hasta 1.04 y 13 % para C_I y C_F respectivamente, en función de la característica. Al excluir del análisis al 10 % de las familias más inestables, la pérdida en ganancia genética se reduce de manera importante, con excepción de las variables en donde disminuyó r_B .

2.7 LITERATURA CITADA

- Alia, R., L. Gil and J. A. Pardos. 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. Provenances on 5 locations in Central Spain. *Silvae Genetica* 44: 2-5.
- Baltunis, B. S., W. J. Gapare and H. X. Wu. 2010. Genetic Parameters and Genotype by Environment Interaction in *Radiata* Pine for Growth and Wood Quality Traits in Australia. *Silvae Genetica* 59: 113-124.
- Belaber, E. C., M. E. Gauchat, H. D. Reis, N. M. Borralho and E. P. Cappa. 2018. Genetic parameters for growth, stem straightness, and branch quality for *Pinus elliottii* var. *elliottii* × *Pinus caribaea* var. *hondurensis* F1 Hybrid in Argentina. *Forest Science* 64: 595-608.
- Burdon, R. D. 1977. Genetic correlation as a concept for studying genotype-environment interaction in forest tree breeding. *Silvae Genetica* 26: 168-175.
- Codesido S., V. y J. Fernández L. 2008. Interacción familia x sitio para *Pinus radiata* D. Don en Galicia. Implicaciones en el plan de mejora de la especie. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 24: 21-26.
- Dvorak, W. S., J. E. Kietzka, J. K. Donahue, G. R. Hodge and T. K. Stanger. 2000. *Pinus greggii*. In: Conservation and Testing of Tropical and Subtropical Forest Tree Species. CAMCORE Cooperative. College of Natural Resources, North Carolina State University. Raleigh. N.C. pp: 52-73.
- Dvorak, W. S. and J. K. Donahue. 1992. CAMCORE Cooperative Research Review 1980-1992. Department of Forestry, College of Forestry Resources. North Carolina State University. Raleigh. N.C. USA. 93 p.
- Dvorak, W. S., J. E. Kietzka and J. K. Donahue. 1996. Three-year survival and growth of provenances of *Pinus greggii* in the tropics. *Forest Ecology and Management* 83: 123-131.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996. Introduction Quantitative Genetics. Addison Wesley Longman Limited, Edinburgh. 484 p.
- Falkenhagen, E. R 1985. Genotype by environment interactions in South African pine progeny trials: Implications for tree breeding. *South African Forestry Journal* 135: 53-60.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2010. Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2010: Informe Nacional México. Departamento Forestal, FAO. Roma, Italia. 99 p.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2014. El estado de los recursos genéticos forestales en el mundo. Síntesis informativa. Comisión de Recursos Genéticos para la Alimentación y la Agricultura. 16 p.
- Finaly, D. W. and G. N. Wilconson. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Australian Journal of Agricultural Research* 14: 742-754.
- Gapare, W. J., M. Ivković, G. W. Dutkowski, D. J. Spencer, P. Buxton and H. X. Wu. 2012. Genetic parameters and provenance variation of *Pinus radiata* D. Don. 'Eldridge collection' in Australia 1: Growth and form traits. *Tree Genetics and Genomes* 8: 391-407.

