



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO FORESTAL

**Parámetros genéticos e interacción genotipo x ambiente en
características de crecimiento en un ensayo de progenies
de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham.**

ERICK MORALES GONZÁLEZ

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

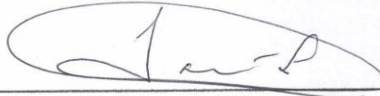
2012

La presente tesis, titulada: **Parámetros genéticos e interacción genotipo x ambiente en características de crecimiento en un ensayo de progenies de *Pinus patula* Schiede ex Schlttdl. et Cham.**, realizada por el alumno: **Erick Morales González**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS
FORESTAL**

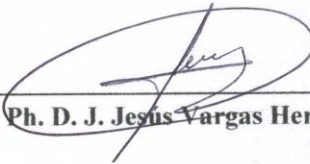
CONSEJO PARTICULAR

Consejero: _____



Ph. D. Javier López Upton

Asesor: _____



Ph. D. J. Jesus Vargas Hernández

Asesor: _____



Ph. D. Carlos Ramírez Herrera

Asesor: _____



Ph. D. Abel Gil Muñoz

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Enero de 2012.

PARÁMETROS GENÉTICOS E INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE EN CARACTERÍSTICAS DE CRECIMIENTO EN UN ENSAYO DE PROGENIES DE *PINUS PATULA* SCHIEDE EX SCHLTDL. *ET* CHAM.

Erick Morales González, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2012

Los programas de mejoramiento genético tienen la finalidad de producir semilla genéticamente superior para llevar a cabo plantaciones comerciales, o mejorar la supervivencia y adaptación de progenies en reforestaciones. En el año 2001, se inició un programa de mejoramiento con *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. *et* Cham. en la región de Aquixtla, Puebla. Como parte del mismo, en julio del 2005 se estableció un ensayo de progenies en dos sitios ubicados a diferente elevación ($S_1=2,660$ y $S_2=2,980$ m), con el objetivo de evaluar el desempeño de familias de polinización libre (medios hermanos), así como estimar algunos parámetros genéticos. En el ensayo se incluyeron 84 familias de medios hermanos con un diseño de bloques incompletos al azar con 20 repeticiones y parcelas de un árbol. A los cuatro años de edad se evaluó la altura (ALT), el diámetro del fuste a 0.30 m (D030), el número de verticilos (NV) y la supervivencia, y un año después se evaluó, además, el diámetro del fuste a 1.30 m (DN), y el volumen de madera (VOL). La supervivencia en S_1 (83%) fue mayor que en S_2 (66%), debido quizás a las temperaturas mínimas prevalecientes en cada sitio, ya que S_1 se encuentra a una altitud donde *P. patula* prospera mejor, mientras que S_2 se encuentra en un lugar más frío y con condiciones de suelo y clima menos favorables. A los cinco años de edad, ALT y DN promedio en S_1 fueron 76% y 112% mayores que en S_2 , y VOL promedio en S_1 fue cinco veces mayor que en S_2 (4.43 vs. 0.73 dm³). Las características evaluadas presentaron un mayor control genético en S_1 que en S_2 , con valores de heredabilidad individual (h^2_i) que fluctuaron entre 0.08 y 0.17 en S_1 y entre 0.04 y 0.13 en S_2 , debido posiblemente a la menor mortandad y mayor homogeneidad ambiental en S_1 . La heredabilidad de las medias de familia (h^2_f) fue ligeramente mayor que la h^2_i , con un patrón similar en los dos sitios; el control genético para ALT fue mayor que para D030, aunque en ambos casos aumentó con la edad. A partir de los datos en los dos sitios se estimaron las correlaciones tipo B para cada una de las características, como medida de la interacción genotipo-ambiente (IGA). Las correlaciones tipo B a los cuatro años de edad para las características ALT, D030 y NV fueron: 1.00, 0.67, 0.82, respectivamente; a los cinco años de edad para las características ALT, D030, DN, NV y VOL se encontraron valores de: 0.76, 0.52, 0.52, 0.75 y 0.46, respectivamente. El valor de r_B para las diferentes características se redujo con la edad; los valores para ALT y NV fueron mayores ($r_B \geq 0.75$) que para D030, DN y VOL ($r_B \leq 0.67$), lo que indica mayor IGA para estas últimas. Las diferencias en el comportamiento de las progenies en el crecimiento en diámetro y volumen del fuste en los dos sitios a esta edad sugieren considerar a los dos sitios de evaluación como ensayos independientes con fines de selección de los progenitores, e integrar dos poblaciones de mejora.

Palabras clave: *Pinus patula*, ensayo de progenies, mejoramiento genético, adaptación, interacción genotipo x ambiente, correlaciones genéticas tipo-B.

**GENETIC PARAMETERS AND GENOTYPE X ENVIRONMENT
INTERACTION IN GROWTH TRAITS IN A PROGENY TRIALS OF
PINUS PATULA SCHIEDE EX SCHLTDL. ET CHAM.**

Erick Morales González, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2012

Breeding programs aim to produce genetically superior seed to carry out commercial plantations, or improve survival and adaptation of progenies in reforestation programs. In 2001, a breeding program for *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. was started in the region of Aquixtla, Puebla. As a part of this program, in July 2005 a progeny trial was established on two sites located at different elevation ($S_1 = 2,660$ and $S_2 = 2,980$ m) to evaluate the performance of open-pollinated (half-sib) families and to estimate some genetic parameters. Each trial included 84 open-pollinated families in an incomplete random block design with 20 replications of single-tree plots. At age four, stem height (H) and diameter at 0.30 m (D030), number of whorls (NW) and survival were assessed, and one year after, stem diameter at breast height (DBH) and stem volume (VOL) were also measured. Tree survival was higher in S_1 (83%) than in S_2 (66%), due perhaps to the minimum temperatures prevailing at each site, since S_1 is located at an altitude where *P. patula* thrives best, while S_2 is in a cooler location with soil and weather conditions less favorable. At age five, average H and DBH in S_1 were 76% and 112% higher than in S_2 , and average VOL was five times higher in S_1 than in S_2 (4.43 vs. 0.73 dm³). All traits showed a higher genetic control in S_1 than in S_2 , with individual-tree heritability (h^2_i) values between 0.08 and 0.17 at S_1 and between 0.04 and 0.13 at S_2 , due probably to the lower mortality and higher environmental homogeneity in S_1 . Family-mean heritability (h^2_f) was slightly higher than h^2_i , with a similar pattern at both sites; genetic control for H was higher than for D030, but in both traits it increased with age. From the data at both sites, type-B genetic correlations (r_B) were estimated for each trait, as a measure of genotype-environment interaction (GEI). At four years, r_B correlations for H, D030 and NW were 1.00, 0.67 and 0.82, respectively, and at five years they were 0.76, 0.52, 0.52, 0.75 and 0.46, for H, D030, DBH, NW and VOL, respectively, so the value of r_B for the different traits decreased with age; r_B values for H and NW were higher ($r_B \geq 0.75$) than for D030, DN and VOL ($r_B \leq 0.67$), indicating greater GEI for the latter. The differences in the performance of progenies in growth of stem diameter and volume on the two sites at this age suggest considering the two test sites as independent tests for selection of parents, and integrate two breeding populations.

Keywords: *Pinus patula*, progeny test, genetic improvement, adaptation, genotype x environment interaction, type-B genetic correlations.

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por darme la fortaleza y paciencia en los momentos más difíciles de mi vida, así como darme la oportunidad de culminar mis estudios de Postgrado y poder obtener el grado de Maestro en Ciencias.

Al Colegio de Postgraduados, por aceptar me para realizar mis estudios de maestría, en especial al Programa Forestal, por contribuir en mi formación personal y profesional durante mi estancia.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por brindarme el apoyo de tener una beca durante los dos años de maestría, dándome la oportunidad de poder realizar estudios de Postgrado, asimismo, agradezco profundamente a cada uno de los mexicanos que de una manera u otra contribuyen con sus impuestos para mantener estas dependencias y escuelas donde estudiamos.

Al Dr. Javier López Upton, por la revisión de esta tesis, sus comentarios y enseñanza en el trabajo de investigación, también por su ayuda en la toma de datos y análisis de los mismos, por su amistad y compartir su valioso tiempo conmigo.

Al Dr. J. Jesús Vargas Hernández, por dedicar su tiempo para revisar este trabajo y contribuir con sus acertadas sugerencias para que esta investigación quedara de la mejor forma, así como por sus consejos y apoyo moral para terminar la tesis.

Al Dr. Carlos Ramírez Herrera, por dedicar su tiempo en la revisión de esta tesis y ayudarme en la toma de datos de campo, también por su amistad y apoyo moral brindado.

Al Dr. Abel Gil Muñoz, por su valiosa asesoría en la revisión de este trabajo, para que de una manera u otra contribuyera para realizar un buen trabajo en el proceso de investigación.

A los ingenieros, León Jorge Castaños Martínez y Salvador Castro Zavala, por permitir realizar la investigación del presente trabajo en su propiedad forestal, así como el apoyo en la toma de datos de campo del presente estudio.

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*”, pues ambos proyectos aportaron los recursos económicos para el desarrollo de esta investigación

A todos los profesores del Programa Forestal y de otros programas que de una manera u otra contribuyeron en mi formación académica, aportándome los conocimientos necesarios para desempeñarme de mejor manera en el área de Mejoramiento Genético Forestal.

A todos los compañeros de mi generación, así como todos los amigos conocidos durante mi estancia en el Colegio de Postgraduados, con quienes pase gratos momentos y por brindarme su amistad, así como a todos aquellos trabajadores y compañeros que me apoyaron en la toma de datos campo.

DEDICATORIAS

A mis padres:

Angélica Velasco García, Ma. Bertha González Velasco, Benjamín Morales Valdivies y

Juventino González Meza

Les dedico esta tesis por la fortuna de tener dos mamás y dos papás, por todo el amor y cariño que siempre me han demostrado, así como por todos los sabios consejos que me han dado tanto para mi persona como para mi formación profesional, y enseñarme que todo lo que uno se propone hacer, lo logra uno con una actitud positiva, humildad y dedicación ante las cosas que uno hace. Gracias papás por su gran apoyo tanto moral como económico para poder culminar mis estudios de maestría, que Dios me los bendiga.

A mis hermanos, Brizeida y Benjamín

Por su amistad y cariño que nos tenemos, pero sobre todo para demostrarles que no importa que tan difícil sea el camino que tengamos que recorrer en nuestras vidas, vale la pena luchar por nuestros sueños y convertirlos en realidad.

A mi esposa, Yansi Karina

Por todos los bellos momentos que hemos compartido juntos, por todo el amor que nos tenemos y por su apoyo moral brindado en los momentos más difíciles de mi vida, también por estar conmigo en las buenas y en las malas, así como por darme el más preciado tesoro que Dios le permitió, a mi hija Erika, las amo mis dos grandes amores.

A mi hija, Erika

Para ti mi princesa, te dedico esta tesis con todo mi amor y cariño que tengo desde que estabas en el vientre de tu mama y por ser mi motivación más grande que tengo en la vida para hacer las cosas de la mejor manera y agradezco a Dios por mandarme sana y salva un angelito maravilloso y espero que algún día te sientas orgulloso de mi y de tu madre, te amo mi princesita hermosa.

A mis suegros, Ma. Del Rosario y Emiliano

Por todo su amor y cariño que me han demostrado y por todos los consejos que me dieron para motivarme a terminar la maestría, gracias por todo, que Dios los bendiga.

A mi familia

Por todo el amor, cariño y consejos brindados a lo largo de mi vida, por eso este logro se la dedico a toda mi familia con todo mi amor y cariño, para demostrarles que no fue infructuoso el esfuerzo tan grande que hicieron mis padres para terminar la tesis y obtener el grado de Maestro en Ciencias.

A la familia Rodríguez Torres y Rodríguez Juárez

En especial para Armando y Vicenta e hijos, por compartir gratos momentos conmigo y por considerarme como parte de sus familias, por sus consejos y apoyo moral brindado durante mi estancia en el Colegio de Postgraduados, a ellos que Dios los bendiga.

A todos aquellos que se me escapan de la mente y que de una manera u otra me ofrecieron su apoyo, mil gracias.

Erick Morales González

CONTENIDO

RESUMEN GENERAL	i
GENERAL ABSTRACT	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
DEDICATORIAS	v
CONTENIDO	vii
LISTA DE CUADROS	ix
LISTA DE FIGURAS	x
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO I. PARÁMETROS GENÉTICOS DE <i>PINUS PATULA</i> EN UN ENSAYO DE PROGENIES ESTABLECIDO A DIFERENTE ELEVACIÓN	6
RESUMEN	6
SUMMARY	7
INTRODUCCIÓN	8
MATERIALES Y MÉTODOS	10
Material biológico	10
Variables evaluadas y análisis estadístico	10
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	15
Supervivencia y variación genética en el crecimiento de las plantas	15
Heredabilidades por sitio a nivel individual (h^2_i) y de medias de familia (h^2_f)	17
Correlaciones genéticas y fenotípicas por sitio	20
CONCLUSIONES	25
CAPÍTULO II. INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE EN EL CRECIMIENTO JUVENIL DE PROGENIES DE <i>PINUS PATULA</i>	26
RESUMEN	26
SUMMARY	27
INTRODUCCIÓN	28
MATERIALES Y MÉTODOS	31
Material biológico	31
Variables evaluadas y análisis estadístico	32

RESULTADOS Y DISCUSIÓN	36
Efecto del sitio de evaluación sobre las características de crecimiento de los árboles	36
Estabilidad genética entre sitios	37
Relación entre el desempeño de las familias y el origen de los árboles madre	40
Implicaciones para el programa de mejoramiento genético	42
Análisis gráfico de la interacción genotipo x ambiente	42
Respuesta esperada a la selección	44
CONCLUSIONES	46
CAPÍTULO III. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	47
LITERATURA CITADA	53
ANEXO	60

LISTA DE CUADROS

Cuadro		Pág.
I.1.	Valores promedio, mínimos y máximos para familias de <i>Pinus patula</i> por edad y sitio de evaluación, Chichicaxtla (2,600 m) y Sierra Mojada (2,980 m), Aquixtla, Pue.	16
I.2.	Coefficiente de variación genética, heredabilidades a nivel individual (h_i^2) y de medias de familias (h_f^2) por sitio para progenies de <i>Pinus patula</i> evaluadas en Aquixtla, Pue. a 4 y 5 años.	19
I.3.	Correlaciones genéticas (sobre la diagonal) y fenotípicas (debajo de la diagonal) entre todas las características evaluadas a 4 y 5 años de edad en un ensayo de progenies de <i>Pinus patula</i> establecido en Chichicaxtla (2,660 m), Aquixtla, Pue.	21
I.4.	Correlaciones genéticas (sobre la diagonal) y fenotípicas (debajo de la diagonal) entre todas las características evaluadas a 4 y 5 años de edad en un ensayo de progenies de <i>Pinus patula</i> establecido en Sierra Mojada (2,980 m), Aquixtla, Pue.	23
II.1.	Promedios por sitio y nivel de significancia (p) obtenido en el análisis de varianza combinado de las características de crecimiento evaluadas en 84 progenies de <i>Pinus patula</i> .	37
II.2.	Correlaciones genéticas tipo B (r_B) y componentes de varianza estimados (σ_f^2 y σ_{sf}^2) para las características de crecimiento de los árboles evaluadas a los cuatro y cinco años de edad en un ensayo de progenies de <i>Pinus patula</i> establecido en dos sitios a diferente elevación.	39
II.3.	Respuesta directa e indirecta a la selección en un ensayo de progenies de <i>Pinus patula</i> establecido en dos sitios a diferente elevación.	45