- García M., A., P. Tenorio L. y J. Reyes. S. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la Mixteca Alta, Oaxaca-Puebla, México. *Acta Botánica Mexicana* 27: 53-73.
- Guerrero A., R., E. Jiménez H. y H. Santiago R. 2010. La transformación de los ecosistemas de la Mixteca Alta Oaxaqueña desde el Pleistoceno Tardío hasta el Holoceno. *Ciencia y Mar* 40: 61-68.
- Gómez R., M., J. C. Soto C., J. A. Blanco G., C. Sáenz R., J. Villegas y R. Lindig C. 2012. Estudio de especies de pino para restauración de sitios degradados. *Agrociencia* 46: 795-807.
- Hanson, W.D. 1970. Genotypic stability. *Theoretical and Applied Genetics* 40: 226-231.
- Hill, J., H. C. Becker and P. M. A. Tigerstedt. 1998. *Quantitative and Ecological Aspects of Plant Breeding*. Chapman & Hall. London. United Kingdom. 275 p.
- Hodge, G. R. and W. S. Dvorak. 2012. Growth potential and genetic parameters of four Mesoamerican pines planted in the Southern Hemisphere. *Southern Forests* 74: 27-49.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2005. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos*, San Miguel Achiutla, Oaxaca. Clave geoestadística 20258. 9p
- Isik, K. and J. Kleinschmit. 2003. Stability-related parameters and their evaluation in a 17 years old Norway spruce clonal test series. *Silvae Genetica* 52: 3-4.
- Kanzler, A. 2002. *Genotype x Environment Interaction in Pinus patula and its Implications in South Africa*. Thesis Doctor of Philosophy. Department of Forestry. North Carolina State University Raleigh, NC. 249 p.
- Kundul, S. K., Q. N. Islam, C. J. S. K. Emmanuel and P. M. A. Tigerstedt. 1998. Observations on genotype x environment interactions and stability in the international neem (*Azadirachta indica* A. Juss.) provenance trials in Bangladesh and India. *Forest Genetic* 5: 85-96.
- Li, Y., J. Xue, P. W. Clinton and H. S. Dungey. 2015. Genetic parameters and clone by environment interactions for growth and foliar nutrient concentrations in radiata pine on 14 widely diverse New Zealand sites. *Tree Genetics and Genomes* 11:1-16.
- López U., J. y A. Muñoz O. 1991. Selección familiar por tolerancia a sequía en *Pinus greggii* Engelm. I. Evaluación en plántula. *Agrociencia* 2: 111-123.
- Li, Y., M. Suontama, R. D. Burdon and H. S. Dungey. 2017. Genotype by environment interactions in forest tree breeding: review of methodology and perspectives on research and application. *Tree Genetics and Genomes* 13: 60.
- Morales G., E., J. López U., J. J. Vargas H., C. Ramírez H. y A. Gil M. 2013. Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36: 155-162.
- Jiménez, P. y C. Collada C. 2000. Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y su uso en los programas de conservación. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 2: 237-248.

- Matheson, A. C. and A. Raymond. 1984. The impact of genotype x environment interactions on Australian *Pinus radiata* breeding programs. *Australian Forest Research* 14: 11-25.
- Molina G., J. D. 1992. *Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (Algunas Implicaciones en Genotecnia)*. AGT Editor. México, D. F. 349 p.
- Morgenstern, E. K. 1978. Range-wide genetic variation in black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 8: 463-473.
- Pswarayi, I. Z., R. D. Barnes, J. S. Birks, and P. J. Kanowski. 1997. Genotype-environment interaction in a population of *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*. *Silvae Genetica* 46: 35-40.
- Ramírez H., C., J. J. Vargas H. y J. López U. 2005. Distribución y conservación de las poblaciones naturales de *Pinus greggii*. *Acta Botánica Mexicana* 72: 1-16.
- Roth, B. E., E. J. Jokela, T. A. Martin, D. A. Huber and T. L. White. 2007. Genotype × environment interactions in selected loblolly and slash pine plantations in the southeastern United States. *Forest Ecology and Management* 238: 175-188.
- Salaya D., J. M., J. López U. y J. J. Vargas H. 2012. Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia* 46: 519-534.
- SAS (Statistical Analysis System) Institute. 2002. SAS/STAT Computer Software. Release 9.00. SAS Institute Inc. Cary.
- Shelbourne, C. J. A. 1972. Genotype-environment interaction: its study and its implications in forest tree improvement. In: *Proceedings of the IUFRO Genetics – SABRAO (Eds.)*. Tokyo, Japan. pp:1-28.
- Skröppa, T. 1984. A critical evaluation of methods available to estimate the genotype x environment interaction. *Studia Forestalia Suecica* 166: 3-14.
- Valencia M., S. y J. J. Vargas H. 2001. Correlaciones genéticas y selección simultánea del crecimiento y densidad de la madera en *Pinus patula*. *Agrociencia* 35: 109-120.
- Valencia M., S., M. V. Velasco G., M. Gómez C., M. Ruiz M. y M. A. Capó A. 2006. Ensayo de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. en dos localidades de la Mixteca Alta de Oaxaca, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29: 27-32.
- Vallejos, J., Y. Badilla, F. Picado y O. Murillo. 2010. Metodología para la selección e incorporación de árboles plus en programas de mejoramiento genético forestal. *Agronomía Costarricense* 34: 105-119.
- Vargas H., J. J., W. T. Adams and D. G. Joyce. 2003. Quantitative genetic structure of stem form and branching traits in Douglas-fir seedlings and implications for early selection. *Silvae Genetica* 52: 36-44.
- Vargas H., J. J. y A. Muñoz O. 1988. Resistencia a sequía II. Crecimiento y supervivencia en plántulas de cuatro especies de *Pinus*. *Agrociencia* 72: 197-208.
- Vázquez C., I., J. A. Prieto R., M. A. López L., C. Wehenkel, P. A. Domínguez C. and F. E. Muñoz S. 2018. Growth and survival of a plantation of *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. var.

- greggii under different fertilization treatments. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 24: 251-264.
- Salazar G., J. G., J. J. Vargas H., J. J. Mata, J. D. Molina Galán, C. Ramírez H. y J. López Upton. 1999. Variación en el patrón de crecimientos en altura de cuatro especies en edades tempranas. *Madera y Bosques* 5: 19-34.
- White, T. L., W. T. Adams and D. B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CABI Publishing. Cambridge, MA, USA. 682 p.
- Wricke, G. 1962. Über eine methode zur erfassung der ökologischen streubreite in feldversuchen. *Zeitung für pflanzenzüchtung* 47: 92-96.
- Wu, H. X. 1999. Study of early selection in tree breeding. II. Advantage of early selection through shortening the breeding cycle. *Silvae Genetica* 48: 78-83.
- Yamada, Y. 1962. Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. *Japanese Journal of Genetics* 3: 498-509.
- Yang, R. C. 2010. Towards understanding and use of mixed-model analysis of agricultural experiments. *Canadian Journal of Plant Science* 90: 605-627.
- Zas R., E. Merlo, and J. Fernández López. 2004. Genetic parameter estimates for maritime pine in the Atlantic coast of north-west spain. *Forest Genetics* 11: 45-53.
- Zobel, B. J. y T. J. Talbert. 1988. *Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales*. Editorial Limusa. México. 545 p.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

La pérdida y la degradación de bosques siguen siendo factores de importante preocupación, a pesar de los enormes esfuerzos realizados para llegar a la ordenación forestal sostenible, por lo que los estudios de variación y diversidad genética forestal son el medio para afrontar los desafíos ambientales (FAO, 2014; Guerrero et al., 2010). El valor económico (para madera y leña), el valor de conservación (su degradación genética y valor científico) y ambiental (protección de suelo y fertilidad del suelo) fueron las principales razones para clasificar a *Pinus greggii* var. *australis* como especie prioritaria para iniciar un programa de mejoramiento genético en la Mixteca Oaxaqueña (FAO, 2014).

En el ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en San Miguel Achiutla, Oaxaca se estimaron los parámetros genéticos entre las características de interés con la intención de tomar las decisiones sobre los caracteres que se deben enfatizar para los métodos de selección más eficientes a desarrollar en las próximas evaluaciones, optimizar las ganancias genéticas a corto y a largo plazo y desarrollar adecuadamente las bases para el programa de mejoramiento genético.