LISTA DE FIGURAS

Figura		Pág.
II.1.	Volumen promedio del fuste de las familias evaluadas en el sitio de Chichicaxtla (S_1) con relación a la elevación del sitio de origen del árbol madre.	41
II.2.	Volumen promedio del fuste de las familias evaluadas en el sitio de Sierra Mojada (S_2) con relación a la elevación del sitio de origen del árbol madre.	41
II.3.	Cambios en el desempeño en altura promedio a los cinco años de edad en 16 familias contrastantes con base en el desarrollo en Chichicaxtla (S_1), al ubicar su posición relativa en Sierra Mojada (S_2).	43
II.4.	Cambios en el desempeño en volumen promedio del fuste a los cinco años de edad en de 16 familias contrastantes con base en el desarrollo en Chichicaxtla (S_1), al ubicar su posición relativa en Sierra Mojada (S_2).	43

INTRODUCCIÓN GENERAL

El objetivo general de un programa de mejoramiento genético debe ser el manejo sostenible de la variación genética, con el fin de producir, identificar y multiplicar genotipos bien adaptados y con la calidad deseada para su plantación (Haines, 1994). Los programas también tienen la finalidad de producir semilla genéticamente mejorada, para establecer plantaciones comerciales y reforestaciones (White *et al.*, 2007). A corto plazo, la semilla requerida para tales acciones puede obtenerse a través de la recolecta de semilla de árboles selectos o en rodales semilleros y a largo plazo recurriendo a huertos semilleros establecidos con material sobresaliente (Zobel y Talbert, 1988; Clausen, 1990).

El mejoramiento genético puede conducirse a través de una amplia gama de métodos o técnicas, los cuales difieren en complejidad y costo (Daniel *et al.*, 1982). Los métodos pueden ser tan sencillos como el llevar a cabo buenas prácticas silvícolas, como lo es la selección de fenotipos selectos que funcionen como progenitores en las cortas de regeneración, hasta esfuerzos más sofisticados, que incluyen polinizaciones controladas o incluso técnicas de transformación genética (Clausen, 1990; van Frankenhuyzen y Beardmore, 2004). De estos métodos, los que han demostrado ser los más efectivos y económicos son la selección y cruzamiento de árboles selectos (Wright, 1964). En éstos la variación juega un papel fundamental, porque es la materia prima del mejoramiento genético (Nienstaedt, 1990a); en consecuencia, el mejorador forestal tiene que reconocerla, aislarla y reunirla en árboles deseables, los cuales podrá multiplicar sexual o asexualmente, y utilizarlos como recursos renovables (Libby, 1973; Nienstaedt, 1990b).

Las pruebas de progenies son de gran valor en un programa de mejoramiento genético forestal, pues constituyen la base para llevar a cabo una selección genética efectiva de los mejores progenitores; también generan elementos de apoyo para el manejo de huertos semilleros y proporcionan la información necesaria para conducir posteriores programas de mejoramiento forestal (Ditlevsen, 1980; Zobel y Talbert, 1988; Clausen, 1990). Al inicio de un programa de mejoramiento, estas pruebas sirven para evaluar el desarrollo de la progenie, y así calificar la calidad de los progenitores, los cuales fueron seleccionados en campo solo por su apariencia fenotípica (Quijada, 1980; Zobel y Talbert, 1988; Clausen, 1990). Estos ensayos también contribuyen a hacer más eficiente el proceso de mejora genética (Zobel y Talbert, 1988) y tienen varios objetivos dependiendo de la fase en que se encuentra un programa de mejoramiento genético. Entre los más comunes están el estimar heredabilidades, correlaciones genéticas y proveer estimaciones de la interacción genotipo x ambiente (Wright, 1964; Quijada, 1980; Clausen, 1990). Ésta última se refiere al comportamiento diferencial de los genotipos en diferentes condiciones ambientales (Carson *et al.*, 2000). Esto significa que progenitores selectos en un ambiente pueden no serlo en otro, por lo que es deseable que los genotipos superiores muestren estabilidad al usarse en diferentes ambientes; de otra forma las reforestaciones tendrán que hacerse con diferentes progenitores, impactando los costos asociados (Quijada, 1980; Zobel y Talbert, 1988; Falconer y Mackay, 1996).

Cuando existe una fuerte interacción genotipo-ambiente, el ambiente de evaluación afecta considerablemente los resultados obtenidos (McKeand *et al.*, 1997); por lo tanto, el nivel de precisión de los estimadores de parámetros tales como la heredabilidad y las correlaciones genéticas y fenotípicas también se verá afectado (Lambeth *et al.*, 1994). Por lo anterior, es de gran importancia estudiar la interacción genotipo-ambiente (Pswarayi *et al.*, 1997). Uno de los

métodos más usados es el de las correlaciones genéticas tipo B (r_B), las cuales estiman la correlación existente para una determinada característica entre cada par de ambientes (Dickerson, 1962; Yamada, 1962; Burdon, 1977). Los valores de las r_B varían de cero a uno, entre más próxima se encuentre a uno es mejor (White *et al.*, 2007), pues indicará que la expresión relativa de la característica es casi la misma en un determinado par de ambientes, sugiriendo que la interacción es pequeña y no biológicamente importante (White *et al.*, 2007). Cuando los valores de r_B son pequeños o más cercanos a cero, los genotipos se ven afectados de manera importante por el ambiente, y un genotipo que sobresale en un ambiente no necesariamente destaca en el otro y por lo tanto se da la interacción genotipo ambiente (White *et al.*, 2007). Shelbourne (1972) indicó que r_B con valores mayores a 0.67 indican una apropiada estabilidad genética, pero valores inferiores evidencian la presencia de interacción genotipo x ambiente.

En México, *Pinus patula* Schiede ex Schlechtendal *et* Chamisso se distribuye a lo largo de la Sierra Madre Oriental, desde aproximadamente los 17° hasta los 24° de latitud norte y entre los 96° y 100° de longitud oeste, y se encuentra principalmente en los estados de Hidalgo, Veracruz, Puebla, Oaxaca y Tlaxcala, y de manera esporádica en Querétaro y Tamaulipas, aunque también se le ha mencionado como nativo en Nuevo León y el estado de México (Perry, 1991). Es una especie endémica y valiosa en México por su velocidad de crecimiento y calidad de madera (Velázquez *et al.*, 2004), también por tener un alto potencial silvícola (Monroy, 1995) tanto en México como en el extranjero, caso de Sudáfrica, Zimbabwe, India, Colombia, Argentina y Australia (Gillespie, 1992). Esta conífera es considerada como una de las especies subtropicales más utilizadas en el mundo para

plantaciones forestales comerciales con fines de producción de madera en rollo y material para celulosa (Dvorak *et al.*, 2000).

Como especie exótica, en Sudáfrica se desarrollaron varias plantaciones de *P. patula* que se introdujeron en 1907 (Wormald, 1975), y hasta 1924 se empezó a producir semilla suficiente para llevar a cabo el establecimiento de plantaciones a gran escala; actualmente, es una de las especies más plantadas en ese país (Perry, 1991). Dado los buenos resultados que ésta tuvo en ese país y a la disponibilidad de semilla, su uso se extendió a otras regiones subtropicales de África, Asia y Sudamérica, así como en los países de Nueva Zelanda y Australia, lugares en los que se encontraron incrementos de 15 a 25 m³ha⁻¹ y en casos excelentes, de 36 hasta 40 m³ha⁻¹ (Wormald, 1975).

Debido a la importancia comercial de la especie tanto en México como en otros países, productores forestales de Aquixtla, Puebla, comenzaron por iniciativa propia en 2001-2002 un programa de mejoramiento genético con *P. patula* en sus terrenos forestales, que se extienden desde los 2,630 hasta los 3,170 m de altitud en 250 ha, con el propósito de aumentar la productividad sin afectar la adaptación de la especie. Para esto, en una etapa inicial (en el 2001), en sus propios terrenos seleccionaron fenotípicamente árboles superiores, considerando la rectitud, altura y volumen del fuste, la presencia de pocas ramas en éste y la sanidad. Con ellos se creó un huerto semillero asexual; al mismo tiempo se recolectó semilla y se estableció un ensayo de progenies (mismas familias) en dos distintas elevaciones (2660 y 2980 m) para valorar la calidad genética de los materiales incorporados en el huerto. Tal ensayo constituyó el objeto de estudio de la presente investigación, la cual tuvo como objetivos:

1. Determinar el comportamiento de las familias de medios hermanos establecidas en un ensayo de progenies en dos diferentes elevaciones, así como estimar parámetros genéticos útiles para el programa de mejoramiento.
2. Determinar la magnitud de la interacción genotipo x ambiente en diversas características de crecimiento juvenil de los árboles mediante el análisis de correlaciones genéticas tipo B (r_B), así como estimar las respuestas directas e indirectas a la selección, a partir de los datos recabados en el ensayo.

Los resultados de la investigación se presentan en dos capítulos; en el primero se expone el comportamiento de las características de crecimiento de las familias de medios hermanos estudiadas, evaluadas a los cuatro y cinco años de edad, y se muestran y analizan los parámetros genéticos estimados para cada atributo considerado: heredabilidad individual (h^2_i) y de las medias de familia (h^2_f), así como correlaciones genéticas y fenotípicas. En el segundo capítulo se analiza la estabilidad genética de las características estudiadas, para lo cual se discute el comportamiento de las correlaciones tipo B calculadas con la información de los dos sitios incluidos en el ensayo de progenies.

CAPÍTULO I. PARÁMETROS GENÉTICOS DE *PINUS PATULA* EN UN ENSAYO DE PROGENIES ESTABLECIDO A DIFERENTE ELEVACIÓN

RESUMEN

En el año 2001 se inició un programa de mejoramiento para *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. en la región de Aquixtla, Puebla; como parte del mismo, en julio del 2005 se estableció un ensayo de progenies en dos sitios ubicados a diferente elevación ($S_1=2,660$ y $S_2=2,980$ m), con el objetivo de determinar el desempeño de familias de polinización libre (medios hermanos), así como estimar algunos parámetros genéticos. En cada ensayo se incluyeron 84 familias de polinización libre en un diseño de bloques incompletos al azar con 20 repeticiones y unidades experimentales de una planta. A los cuatro años de edad se evaluó la altura (ALT), el diámetro del fuste a 0.30 m (D030), el número de verticilos (NV) y la supervivencia, y un año después se evaluó, además, el diámetro del fuste a 1.30 m (DN), y el volumen de madera (VOL). La supervivencia en S_1 (83%) fue mayor que en S_2 (66%), debido quizás a las temperaturas mínimas prevalecientes en cada sitio. A los cinco años de edad, la ALT y DN promedio en S_1 fueron 76% y 112% mayores que en S_2 , y el VOL promedio en S_1 fue seis veces mayor que en S_2 (4.43 vs. 0.73 dm³). Las características evaluadas presentaron un mayor control genético en S_1 que en S_2 , con valores de heredabilidad individual (h^2_i) que fluctuaron entre 0.08 y 0.17 en S_1 y entre 0.04 y 0.13 en S_2 , debido posiblemente a la menor mortandad y mayor homogeneidad ambiental en S_1 . La heredabilidad de las medias de familia (h^2_f) fue ligeramente mayor que la h^2_i , con un patrón similar en los dos sitios; el control genético para ALT fue mayor que para D030, aunque en ambos casos aumentó con la edad.

Palabras clave: *Pinus patula*, adaptación, ensayo de progenies, mejoramiento genético.

SUMMARY

In 2001 a tree breeding program for *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. was started in the region of Aquixtla, Puebla; as a part of this program, in July 2005 a progeny trial was established on sites located at a different elevation ($S_1 = 2,660$ and $S_2 = 2,980$ m), with the aim of determining the performance of open-pollinated (half-sib) families and to estimate some genetic parameters. Each trial included 84 open-pollinated families in an incomplete random block design with 20 replications of single-tree plots. At age four, stem height (H) and diameter at 0.30 m (D030), number of whorls (NW) and survival were assessed, and one year after stem diameter at breast height (DBH) and stem volume (VOL) were also measured. Tree survival was higher in S_1 (83%) than in S_2 (66%), due perhaps to the minimum temperatures prevailing at each site. At age five, average H and DBH in S_1 were 76% and 112% higher than in S_2 , and average VOL was six times higher in S_1 than in S_2 (4.43 vs. 0.73 dm³). All traits showed a higher genetic control in S_1 than in S_2 , with individual-tree heritability (h^2_i) values between 0.08 and 0.17 at S_1 and between 0.04 and 0.13 at S_2 , due probably to the lower mortality and higher environmental homogeneity in S_1 . Family-mean heritability (h^2_f) was slightly higher than h^2_i , with a similar pattern at both sites; genetic control for H was higher than for D030, but in both traits it increased with age.

Keywords: *Pinus patula*, adaptation, progeny test, genetic improvement.

INTRODUCCIÓN

Para el establecimiento de plantaciones forestales comerciales y de restauración es necesario contar con un abasto suficiente de germoplasma con calidad genética superior (Zobel y Talbert, 1988). La opción más adecuada es tener huertos semilleros con árboles mejorados genéticamente de individuos superiores, seleccionados con base en características fenotípicas de importancia económica, pero procurando escoger aquellos cuyo fenotipo sea atribuible en mayor grado a su constitución genética (White *et al.*, 2007). Por lo anterior, es fundamental determinar la calidad genética de las plantas que tales árboles seleccionados producen, a través de la evaluación del crecimiento de las progenies, preferentemente en los terrenos donde se establecerán las plantaciones (Clausen, 1990). Un ensayo de progenies es una evaluación de los progenitores con base en el comportamiento de su descendencia, y sirve para determinar el valor genético de los árboles inicialmente seleccionados, así como otros parámetros genéticos (Wright, 1964). Sin embargo, los ensayos de progenies son caros, y su costo aumenta conforme avanza la edad de los mismos, por lo que se practica la selección temprana (White *et al.*, 2007); esto es, evaluar a una edad anticipada una característica de manifestación precoz, que esté fuertemente correlacionada con un carácter de interés económico a la edad madura (Vargas y Adams, 1992; Wu, 1998).