Con base en el valor de heredabilidad (h^2_i), de los coeficientes de variación genética aditiva CV_{GA} y las correlaciones genéticas (r_g) en volumen mostradas en el capítulo II, se definió que esta variable puede ser el criterio para realizar la selección de genotipos superiores a edad temprana; presenta mayor control genético, mayor variabilidad genética aditiva que garantiza un avance en la ganancia genética y posee correlación de efecto positivo con el resto de las variables evaluadas. Los valores superiores en los promedios y heredabilidades para los caracteres en el sitio 2, así como la presencia de asociaciones genéticas opuestas en magnitud y en sentido de la correlación dependiendo el sitio de evaluación, analizadas en el Capítulo II,

refleja la presencia de interacción genotipo x ambiente. En el análisis en conjunto de ambos sitios evaluado en el Capítulo III, se identificaron valores bajos de r_B para diámetro y volumen, por lo que el efecto de la interacción GxA fue más importante en tales características ($r_B < 0.5$). El volumen tuvo variación genética considerable de acuerdo con los valores de CV_{GA} , por tanto, hay oportunidad de obtener buena ganancia genética por la selección de familias productivas en base a dicha característica, sin embargo, la existencia de interacción familia-sitio en volumen y diámetro refleja la importancia de los estudios en sitios contrastantes.

El volumen se utilizó para identificar las familias más inestables comparando tres métodos de estabilidad. La ecovalencia reflejó valores mayores en heredabilidad y r_B , por lo que, con base en dicho método, se identificaron las familias a eliminar de acuerdo con sus valores de ecovalencia y promedios en volumen en ambos sitios.

El impacto de la exclusión en dichas familias fue positivo en el resto de las variables al reducirse las pérdidas potenciales genéticas y aumentar los valores de r_B , con excepción de conformación evaluada a los cuatro y cinco años, así como los verticilos y la rectitud 2 evaluada a los cinco años, en los cuales, inclusive los valores de las pérdidas potencial genéticas aumentaron y r_B disminuyó. Esto se debe al nivel de discrepancia en la jerarquización de estabilidad a las familias asignadas en las variables obtenidas por W_i , es decir, familias que fueron interactivas en volumen, no fueron las familias interactivas asignadas en las tres variables mencionadas, ocasionando que no haya una reducción en las varianzas de la interacción genotipo x ambiente.

En la presente investigación se compararon dos métodos para evaluar la conformación y rectitud de fuste. Se recomienda que la conformación sea evaluada por dos observadores; y la rectitud presenta mejores valores en los parámetros genéticos con la evaluación basada en un puntaje subjetivo general.

Aunque seleccionar con base en el crecimiento en volumen mostró una mejoría baja en los parámetros genéticos y en las ganancias genéticas para el resto de las variables, es posible obtener beneficios a mediano y largo plazo ya que se incluye la evaluación de muchos genotipos, lo cual permite incrementar la intensidad de selección, y se conserva en cierto grado la diversidad genética en el ensayo, de tal modo que se puedan incorporar en el futuro nuevos caracteres en las poblaciones de mejoramiento genético (FAO, 2010).

La producción del germoplasma de mayor calidad genética destinada a las plantaciones implica cierta rigurosidad en el proceso de selección (individuos de rendimiento y estabilidad alta), y se considera que la rigurosidad es proporcional a la ganancia genética que se alcanzará, por lo que la estrategias de mejoramiento genético no sólo debe velar por obtener ganancias de corto plazo, sino también por conservar una amplia variabilidad genética para satisfacer las necesidades futuras del programa de mejora (White *et al.*, 2007).

Se podrán mejorar otras características de interés considerando que el proyecto de mejoramiento genético sea de largo plazo, de modo que los desafíos ambientales pueden cambiar en un período de tiempo relativamente corto, por lo que pueden requerirse nuevos criterios de selección en cada generación (FAO, 2010) como la resistencia a plagas y enfermedades, la forma de los árboles (que afecta a la calidad de las trozas), variación en la germinación, el potencial de producción de semillas que aporta conocimientos sobre la fertilidad y viabilidad de las semillas de cada progenitor, entre otros. La evaluación de variables de interés se realizará siempre y cuando las evaluaciones se equilibren en cuanto a los beneficios obtenidos, ya que características como la densidad de la madera pueden mostrar mayores heredabilidades que las tasas de crecimiento (Zobel y Talbert, 1988), pero tiende a ser inferior la variación fenotípica, encima de los costos adicionales de medición.