En México, las evaluaciones a edad temprana en especies de pino han sido poco estudiadas (Sáenz *et al.*, 1994; Farfán *et al.*, 2002). La mejora de los pinos mexicanos ha sido realizada en otras regiones del mundo (Nyoka *et al.*, 1994; Dvorak *et al.*, 2000). *Pinus patula* Schiede ex Schlechtendal *et* Chamisso es una especie endémica y valiosa en México por su velocidad de crecimiento y calidad de madera (Velázquez *et al.*, 2004). Debido a su rápido

crecimiento logra crecer más de un metro de altura por año (Vela, 1980; Monroy, 1995); siendo considerada como una de las especies subtropicales más plantadas en el mundo para producción de madera en rollo y material para celulosa (Gillespie, 1992; Dvorak *et al.*, 2000). También se han encontrado incrementos de 15 a 25 m³ ha⁻¹ y en casos muy excelentes de hasta 36 m³ ha⁻¹ en áreas tropicales de África, Asia y Sudamérica, así como en países como Nueva Zelanda y Australia (Wormald, 1975). Dada la importancia comercial y ecológica de la especie en el estado de Puebla, productores forestales de Aquixtla, Pue., iniciaron un programa de mejoramiento genético con *P. patula*, con el propósito de aumentar la productividad sin afectar la adaptación de la especie en terrenos que se extienden de 2,630 a 3,170 m de altitud en 250 ha. Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue determinar el comportamiento de las familias de medios hermanos establecidas en un ensayo de progenies en dos diferentes elevaciones, así como estimar parámetros genéticos útiles para el programa de mejoramiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico

En la etapa inicial se seleccionaron fenotípicamente árboles superiores en una propiedad denominada Conjunto Predial, en un intervalo altitudinal que oscila entre 2,630 y 3,170 m sobre 250 ha, y se recolectó semilla de éstos para establecer un ensayo de progenies en dos sitios a diferente elevación (2,660 y 2,980 m). El germoplasma de polinización libre se recolectó en 84 árboles (lo que genera familias de medios hermanos) selectos de *Pinus patula* var. *patula* en rodales naturales del municipio de Aquixtla, Puebla. El ensayo de progenies se estableció en el mes de julio de 2005, con plántulas de seis meses de edad, en los parajes de Chichicaxtla, (19° 44' 10" N y 97° 58' 57" O, a una elevación de 2,660 m, exposición N) y Sierra Mojada (19° 42' 46" N y 97° 59' 21" O, a una elevación de 2,980 m, con exposición casi zenital). La plantación en los dos sitios se realizó a un espaciamiento de 2.5 x 2.5 m, en un diseño de bloques incompletos al azar, con 20 repeticiones, y con unidades experimentales (parcelas) de un árbol por familia. Debido a diferencias en el número de plantas producidas de cada familia, los últimos bloques en cada sitio no incluyeron a todas las familias seleccionadas, por lo que se estimó la media armónica del número de plantas por familia en cada ensayo. Se establecieron dos hileras de árboles como una franja de protección para propiciar competencia completa de todas las progenies en el ensayo.

Variables evaluadas y análisis estadístico

En los dos sitios se tomaron mediciones en los inviernos de 2009 y 2010 (temporada del año en que los árboles detienen su crecimiento, Greenwood, 1977), cuando los árboles tenían cuatro y cinco años de edad, respectivamente, a partir de la siembra en vivero.

Se midió la altura total del árbol (ALT) con una pértiga graduada en cm; el diámetro del tronco a 0.30 (D030) y a 1.30 m (DN) del suelo con un vernier digital, con aproximación a mm. El punto de medición en el tronco en 2009 se marcó con una tachuela para asegurar que la medición del año siguiente fuera en el mismo punto. Se contó el número de verticilos (NV) en cada árbol, y se evaluó la supervivencia como una característica binaria 0 (muerto) ó 1 (vivo), identificando la mortandad ocasionada por heladas en los años de medición, lo que ocurre después de eventos de baja temperatura y presentan un color rojo-marrón. Se calculó el volumen del fuste con corteza utilizando la ecuación para árboles jóvenes de *P. patula* (Carrillo *et al.*, 2004):

$$VOL = e^{-9.7688} (DN^2 * ALT)^{0.9451}$$

Donde: VOL: volumen del fuste con corteza (m³); DN: diámetro a la altura de 1.30 m (cm);

ALT: altura total del árbol (m); e: función exponencial.

En el sitio establecido a mayor elevación (Sierra Mojada), debido al menor crecimiento de los árboles, durante el 2009 no se pudo medir DN, y consecuentemente, tampoco se calculó el volumen a esa edad. Todas las variables se analizaron por sitio con el modelo lineal siguiente:

$$Y_{jk} = \mu + B_j + F_k + e_{jk}$$

Donde: Y_{jk} = Valor observado de la k -ésima familia en el j -ésimo bloque (repetición); μ = Media poblacional; B_j = Efecto fijo del j -ésimo bloque; F_k = Efecto aleatorio de la k -ésima familia \sim NID (0, σ_f^2); e_{jk} = Error experimental \sim NID (0, σ_e^2); $j = 1, 2, \dots, 20$; $k = 1, 2, \dots, 84$.

Los análisis estadísticos se hicieron con el paquete estadístico Statistical Analysis System (SAS Institute, 1988). Para determinar las diferencias entre familias en los valores promedio de altura, diámetro y volumen, y obtener los componentes de varianza σ^2_f y σ^2_e , se realizaron análisis de varianza con el procedimiento MIXED de SAS y el algoritmo de máxima verosimilitud restringida o REML (Littell *et al.*, 1996). Generalmente se presume que las familias de polinización libre representan familias de medios hermanos y que el componente de varianza de familias (σ^2_f) representa $\frac{1}{4}$ de la varianza genética aditiva (σ^2_A) (Falconer y Mackay, 1996). Esto sólo se cumple cuando los padres no están emparentados y la endogamia es cero; pero en la mayoría de los casos la correlación intra-clase de hermanos obtenidos por polinización libre es mayor de $\frac{1}{4}$ (Squillace, 1974). Un coeficiente de $\frac{1}{4}$ en esta situación ocasiona una sobrestimación de la varianza aditiva (σ^2_A), y por lo tanto de la heredabilidad y de la ganancia genética esperada (Namkoong, 1966). Por lo anterior, en este trabajo se empleó un coeficiente de determinación genética de 3 para el cálculo de la varianza genética aditiva, suponiendo que la correlación genética entre hermanos obtenidos por polinización libre es de $\frac{1}{3}$ (Campbell, 1986; Sorensen y White, 1988).

Con los componentes de varianza obtenidos se estimó la heredabilidad en sentido estricto, tanto a nivel individual (h^2_i) como de medias de familia (h^2_f) para todas las variables de crecimiento; para ello se emplearon las ecuaciones descritas por Falconer y Mackay (1996):

$$h^2_i = \sigma^2_A / (\sigma^2_f + \sigma^2_e) \text{ y } h^2_f = \frac{1}{4} \sigma^2_A / (\sigma^2_f + \sigma^2_e / n)$$

Donde: σ^2_A = varianza aditiva (estimada como $3\sigma^2_f$); σ^2_f = varianza de familias; σ^2_e = varianza del error; n = media armónica del número de plantas por familia en el ensayo. Para el ensayo de Chichicaxtla (S_1), la media armónica estimada en 2009 (4 años) para las variables ALT,

D030 y NV fue 9.44 árboles; en el 2010 (5 años) fue 9.42. Para DN y VOL el valor fue 9.35. En Sierra Mojada (S₂), la media armónica estimada para las variables antes descritas y en el mismo orden fue 8.29, 7.85 y 6.69 árboles, respectivamente.

También se calculó el error estándar de la heredabilidad [EE (h²)] utilizando la metodología de Dickerson (1969):

$$EE(h^2) = \sqrt{\frac{3^2 \text{Var}(\sigma_f^2)}{(\sigma_f^2 + \sigma_e^2)^2}}$$

Se calcularon las correlaciones genéticas y fenotípicas entre todas las características analizadas, tanto a la misma edad como a diferentes edades (entre 4 y 5 años de edad). Las correlaciones fenotípicas se estimaron como coeficientes de correlación de Pearson, usando el procedimiento CORR de SAS (SAS Institute, 1988). Para obtener las correlaciones genéticas $r_{g(x,y)}$ entre pares de variables se utilizó la fórmula indicada por Falconer y Mackay (1996):

$$r_{g(x,y)} = \frac{\text{Cov}_{f(x,y)}}{\sqrt{(\sigma_{f(x)}^2 \sigma_{f(y)}^2)}}$$

Donde: $\text{Cov}_{f(x,y)}$ es la covarianza entre la variable x y la variable y , evaluadas en un misma familia; $\sigma_{f(x)}^2$ y $\sigma_{f(y)}^2$ son las varianzas de familias para la variables x e y . La covarianza entre ambas variables se calculó con la fórmula descrita por White y Hodge (1989).

$$\text{Cov}_{f(x,y)} = \frac{\sigma_{f(x+y)}^2 - (\sigma_{f(x)}^2 + \sigma_{f(y)}^2)}{2}$$

Donde: $\sigma^2_{f(x+y)}$ es la varianza de familias para la variable $(x + y)$, obtenida de la suma de las dos variables involucradas. Asimismo, se calculó el error estándar de las correlaciones genéticas con la ecuación de Falconer y Mackay (1996).

$$EE(r_g) = 1 - r_g^2 \sqrt{\frac{EE(h_x^2)EE(h_y^2)}{2h_x^2h_y^2}}$$

El análisis de correlaciones genéticas requiere que ambas variables tengan el mismo número de observaciones; por ello, y considerando que entre las evaluaciones del 2009 y 2010 se murió un 1.5% de los árboles, para este análisis se empleó una base de datos depurada (esto es, conteniendo información solamente para los árboles que tenían datos para ambos años). No obstante, y con fines de comparación, la heredabilidad se calculó con la base de datos completa y la depurada.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Supervivencia y variación genética en el crecimiento de las plantas

La supervivencia promedio de los árboles en el ensayo de Chichicaxtla (2,660 m) a los cuatro años de edad fue de 83.3% (entre familias, de 57.1 a 100%); se registró un 1.12% de árboles muertos por frío (0 a 14.3% a nivel familias). En este sitio se encontraron diferencias a nivel de familias a los cuatro años de edad en ALT (probabilidad, $p=0.0014$) y NV ($p=0.0004$), mientras que para el D030 las diferencias fueron significativas con $p=0.0605$ (Cuadro I.1). A cinco años de edad las diferencias entre familias se incrementaron, encontrándose diferencias significativas en ALT ($p=0.0002$), D030 ($p=0.0139$), DN ($p=0.0011$), NV ($p=0.0001$) y VOL ($p=0.0004$). También se encontraron diferencias significativas en la supervivencia promedio a nivel de repetición ($p=0.0001$) pero no a nivel de familias ($p=0.2875$). Con relación a los árboles muertos por heladas no se encontraron diferencias significativas entre repeticiones ($p=0.1254$) ni entre familias ($p=0.1256$).

En Sierra Mojada (2,980 m) se tuvo un comportamiento distinto a Chichicaxtla, pues las condiciones ambientales adversas provocaron una mayor mortalidad y un crecimiento reducido de las plantas (Cuadro I.1), ocasionando que las diferencias entre familias fueran reducidas y no significativas. La supervivencia promedio de este ensayo a los cinco años de edad fue de 66.1%, oscilando entre 37.5% y 100% entre familias; el porcentaje de árboles muertos por frío fue de 6.2%, y varió desde cero hasta 26.7% entre familias. A los cuatro años de edad no se encontraron diferencias significativas entre familias para ALT, D030 y NV, (valores de p de 0.2533, 0.3846 y 0.4848, respectivamente). El mismo comportamiento se mantuvo a los cinco años para ALT, D030, DN, NV y VOL, (valores de p de 0.0510, 0.0998, 0.1225, 0.0627 y

0.1933, respectivamente). En cuanto a la supervivencia promedio se encontraron diferencias significativas a nivel de repetición ($p=0.0001$) y entre familias ($p=0.0115$). Con respecto a la cantidad de árboles muertos por frío, también hubo diferencias significativas a nivel de repetición ($p=0.0001$) pero no a nivel de familias ($p=0.1074$).

Cuadro I.1. Valores promedio, mínimos y máximos para familias de *Pinus patula* por edad y sitio de evaluación, Chichicaxtla (2,600 m) y Sierra Mojada (2,980 m), Aquixtla, Pue.

Sitio / parámetro	4 años			5 años				VOL (dm ³)	
	ALT (m)	D030 (cm)	NV	ALT (m)	D030 (cm)	DN (cm)	NV		
Chichicaxtla									
Media	2.86	5.62	8.2	3.85	7.44	4.53	10.8	4.43	
Promedio por familia	Mínimo	2.10	4.25	6.9	2.76	5.53	3.13	9.1	1.50
	Máximo	3.35	6.70	9.5	4.71	8.81	5.83	14.8	8.00
Sierra Mojada									
Media	1.45	3.05	6.3	2.19	4.97	2.13	8.4	0.73	
Promedio por familia	Mínimo	1.13	2.10	5.3	1.78	3.70	1.45	6.5	0.21
	Máximo	1.74	3.81	7.5	2.67	6.48	2.88	10.1	1.39

ALT= Altura, D030= Diámetro a 0.30 m, NV= Número de verticilos, DN= Diámetro a 1.30 m, VOL= Volumen del fuste.

La supervivencia promedio en Chichicaxtla fue 17% mayor que en Sierra Mojada; ello puede atribuirse a las diferencias en temperaturas mínimas prevalecientes en cada sitio, ya que el ensayo de Chichicaxtla se encuentra a una altitud donde *P. patula* domina (Vela, 1980). El ensayo de Sierra Mojada se estableció en un área donde domina *P. montezumae* Lamb., especie que habita lugares más fríos que *P. patula* (Vela, 1980). Las bajas temperaturas al final del invierno pudieron haber debilitado los árboles, haciéndolos susceptibles a la falta de humedad de la primavera, provocando que algunos murieran por déficit de humedad o se tornaran más

susceptibles al ataque de un insecto descortezador (*Dendroctonus mexicanus* Hopkins) que eliminó otros árboles.

Para todas las variables evaluadas tanto a los cuatro como a los cinco años de edad, los valores promedio más altos se registraron en Chichicaxtla (Cuadro I.1), lo cual es explicable porque este sitio se encuentra ubicado a una altitud (2,660 m) que es más propia para esta especie, ya que Vela (1980) menciona que *P. patula* prospera mejor a altitudes que se encuentran entre 1,900 y 2,400 m. A pesar del menor crecimiento en Sierra Mojada, el incremento proporcional en crecimiento entre estos dos años fue mayor en este sitio de mayor elevación, por ejemplo en altura entre los cuatro y cinco años hubo una diferencia de 51% (1.45 vs. 2.19 m), mientras que en Chichicaxtla fue de 35% (2.8 vs. 3.85 m). Así para D030 las diferencias entre edades fueron de 63% en Sierra Mojada vs. 32% en Chichicaxtla. Para el número de verticilos la diferencia fue similar, de 33 y 32% entre sitios.

Heredabilidades por sitio a nivel individual (h_i^2) y de medias de familia (h_f^2)

En los dos años de evaluación, las heredabilidades más altas tanto a nivel individual como a nivel de las medias de familia se encontraron en Chichicaxtla (Cuadro I.2), lo que se relaciona con las diferencias estadísticas detectadas a nivel de familias en el sitio de baja elevación. Todo lo anterior puede atribuirse a la menor mortandad y al mayor crecimiento promedio de las familias en esta prueba (que ocasionó una mayor diferenciación entre familias), factores que según White *et al.* (2007) redundan en un aumento de las heredabilidades. En Chichicaxtla los valores de h_i^2 a las edades cuatro y cinco años fluctuaron entre 0.08 para D030 y 0.17 para ALT, mientras que las de medias de familia (h_f^2) oscilaron

entre 0.15 y 0.27, respectivamente; en ambos casos son clasificadas como heredabilidad baja (Molina, 1992).

Una situación similar se tuvo en el ensayo de Sierra Mojada. Las heredabilidades encontradas en este trabajo son menores que las reportadas por Farfán *et al.* (2002), quienes trabajando con *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite* obtuvieron valores de h^2_i para altura y diámetro que oscilaron entre 0.31 y 0.52, y 0.32 y 0.55, respectivamente; y para h^2_f de 0.71 a 0.81 para la altura y de 0.71 a 0.83 para diámetro normal. Los valores hallados en el presente estudio se asemejan más a los estimados por Mora y Zamudio (2006) en pruebas de progenies de *P. radiata* D. Don de siete años de edad, con valores de 0.08 a 0.13 para altura, de 0.0 a 0.13 para diámetro y de 0.0 a 0.09 para volumen. Las heredabilidades de cero se atribuyeron a que la varianza de familias no tuvo incidencia en la varianza total. No obstante, los valores de heredabilidad encontrados en este trabajo, difieren en mayor o menor medida con los estudios comparados, porque son especies y edades diferentes, y las condiciones de manejo o cultivo que se le dieron los ensayos, quizá no fueron los mismos, ya que la heredabilidad disminuye en condiciones más variables y aumenta cuando éstas son más uniformes (Falconer y Mackay, 1996).

Cuadro I.2. Coeficiente de variación genética, heredabilidades a nivel individual (h_i^2) y de medias de familia (h_f^2) por sitio para progenies de *Pinus patula* evaluadas en Aquixtla, Pue., a cuatro y cinco años.

Característica	Chichicaxtla (2,660 m)			Sierra Mojada (2,980 m)		
	CV _G (%)	h_i^2	h_f^2	CV _G (%)	h_i^2	h_f^2
4 años						
ALT	5.32	0.16(0.01) [†]	0.26	3.76	0.07(0.01)	0.12
D030	0.40	0.08(0.03)	0.15	0.36	0.04(0.04)	0.07
DN	0.34	0.12 (0.06)	0.20	††	††	††
NV	0.07	0.18 (0.44)	0.28	0.02	0.03 (0.21)	0.06
VOL	0.04	0.13 (0.52)	0.22	††	††	††
5 años						
ALT	6.04	0.17(0.01)	0.27	5.73	0.13(0.01)	0.19
D030	0.42	0.09(0.03)	0.17	0.49	0.09(0.04)	0.14
DN	0.72	0.15(0.05)	0.25	0.81	0.12(0.07)	0.17
NV	0.04	0.16(0.34)	0.26	0.04	0.12(0.31)	0.18
VOL	0.18	0.16(0.20)	0.26	0.16	0.09(0.78)	0.13

CV_G=(σ_f / \bar{x})=Coeficiente de variación genética, ALT= Altura, D030 = Diámetro a 0.30 m, DN= Diámetro a 1.30 m, NV= Número de verticilos, VOL= Volumen del fuste. [†]= Error estándar de la heredabilidad. ^{††}= No se calculó la heredabilidad para esas características en Sierra Mojada debido a que a la edad de 4 años la mayoría de los árboles aún no alcanzaban el diámetro normal, y por lo tanto tampoco se pudo calcular el volumen.

Es importante mencionar que la heredabilidad en los dos ensayos aumentó de un año a otro, coincidiendo con lo encontrado en otras especies de coníferas como *Pinus ayacahuite* var. *ayacahuite* (Farfán *et al.* 2002), *P. caribaea* Morelet (Otegbeye, 1988), *P. caribaea* var. *hondurensis* Barr. *et Golf.* (Dean *et al.*, 1986) y *Pseudotsuga mensiezii* (Mirb.) Franco (Johnson *et al.*, 1997). Estos autores encontraron un incremento en la heredabilidad con respecto a la edad, situación que atribuyen al aumento de la competencia intergenotípica

conforme aumenta el tamaño de los árboles, lo que acentuó las diferencias entre familias; esta situación la reafirman Zobel y Talbert (1988) al mencionar que la heredabilidad cambia con la edad y que el control genético de la característica cambia a medida que los árboles maduran.

Correlaciones genéticas y fenotípicas por sitio

En el ensayo de Chichicaxtla, todas las correlaciones genéticas entre las variables ALT, D030, DN y VOL evaluadas a los cuatro y cinco años de edad fueron altas y positivas (Cuadro I.3), con magnitudes que variaron de 0.82 (caso de D030 a los cuatro años y ALT a los cinco años) hasta valores de 1.00 (caso de D030 y ALT medidas a los cuatro años). Un aspecto relevante fue el que las correlaciones genéticas para una misma característica a diferentes edades (por ejemplo D030 a los cuatro y cinco años) fueron altas y positivas, lo cual es muy conveniente pues permite tomar decisiones a edades tempranas, repercutiendo en una reducción de gastos en la evaluación de los ensayos. Todas las correlaciones genéticas en donde se involucra NV (Cuadro I.3), fueron de bajas a moderadas (con valores de 0.42 a 0.78), lo que indica, por ejemplo, que si se selecciona con base en la altura total o el diámetro del fuste habrá un aumento en el número de ramas pero no será tan fuerte, a diferencia de lo que ocurre con las características de crecimiento como por ejemplo, entre D030 y DN a los cuatro años, que tienen una correlación genética positiva y muy alta, lo que nos indica que si seleccionamos con base en DN también se obtendrá una respuesta correlacionada elevada en D030.

El uso del diámetro normal como criterio de selección sería más apropiado que el D030, debido a que el diámetro normal (a 1.30 m) es una variable más fácil y precisa de medir,

especialmente cuando los árboles tienen muchas ramas en la parte inferior del árbol, que por lo regular se presenta en los primeros años de crecimiento.

Cuadro I.3. Correlaciones genéticas (sobre la diagonal) y fenotípicas (debajo de la diagonal) entre todas las características evaluadas a 4 y 5 años de edad en un ensayo de progenies de *Pinus patula* establecido en Chichicaxtla (2,660 m), Aquixtla, Pue.

		4 años					5 años				
		D030	DN	ALT	NV	VOL	D030	DN	ALT	NV	VOL
4 años	D030		1.00(0.01)	1.00(0.07)	0.78(0.16)	0.99(0.01)	1.00(0.01)	0.96(0.01)	0.87(0.01)	0.68(0.22)	0.92(0.04)
	DN	0.82		0.94(0.01)	0.60(0.32)	1.0(0.01)	0.96(0.01)	0.94(0.02)	0.89(0.01)	0.52(0.35)	0.96(0.02)
	ALT	0.73	0.83		0.61(0.11)	0.92(0.12)	0.91(0.01)	0.91(0.01)	1.00(0.01)	0.69(0.08)	0.94(0.01)
	NV	0.55	0.54	0.55		0.53(1.06)	0.66(0.22)	0.57(0.28)	0.42(0.13)	0.95(0.08)	0.46(0.71)
	VOL	0.69	0.92	0.81	0.48		0.88(0.10)	0.92(0.06)	0.88(0.04)	0.47(1.11)	0.96(0.07)
5 años	D030	0.92	0.80	0.77	0.53	0.67		0.97(0.01)	0.82(0.01)	0.69(0.18)	0.91(0.04)
	DN	0.82	0.90	0.84	0.55	0.85	0.87		0.91(0.01)	0.63(0.21)	0.99(0.01)
	ALT	0.63	0.73	0.86	0.48	0.73	0.74	0.84		0.57(0.09)	0.94(0.01)
	NV	0.42	0.43	0.45	0.76	0.40	0.45	0.51	0.51		0.56(0.50)
	VOL	0.67	0.83	0.79	0.46	0.91	0.72	0.91	0.86	0.45	

D030= Diámetro a 0.30 m, DN= Diámetro a 1.30 m, ALT= Altura, NV= Número de verticilos, VOL= Volumen.

†= Error estándar de las correlaciones genéticas.

Las correlaciones fenotípicas entre cada par de variables (Cuadro I.3), al igual que las genéticas, resultaron altas y positivas, pero con valores menores. También se observó que las características correlacionadas contra el número de verticilos fueron las que presentaron los valores más bajos. Entre las más altas se encontró la existente a los cuatro años entre DN y

VOL, lo cual era de esperarse, pues árboles con mayor diámetro del tronco presentan mayor volumen del fuste.

Las correlaciones genéticas y fenotípicas en el ensayo de Sierra Mojada (Cuadro I.4) difirieron de las encontradas en Chichicaxtla. En el caso de las correlaciones genéticas se encontraron valores menores, incluso de cero; pero en todas las características tanto a los cuatro como a los cinco años de edad, el signo fue positivo y sus valores oscilaron de 0.23 a 1.0; estos valores positivos al igual que el ensayo de Chichicaxtla, permiten tener más opciones para elegir la característica que más convenga para obtener una respuesta esperada positiva al momento de hacer la selección.

En el caso de las correlaciones fenotípicas, también fueron positivas y en algunos pares de características fueron más altas que las encontradas en Chichicaxtla. Hubo correlaciones importantes entre variables medidas el mismo año, así como entre las registradas en diferentes años (Cuadro I.4), lo cual es útil en términos de selección, pues permite practicarla en etapas tempranas empleando características fácilmente medibles.

Cuadro I.4. Correlaciones genéticas (sobre la diagonal) y fenotípicas (debajo de la diagonal) entre todas las características evaluadas a 4 y 5 años de edad en un ensayo de progenies de *Pinus patula* establecido en Sierra Mojada (2,980 m), Aquixtla, Pue.

		4 años			5 años				
		D030	ALT	NV	D030	DN	ALT	NV	VOL
4 años	D030		0.72(0.07) [†]	0.23(1.33)	0.96(0.02)	0.59(0.20)	0.70(0.05)	0.31(0.71)	0.63(0.69)
	ALT	0.82		0.34(0.51)	0.80(0.04)	0.96(0.01)	1.00(0.01)	0.73(0.12)	0.94(0.06)
	NV	0.59	0.63		0.00(1.82)	0.00(2.83)	0.00(0.80)	0.00(4.59)	0.00(1.88)
5 años	D030	0.89	0.73	0.47		0.67(0.12)	0.76(0.03)	0.50(0.37)	0.69(0.44)
	DN	0.74	0.69	0.48	0.77		0.92(0.01)	0.54(0.41)	1.00(0.02)
	ALT	0.79	0.72	0.53	0.85	0.87		0.89(0.03)	0.92(0.05)
	NV	0.63	0.65	0.74	0.63	0.62	0.74		0.48(1.78)
	VOL	0.69	0.68	0.47	0.69	0.94	0.85	0.62	

D030= Diámetro a 0.30 m, ALT= Altura, NV= Número de verticilos, DN= Diámetro a 1.30 m, VOL= Volumen.

[†]= Error estándar de las correlaciones genéticas.

En ambos ensayos se encontraron correlaciones genéticas y fenotípicas altas y positivas entre altura y diámetro normal, particularmente a los cinco años (Cuadros I.3 y I.4), coincidiendo con lo encontrado en otros estudios como los de Arregui *et al.* (1999), Farfán *et al.* (2002) y Sánchez *et al.* (2003). Sin embargo, las correlaciones genéticas que fueron altas y positivas en un ensayo, no necesariamente lo fueron en el otro, por ejemplo, en el ensayo de Chichicaxtla a la edad de cinco años se encontró una correlación genética alta y positiva entre D030 y DN, mientras que en el ensayo de Sierra Mojada para las mismas características y a la misma edad se encontró una correlación genética positiva pero inferior. Una situación similar se presentó con las correlaciones entre NV y ALT, que difieren de un ensayo a otro. Estas diferencias son debidas a causas genéticas y ambientales de variación que afectan los

caracteres de los árboles a través de mecanismos fisiológicos diferentes (Falconer y Mackay, 1996). Algo muy importante es que las correlaciones genéticas dependen de las frecuencias génicas, de tal forma que pueden ser distintas en diferentes poblaciones (Bohren *et al.*, 1966).

CONCLUSIONES

Se encontraron diferencias significativas en el crecimiento de las 84 familias probadas en cada uno de los sitios de prueba, detectándose un mejor comportamiento de los materiales en el ensayo de Chichicaxtla. Una situación similar se tuvo para la supervivencia de las plantas, así como en el control genético, correlaciones genéticas y fenotípicas de las características de crecimiento evaluadas, debido muy probablemente a que las condiciones ambientales de ese ensayo fueron más favorables para el crecimiento de la especie.

La heredabilidad individual y de las medias de familia aumentaron con la edad en la mayoría de las características evaluadas en el presente estudio, lo cual es atribuible a la diferenciación entre familias que se va dando conforme aumenta la competencia entre ellas.

En ambos ensayos, la mayoría de las correlaciones genéticas y fenotípicas fueron positivas y altas, particularmente entre las variables altura, diámetro del fuste a 0.30 y a 1.30 m, y volumen, lo que resulta útil para fines de selección temprana.

CAPÍTULO II. INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE EN EL CRECIMIENTO JUVENIL DE PROGENIES DE *PINUS PATULA*

RESUMEN

En 2001 se inició un programa de mejoramiento con *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham en la región de Aquixtla, Puebla. Con el objetivo de determinar la interacción genotipo-ambiente (IGA) en características de crecimiento de la progenie de árboles seleccionados fenotípicamente, en el 2005 se estableció un ensayo de progenies en dos sitios ubicados a diferente elevación ($S_1=2,660$ y $S_2=2,980$ m), que cubren el intervalo altitudinal de la especie con fines de plantación en la región, con diferencias notorias en temperatura promedio. En cada sitio se incluyeron 84 familias comunes de polinización libre en un diseño de bloques incompletos al azar con 20 repeticiones y parcelas de un árbol. Se evaluó la altura del árbol (ALT), el diámetro del fuste a 0.30 (D030) y a 1.30 m (DN), el número de verticilos (NV), el volumen del tronco (VOL) y la supervivencia, a los cuatro y cinco años de edad; se estimaron las correlaciones tipo B (r_B) para cada una de las características, como medida de la IGA. A los cinco años de edad, la ALT y DN promedio en S_1 fueron 76% y 112% mayores que en S_2 , lo que hizo que el VOL promedio en S_1 fuera seis veces mayor que en S_2 (4.43 vs. 0.73 dm³, respectivamente). El valor de r_B para las diferentes características se redujo con la edad, aunque los valores para ALT y NV fueron mayores ($r_B \geq 0.75$) que para D030, DN y VOL ($r_B \leq 0.67$), lo que indica una mayor IGA para estas últimas. Debido a las diferencias en el comportamiento de las progenies en el crecimiento en diámetro y volumen del fuste en los dos sitios, se sugiere considerar a los dos sitios de evaluación como ensayos independientes con fines de selección de los progenitores, e integrar dos poblaciones de mejora para la región de estudio.