La evaluación requiere una estimación precisa de los valores promedios de cada familia para detectar diferencias entre ellas. De modo que la calidad (precisión) de la información obtenida en el ensayo estuvo en función del diseño experimental utilizado. En la presente investigación, se incluyeron 90 familias con una repetición por parcela, por lo que la extensión del área por bloque y la heterogeneidad ambiental aumentaron considerablemente. Con la intención de separar la variación ambiental de la genética de forma más precisa, y que los valores de los parámetros genéticos aumenten, se analiza que el utilizar un diseño experimental incompleto en el ensayo establecido en San Miguel Achiutla, Oaxaca, hubiera sido mejor opción. La eficiencia depende de muchos factores, incluyendo la variabilidad del sitio, el número y tamaño de las familias consideradas en el ensayo y los costos involucrados (White *et al.*, 2007), por lo que el diseño experimental aleatorio resultó una opción viable en la localidad.

Los resultados forman parte de una evaluación temprana, por lo que no es todavía adecuado disponer del mejor material hasta las evaluaciones finales en donde se realice aclareo genético (8 años de edad aprox.), ya que mientras el programa se desarrolla, se debe usar la mejor fuente de semilla o material de plantación disponible en cada evaluación, según lo indiquen los resultados preliminares de los ensayos. Este primer informe sobre la evaluación genética de las familias de *Pinus greggii* var. *australis* establecidas en San Miguel Achiutla, Oaxaca, constituye un paso importante hacia la construcción de la base de información necesaria para la producción de una población base para el siguiente ciclo de selección y cruzamiento, y así permitir la continuidad del programa genético a largo plazo.

Literatura citada

- Alia, R., L. Gil and J. A. Pardos. 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. Provenances on 5 locations in Central Spain. *Silvae Genetica* 44: 2-5.
- Baltunis, B. S., W. J. Gapare and H. X. Wu. 2010. Genetic Parameters and Genotype by Environment Interaction in Radiata Pine for Growth and Wood Quality Traits in Australia. *Silvae Genetica* 59: 113-124.
- Belaber, E. C., M. E. Gauchat, H. D. Reis, N. M. Borralho and E. P. Cappa. 2018. Genetic parameters for growth, stem straightness, and branch quality for *Pinus elliottii* var. *elliottii* × *Pinus caribaea* var. *hondurensis* F1 Hybrid in Argentina. *Forest Science* 64: 595-608.
- Burdon, R. D. 1977. Genetic correlation as a concept for studying genotype-environment interaction in forest tree breeding. *Silvae Genetica* 26: 168-175.
- Codesido S., V. y J. Fernández L. 2008. Interacción familia x sitio para *Pinus radiata* D. Don en Galicia. Implicaciones en el plan de mejora de la especie. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 24: 21-26.
- Dvorak, W. S., J. E. Kietzka, J. K. Donahue, G. R. Hodge and T. K. Stanger. 2000. *Pinus greggii*. In: Conservation and Testing of Tropical and Subtropical Forest Tree Species. CAMCORE Cooperative. College of Natural Resources, North Carolina State University. Raleigh. N.C. pp: 52-73.
- Dvorak, W. S. and J. K. Donahue. 1992. CAMCORE Cooperative Research Review 1980-1992. Department of Forestry, College of Forestry Resources. North Carolina State University. Raleigh. N.C. USA. 93 p.
- Dvorak, W. S., J. E. Kietzka and J. K. Donahue. 1996. Three-year survival and growth of provenances of *Pinus greggii* in the tropics. *Forest Ecology and Management* 83: 123-131.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction Quantitative Genetics*. Addison Wesley Longman Limited, Edinburgh. 484 p.
- Falkenhagen, E. R 1985. Genotype by environment interactions in South African pine progeny trials: Implications for tree breeding. *South African Forestry Journal* 135: 53-60.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2010. *Evaluación de los Recursos Forestales Mundiales 2010: Informe Nacional México*. Departamento Forestal, FAO. Roma, Italia. 99 p.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2014. *El estado de los recursos genéticos forestales en el mundo. Síntesis informativa*. Comisión de Recursos Genéticos para la Alimentación y la Agricultura. 16 p.
- Finaly, D. W. and G. N. Wilconson. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Australian Journal of Agricultural Research* 14: 742-754.
- Gapare, W. J., M. Ivković, G. W. Dutkowski, D. J. Spencer, P. Buxton and H. X. Wu. 2012. Genetic parameters and provenance variation of *Pinus radiata* D. Don. 'Eldridge