Palabras clave: *Pinus patula*, adaptación, interacción genotipo x ambiente, correlación tipo B, mejoramiento genético.

SUMMARY

In 2001, a breeding program for *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. was initiated in the region of Aquixtla, Puebla. In order to determine the genotype-by-environment interaction (GEI) in growth traits of open-pollinated progenies from phenotypically selected mother trees, in 2005 a progeny trial was established at two sites located at different elevation ($S_1 = 2,660$ and $S_2 = 2,980$ m), within the altitudinal range of the species for planting in this region, with notorious differences in average temperature. At each site 84 common open-pollinated families were included in an incomplete random block design with 20 replications of single-tree plots. We evaluated tree height (HT), stem diameter at 0.30 (D030) and 1.30 m (DBH), number of whorls (NW), stem volume (VOL) and survival at ages four and five years. Type B genetic correlations (r_B) were estimated for all growth traits as a measure of GEI. At age 5, average HT and DBH at S_1 were 76 % and 112 % higher than at S_2 , so the average VOL at S_1 was six times higher than at S_2 (4.43 vs. 0.73 dm³, respectively). The value of r_B for the different traits decreased with age, although the values for HT and NW ($r_B \geq 0.75$) were higher than for D030, DBH and VOL ($r_B \leq 0.67$), indicating a greater GEI for these last traits. Due to the differences in progeny performance across sites in terms of stem diameter and volume growth and its effect on productivity of plantations, it is suggested that the two sites be considered as independent tests for selection of parents and integration of two separate breeding populations for this region.

Keywords: *Pinus patula*, adaptation, genotype x environment interaction, type B correlation, genetic improvement.

INTRODUCCIÓN

Los ensayos de progenies permiten hacer una evaluación de la calidad genética de los progenitores con base en el comportamiento de su descendencia (Zobel y Talbert, 1988; Clausen, 1990), y se utilizan generalmente para determinar el valor genético de los árboles seleccionados inicialmente en un programa de mejoramiento genético, así como para estimar otros parámetros genéticos que ayuden a tomar decisiones en las siguientes etapas del programa (Wright, 1964). Las pruebas genéticas tienen diversos objetivos, dependiendo de la fase en la que se encuentra un programa de mejoramiento genético, entre ellos se incluye el estimar la interacción genotipo x ambiente (IGA) y su efecto sobre las ganancias genéticas esperadas del programa de mejoramiento (Clausen, 1990). La IGA se presenta cuando el comportamiento relativo de clones, familias, procedencias, o especies difiere al crecer en ambientes distintos (Zobel y Talbert, 1988). Esto significa que la jerarquización relativa de los genotipos cambia en ambientes diferentes ('interacción por cambios de jerarquía'), o bien que en ausencia de cambios de jerarquía, las diferencias en comportamiento entre las unidades genéticas evaluadas no son constantes en todos los ambientes (situación conocida como interacción por efectos de escala) (White *et al.*, 2007).

Cuando existe una IGA elevado, el ambiente de evaluación influye sobre los resultados finales de la selección (McKeand *et al.*, 1997) y afecta en la precisión de los parámetros genéticos como la heredabilidad, las correlaciones genéticas y fenotípicas y los valores medios de los genotipos en prueba (Lambeth *et al.*, 1994). Cuando hay evidencias de una IGA elevado y las pruebas de progenies se realizan en una sola localidad, los parámetros genéticos se sobreestiman debido a que los efectos de la varianza genética aditiva y la IGA se confunden, y no

pueden separarse (White *et al.*, 2007). Además, por el efecto de la IGA se puede cometer el error de usar genotipos sub-óptimos en condiciones que difieren del ambiente de prueba, ya que los genotipos elegidos como los mejores en el ambiente de prueba no necesariamente son los mejores en otros sitios (Zobel y Talbert, 1988).

Existen diferentes métodos para estudiar y analizar la IGA y sus efectos o implicaciones en un programa de mejoramiento genético con árboles forestales (Pswarayi *et al.*, 1997). White *et al.* (2007) mencionan los métodos de contribuciones de genotipos individuales y ambientes, análisis de estabilidad, y correlaciones genéticas tipo B (r_B). Éste último es el que comúnmente se usa para estimar la IGA entre los distintos ambientes de una manera práctica en un programa de mejoramiento genético (Burdon, 1977), ya que permite determinar en forma directa qué tan similar es la jerarquización de los genotipos en cada sitio de evaluación (Yamada, 1962). Pswarayi *et al.* (1997) indicaron que aunque este método no permite conocer con detalle la respuesta de cada genotipo, da una medida cuantitativa de la importancia de la interacción y, por tanto, de la estabilidad de los genotipos.

Pinus patula Schiede ex Schlechtendal *et* Chamisso es una especie endémica y valiosa en México por su velocidad de crecimiento y calidad de madera, por lo que es una de las especies forestales más plantadas en el país (Velázquez *et al.*, 2004). También es considerada como una de las especies subtropicales más utilizadas en el mundo en plantaciones forestales comerciales con fines de producción de madera en rollo y material celulósico por crecer rápidamente (Gillespie, 1992; Dvorak *et al.*, 2000). En la parte norte del estado de Puebla, *P. patula* es la especie forestal dominante y más productiva. Dada la importancia comercial de la especie, productores forestales en Aquixtla, Puebla, iniciaron un programa de mejoramiento genético

con *P. patula*, con el propósito de aumentar la productividad sin afectar la adaptación de la especie en terrenos que se extienden de 2,630 a 3,170 m de altitud en 250 ha. En apoyo a dicho programa, en el 2005 se estableció un ensayo de progenies en dos sitios a diferente elevación (2660 y 2980 m). El objetivo del presente estudio fue determinar la magnitud de la IGA en diversas características de crecimiento juvenil de los árboles mediante el análisis de correlaciones genéticas tipo B (r_B), así como estimar las respuestas directas e indirectas a la selección, a partir de los datos recabados en el ensayo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico

En una etapa inicial se seleccionaron fenotípicamente árboles superiores en terrenos de los productores, en un intervalo altitudinal que oscila entre 2,630 y 3,170 m, y se recolectó semilla de aquellos para establecer el ensayo de progenies en dos sitios a diferente elevación (2,660 y 2,980 m). El germoplasma de polinización libre se recolectó de 84 árboles (lo que genera familias de medios hermanos) selectos de *Pinus patula* var. *patula* (que es la variedad local de este pino) en rodales naturales del municipio de Aquixtla, Puebla. Para cada árbol madre se registraron las coordenadas y elevación del punto de origen. El ensayo de progenies se estableció en el mes de julio de 2005, con plántulas de seis meses de edad, en dos sitios (S_1 y S_2); S_1 se localizó en el paraje de Chichicaxtla, en las coordenadas $19^{\circ} 44' 10''$ N y $97^{\circ} 58' 57''$ O, a una elevación de 2,660 m y exposición N. El S_2 se ubicó en el paraje de Sierra Mojada, en las coordenadas $19^{\circ} 42' 46''$ N y $97^{\circ} 59' 21''$ O, a una elevación de 2,980 m, con exposición casi zenital. La plantación en los dos sitios se realizó a un espaciamiento de 2.5 x 2.5 m, en un diseño de bloques incompletos al azar, con 20 repeticiones, y unidades experimentales (parcelas) de un árbol por familia. Debido a diferencias en el número de plantas producidas de cada familia, los últimos bloques en cada sitio no incluyeron a todas las familias seleccionadas, por lo que se estimó la media armónica del número de plantas por familia en cada sitio. En el perímetro de cada sitio se establecieron dos hileras de árboles una manera de franja de protección para eliminar el efecto de bordo y propiciar competencia completa de todas las progenies en el ensayo.

VARIABLES EVALUADAS Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

La evaluación del crecimiento se realizó durante el invierno en ambos sitios, época del año en que los árboles detienen su crecimiento (Greenwood, 1977), en los años 2009 y 2010, cuando los árboles tenían cuatro y cinco años de edad a partir de su siembra en vivero. Se midió la altura total del árbol (ALT) con una pértiga graduada en cm; el diámetro del tronco a 0.30 (D030) y a 1.30 (DN) m del suelo con un vernier digital, con aproximación a mm. El punto de medición en el tronco en 2009 se marcó con una tachuela para asegurar que la medición del año siguiente fuera en el mismo punto. Se contó el número de verticilos (NV) en cada árbol, y se evaluó la supervivencia como una característica binaria 0 (muerto) ó 1 (vivo), identificando la mortandad ocasionada por heladas en los años de medición, lo que ocurre después de eventos de baja temperatura y presentan un color rojo-marrón. El volumen del fuste con corteza (VOL) se calculó con la ecuación elaborada por Carrillo *et al.* (2004) para árboles jóvenes de *P. patula*:

$$VOL = e^{-9.7688} (DN^2 * ALT)^{0.9451}$$

Donde: VOL: volumen del fuste con corteza (m³); DN: diámetro a la altura de 1.30 m (cm);

ALT: altura total del árbol (m); e: función exponencial.

En el sitio de mayor elevación (S₂) debido al menor crecimiento de los árboles, no se pudo medir DN en el año 2009, por lo que tampoco se pudo calcular el volumen a esa edad; en ese sitio DN y VOL se midieron únicamente en el año 2010.

Para el procesamiento estadístico de los datos se recurrió al paquete estadístico Statistical Analysis System (SAS Institute, 1988). Primero se realizó un análisis de varianza conjunto con el procedimiento GLM a fin de determinar la significancia de los efectos de sitio y familias

sobre los valores promedio de cada una de las características de crecimiento evaluadas. El modelo lineal empleado fue el siguiente:

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

Donde: Y_{ijk} = Valor observado del árbol de la k -ésima familia en el j -ésimo bloque (repetición) del i -ésimo sitio; μ = Media poblacional; S_i = efecto fijo del i -ésimo sitio ($i = 1, 2$); $B_{j(i)}$ = efecto fijo del j -ésimo bloque ($j = 1, 2, \dots, 20$) dentro del i -ésimo sitio; F_k = efecto aleatorio de la k -ésima familia ($k = 1, 2, \dots, 84$) \sim NID ($0, \sigma_f^2$); SF_{ik} = efecto aleatorio de la interacción del i -ésimo sitio con la k -ésima familia \sim NID ($0, \sigma_{sf}^2$); e_{ijk} = error aleatorio \sim NID ($0, \sigma_e^2$).

Posteriormente se procedió a estimar la IGA y el comportamiento de las familias en las características evaluadas en ambos sitios. Para ello fue necesario estandarizar los datos, pues fue evidente la diferencia de crecimiento de los árboles entre sitios. Para la estandarización se utilizó el procedimiento STANDARD de SAS, empleando el promedio y la varianza por sitio en los cálculos. Lo anterior permitió remover los efectos de escala (Hodge *et al.*, 1996) y evitar falsas interpretaciones de la IGA por diferencias entre sitios en la magnitud de la varianza fenotípica (Falconer y Mackay, 1996; White, 1996; Marco y White, 2002). Con los datos estandarizados se estimaron los componentes de varianza σ_f^2 y σ_{sf}^2 , con el procedimiento MIXED y el algoritmo de máxima verosimilitud restringida o REML (Littell *et al.*, 1996). Estos componentes de varianza se utilizaron en el cálculo de las correlaciones genéticas tipo B (r_B) para cada una de las características de crecimiento evaluadas a los cuatro y cinco años de edad en ambos sitios. La ecuación empleada fue la propuesta por Yamada (1962):

$$r_B = \frac{\sigma_f^2}{(\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2)}$$

Donde: σ_f^2 y σ_{sf}^2 son las varianzas de familias y de la interacción sitio x familia, descritas anteriormente.

Para analizar la relación entre el desempeño promedio de cada una de las familias en los sitios de evaluación y la altitud del punto de origen del árbol madre, se estimó la correlación simple entre los valores promedio de VOL por familia a través de sitios a los cinco años de edad y los valores de elevación del punto de origen de los árboles madre. Cabe mencionar que se usó el volumen para la correlación porque es una de las características más importantes para determinar la productividad de un bosque o plantación.

Para evaluar el efecto de la IGA sobre la respuesta a la selección en los sitios de evaluación, se estimó tanto la respuesta directa como indirecta a la selección con base en el volumen promedio de las familias. La respuesta directa se estimó con la ecuación siguiente (Falconer y Mackay, 1996):

$$G_y = i_y h_y^2 \sigma_{py}$$

Donde, para este caso:

G_y = Ganancia genética o respuesta directa a la selección de la característica de interés (volumen del fuste) en el sitio Y;

i_y = Intensidad de selección para el volumen del fuste en el sitio Y;

h_y^2 = Heredabilidad de las medias de familia para el volumen del fuste en el sitio Y; y,

σ_{py} = Desviación estándar fenotípica de las medias de familia para el volumen del fuste en el sitio Y.

En este estudio se utilizó una intensidad de selección (i) de 1.4, que corresponde a seleccionar el 20% de los mejores árboles madre en cada sitio o población de selección para la

característica deseada (Falconer y Mackay, 1996). La ganancia genética esperada se obtuvo en porcentaje, dividiendo al valor absoluto de G_y entre la media de la población original para esa característica.

Para estimar la respuesta indirecta a la selección (G_{Cy}) se empleó la fórmula siguiente (Falconer y Mackay, 1996):

$$G_{Cy} = i_x h_x h_y r_{Gxy} \sigma_{Py}$$

La cual, adaptada al presente estudio, se interpretó de la siguiente manera:

G_{Cy} = Ganancia correlacionada o respuesta indirecta en volumen del fuste en el sitio Y a la selección con base en el volumen del fuste en el sitio X;

i_x = Intensidad de selección para el volumen del fuste en el sitio X;

h_x = Raíz cuadrada de la heredabilidad de las medias de familia para el volumen del fuste en el sitio X;

h_y = Raíz cuadrada de la heredabilidad de las medias de familia para el volumen del fuste en el sitio Y;

r_{Gxy} = Correlación genética tipo B (r_B) para el volumen del fuste entre los sitios X y Y; y,

σ_{Py} = Desviación estándar fenotípica de las medias de familia para el volumen del fuste en el sitio Y.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto del sitio de evaluación sobre las características de crecimiento de los árboles

Se encontraron diferencias significativas entre sitios para todas las características de crecimiento de los árboles medidas a los cuatro y cinco años de edad ($p=0.0001$; Cuadro II.1). En la evaluación realizada a los cinco años de edad, los valores promedio de ALT y D030 en el sitio de menor elevación (S_1) fueron más altos que los del sitio de mayor elevación (S_2) en un 76 y 112%, respectivamente. Lo anterior ocasionó que el volumen promedio del fuste en los árboles del sitio S_1 fuera equivalente a seis veces el volumen promedio de los árboles en el sitio S_2 (4.43 vs. 0.73 dm³). La supervivencia fue 17 % más alta en S_1 que en S_2 . Probablemente las diferencias en temperatura (promedio y mínima) prevalecientes en cada sitio expliquen las diferencias entre ellos, ya que el sitio S_1 se encuentra a una altitud donde *Pinus patula* prospera mejor (Vela, 1980). El sitio S_2 se localiza en un área donde domina *P. montezumae* Lamb., especie que habita lugares más fríos que *P. patula* (Vela, 1980). Por otro lado, las bajas temperaturas al final del invierno pudieron haber debilitado los árboles, retrasando la reactivación del crecimiento y haciéndolos más susceptibles a la falta de humedad al inicio de la estación de crecimiento, lo que eventualmente ocasionó mayor mortalidad por estrés hídrico y por el ataque de insectos descortezadores (*Dendroctonus mexicanus* Hopkins).

Cuadro II.1. Promedios por sitio y nivel de significancia (p) obtenido en el análisis de varianza combinado de las características de crecimiento evaluadas en 84 progenies de *Pinus patula*.

Característica [†]	Media		p	
	S ₁ (2,660 m)	S ₂ (2,980 m)	Sitio	Sitio x Familia
4 años				
ALT (m)	2.86	1.45	0.0001	0.3604
D030 (cm)	5.62	3.05	0.0001	0.1027
NV (n)	8.20	6.30	0.0001	0.2915
5 años				
ALT (m)	3.85	2.19	0.0001	0.0932
D030 (cm)	7.44	4.97	0.0001	0.0634
DN (cm)	4.53	2.13	0.0001	0.0056
NV (n)	10.80	8.40	0.0001	0.3645
VOL (dm ³)	4.43	0.73	0.0001	0.0001

[†]ALT = Altura; D030 = Diámetro a 0.30 m; DN = Diámetro a 1.30 m; NV = Número de verticilos; VOL = Volumen del fuste.

Estabilidad genética entre sitios

El análisis de varianza a los cuatro años de edad (Cuadro II.1) no detectó diferencias significativas para la interacción sitio x familia en alguna de las variables evaluadas, aunque para D030 la interacción sitio x familia presentó un valor de $p = 0.1027$; pero para los cinco años de edad sí hubo diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$) para DN y VOL, no así para ALT y NV (Cuadro II.1), lo que sugiere que el comportamiento relativo de las familias en estas dos características del crecimiento fue estable a través de sitios de evaluación, y que la estabilidad de dichas características quizás se debe al control genético que tienen y a su heredabilidad (Zobel y Talbert, 1988; Pswarayi *et al.*, 1997).

En concordancia con los resultados del análisis de varianza, los valores de r_B (Cuadro II.2) variaron desde 0.46 (en el caso de VOL a los cinco años) hasta 1.00 (en ALT a los cuatro años), indicando que hubo desde características muy influenciadas por el ambiente hasta otras con bastante estabilidad. En general, el crecimiento en altura y el número de verticilos (ALT y NV) mostraron mayores valores de r_B que el crecimiento en diámetro y volumen del tronco (D030, DN y VOL) en las dos edades de evaluación (Cuadro II.2).

También se observa que en las características antes mencionadas hay una tendencia de reducción en el valor de r_B con la edad (Cuadro II.2), lo que indica un aumento gradual de la IGA en este trabajo. Sin embargo, es importante notar que a pesar del contraste ambiental en los dos sitios de evaluación, el valor de la correlación para el número de verticilos y la altura del árbol ($r_B \geq 0.75$) es lo suficientemente elevado como para indicar un comportamiento estable de estos dos atributos en las familias incluidas en el ensayo. Al respecto, Shelbourne (1972) menciona que valores de r_B mayores a 0.67 indican una buena estabilidad genética, esto es, una alta estabilidad en el desempeño de las familias.

Es alentador que para el número de verticilos no haya existido un nivel elevado de IGA, pues ello permitirá usar las familias con menos verticilos en los dos sitios de evaluación, por su efecto positivo indirecto sobre la calidad de madera. La estabilidad observada en el caso del crecimiento en altura puede deberse a que esta es una variable que no se ve afectada de manera importante por la densidad del rodal (Zobel y Talbert, 1988). En etapas juveniles, el crecimiento en altura tiene un elevado valor adaptativo ya que permite a los árboles evitar o reducir la competencia inter e intra-específica por luz, nutrimentos y otros recursos disponibles en el sitio, así como ajustar su ciclo de crecimiento al periodo del año en que existen

condiciones ambientales favorables (Wright, 1976; Zobel y Talbert, 1988). Desde el punto de vista de adaptación de la especie, el crecimiento en altura es muy importante sobre todo cuando se introduce en ambientes diferentes, por lo que es de bastante utilidad el que exista un elevado grado de estabilidad genética en el comportamiento de las familias con respecto a esta característica (Zobel *et al.*, 1987).

Cuadro II.2. Correlaciones genéticas tipo B (r_B) y componentes de varianza estimados (σ_f^2 y σ_{sf}^2) para las características de crecimiento de los árboles evaluadas a los cuatro y cinco años de edad en un ensayo de progenies de *Pinus patula* establecido en dos sitios a diferente elevación.

Característica [†]	Correlaciones tipo B	Componentes de varianza	
		σ_f^2	σ_{sf}^2
4 años			
ALT (m)	1.00	0.05252	0.00000
D030 (cm)	0.67	0.01597	0.01173
NV (n)	0.82	0.05779	0.01892
5 años			
ALT (m)	0.76	0.04281	0.02152
D030 (cm)	0.52	0.01633	0.01913
DN (cm)	0.52	0.03335	0.04828
NV (n)	0.75	0.03372	0.01029
VOL (dm ³)	0.46	0.08218	0.3917

[†]Los nombres de las características se muestran en el Cuadro II.1; σ_f^2 = Varianza de familias; σ_{sf}^2 = Varianza de la interacción sitio x familia.

Las características D030, DN y VOL a los cinco años de edad presentaron valores de r_B inferiores a los propuestos por Shelbourne (1972) para considerar si una característica es estable, indicando con ello un menor grado de estabilidad, atribuible a un mayor valor relativo del componente de varianza de la interacción sitio x familia, con respecto al valor de la varianza de familias (Cuadro II.2). Es importante mencionar que el diámetro es una característica muy sensible a la densidad del rodal (Husch *et al.*, 1972), pues se ve afectada por

el aumento de la competencia por espacio entre los árboles con la edad (Ignacio *et al.*, 2005), lo cual influye de manera indirecta sobre el crecimiento en volumen del fuste.

Aún cuando en algunas características hay un mayor control genético y mayor estabilidad, los valores de r_B pueden cambiar entre sitios (Pswarayi *et al.*, 1997), especies y condiciones de manejo que se le dan a los ensayos de progenies (Zobel y Talbert, 1988); por tanto es importante estimar la IGA en las características de mayor importancia económica a través de otros métodos; por ejemplo, en un estudio realizado en *Pinus pinaster* Ait. (Zas *et al.*, 2004) se encontraron valores de r_B que variaron de 0.13 a 0.52 para altura; de 0.12 a 0.92 para diámetro normal y de 0.04 a 0.76 para volumen. Por otro lado, en *Pinus radiata* D. Don se encontraron valores de r_B que fluctuaron de 0.28 a 0.69 para diámetro y de 0.26 a 0.55 para volumen del tronco (Codesido y Fernández, 2009). En otras especies forestales como *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake se han encontrado valores de r_B para diámetro normal y volumen de 0.57 a 0.94 y de 0.51 a 0.93, respectivamente (Sánchez *et al.*, 2004).

Relación entre el desempeño de las familias y el origen de los árboles madre

Al graficar la relación entre el volumen promedio del fuste a los cinco años de edad de las familias evaluadas en cada uno de los sitios con respecto a la elevación de origen del árbol madre, del cual se obtuvo la semilla, no se encontró una correlación significativa entre ambas (Figuras II.1 y II.2). Aunque el signo de la correlación cambió de un sitio a otro, el valor fue bajo ($|r| \leq 0.19$) y no significativamente diferente de cero ($p > 0.05$). Lo anterior indica que el crecimiento promedio de las familias en volumen del fuste no se asoció con el origen altitudinal de los progenitores. Al parecer, existe una amplia variación en el comportamiento de los genotipos en la zona, pero la continuidad de la población permite un flujo efectivo del

polen a grandes distancias lo cual ha evitado la formación de un clin altitudinal por efecto de la selección natural (Nienstaedt, 1990a). Cabe mencionar que la zona donde se seleccionaron los árboles presenta arbolado de forma continua y con una densidad alta de población, sin los efectos de un aislamiento por fragmentación.

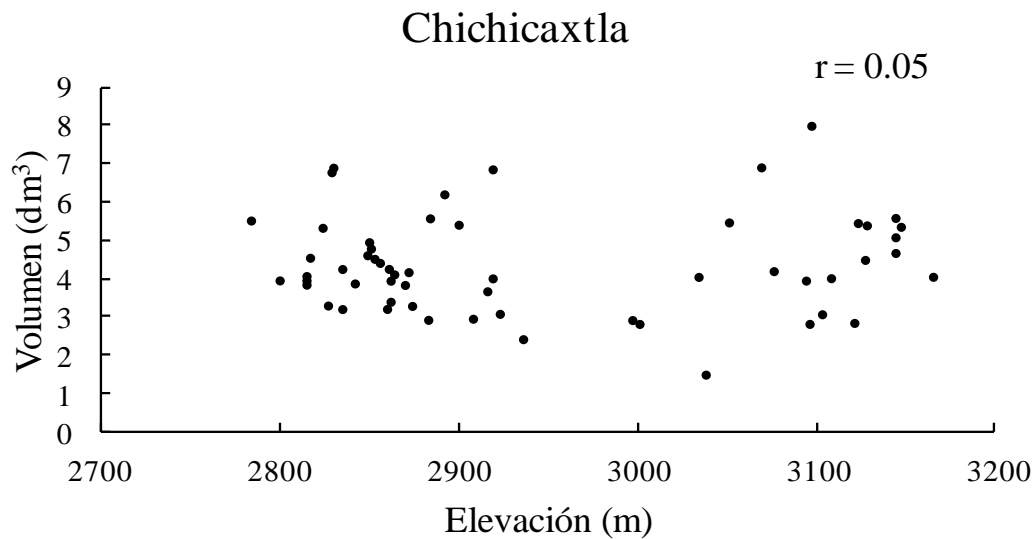


Figura II.1. Volumen promedio del fuste de las familias evaluadas en el sitio de Chichicaxtla (S₁) con relación a la elevación del sitio de origen del árbol madre.

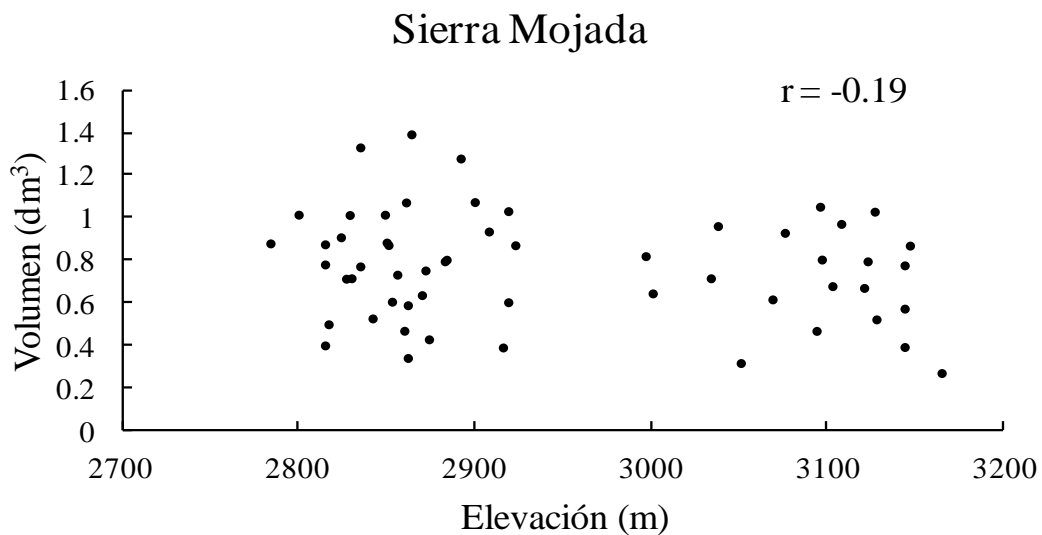


Figura II.2. Volumen promedio del fuste de las familias evaluadas en el sitio de Sierra Mojada (S₂) con relación a la elevación del sitio de origen del árbol madre.

Implicaciones para el programa de mejoramiento genético

Análisis gráfico de la interacción genotipo x ambiente

Con el propósito de visualizar los cambios de jerarquía en altura y volumen de fuste, se procedió a graficar el comportamiento de las ocho familias con mayor y menor crecimiento para ambas variables en el sitio Chichicaxtla, ubicándolas en su posición relativa en Sierra Mojada (Figuras II.3 y II.4). A pesar de la baja IGA en la altura de los árboles, hay cierto cambio en la jerarquización de las familias a los cinco años de edad al cambiar de un sitio a otro (Figura II.3); por ejemplo, las ocho familias con mayor altura promedio en el ensayo de Chichicaxtla se ubicaron entre los lugares 5 y 71 en Sierra Mojada, mientras que las ocho familias con menor altura promedio (posiciones 78 a 85) en Chichicaxtla se localizaron entre las posiciones 8 y 64 en Sierra Mojada.

Para el volumen a cinco años de edad se observa una situación similar en el cambio de las jerarquías (Figura II.4). Por ejemplo, las ocho familias con mayor volumen del fuste en S_1 se ubicaron entre las posiciones 3 a 54 en S_2 , mientras que las ocho familias con menor volumen promedio (posiciones 78 a 85) en S_1 se ubicaron entre las posiciones 6 a 55 en S_2 .