- collection' in Australia 1: Growth and form traits. *Tree Genetics and Genomes* 8: 391-407.
- García M., A., P. Tenorio L. y J. Reyes. S. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la Mixteca Alta, Oaxaca-Puebla, México. *Acta Botánica Mexicana* 27: 53-73.
- Guerrero A., R., E. Jiménez H. y H. Santiago R. 2010. La transformación de los ecosistemas de la Mixteca Alta Oaxaqueña desde el Pleistoceno Tardío hasta el Holoceno. *Ciencia y Mar* 40: 61-68.
- Gómez R., M., J. C. Soto C., J. A. Blanco G., C. Sáenz R., J. Villegas y R. Lindig C. 2012. Estudio de especies de pino para restauración de sitios degradados. *Agrociencia* 46: 795-807.
- Hanson, W.D. 1970. Genotypic stability. *Theoretical and Applied Genetics* 40: 226-231.
- Hill, J., H. C. Becker and P. M. A. Tigerstedt. 1998. *Quantitative and Ecological Aspects of Plant Breeding*. Chapman & Hall. London. United Kingdom. 275 p.
- Hodge, G. R. and W. S. Dvorak. 2012. Growth potential and genetic parameters of four Mesoamerican pines planted in the Southern Hemisphere. *Southern Forests* 74: 27-49.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2005. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, San Miguel Achiutla, Oaxaca*. Clave geoestadística 20258. 9p
- Isik, K. and J. Kleinschmit. 2003. Stability-related parameters and their evaluation in a 17 years old Norway spruce clonal test series. *Silvae Genetica* 52: 3-4.
- Kanzler, A. 2002. *Genotype x Environment Interaction in Pinus patula and its Implications in South Africa*. Thesis Doctor of Philosophy. Department of Forestry. North Carolina State University Raleigh, NC. 249 p.
- Kundul, S. K., Q. N. Islam, C. J. S. K. Emmanuel and P. M. A. Tigerstedt. 1998. Observations on genotype x environment interactions and stability in the international neem (*Azadirachta indica* A. Juss.) provenance trials in Bangladesh and India. *Forest Genetic* 5: 85-96.
- Li, Y., J. Xue, P. W. Clinton and H. S. Dungey. 2015. Genetic parameters and clone by environment interactions for growth and foliar nutrient concentrations in radiata pine on 14 widely diverse New Zealand sites. *Tree Genetics and Genomes* 11:1-16.
- López U., J. y A. Muñoz O. 1991. Selección familiar por tolerancia a sequía en *Pinus greggii* Engelm. I. Evaluación en plántula. *Agrociencia* 2: 111-123.
- Li, Y., M. Suontama, R. D. Burdon and H. S. Dungey. 2017. Genotype by environment interactions in forest tree breeding: review of methodology and perspectives on research and application. *Tree Genetics and Genomes* 13: 60.
- Morales G., E., J. López U., J. J. Vargas H., C. Ramírez H. y A. Gil M. 2013. Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36: 155-162.