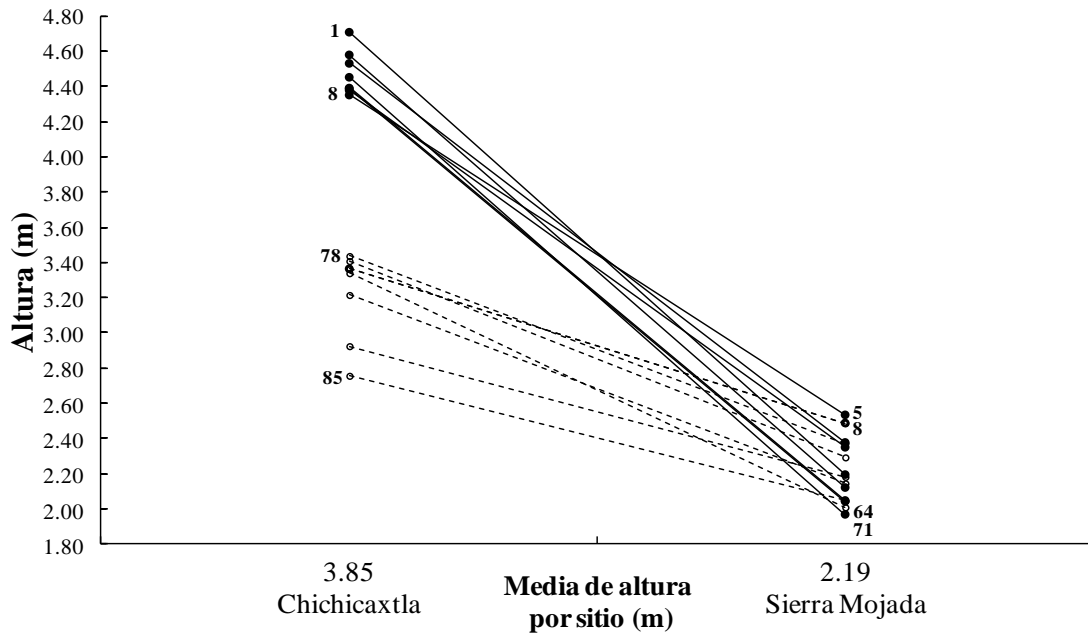


Figura II.3. Cambios en el desempeño en altura promedio a los cinco años de edad en 16 familias contrastantes con base en el desarrollo en Chichicaxtla (S_1), al ubicar su posición relativa en Sierra Mojada (S_2).

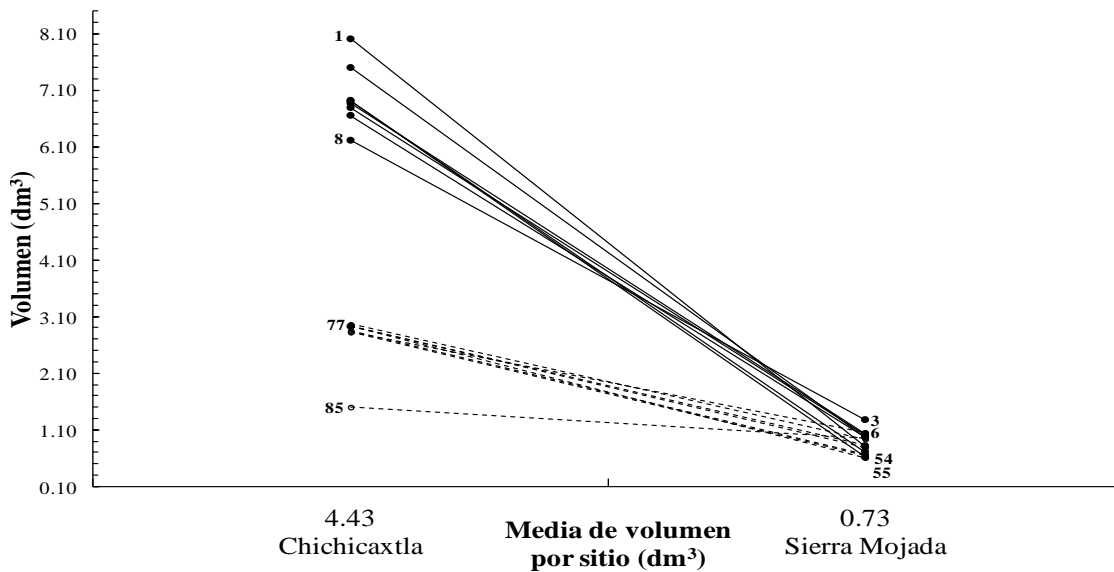


Figura II.4. Cambios en el desempeño en volumen promedio del fuste a los cinco años de edad en 16 familias contrastantes con base en el desarrollo en Chichicaxtla (S_1), al ubicar su posición relativa en Sierra Mojada (S_2).

Lo anterior corrobora nuevamente el efecto ambiental dentro de los ensayos y la alta interacción sitios x familias, particularmente para estas dos características. Se observa claramente que las familias que son las mejores en un sitio no lo son en el otro, aunque las diferencias entre familias en S_2 fueron reducidas por el lento crecimiento de los árboles en esas condiciones, por lo que una diferencia leve entre familias cambia la posición relativa en este sitio de baja productividad.

Respuesta esperada a la selección

Con base en el comportamiento de las progenies en cuanto a su crecimiento en diámetro y volumen del fuste y su efecto en la productividad de las plantaciones, es factible considerar a los dos sitios de evaluación como ensayos independientes para fines de selección de los progenitores, y como dos poblaciones de mejora para la región de estudio. Ello implica la conveniencia de estimar por separado los parámetros genéticos para cada sitio, pues el emplear estimadores calculados con base en la información conjunta de ambos sitios conduciría a resultados pobres. Solamente, a manera de ejemplo, considérense las heredabilidades de las medias de familia para volumen de fuste. En el análisis conjunto, el valor obtenido fue de $h^2_f = 0.06$, mientras que en cada sitio éste fue más alto ($h^2_f \geq 0.13$). Si se seleccionaran familias con base en el comportamiento promedio en los dos sitios para ser plantadas en las áreas cercanas a S_1 o S_2 , se podría esperar una baja respuesta en productividad. Por lo tanto, lo adecuado sería hacer la selección de las mejores familias con base en su desempeño en un sitio en particular, optimizando así las ganancias genéticas en volumen (principalmente) y conservando también a los mejores genotipos de cada uno de los ensayos para a futuro usar la semilla de éstos para plantar en el estrato altitudinal correspondiente.

Debido al mayor control genético estimado en S_1 , una alternativa para reducir los costos del programa de mejoramiento genético podría ser realizar la selección con base exclusivamente en la información de S_1 (Chichicaxtla) para plantar en las condiciones representadas por los dos sitios de evaluación. Sin embargo, debido a la elevada IGA, estimada por el valor de r_B , la respuesta esperada de la selección indirecta es menos efectiva que la respuesta esperada a la selección directa en el sitio S_2 (Cuadro II.3), con una eficiencia relativa del 65% si la selección se hace con base en el volumen promedio de las familias a los cinco años de edad. Esto hace necesario continuar con la evaluación del ensayo a mayores edades y la estimación de la IGA, a fin de determinar si las posiciones de las familias en el sitio más limitativo se mantienen o se asemejan más a las del sitio más productivo. Lo anterior permitirá escoger aquellos individuos (plantas madre) que hayan dado lugar a las progenies que menos interactuaron con el ambiente, garantizando así una mejor selección de los genotipos a ser utilizados de manera indistinta en toda la propiedad donde se obtuvo la semilla, o bien, separar los grupos de mejor desarrollo para cada ambiente de prueba.

Cuadro II.3. Respuesta directa e indirecta a la selección en un ensayo de progenies de *Pinus patula* establecido en dos sitios a diferente elevación.

Respuesta directa a la selección						
Parámetros estimados	i_y^\dagger	h_y^2	σ_{py}	G_y (%)		
Valores	1.4	0.13	0.668	16.63		
Respuesta indirecta a la selección						
Parámetros estimados	i_y	h_x	h_y	r_{Gxy}	σ_{py}	G_{cy} (%)
valores	1.4	0.5099	0.3606	0.46	0.668	10.82

X= S_1 = Chichicaxtla; Y= S_2 = Sierra Mojada. † Los nombres de los parámetros ya fueron descritos en la metodología.

CONCLUSIONES

Se encontró un efecto importante del sitio de evaluación sobre las características de crecimiento de los árboles en las familias de polinización libre de *Pinus patula* evaluadas. También se detectó la presencia de IGA, principalmente en las características de diámetro del tronco y volumen del fuste, y se observó que la IGA aumentó de los cuatro a los cinco años de edad de los árboles. Estos resultados muestran que, en general, las familias probadas no muestran un desempeño estable en crecimiento y productividad en los dos sitios de evaluación, lo cual se reflejó en los cambios en el ordenamiento jerárquico de las familias entre ambos sitios. No se encontró una relación significativa entre el crecimiento promedio en volumen del fuste de las progenies y la elevación del sitio de origen de los árboles madre. La selección indirecta con base en el desempeño de las familias en el sitio de mayor productividad (S_1) para plantar en el sitio de menor productividad (S_2) fue menos eficiente que la selección directa con base en el desempeño en S_2 . Debido a lo anterior, se debe considerar la posibilidad de manejar dos poblaciones de mejoramiento para esta especie en la zona de interés para el establecimiento de plantaciones.

CAPÍTULO III. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Los ensayos de progenies son de gran importancia en un programa de mejoramiento genético, porque son la base para la toma de decisiones en la mejora de una determinada especie (Clausen, 1990); además, nos permiten estimar parámetros genéticos útiles para la selección de los mejores individuos dentro de los ensayos, así como realizar aclareos genéticos en huertos semilleros y definir las actividades de manejo de la población de mejoramiento y las estrategias a seguir en las siguientes etapas del programa (Clausen, 1990).

En el presente estudio se utilizó información generada como parte de un programa de mejoramiento genético de *Pinus patula* establecido por productores forestales de Aquixtla, Puebla, interesados en aumentar la productividad de la especie a través del establecimiento de plantaciones comerciales de *P. patula* para producción de madera en sus propios terrenos. *P. patula* es la especie forestal de mayor importancia económica en esa región y prácticamente en toda la región forestal de la Sierra Madre Oriental, en los estados de Hidalgo, Puebla y Veracruz, por lo que los resultados del estudio pueden tener una aplicación más amplia.

La información derivada del ensayo de progenies establecido en dos sitios a diferente elevación, con la semilla de polinización libre obtenida de 84 árboles selectos de *Pinus patula* var. *patula* en rodales naturales del municipio de Aquixtla, Puebla, después de cinco años de crecimiento, permitió evaluar el desempeño de las familias y estimar el grado de control genético y las correlaciones genéticas y fenotípicas de algunas características de crecimiento y productividad de los árboles, así como el grado de interacción genotipo-ambiente en dichas características.

Los resultados generados a partir de la información analizada mostraron que existe una amplia diferencia entre los sitios tanto en la supervivencia y tasa de crecimiento de los árboles, como en la precisión para estimar los parámetros genéticos y el comportamiento particular de las familias en términos de las características evaluadas. Por ejemplo, en el sitio de menor elevación (S_1) localizado en el paraje de Chichicaxtla se tuvo mayor supervivencia promedio de las familias evaluadas, con una mayor tasa de crecimiento promedio de los árboles y un mejor grado de control genético de todas las características de crecimiento incluidas en el estudio, que en el sitio de superior elevación (S_2) localizado en el paraje de Sierra Mojada. Estas diferencias entre los sitios se debieron posiblemente a las condiciones ambientales y edáficas existentes en cada sitio, ya que existen evidencias en campo de que el S_1 presenta condiciones climáticas y de profundidad y tipo de suelo más favorables para el crecimiento de los árboles de *Pinus patula* que el S_2 ; por otro lado, el S_2 , que se encuentra a más elevación, está más expuesto que el S_1 a eventos climáticos adversos de temperaturas mínimas y heladas durante el invierno y sequía durante el verano.

Estos factores ambientales adversos ocasionaron una mayor mortalidad de los árboles durante los primeros años, lo cual generó una mayor variación ambiental dentro del sitio, afectando de manera indirecta la magnitud de los parámetros genéticos estimados (heredabilidades, correlaciones genéticas y fenotípicas y correlaciones tipo B) en cada sitio.

Esta situación ayuda a explicar por qué en el S_1 se encontraron las heredabilidades individuales (h^2_i) y de medias de familia (h^2_f) más altas en los dos años de evaluación. White *et al.* (2007) señalan que una menor mortandad y una mayor tasa de crecimiento de los árboles en un ensayo de progenies ayuda a que exista una competencia más homogénea y se permita una

mayor diferenciación en el comportamiento de las familias, lo cual propicia un aumento en la magnitud del control genético de las características de crecimiento.

Por otro lado, también fue evidente que existen diferencias importantes en el grado de control genético de las características evaluadas. La ALT y NV presentaron una mayor heredabilidad individual y de medias de familia que DN y VOL en los dos sitios. A pesar de estas diferencias en el comportamiento de las características, fue evidente que el control genético para todas ellas aumentó con la edad. Ésta es una situación similar a lo que se ha encontrado en otras especies de coníferas, y que según Zobel y Talbert (1988), el aumento se debe a que el control genético cambia a medida que los árboles maduran.

Con respecto a las correlaciones genéticas y fenotípicas, cabe mencionar que en los dos sitios se encontraron correlaciones genéticas y fenotípicas altas y positivas entre altura y diámetro normal, particularmente a los cinco años, tal y como se ha encontrado en otros estudios como los de Arregui *et al.* (1999), Farfán *et al.* (2002) y Sánchez *et al.* (2003). Sin embargo, es importante recalcar que aunque en los dos ensayos se encontraron correlaciones genéticas positivas y altas; estas difirieron entre características de un ensayo a otro; situación que según Falconer y Mackay (1996) se deben a causas genéticas y ambientales de variación que afectan los caracteres de los árboles a través de mecanismos fisiológicos diferentes.

Un aspecto importante del estudio es que en la mayoría de las características evaluadas se encontró una moderada estabilidad genética en el comportamiento de las familias en los dos sitios de evaluación, determinada con base en los valores de la correlación genética tipo-B (r_B) estimada en un análisis conjunto de los datos; en todos los casos el valor estimado para r_B fue

mayor de 0.45, y para algunas características como ALT y NV fue mayor de 0.67. Sin embargo, también fue notorio que la IGA aumento con la edad en todas las variables estudiadas y por tanto la estabilidad genética en el desempeño de las familias se redujo ligeramente, al reducirse los valores de r_B . Es importante destacar que a los cinco años de edad, las características ALT y NV mostraron valores de r_B ligeramente mayores que D030, DN y VOL y por lo tanto presentaron una mayor estabilidad genética en los dos sitios de evaluación.

En lo que respecta al crecimiento en diámetro y volumen del tronco (D030, DN y VOL), en general las familias probadas no presentaron un patrón estable en su desempeño en los dos sitios de evaluación. Por lo tanto, tomando en cuenta el comportamiento de las progenies en cuanto al crecimiento en diámetro y volumen del fuste y su efecto en la productividad de las plantaciones, el programa de mejoramiento genético de la región de Aquixtla, Puebla, se debe de considerar como dos poblaciones de mejora y evaluar los ensayos de progenies de manera independiente si se desea obtener mayores ganancias genéticas en volumen.

También es importante seleccionar y mantener por separado a las familias que mejor respondan en cada uno de los sitios y a futuro sería recomendable zonificar el uso de la semilla de las mejores familias en cada sitio, para plantar tanto en la parte alta como en la baja. Esta medida de manejo de la población de cruzamiento y del germoplasma mejorado representa un mayor esfuerzo y más costos para mejorar la especie en la zona de estudio, pero a futuro garantizaría obtener mayores ganancias genéticas y productividad de este pino.

Con respecto al huerto semillero clonal establecido con las mismas familias representadas en los dos sitios, es posible mantener en él a las familias con mayor

productividad y supervivencia para cada uno de los sitios de evaluación con el propósito de conservar el material genético que servirá para mejorar a la especie en generaciones posteriores y si los propietarios tienen el recurso económico necesario, sería conveniente establecer nuevos ensayos de progenies pero a un altitud más favorable para la especie, tal y como está establecido el ensayo de Chichicaxtla, ya que no tendría ningún caso establecer ensayos en partes muy altas de la región, porque la presencia de heladas es más común y por consiguiente los ensayos se verán afectados tanto en su crecimiento como en su productividad, lo cual originaría pérdidas económicas importantes.

Con base en los objetivos planteados en el presente estudio y a los resultados obtenidos se concluye que, por el momento, lo más adecuado para el programa de mejoramiento genético en la región de Aquixtla Puebla, es manejar dos poblaciones de mejoramiento para la especie en la zona de interés para el establecimiento de plantaciones y reforestaciones en la región; pero también se recomienda seguir evaluando en años posteriores a las familias de cada sitio, para ver cómo se modifica el grado de control genético de las características de interés y la estabilidad de los genotipos; debido a que en el presente estudio únicamente se presentaron resultados de dos años de evaluación y no se consideraron otras características de importancia económica y/o adaptativa como podría ser la calidad de la madera y la tolerancia a bajas temperaturas o a otros factores adversos en la región. Quizás si a futuro se recolecta más información de las mismas y otras características es posible que los valores de los parámetros genéticos estimados en el presente estudio cambien de manera favorable. Sin embargo, si el patrón de comportamiento de las familias en cada uno de los sitios (estabilidad genética) se mantiene como hasta ahora, no quedara otra opción que plantear la posibilidad de zonificar a

las mejores familias de cada ensayo para aumentar las ganancias genéticas posibles de obtener en la especie.

LITERATURA CITADA

- Arregui A, S Espinel, A Aragonés, R Sierra (1999)** Estimación de parámetros genéticos en un ensayo de progenie de *Pinus radiata* D. Don en el país vasco. Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales 8(1):119-128.
- Bohren B B, W G Hill, A Robertson (1966)** Some observations on asymmetrical correlated responses. Genetics Research 7:44-57.
- Burdon R D (1977)** Genetic correlation as a concept for studying genotype-environment interaction in forest tree breeding. Silvae Genetica 26(5-6):168-175.
- Campbell R K (1986)** Mapped genetic variation of Douglas-fir to guide seed transfer in southwest Oregon. Silvae Genetica 35:85-96.
- Carrillo A F, M Acosta M, G Tenorio G (2004)** Tabla de volumen para *Pinus patula* Schl. et Cham., en el Estado de Hidalgo. Folleto Técnico No. 2. INIFAP-SAGARPA. 16 p.
- Carson S D, J D Hayes, L D Gea, B Shula (2000)** The relationship of breeding values and increase in basal area growth and the validity of genetic predictions. Proc. QFR1-CRC-SPF Symposium, 9-14 April 2000, Noosa, Queensland, Australia. pp:212-217.
- Clausen K E (1990)** Diseños genéticos y pruebas de progenie. In: Memoria Mejoramiento Genético y Plantaciones Forestales. T Eguiluz P, A Plancarte B (Eds.). Centro de Genética Forestal, A.C. Chapingo, México. pp:67-77.
- Codesido V, J Fernández L (2009)** Implication of genotype x site interaction on *Pinus radiata* breeding in Galicia. New Forests 37:17-34.
- Daniel T W, J A Helmms, F S Baker (1982)** Principios de Silvicultura. Editorial McGraw-Hill. México. 492 p.

- Dean C A, P P Cotterill, R Eiseman (1986)** Genetic parameters and gains expected from selection in *Pinus caribaea* var. *hondurensis* in Northern Queensland, Australia. *Silvae Genetica* 35(5-6):229-236.
- Dickerson G E (1962)** Implications of genetic-environmental interaction in animal breeding. *Animal Production* 4:47-63.
- Dickerson G E (1969)** Techniques for research in quantitative animal genetics. *In: Techniques and Procedures in Animal Science Research*. A B Chapman (Ed.) American Society of Animal Research. Albany, New York, NY. pp:36-79.
- Ditlevsen B (1980)** Consideraciones económicas de programas de mejora de árboles forestales. *In: Mejora Genética de Árboles Forestales*. FAO/DANIDA (Eds.). Estudio FAO/DANIDA: Montes No. 20. Mérida, Venezuela. pp:248-263.
- Dvorak W S, G R Hodge, J E Kietzka, F Malán, L F Osorio, T K Stanger (2000)** *Pinus patula*. *In: Conservation & Testing of Tropical & Subtropical Forest Tree Species by the CAMCORE Cooperative*. CAMCORE Cooperative (Ed.). College of Natural Resources. NCSU. Raleigh, N.C. pp:149-173.
- Falconer D S, T F C Mackay (1996)** *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th ed. Longman, Exxex, UK. 464 p.
- Farfán V E G, J Jasso M, J López U, J J Vargas H, C Ramírez H (2002)** Parámetros genéticos y eficiencia a la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25(3):239-246.
- Gillespie A J R (1992)** *Pinus patula* Schiede and Deppe. Patula pine. Southern Forest Experiment Station, Forest Service, USDA. SO-ITF-SM-54. New Orleans, LA. 5 p.
- Greenwood M S (1977)** The role of dormancy in the development of male and female strobili of loblolly pine. *Forest Science* 19:263-265.

- Haines R J (1994)** La investigación forestal. *Unasylva* 45(2):177.
- Hodge G R , P W Volker, B M Potts, J V Owen (1996)** A comparison of genetic information from open-pollinated and control-pollinated progeny tests in two eucalypt species. *Theoretical and Applied Genetics* 92:53-63.
- Husch B, CH I Miller C, W T Beers T (1972)** *Forest Mensuration*. 2nd Ed. Ronald Press Company, New York, NY, USA. 410 p.
- Ignacio S E, J J Vargas H, J López U, A Borja de la R (2005)** Parámetros genéticos del crecimiento y densidad de madera en edades juveniles de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake. *Agrociencia* 39:469-479.
- Johnson G R, R A Sniezko, N L Mandel (1997)** Age trends in Douglas-fir genetic parameters and implication for optimum selection age. *Silvae Genetica* 46(6):349-358.
- Lambeth C, M Endo, J Wright (1994)** Genetic analysis of 16 clonal trials of *Eucalyptus grandis* and comparisons with seedling checks. *Forest Science* 40(3):397-411.
- Libby E J (1973)** Domestication strategies for forest trees. *Canadian Journal of Forest Research* 3:265-276.
- Littell R C, G A Milliken, W W Stroup, R D Wolfinger (1996)** *SAS System for Mixed Models*. SAS, Cary. NC. 633 p.
- Marco M A, T L White (2002)** Genetic parameter estimates and genetic gains for *Eucalyptus grandis* and *E. dunnii* in Argentina. *Forest Genetics* 9(3):205-215.
- McKeand S E, R P Crook, H L Allen (1997)** Genotypic stability effects on predicted family responses to silvicultural treatments in Loblolly pine. *Southern Journal of Applied Forestry* 21(2):84-89.
- Molina G J D (1992)** *Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (Algunas Implicaciones en Genotecnia)*. A.G.T., México, D.F. 349 p.

- Monroy R C (1995)** *Pinus patula* Schl. et Cham., en México. Folleto Técnico No. 29. SAGAR/CIRGOC-INIFAP. Veracruz, Veracruz. 145 p.
- Mora F, F Zamudio (2006)** Variabilidad genética del crecimiento en progenies selectas de *Pinus radiata*. *Ciencia Florestal* 16(4):399-405.
- Namkoong G (1966)** Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. *Forest Science* 12(1):8-13.
- Nienstaedt H (1990a)** Importancia de la variación natural. *In: Memoria Mejoramiento Genético y Plantaciones Forestales*. T Eguiluz P, A Plancarte B (Eds.). Centro de Genética Forestal, A. C. Chapingo, México. pp:16-23.
- Nienstaedt H (1990b)** Selección de especies y procedencias. *In: Memoria Mejoramiento Genético y Plantaciones Forestales*. T Eguiluz P, A Plancarte B (Eds.). Centro de Genética Forestal, A. C. Chapingo, México. pp:34-41.
- Nyoka B I, J S Birks, C M Gumbie (1994)** *Pinus patula* progeny test: heritability estimates and genetic correlations between fifth- and eighth-year traits. *South African Forestry Journal* 168:23-26.
- Otegbeye G O (1988)** Genetic variation in growth and form characteristics of *Pinus caribaea*. *Silvae Genetica* 37(5-6):232-236.
- Perry J P Jr. (1991)** *The Pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Inc. Portland, Oregon. USA. 231 p.
- Pswarayi I Z, R D Barnes, J S Birks, P J Kanowski (1997)** Genotype-environment interaction in a population of *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*. *Silvae Genetica* 46(1):35-40.

- Quijada R M (1980)** Ensayos de progenie. *In: Mejora Genética de Árboles Forestales*.
FAO/DANIDA (Eds.). Estudio FAO/DANIDA: Montes No. 20. Mérida, Venezuela.
pp:224-230.
- Sáenz R C, H Nienstaedt, J J Vargas H (1994)** Performance of *Pinus patula* genotypes
selected in South Africa and growing in their native Mexican environment. *Silvae
Genetica* 43(2-3):73-81.
- Sánchez M V, J G Salazar G, J J Vargas H, J López U, J Jasso M (2003)** Parámetros
genéticos y respuesta a la selección en características del crecimiento de *Cedrela odorata*
L. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26(1):19-27.
- Sánchez V N M, J J Vargas H, L del M Ruiz P, J López U (2004)** Repetibilidad de
parámetros genéticos en un ensayo clonal de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake en el
sureste de México. *Agrociencia* 38:465-475.
- SAS Institute (1988)** SAS/STAT Guide for Personal Computers. SAS. Cary, N.C. 378 p.
- Shelbourne C J A (1972)** Genotype-environment interaction: its study and its implications in
forest tree improvement. *In: Proceedings of the IUFRO Genetics - SABRAO Joint
Symposium*. IUFRO-SABRAO (Eds.).Tokyo, Japan. pp:1-28.
- Sorensen F C, T L White (1988)** Effect of natural inbreeding on variance structure in tests of
wind-pollination Douglas-fir progenies. *Forest Science* 34:102-118.
- Squillace A E (1974)** Average genetic correlations among offspring from open-pollinated
forest trees. *Silvae Genetica* 23(5):149-156.
- van Frankenhuyzen K, T Beardmore (2004)** Current status and environmental impact of
transgenic forest trees. *Canadian Journal of Forest Research* 34(6):1163-1180.
- Vargas H J J, W T Adams (1992)** Age-age correlation and early selection for wood density in
young coastal Douglas-fir. *Forest Science* 38(2):467-478.

- Vela G L (1980)** Contribución a la ecología de *Pinus patula* Schl. et Cham. Publicación Especial No. 19. INIF/SARH. México, D.F. 109 p.
- Velázquez M A, G Ángeles P, T Llanderal O, A Román J, J V Reyes H (2004).** Monografía de *Pinus patula*. México, D.F. CONAFOR/Colegio de Postgraduados. 124 p.
- White T L (1996)** Genetic parameter estimates and breeding value predictions issues and implications in tree improvement programs. *In: Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry.* M J Dieters, A C Matheson, D G Nikles, C E Hardwood, S M. Walker (Eds.). Proc. QFRI-IUFRO Conf., Caloundra, Queensland, Australia. pp:110-117.
- White T L, G R Hodge (1989)** Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 368 p.
- White T L, T W Adams, D B Neale (2007)** Forest Genetics. CAB International, Oxford. 682 p.
- Wormald T J (1975)** *Pinus patula*. Tropical Forestry Paper No. 7. Tropical Forestry Institute. Commonwealth Forestry Institute. Oxford, England. 172 p.
- Wright J W (1964)** Mejoramiento Genético de los Árboles Forestales. FAO: Estudio de Silvicultura y Productos Forestales No. 16. Roma, Italia. 436 p.
- Wright J W (1976)** Introduction to Forest Genetics. Academic Press Inc. New York, NY. 463 p.
- Wu H X (1998)** Study of early selection in tree breeding. *Silvae Genetica* 47(2-3):146-155.
- Yamada Y (1962)** Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. *Japanese Journal of Genetics* 37:498-509.
- Zas R, E Merlo, J Fernández L (2004)** Genotype x environment interaction in maritime pine families in Galicia, Northwest Spain. *Silvae Genetica* 53(4):175–182.

Zobel B J, G van Wik, P Stahl (1987) Growing Exotic Forests. John Wiley and Sons, New York, NY. 508 p.

Zobel B J, J T Talbert (1988) Técnicas de Mejoramiento Genético de Arboles Forestales. Limusa, México, D.F. 545 p.

ANEXO

Anexo 1. Componentes de varianza estimados (σ_f^2 y σ_e^2) para la estimación de las heredabilidades a nivel individual (h_i^2) y de medias de familia (h_f^2) por sitio para progenies de *Pinus patula* evaluadas en Aquixtla, Pue., a cuatro y cinco años.

Característica	Chichicaxtla (2,660 m)		Sierra Mojada (2,980 m)	
	σ_f^2	σ_e^2	σ_f^2	σ_e^2
4 años				
ALT	231.7700	4038.9900	29.7878	1317.4000
D030	5.1587	192.8100	1.1872	89.0849
DN	3.6537	89.9816	††	††
NV	0.1609	2.5778	0.0241	2.1928
VOL	0.0588	1.3394	††	††
5 años				
ALT	540.5200	8972.3000	157.2500	3543.0000
D030	9.6833	305.2600	5.8176	192.2500
DN	10.6675	205.2500	2.9957	70.9051
NV	0.2230	3.9864	0.1431	3.5653
VOL	0.6432	11.1830	0.0137	0.4370

ALT= Altura, D030= Diámetro a 0.30 m, DN= Diámetro a 1.30 m, NV= Número de verticilos, VOL= Volumen del fuste, σ_f^2 = Varianza de familias; σ_e^2 = Varianza del error. †= No se calculó las varianzas para esas características en Sierra Mojada debido a que a la edad de cuatro años la mayoría de los árboles aún no alcanzaban el diámetro normal, y por lo tanto tampoco se pudo calcular para el volumen.