- Jiménez, P. y C. Collada C. 2000. Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y su uso en los programas de conservación. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 2: 237-248.
- Matheson, A. C. and A. Raymond. 1984. The impact of genotype x environment interactions on Australian *Pinus radiata* breeding programs. *Australian Forest Research* 14: 11-25.
- Molina G., J. D. 1992. Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (Algunas Implicaciones en Genotecnia). AGT Editor. México, D. F. 349 p.
- Morgenstern, E. K. 1978. Range-wide genetic variation in black spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 8: 463-473.
- Pswarayi, I. Z., R. D. Barnes, J. S. Birks, and P. J. Kanowski. 1997. Genotype-environment interaction in a population of *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*. *Silvae Genetica* 46: 35-40.
- Ramírez H., C., J. J. Vargas H. y J. López U. 2005. Distribución y conservación de las poblaciones naturales de *Pinus greggii*. *Acta Botánica Mexicana* 72: 1-16.
- Roth, B. E., E. J. Jokela, T. A. Martin, D. A. Huber and T. L. White. 2007. Genotype × environment interactions in selected loblolly and slash pine plantations in the southeastern United States. *Forest Ecology and Management* 238: 175-188.
- Salaya D., J. M., J. López U. y J. J. Vargas H. 2012. Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia* 46: 519-534.
- SAS (Statistical Analysis System) Institute. 2002. SAS/STAT Computer Software. Release 9.00. SAS Institute Inc. Cary.
- Shelbourne, C. J. A. 1972. Genotype-environment interaction: its study and its implications in forest tree improvement. In: *Proceedings of the IUFRO Genetics – SABRAO (Eds.)*. Tokyo, Japan. pp:1-28.
- Skröppa, T. 1984. A critical evaluation of methods available to estimate the genotype x environment interaction. *Studia Forestalia Suecica* 166: 3-14.
- Valencia M., S. y J. J. Vargas H. 2001. Correlaciones genéticas y selección simultánea del crecimiento y densidad de la madera en *Pinus patula*. *Agrociencia* 35: 109-120.
- Valencia M., S., M. V. Velasco G., M. Gómez C., M. Ruiz M. y M. A. Capó A. 2006. Ensayo de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. en dos localidades de la Mixteca Alta de Oaxaca, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29: 27-32.
- Vallejos, J., Y. Badilla, F. Picado y O. Murillo. 2010. Metodología para la selección e incorporación de árboles plus en programas de mejoramiento genético forestal. *Agronomía Costarricense* 34: 105-119.
- Vargas H., J. J., W. T. Adams and D. G. Joyce. 2003. Quantitative genetic structure of stem form and branching traits in Douglas-fir seedlings and implications for early selection. *Silvae Genetica* 52: 36-44.
- Vargas H., J. J. y A. Muñoz O. 1988. Resistencia a sequía II. Crecimiento y supervivencia en plántulas de cuatro especies de *Pinus*. *Agrociencia* 72: 197-208.

- Vázquez C., I., J. A. Prieto R., M. A. López L., C. Wehenkel, P. A. Domínguez C. and F. E. Muñoz S. 2018. Growth and survival of a plantation of *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. var. *greggii* under different fertilization treatments. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 24: 251-264.
- Salazar G., J. G., J. J. Vargas H., J. J. Mata, J. D. Molina Galán, C. Ramírez H. y J. López Upton. 1999. Variación en el patrón de crecimientos en altura de cuatro especies en edades tempranas. *Madera y Bosques* 5: 19-34.
- White, T. L., W. T. Adams and D. B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CABI Publishing. Cambridge, MA, USA. 682 p.
- Wricke, G. 1962. Über eine methode zur erfassung der ökologischen streubreite in feldversuchen. *Zeitung für pflanzenzüchtung* 47: 92-96.
- Wu, H. X. 1999. Study of early selection in tree breeding. II. Advantage of early selection through shortening the breeding cycle. *Silvae Genetica* 48: 78-83.
- Yamada, Y. 1962. Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. *Japanese Journal of Genetics* 3: 498-509.
- Yang, R. C. 2010. Towards understanding and use of mixed-model analysis of agricultural experiments. *Canadian Journal of Plant Science* 90: 605-627.
- Zas R., E. Merlo, and J. Fernández López. 2004. Genetic parameter estimates for maritime pine in the Atlantic coast of north-west Spain. *Forest Genetics* 11: 45-53.
- Zobel, B. J. y T. J. Talbert. 1988. *Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales*. Editorial Limusa. México. 545 p.